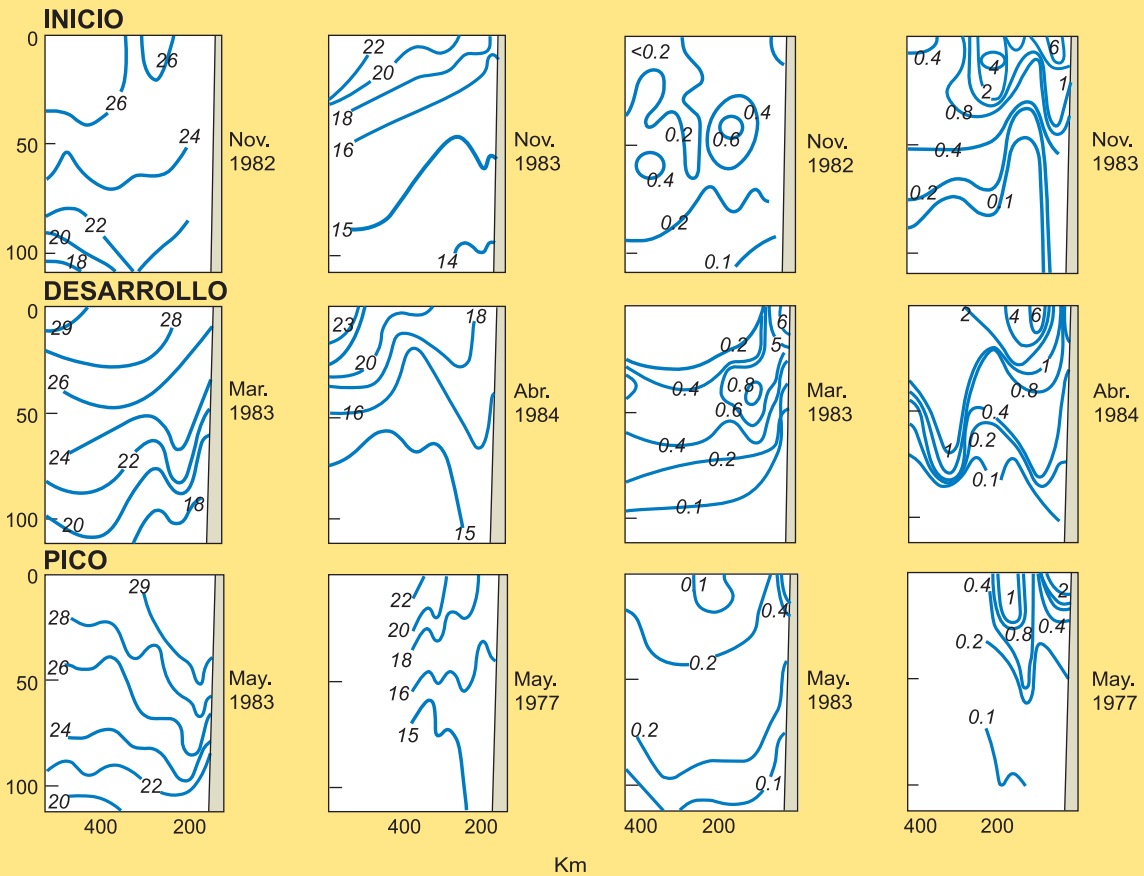
BOLETÍN

INSTITUTO DEL MAR DEL PERÚ

ISSN 0458 – 7766

Volumen 29, Números 1-2



Enero - Diciembre 2014

Callao, Perú

CONSEJO DIRECTIVO IMARPE 2014

Presidente

Contralmirante AP (r) Germán Abraham Vásquez Solís Talavera

Miembros del Consejo Directivo

Contralmirante Fernando Omar Peñaranda Muñoz

Doctora Patricia Gil Kodaka

Ms. Adm. Recursos Naturales Gabriel Quijandría Acosta

Magister Martha Esther Valdivia Cuya

Señor Santiago De Jesús Dávila Philippon (Hasta Oct. 2013)

Biólogo Jaime Humberto Mendo Aguilar (Desde Oct.2013)

Director Ejecutivo Científico

Biólogo Andrés Chipollini Montenegro

CARGOS DIRECTIVOS IMARPE 2014

Director Ejecutivo Científico
Biólogo **Andrés Chipollini Montenegro**

Secretaría General
Mg. Administración **Miguel Alberto Celi Sánchez**

Direcciones Generales de investigación
Recursos Pelágicos
Mg. **Marilú Bouchon Corrales**

Recursos Demersales y Litorales
Biólogo **Raúl Castillo Rojas**

Oceanográficas y Cambio Climático
Dr. **Dimitri Gutiérrez Aguilar**

Acuicultura
Mg. **Carla Patricia Aguilar Samanamud**

Hidroacústica, Sensoramiento remoto y Artes de pesca
Ing. Pesq. **Marceliano Segura Zamudio**

Oficina de Planificación, Presupuesto y Evaluación de Gestión
Economista **César Negrete Venegas** (hasta marzo 2013)
Economista **Juan José Castillo Asián** (marzo-octubre 2013)
Economista **Milagros Vílchez Cáceres** (desde octubre 2013)

Oficina De Administración
Economista **Felipe Curo Balarezo**

Oficina De Asesoría Jurídica
Abogada **Carmen Moreno Escobar**

Oficina de Auditoría Interna
CPC **Santiago Francisco García Ríos**

Jefes de las Sedes Descentralizadas del IMARPE

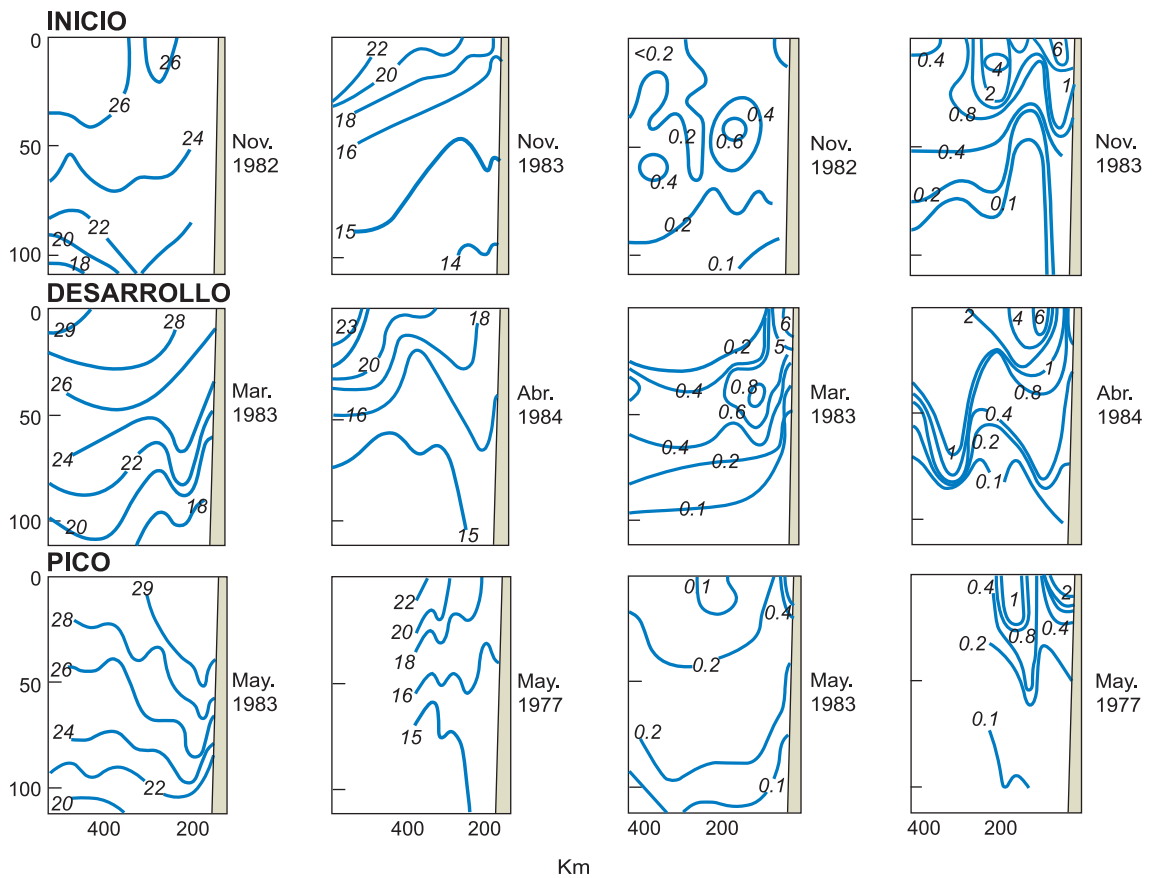
Tumbes	Ing. **Elmer Ordinola Zapata**
Paita, Piura	Blg. **Edward Barriga Rivera**
Santa Rosa, Lambayeque	Ing. **Jaime de la Cruz Galloso**
Huanchaco, La Libertad	Blg. **Jorge Llanos Urbina**
Chimbote, Áncash	Blg. **Isaías Gonzáles Chávez**
Huacho, Lima	Ing. Pesq. **Francisco Ganoza Chozo**
Pisco, Ica	Blg. **Juan Rubio Rodríguez**
Camaná, Arequipa	Ing. Pesq. **Marco Quiroz Ruiz**
Ilo, Moquegua	Ing. Pesq. **Ygor Sanz Ludeña**
Puno	Blg. **César Gamarra Peralta**

BOLETÍN

INSTITUTO DEL MAR DEL PERÚ

ISSN 0458 – 7766

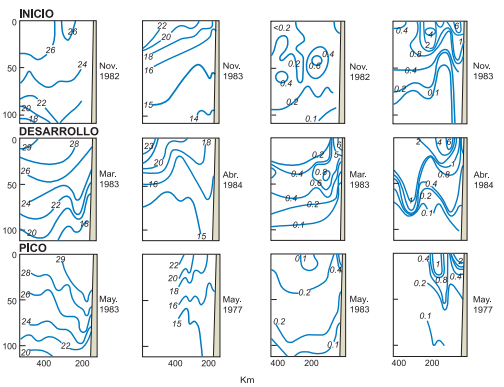
Volumen 29, Números 1-2



Enero - Diciembre 2014

Callao, Perú

BOLETÍN IMARPE (ISSN 0458-7766)
Bol Inst Mar Perú, Vol. 29, Nos 1-2, Enero-Diciembre 2014



Autores: Barber y Chávez (1983)

Portada: El Niño 1982-83. Secuencia en el inicio (noviembre 1982), desarrollo (marzo 1983) y pico (mayo 1983) en el transecto 5°S-85°W y comparación de condiciones en periodos sin anomalías (noviembre 1983, abril 1984, mayo 1977). a) Perfiles de temperatura (°C), b) clorofila (µg/L).

© 2014 Instituto del Mar del Perú (IMARPE)
Esquina Gamarra y Gral. Valle s/n
Casilla postal 22 – Callao, Perú
Teléfono: 208-86 50
C. electrónico: centrodocu@imarpe.gob.pe, biblioteca@imarpe.gob.pe

---

Coordinadora Área Funcional del Centro de Documentación
Emira Antonietti Villalobos
Editor:
Violeta Valdivieso Milla
Co editor:
Juan José Vélez Diéguez
Diagramación
Arturo Sandoval Navarro

Registro de Depósito Legal: 2014-19833
Reservados todos los derechos de reproducción total o parcial y de traducción
Publicado simultáneamente en la Página Web del IMARPE
Se permite el uso no comercial, distribución y reproducción en cualquier medio, siempre que la obra original se cite debidamente.
Para la adquisición de los impresos, dirigirse a la Biblioteca del IMARPE
Tiraje:
Indizada en:
ASFA (Aquatic Science Fisheries Abstracts)

Impreso en:
Punto & Grafía S.A.C.
Av. Del Río 113 - Pueblo Libre
Teléfono: 3322328

La información estadística, los mapas, figuras, términos y designaciones empleados en esta publicación científica son referenciales, no tienen valor oficial, y son de completa responsabilidad de los autores.

CONTENIDO

Resumen 8
Abstract 8

1. Introducción 9

2. Antecedentes 10

3. Material y métodos 15

3.1 Fitoplancton 15
3.2 Clorofila-a (Espectrofotometría, Fluorometría) 16
3.3 Feopigmentos 17
3.4 Fotosíntesis (Carbón$_{14}$) 17
3.5 Determinación de producción nueva 22

Parte I AMBIENTE MARINO

4. Rol de la energía 25

5. Características generales del mar peruano 26

5.1. Fuerzas atmosféricas y viento; línea costera; fondo marino 26
5.2. Propiedades físicas y químicas que afectan la vida marina 30
5.3. Temperatura, distribución superficial, vertical y estacional 30
5.4. Salinidad, distribución horizontal, vertical y estacional 34
5.5. Densidad, características generales 36
5.6. Densidad en áreas de afloramiento 40
5.7. Oxígeno disuelto, distribución superficial y vertical 40
5.8. Zona de mínima de oxígeno 47

6. Masas de agua 52

6.1. Características generales 52
6.2. Efecto Coriolis, convergencias y divergencias, ondas internas 52
6.3. Masas de agua frente a la costa peruana 54
6.4. Masas de agua subsuperficiales 56

7. Corrientes y circulación 57

7.1. Circulación termo-halina, mezcla turbulenta, horizontal y vertical 57
7.2. Circulación por deriva del viento 58
7.3. Sistema ecuatorial de corrientes y de la cuenca del Pacífico 58
7.4. Sistema de la Corriente de Perú 65
7.5. Corrientes subsuperficiales frente a la costa peruana 68

8. Afloramiento 71

8.1. Escalas de afloramiento 72
8.2. Plumas de afloramiento en Paita, Chimbote y San Juan 72
8.3. Características en la capa superficial y variabilidad 73
8.4. Características en la columna de agua 75
8.5. Patrones físico y biológico 76
8.6. Variación estacional 77
8.7. Circulación en áreas de afloramiento 78
8.8. Modelaje de afloramiento 79

9. Nutrientes 83

9.1. Generalidades 83
9.2. Variación de nutrientes 83
9.3. Distribución de nutrientes frente a la costa peruana 84
9.4. Distribución horizontal y vertical de fosfatos, silicatos 84
9.5. Distribución horizontal y vertical de nitratos y nitritos 86
9.6. Capas de nutrientes 92
9.7. Interrelación y distribución de tasas de asimilación N:P, N:Si 92
9.8. Relación AOU y nutrientes 94

9.9. Tasa oxidativas de materia orgánica 95
9.10. Producción nueva 95
9.11. Estimados de "producción nueva" en el afloramiento de Perú 97
9.12. Regeneración de nutrientes 100
9.13. Contribución del zooplancton y necton 100
9.14. Distribución de nutrientes reciclados: zooplancton y necton 103
9.15. Efectos de mezcla en la regeneración de nutrientes 104

10. Desnitrificación 108

10.1. Características generales 108
10.2. Eventos de desnitrificación en Perú 109

11. Ciclos biogeoquímicos 116

11.1. Ciclo del Nitrógeno 117
11.2. Ciclo del Oxígeno 123
11.3. Ciclo del Carbono 123
11.4. Ciclo del Fósforo 124
11.5. Ciclo del Sílice 124

12. Calidad del agua/condicionamiento biológico 130

12.1. Micronutrientes 130
12.2. Quelación 130

13. Ciclo de Minerales 131

14. Circulación bioquímica y global 133

Parte II PRODUCCION PRIMARIA

15. Fitoplancton 135

15.1. Características 135
15.2. Composición del fitoplancton 135
15.3. Tasas de crecimiento, tamaño celular, asimilación de nutrientes 138
15.4. Hundimiento del fitoplancton y tasas de hundimiento/mecanismos 146
15.5. Relación entre el tamaño de células, nitriclina y grazing 148
15.6. Sucesión estacional 148
15.7. Mareas rojas 148
15.8. Eventos de mareas rojas en aguas peruanas 151
15.9. Indicadores Biológicos: fitoplancton, zooplancton, ictioplancton 153

16. Clorofila 171

16.1. Características de la distribución frente a la costa peruana 171
16.2. Distribución horizontal, masas de agua 171
16.3. Distribución vertical 172
16.4. Variación estacional 172
16.5. Feopigmentos 177
16.6. Formación de feopigmentos 177
16.7. Feopigmentos y grazing 178
16.8. Distribución de feopigmentos 179
16.9. Tasa de clorofila/feopigmentos 179

17. Fotosíntesis 185

17.1. Características generales 185
17.2. Factores que influyen en la fotosíntesis: Luz 186
17.3. Calidad y cantidad de luz (zona eufótica) 187
17.4. Características de la zona eufótica 187
17.5. Interrelación entre capa de mezcla/zona eufótica 189
17.6. Curva de fotosíntesis/intensidad de luz 191
17.7. Distribución de la producción primaria frente a la costa de Perú 193
17.8. Variación estacional 193

18. Índice de productividad 198

18.1. Interrelación entre tasa de crecimiento e índice de productividad 198
18.2. Índice de productividad en aguas peruanas 199

18.3. Efectos de luz, temperatura y ondas internas en la producción primaria 205
18.4. Profundidad de compensación y efecto de ondas internas 208
18.5. Afloramiento, nutrientes y producción primaria 208
18.6. Nitrógeno como nutriente limitante 210

19. Carbono orgánico 215

19.1. Características generales 215
19.2. Distribución de carbono orgánico 215
19.3. Efectos ecológicos del carbono orgánico 217

20. Cadenas alimentarias 222

20.1. Interrelación de energía en el ecosistema 222
20.2. Eficiencia ecológica 222
20.3. Relación entre producción primaria y anchoveta 224
20.4. Producción primaria y potencial productivo trófico 226

21. El Niño 232

21.1. Características generales 231
21.2. Ocurrencias de El Niño en el período 1965-1998. 234
21.3. EN 1965 240
21.4. EN 1969 240
21.5. EN 1972-73 240
21.6. EN 1976-77 241
21.7. EN 1982-83 243
21.8. EN 1986-87 251
21.9. EN 1991-93 260
21.10. EN 1997-98 274

22. Periodos Fríos, La Niña. 283

22.1. 1964,1968, 1970-71,1974-75 283
22.2. 1995-96, 285
22.3. 1999-2000 285

23. Síntesis 289

24. Glosario 296

25. Relación de tablas 300

26. Relación de figuras 301

PRODUCCIÓN PRIMARIA EN EL AMBIENTE MARINO DEL PACÍFICO SUDESTE, PERU, 1960 – 2000

PRIMARY PRODUCTION IN THE MARINE ENVIRONMENT SOUTHEAST PACIFIC, PERU, 1960 - 2000

Ruth Calienes

RESUMEN

Calienes R. 2014. Producción primaria en el ambiente marino en el Pacífico sudeste, Perú, 1960-2000. Bol Inst Mar Perú. 29(1-2): 8-306.- Los resultados de investigación sobre producción primaria dentro del alcance interdisciplinario del ambiente marino frente a la costa peruana incluyen estudios nacionales, extranjeros y de investigación conjunta a través de proyectos internacionales (1960-2000). La circulación en la costa peruana es dominada por una corriente hacia el ecuador en una capa de 20 a 50 m. La estructura de plumas del afloramiento se presenta en cada área y podría ser la clave para el desarrollo de cadenas cortas y productivas: fitoplancton-peces clupeidos. La distribución de nutrientes sigue la pluma de temperatura, con altos valores en la costa y bajos lejos de la costa; la clorofila muestra mínimos valores cerca de la costa (10 mn) que se incrementa al alejarse. El crecimiento del fitoplancton en aguas peruanas, varía de 0,5 a 0,8 d/d. En aguas recién afloradas el crecimiento es limitado por falta de "condicionamiento biológico" y de compuestos orgánicos (15°S). Estos tipos de agua pueden estar relacionados con las "aguas azules" de altos nutrientes y pobre fitoplancton con células de pequeño tamaño (clorofila <2 μg/L) y con "aguas marrones" con denso fitoplancton, (clorofila >5 μg/L), mayor diversidad y con células de diámetro >5μ. La media de producción primaria fue 3 $gC/m^2/d$ (1960-1985), comparable a la mayoría de estudios en los cuales varía entre 3 y 4 $gC/m^2/d$ en la franja costera, el último valor es altamente variable en espacio, siendo más frecuente dentro de 10 km. Valores mayores de 12 $gC/m^2/d$ se encontraron en el afloramiento de Chimbote. El Niño, La Niña y fases del ENSO, afectan la producción primaria. Las temperaturas bajas originan cambios en la composición química del fitoplancton y reducen el índice de productividad mgC/mgclor-a/d que también es atribuido a limitaciones de luz.
Palabras clave: Producción primaria, ambiente marino, Perú, 1960-2000

ABSTRACT

Calienes R. 2014. Primary production in the marine environment southeast Pacific, Peru, 1960-2000. Bol Inst Mar Perú. 29(1-2): 8-306.- The results of research on primary production, within the interdisciplinary scope of the marine environment off the Peruvian coast, include national, foreign and joint research contained by different international projects (1960-2000). Circulation in the Peruvian coast is dominated by a stream towards Ecuador in a layer 20 to 50 m. The structure of feathers upwelling occurs in each area and could be the key to the development of short supply chains: phytoplankton - cupleids fish. Nutrients distribution follows temperatures feather, with higher values in the coast and offshore low; chlorophyll shows minimum values near the sea (10 nm) that increases with distance. Phytoplankton growth in Peruvian waters varies from 0.5 to 0.8 d/d. In newly upwelled water growth is limited by lack of "biological conditioning" and organic compounds (15°S). These types of water can be related to the " blue water " high nutrient and phytoplankton poor with small cells (chlorophyll <2 mg/L) and " brown water " with dense phytoplankton (chlorophyll >5 ug/L) greater diversity and cell diameter >5 microns. The average primary production was 3 $gC/m^2/d$ (1960-1985), comparable to most studies in which varies between 3 and 4 $gC/m^2/d$ in the coastal band, the last value is highly variable in space with peaks within 10 km. Values greater than 12 $gC/m^2/d$ found in upwelling of Chimbote. El Niño, La Niña and ENSO phases, affecting primary production. Low temperatures cause changes in the chemical composition of phytoplankton and reduce productivity index mgC/mgclor-a/d which is also attributed to limitations of light.
Keywords: Primary production, marine environment, Perú, 1960-2000

1. INTRODUCCIÓN

El estudio de la producción biológica en aguas peruanas se inició en los años sesenta del siglo XX, época de intensa actividad pesquera, que estimuló a los científicos nacionales realizar numerosas investigaciones para conocer las características del mar peruano y sus recursos marinos. Así mismo, el afloramiento, El Niño, La Niña procesos típicos de nuestra región y responsables de la gran fertilidad y variabilidad del ambiente marino, han sido de interés de numerosos investigadores nacionales y extranjeros resultando en la ejecución de diversos programas científicos conjuntos y de cruceros internacionales, los cuales han contribuido al conocimiento de la ecología pelágica especialmente en las áreas de Paita, Pimentel-Chimbote y San Juan.

Se presentan resultados de la investigación sobre producción primaria desarrollada dentro de un contexto multidisciplinario y del avance científico frente a la costa peruana en las primeras décadas de IMARPE y se comparan con el conocimiento logrado en otras regiones similares. Esta revisión se pensó considerando su utilidad para estudiantes de biología marina, oceanografía química e interesados en este amplio campo. Resultados que no se han sumarizado desde la publicación de Zuta y Guillén (1970). Una revisión similar de diferentes procesos fue realizada por Pennington et al. (2006) para toda la cuenca del Pacífico. Asimismo, Chávez (1989, 1995), Chávez y Barber (1983, 1985, 1987), Barber (1967), Barber y Ryther (1969), Barber y Smith (1981) han revisado varios aspectos de producción primaria de aguas del Perú en diferentes estudios.

En esta compilación se ha incluido informes internos, trimestrales y anuales no publicados (1974-1993) del Área de Hidroquímica y Productividad y de la Dirección General de Investigaciones Oceanográficas del IMARPE. Se espera que la presente revisión facilite los estudios en este campo desde que los resultados básicos de oceanografía física, química y biológica se encuentran muy dispersos en diferentes revistas científicas, reportes de expediciones y de programas internacionales.

Es complicado realizar la síntesis de los resultados reportados en la literatura nacional y extranjera, por lo que se presenta información con ejemplos de variabilidad biológico-oceanográfica frente a la costa del Perú, más que conceptos definidos que pueden encontrarse en textos conocidos, la mayoría de los cuales aún señalan fundamental el trabajo de Sverdrup et al. (1942).

En la organización se ha considerado dos partes, primero una revisión general sobre el ambiente, necesaria para comprender el ecosistema de afloramiento y segundo las fases del ENSO en relación con la producción primaria de estudios originales que constituyen la base sobre la que actualmente se desarrolla la investigación del IMARPE.

La producción primaria marina no solo es de interés académico, sino que se debe considerar su importancia económica desde que ésta determina la pesquería comercial marina. Por lo tanto, y considerando la crítica situación y necesidad por incrementar el alimento a escala global, regional y local, se hace necesario buscar una mayor contribución de la producción orgánica del océano. La síntesis y/o producción de la materia orgánica a partir de sustancias inorgánicas es efectuada totalmente por la actividad fotosintética de macro y microalgas y la revisión de las condiciones favorables y factores limitantes de esta producción en escalas espacio-temporales lleva al estudio del ambiente marino. Se requiere además, el seguimiento de las vías de transferencia del material orgánico a través del plancton a los organismos superiores, con movimiento propio (necton), es decir la cadena marina alimentaria. Finalmente, debe considerarse el retorno desde el fondo marino a las aguas superficiales de ese material, como sustancias inorgánicas debido principalmente a la actividad de bacterias en el bentos.

Consecuentemente, es necesario conocer procesos básicos del océano, circulación e hidrografía y de la atmósfera para comprender la producción primaria, según lo señalan diferentes investigadores y de acuerdo a la experiencia en la investigación del autor, quien en esta oportunidad expresa su reconocimiento por el aporte al conocimiento de la estructura física y biológica del mar de Perú a Zacarías Popovici y Hermann Einarsson, expertos del Convenio Peruano y FAO (1960-64), a JDH. Strickland y Michael M. Mullin (IMR University of California, Scripps Institution of Oceanography) y a Ramón Margalef (Instituto de Investigaciones Pesqueras de Barcelona) ya fallecidos. Así mismo, se expresa un especial reconocimiento a K. Wyrtki, JH. Ryther, WG. Wooster, RT. Barber, DH. Cushing, RC. Dugdale, RW. Eppley, RL. Smith, J. O´Brien, LA. Codispoti, GE. Friederich, DB. Enfield, CJ. Lorenzen, O. Holm-Hansen, JJ. Walsh, F. Chávez y muchos otros científicos por su contribución en el avance del conocimiento de los procesos ambiente-producción primaria. A Oscar Guillén, Salvador Zuta y Rómulo Jordán (éste último fallecido) oceanógrafos y biólogo, ex-funcionarios del IMARPE por su lucha y constante esfuerzo en el estudio del mar peruano y de los recursos marinos. La elaboración de esta revisión se debió a la iniciativa e interés de Renato Guevara-Carrasco, ex Director Científico del IMARPE.

Es preciso indicar que se ha mantenido la nominación reportada en los diferentes estudios que incluyen al dinoflagelado *Gymnodinium sphendens*, M. Lebour 1925, cuya descripción taxonómica actualizada es *Akashiwo sanguinea* (Hirasaka) Daugbjerg et al. (2000).

2. ANTECEDENTES

Los estudios de producción primaria frente a la costa peruana se iniciaron en la década del 60 con los cruceros extranjeros STEP I (1960) y Anton Bruun (1965, 1966). La información de cruceros nacionales realizados por IMARPE comenzó con una reducida cobertura en el área de Chimbote en 1964, que se fue incrementando gradualmente con la capacitación de personal y facilidades logísticas de buques. El personal de IMARPE a cargo de la investigación tuvo entrenamientos en la Agencia Internacional para Determinación de C_{14}, institución donde el científico Steeman-Nielsen (1952) creó el método de fotosíntesis usando ese isótopo y en el Water Quality Institute, ambos en Dinamarca. Asimismo, para participar en el Proyecto CUEA, se recibió entrenamiento en la Universidad de Duke, North Carolina con RT. Barber. La adquisición gradual del equipamiento apropiado logrado a través de diferentes proyectos internacionales, especialmente OEA/IMARPE, permitió consolidar el Programa de Productividad frente a Perú que atrajo mucho el interés, contribución y discusión con los científicos americanos y europeos. El impulso de proyectos internacionales con los que se realizó investigación conjunta contribuyó en forma muy importante en el avance de la investigación y el fortalecimiento de la obtención de información permitiendo tener la serie de datos de variables principalmente químicas y biológicas de 40 años, 1960-2000.

El ambiente determina las condiciones en las cuales viven los organismos pero estos, a su vez, influyen en las más importantes características de su ambiente; las principales interacciones son químicas. Redfield y Keys (1938), Redfield (1942), Redfield et al. (1963) estudiaron y describieron las proporciones estadísticas de ciertos elementos que participan en los ciclos biogeoquímicos del océano y también su disponibilidad en el agua; estas relaciones indicaron que el nitrato en el mar y el oxígeno en la atmósfera son producidos en gran parte por la actividad biológica y que sus cantidades son dadas por los requerimientos de los diferentes ciclos de los elementos principales (C, N, Si, P, O_2), los cuales son captados del ambiente como carbonato, nitrato, silicato, fosfato y oxígeno disuelto.

El intercambio de elementos químicos entre el agua y los organismos se realiza mediante un proceso cíclico que comprende dos fases: síntesis y regeneración. En la primera se utilizan los elementos necesarios o nutrientes para el crecimiento del fitoplancton o productores primarios; en la segunda, dichos elementos son devueltos al mar como productos de descomposición y excreción de los organismos, cuya influencia en la calidad de agua depende de su actividad fisiológica propia. La materia orgánica es destruida después de la muerte de los organismos por el metabolismo de los animales y por microorganismos o bacterias; la descomposición finaliza con la oxidación del carbono, nitrógeno y fósforo que vuelven al agua como carbonato, fosfato, nitrato requiriendo en todos los casos el oxígeno del agua.

Las características de los principales procesos físicos, biológicos y biogeoquímicos de aguas peruanas han sido estudiadas por investigadores nacionales Zuta y Guillén, (1970), Jordán (1971,1985), Guillén (1973), Guillén e Izaguirre de Rondan (1973), Valdivia (1976), Chirinos de Vildoso (1976); Guillén et al. (1977), Zuta et al. (1978), Rojas de Mendiola (1971, 1981), Rojas de Mendiola et al. (1985), Ochoa et al. (1985), Guillén y Calienes (1981 a), Calienes at al. (1985), Calienes y Aquino (1986), Zuta (1988). Entre los científicos extranjeros figuran los estudios de Wooster y Gilmartin (1961), Wooster et al. (1965), Wyrtki (1963, 1965, 1966, 1967), Ryther (1963, 1969), Ryther et al. (1970), Barber (1967, 1976), Barber y Ryther (1969), Barber et al. (1971), Barber y Smith (1981), Barber y Chávez (1983), Mullin et al. (1966), Mullin (1969), Eppley et al. (1969), Eppley (1972), Eppley y Peterson (1979), Strickland et al. (1967, 1969), Strickland (1972), Dugdale y Goering (1967), Dugdale (1972), Dugdale y Goering (1970), Dugdale y Mac Isaac (1971), Dugdale et al. (1977), Holm-Hansen et al. (1965), Lorenzen (1968), Margalef (1978 a, b), Sorokin et al. (1979), Sorokin (1981), Cushing (1958, 1971, 1990), Smith (1981) Smith et al. (1971), Smith (1981), Smith y Barber (1979, 1980), Walsh (1971, 1975, 1977, 1981), Beers et al. (1971), Enfield (1976, 2001), Enfield et al. (1978), Fahrback et al. (1981), Blasco (1971), Blasco et al. (1980), O´Brien et al. (1981), Brink et al. (1981), Codispoti (1981 a,b), Codispoti y Christensen (1985), Friederich y Codispoti (1981), Chavez y Barber (1985, 1987), Chavez et al. (1989), Platt et al. (1981), Harrison y Platt (1981), MacIsaac y Dugdale (1972), Whiteledge (1981), Nelson et al. (1981), Richman y Smith (1981), quienes focalizaron su interés en la circulación de los centros de afloramiento que representan procesos físicos y biológicos y fueron estudiados conjuntamente considerando que se logran mejores alcances con investigación interdisciplinaria.

Los inicios de la investigación en la década 1960-70 fueron lentos y dirigidos a obtener información y sistematizar los muestreos y cruceros. Definitivamente en las décadas del 70 y 80 fue cuando se logró un gran avance en el conocimiento de procesos físicos, químicos y producción del mar peruano debido al impulso de varios programas internacionales, especialmente el Proyecto de Productividad de las Aguas Costeras frente a Perú (OEA-IMARPE); Coastal Upwelling Ecosystem Analysis (Joint II-CUEA);

Investigación Cooperativa de la Anchoveta y su Ecosistema (ICANE-Perú/Canadá); Estudio del Sistema de Afloramiento Costero en el Área Norte (ESACAN-Perú/Alemania); Microbial Nitrogen Transformations in the Minimum Zone off Perú (NITROP), Perú/USA y Programa Peruano-Soviético, Instituto de Investigación Científica Pesquera y Oceanográfica (VNIRO/IMARPE).

REFERENCIAS*

Barber RT. 1967. The distribution of dissolved organic carbon in the Peru Current System of the Pacific Ocean. Ph. D. Thesis, Stanford University, Palo Alto, California, 132 pp.

Barber RT. 1976. Biological Aspects of Coastal Upwelling. In: Book of Abstracts, Joint Oceanography Assembly Edimburgh, Scotland 1976: 13- 24. FAO, Roma, 34 p.

Barber RT, Ryther JH. 1969. Organic chelators factors affecting primary production in the Cromwell Current Upwelling. J. Exp. Mar. Biol. Ecol.3, 191-199.

Barber RT, Smith RL. 1981. Coastal upwelling ecosystems. In: Analysis of Marine Ecosystems, Longhurst AR. (ed.): 31-68. Academic Press, NY.

Barber RT, Chavez FP. 1983. Biological consequences of El Niño. Science, 22: 1203-1210.

Barber RT, Dugdale RC, MacIsaac J, Smith RL. 1971. Variaciones en el crecimiento del fitoplancton asociadas con la procedencia y el condicionamiento del agua aflorada. Inv. Pesq. 35 (1): 171-193.

Blasco D. 1971. Composición y distribución del fitoplancton en la región del afloramiento de las costas peruanas. Inv. Pesq. 35 (1): 61-112.

Blasco D, Estrada M, Jones B. 1980. Relations between the phytoplankton distribution and composition and the hydrography in the upwelling region near Cabo Corbeiro. Deep-Sea Res 27:799–821

Beers JR, Stevenson MR, Eppley RW, Brooks E. 1971. Plankton populations and upwelling of the coast of Peru, June 1969. Fish Bull. Vol. 69(4): 859-876.

Brink K, Van Leer J, Mores C, Stuart D, Stevenson M, Dugdale R, Herburn G. 1981. Physical and Biological Structure and Variability in an Upwelling Center off Peru near 15°S during March 1977. In: Coastal Upwelling, Richards F. (ed.) American Geophysical Union, Washington, D.C: 473-493.

Calienes R, Aquino R. 1986. Carbón orgánico particulado, clorofila y fotosíntesis en el área de afloramiento entre Pimentel y Chimbote (07°-09°S). Bol. Inst. Mar Perú / OEA, Vol. 10 (8): 285-305.

Calienes R, Guillén O, Lostaunau N. 1985. Variabilidad espacio-temporal de clorofila, producción primaria y nutrientes frente a la costa peruana. Bol. Inst. Mar Perú, Vol.10 (1).

Chavez FP. 1989. Size distribution of phytoplankton in the central and eastern Pacific. Global Biogeochemical Cycles 3, 27-35.

Chavez FP. 1995. A comparison of ship and satellite chlorophyll from California and Peru. Journal of Geophysical Research 100, 24855 - 24862.

Chavez FP, Barber RT. 1983. Progression of the 1982-83 El Niño off northern Peru. Trop. Ocean-Atmos. Newsl. Oct. 1983: 26-28.

Chavez FP, Barber RT. 1985. La productividad de las aguas frente a la costa del Perú. CPPS. Bol. ERFEN N° 15: 9-13.

Chavez FP, Barber RT. 1987. An estimate of new production in the equatorial Pacific. Deep- Sea Research, Vol. 34 (7): 1229-1243. J. Pergamon Journals LTd., Great Britain.

Chavez, FP, Barber RT, Sanderson MP. 1989. The potential primary production of the Peruvian upwelling ecosystem: 1953-1984 p 50-63. In. Pauly D, Muck P, Mendo J, Tsukayama I. (eds.). The Peruvian Upwelling Ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings 18, 438 p. Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Callao, Perú; Deutsch Gesellschaft fur Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH, Eschborn, Federal Republic of Germany and International Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM), Manila, Philippines.

Chirinos de Vildoso A. 1976. Aspectos biológicos del fenómeno El Niño (1972-73). Parte I. Distribución de la fauna. Actas de la Reunión de Trabajo sobre el fenómeno conocido como El Niño. Guayaquil, Ecuador. FAO Informes de Pesca N° 185.

Codispoti LA. 1981a. On nutrient variability and sediments in Upwelling Regions, In: Coastal Upwelling, Suess and Thyede (eds.): 125-145. Plenum Press.

Codispoti LA. 1981b. Temporal nutrient variability in three different upwelling regions, In Coastal Upwelling, Richards F. (ed.), American Geophysical Union, Wash., DC.: 209-220.

Codispoti LA, Christensen JP. 1985. Nitrification, denitrification and nitrous oxide cycling in the eastern tropical South Pacific Ocean. Mar. Chem. 16: 277-300.

Cushing DH. 1958. The effect of grazing in reducing the primary production: A review. Rapp, P. - v. Cons. perm. int. Explor. Mer., 144: 149-153.46

Cushing DH. 1971. Upwelling and the production of the fish. Adv. Mar. Biol. 9: 255-334.

Daugbjerg N, Hansen G, Larsen J, Moestrup Ø. 2000. Phylogeny of some of the major genera of dinoflagellates based on ultrastructure and partial LSU rDNA sequence data, including the erection of three new genera of unarmoured dinoflagellates. Phycologia 39: 302-317.

Dugdale RC. 1972. Chemical Oceanography and Primary Productivity in Upwelling Region. Geoforum II: 47-61. Dep. of Oceanography, Univ. Was. Seattle, USA. 45 pp.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

Dugdale RC, Goering JJ. 1967. Nutrient limitation in the sea. Dynamics, Identification and Significance. Limnol. Oceanogr. 12: 685- 695.

Dugdale RC, Goering JJ. 1970. Nutrient limitation and the path of nitrogen in Peru Current production. In: Anton Bruun Report 4, Texas & M Press, 53-58.

Dugdale RC, Mc Isaac J. 1971. Un modelo representativo de la asimilación de nitrato en la región del afloramiento de Perú. Inv. Pesq. 35 (1): 299-308.

Dugdale RC, Goering JJ, Barber RT, Smith RL, Packard TT. 1977. Denitrification and hydrogen sulfide in the Peru upwelling region during 1976. Deep - Sea Res. 24: 601-608.

Enfield DB. 1976. Oceanography in the region north of the Equatorial front, physical aspects. FAO Fish Rep. 185: 299-334.

Enfield DB. 2001. Evolution and historical perspective of the 1997-1998 El Niño Southern Oscillation Event. Bull of Marine Science 69 (1): 7-25.

Enfield DB, Smith RL, Huyer A. 1978. A compilation of observations from moored current meters: wind, currents and temperature over the continental shelf and slope off Peru during JOINT II-March- May 1976. Coastal Upwelling Ecosystems Analysis Data Report 52, 343 pp.

Eppley RW. 1972. Temperature and growth in the sea. Fishery Bull., Vol. 70 (4): 1063-1085.

Eppley RW, Strickland JDH. 1968. Kinetics of Marine Phytoplankton Growth. In: Advances in Microbiol. of the Sea, Vol.1, Droop MR, and Ferguson Wood J. (eds.), Academic Press, NY.

Eppley RW, Peterson B. 1979. Particulate organic matter fux and planktonic new production in the deep ocean. Nature 282: 667-680.

Eppley RW, Rogers JN, McCarthy JJ. 1969. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton.Limnol. Oceanogr. 14: 912-920.

Fahrback E, Brockman Ch, Lostaunau N, Urquizo W. 1981. The Northern Peruvian Upwelling System during ESACAN Experiment. In: Coastal Upwelling, Richards F. (ed.): 134-145. American Geophysical Union, Wash., DC. USA.

Friederich GE, Codispoti LA. 1981. The effects of mixing and regeneration on the nutrient content of upwelling waters off Peru, In: Coastal Upwelling, Richards F. (ed.) American Geophysical Union. Wash. DC. 221-227.

Guillén O. 1973. Carbon/Chlorophyll relationships in Peruvian Coastal Waters. Oceanography of the South Pacific 1972, comp. R. Fraser New Zealand National Commission for UNESCO, Wellington. 1973.

Guillén O, Izaguirre de Rondán R. 1973. Distribution of chlorophyll-a in the Peru coastal current. Oceanography of the South Pacific, comp. Fraser R. New Zealand National Commission for UNESCO, Wellington 1973.

Guillén O, Calienes R. 1981 a. Biological Productivity and El Niño. I. Resource Management and Environmental Uncertainty, Lessons from Coastal Upwelling Fisheries, Glantz MH, Thompson JD. (eds.): 255-282. Wiley-Interscience Publication. John Wily & Sons, NY.

Guillén O, Calienes R. 1981b. Upwelling off Chimbote. In: Coastal Upwelling, Richards F. (ed.): 312-326. American Geophysical Union, Wash. DC., USA.

Guillén O, Calienes R, Izaguirre de Rondán R. 1977. Medio ambiente y producción primaria frente al área Pimentel- Chimbote. Bol. Inst. Mar Perú. 3: 107-159.

Harrison WG, Platt T. 1981 Primary production and nutrient fluxes off the northern coast of Peru: A Summary. Bol. Inst. Mar Peru, Vol. Extraordinario / ICANE: 15-21.

Holm-Hansen O, Lorenzen J, Holmes RW, Strickland JDH. 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. J. Cons. 30: 3-15.

Jordán R. 1971. Distribution of anchoveta (*Engraulis ringens* J.) in relation to the environment. Inv. Pesq. 35 (1): 113-126.

Jordán R. 1985. Los efectos de El Niño 1982-1983 y los mecanismos internacionales para investigación. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. Extraordinario/GTZ El Niño, Artzn W, Landa A, Tarazona J. (eds.): 206-215.

Lorenzen C. 1968. Carbon/chlorophyll relationships in an upwelling area. Limnol. Oceanogr., Vol 13 (1): 202-204.

MacIsaac J J, Dugdale R C. 1972. Interactions of light and inorganic nitrogen in controlling nitrogen uptake in the sea. Deep- Sea Res. 19: 209-232.

Margalef R. 1978a. What is an upwelling ecosystem?. In: Upwelling Ecosystems, Boje R, Tomczak M. (eds.): 12-14. Springer Verlag, NY.

Margalef R. 1978b. Life-forms of phytoplankton as alternatives in an unstable environment. Oceanologica Acta, 1: 493-509.

Mullin MM. 1969. Production of zooplankton in the ocean: the present status and problems. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev., 7, 293–310.

Mullin MM, Sloan PR, Eppley RW. 1966. Relationship between carbon content, cell volume, and area in phytoplankton. Reprinted from Limnology and Oceanography, Vol. 11 (2): 307-311.

Nelson DM, Goering JJ, Boisseau DW. 1981. Consumption and regeneration of Silicic Acid in three coastal upwelling systems. En F. A. Richards [ed.], Coastal Upwelling. Coastal and estuarine Science 1. American Geophysical Union.Washington. p. 242-256.

O´Brien JJ, Busalacchi A, Kindle J. 1981. Ocean models of El Niño. In: Resources Management and Environmental Uncertainty: Lessons from Coastal Upwelling Fisheries, Glantz M, and Thompson D. (eds.), Vol. 11: 159-212. Wiley Interscience

Ochoa N, Rojas de Mendiola B, Gómez O. 1985. Identificación del fenómeno El Niño a través de los

organismos fitoplanctónicos. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. Extraordinario/GTZ, El Niño, su impacto en la fauna: 23 - 31.

Pennigton JT, Mahoney KL, Kuwahara VS, Kolber DD, Calienes R, Chávez FP. 2006. Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. Progress in Oceanography 69 (2006): 285-317.

Platt T, Gallegos CL, Harrison WG. 1981. Photo inhibition of Photosynthesis in natural assemblages of Marine Phytoplankton. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. Extraordinario/ ICANE: 102-111.

Redfield AC. 1942. The processes determining the concentration of oxygen, phosphate and others organic derivatives within the depths of the Atlantic Ocean. Papers Phys. Oceanogr. Meteorol. 9 (2): 1-22.

Redfield AC, Keys AB. 1938. The distribution of ammonia in the waters of the Gulf of Maine. Biol. Bull., 74: 83-92.

Redfield A, Ketchum B, Richards F. 1963. The influence of organisms on the composition of sea water. The Sea, Hill MN. (ed.): 26-27, Willey, NY.

Richman JG, Smith SL. 1981. On the possible enhancement of oxygen depletion in the coastal waters of Peru between 6°S and 11°S. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. Extraordinario/ ICANE: 22-33.

Rojas de Mendiola B. 1971. Some observations on the feeding of the Peruvian anchoveta *Engraulis ring ns* J. in two regions of the Peruvian coast. In: Fertility of the Sea, Costlow J. (ed.), Vol. 1: 417-440.

Rojas de Mendiola B. 1981. Seasonal phytoplankton along the Peruvian Coast. In: Coastal Upwelling, Richards F. (ed.): 348-356. American Geophysical Union, Was. DC, USA.

Rojas de Mendiola B, Gómez O, Ochoa N. 1985. Efectos del fenómeno El Niño sobre el fitoplancton. Bol. Inst. Mar Perú. Vol. Extraordinario. 33-40 pp

Ryther JH. 1963. Geographic variations in productivity, In The Sea, Hill M. (ed.) Vol. 2: 347-380.

Ryther JH. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. Science, 166: 72-76.

Ryther J, Menzel D, Hulburt E, Lorenzen C. Corwin N. 1970. The production and utilization of organic matter in the Peru Coastal Current. A. Bruun Southeastern Pacific Biological Oceanogrophic Program of the National Science Foundation, March 1970: 4.3-4.12.

Smith RL. 1981. A comparison of the structure and variability of the flow field in three coastal upwelling regions: Oregon, Northwest Africa and Peru. In: Coastal Upwelling Richards F. (ed.): 107-118. American Geophysical Union, Wash. DC. USA.

Smith WO, Barber RT. 1979. A carbon budget for the autotrophic ciliate *Mesodinium rubrum*. J. Phycol. 15:27-33

Smith RL, Enfield DB, Hopkins T, Pillsbury R. 1971. La circulación en un sistema de afloramiento: campaña PISCO. Inv. Pesq.35 (1): 9-24.

Sorokin Yu I. 1981. Marine microheterotrophs. In: Longhorst, H. (ed.) Analysis of marine ecosystems. Academic Press, London, p. 293-342

Sorokin Yu I, Kogeltshatz J. 1979. Analysis of heterotrophic microplankton in an upwelling area. Hydrobiol.66: 195-208.

Steeman Nielsen O. 1952. The use of radio-active (C_{14}) for measuring organic production in the sea. J. Cons. perm. int. Explor. Mer. 18:117-140.

Strickland JDH. 1972. Research on the marine planktonic food web a t the Institute of Marine Resources: A review of the past seven years of work. Oceanogr. Mar Biol. Ann. Rev. 1972. Barnes H. (ed.): 10: 349-414, Pub. Allen and Unwin Ltd, London.

Strickland JDH, Eppley RW, Rojas de Mendiola B. 1969. Poblaciones de fitoplancton, nutrientes y fotosíntesis en aguas costeras peruanas. Bol. Inst. Mar Perú Vol. 2 (1).

Strickland JDH, Carlucci AF, Eppley RW, Holmes RW, Holm- Hansen O, Linn RJ, Mullin MM, Stearns CR, Williams PM. 1967. A cruise off the coast of Peru aboard BAP/Unanue, 13 February-6 April 1966. Institute of Marine Resources, University of California, Marine Food Chain Group. IMR 67-9, Data Record Cruise FCG 66-1: 176 pp.

Sverdrup H U, Johnson M W, Fleming R H. 1942. The Oceans, Their Physics, Chemistry, and General Biology. New York: Prentice-Hall, c1942. http://ark.cdlib.org/ark:/13030/kt167nb66r/

Valdivia J. 1976. Aspectos biológicos del fenómeno El Niño Parte II: La población de anchoveta. Actas de la Reunión de Trabajo sobre el fenómeno conocido como El Niño, Guayaquil, Ecuador. FAO Informes de Pesca N° 185.

Walsh JJ. 1971. Un modelo de simulación del flujo de nitrógeno en el sistema de afloramiento de Perú. Inv. Pesq. 35 (1): 309-330.

Walsh JJ. 1975. A spatial simulation model of the Peru upwelling ecosystem. Deep -Sea Research Vol. 22: 201-236.

Walsh JJ. 1977. A biological sketchbook for an eastern boundary current. In: The Sea, Goldberg E, Mc Cave I, O´Brien J, Steel J. (eds.), Vol. 6: 23-968, NY.

Walsh JJ. 1981. A carbon budget for overfishing off Peru. Nature 290: 300-304.

Whitledge T E. 1981. Nitrogen recycling and biological populations in upwelling ecosystems. Coastal upwelling. Coast. Estuar. Sci. No. 1, pp. 257-273.

Wooster WS, Gilmartin M. 1961. The Peru – Chile Undercurrent. J. Mar. Res. 19. 97-122.

Wooster WS, Chow T, Barret I. 1965. Nitrite distribution in Peru current waters. J. Mar. Res., 23 (3): 210-221.

Wyrtki K. 1963. The horizontal and vertical field of motion in the Peru Current. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. 8: 311-346.

Wyrtki K. 1965. Surface currents of the eastern tropical Pacific Ocean. Bull. Inter- Amer. Trop. Tuna Comm. 9 (5): 271-304.

Wyrtki K. 1966. Oceanography of the eastern equatorial Pacific Ocean. Oceanography and Marine Biology Annual Review, 4. 33-68.

Wyrtki K. 1967. Circulation and water masses in the Eastern Equatorial Pacific Ocean. Int. J. Oceanol. and Limnol. Vol. 1: 117-147.

Zuta S. 1988. Variations of the mass field and currents off the Peru coast. 1988. IOC, UNESCO, Technical Series N° 33 (4): 55-75.

Zuta S, Guillén O. 1970. Oceanografía de las aguas costeras peruanas. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. 2 (5): 157-324.

Zuta S, Rivera T, Bustamante A. 1978. Hydrologic aspects of the main upwelling areas off Peru. In Upwelling Ecosystems, Boje R. and Tomczak M. (eds.): 235-257. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 Fitoplancton

El mejor método para evaluar el fitoplancton continúa siendo el examen visual y la medición de las especies fitoplanctónicas, pero se encuentran dos problemas principales relacionados a: 1) la mejor forma de preservar muestras para realizar los conteos, desde que la fijación y preservación del fitoplancton y micro zooplancton no ha sido resuelta satisfactoriamente y 2) la dificultad en aligerar el proceso para trabajar numerosas muestras de campo. La técnica para revisión taxonómica y abundancia numérica se hace con microscopio de fase invertida Utermohl (1958) y también se usa el contador Coulter Counter que incrementa velocidad y precisión, pero tiene la desventaja que se pierde información en poblaciones naturales debido a la presencia de gran cantidad de material detrítico (80%) y las células pequeñas no pueden ser estimadas en forma separada.

La biomasa de fitoplancton se expresa usualmente como la cantidad de clorofila por volumen de agua o como la cantidad contenida bajo un metro cuadrado de superficie de agua en la zona eufótica. Sin embargo, la tasa a la cual el material de las algas es producido (producción primaria), es de mayor interés ecológico que la medida instantánea de la biomasa; el método más usado es del C_{14} (Steeman Nielsen 1952, Strickland 1972).

Se considera de gran importancia contar con información de los diferentes índices de fitoplancton como número de células, biomasa, clorofila (µg/L), tasas de crecimiento (d/d), producción primaria (mgC/m^3/d) e índice de productividad (mgC/clor-a/día) que llevan a una interpretación más dinámica e integrada del fitoplancton. Además de los cambios de la tasa de carbono/clorofila causados por la temperatura, limitación de nutrientes y de luz sobre el índice de productividad o "números de asimilación" hay otro factor que tiende a dificultar los cambios en dicho índice que es la variación en la tasa de crecimiento de la célula.

3.1.1 Medida de crecimiento y de productividad

La tasa de crecimiento del fitoplancton (µ) en cultivos de laboratorio, frecuentemente es medida por la proporción de incremento en la concentración de células, cuando la cuenta es determinada a intervalos de tiempo.

En ecología marina, la fijación fotosintética de carbón (C_{14}) en un volumen de agua en ambientes naturales es el parámetro comúnmente usado para conocer el crecimiento del fitoplancton, pero esta medida es menos informativa que la tasa de crecimiento de células individuales (específico) en una población (Eppley y Strickland, 1968). Consecuentemente, su cálculo requiere una medida simultánea de biomasa celular y la tasa de producción primaria o alternativamente una medida directa de la tasa de división celular. La constante de crecimiento (k) es medida como:

$$\text{Log } k = \frac{1}{T} \text{ Log2} \quad \frac{\text{número de biomasa a un tiempo 1}}{\text{número de biomasa a un tiempo 0}}$$

Muchas especies del fitoplancton son capaces de dividirse una vez por día y algunas especies más pequeñas se dividen aún más rápidamente. El crecimiento o tasa de reproducción más rápido es del orden de varias horas, generalmente las comunidades de fitoplancton requieren por lo menos un día para doblar la población.

La estimación del fitoplancton (biomasa) en un área puede ser determinada por el número de células, volumen total o clorofila-a.

El standing stock se refiere al número de organismos por unidad de área o por unidad de volumen de agua en el momento de muestreo. El fitoplancton de las muestras de agua, puede ser medido por conteo de células de fitoplancton preservado y filtrado, se da en número de células por volumen de agua. Debido a que el fitoplancton varía mucho en tamaño, los números totales no son ecológicamente significativos como estimados de su biomasa (Lalli y Parsons, 1993).

La biomasa es definida como el peso total de todos los organismos en un área o volumen (número total por peso promedio). Es posible contar a los organismos y medir volúmenes de fitoplancton electrónicamente, el método trata de proveer un estimado de biomasa de fitoplancton, aunque el volumen celular no siempre refleja con precisión el peso celular; en este caso, la biomasa se expresa como el volumen total de las células por unidad de volumen de agua (número total x volúmenes = mm^3) de todos los organismos. La distinción entre standing stock y la biomasa no siempre es evidente y frecuentemente se usan como sinónimos.

Otra forma útil de comparar las tasas de crecimiento de fitoplancton, es expresar el crecimiento como un incremento del número de células, para organismos unicelulares, esto es una función exponencial (Lalli y Parsons, 1993) que se expresa:

$$(N_0 + \Delta N) = N0e^{\mu t}$$

N_0 = Población de células al inicio
ΔN = Número producido durante tiempo t
μ = Crecimiento constante de la población por unidad de tiempo

Si ΔN ha sido medido en unidades de carbono fotosintético (C_{14} asimilado) entonces N_0 puede ser expresado

como la cantidad total de carbono del fitoplancton en lugar del número de células.

Una expresión adicional derivada de la ecuación anterior es el doubling time definido como el tiempo requerido por una población para incrementar 100%, que se expresa:

$Nt = N_0 e^{\mu t}$

El reciproco del doubling time (o 1/d cuando d es en días), da el tiempo de generación como número de generaciones producidas por día. La tasa de crecimiento (μ) es frecuentemente expresada en términos del doble de carbono celular por día (d/d).

3.1.2 Estimación de carbono celular

Los métodos directos para estimación del carbono del fitoplancton no son adecuados debido al carbono detrítico en aguas naturales, por lo que se usan métodos indirectos. Dos métodos fueron sugeridos para estimar el contenido de carbono en el fitoplancton (Eppley, 1972), de los cuales el primero ha sido más usado en la investigación:

A. Todas las células de las muestras son contadas y medidas, permitiendo que el volumen celular de cada especie pueda ser calculado. El carbono es computado del volumen usando ecuaciones de Mullin et al. (1966). El carbono de cada célula se obtiene de la concentración de células de la especie, sumándose luego el carbono total de todas las especies. Varias aplicaciones de este método han sido publicadas por diferentes investigadores, entre ellos Strickland et al. (1969), Holm-Hansen (1969), Eppley et al. (1970).

B. En el segundo método se determina el contenido de Adenosina Trifosfato (ATP) de la materia orgánica particulada retenida en un filtro, el ATP que es restringido a células vivas puede incluir además bacterias, protozoos y otros microorganismos. Los estimados de ATP guardan relación con los resultados del primer método y la tasa de C/ATP se aproxima a 250.

3.2 Clorofila-a

La clorofila-a al igual que muchas moléculas orgánicas tiene la propiedad de la fluorescencia, que es la habilidad de absorber luz a una longitud de onda y emitirla a otra de longitud más grande especialmente del espectro de luz visible. Las clorofilas se caracterizan por dos máximos principales de absorción de luz, uno en la región azul y otro en la roja (Lorenzen, 1965).

En base a esa característica se estudiaron y propusieron los métodos fluorométricos (Yentsch y Menzel 1963, Holm-Hansen et al. 1965, Lorenzen 1965), en los cuales un volumen conocido de agua es filtrado y los pigmentos de las algas retenidas en el filtro son extraídos en acetona como solvente.

3.2.1 Espectrofotometría

El método espectrofotométrico en el que se mide la extinción de diferentes longitudes de onda en un haz de luz a través de la muestra, es muy usado para determinar la concentración de clorofila (Strickland y Parsons 1965, 1972; Lorenzen 1967).

La clorofila-a establecida por fluorescencia varía más o menos 20% del valor determinado por espectrofotómetro (Holm-Hansen et al. 1965). La técnica de espectrofotometría descrita por Strickland y Parsons (1965, 1972) es el método clásico muy usado en la mayoría de instituciones científicas, e incluido en las recomendaciones del Comité SCOR/UNESCO (1966). Actualmente, existen métodos con innovaciones del mismo como las de Lorenzen (1967), Jeffrey (1980), Parsons et al. (1984). En IMARPE se ha usado el método con espectrofotómetro siguiendo a Strickland y Parsons (1965) y desde 1967 a Lorenzen (1967), quien describió un método alternativo usando espectrofotómetro con lecturas en dos longitudes de onda (750-665 Nm) antes y después de acidificación con HCl diluido y tiene la ventaja de requerir un menor volumen para el filtrado de agua de mar.

3.2.2 Fluorimetría

Método Holm-Hansen

La concentración de clorofila-a se estima colocando el extracto de la muestra en el fluorómetro para medir la fluorescencia. La biomasa se expresa como cantidad de clorofila por volumen de agua o como la cantidad contenida en la columna de agua bajo la superficie de un metro cuadrado de área en el mar.

Es esencial evitar que las soluciones se vuelvan ácidas (pH <5) en cualquier paso de la técnica de extracción de clorofila, separación y conservación de los filtros; generalmente esto se asegura con carbonato de magnesio (sal básica inorgánica) que se agrega al solvente. El método fluorométrico con equipos Turner (Yentsch y Menzel 1963, Holm-Hansen et al. 1965, Lorenzen 1965) puede ser usado casi específicamente para determinar la suma de clorofila-a, clorofilida-a y los productos de degradación o feoformas, la suma de feofitina-a y feoforbido-a, simultáneamente.

Método High Performance Liquid Chromatography (HPLC)

El método fluorométrico de Holm-Hansen (1965) ha sido muy usado, pero se han detectado errores

potenciales en la determinación de clorofila-a por la técnica de acidificación, especialmente cuando está presente la clorofila-b (Gibbs 1979, Lorenzen 1967, 1981). Generalmente, se ha asumido que las concentraciones de ese pigmento (b) en relación a clorofila-a son más bajas en los ecosistemas marinos; sin embargo, el concepto de esa situación ha cambiado. El análisis por cromatografía líquida de alta eficiencia o rendimiento (HLPC), ha mostrado que la clorofila-b es muy común en dichos ambientes (Bidigaire et al. 1986, Gieskes y Kraay 1986).

El reconocimiento relativamente reciente de las proclorofitas en océanos oligotróficos (Chisholm et al. 1988), tiene especial interés en relación al uso de técnicas convencionales de acidificación, de fluorescencia para determinar clorofila-a, incluyendo divinyl clor-a; desde que se determinó que el fitoplancton es caracterizado por altas tasas de divinyl clorofila b: divinyl clorofila-a, aproximadamente 1:1 (Goericke y Repeta 1992).

Estos avances han contribuido a incrementar la popularidad de la técnica de High-Performance Liquid Chromatography (HPLC) que provee medidas precisas de clorofila-a, no obstante la abundancia de clorofilas accesorias, productos de degradación y carotenoides, cada uno de los cuales tiene un espectro específico (Wright et al. 1991), lamentablemente la instrumentación de la técnica es aún muy costosa.

Método Welschmeyer (1994)

Una alternativa a la técnica anterior es el método de Welschmeyer (1994), basado en el popular método de Holm-Hansen et al. (1965), pero con modificaciones en las características ópticas de los filtros del fluorómetro usado comunmente. La nueva combinación consiste en una lámpara: F4T4.5B2 y filtros de excitación - emisión: 436/480 nm.

El método provee medidas sensibles de clorofila-a, libre de errores asociados a la técnica convencional de acidificación, manteniendo respuestas de fluorescencia menos sensibles de clorofila-b y feopigmentos. Usa características ópticas de banda angosta y el análisis es razonablemente económico. Actualmente, se está tratando de estandarizar esa metodología, a nivel global, (POGO/IEC Clorophyll-a Inter-calibration at the different laboratories, Plymouth Laboratory, 2006).

3.3 Feopigmentos

La clorofila-a puede ser convertida rápidamente a feofitina por adición de un ácido diluido y débil. Al realizarse la reacción en una muestra dada, la absorbancia de la solución es reducida (Vernon 1960). Las feo-formas de clorofila: feofitina y feoforbido no muestran reducción en la absorbancia por adición del ácido. Esta propiedad de convertir la clorofila a feopigmentos, dio origen al método para determinar clorofila-a en muestras que contienen productos de descomposición de pigmentos clorofílicos o feopigmentos. (Yentsch y Menzel 1963; Holm-Hansen et al. 1965). Un método similar con medidas espectrofotométricas, en el cual las absorbancias son medidas a solo dos longitudes de onda 750 y 665 mμ, antes y después de la acidificación de la muestra (Lorenzen 1967), permite medir las tres clorofilas a, b, c y sus formas degradadas (feo-formas), ese método tiene la ventaja de requerir solo una pequeña cantidad de agua de muestra.

3.4 Fotosíntesis/Método de C_{14}

En el método de C_{14} la incorporación del trazador se usa como punto de inicio. Una cantidad definida de $C_{14}O_2$ es añadida al agua de mar en la cual el contenido de CO_2 total es conocido.

El principio básico del método asume que el $C_{14}O_2$ es asimilado por las algas planctónicas solo a través de la fotosíntesis y a la misma tasa que el $C_{12}O_2$ del ambiente. Al determinar el contenido de C_{14} en las algas después del experimento, también se determina la cantidad total del carbono asimilado, (multiplicando la cantidad medida de C_{14} por un factor correspondiente a la tasa entre CO_2 total y $C_{14}O_2$ en el agua al inicio del experimento). La cantidad de carbono asimilado se determina midiendo la radiación-beta (β) del plancton retenida en los filtros. En líneas generales, es el método por el cual la intensidad de fotosíntesis puede ser medida en una cantidad de agua que contiene fitoplancton, pero en la práctica hay numerosos factores que considerar en su aplicación.

La producción primaria es estimada usualmente por una de las tres formas del método de C_{14}:

- Incubación in situ en la cual, las muestras son suspendidas en línea dentro de la columna de agua en cada una de las profundidades en las que fueron colectadas, de acuerdo al porcentaje de luz superficial.
- Incubación simulada in situ donde las muestras en botellas con filtros, son incubadas en la cubierta de un barco en sistemas diseñados para que reciban la fracción de radiación solar de superficie correspondiente a la luz de la profundidad donde fueron obtenidas.
- Incubación con luz artificial en la cual las muestras son incubadas en un gradiente de luz, generalmente en laboratorio.

Una de las críticas al método de C_{14} es que se ignora o no se simula una característica importante del

ambiente planctónico relacionada con el movimiento del fitoplancton que es libre en su ambiente natural, donde circula pasivamente dentro del gradiente vertical de luz, mientras que en los procedimientos de incubación se mantiene al fitoplancton a la luz fija de una profundidad determinada por varias horas (Harris 1978, Marra 1978 a, b). Otro aspecto considerado es que no obstante que los métodos in situ y simulado in situ integran las fluctuaciones de luz que ocurren en la superficie del mar, ninguno incluye la variabilidad temporal de la radiación que resulta de la mezcla vertical. La magnitud de esta variabilidad depende de la intensidad de la mezcla y de la fuerza o intensidad del gradiente vertical de luz (Gallegos y Platt 1982).

Existe controversia en lo que respecta a C_{14} sobre si subestima sistemáticamente la producción, hay incertidumbre en relación a aguas oligotróficas y menor incertidumbre para aguas eutróficas. Asimismo, existen "efectos de recipiente" o inhibición dependiente del tiempo por confinamiento del fitoplancton oligotrófico en incubaciones de 24 horas (Venrick et al. 1977, Barber et al. 1985).

Se describe la información básica sobre el método C_{14}, su aplicación, los instrumentos, su uso y las modificaciones en base a la experiencia del laboratorio en la Agencia Internacional para Determinación de C_{14} (Dinamarca), llenando los requerimientos respecto a la adecuación científica y a la simplicidad en la operación.

Procedimiento

a. Mediciones de luz

Para determinar la producción fotosintética en la columna de agua, es necesario medirla en una serie de muestras tomadas a varias profundidades de la zona eufótica, las cuales son seleccionadas en correspondencia a porcentajes de la intensidad de luz superficial. El primer paso es medir la luz, lo cual puede hacerse con fotómetro submarino o con disco Secchi. En nuestro medio se usa más este último y se procederá a su descripción. En las medidas de fotosíntesis se consideran importantes tres profundidades que corresponden al 100% de luz (en superficie), 10% y 1% (Steeman-Nielsen 1952, 1958). Sin embargo, se recomienda medir en la zona eufótica una o dos profundidades adicionales, para intensidades de luz intermedias a las anteriores, usando el 50% y 25% de luz superficial o comprendida entre las profundidades de 10% y 1% de luz (Steeman-Nielsen 1952; Levinton 1982).

El disco Secchi es bajado lentamente por el lado soleado del barco mediante una cuerda (50 m) en la que se ha señalado el metraje, se anota la profundidad a la cual desaparece el disco. El instrumento debe descender una vez más con unos cuantos metros adicionales de cuerda, luego se le suspende hasta que aparezca nuevamente, la profundidad a la cual reaparece se anota y se le define como *a*. La profundidad del 1% de luz superficial es aproximadamente la profundidad de compensación (límite inferior de la zona eufótica), que es definida como la profundidad en la cual, la asimilación y la tasa de respiración son equivalentes, durante un día y una noche (24 h). La fórmula para los cálculos es:

a (2.2)	= b	profundidad del 1% de luz
b/2	= c	profundidad del 10% de luz

Esta fórmula varía en las diferentes regiones, pero puede ser desarrollada para otras áreas realizando medidas paralelas con fotómetro submarino. La profundidad del 10% de luz, registrada con el fotómetro debe ser aproximadamente la mitad de la profundidad del 1% de luz (Levinton 1982; Steeman-Nielsen et al. 1964).

Realizando un ploteo de las lecturas del fotómetro en papel semilogarítmico, es posible chequear los registros del disco Secchi, los cuales resultarán en línea recta, asumiendo que no hay capa de discontinuidad con reducción de transparencia. Los registros obtenidos sirven para elaborar tablas que se usan en la práctica.

El coeficiente de extinción en la columna de agua puede ser calculado con datos del disco Secchi según la fórmula:

$$K = \frac{2{,}3 \log I_1 - \log I_2}{d_2 - 2_1}$$

K	coeficiente de extinción
I_1	es la intensidad a profundidad (d_1)
I_2	es la intensidad a mayor profundidad (d_2)
d	profundidad a la que desaparece el disco
K	$\frac{2{,}3}{}$ Factor *

* El factor puede variar de 2,1 a 2,3 dependiendo del tipo de agua donde se hacen las medidas.

Las ventajas del disco Secchi son la simplicidad de su operación y la información resulta suficientemente válida para las estimaciones de producción primaria. Después de determinar las profundidades para el muestreo en la zona eufótica se procede a colectar las muestras.

En aguas costeras peruanas, se realizaron numerosas medidas de luz en la superficie del mar con un piroheliómetro Eppley, inicialmente a bordo del BAP/Unanue (Strickland et al. 1969), obteniéndose un valor promedio de 2,8, sugiriendo el uso de un factor 3 para los cálculos de profundidad (ploteo semilogarítmico). Es decir, la profundidad del 1% de luz superficial es

tres veces (factor) la profundidad del disco Secchi (Strickland et al. 1969). Durante el desarrollo del Proyecto OEA/IMARPE sobre Producción Primaria (1971-1985) se realizaron también medidas de luz con similares resultados. La zona eufótica fue definida como la porción de la columna de agua que está sobre la profundidad del 1% de luz superficial.

b. Isótopo C_{14} y ampollas

La técnica es relativamente simple pero se debe realizar un trabajo muy cuidadoso en todos los pasos a fin de evitar posibles errores y sobre todo la contaminación del equipo. El C_{14} es un isótopo emisor de partículas beta (β) con una energía máxima de partícula de 0,158 MeV y un período medio de vida de 5500 años, por lo que las muestras pueden ser guardadas por mucho tiempo sin reducción de su actividad.

La solución de $NaHC_{14}O_3$ es producida a partir de $BaC_{14}O_3$ en un sistema cerrado de evacuación, el $C_{14}O_2$ es liberado por acidificación y absorbido en una solución de NaOH. La solución principal es diluida con agua destilada deionizada y el pH ajustado a 9,5 añadiendo HCl en cantidades determinadas por tritación de una pequeña parte de la solución. La ventaja del método de destilación para la preparación de la solución de $NaHC_{14}O_3$ en estudios de productividad, es que no es tóxico; el método más simple es diluyendo una solución comercial de alta concentración de actividad específica requerida, pero no es seguro o no está libre de contaminación.

Todos los instrumentos y material de vidrio que estuvieron en contacto con el isótopo deben ser lavados usando varias veces agua de mar, agua dulce y agua destilada. Debe evitarse el crecimiento de bacterias que generaría errores en los experimentos; las botellas no se deben tapar hasta que estén secas. Es necesario lavar las botellas u otro material de vidrio usando HCl diluido, no se debe usar ácido crómico porque puede dañar el fitoplancton.

Las ampollas estandarizadas de la Agencia Internacional para Determinación de C_{14} (Dinamarca) contienen un mililitro (mL) de una solución esterilizada de 2,2 nm de $NaHC0_3$, con una actividad de 4 μCi y rango de pH de 9,5-10,0. Las ampollas son producidas por esa agencia especializada, en batchs de 1000 ampollas de 1 mL. El IMARPE ha usado estas ampollas (1964-1985) adquiriéndolas directamente o a través del Proyecto OEA/IMARPE (1971-1985).

c. Experimentos

La técnica usada en IMARPE se describe según la Agencia Internacional para Determinación de C_{14} (Steemann-Nielsen et al. 1970), con modificaciones aplicadas en el proyecto CUEA (1976-1977).

La preparación de los experimentos se desarrolla en un laboratorio que no reciba directamente luz, se deben cubrir las muestras con papel platina para evitar afectar al fitoplancton que se traduce en inhibición u otro efecto que altera los resultados; el cuidado y rapidez son esenciales desde que se inicia la incubación hasta el término del trabajo.

El proceso se inicia con la anotación del número del batch de la ampolla de C_{14} a usarse, debido a que la actividad específica por ampolla puede variar de batch a batch. Antes de comenzar el muestreo, se debe tener listo el material necesario que consta de: botellas no tóxicas limpias, secas, numeradas y con los filtros de luz correspondientes, jeringas esterilizadas para las ampollas, navajas para cortar las ampollas y guantes para manipular el material, el cual debe colocarse en un depósito plástico. El volumen de las botellas generalmente usado para los experimentos es 100, 50 o 25 mL.

Cuando las muestras de las diferentes profundidades han sido colectadas, se inicia la adición de C_{14}, para ello se debe verificar que todo el líquido se encuentre en la parte inferior de la ampolla antes de abrirla. La botella en la que se experimentará se debe enjuagar con un poco de la muestra de agua a revisar para luego llenarla hasta la mitad.

El contenido de cada ampolla se transfiere a cada botella experimental usando una jeringa. El volumen de la botella se completa hasta el cuello con el agua para analizar dejando un espacio con aire y se cierra herméticamente. Las muestras se colocan en la oscuridad hasta que todas las botellas estén listas. Si se tiene el mismo batch de ampollas se puede usar la misma jeringa para todo el experimento.

La producción primaria neta es menor de 1 $mgC/m^3/d$ en áreas oligotróficas y excede a unos cientos de $mgC/m^3/d$ en costas fértiles o productivas, consecuentemente el problema es detectar el consumo entre 0,01 y 2% del total de carbono en una muestra de agua de mar, si los experimentos no exceden un período de 5-10 horas, (Steeman-Nielsen et al. 1952; Gargas 1975).

d. Tiempo de incubación

La técnica "in situ" para medir la producción primaria proporciona la máxima aproximación disponible para la producción marina. Sin embargo, todavía es una medida relativa, debido a lo inadecuado de incubar las muestras por más de la mitad de un día de luz. Es conocido que la primera mitad del día da resultados más altos que la segunda mitad del mismo, cuando se observa la "depresión de la tarde". En los períodos usados: amanecer-mediodía o mediodía-atardecer, los resultados no pueden ser directamente comparados, debe usarse uno de ellos.

El período más conveniente en experimentos in situ es mediodía al atardecer. La experiencia ha mostrado que los experimentos simulados in situ no difieren significativamente de los que se realizan in situ simultáneamente y por su factibilidad los experimentos simulados in situ son los más usados. En conexión con esto se puede enfatizar que la periodicidad diaria de la tasa fotosintética ocurre especialmente en el Pacífico tropical bajo luz saturada (ubicación latitudinal). La tasa máxima es encontrada en la mañana y la mínima a medianoche observándose, una caída al iniciarse la noche. Por lo tanto, la hora del día es un factor esencial para estudios comparativos de la tasa fotosintética durante los cruceros de muestreo, los experimentos deben ser realizados a un tiempo específico del día, las medidas de luz y muestreo del agua deben realizarse justo antes del mediodía.

El método básico de Steeman-Nielsen (1952) descrito también por Strickland y Parsons (1972) consideraba la preparación de dos botellas para cada profundidad, una con filtro para incubar a la luz correspondiente y otra para el experimento de fijación obscura, esta última botella es negra. En la metodología del IMARPE a partir de 1976 se reemplazaron las botellas negras usando el T_0 (tiempo inicial cero o blank), como referencia del contenido de clorofila y producción primaria al tiempo inicial del experimento (Huntsman, 1974).

Los filtros metálicos de diferente tamaño de malla cubren las botellas para simular los porcentajes de intensidad de luz real a las diferentes profundidades; las muestras de superficie son colocadas en el incubador sin ninguna malla o filtro. El incubador debe mantenerse lleno de agua cubriendo las botellas y colocado en un lugar de la cubierta del buque donde no caiga sombra sobre ellas, es mantenido con agua circulante a temperatura de superficie, la cual se mide al inicio del experimento. Los movimientos del barco son suficientes para agitar las botellas; al término de la incubación se procede inmediatamente a la filtración, las muestras son mantenidas en la oscuridad hasta que se inicie el proceso.

e. Filtración del fitoplancton

Al terminar el periodo de exposición de las botellas experimentales a la luz, se retiran las muestras de los incubadores, se filtran las muestras en un tiempo no mayor a 10 minutos. Si la concentración de fitoplancton es muy alta, debe filtrarse solo una fracción de la muestra de agua, anotándose el volumen exacto de la muestra de agua filtrada. Para reducir la posibilidad de ruptura de las células más frágiles, la presión o vacío de la bomba de filtración no debe exceder a 0,3 atm y la bomba debe ser detenida inmediatamente después de que el líquido ha pasado a fin de evitar pérdida de radioactividad, debido a la falta de humedad. La filtración debe hacerse en un área semioscura y los filtros deben ser tratados en la siguiente secuencia:

a. Los filtros son colocados en un desecador con un pequeño depósito conteniendo formol de 35% para evitar pérdida de radioctividad debido al cambio enzimático entre el $C_{14}O_2$ de las algas y el $C_{12}O_2$ del aire.

b. Después de 2 minutos se colocan en otro desecador con silica gel para secar los filtros hasta el día siguiente.

c. Los filtros secos son colocados sobre un disco de porcelana en el interior de un desecador adicional, conteniendo un recipiente con 50 mL de HCl; los filtros son expuestos al ácido clorhídrico por 5 minutos para remover los precipitados extracelulares de C_{14}.

d. Durante ½ hora los filtros son nuevamente secados. El posible exceso de gases de HCl se evita colocando hidróxido de sodio e hidróxido de calcio en un pequeño Petri dentro del desecador, en este último paso los hidróxidos deben ser constantemente reemplazados para asegurar su efecto.

e. Finalmente los filtros se colocan en los vials conteniendo el cóctel[1] para la cuenta de radioactividad.

El volumen de las botellas experimentales no juega ningún rol si el contenido total de la botella es filtrado. Si el volumen se incrementa la cantidad de plancton incrementa pero al mismo tiempo la dilución incrementa y una pequeña tasa de C_{14} es fotosintetizada. Un gran cuidado y limpieza debe mantenerse cuando se mide la fijación obscura en aguas oligotróficas para eliminar el crecimiento de bacterias.

f. Medida de radioactividad

Teoría sobre espectrometría nuclear

La espectrometría nuclear nació con el descubrimiento de las propiedades del yoduro de sodio; anteriormente se conoció que los isótopos radioactivos podían clasificarse de acuerdo a su energía pero no había detectores disponibles. Al conocerse que el sulfuro de zinc centellaba al ser bombardeado con partículas alfa, se diseñó un instrumento para observar ese centelleo. Aunque esos trazadores introdujeron su uso en aplicaciones médicas, se encontró que había muchos otros materiales con propiedades similares entre los que se incluyen algunos líquidos. Los avances hechos en la tecnología de espectroscopia de centelleo líquido han sido rápidos. La ventaja básica de un sistema de centelleo líquido es el incremento de la eficiencia obtenida cuando se cuentan emisiones beta muy débiles como las observadas en el isótopo tritium, debido a que la preparación de la muestra y el medio de detección eliminan esencialmente cualquier pérdida de absorción.

1 El cóctel usado para los filtros de las muestras que se colocan en vials recomendado por la Compañía Beckman, consiste de una solución universal de PPO-Tolueno, también se usa el Aquasol que viene ya listo para usar. Actualmente, el mercado ofrece una variedad de cocktails ya preparados, listos para distribuir en los vials donde se colocan los filtros.

Los elementos primarios de la vida son hidrógeno, carbono, fósforo, oxígeno y nitrógeno, los tres primeros tienen isótopos radioactivos con período de vida media suficientemente largo para ser útil en el campo de espectroscopia nuclear. Estos radioisótopos activos son emisores de beta "pura" (partículas β) no gamma; de acuerdo a esto, la mezcla con una solución de centelleo líquido da una ventaja en la eficiencia de detección sobre cualquier otro método de conteo.

La medida de radioactividad de las muestras parece ser muy simple pero hay muchos factores que pueden alterarla dando resultados falsos; aunque en la actualidad, los equipos vienen cada vez mejor computarizados y con software muy rápido, haciendo más fácil su uso, es útil puntualizar algunos aspectos.

El equipo debe ser calibrado para conseguir desintegraciones reales por unidad de tiempo o desintegraciones por minuto (DPM). Desde que la eficiencia de cuentas entre muestras es variable, se requiere un cómputo adicional para obtener una buena base de comparación entre muestras. La determinación más común para conseguir DPM, es la corrección de eficiencia absoluta que puede ser hecha por estandarización interna del equipo. Por razones prácticas el tiempo usado para el conteo de cada muestra en el equipo es 5-10 minutos. Se deben conocer las cuentas por minuto-cpm promedio de la ampolla de C_{14} que se usa para los cálculos respectivos.

El resultado de la medida de radioactividad está sujeto a variaciones estadísticas debido a que el número de desintegraciones por unidad de tiempo en la muestra no es constante. Es posible calcular el número de desintegraciones que deben ser registrados para obtener una medida de la actividad de la muestra con 1% de error (el error no debe exceder del 3%). El estándar de referencia debe ser siempre el primero en contarse, cuentas por minuto (cpm), luego el background siguiendo todas las muestras, al final se analiza nuevamente el background y el estándar.

g. Cálculo

Si la materia orgánica de las algas que contienen un isótopo de carbono de las muestras se coloca en un ambiente que tenga un isótopo de carbono diferente, entonces se espera que ocurra algún intercambio entre las dos formas isotópicas aparte de cualquier transferencia atribuida normalmente a la respiración o fotosíntesis. En el fundamento teórico para los cálculos se asume que el $C_{14}O_2$ es asimilado por las algas planctónicas solamente a través de la fotosíntesis y a la misma tasa que el $C_{12}O_2$, esto último se corrige posteriormente. La cantidad total de carbono asimilado es determinada midiendo el contenido de C_{14} encontrado en el plancton después del experimento. Solo es necesario multiplicar la cantidad del C_{14} por un factor correspondiente a la tasa entre el total de $C_{12}O_2$ y $C_{14}O_2$ en el agua al comienzo del experimento.

- El contenido de C_{14} es medido como cpm (cpm - cpm del background)
- El total del contenido de $C_{12}O_2$ en el agua es medido como mgC_{12}/L
- La cantidad de $C_{14}O_2$ usada en el experimento, es medida como cpm/ampolla para determinación de la actividad total de la ampolla

El cómputo debe ser:

$$C_{12}\text{ asimilado} = \frac{C_{14}\text{ asimilado} \times C_{12}\text{ disponible}}{C_{14}\text{ disponible}}$$

Sin embargo, la asimilación de $C_{14}O_2$ durante la fotosíntesis es 5% más lenta que la del $C_{12}O_2$ y hay una pérdida de C_{14} a través de la respiración de la materia producida durante el experimento mismo de casi el 6%. Además, la fijación en la oscuridad de las algas es mayormente 1 - 2% de la fijación a óptima intensidad de luz. Si estas tres correcciones parciales son añadidas a la corrección total (+5+6-1) se obtiene el +10%, este resultado de tasa de producción debe ser corregida además por un factor de 1.1 para representar la tasa de producción bruta.

Para facilitar la última conversión a producción por m^2, se multiplica los mgC/L por 1000 para convertir a mgC/m^3. Si el experimento se realizó durante la mitad de un día, se multiplica por 2 para conseguir la producción por día. La fórmula para calcular la producción bruta por día en las condiciones descritas es:

$$mgC/m^3/\text{día} = \frac{\text{cpm/ muestra} \times \sum C_{12}O_2\ (mg/L) \times 10^3 \times 1{,}1 \times 2}{\text{cpm / ampolla}}$$

Si el experimento ha sido realizado por un número definido de horas, la fórmula es:

$$mgC/m^3/h = \frac{\text{cpm/ muestra} \times \sum C_{12}O_2\ (mg/L) \times 10^3 \times 1{,}1}{\text{cpm / ampolla} \times \text{horas}}$$

Todas las cpm deben ser cuentas netas de cpm = cpm-cpm del background. Si solo una fracción de la muestra fue filtrada debe hacerse una corrección considerando el volumen de la muestra como "a" mL, siendo solamente "b" el volumen filtrado, el factor de corrección es a/b.

Asumiendo una eficiencia mínima de cuenta del equipo de 50% y que 200 – 300 cpm es la tasa de cuenta más baja permisible en el equipo, la mínima adición de carbón radioactivo para trabajo en áreas oligotróficas es 10 (μC) microcuries, (Strickland y Parsons 1965). Esta adición es independiente del volumen de agua estudiado; en general, no excede más de 50 μC de actividad en un experimento y lo preferible sería solamente la adición 1 – 2 μC por muestra.

Los cálculos descritos corresponden a la técnica básica de Steeman Nielsen (1952). La fórmula simplificada o de trabajo, usando los pasos enumerados y aplicando los diferentes factores parciales (CUEA/IMARPE) es:

$$\text{mg C/m}^3\text{/d} = \frac{(\text{cpm}_{24} - \text{cpm}_0)\ (W)\ (1{,}05)}{\text{DPM}}$$

Donde:

cpm_{24}	Cuentas por minuto del fitoplancton en muestras incubadas durante 24 horas
cpm_0	Cuentas por minuto de fitoplancton en muestra inicial (tiempo =0 horas)
DPM	Desintegraciones por minuto del C_{14} añadido a cada muestra
W	Peso de carbonato (24000 mg/m^3)
1,05	Constante para corregir las diferencias entre las tasas de absorción de C_{14} y de C_{12}
E	Eficiencia del conteo, basada en la adición de los estándares internos, con un rango de 0,82 a 0,95, dependiendo del cóctel de centelleo liquido usado

En agua de mar, la concentración de CO_2 generalmente es 90 mg/L = 24,5 mgC/L

Para estimar la fotosíntesis total por metro cuadrado o bajo 1 m^2 de la superficie del mar, se deben presentar gráficamente las determinaciones parciales (mgC/m^3/d) de las diferentes profundidades, Bresta (1975) (Fig. 1). El área a la izquierda de la curva representa la fotosíntesis bajo la superficie. Esta área está dividida en trapecios y los mgC/m^2/d para cada trapecio son calculados e integrados usando la forma geométrica para cada uno, obteniéndose:

$$\text{mgC/m}^2\text{/d} = \frac{(a+b)h_1 + (b+c)h_2 + (c+d)h_3 + (d+e)h_4}{2}$$

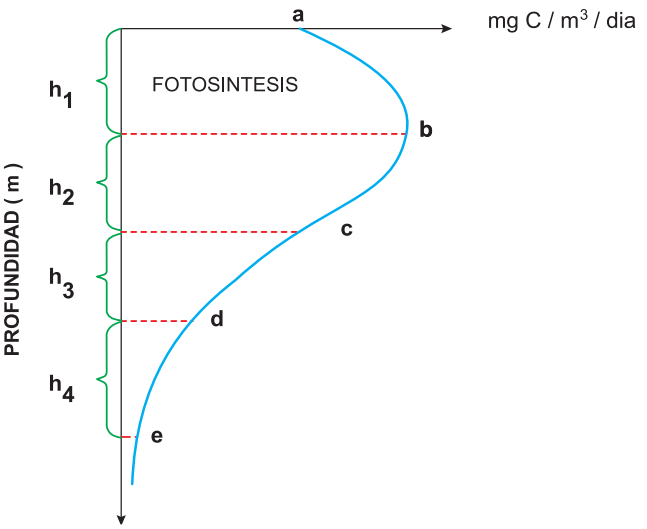


Figura 1.- Estimación de la fotosíntesis total integrada debajo de un metro cuadrado de superficie del mar, Bresta (1975)

3.5 Determinación de la producción nueva

En recientes años la producción nueva ha sido determinada por métodos físicos y químicos; desde que se conoce que el nitrógeno es limitante de la producción del fitoplancton en el océano, se le usa frecuentemente para definir y medir la producción nueva la misma que puede ser estimada como la tasa de transporte de nitrato a la zona eufótica, o tasa de nitrógeno orgánico que deja esa área. Las técnicas in vitro que pueden ser usadas para determinar la producción nueva son la asimilación de NO_{-3} y la evolución del O_2[18]. La colección de nitrógeno orgánico (N_{15}) también puede usarse en sedimentos superficiales para determinar la producción nueva (Millero 2006).

Uno de los métodos empleados en años recientes, se basa en el uso de trazadores (tritium-He_3, Ra_{228}), que incluye:

1. La medida de consumo de oxígeno que resulta de la producción en aguas superficiales y el transporte de carbono orgánico desde la zona eufótica; la integración vertical de las tasas de utilización de oxígeno puede ser usada para estimar la producción nueva. Este método da promedios de producción nueva de largo plazo (estacional a decadal) y en gran escala (1000 km).
2. Las medidas de tasas de producción de oxígeno en la zona eufótica.
3. El flujo de nitrato dentro de la zona eufótica, puede ser estimado determinando el balance entre el flujo ascendente de He_3 desde la termoclina y la pérdida a la atmósfera.

REFERENCIAS*

Metodologías

Fitoplancton

Eppley RW. 1972. Temperature and growth in the sea. Fishery Bull., Vol. 70 (4): 1063-1085.

Eppley R W, Strickland JDH. 1968. Kinetics of Marine Phytoplankton Growth. In: Advances in Microbiol. of the Sea, Vol.1, Droop MR, and Ferguson Wood J. (eds.), Academic Press, NY.

Eppley RW, Reid FMH, Strickland JDH. 1970. Estimates of phytoplankton crop size, growth rate and primary production. In: The ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September, 1967, Strickland JDH. (ed.): 33-42. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif 17.

Holm-Hansen O. 1969. Determination of microbial biomass in ocean profiles. Limnol. Oceanogr. 14: 740-747.

Lalli CM, Parsons TR. 1993. Biological Oceanography. An Introduction. Pergamon Press Inc. NY.: 301 pp.

Mullin MM. 1966. Relationship between carbon content, cell volume and area in phytoplankton. Reprinted from Limnology and Oceanography, Vol. 11, N° 2, April 1966: 307-311.

Steemann Nielsen O. 1952. The use of radio-active (C_{14}) for measuring organic production in the sea. J. Cons. perm. int. Explor. Mer. 18:117-140.

Strickland JDH. 1972. Research on the marine planktonic food web a t the Institute of Marine Resources: A review of the past seven years of work. Oceanogr. Mar Biol. Ann. Rev. 1972. Barnes H. (ed.): 10: 349-414, Pub. Allen and Unwin Ltd, London.

Strickland JDH, Parsons TR. 1972. A practical Handbook of Seawater Analysis. Fish. Res. Board Can. Bull. 167:311pp

Utermöhl H. 1958. Mitt. int. Ver. theor. angeb. Zur Vervollkommnung der Quantitativen Phytoplankton-Methodik. Limnol. 9: 1-38.

Clorofila

Bidigaire RB, Frank TJ, Zastrow C, Brooks JM. 1986. The distribution of chlorophylls and their degradation products in the Southern Ocean. Deep-Sea Res. 33: 923-937.

Chisholm SW et al. 1988. A novel, free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. Nature 334: 340-343.

Gibs CF. 1979. Chlorophyll b interference in the fluorometric determination of chlorophyll a and phaeopigments. Aust. J.Mar Freshw. Res. 30: 597-606.

Gieskes W W C, Kraay G W. 1986. Floristic and physiological differences between the shallow and the deep nanoplankton community in the euphotic zone of the open tropical Atlantic revealed by HPLC analysis of pigments. Mar. Biol. 91: 567-676.

Goericke R, Repeta D. 1992. The pigments of Prochlorococcus marinus: The presence of divinyl-chlorophyll a and b in a marine procaryote. Limnol Oceanogr 37:425–433

Holm-Hansen O, Lorenzen CJ, Holmes RW, Strickland JDH. 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. J. du Conseil, 30: 3-15.

Jeffrey SW. 1980. Algal pigments systems. In: Primary productivity in the Sea. Brookhaven Symp. Biol. 31: 33-58. Plenum.

Lorenzen CJ. 1965. A note on the chlorophyll and phaeophytin content of the chlorophyll maximum. Limnol. Oceanogr. 10: 482-483.

Lorenzen CJ. 1967. Determination of chlorophyll and phaeopigments: Spectrophotometric equations. Limnol. Oceanogr., 12: 343-346.

Lorenzen CJ. 1981. Chlorophyll b in the eastern North Pacific Ocean. Deep Sea Res. 28, 1049-1056.

Mullin MM, Sloan PR, Eppley RW. 1966. Relationship between carbon content, cell volume, and area in phytoplankton. Reprinted from Limnology and Oceanography, Vol. 11 (2): 307-311.

Parsons TR, Maita Y, Lalli CM. 1984. A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, Oxford, 173 pp.

Strickland JDH, Parsons TR. 1965. A Manual of Seawatwer Analysis. bull. fish Res. Bd. Canada, 165: 1-203.

Strickland JDH, Parsons TR.1972. A practical Handbook of Seawater Analysis. Fish. Res. Board Can. Bull. 167:311pp.

Welschsmeyer NA. 1994. Fluorometric analysis of chlorophyll-a and phaeopigments. Limnol. and Oceanogr. 39, 1985-1992.

Wright SW, Jeffrey SW, Mantoura RFC, Llewellyn CA, Bjornland T, Repeta D, Welschmeyer N. 1991. Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. Marine Ecology Progress Series. Vol. 77: 183-196.

Feopigmentos

Holm Hansen O, Lorenzen CJ, Holmes RW, Strickland JDH. 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. J. du Conseil, 30: 3-15.

Lorenzen CJ. 1967. Determination of chlorophyll and phaeopigments: Spectrophotometric equations. Limnol. Oceanogr., 12: 343-346.

Vernon LP. 1960. Spectrophotometric determination of chlorophylls and phaeophytins in planta extracts. Analyt. Cem.32: 1144-1150.

Yentsch CS, Menzel DW. 1963. A method for determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. Deep- Sea Res.: 221-231.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

Fotosíntesis

Barber R T, Kogelschatz JE, Chaw F, Thayer V. 1985. Nutrient and chlorophyll distribution in the equatorial Pacific Ocean, p. 149-155. Zn A. Leetman and J. Whitte [eds.], El Niño atlas 1982-l 983. U.S.GPO.

Bresta AM. 1975. Measurements of Primary Productivity by the C_{14} Method. Danish UNESCO Course, Steemann Nielsen and Staff of International Agency for C_{14} Determination. Denmark, 47 pp.

Gallegos CL, and Platt T. 1982. Phytoplankton production and water motion in surface mixed layer. Deep- Sea Res. 29: 65 - 76.

Gargas E. 1975. A manual for phytoplankton primary production studies in the Baltic. Baltic Marine Biologists, Pub. N° 2, Second Ed.: 88 pp. 1980.

Harris GP. 1978. Photosynthesis, productivity and growth: the physiological ecology of phytoplankton. Ergebenisse der Limnologie, 10: 1-179.

Hutsman SA. 1974. An evaluation of optimal conditions of determination of primary production. CUEA NEWSL. 3: 8-10.

Levinton JS. 1982. Marine Ecology. Prentice-Hall Inc. NJ.: 526 pp.

Marra J. 1978a. Effect of short term variations in high intensity on photosynthesis of a marine phytoplankter: A Laboratory simulated study. Mar. Biol. 46: 191- 202.

Marra J. 1978b. Phytoplankton photosynthetic response to vertical movement in a mixed layer. Mar. Biol. 46: 203 -208.

Steemann-Nielsen E. 1952. The use of radio-active (C_{14}) for measuring organic production in the sea. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. 18: 117-140.

Steemann-Nielsen E. 1958. Experimental methods for measuring organic production in the sea. Rapp. Cons. Explor Mer., 144: 38-46.

Steemann-Nielsen E. 1964. On a complication in marine productivity work due to the influence of ultraviolet light. J. du Conseil. 29 No 2. 130–135.

Steemann-Nielsen E. 1964. ICES C.M. Plankton Comm., Doc. 105, pp.1-2

Steemann-Nielsen E, Tai Soo Park. 1964. On the Time Course in Adapting to Low Light Intensities in Marine Phytoplankton J. Cons. int. Explor. Mer. 29 (1): 19-24. doi:10.1093/icesjms/29.1.19

Steemann Nielsen E, Kamp-Nielsen L, Wium-Andersen S. 1969. Influence of deleterious concentrations of copper on the photosynthesis of *Chlorella pyrenoidosa*. Physiol. Plant. 22: 1121-1133.

Steemann-Nielsen E, Kamp-Nielsen L. 1970. Influence of deleterious concentrations of copper on the growth of *Chlorella pyrenoidosa*. Physiol. Plant. 23. 828 – 840

Steemann Nielsen E, Wium-Andersen S. 1970. Copper ions as poison in the sea and in freshwater. Mar. Biol. 6: 93-97.

Strickland JDH, Parsons TR. 1965. A Manual of Seawatwer Analysis. bull. fish Res. Bd. Canada, 165: 1-203.

Strickland JDH, Eppley RW, Rojas de Mendiola B. 1969. Poblaciones de fitoplancton, nutrientes y fotosíntesis en aguas costeras peruanas. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. 2 (1): 4-45.

Venrick EL, Beers JR, Helbokel JF. 1977. Possible consequences of containing microplankton for physiological rate measurements. J. of Exp. Mar. Biol. and Ecol., 26: 55-76.

Producción Nueva

Millero FJ. 2006. Chemical Oceanography. Third Edition. CRC Press, Taylor and Francis Group, NY., 460 pp.

Parte I AMBIENTE MARINO

4. ROL DE LA ENERGÍA

El requerimiento esencial para la vida es el suministro de la energía solar. A través del proceso de fotosíntesis, la energía de la radiación solar es transformada en energía química y ésta se libera paso a paso en todos los procesos adicionales de la vida. La base de toda la vida está representada de la siguiente forma:

$6\ CO_2 + 12H_2O + \text{energía solar} \rightarrow C6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O$

La que describe el proceso de fotosíntesis de la manera más simple y en la que el material orgánico o glucosa ($C_6H_{12}O_6$) es formado en las algas a partir del dióxido de carbono (CO_2) y agua bajo la acción de la clorofila.

La cantidad de la energía externa deriva de la radiación solar y de los vientos originando la riqueza biológica de un área (Margalef 1978 a). Por otro lado, en el Pacífico oriental tropical se encuentra el mayor sistema global de vientos y además por estar cerca de la zona ecuatorial, el régimen de luz en la región es muy apropiado para la fotosíntesis (Chavez 1987). Lo que nos permite afirmar que la riqueza del mar peruano se debe al proceso de afloramiento originado por el sistema de vientos en el Pacífico Sur y a la configuración de la línea costera.

El ecosistema es controlado por fuerzas externas y la producción primaria ocurre como una función de la energía externa suministrada al ecosistema y degradada en el mismo (Margalef 1978 b); el autor usó este concepto considerando la importancia de la circulación y turbulencia del agua, que en comparación con una luz óptima y absorción eficiente de nutrientes, estas últimas pueden parecer irrelevantes. Su hipótesis señala que un mejor suministro de energía al ecosistema de afloramiento hace que éste sea único. La energía en la forma de viento mueve o deriva la circulación en el océano y a su vez el viento y la energía solar controlan la turbulencia; es decir que circulación y turbulencia determinan el carácter cuantitativo y cualitativo del ecosistema marino.

Barber y Smith (1981) ajustando sus propios conceptos sobre el rol de la energía con los de Margalef (1978 a, b), coincidieron con el concepto de dominancia de circulación y turbulencia, pero no con la causa que ese autor señala. El patrón de los procesos físicos sería el factor que determina el carácter y riqueza del ecosistema de afloramiento más que la cantidad de energía que ingresa (fuerza del viento). Es necesario considerar las conexiones entre la circulación, ambiente químico, comunidades microbianas y de fauna macro béntica desde que la advección (energía) trae nuevos nutrientes al ecosistema, pero es la regeneración de estos en la circulación de dos capas de flujos opuestos la que mantiene su concentración. Por otra parte, respecto al rango de energía o fuerza del viento que ingresa al ecosistema, se ha encontrado una relación compleja con producción primaria debido a que un ingreso débil causa baja productividad por la falta de transporte vertical de nutrientes y si el ingreso es mayor, también origina baja productividad por exceso de turbulencia.

Los procesos de transporte y mezcla de agua, además de regular la tasa fotosintética a través de la luz, constituyen el factor principal para determinar la clase de fitoplancton presente o capaz de permanecer en el área del afloramiento. Barber y Smith (1981), analizando información del Perú del año 1977, explicaron que desde que los nutrientes se encontraron en condiciones de saturación, la regulación inmediata o de corto término de la producción de fitoplancton no es controlada por la concentración de nutrientes per se, sino por otros factores o combinación de éstos.

En conclusión, la tesis de Margalef (1978 a, b) respecto a la energía parece correcta, pero la causa determinante es la forma como la topografía, estratificación de gran escala, circulación y efectos latitudinales estructuran la energía auxiliar del viento y no sólo es esencial la cantidad de energía que entra en el ecosistema.

Una perspectiva diferente sobre este aspecto, es considerar que en un ecosistema pelágico, el principal factor está constituido por las interrelaciones de sus componentes y, por lo tanto, el intercambio de energía y materia en los diferentes niveles tróficos es el proceso más importante para determinar la naturaleza del ecosistema del afloramiento costero (Vinogradov y Shushkina 1978).

REFERENCIAS*

Rol de la energía

Barber RT, Smith RL. 1981. Coastal Upwelling Ecosystems. In: Analysis of Marine Ecosystems, Longhurst A. (ed.): 31-67. Academic Press.

Margalef R. 1978a. What is an upwelling ecosystem? In: Upwelling Ecosystems, Boje R, Tomczak M. (eds.): 12-14. Springer Verlag, NY.

Margalef R. 1978b. Life-forms of phytoplankton as alternatives in an unstable environment. Oceanologica Acta, 1: 493-509.

Vinogradov ME, Shushkina EA. 1978. Some development patterns of plankton communities in the upwelling areas of the Pacific Ocean. Mar. Biol. 48:357-366.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

5. CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL MAR PERUANO

5.1 Fuerzas atmosféricas y vientos, línea costera y características del fondo marino

5.1.1 Fuerzas atmosféricas y vientos

Los centros de alta presión al nivel del mar, generalmente están situados en latitudes subtropicales cerca de la costa oeste de los continentes, borde Este de los océanos donde los vientos de dirección predominante hacia el ecuador son parte de sistemas de alta presión atmosférica. En la figura 2, se muestran los cuatro sistemas de alta presión responsables de los patrones de vientos de gran escala que inducen al afloramiento costero en Norteamérica, Sudamérica, Noroeste de África y Sudeste de África.

El clima marino de la costa de Sudamérica resulta de la interacción de sistemas atmosféricos de macro escala en la cuenca del Pacífico combinados con efectos regionales y locales del límite océano-continente (topografía, línea costera etc.). Un ejemplo representan los vientos frente a la costa del Perú, los cuales tienden a ser canalizados a lo largo de la línea costera por las altas montañas de los Andes (Thompson 1981; Paulik 1981). El sistema de mayor influencia es el Anticiclón Subtropical del Pacífico Sur que deriva vientos hacia el ecuador a lo largo de la costa del Perú. El Anticiclón está limitado en el norte por la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) y al sur por el frente polar (Strub et al. 1998). La ZCIT es un área de vientos débiles y variables entre los sistemas de vientos de los dos hemisferios del Pacífico.

En resumen, el clima está determinado por los vientos, corrientes oceánicas y características geográficas continentales, siendo la radiación solar, la energía principal que mueve el sistema atmósfera - océano dando lugar a vientos, nubes y originando la circulación oceánica (Fig. 3). Debido a que los vientos a lo largo de la costa son máximos lejos de ella, se encuentra una banda de gran intensidad entre 50 y 200 km de distancia a ella (Bakun y Nelson 1991), favoreciendo el afloramiento y el flujo hacia el polo. Dentro de los 10 y 20 km próximos a la costa el viento de gran escala es influenciado por la fuerza termal continente-océano con una reducción en la noche y aumento de velocidad temprano en la mañana. Áreas locales de baja presión, semi-permanentes se encuentran a lo largo de la costa del Perú asociadas con regiones áridas en la línea costera de centros de afloramiento. Dos ejemplos son la bahía de Sechura (6°S) donde el desierto se ensancha y al sur de la bahía de Paracas (14°S) coincidiendo con el desierto de Ica. Estas regiones representan ejemplos de intensa interacción de aire-océano-continente (Rutllant 1990, Strub et al. 1998).

Los vientos tienen un rol predominante en la capa superficial del océano y su fuerza origina procesos de gran importancia en la circulación de las aguas. Los sistemas dominantes frente a la costa peruana son los vientos Alisios del Sureste (SE) que son más intensos en invierno y más débiles en verano; la intensidad de los vientos es mayor al sur de 14°S, en San Juan (setiembre) donde también son más persistentes. En el norte, los vientos son de mayor variabilidad y la dirección es sur y suroeste; la velocidad media de los vientos se presenta en la Tabla 1 para diferentes áreas del litoral peruano (Fig. 4).

Frente a la costa peruana el clima es de régimen subtropical pero al norte de 6°S tiene influencia tropical y al sur de 15°S, influye el clima templado de la región subantártica (Zuta y Guillén 1970). La precipitación es baja en la costa peruana excepto al norte de los 6°S y los afloramientos costeros ligados al sistema de vientos y a la Corriente Costera Peruana, dan al clima de costa una característica que se refleja en una región marina productiva y un área costera árida. El mecanismo físico responsable del desierto costero es la intensa inclinación (subsidencia) asociada al lado Este del Anticiclón del Pacifico Sur (Thompson 1981).

La distribución de varias formas de vida está estrechamente asociada con las diferencias geográficas de temperatura del agua de mar. Las temperaturas en la superficie del océano son más altas cerca del ecuador y decrecen hacia ambos polos, este gradiente de temperatura establece varias zonas climáticas marinas con cierta tendencia de este-oeste. Las zonas templadas en ambos hemisferios se caracterizan por una mezcla de agua subpolar y subtropical y tienen un rango máximo anual. La descripción gráfica latitudinal de las zonas a nivel global, se presenta en la figura 5. Se han hecho intentos para delimitar latitudinalmente esas áreas; sin embargo, este aspecto no tiene significancia ecológica desde que en el ambiente pelágico, las corrientes desplazan aguas de diferente temperatura fuera de su origen y los cambios de temperatura varían muy gradualmente a través de la mezcla (Sumich 1976).

5.1.2 Línea Costera

Las características de la línea costera tienen influencia en la orientación de la Corriente Costera Peruana y en el proceso de afloramiento, estando orientada en dirección casi paralela a la del viento dominante. Entre las características topográficas principales se pueden señalar:

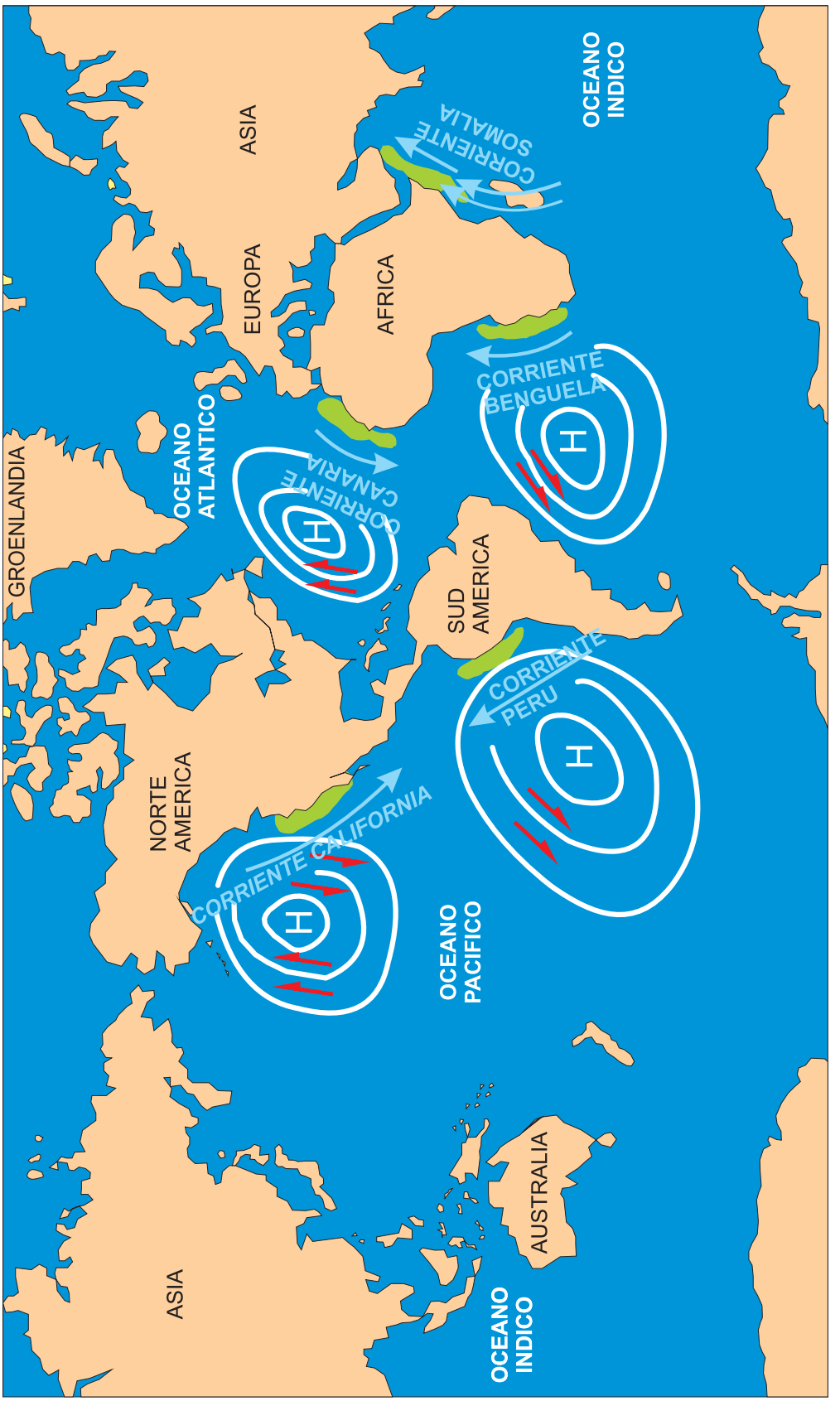


Figura 2.- Esquema de los principales sistemas globales de presión atmosférica y de áreas de afloramiento. Thompson, 1981

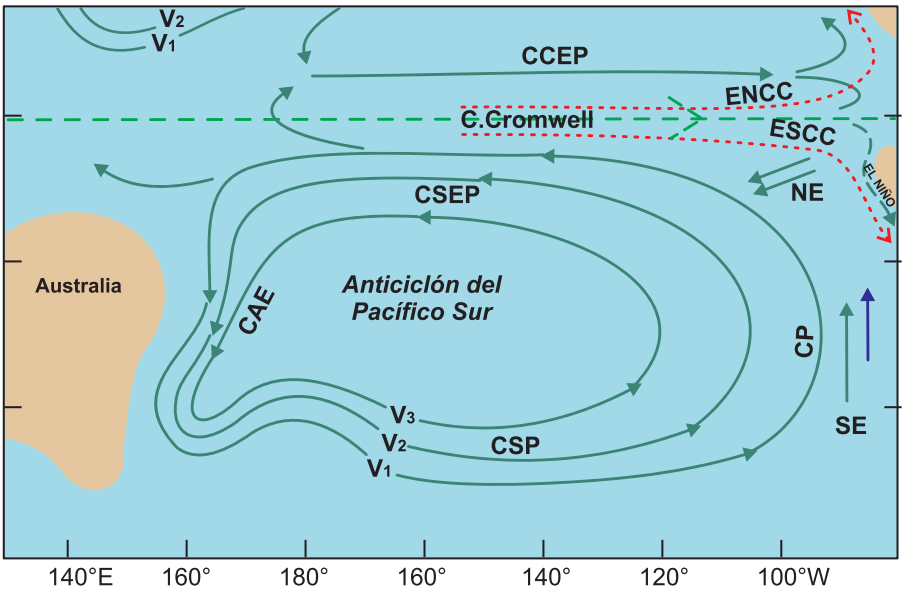


Figura 3.- Anticiclón del Pacífico, flujos de corrientes superficiales y vientos. Zuta (no publicado)

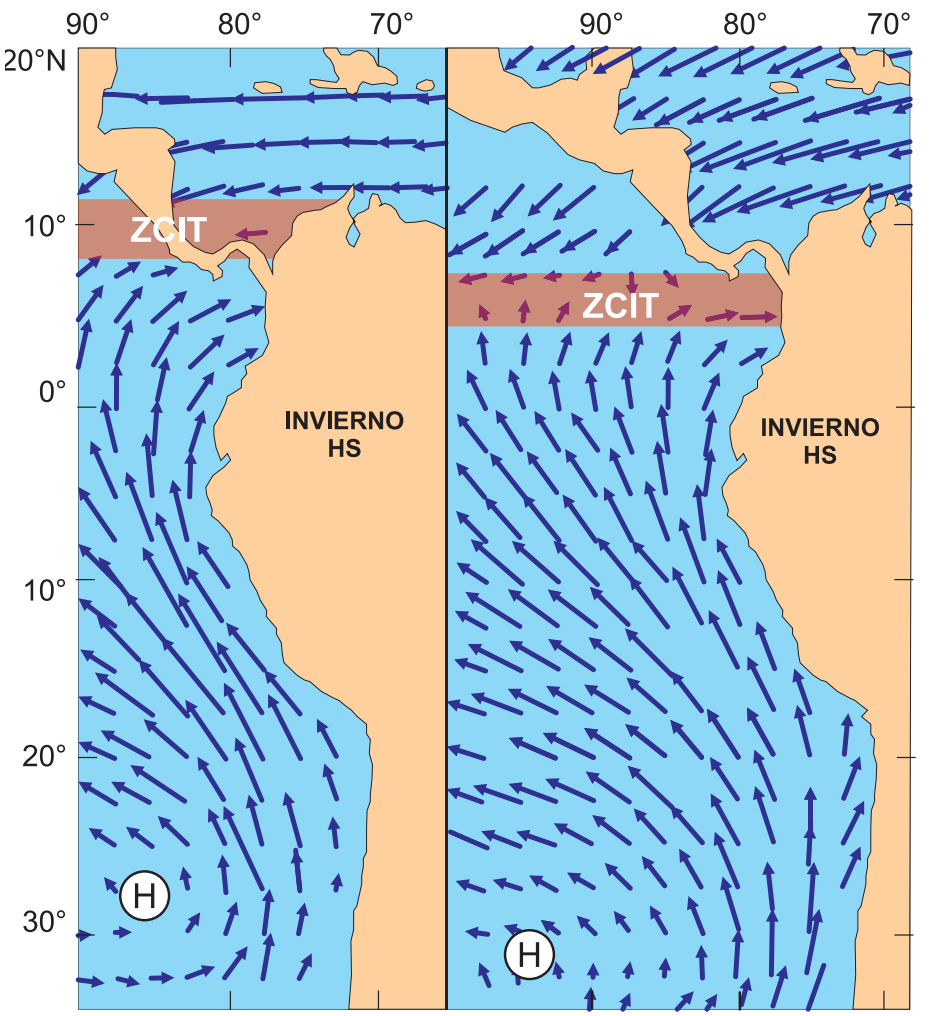


Figura 4.- Distribución de vientos en el Pacífico sudeste. Strub et al., 1998

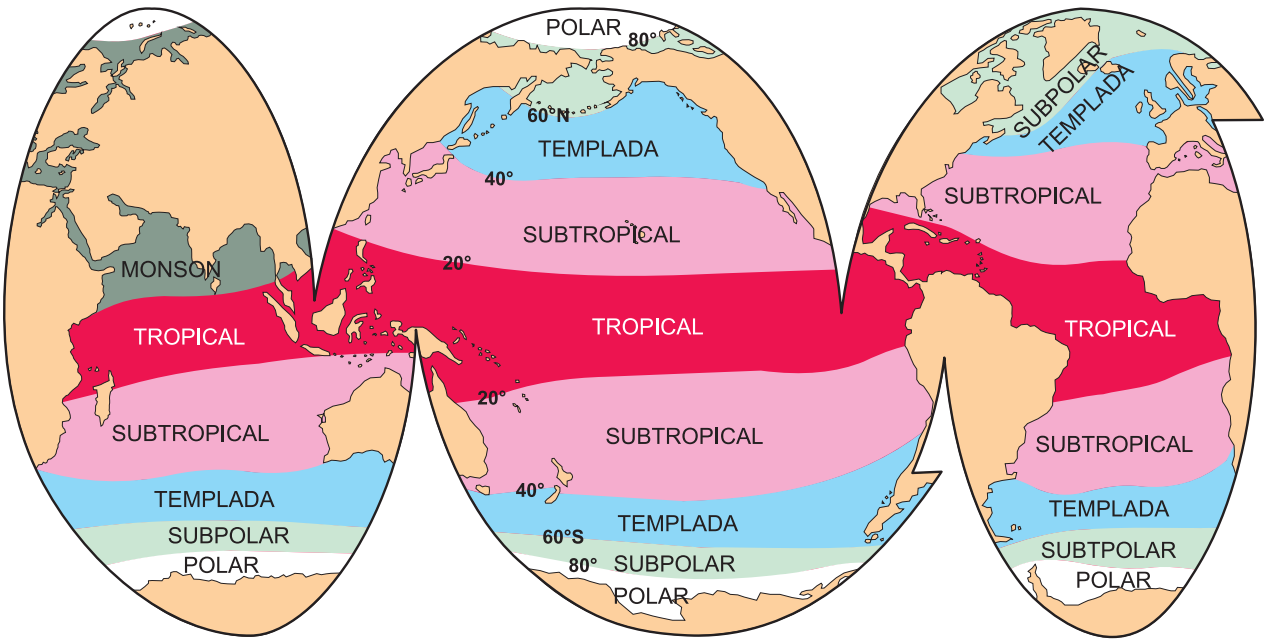


Figura 5.- Zona climáticas marinas. Sumich, 1976

Tabla 1.- Media Mensual Multianual de Vientos frente a la Costa Peruana (m/s)

Estación	Posición	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Set	Oct	Nov	Dic
Tumbes	03°25'S	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W
El Salto	80°18'W	4,5	3,2	3,9	2,6	4,2	3,8	3,7	3,8	3,7	3,9	4,0	4.3
Paita	05°04´S	S	S	S	S	SE	S	S	S	S	S	S	S
	81°06'W	9,4	10,1	10,2	9,6	9,5	9,4	10,5	10,4	10,2	10,2	11,0	10,6
Isla Lobos	06°36'S	S	S	S	S	SE	SE	SE	S	S	S	S	S
de Afuera	80°42'W	11,7	9,6	9,3	13,7	11,7	11,9	10,0	8,5	11,9	11,0	8,8	9,7
Chimbote	09°04'S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S
	78°36'W	5,1	4,5	4,8	4,8	5,1	5,1	4,9	4,7	5,4	5,0	5,2	5,2
Callao	12°03'S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S
	77°09'W	4,9	4,9	4,7	4,7	4,5	4,1	4,3	4,3	4,6	4,8	4,7	4,7
Pisco	13°42'S	SW	SW	SW	SW	SW	SW	W	W	SW	W	SW	SW
	76°13'W	8,8	7,9	8,7	6,7	8,5	7,9	6,1	6,1	8,3	7,3	9,6	8,5
San Juan	15°21'S	SE	S	SE	SE	SE	S	S	SE	S	S	S	S
	75°09'W	5,8	13,0	4,5	5,2	7,9	12,3	11,2	5,8	13,1	13,5	12,0	12,1
Ilo	17°30'S		SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE
	71°20'W		7,0	6,6	5,7	4,7	3,6	4,0	4,5	4,5	4,1	4,8	5,6

Fuente: Dirección de Hidrografía y Navegación

- La plataforma continental que se orienta meridionalmente y tiene su máxima amplitud en el área norte (7°S-10°S) y 65 mn frente a Chimbote (9°S) disminuyendo hacia el sur de 14°S, se reduce también al norte de los 6°S. La forma y ancho de la plataforma está delimitada por la isóbata de 100 brazas, en dicha banda marina se desarrolla una gran producción biológica y constituye una zona de pesquería de anchoveta y otros recursos. El borde exterior de la plataforma o talud tiene una pendiente menos pronunciada entre 7°S y 14°S; es mayor entre 4°S-6°S y 14°S-17°S. La figura 6 muestra la distribución de isobatas y las características de la plataforma, talud y fosa frente a la costa peruana (Zuta y Guillén 1970).

- La fosa peruana consiste en una depresión vertical muy marcada a lo largo de la costa, su eje principal se ubica a 40 mn de la línea costera en el norte (6°S), alcanzando 140 mn en las latitudes 9°S y 17°S.

- La cordillera costera de Nazca es otra característica que se extiende perpendicular a la línea costera, con gran volumen frente a Punta Doña María, su mayor altitud está a 1000 brazas de la superficie del mar. Al lado de la fosa, se encuentra la parte más aplanada del fondo marino hasta donde se extiende la cuenca del Pacífico sur-oriental, 2400 - 2600 brazas (Zuta y Guillén 1970).

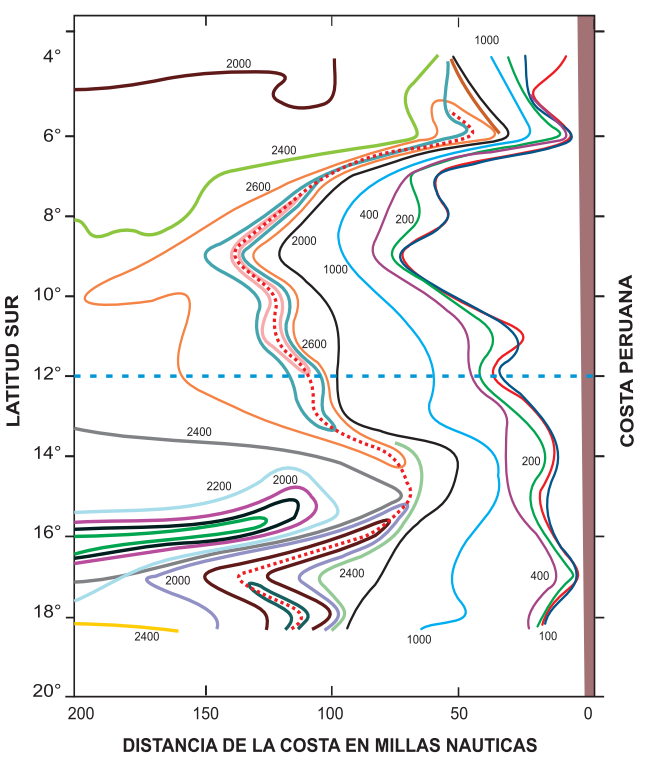


Figura 6.- Características de la plataforma continental frente a la costa peruana. Zuta y Guillén, 1970

5.2 Propiedades físicas y químicas que afectan la vida marina

Las mayores fluctuaciones ambientales del océano ocurren en o cerca de la superficie, donde las interacciones con la atmósfera originan intercambio de gases, variaciones de temperatura, salinidad y el viento crea turbulencia en el agua. A mayores profundidades en la columna de agua las condiciones se vuelven más estables; los gradientes verticales de las variables ambientales son características predominantes del océano y establecen zonas de profundidad con diferentes condiciones de vida (pelágica, mesopelágica, béntica).

5.3 Temperatura, distribución horizontal, vertical y estacional

5.3.1 Temperatura

La temperatura es uno de los principales factores ambientales que regula la distribución de peces y abundancia de organismos marinos debido al control de las tasas de reacciones químicas y procesos biológicos. En la superficie del mar la energía radiante es convertida a energía calórica y transferida de un lugar a otro, principalmente por convección. La energía del calor es medida en calorías.

La distribución de temperatura en la superficie del mar es aproximadamente zonal. El rango de temperatura en el océano global es de -1,9 °C a 28 °C; el factor más significante que afecta distribución y variación de temperatura en el mar, es la diferencia o gradiente de latitud, asociado al flujo de energía solar, a corrientes y a transformación de esa energía en calor por interacción de las masas de agua y por los procesos océano - atmosféricos.

5.3.2 Distribución horizontal de temperatura

La mayor parte de la energía solar absorbida en el océano se realiza en una capa muy superficial de la columna de agua por lo cual, los gradientes térmicos en relación a la latitud son más pronunciados en aguas superficiales. Esta estructura general varía con la ubicación geográfica, que en el caso de Perú ha sido estudiada por Zuta y Guillén (1970).

La distribución de temperatura superficial tiene como característica principal un gradiente frente a la costa peruana relacionado con procesos de afloramiento que llevan aguas frías a la superficie. La distribución de temperatura muestra una tendencia paralela a la costa, excepto en invierno cuando es muy irregular debido a la advección de aguas cálidas (Zuta y Urquizo 1972), las temperaturas son mayores hacia el norte y el oeste. Otra característica es la presencia de dos lenguas cálidas de agua oceánica que ocurren

una hacia el sureste, de noviembre a junio y en gran parte del área costera de julio a octubre; otra más localizada entre 9°S y 11°S de julio a octubre, logrando su mayor proximidad a la costa en invierno (agosto a setiembre).

El ciclo anual de temperatura influenciado por el afloramiento costero origina enfriamientos de 4 a 6 meses y, la incursión de aguas oceánicas especialmente aguas subtropicales superficiales (ASS), causando cambios bruscos de distribución y dando lugar a la formación de lenguas y áreas asociadas con los remolinos ciclónicos y anticiclónicos (Zuta et al. 1978).

La temperatura superficial muestra varias lenguas de aguas frías que se extienden de 70 a 130 mn de la costa. El área permanentemente fría se encuentra entre 14°S y 16°S (14 °C a 19 °C), otras áreas frías se ubican entre 4°S-6°S y 7°S-9°S. La figura 7 indica la distribución de temperatura superficial en la costa peruana con las principales características como lenguas, "patches" (parches) y frentes. Las lenguas de agua fría de afloramiento en Punta Falsa, Pimentel, Chimbote-Huarmey, Callao, Pisco, San Juan y Atico son el resultado de advección hacia afuera de la costa y del flujo de aguas oceánicas calientes hacia la costa (Zuta et al. 1978).

5.3.3 Variación estacional

Las variaciones estacionales son de gran importancia para las poblaciones de peces a lo largo de la plataforma continental. Los meses más representativos de temperatura superficial estacional corresponden a febrero, abril, setiembre y noviembre (Zuta y Urquizo, 1972) (Figs. 8–11). En el borde externo de las aguas costeras se encuentra la isoterma de 22 °C en el verano, 20 °C en otoño, 17 °C en invierno, en primavera se pueden señalar tres valores: 17 °C en octubre, 18 °C en noviembre y 19 °C en diciembre. El otoño es muy similar con el verano y las características de primavera tienen similitud con las de invierno.

El calentamiento predomina de octubre a febrero (primavera-verano) y el enfriamiento de abril a agosto (otoño-invierno). Entre marzo y setiembre hay un balance aproximado entre las áreas cálidas y frías. El período de enfriamiento superficial es más prolongado que el del calentamiento, ocho meses en Punta Falsa y siete meses en el área de Callao (Zuta y Guillén 1970).

En el lado costero se destacan cuatro áreas de temperaturas más altas: norte de Puerto Pizarro - Cabo Blanco (3°S-4°S), Chicama - Chimbote (8°S-9°S), Supe – Callao (11°S-12°S) y Mollendo - sur de Ilo (17°S-18°S) y, tres áreas con temperaturas generalmente más bajas en Punta Aguja–Pimentel (6°S-7°S); Huarmey - Supe (10°S-11°S) y Pisco – San Juan (14°S-15°S), esta última tiene durante todo el año temperaturas menores de 14 °C, siendo las menores en agosto y setiembre. En el norte, la temperatura del agua de afloramiento de Paita varía entre 16 y 22 °C durante el año, con la máxima en febrero - marzo y la mínima en agosto y octubre.

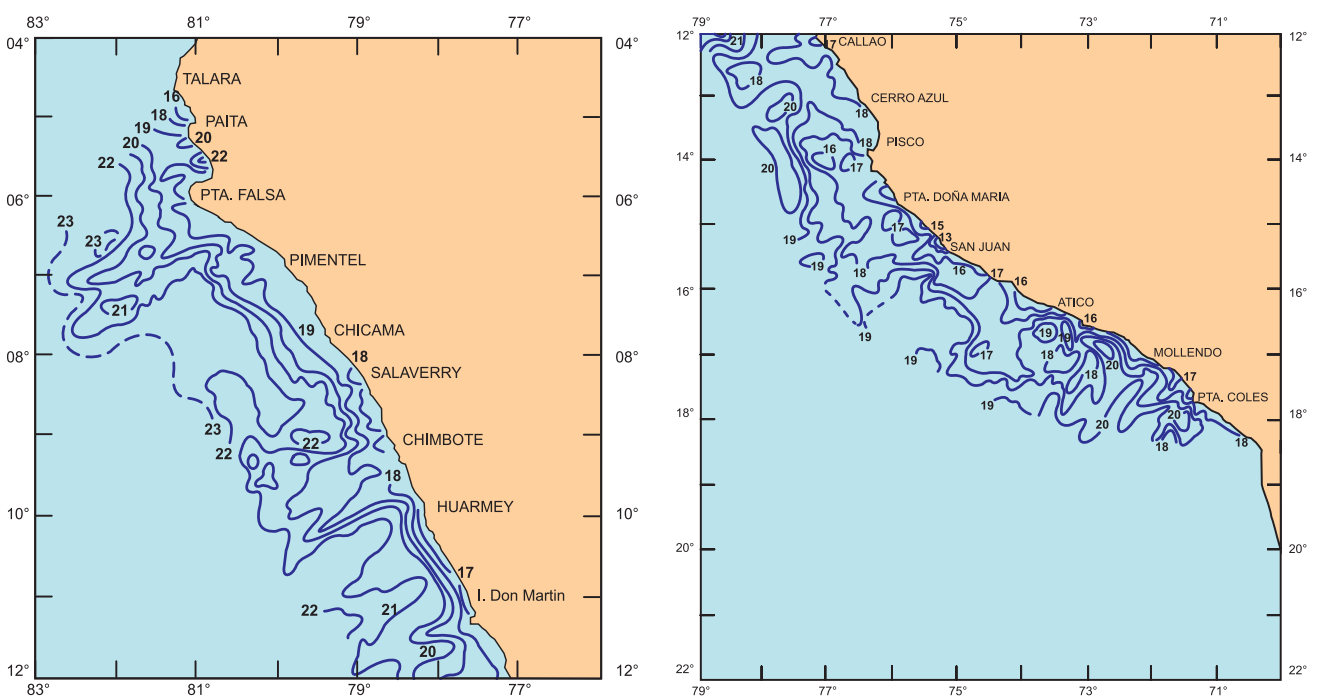


Figura 7.- Carta sinóptica de temperatura superficial (TSM) en la costa norte y central (arriba) y en el área sur (abajo) de la costa peruana. Op. Eureka 29, 28-30 mayo 1974. Zuta et al. 1978

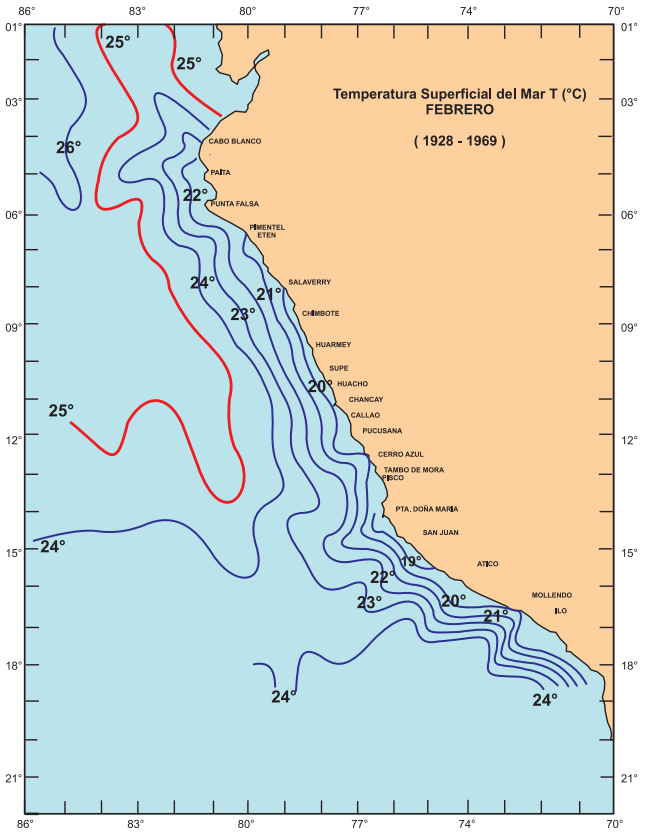


Figura 8.- Características de TSM promedio (1928-1969) en febrero. Zuta y Urquizo, 1970

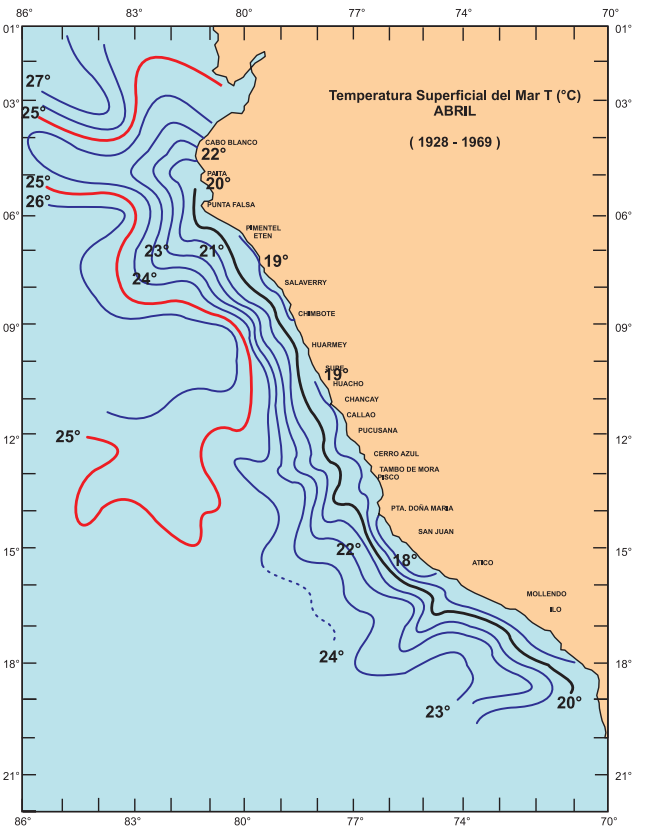


Figura 9.- Características de TSM promedio (1928-1969) en abril. Zuta y Urquizo, 1972

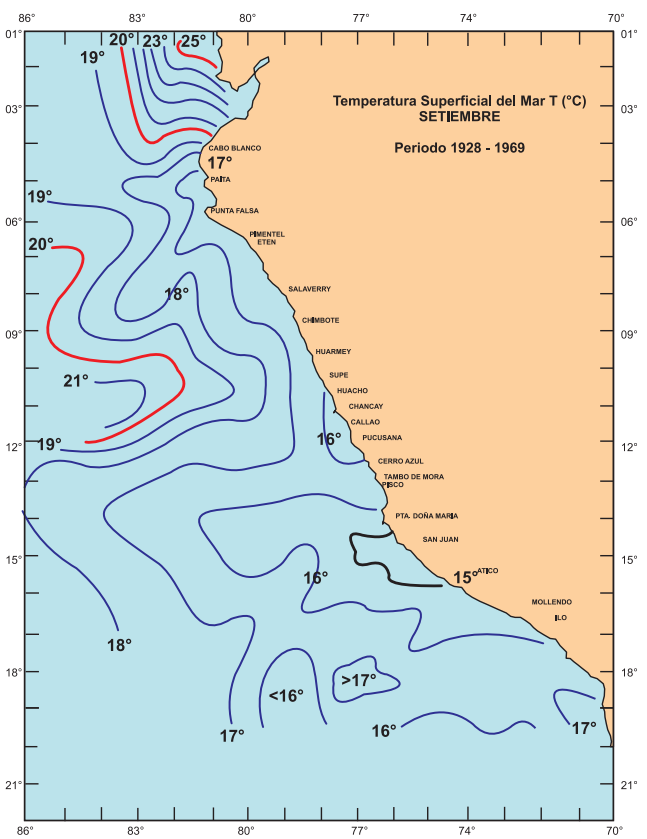


Figura 10.- Características de TSM promedio (1928-1969) en setiembre. Zuta y Urquizo, 1970

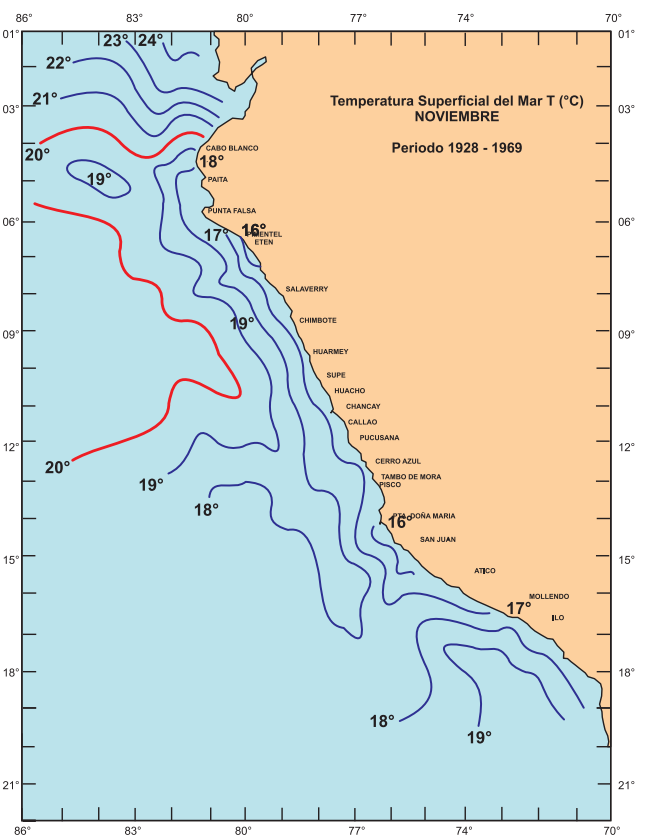


Figura 11.- Características de TSM promedio (1928-1969) en noviembre. Zuta y Urquizo, 1970

5.3.3.1 Frente ecuatorial

En el área al norte de 5°S se ubica el "frente ecuatorial" definido por Wyrtki (1965) como el encuentro entre Aguas Tropicales Superficiales (ATS) y aguas de la Corriente Peruana, es conocido también como borde norte de esa corriente con fuertes cambios de temperatura y salinidad. El frente se extiende entre la costa norte del Perú y las Islas Galápagos, su ancho varía entre 70 y 130 mn, siendo de menor amplitud en verano y mayor en invierno, su gradiente horizontal térmico se presenta en la parte costera de 22-24 °C en marzo y 17-23 °C en setiembre. Ese gradiente se intensifica con el desarrollo de aguas frías del afloramiento en el área de 4°S a 6°S. El frente es mejor identificado por la diferencia de salinidad entre las aguas cálidas y las frías del afloramiento costero en cualquier época del año, especialmente en primavera y verano; la geografía costera conecta el afloramiento costero y el ecuatorial, en la figura 12 se distingue también la incursión de aguas oceánicas (ASS) en forma estacional.

La capa afectada por el frente ecuatorial se ubica sobre 30 m, presentando una fuerte termoclina y haloclina. El frente se desplaza hacia el sur en el período de calentamiento y hacia el norte durante el período de enfriamiento. En los periodos El Niño son característicos los desplazamientos que se extienden hacia el sur de 6°S (Zuta y Guillén 1970).

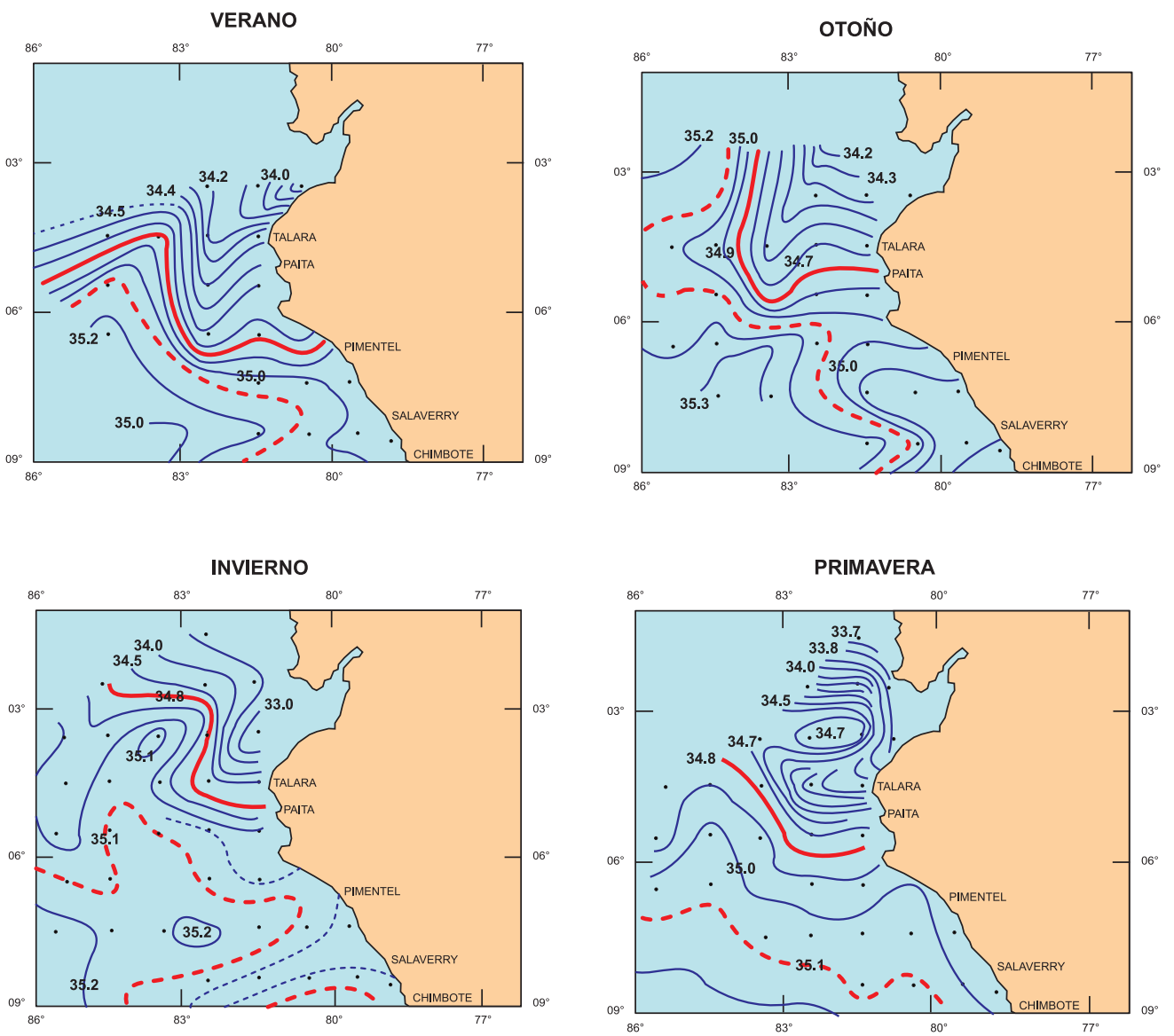


Figura 12.- Frente ecuatorial estacional en litoral norte del Perú

5.3.4 Distribución vertical de temperatura

Debido al calentamiento solar, usualmente se desarrolla en profundidad un patrón general estratificado de temperatura donde la capa superficial es más cálida y, debido a la mezcla por acción del viento, la temperatura de esa capa es uniforme (isotérmica). La capa profunda es fría, de temperatura algo homogénea y existe una termoclina intermedia o capa donde la temperatura decrece en forma notable con la profundidad; toda la estructura térmica es generada por pequeños eddies o remolinos que transfieren el calor desde la superficie del mar a la profundidad.

La estructura vertical de temperatura en el océano varía con la ubicación geográfica; en general, la temperatura decrece con la profundidad; se puede señalar en la columna de agua: a) la capa superficial o capa de mezcla influenciada por acción del viento, tiene un espesor de 50 m dentro de las 100 mn y puede incrementar en invierno y b) la capa subsuperficial con fuerte gradiente debido a la termoclina que actúa como barrera eliminando el intercambio de gases, nutrientes y aún organismos entre las dos capas. En el caso del Perú, la estructura vertical ha sido estudiada por Zuta y Guillén (1970), y tiene cuatro tipos de termoclina cuya descripción se da a continuación en forma simplificada y se registra en la figura 13.

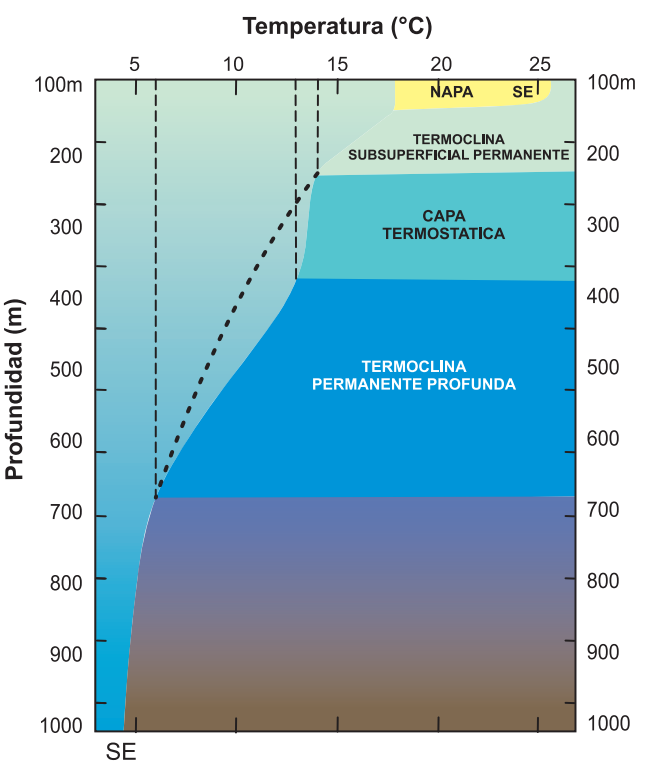


Figura 13.- Esquema de estructura térmica en aguas costeras. Zuta y Guillén, 1970

a. Termoclina Superficial Permanente (TSP) se presenta generalmente sobre los 75 m debajo de una capa de mezcla de 25 m, comúnmente al norte de 4°S,

b. Termoclina Superficial Estacional (TSE) se desarrolla en el periodo de calentamiento y con gradiente intenso (50 m),

c. Termoclina Subsuperficial Permanente (TSSP) de gradiente moderado (150 m), cuya ubicación es debajo de la termoclina superficial estacional, ocurre en gran parte del área peruana,

d. Termoclina Permanente Profunda (TPP), separada de la termoclina subsuperficial profunda (TSSP) por la capa termostática.

Una característica en la distribución vertical de temperatura del área costera al nivel de 100 m es la divergencia o separación de isotermas (15-13 °C) debido al ingreso de la Extensión Sur de la Corriente Ecuatorial Submarina. El hundimiento de isotermas se extiende hasta los 16° y 18 °C, al norte de 6°S, según la intensidad del flujo. Los cambios estacionales promedio de la estructura térmica sobre 400 m en las áreas de Paita y Callao, se muestran en la figura 14 y está sujeta a gran variación durante los eventos El Niño (Zuta 1988).

5.4 Salinidad, distribución superficial, vertical y estacional

5.4.1 Salinidad

La salinidad se refiere a la cantidad total de sales disueltas en agua de mar y es definida como el peso total (en gramos) de sales inorgánicas disueltas en un kilo de agua de mar. Sin embargo, no es medida por peso debido a lo difícil y laborioso del proceso de secado de las sales. Rutinariamente, se realiza por medidas de conductividad eléctrica con un salinómetro inductivo.

Por muchos años, el agua de mar fue colectada y la temperatura medida en una serie de botellas y termómetros de mercurio espaciados a lo largo de un cable bajado a profundidad. Un peso metálico "el mensajero", se desliza en el cable, libera un mecanismo y permite a la botella voltearse, la que a su vez libera el siguiente mensajero para repetir el proceso a la siguiente botella. Eventualmente, se mide la temperatura a diferentes profundidades, es un sistema poco práctico y que toma mucho tiempo. Por otra parte, hasta alrededor de 1960, las medidas de salinidad fueron hechas por titulación química de clorinidad obteniéndose valores de salinidad con aproximación de ± 0,02%. Actualmente, se usa un registrador de conductividad, temperatura y profundidad, el CTD adjunto

a un muestreador rosette, obteniéndose registros de temperatura y profundidad en forma continua; el registrador es activado electrónicamente desde superficie colectando muestras a diferente profundidad (Knauss, 1997).

Las concentraciones de los principales constituyentes del agua de mar no son afectadas significativamente por reacciones químicas y biológicas, tienen un comportamiento conservativo que resulta de su constancia en el medio marino. La salinidad promedio del agua de mar es aproximadamente 35 por mil ups y los factores de variación son adición o pérdida a través de evaporación, precipitación y flujo de ríos; un exceso de evaporación sobre la precipitación elimina agua de la superficie del mar concentrando las sales remanentes y por lo tanto incrementando la salinidad. Por otro lado, un exceso de precipitación disminuye la salinidad al diluir las sales; las áreas de mayor evaporación en relación a las de precipitación corresponden a las áreas de alta salinidad superficial.

Los principales elementos en el agua de mar se encuentran en forma de iones con predominio de cloro (Cl) y debido a su constancia se usó inicialmente la clorinidad como índice o medida de salinidad. La clorinidad es el número de gramos de iones de cloruro de sodio en mil gramos de agua de mar. Las medidas de salinidad son hechas midiendo la conductividad eléctrica del agua de mar usando una escala práctica de salinidad (ups). La conductividad incrementa al aumentar el contenido de sal y constituye la medida estándar internacional (Knauss 1997, Millero 2006). Sin embargo, ni la clorinidad, ni la conductividad eléctrica constituyen una verdadera medida de la salinidad; son técnicas diferentes para alcanzar un valor aproximado de ésta. Se han hecho esfuerzos para unir los dos métodos, pero aun existen dificultades porque en el pasado se usaron algoritmos diferentes para convertir clorinidad y conductividad a salinidad. La medida estándar internacional aceptada es una relación de la conductividad eléctrica del agua de mar y la de una concentración estándar conocida de cloruro de potasio, igual a una salinidad de 35‰, determinada por titulación, la cual lleva a unidades no dimensionales.

Para el rango de salinidad y temperatura en 99% del océano global, las diferencias al aplicar los diversos algoritmos son menores de ± 0,01‰ o ups (unidades prácticas de salinidad). El Comité Científico Internacional que estableció ese estándar, recomendó no usar unidades, ni el símbolo ‰. Los equipos actúales que miden temperatura y conductividad eléctrica *in situ* pueden dar una precisión de ± 0,002 ups (Knauss 1997).

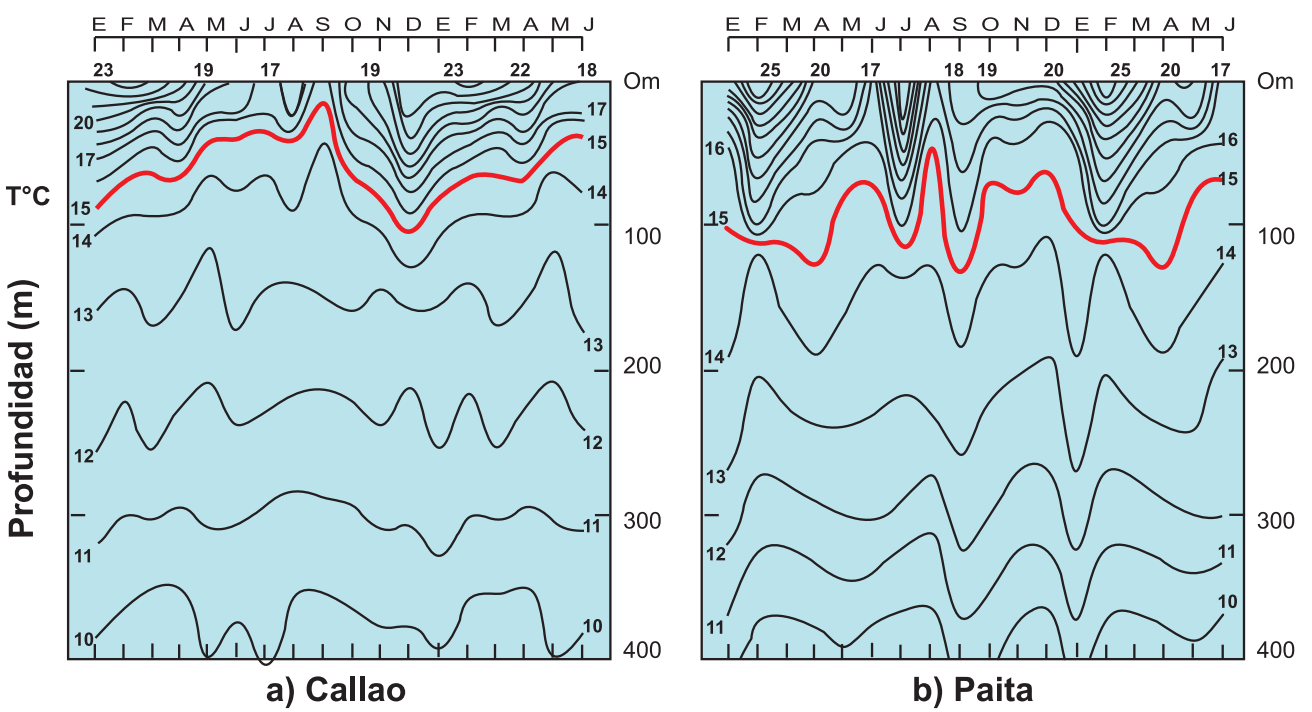


Figura 14.- Cambios estacionales de estructura térmica promedio en dos áreas, 0-400 m, a) Callao, b) Paita. Zuta, 1988

5.4.2 Distribución superficial de la salinidad

Los cambios de salinidad frente a la costa peruana dependen principalmente de la circulación superficial que produce advección de aguas salinas y menos salinas, de procesos de mezcla vertical, de turbulencia y convección, en menor grado por evaporación y precipitación. Debido a la situación geográfica de Perú, sus aguas costeras tienen influencia de diferentes masas de agua, especialmente de aguas saladas de la región subtropical (Wyrtki 1967) (Fig. 15). En la distribución de salinidad de la superficie del mar se distinguen gradientes zonales, al sur de los 6°S, la salinidad aumenta hacia la costa por efecto de Aguas Subtropicales Superficiales (ASS S>35,1) y, al norte de esa latitud los gradientes son más pronunciados porque la salinidad disminuye debido a la influencia de Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES S<34,8) y de Aguas Tropicales Superficiales (ATS S <33,8).

5.4.3 Distribución vertical y estacional de salinidad

En la distribución vertical de la salinidad ocurren dos máximos: a) sobre los 100 m de profundidad asociado a la intromisión de aguas oceánicas y Aguas Subtropicales Superficiales (ASS) y b) subsuperficial entre 75 y 300 m asociado con aguas ecuatoriales de la Corriente Submarina Ecuatorial (Extensión Sur de la Corriente Cromwell). Las aguas de afloramiento tienen generalmente salinidades menores de 34,9 ups al sur de 14°S y menores de 35,0 ups en el norte.

Un mínimo de salinidad se presenta al sur de 12°S sobre los 100 m, con salinidades <34,7 y 34,8 ups originado por el flujo hacia el norte de las Aguas Templadas Subantárticas y otro mínimo <34,6 ups a mayores profundidades (700-1000 m) al sur de 14°S, asociado con el flujo hacia el norte de las Aguas Antárticas Intermedias.

Los cambios estacionales más marcados se presentan en la capa de 50 m y son mayores en el norte, las características de verano e invierno se observan en las figuras 16 y 17. En Punta Falsa ocurren de noviembre a abril, siendo más pronunciados entre diciembre y febrero (Zuta y Guillén 1970). Algunos ejemplos de distribución vertical de salinidad en secciones de 0 a 1000 m corresponden a Cabo Blanco, Chimbote, San Juan (Malpaso) e Ilo (Figs. 18 a-d).

5.5 Densidad, características generales

La densidad definida como la masa por unidad de volumen, usualmente se expresa en gramos por cm^3 y en el mar tiene un rango de 1,02400 a 1,0300 $g.cm^{-3}$. Los valores más bajos ocurren en las regiones costeras y en oceanografía es más conveniente usar la expresión: $\alpha_{s.t.p}$= (densidad –1 x10^3) que se refiere al valor *in situ* considerando solo los últimos cuatro dígitos. De esta forma, el agua con una densidad de 1,02400 tendrá $\alpha_{s.t.p}$ de 24,0. Este parámetro expresa la densidad a una temperatura (t), salinidad (s), y presión (p) y se abrevia como α_t (sigma - t), refiriéndose a la densidad del agua a una temperatura y salinidad a la presión atmosférica, (la presión incrementa la densidad significativamente). La densidad del agua de mar no es medida directamente, se le calcula de la "ecuación del estado"; es medida en función de la presión no de la profundidad, incrementa cuando aumenta la salinidad y decrece la temperatura (Fig. 19). Los efectos sobre la densidad son más pronunciados cuando hay grandes cambios en la temperatura más que con temperaturas bajas.

La densidad del agua se refiere frecuentemente en términos de volumen específico (α=1/p). Las formas más comúnmente usadas en la bibliografía son: anomalía del volumen específico y anomalía termostática. La densidad de diferentes masas de agua, las diferencias del agua de mar y los gradientes de presión horizontal, asociados con las diferencias de densidad juegan roles importantes en la determinación de procesos oceanográficos. Un uso importante del volumen específico es al calcular la altura dinámica y sus anomalías. En el campo de la mecánica de fluidos, el océano es considerado como un fluido estratificado, su densidad incrementa con la profundidad. La diferencia entre superficie y profundidad del océano es pequeña, en partes por mil 1025-1028 kg/m^3 pero aun así, la estratificación ejerce una influencia muy fuerte en procesos del océano. Un comité científico internacional recomendó que los términos: altura dinámica y anomalía de la altura dinámica sean reemplazados por geopotencial y diferencia geopotencial, lo cual aun no se ha adoptado universalmente (Knauss 1997).

La profundidad de la zona de cambios rápidos de temperatura (termoclina) y salinidad (haloclina), también puede ser lugar de fuertes cambios en densidad (picnoclina) (Fig. 19). Cuando el agua de baja densidad se encuentra sobre aguas de mayor densidad, la columna de agua es estable.

La temperatura y la densidad son importantes porque ellas son propiedades conservativas, fuera de la superficie no hay procesos por los cuales las cantidades sean cambiadas, excepto por mezcla. La distribución de densidad es prácticamente inversa a la de temperatura, con menores densidades en superficie e incremento con la profundidad. En la distribución vertical de la densidad, generalmente la estratificación es estable y horizontalmente las diferencias de densidad solo ocurren en presencia de corrientes; es decir que la distribución general de densidad tiene relación con las características de corrientes. La circulación horizontal de las masas de agua puede seguirse aproximadamente en base a la distribución de la densidad; el flujo es más intenso cuando las isopicnas (líneas de igual densidad) están más juntas en su distribución.

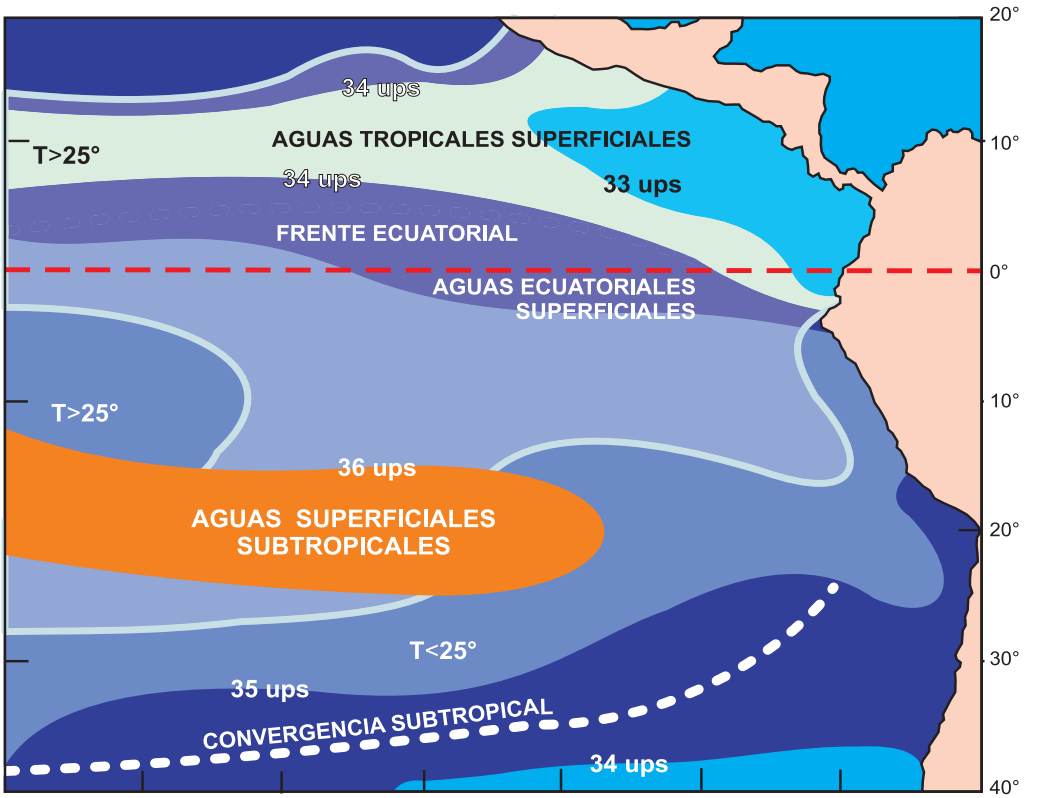


Figura 15.- Características de salinidad (ups) en las principales masas de agua frente a Perú. Wyrtki, 1967

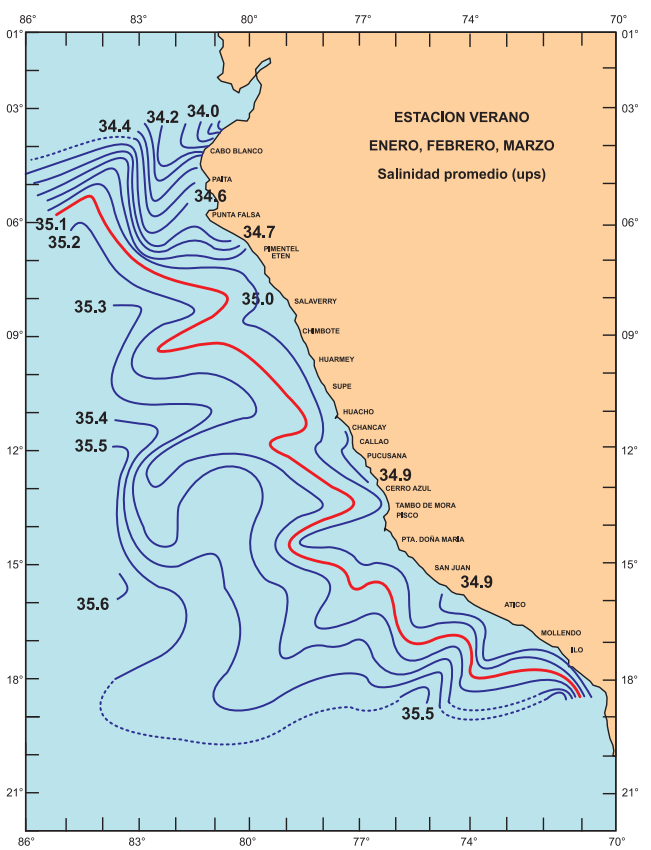


Figura 16.- Salinidad promedio en la superficie del mar, verano. Zuta y Guillén, 1970

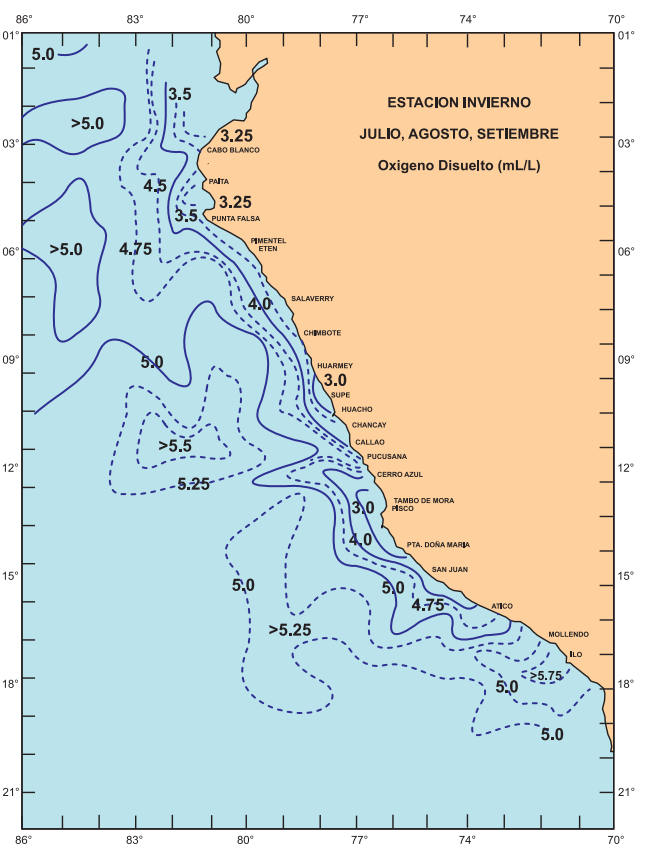


Figura 17.- Salinidad promedio en la superficie del mar, invierno. Zuta y Guillén,1970

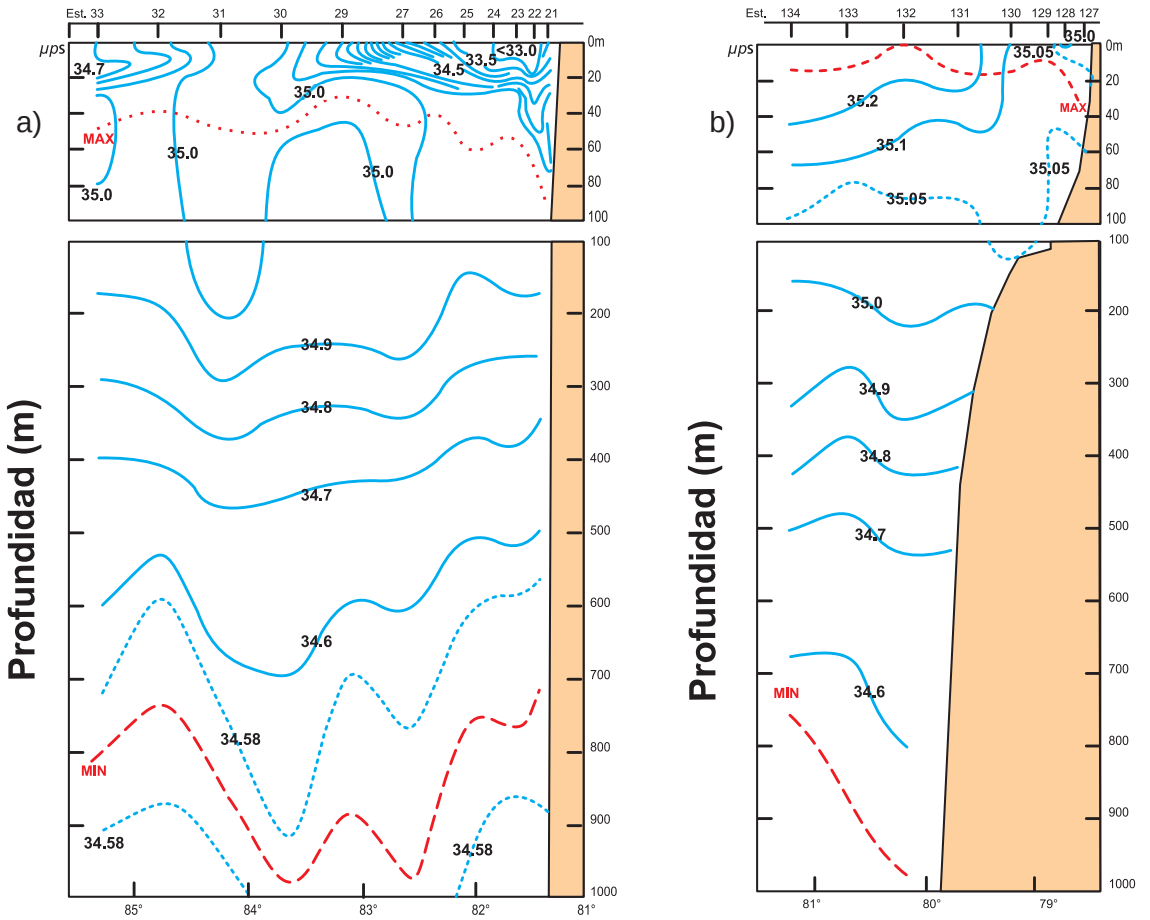


Figura 18.- Distribución vertical de salinidad (ups) en secciones 0-1000 m: a) Cabo Blanco, b) Chimbote. Zuta y Guillén, 1970

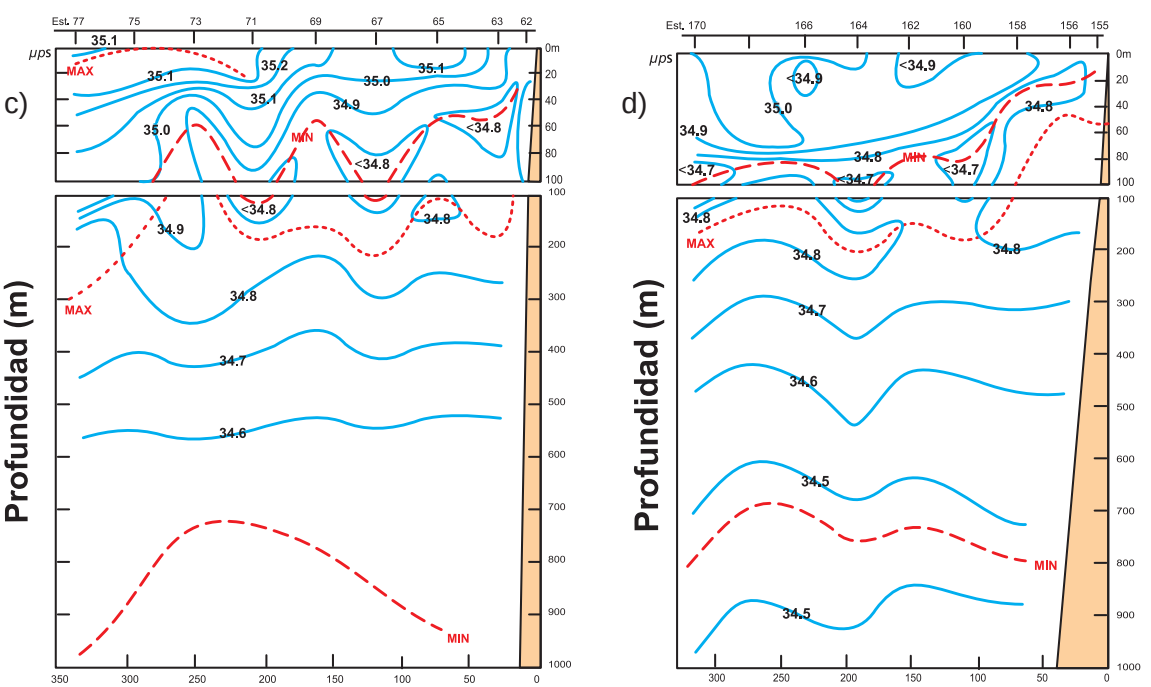


Figura 18.- Distribución vertical de salinidad (ups) en secciones 0-1000 m: c) Mal Paso, d) Ilo. Zuta y Guillén, 1970

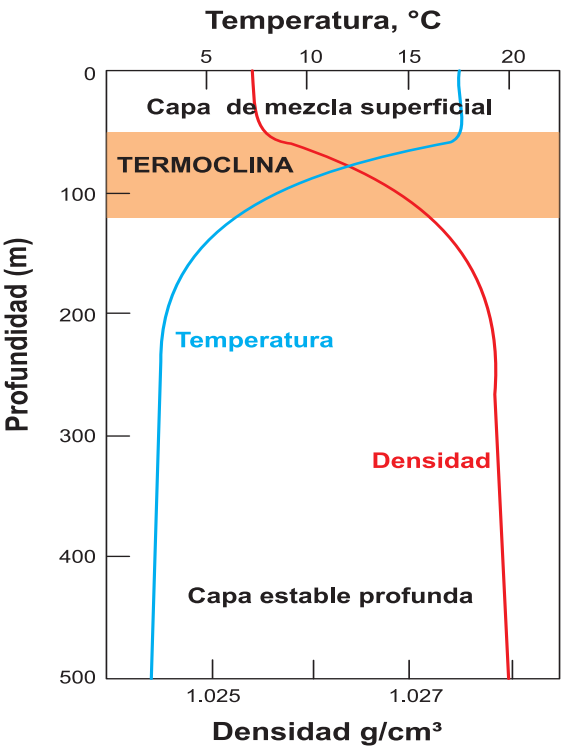


Figura 19.- Esquema de interrelación de características de temperatura y densidad en la columna de agua de mar de 35 ups de salinidad. Sumich, 1976

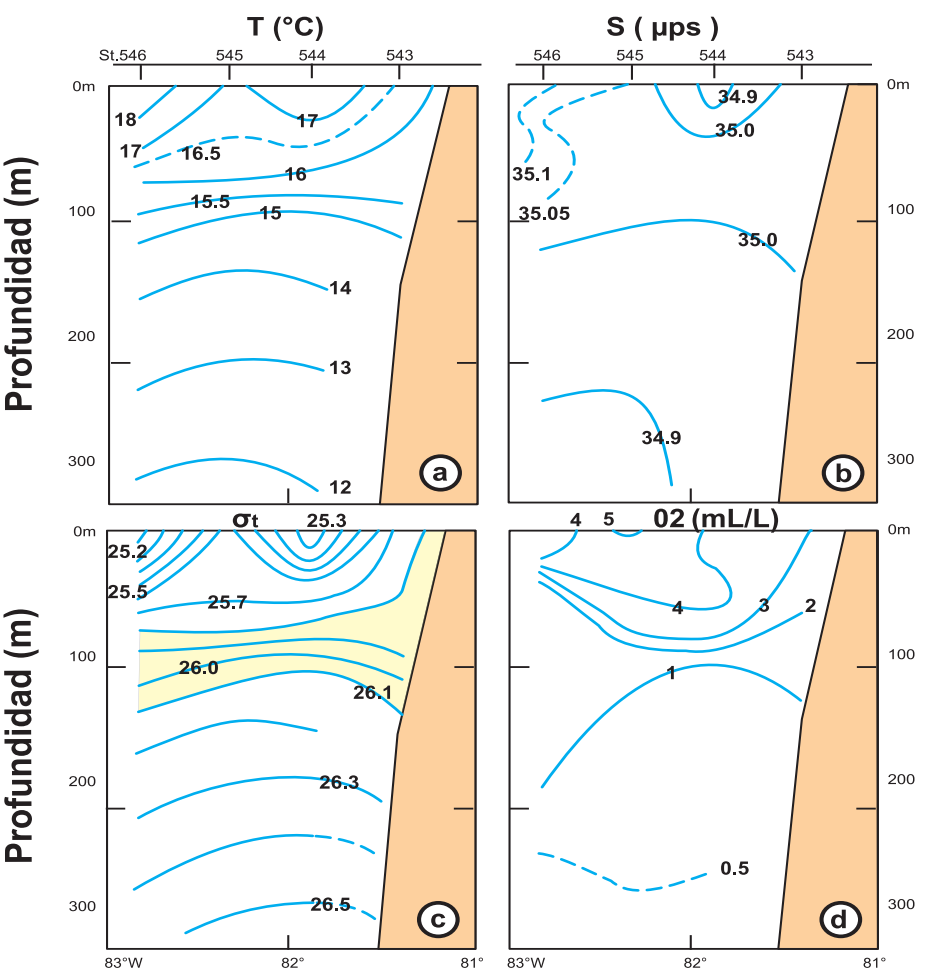


Figura 20.- Distribución mensual media 0-200 m, a) temperatura (°C), b) salinidad (ups), c) densidad (αt), d) oxígeno disuelto (mL/L), área costera de Paita. Zuta et al., 1978

5.6 Densidad en áreas de afloramiento

En el área de afloramiento de Paita, temperatura y densidad tienen patrones similares con mayores variaciones en la columna de agua sobre 150 m, donde se desarrolla la termoclina y picnoclina (Zuta et al. 1978). Las figuras 20 a-d presentan las características de distribución vertical mensual de temperatura, salinidad, densidad y oxígeno disuelto para esa área, (0-200 m). El afloramiento tiene lugar sobre 50 m en mayo y sobre 150 m en setiembre, en este mes las isopicnas de 25,8-26,1 α_t se aproximan a la superficie del área, son periodos de gran enfriamiento estacional y de intenso afloramiento. La picnoclina está bien desarrollada en Paita donde las isotermas de 15 y 12 °C coinciden con las isopicnas de 26 y 26,5 α_t respectivamente. Secciones de distribución vertical estacional de temperatura, salinidad, densidad y oxígeno disuelto (0-300 m) en Paita de otoño e invierno, se observan en las figuras 21, 22.

En San Juan la distribución vertical mensual de temperatura, salinidad, densidad y oxígeno disuelto de 0-200 m, indica que temperatura y densidad tienen un patrón similar con cambios marcados sobre los 100 m, la banda o superficie de 25,8- 26,1 α_t alcanza la superficie del mar en agosto mostrando el intenso afloramiento con aguas de origen del norte, principalmente. Las aguas más densas aparecen en junio y agosto. La oxiclina (1-5 mL/L) se desarrolla sobre 75 m. La termoclina y picnoclina son muy marcadas sobre 50 m (Figs. 23 a-d).

Las secciones verticales de temperatura, salinidad, densidad y oxígeno disuelto en esa área describen las variaciones en diferentes estaciones del año (Figs. 24-26 a-d). En primavera (noviembre) el afloramiento es más débil que en otoño (junio), las ASS dominan en la capa superficial en las tres estaciones del año y fuera de las 100 mn de la costa. Las aguas sub-antárticas tienen un mínimo subsuperficial de salinidad sobre los 80 m en junio y noviembre, siendo más pronunciado en junio. Las características generales de Paita y San Juan en otoño e invierno están muy relacionadas con las de Punta Falsa y Callao (Zuta y Guillén 1970, Zuta et al. 1978).

El incremento de la densidad en diferentes áreas en la estación de invierno (intenso afloramiento) es de 0 a 100 m de profundidad, la variación se observa en la Tabla 2.

En la variación mensual promedio de temperatura, salinidad, oxígeno y fosfato en Chimbote, el agua aflora desde 50 m en mayo y desde 150 m en setiembre, con densidades de 25,4 y 25,8 αt respectivamente, alcanzando la superficie dentro de 20-40 mn de la costa (Fig. 27 a-d). La variación estacional de isopicnas, en condiciones normales, indica que su divergencia tiene lugar entre 50 y 75 m dentro de las 40 mn próximas a la costa (Fig. 28 a-d). En años anómalos como El Niño 1965, 1972, 1976, el afloramiento es menor y la isopicna de 25,8 α_t es más profunda que en años normales. En años fríos (1964) ésta es más superficial (Fig. 29 a-d) (Guillén y Calienes 1981).

La extensión del agua fría aflorada en esa área varía en tiempo y espacio, estableciendo el límite del ecosistema; el flujo de aguas oceánicas hacia la costa es dependiente de la variación en la circulación geostrófica.

El campo de densidad refleja la estacionalidad del afloramiento en los 20-50 m superiores (Bakun y Nelson 1991, Strub et al. 1998). Las isopicnas de verano (mínimo afloramiento) a 9°S muestran una intensa picnoclina a 200 km fuera de la costa alcanzando la superficie dentro de los 80 km de la costa. El avance de la picnoclina fuera de la costa es debido a la advección durante otoño, dejando una débil picnoclina en invierno y restableciéndose en primavera. La falta de un fuerte frente durante el pico de afloramiento en invierno es una de las características del sistema peruano y parece ser causado por la intensa advección (Strub et al. 1998).

5.7 Oxígeno disuelto, distribución superficial y vertical

5.7.1 Oxígeno disuelto

Además de los sólidos disueltos en el agua de mar también hay gases, entre los cuales el oxígeno es usado ampliamente como una característica del océano y se expresa en número de mililitros de oxígeno disuelto por litro de agua; el rango en el océano es de 0–8 mL/L.

Tabla 2.- Densidad a 0 y 100 m en diferentes aéreas de afloramiento para la estación de invierno (Guillén y Calienes 1981 c)

Área	(α_t) 0 m	(α_t) 100 m	Referencias
Paita	25.5	26.1	Zuta et al. (1978)
Chimbote	25.6	26.2	Guillén y Calienes (1981)
Callao	25.8	26.2	Guillén (1966)
San Juan	25.9	26.3	Zuta et al. (1978)

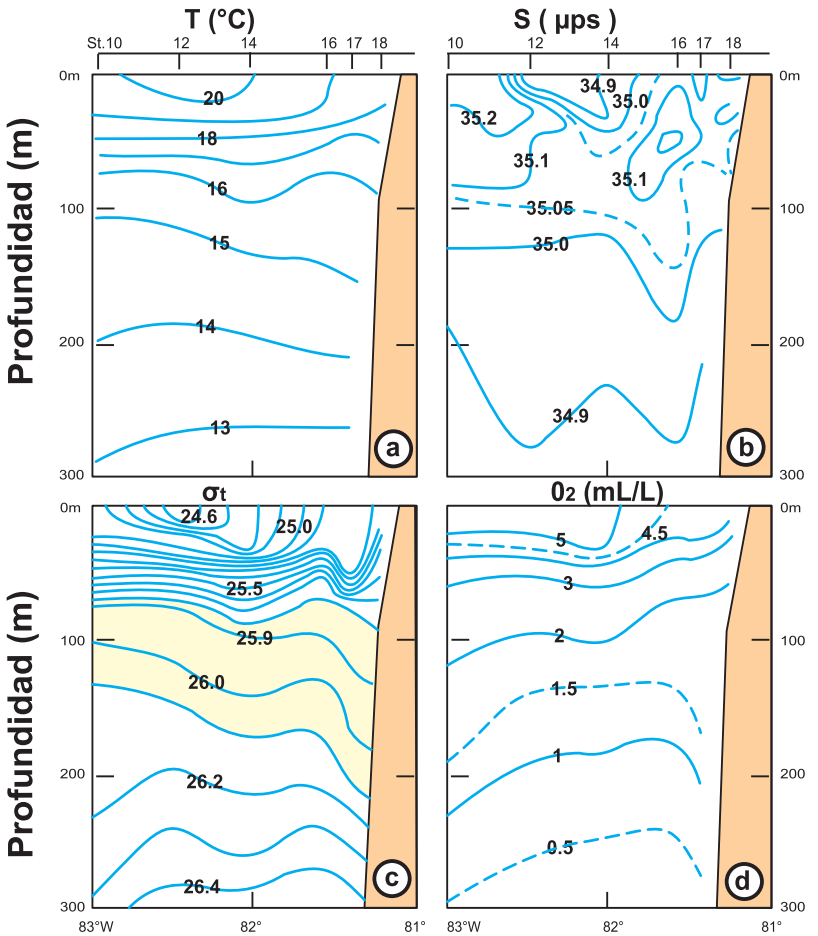


Figura 21.- Secciones verticales 0-300 m, a) temperatura (°C), b) salinidad (ups), c) densidad (αt), d) oxígeno disuelto (mL/L) en otoño. Área costera de Paita (Cr. Mesyatsev 7305) 9-10 junio 1973. Zuta et al., 1978

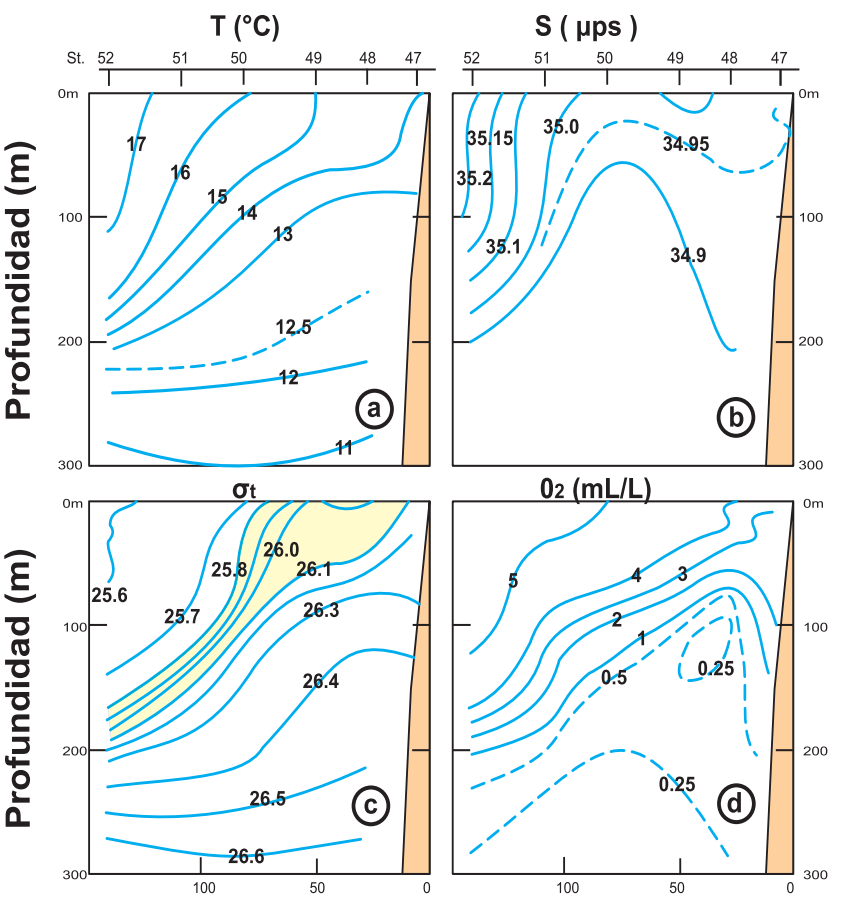


Figura 22.- Secciones verticales 0-300 m, a) temperatura, b) salinidad, c) densidad, d) oxígeno disuelto en invierno, área costera de Paita. Cr. BAP/Bondy 6308, 19-20 agosto 1963. Zuta et al., 1978

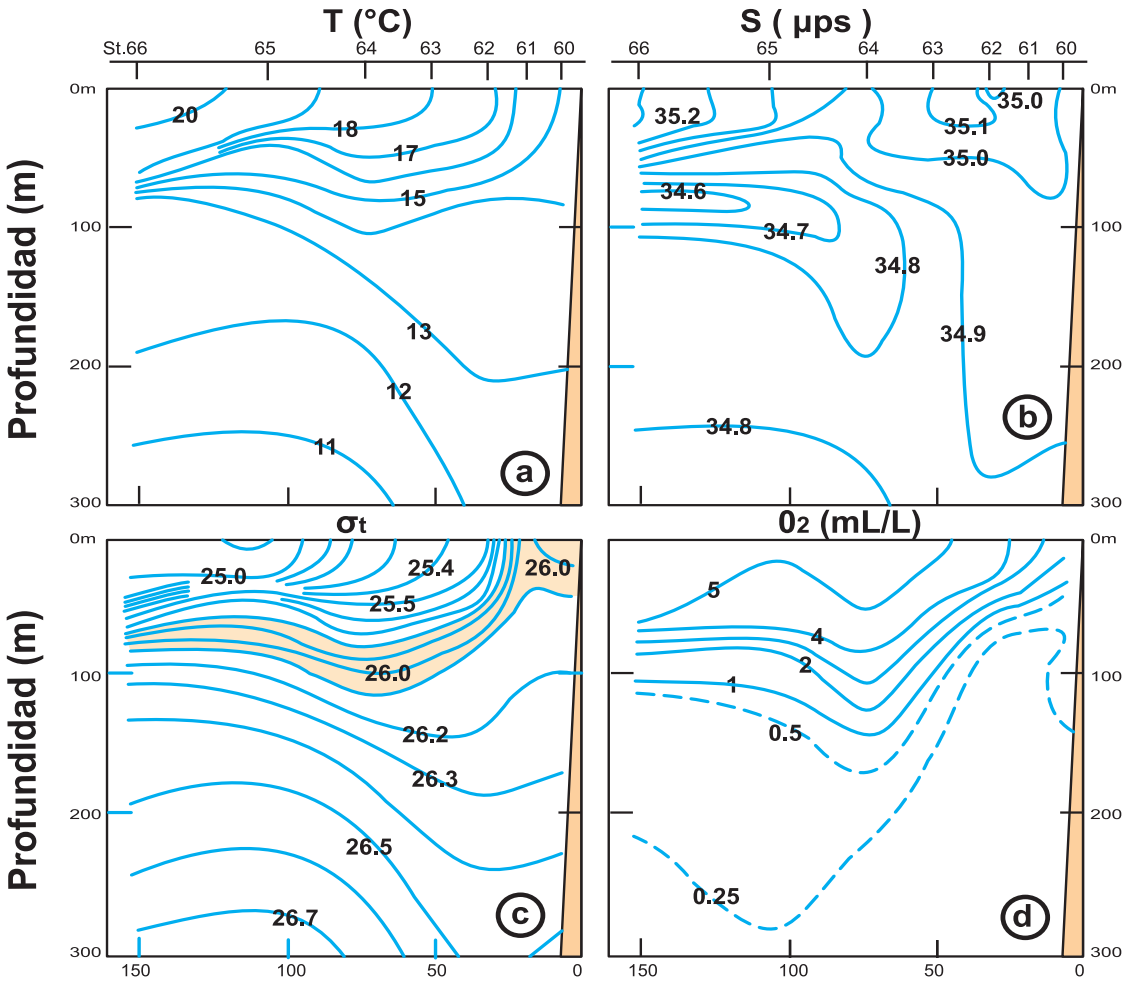


Figura 23.- Distribución mensual media 0-200 m, a) temperatura (°C), b) salinidad (ups), c) densidad (αt) d) oxígeno disuelto (mL/L). Área costera de San Juan. Zuta et al., 1978

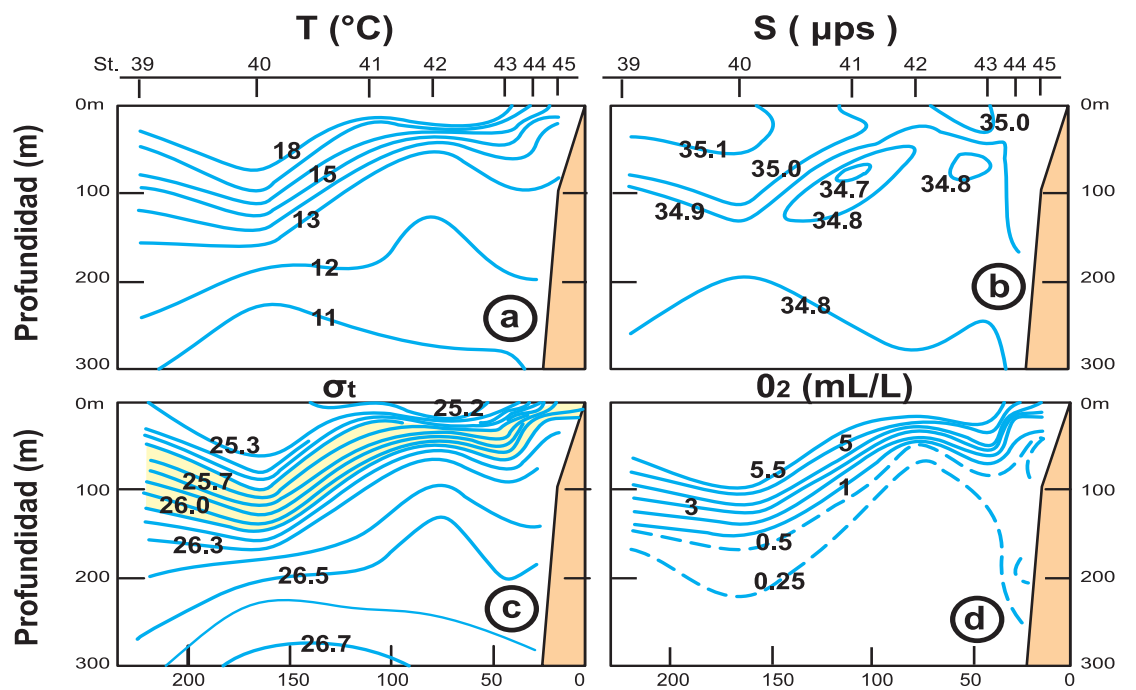


Figura 24.- Secciones verticales 0-300 m, a) temperatura, b) salinidad, c) densidad , d) oxígeno disuelto en otoño, área costera de San Juan, (Cr.BAP Unanue 6705) 2-3 junio 1967. Zuta et al., 1978

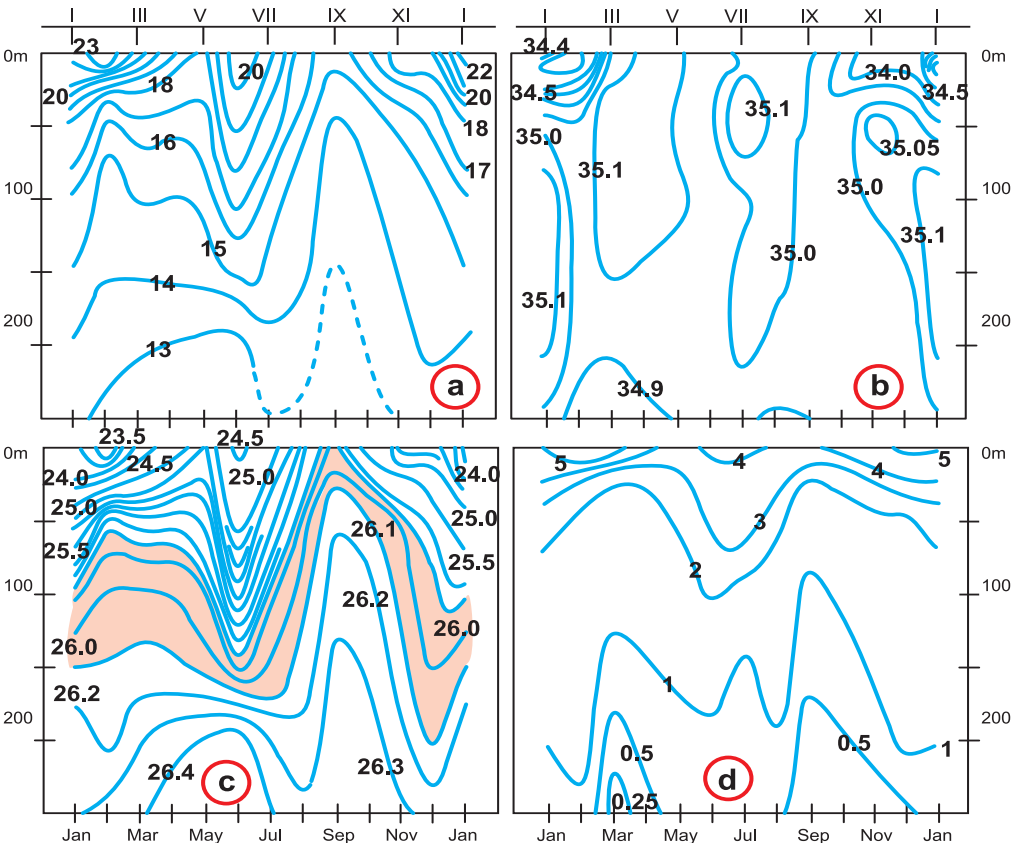


Figura 25.- Secciones verticales 0-300 m, a) temperatura (°C), b) salinidad (ups), c) densidad (αt), d) oxígeno disuelto (mL/L) en invierno, área costera San Juan, 13-14 setiembre 1968. Zuta et al., 1978

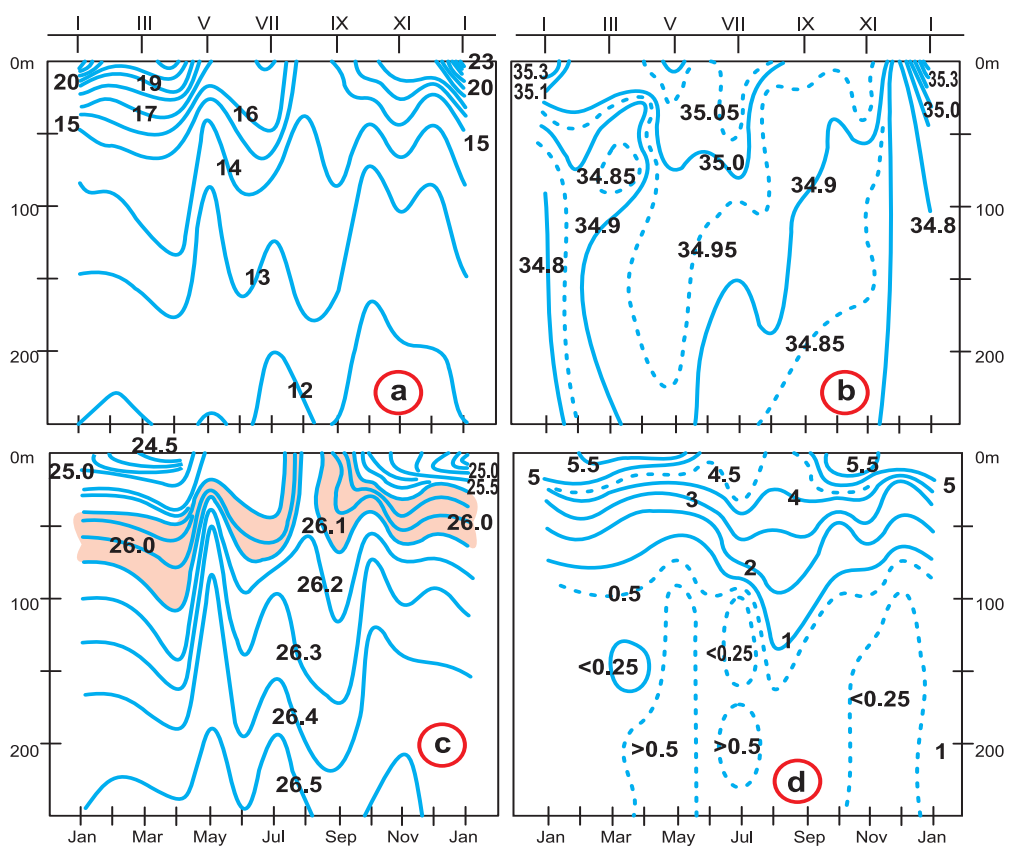


Figura 26.- Secciones verticales 0-300 m, a) temperatura (°C), b) salinidad (ups), d) densidad, (αt), e) oxígeno disuelto (mL/L), área costera San Juan en primavera, (BAP/Unanue 6611) 24, 25 noviembre 1966. Zuta et al., 1978

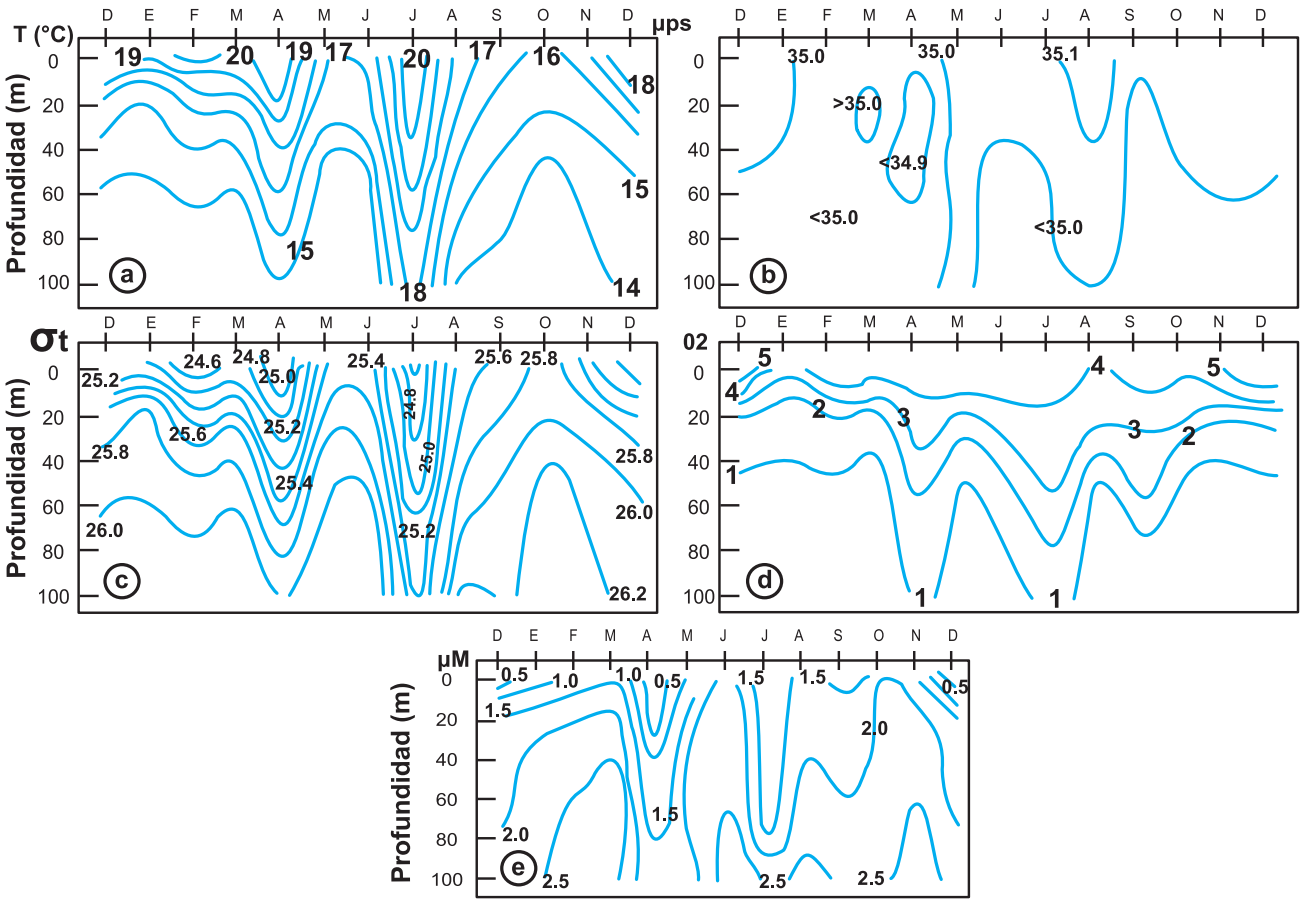


Figura 27.- Distribución mensual promedio 0-100m, a) temperatura (°C), b) salinidad (ups), c) densidad (αt), d) oxígeno disuelto (mL/L), e) fosfato (μM), área costera de Chimbote. Guillén y Calienes, 1981c

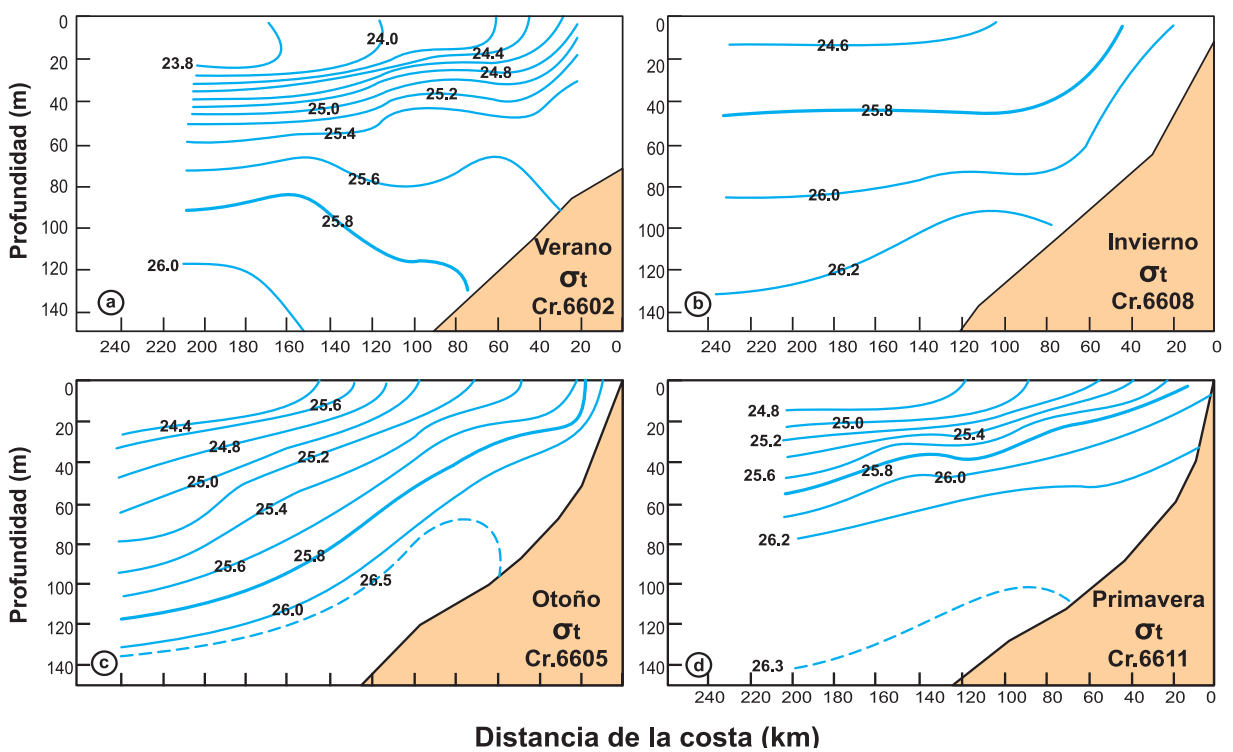


Figura 28.- Distribución estacional de densidad (αt) en Chimbote en 1966, año de condiciones promedio, a) verano, b) invierno, c) otoño, d) años fríos. Guillén y Calienes, 1981c

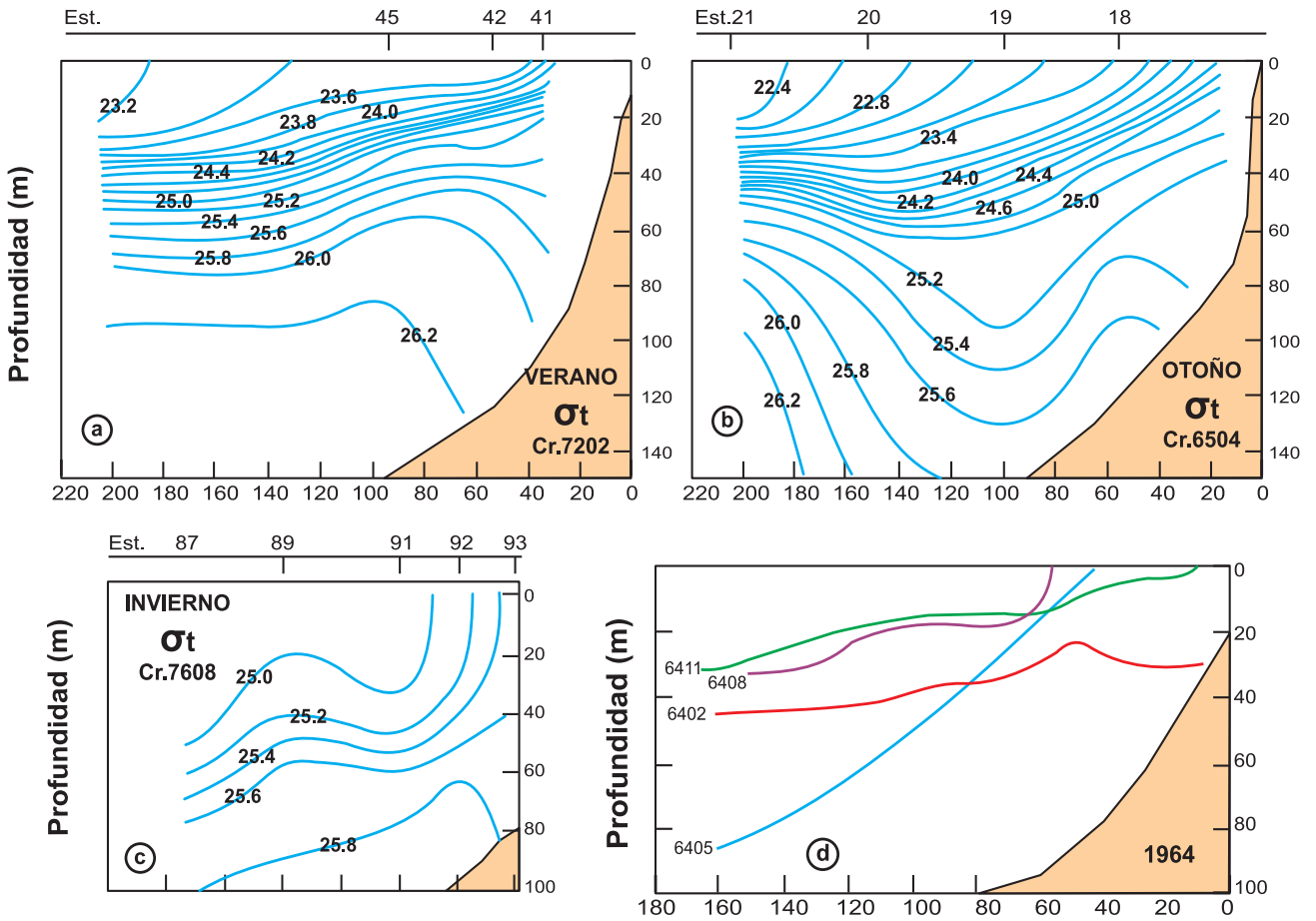


Figura 29.- Distribución estacional de densidad en Chimbote durante periodos de El Niño, a) verano 1972, b) otoño 1965, c) invierno 1976, d) año frío 1964. Guillén y Calienes, 1981 c

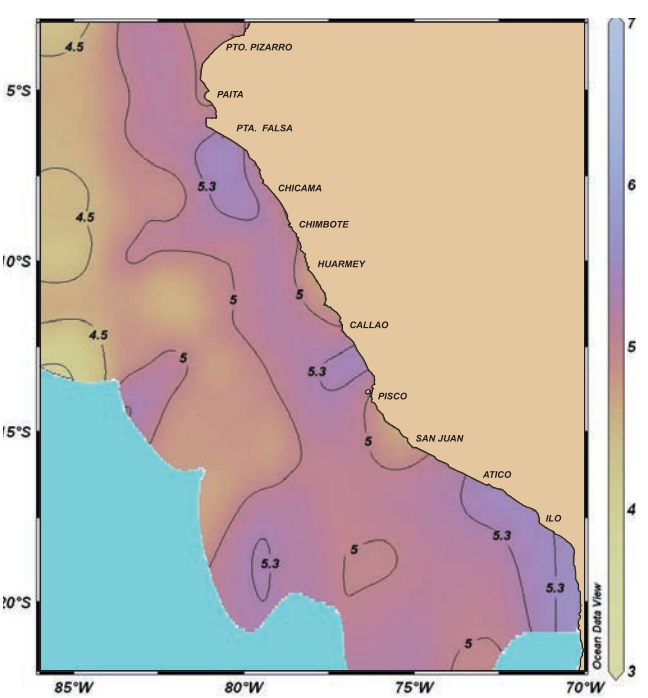


Figura 30.- Oxígeno disuelto promedio en la superficie del mar (mL/L), verano. Zuta y Guillén, 1970

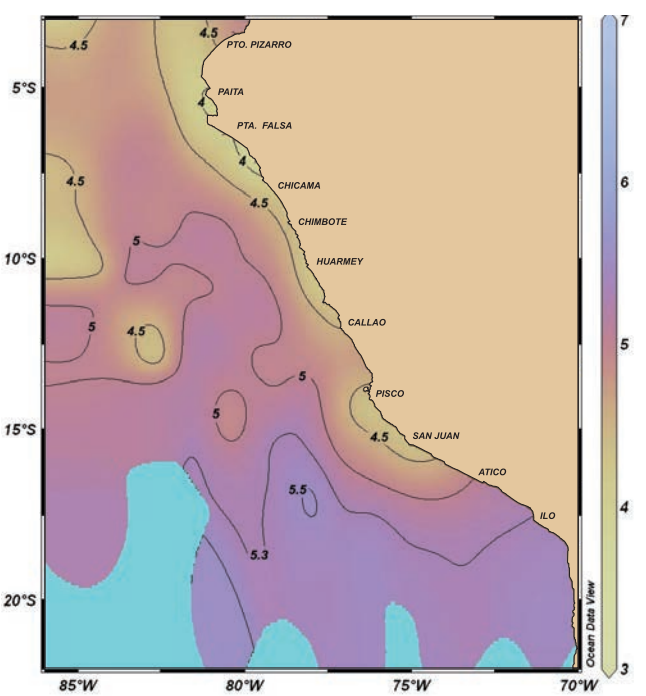


Figura 31.- Oxígeno disuelto promedio en la superficie del mar (mL/L), invierno. Zuta y Guillén, 1970

El oxígeno proveniente de la atmósfera se disuelve en el agua hasta que se establece un equilibrio entre la interfase aire-agua, aproximándose hasta su valor de saturación. En gran parte del océano Pacífico la capa superficial está muy próxima a la saturación en el contenido de oxígeno con valores de 98 y 103% del valor de saturación. El oxígeno disuelto en la forma de O_2 es indispensable para la sobrevivencia de los organismos, su concentración en el agua de mar influye y controla la distribución de la vida marina. Las únicas vías de obtención en el océano son la transferencia del oxígeno desde la atmósfera al agua de mar y su producción por algas marinas (fotosíntesis), los dos procesos están limitados a la capa superficial. Si el suministro no es suficientemente rápido, el oxígeno disponible se agota a niveles críticos. El reemplazo de oxígeno ocurre por procesos lentos de difusión de aguas superficiales hacia abajo y por movimientos verticales del agua. Debido al área de oxígeno mínimo que existe en el océano Pacífico no puede haber suministro de oxígeno a aguas profundas por difusión vertical de eddies o remolinos (Weyl 1965).

5.7.2 Distribución Superficial

En la franja costera peruana los valores de 6 mL/L y ocasionalmente 8 mL de oxígeno disuelto se encuentran en las aguas frías productivas, menores de 5 mL/L en las regiones cálidas cerca del ecuador y mayores de 5 mL/L en las aguas oceánicas del oeste. Las aguas recién afloradas están delimitadas por valores de 3 y 4 mL/L muy próximas a la costa. Las mayores irregularidades en la distribución ocurren en otoño y primavera y dentro de las 50 mn en el verano e invierno. Su distribución promedio en la superficie del mar para verano e invierno se muestra en las figuras 30, 31.

5.7.3 Distribución Vertical

En las características generales de la distribución de oxígeno disuelto dentro de la columna de agua del Pacifico tropical Este, se puede señalar que el máximo contenido se encuentra en las capas superficiales y decrece en la termoclina variando con la latitud (Fig. 32). En los perfiles de oxígeno puede haber dos mínimos a diferentes profundidades y entre ellos un máximo intermedio de oxígeno; desde que no hay procesos apreciables que produzcan oxígeno debajo de la zona eufótica, el máximo intermedio debe ser causado por advección de agua con mayor contenido de oxígeno, (Wyrtki 1961). Frente a las costas del Perú, se distinguen cuatro características en la columna de agua (Zuta y Guillén 1970):

a. Capa superficial de mezcla con escasa variación

b. Capa de discontinuidad u oxiclina con gradiente intenso de 1 a 5 mL/L, presente durante todo el año

c. Capa mínima de oxígeno por consumo bioquímico limitada entre 50–800 m de profundidad, la mínima absoluta promedio varía entre los 50 y 450 m con valores menores de 0,5 mL/L, mayormente menores de 0,25 mL/L. Los mínimos están asociados con las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales

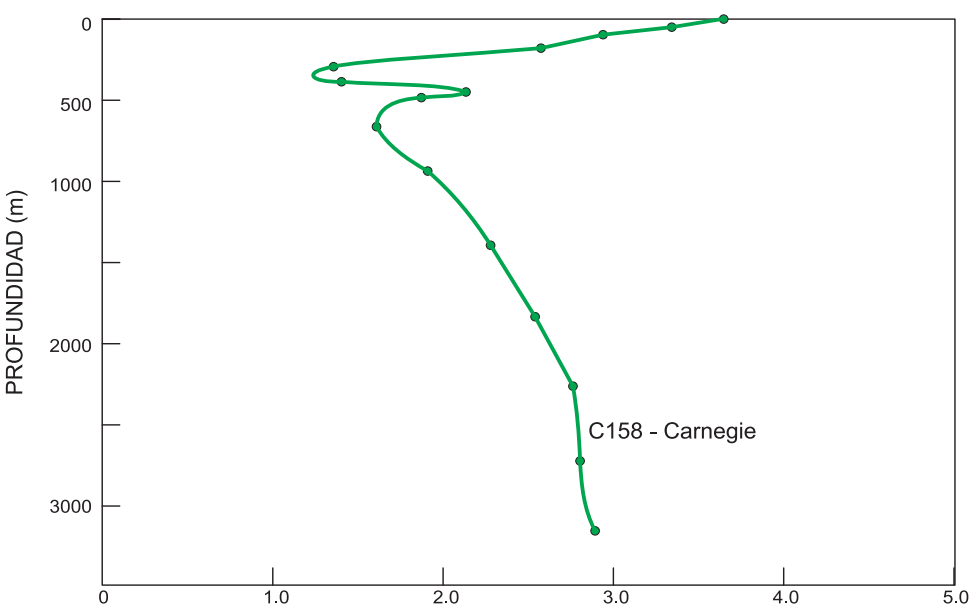


Figura 32.- Diagrama de características de distribución vertical de oxígeno en la columna de agua del Pacífico tropical Este

d. Incremento del contenido de oxígeno disuelto debajo de la capa de mínima por circulación global del agua profunda que se hunde en la superficie de latitudes altas (Atlántico norte)

La distribución vertical de oxígeno en la sección de Chimbote y en una sección paralela a la costa, describen las características hasta 1000 m de profundidad (Figs. 33-34). Se aprecia el hundimiento de las iso-oxígenas de 0,5 a 2 mL/L debajo de 50 m, característico al norte de los 6°S debido a la intensidad del flujo de la Corriente Submarina Ecuatorial (Corriente Cromwell) desde el Este de las islas Galápagos a la costa peruana.

5.8 Zona de Mínima de Oxígeno

A profundidades intermedias, debajo de la zona eufótica, la respiración animal y la descomposición bacteriana de la materia orgánica proveniente de la capa eufótica usan el oxígeno tan rápido que no es reemplazado, creando una zona de mínima de oxígeno. En la costa de Sudamérica, Perú, la intensa zona de mínima de oxígeno está relacionada con la alta productividad en las aguas afloradas, debido a que la gran riqueza biológica es descompuesta por oxidación de materia orgánica con gran consumo de oxígeno.

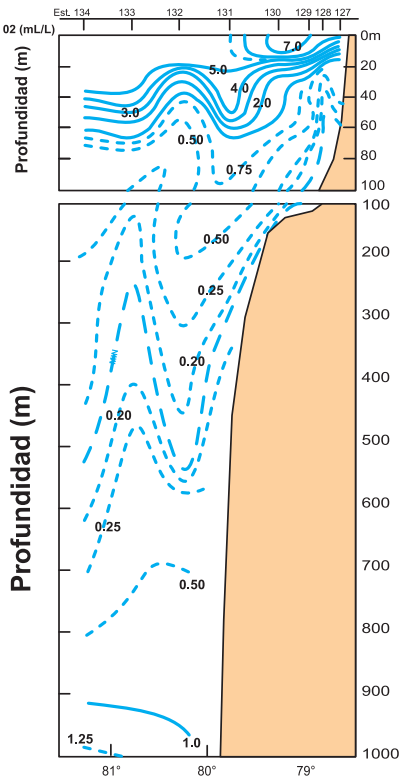


Figura 33.- Sección vertical de oxígeno disuelto (mL/L), Chimbote, 0-1000 m. Zuta y Guillén, 1970

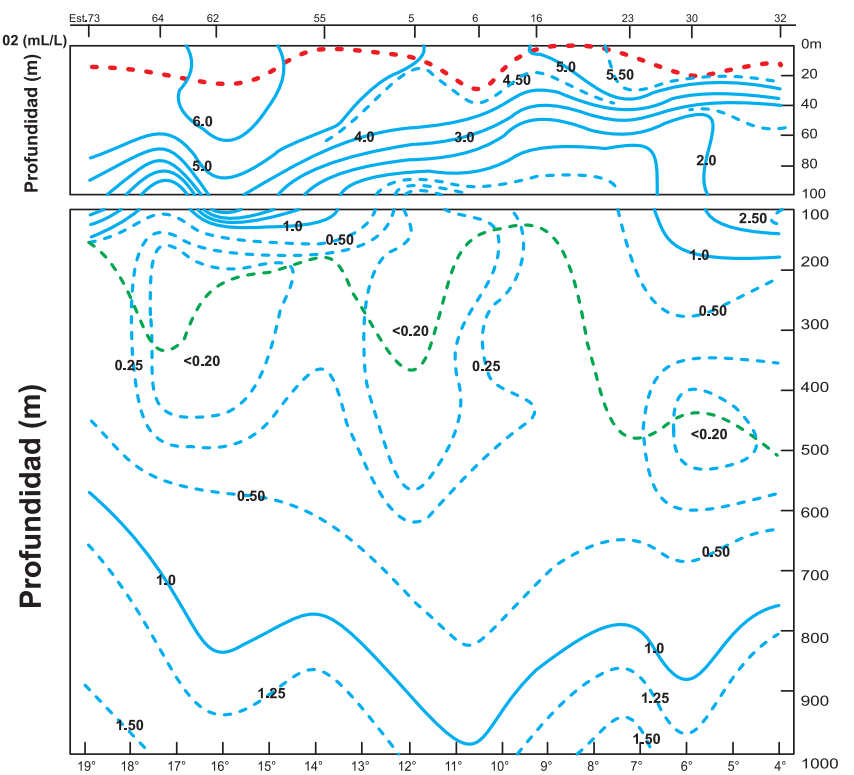


Figura 34.- Sección vertical de oxígeno disuelto (mL/L) a 100 mn frente a la costa peruana. Zuta y Guillén, 1970

Las aguas costeras de Perú son conocidas por tener bajas concentraciones subsuperficiales de oxígeno asociadas con altas concentraciones de nitritos. Una descripción señala valores latitudinales de nitritos de 0 µM a 6°S dentro de la capa mínima de oxígeno y 4,5 µM a 17°S con <0,2 mL/L de oxígeno (Wooster et al. 1975). Este patrón fue discutido por Dugdale et al. (1977) concluyendo que es el resultado de procesos bioquímicos dentro del flujo de la corriente submarina que causan generación de nitrito en una secuencia de norte a sur a partir de la reducción de nitrato dentro de esa capa: 1) Al norte de Pta. Falsa, las concentraciones de nitrato y oxígeno son altas sobre la plataforma y dentro de la columna de agua y, las de nitritos son bajas. 2) A 7°S ocurre agotamiento de oxígeno entre 30 m y 50 m, pero las concentraciones de nitratos se mantienen altas. 3) A 9°S, la mitad de la capa inferior es pobre en oxígeno, las concentraciones de nitrato decrecen cerca de la costa, mientras las de nitritos incrementan con una completa desnitrificación que ocurre en el fondo y muy cerca de la costa. 4) Al sur de 10°S casi toda la capa inferior es pobre en oxígeno y un máximo de nitrito subsuperficial ocurre conforme la desnitrificación incrementa cerca de la costa.

La zona de mínima de oxígeno es causada por procesos bioquímicos de consumo y la profundidad de su posición y distribución son determinadas por circulación oceánica. La forma de los perfiles de oxígeno en la distribución vertical, especialmente la posición más alta de su mínima en la distribución, es debido al decrecimiento exponencial de consumo de oxígeno (Wyrtki 1962). Las grandes áreas de agua con mínimo oxígeno se encuentran en el lado Este de los océanos en regiones subtropicales donde la circulación horizontal a profundidades intermedias es muy débil y donde prevalecen movimientos verticales ascendentes.

Asimismo, se han señalado tres procesos que intervienen en la formación de la zona de mínima de oxígeno: a) falta de ventilación y bajo contenido de oxígeno en el agua de origen, b) largo tiempo de permanencia con agotamiento acumulado de oxígeno y c) hundimiento del producto de descomposición de la producción biológica, consumiendo gran cantidad de oxígeno (Pennington et al. 2006).

La disminución de oxígeno depende de la cantidad de materia orgánica oxidable y del suministro de oxígeno al área por circulación y difusión. El oxígeno decrece considerablemente con la profundidad en relación con la distribución de organismos y sus tasas metabólicas; todas las poblaciones contribuyen a la variación del oxígeno, pero ciertos tipos de metabolismo parecen dominantes en diferentes rangos de profundidad: la respiración de fitoplancton en las capas superiores, el zooplancton y animales mayores en la región de profundidad media y posiblemente bacterias debajo de 1000 o 1500 m Riley (1951). Wyrtki (1961, 1962), sugirió que el decrecimiento es exponencial, de acuerdo a la disminución de materia orgánica. Por lo tanto, el oxígeno es consumido rápidamente pero también es repuesto a una tasa apropiada por la circulación horizontal y por difusión vertical desde la capa superficial.

En el caso del Perú donde ocurre una elevada producción primaria no existe oxígeno suficiente para oxidar toda la materia que escapa de la superficie a mayores profundidades. La figura 35 indica, en forma esquemática, la distribución de oxígeno en la zona eufótica donde se incrementa a través de la fotosíntesis y debajo de esa capa decrece por oxidación de materia orgánica (P, N y Si). La distribución latitudinal de la capa de mínimo oxígeno se muestra en las figuras 36 a 39, generalmente se extiende desde 100 m hasta 800 m y en algunos casos el límite superior es 50 m.

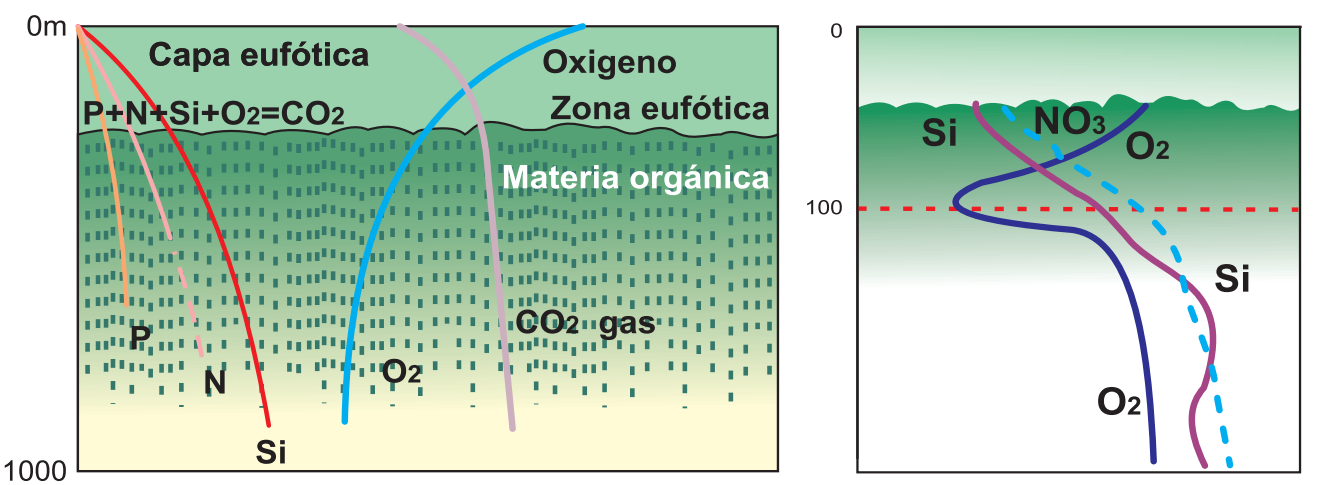


Figura 35.- Izquierda) Esquema sobre distribución de nutrientes, oxígeno disuelto y materia orgánica en la zona eufótica. Derecha) oxidación (N, P, Si), concentraciones resultantes de la oxidación debajo de la zona eufótica

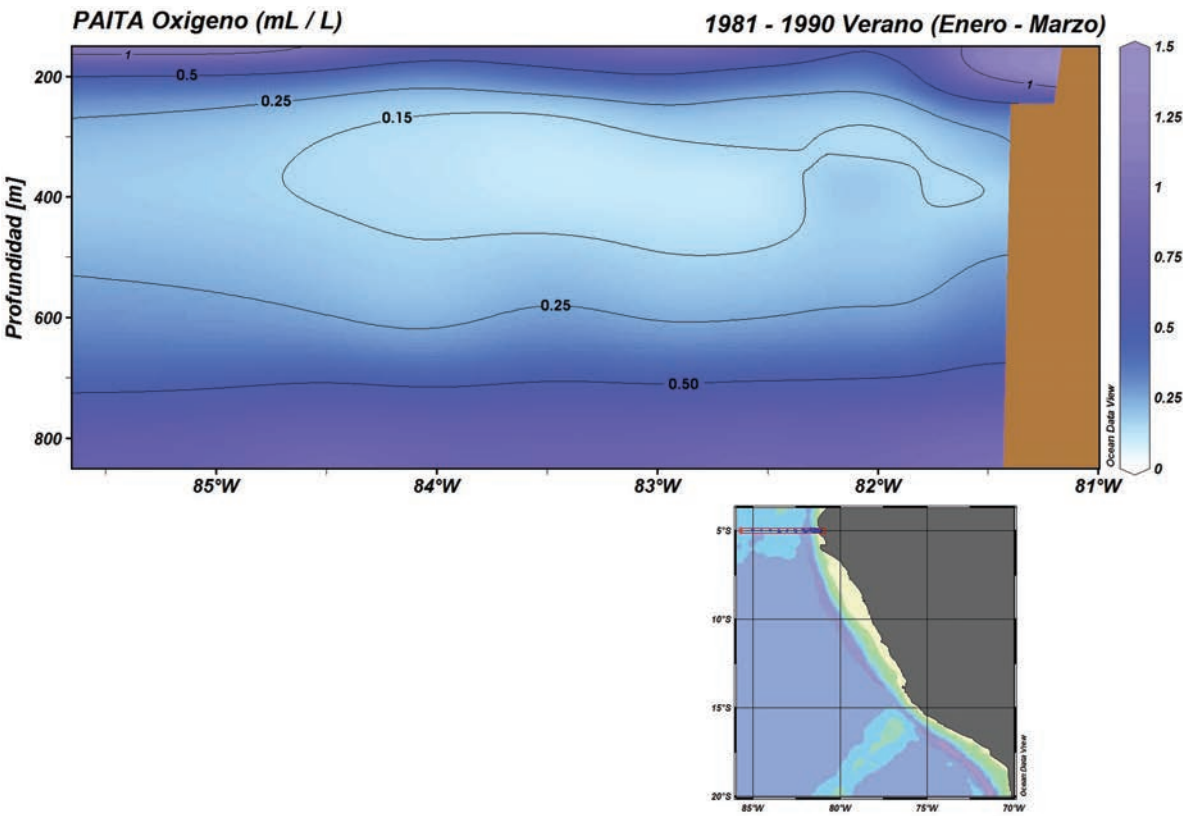


Figura 36.- Zona de mínima de oxígeno disuelto (mL/L) promedio en Paita

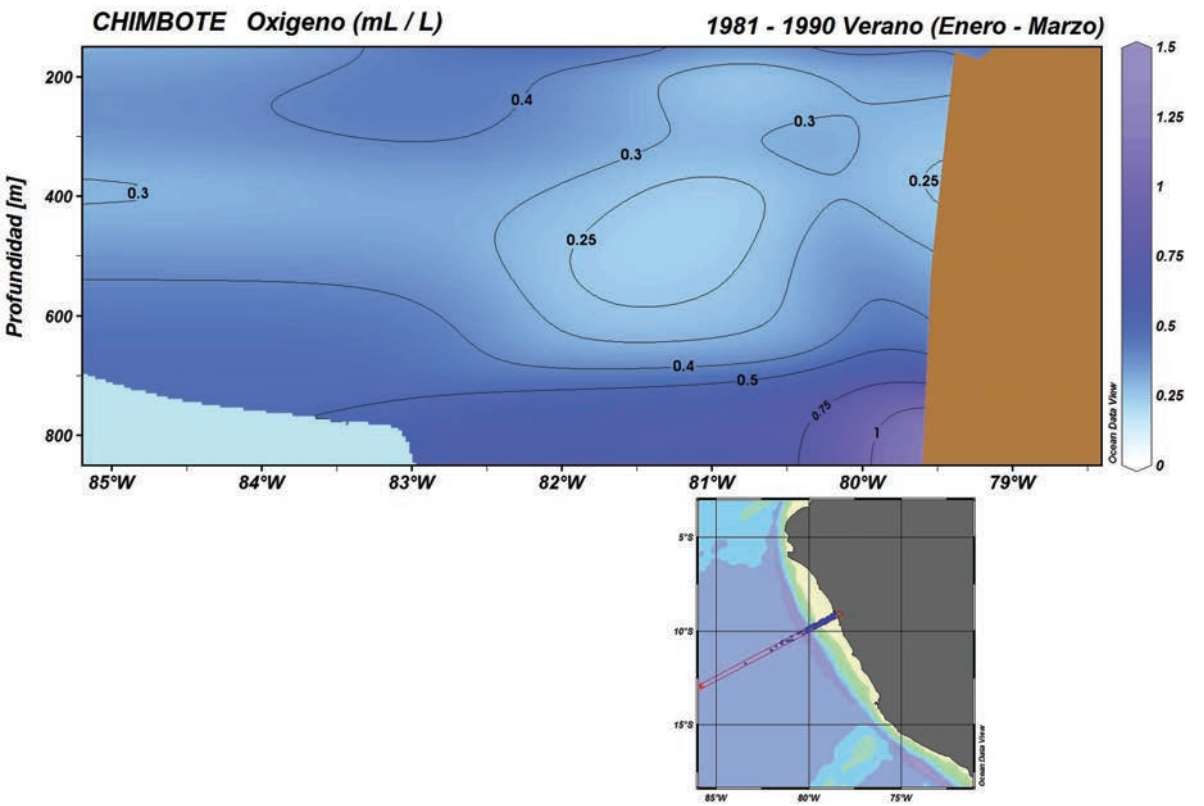


Figura 37.- Zona de mínima de oxígeno disuelto (mL/L) promedio en Chimbote

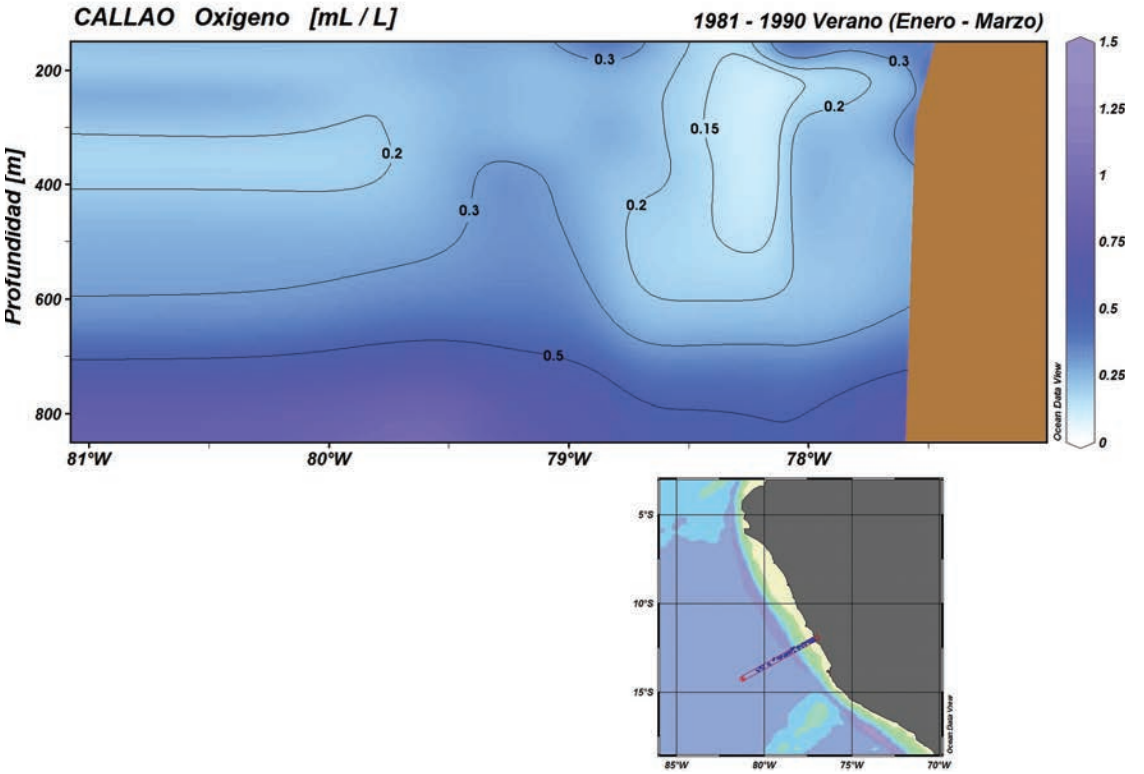


Figura 38.- Zona de mínima de oxígeno disuelto (mL/L) promedio en Callao

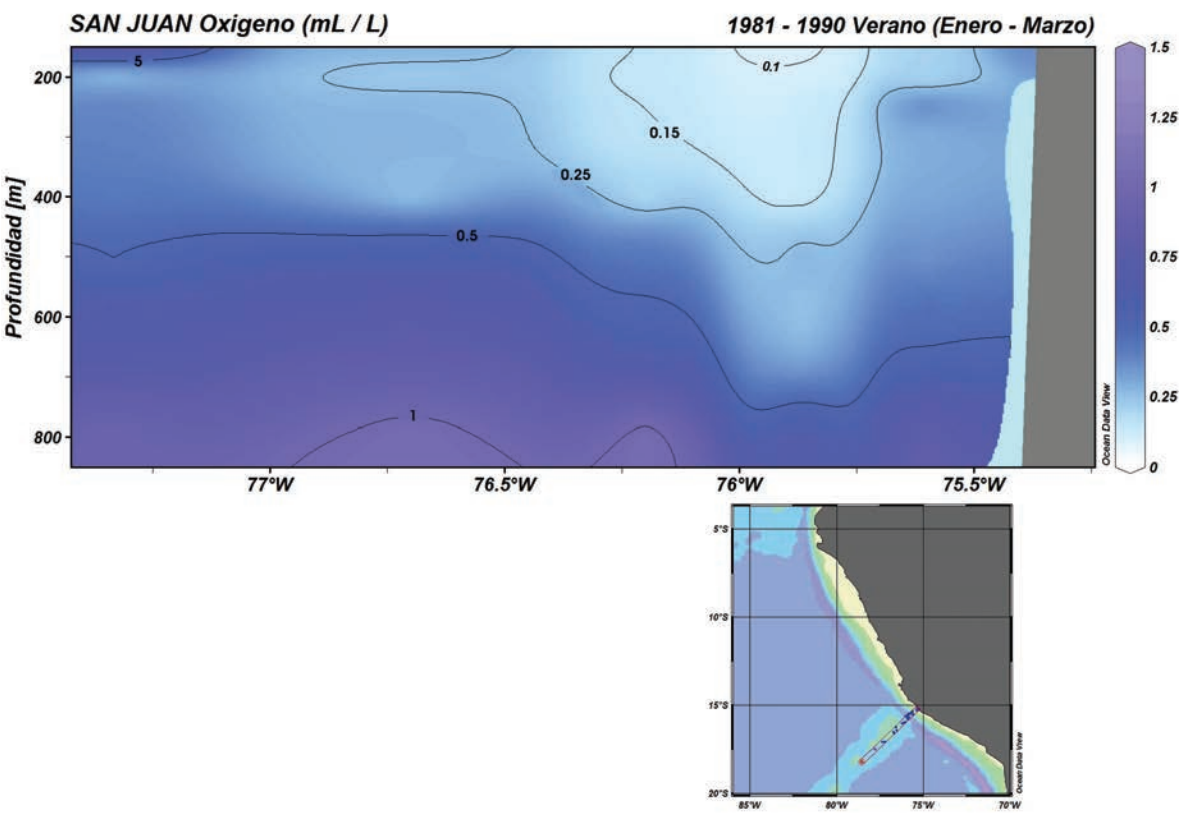


Figura 39.- Zona de mínima de oxígeno disuelto (mL/L) promedio en San Juan

REFERENCIAS*

Características generales del mar peruano

Fuerzas atmosféricas

Bakun A, Nelson CS. 1991. The seasonal cycle of wind stress curl in subtropical eastern boundary current regions, J. Phy. Oceanogr. 21: 1815-1834.

Paulik GJ. 1981. Anchovies, Birds and Fishermen in the Current. In: Resource Management and Environmental Uncertainty, Lessons from Coastal Glantz M, Thompson D. (eds.): 35-79. John Wiley & Sons, NY.

Rutllant J. 1990. Natural desertification mechanism along the arid west coast of South America. Proc. International Workshop on sand transport and desertification in arid lands, Khartoum (Sudam), November 1985. pp 235-253.

Sumich JL. 1976. An Introduction to the Biology of Marine Life. Wm C. Brown Company Publishers, Dubuque, Iowa, USA. 348 pp.

Strub PT, Mesias J, Montecino V, Rullant J, Salinas S. 1998. Coastal ocean circulation off western South America. In: The Sea Vol. 10B 1-38.

Thompson DJ. 1981. Climate, Upwelling, and Biological Productivity. Some Primary Relationships, In: Resource, Management and Environmental Uncertainty: Lessons from Coastal Upwelling Fisheries, Glantz M, Thompson D. (eds.): 13-33 p. John Wiley & Sons, NY.

Zuta S, Guillén O. 1970. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. Bol. Inst. Mar Perú Vol. 2 (5): 157-324.

Temperatura

Wyrtki K. 1965. Surface currents of the eastern tropical Pacific Ocean. Bull. Inter- Amer. Trop. Tuna Comm. 9 (5): 271-304.

Zuta S. 1988. Variations of the mass field and currents off the Peru coast. 1988. IOC, UNESCO, Technical Series N° 33 (4): 55-75.

Zuta S, Guillén O. 1970. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. 2 (5):157-324.

Zuta S, Urquizo W. 1972. Temperatura promedio de la superficie del mar frente a la costa peruana, periodo 1928-1969. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. 2 (8):459-520.

Zuta S, Rivera T, Bustamante A. 1978. Hydrologic aspects of the main upwelling areas off Peru. In Upwelling Ecosystems, Boje R. and Tomczak M. (eds.): 235-257. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

Salinidad

Knauss JA. 1997. Introduction to Physical Oceanography, Second Edition, Prentice Hall, McConnin R. (ed.), 300 pp.

Millero FJ. 2006. Chemical Oceanography, Third Edition: 438 pp. CRC Taylor & Francis, NY.

Wyrtki K. 1967. Circulation and water masses in the Eastern Equatorial Pacific Ocean. Int. J. Oceanol. and Limnol. Vol. 1: 117-147.

Zuta S, Guillén O. 1970. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. 2 (5): 157-324.

Densidad

Bakun A, Nelson CS. 1991. The seasonal cycle of wind stress curl in sub-tropical eastern boundary currents regions. J. Phys. Oceanport., 21: 1815-1834.

Guillén O, Calienes R. 1981. Upwelling off Chimbote. In: Coastal Upwelling, Richards F. (ed.): 312-326. American Geophysical Union, Wash. DC. USA.

Knauss R. 1997. Introduction to Physical Oceanography, 2nd Edition, McConnin R. (ed.): 320 pp. Prentice Hall Inc., NJ, USA.

Wyrtki K. 1961. Physical Oceanography of the Southeast Asian Waters. University of California, NAGA Rept. No. 2, 195 pp.

Zuta S, Guillén O. 1970. Oceanografía de las aguas costeras de Perú. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. 2 (5): 157-324.

Oxígeno disuelto

Dugdale RC, Goering JJ. 1967. Nutrient limitation in the sea. Dynamics, Identification and Significance. Limnol. Oceanogr. 12: 685- 695.

Dugdale RC, Goering JJ, Barber RT, Smith RL, Packard TT. 1977. Denitrification and hydrogen sulfide in the Peru upwelling region during 1976. Deep - Sea Res. 24: 601-608.

Pennington JT, Mahoney KL, Kuwahara VS, Kolber DD, Calienes R, Chavez FP. 2006. Primary production in the eastern tropical Pacific: a review. Progress in Oceanography 69: 285-317.

Riley GA. 1951. Oxygen, phosphate and nitrate in the Atlantic Ocean. Bingham Oceanogr. Coll. Bull. 13 (1): 5-124.

Weyl PK. 1965. On the oxygen supply of the deep Pacific Ocean. Limnol. Oceanogr., Vol. 65 (2): 215 - 219.

Wooster WS, Bakun A, McLain DR. 1975. The Seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the north atlantic. Journal of Marine Research (USA) 34:131–141.

Wyrtki K. 1961. Physical Oceanography of the Southeast Asian Waters. University of California, NAGA Rept. No. 2, 195 pp.

Wyrtki K. 1962. The oxygen minima in relation to ocean circulation. Deep-Sea Res. 9: 11-23.

Zuta S, Guillén O. 1970. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. Bol. Inst. Mar Perú, Vol 2 (5): 157-324.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

6. MASAS DE AGUA FRENTE A LA COSTA PERUANA

6.1 Características generales

La mayoría de masas de agua adquieren sus propiedades características en la superficie del mar y en áreas determinadas, dichas propiedades son dadas por el clima local y por la inmersión de aguas con diferente densidad generando las correspondientes modificaciones al medio. El término "edad" del agua de mar es aplicado en oceanografía desde muy antiguamente para referirse al tiempo desde que la masa de agua estuvo en la superficie o dejó de estar en contacto con la atmósfera; su importancia está en relación a la señal que se obtiene sobre la tasa de cambio del agua del océano.

Las diferentes masas de agua representan ambientes diversos para la fauna característica de cada una de ellas (Johnson y Briton 1963). Los procesos que se desarrollan en el océano como afloramientos, flujos de agua desde la superficie, corrientes marinas, olas, mareas, estratificación del agua y sedimentos e intercambio entre estos y la columna de agua, reciben la influencia de la topografía del fondo marino que presenta cuencas, grietas, cordilleras submarinas, etc. Como resultado de la variación de la producción primaria a través de la plataforma, la concentración de oxígeno decrece y ocurre un agotamiento en el área adyacente a ella, al terminar la concentración de oxígeno puede ocurrir la desnitrificación.

En oceanografía sinóptica no se puede confiar solo en una propiedad para determinar la historia de circulación del océano, se debe usar el máximo de información de diferentes características para la interpretación de la circulación, la que debe ser consistente con la distribución de todas las propiedades y por lo tanto, se reconoce una masa de agua por la combinación característica de dichas propiedades. Los procesos climáticos en la superficie del mar tienden a formar tipos de agua que resultan de la mezcla de agua de diferentes características. Los diagramas T-S son propios de aguas de un área particular en el océano y las características individuales del diagrama (rasgos y forma) pueden indicar mezcla de diferentes tipos de aguas.

La distribución de las propiedades en profundidad se conoce como perfiles (temperatura/profundidad, salinidad/profundidad). Los perfiles son una forma de mostrar los datos de una estación oceanográfica y facilita su comparación con diferentes variables mostrando su interdependencia. Para apreciar estas combinaciones se usa los diagramas de Temperatura y Salinidad (T-S), en los cuales cada punto de un ploteo representa la temperatura y salinidad vs la profundidad en la columna de agua de una estación; los puntos se juntan en orden o secuencia de profundidad en una línea llamada T-S, no siendo necesario plotear densidad porque ésta depende de la temperatura y salinidad. Cada punto del diagrama corresponde a una combinación particular de temperatura y salinidad y por lo tanto de una determinada densidad a una profundidad de la columna de agua. La interpretación implica que la temperatura y salinidad son propiedades conservativas. Las secciones de diferentes variables formadas por varias estaciones, son útiles para la distribución geográfica de las propiedades del agua

Al estudiar las masas de agua se requiere conocer ciertos procesos que intervienen en su formación, distribución y circulación como convergencias, divergencias, ondas internas y efecto Coriolis.

6.2 Efecto coriolis, convergencias, divergencias y ondas internas,

6.2.1 Efecto Coriolis

La rotación de la tierra afecta todos los patrones de la circulación global del agua al originar la fuerza Coriolis, como resultado de la cual ocurren las corrientes de deriva del viento en la capa superficial.

El efecto Coriolis es proporcional al seno de la latitud, su valor es cero en el ecuador e incrementa con su proximidad al polo. La fuerza Coriolis actúa siempre en ángulo recto a la dirección del viento deflexionando el agua a la derecha en el Hemisferio Norte y a la izquierda en el Hemisferio Sur (Fig. 40). Similarmente, el efecto Coriolis deflecciona también el agua inferior que se mueve bajo la fuerza del viento en un ángulo teórico de 45°. Cada capa de agua es también deflecionada en la dirección de la capa inmediatamente superior resultando una deflección progresiva conocida como espiral Ekman. El viento mueve el

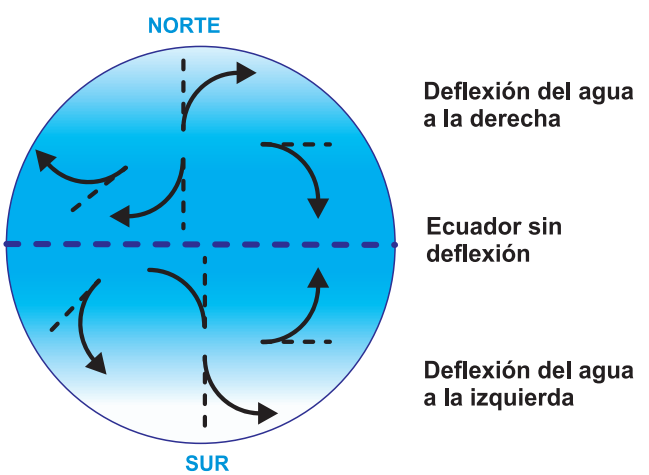


Figura 40.- Características del efecto Coriolis en aguas del océano: deflexión del agua a la derecha en el hemisferio norte y a la izquierda en el hemisferio sur; en el ecuador no ocurre el efecto porque es proporcional al seno de la latitud. Levinton (1982)

agua en láminas, las cuales arrastran capas del agua inferior; la acción del viento puede transmitirse hasta 100 m, pero es interrumpida por el efecto Coriolis. Combinando los movimientos de todas las capas resulta una deflección neta de 90° de la capa superficial desde la dirección del viento, es a la izquierda en el Hemisferio Sur y caracteriza a la circulación Ekman.

6.2.2 Convergencias y divergencias

Las zonas de convergencia de las corrientes superficiales son características oceanográficas importantes especialmente desde el punto de vista biológico. La característica de las zonas de convergencia, es el encuentro de corrientes que tienen aguas de diferentes propiedades dando lugar al hundimiento de aguas superficiales (Burkov, 1966). Por otra parte, las zonas de divergencia ocurren cuando dos masas de agua se mueven separándose y originando el ascenso de aguas de profundidad a la superficie. De acuerdo a la interrelación Ekman el viento horizontal puede producir divergencias y convergencias: a) vientos ciclónicos producen divergencia en aguas superficiales y afloramiento, b) vientos anticiclónicos producen convergencia y downwelling Knaus (1997)

La literatura se refiere usualmente a los "trade winds", que son vientos del este, casi constantes y que dominan la mayor parte de los trópicos y subtrópicos a través del globo aproximadamente entre 40°N y 40°S, con dirección noreste en el Hemisferio Norte y sureste en el Hemisferio Sur (Fig. 41). Dichos vientos dirigen el agua superficial de las Corrientes Ecuatorial sur y norte hacia el oeste. El transporte de masas de agua y calor hacia el oeste presiona la estructura térmica y eleva el nivel del mar en el Pacífico tropical oeste; por conservación de la masa, el nivel del mar de las corrientes del margen Este requiere un flujo hacia el polo en los giros del Pacífico norte y Pacífico sur, un flujo hacia el Este en las Contracorrientes norte y sur y en la Corriente Ecuatorial Submarina (Corriente Cromwell), alrededor de un grado del ecuador y a 100 - 200 m (Pickard, 1970).

6.2.3 Ondas internas

Las ondas internas son menos conocidas que las ondas superficiales por lo cual se incluyen aquí algunos conceptos relacionados con ellas, especialmente debido a su efecto sobre la producción primaria. Las ondas internas ocurren en el límite de dos capas de agua o frentes de diferente espesor y densidad, similar a lo que ocurre en la superficie del mar en la interfase entre el agua y la atmósfera. Dichas ondas se reflejan en la estructura vertical de las masas de agua y en cualquier ambiente marino estratificado y como se presentan en el interior de la masa de agua se les conoce como ondas internas (Zuta y Guillén 1970). Si hay varias capas de discontinuidad en la distribución vertical de densidad, las ondas pueden ocurrir simultáneamente originando diversas alteraciones de la masa de agua estratificada (Zuta 1990, manuscrito no publicado).

Las ondas ecuatoriales Kelvin que se propagan desde el oeste hacia el Pacífico Este por anomalías del viento y en las cuales la termoclina es deprimida en profundidad, avanzan a través del océano y al llegar a la latitud frente a la costa de Sudamérica, voltean hacia el polo fluyendo como ondas costeras atrapadas. Las ondas Rossby con termoclina superficial, aflorada, por su parte, se propagan hacia el oeste y a un tercio de velocidad de su contraparte, las ondas Kelvin (Enfield 2001).

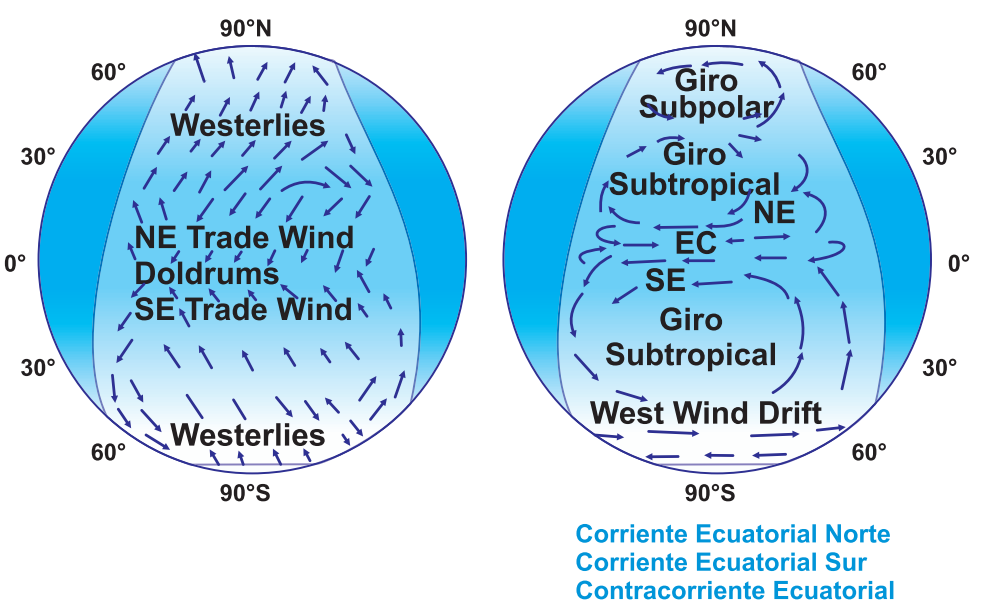


Figura 41.- Interrelación de corrientes superficiales del océano y patrón global de vientos. Levinton (1982)

Las ondas internas afectan la producción primaria alterando la profundidad de compensación, en la cual el oxígeno producido en la fotosíntesis iguala al que se consume en la respiración. Al estudiar la estructura física, biológica y su variabilidad en el área de afloramiento de 15°S (Brink et al. 1981, Codispoti 1981) se registró el paso de una onda interna que ocurrió durante marzo-mayo de 1977, causando una declinación inusual del fitoplancton y originando un flujo hacia el polo a través de la columna de agua y a mitad de la plataforma. Las ondas internas pueden afectar la variabilidad de nutrientes durante varios días, como ocurrió en la distribución anómala de nitritos durante el pasaje de la onda (Fig. 42).

En el océano se conoce ahora que los dos mecanismos de mayor importancia en la variabilidad a escala de cuenca para el sistema acoplado atmosfera-océano del Pacífico, son las ondas Kelvin que se propagan hacia el Este a lo largo del ecuador y las ondas Rossby al norte y sur del ecuador que se propagan al Pacífico oeste. Las ondas afectan el patrón de temperatura superficial que causan cambios en la ubicación e intensidad de las celdas convectivas en la atmósfera, redistribuyendo su masa y alterando la intensidad de las superficies en los campos de alta y baja presión atmosférica, los cuales derivan los vientos superficiales.

Las ondas Kelvin cruzan el Pacífico rápidamente a lo largo del ecuador y se reflejan en toda la costa de Sudamérica como ondas costeras, mientras que las ondas Rossby viajan mucho más lentamente alcanzando el oeste. El sentido de las ondas cambia entre afloramiento (upwelling) y hundimiento (downwelling) en ciclos alternos, creando los reversos de condiciones de termoclina profunda cálida (EN) a termoclina superficial fría (La Niña). Estos mecanismos oceánicos han sido usados para modelar el ciclo ENSO obteniéndose una periodicidad regular. Sin embargo, la periodicidad del ENSO es mucho más irregular que la producida por las ondas oceánicas y requieren acoplamiento entre océano y atmosfera (Enfield, 2001).

6.3 Masas de agua frente a la costa peruana

La ubicación geográfica del Perú, da lugar a que en el sistema de circulación frente a su costa contribuyan diferentes tipos de agua como: del área ecuatorial predominante al norte de los 6°S, del área subtropical en el lado suroeste, del borde norte de la región subantártica y de la antárctica en el sur. Estos tipos de agua incursionan en la región marina del Perú a través de flujos hacia el polo y hacia el ecuador. Las masas de agua entre 15°N y 15°S fueron descritas por Wyrtki (1967), Zuta y Guillén (1970), Enfield (1976) haciéndolo para toda la costa peruana y más recientemente Strub et al. (1998) dio un resumen de las mismas para la costa de Sudamérica.

Entre las masas de agua superficiales tienen mayor influencia las aguas del oeste de la región subtropical. El área costera está sujeta a la influencia de afloramientos y procesos de mezcla considerados como tipos de aguas (Zuta y Guillén 1970). Se pueden distinguir las siguientes masas y tipos de agua (Fig. 15):

1. Aguas Tropicales Superficiales (ATS), se presentan al norte de 4°S desplazándose ampliamente hacia el sur en condiciones anómalas cuando ocurre El Niño, con salinidades <33,8 ups; tienen una capa superficial hasta de 20 m situada sobre la Termoclina Superficial Permanente (Zuta y Guillén 1970).
2. Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES), presentes al norte de los 6°S especialmente en primavera y verano (<34,8 ups), al igual que las ATS tienen una capa superficial homotérmica y homosalina, de 20 m de espesor sobre la Termoclina Superficial Permanente (TSP). Su variación latitudinal está en relación con el desplazamiento del frente ecuatorial que se encuentra más al norte en otoño e invierno, por efecto del fuerte flujo de la Corriente Costera Peruana y del afloramiento en el área entre 4° y 6°S.
3. Aguas Subtropicales Superficiales (ASS), que se extienden en gran parte de la costa (>35,1) tienen fluctuaciones intensas hacia ésta en las cuatro estaciones del año, frente a Supe y Pisco en verano e invierno y, frente a Chimbote y Callao en otoño y primavera.
4. Aguas Costeras Frías (ACF) con salinidades de 34,8-35,1 son ricas en nutrientes, debido al proceso de afloramiento e influencia de aguas subantárticas.

Con series de datos mucho más completas y modernos software de rápidos resultados, se están aplicando en los últimos años diferentes análisis estadísticos para obtener nuevas categorizaciones de masas y tipos de agua, logrando cierto avance en este campo. Bertrand et al. (2004) usó una definición compleja de masas de agua pero con una serie corta de datos y más recientemente Swartzman et al. (2008) revisaron temperatura y salinidad de la superficie del mar para definir diferentes masas de agua en base a cruceros acústicos (1983-2005) asociados a la distribución de anchoveta y sardina. Obtuvieron ocho categorizaciones de masas de agua, manteniéndose las cuatro básicas descritas por Zuta y Guillén (1970); tres correspondieron a distintas categorías de agua de mezcla: Mezcla de Aguas Costeras y Subtropicales (MCS), Mezcla de Aguas Ecuatoriales, Aguas Subtropicales y Aguas Costeras (MESC), Mezcla de Aguas Costeras y de Río (MRW), dando un rango a las Aguas Frías Antárticas (CAW), descritas también hace muchos años.

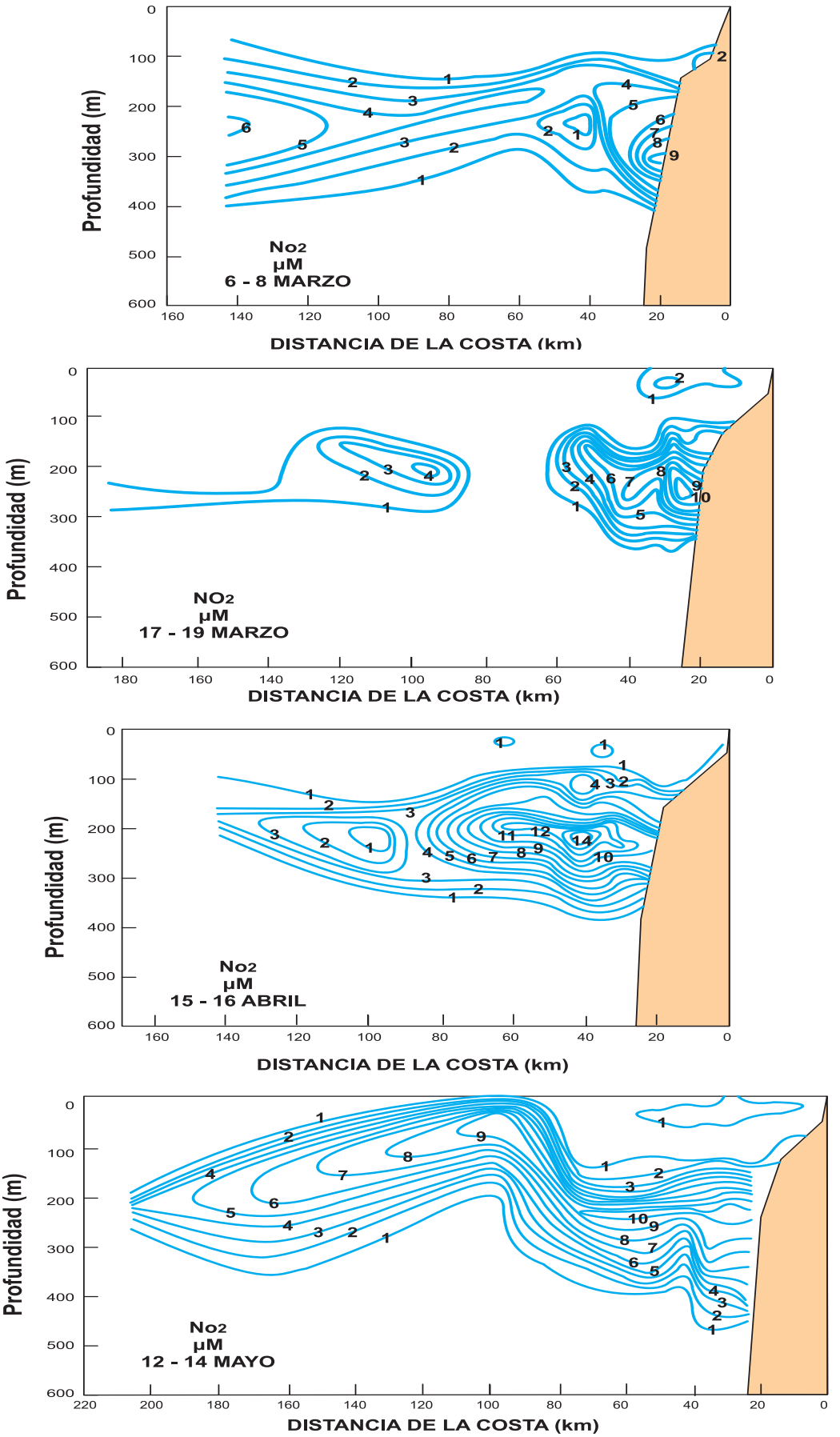


Figura 42.- Distribución anómala de nitritos por efecto de ondas costeras al sur de 15°S, mayo 1977. Codispoti et al. (1981)

6.4 Masas de agua subsuperficiales

Entre las masas de aguas subsuperficiales Zuta y Guillén (1970) describen para la capa de 0–1000 m cuatro masas de agua, con un rango de características permanentes:

1. Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (ASS), se presentan entre los 50–300 m con temperatura de 13-15 °C y 34,9 -35,1 ups de salinidad, tienen alto contenido de oxígeno por su origen en las aguas de la extensión sur de la Corriente Submarina Ecuatorial o Corriente Cromwell.
2. Aguas Ecuatoriales Profundas, entre los 150–700 m con temperaturas de 7-13°C y salinidades de 34,6–34,9 ups.
3. Aguas Templadas de la Subantártica (ATSA), con temperaturas de 13-15 °C y salinidades 34,6–34,8 ups frente a la costa peruana, se ubican sobre los 100 m.
4. Aguas Antárticas Intermedias (AAI), debajo de los 600–700 m con temperaturas de 4-7 °C y salinidades de 34,4–34,6 ups.

REFERENCIAS*

Masas de agua frente a la costa peruana

Bertrán A, Segura M, Gutiérrez M, Vásquez L. 2004. From small-scale habitat loopholes to decadal cycles: a habitat-based hypothesis explaining fluctuations in pelagic fish populations off Peru. Fish and Fisheries 5: 296-316.

Brink K, Jones B, Van Leer J, Mores C, Stuart D, Stevenson M, Dugdale RC, Herburn G. 1981. Physical and Biological Structure and Variability in an Upwelling Center off Peru near 15°S during March 1977. In Coastal Upwelling, Richards F. (ed.): 473- 493. American Geophysical Union, Wash. DC. 1981.

Burkov VA. 1966. Structure and nomenclature of Pacific Ocean currents. Oceanology. 6(1):1-10. (Eng. Trans. From Okeanologiia 6(1): 3-14).

Codispoti LA. 1981. On nutrient variability and sediments. In : Upwelling Regions. In Coastal Upwelling, 125-145. Suess and Thyede (eds.) Plenum Press.

Enfield DB. 1976. Oceanography in the region north of the Equatorial front, physical aspects. FAO Fish Rep. 185: 299-334.

Enfield DB. 2001. Evolution and historical perspective of the 1997-1998 El Niño Southern Oscillation Event. Bull. Mar. Sci. 69 (1): 7-25.

Johnson M, Briton E. 1963. Biological species, waters masses and currents. In: The Sea: Ideas and observations on progress. In: The study of the Seas, HILL MN. (ed.) Vol. 2. Wiley-Interscience, NY: 5

Knauss JA. 1997. Introduction to Physical Oceanography, Second Edition. Prentice Hall, NJ, USA. 300 pp.

Pickard G L. 1970. Descriptive Physical Oceanography: An Introduction. Pergamon Press, 200 pp.

Strub PT, Mesias JM, Montecino V, Rutllant J, Salinas S. 1998. Coastal Ocean Circulation off Western South America. In The Sea Vol. 10 B (ed.) 25-38.

Swartzman G, Bertrand A, Gutierrez M, Bertrand S, Vasquez L. 2008. The relatioship of anchovy and sardine to water masses in the Peruvian Humboldt Current System from 1983-2005. Progress in Oceanography 79: 228-231.

Wyrtki K. 1967. Circulation and water masses in the Eastern Equatorial Pacific Ocean. Int. J. Oceanol. and Limnol. Vol. 1: 117-147.

Zuta S, Guillén O. 1970. Oceanografía de las Aguas Costeras del Perú. Bol Inst Mar Perú, Vol. 2 (5): 157-324.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

7. CORRIENTES Y CIRCULACIÓN

La circulación oceánica es estudiada fundamentalmente dentro de la oceanografía física, pero todos necesitamos conocerla, por lo que se describe brevemente el patrón básico de corrientes debido a que sus movimientos influyen en la productividad primaria, afectando la distribución o disponibilidad de nutrientes para el fitoplancton en diferentes masas de agua. Los patrones de corrientes también influyen en la distribución geográfica de especies pelágicas y bentónicas.

Los océanos constituyen un ambiente muy dinámico, moviéndose sobre la superficie de la tierra, las características de una masa de agua de la que se obtienen muestras en una determinada área, no es la misma una hora más tarde. Debido a que el océano es muy turbulento, se requieren promedios espaciales y temporales de largo tiempo y de diferentes propiedades para lograr una mejor interpretación de la circulación.

Las corrientes oceánicas son el resultado de efectos combinados de movimientos termo-halinos dominantes en aguas profundas y los de deriva del viento en las capas superficiales. Así, el movimiento de aguas es mantenido por dos fuerzas principales: la diferencia de densidad y el efecto del viento, para las cuales el calentamiento solar es directamente la fuente de energía. Gran parte del conocimiento actual de la circulación oceánica no está basado en observaciones directas, sino en inferencias calculando las corrientes geostróficas. El viento sopla sobre la superficie donde la fricción origina el movimiento del agua, la dirección de este movimiento difiere en relación a la rotación de la tierra. Estas corrientes son determinadas en el océano por balance del gradiente horizontal de la presión en el océano debido al efecto de rotación de la tierra en términos de la fuerza Coriolis.

El viento tiene un efecto adicional importante sobre la circulación oceánica, en las regiones de latitudes bajas, su impulso sobre las costas hacia el ecuador asociado con el efecto geográfico origina que las aguas superficiales se muevan fuera de la costa hacia el lado oeste de los océanos; su lugar es reemplazado por agua de profundidad que asciende a la capa superficial: proceso de afloramiento o transporte vertical de aguas subsuperficiales frías y ricas en nutrientes.

7.1 Circulación termohalina

La circulación en capas profundas se mantiene por procesos termodinámicos de diferentes densidades del agua producidas por las condiciones dominantes en la superficie (cambios climáticos) y causan cambios en la temperatura y/o salinidad del agua: circulación termo-halina. En la circulación profunda, los movimientos son producidos por el hundimiento del agua superficial que adquirió mayor densidad mediante enfriamiento o incremento de la salinidad.

Los procesos que controlan el transporte de las sustancias químicas dentro de varias masas de agua y de una a otra, son el transporte por difusión molecular que es muy pequeño comparado con el de advección y la difusión por remolinos. La mayor parte de la mezcla vertical y horizontal en el mar debe ser atribuida a los procesos producidos por la turbulencia.

La circulación oceánica global profunda, es dominada por el movimiento de grandes masas de agua con características de temperatura y salinidad de origen superficial en las latitudes altas. El origen y circulación de las masas de agua del Atlántico norte se observa en la figura 43. El Agua de Fondo de la Antártida se origina en la superficie del mar de Weddell donde la formación de hielo libre de sales deja un residuo de agua salina que se hunde a grandes profundidades mezclándose con otras aguas en su recorrido. Esta agua se mueve hacia el norte a lo largo del fondo del mar y puede ser trazada hasta el Hemisferio norte (Atlántico norte), también circula dentro del Pacífico e Indico.

El Agua Antártica Intermedia se forma en la superficie cerca de la Antártida, fluye hacia el Hemisferio Norte y es menos densa que el Agua Profunda del Atlántico (NADW). Esta última se origina alrededor de los 60°N, se hunde y continúa hacia el sur sobre la capa del Agua de Fondo de la Antártida, como se verá en la sección de circulación global de nutrientes.

Una masa de agua puede ser trazada o seguida por su temperatura y salinidad adquiridas en la superficie del mar; la mezcla entre dos masas de agua puede identificarse como aguas cuyas temperaturas y salinidades características son intermedias entre las dos masas de agua conocidas. El oxígeno que es consumido por los organismos conforme el agua se mueve en esas masas de agua profundas puede ser usado como un trazador para identificarlas o ayudar en su reconocimiento.

7.1.1 Mezcla turbulenta

Los flujos del movimiento de agua son raramente de tipo laminar, en el que el agua se mueve con una velocidad estable. Casi siempre el flujo es turbulento y con movimientos de pequeños o grandes remolinos de agua que se superponen a un patrón simple de flujo; esto causa un intercambio de agua y sales disueltas entre capas. La mezcla turbulenta puede ocurrir en el plano horizontal y vertical, debido a que los océanos son mucho más anchos que profundos, los efectos de mezcla horizontal son mucho mayores que los de mezcla vertical.

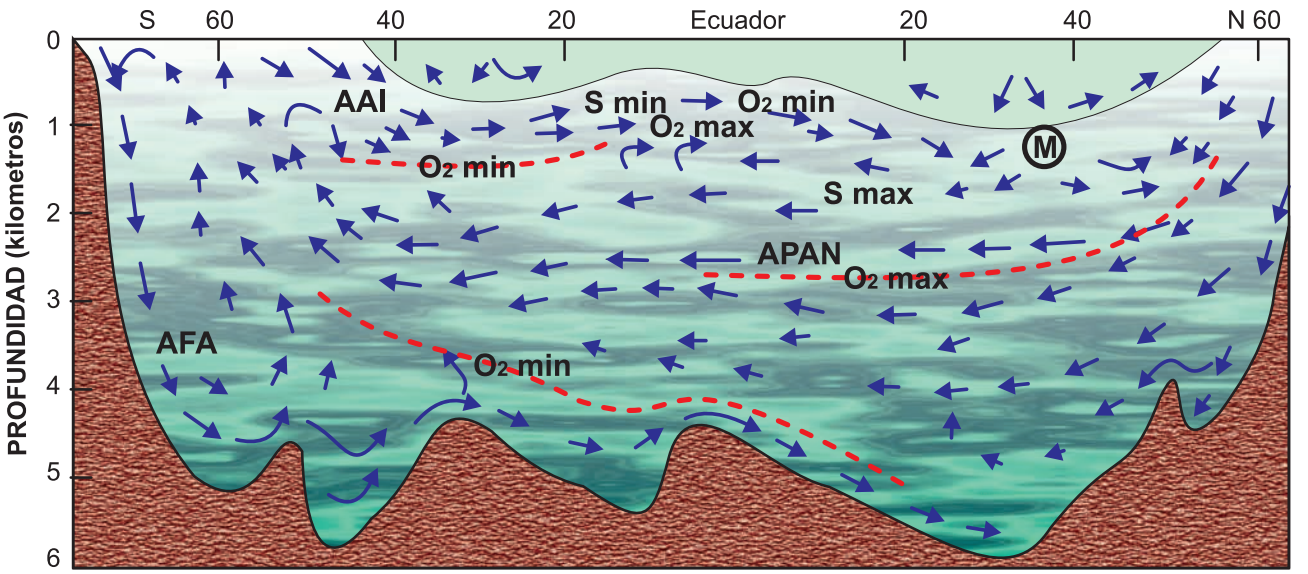


Figura 43.- Circulación termo-halina de agua profunda en los océanos Atlántico y Antártico. Sumich (1976)

7.1.2 Mezcla horizontal

Aunque la mezcla turbulenta horizontal se realiza en todas las profundidades de los océanos, se han estudiado mejor los procesos en las capas superficiales. Los remolinos más pronunciados son los que están asociados con las principales corrientes de superficie impulsadas por los vientos, tienen diámetros de 100 km y se presentan entre la Corriente Ecuatorial Sur (8°-10°S) y la Corriente de los Vientos de Deriva del Oeste (50°S). Los pequeños remolinos son formados de otros más grandes que se descomponen en una serie de más pequeños.

7.1.3 Mezcla vertical

La mezcla vertical se produce por dos mecanismos principales: a) la turbulencia generada por la acción del viento (fricción), b) el deslizamiento de las corrientes que circulan una sobre otra, o sobre el fondo. La escala de estos procesos es mucho más pequeña en relación a la mezcla horizontal y también la cantidad de mezcla es mucho menor.

7.2 Circulación por deriva del viento

Las corrientes del océano inducidas por el viento o corrientes de deriva tienen una profundidad de penetración que depende de la intensidad de fricción del viento en la superficie del océano. La circulación por deriva del viento ocurre en los primeros cientos de metros y por tanto es principalmente circulación horizontal, en contraste con la circulación termo-halina. Desde que el Sistema Ecuatorial de Corrientes y de la cuenca del Pacífico se relaciona con la circulación frente a la costa peruana, es necesario conocer sus principales características; Pennington et al. (2006) en su revisión incluyó a toda la cuenca del Pacífico, la presente revisión se refiere principalmente al sistema ecuatorial y Pacífico sur Este.

Una forma simple de describir las principales corrientes en los trópicos es considerarlas como contraparte del sistema de vientos Este ("trade winds") en ambos hemisferios. Todo el sistema de vientos y el sistema ecuatorial de corrientes son más complejos cerca de los bordes de las cuencas oceánicas. Los trópicos (15°N -15°S) se caracterizan por una capa de mezcla superficial cálida y una termoclina muy intensa y representan el océano de dos capas; debido a la estabilidad de la termoclina hay relativamente escasa mezcla vertical. Los nutrientes son agotados en la capa superficial donde es posible la productividad y el oxígeno disminuye debajo de la termoclina, donde se hunde la materia orgánica muerta que es oxidada conforme se profundiza hacia el fondo.

7.3 Sistema Ecuatorial de corrientes y del Pacífico sur Este

En el océano Pacifico la circulación en las capas superficiales consiste de un giro o movimiento circular de gran escala en el sentido de las agujas del reloj (ciclónico) en el Pacifico norte y en sentido inverso a las agujas del reloj (anticiclónico) en el Pacifico sur; la circulación de los giros en ambos hemisferios es derivada del efecto rotatorio que ejercen los vientos. Debido a que las aguas superficiales deflexionan a la izquierda del viento en el hemisferio sur, las aguas menos densas tienden a ser empujadas por el sistema dominante de vientos hacia el centro del sistema anticiclónico de corrientes, lo cual origina los giros o patrones circulares de corrientes centrados en cada hemisferio entre 30°N y 30°S (Fig. 44 a).

En los remolinos ciclónicos, la situación es inversa, con agua más pesada o densa en su centro (Pickard, 1970).

En el sistema ecuatorial de corrientes del Pacífico, la Corriente Ecuatorial norte fluye entre 8-20°N y la Corriente Ecuatorial sur entre 8-10°S, ambas en dirección oeste y forman parte de los dos giros del océano Pacífico norte y sur. Entre ellas hay un flujo hacia el Este, la Contracorriente Ecuatorial. El sistema de corrientes ecuatoriales es bien desarrollado en el océano Pacífico y ha sido conocido desde hace mucho tiempo; Defant (1960) lo define como "la columna vertebral de la circulación" enfatizando que los giros norte y sur son controlados principalmente por los vientos Este en las latitudes bajas, las tres corrientes completan el conocido sistema ecuatorial. Posteriormente, se describieron dos corrientes adicionales: 1) Corriente Submarina Ecuatorial (Equatorial Undercurrent o Corriente Cromwell) en el ecuador, debajo de la Corriente Ecuatorial del sur y 2) Contracorriente Ecuatorial sur que fluye de 5°S a 8°S descrita por Reid (1959), que no fue reconocida anteriormente por ser una corriente angosta y algo débil (Pickard 1970). El ingreso de la Contracorriente Ecuatorial sur al Pacífico tropical Este se realiza a lo largo del meridiano 95°W y fluye de oeste a Este, entre los 100 y 500 m de profundidad (Wyrtki 1963) (Fig. 44 b).

La Corriente Submarina Ecuatorial (Corriente Cromwell) tiene un volumen de transporte casi tan grande como el de las Corrientes Ecuatorial norte y Ecuatorial sur y está solamente a 100 m de profundidad o menos a lo largo de la línea ecuatorial, aún así, no fue descubierta hasta que Cromwell (1953) la estudió y describió cerca del ecuador, embebida en la Corriente Ecuatorial sur que fluye hacia el oeste. La corriente es una fina banda de 300 km de ancho y solo 200 m de espesor que se extiende desde los 2°N hasta los 2°S entre los 150°W y 92°W, justo al este de las islas Galápagos con una longitud de 6500 km, aunque hay evidencia de que su extensión hacia el Este es mucho mayor (Knauss, 1960). Anteriormente, no hubo predicción teórica sobre la existencia de esa corriente tan importante, ni de las características en su extremo Este cuando se acerca a la costa sudamericana.

La Corriente Submarina Ecuatorial se centra usualmente en la termoclina muy cerca del ecuador (0°), variando de 50 m o menos en el extremo Este del Pacífico donde la capa de mezcla es más superficial, hasta 200 m en el borde oeste, donde es más profunda. La Corriente Submarina Ecuatorial está generalmente asociada a una dispersión de la termoclina y a una mezcla de propiedades como el oxígeno y fosfatos Lukas (1986) (Fig. 45 a-e). Las secciones transversales de temperatura, salinidad, oxígeno, fosfatos y velocidad a 140°W en el Pacífico, muestran la capa de mezcla sobre la termoclina donde el oxígeno es alto y con baja concentración de fosfatos. La condición inversa se presenta debajo de la termoclina, lenguas de alta salinidad se extienden hacia el ecuador. El declive de la termoclina es consistente con dos corrientes, ecuatorial norte y sur confinados a la capa superficial (Knauss 1997). Las islas Galápagos causan perturbación en el flujo de la Corriente Submarina Ecuatorial pero no evitan que dicha corriente las traspase hacia el Este. Las distribuciones del centro de alta salinidad y de la lengua de oxígeno alto muestran que la corriente fluye al norte y sur de las islas Galápagos, siendo el flujo más intenso al sur de ellas; parte de las aguas de esa corriente que son desviadas al norte y sur por las islas son recirculadas en la Corriente Ecuatorial Sur (Lukas 1986).

Los altos valores en la concentración de oxígeno disuelto en la región ecuatorial del Pacífico Este, han sido atribuidos al hundimiento del agua debajo del centro de alta velocidad de la Corriente Submarina Ecuatorial y a la advección hacia el Este de esa agua con alto oxígeno (Wyrtki 1967, Tsuchiya 1968). Cerca del ecuador a pocos grados, se encuentran altas concentraciones de oxígeno entre 50 y 200 m (Fig. 46), la concentración de oxígeno a 100 m (Fig. 47) muestra que pasa a través de las islas Galápagos donde se forma una segunda lengua con tendencia hacia el sur, pero pierde su característica rápidamente.

A 92°W se encuentran aguas con concentraciones mayores de 2 mL/L de oxígeno a 100 m (3,5°S) mostrando evidencia de la divergencia vertical y meridional de la corriente cuando llega a las islas Galápagos. La distribución de la banda de alto oxígeno es asimétrica en el Pacífico Este, desde que el volumen de agua es mayor al norte del ecuador (Lukas, 1986).

La Corriente Submarina Ecuatorial presenta en las latitudes 4°S y 6°S dos ramas separadas de flujos hacia el sur, las secciones respectivas muestran una adyacente a la costa y la otra fuera de ella, cerca de los 84°W. En la figura 48 se indica sus velocidades (m/s), ambas continúan con características similares y se debilitan hacia el sur. Wooster y Gilmartin (1961) indicaron que la rama costera tiene un máximo superficial a 4°S (29 cm/seg) y un máximo subsuperficial a 6°S (7 cm/seg, a 60 m); este es el origen de la Undercurrent Perú-Chile; mientras que Wyrtki (1963) indica que la corriente fuera de la costa es la llamada Contracorriente Peruana.

La figura 49 muestra la distribución de estaciones hidrográficas usadas en las secciones zonales; las secciones verticales de salinidad promedio a 4°S y 6°S (Fig. 50) muestran una lengua de alta salinidad que se localiza fuera de la costa.

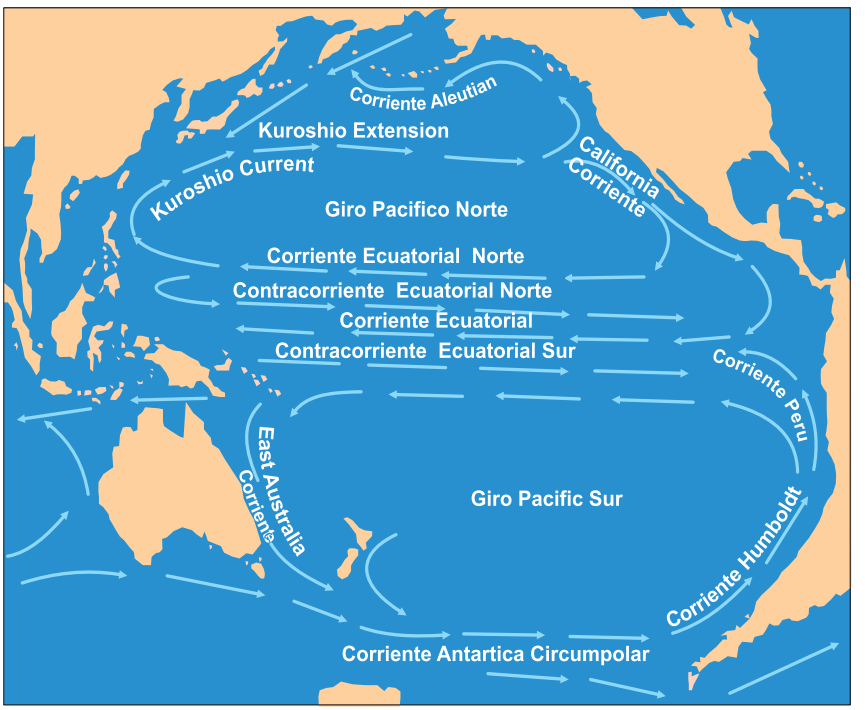


Figura 44 a.- Corrientes del Pacífico sur, O´BRIEN et al. (1981)

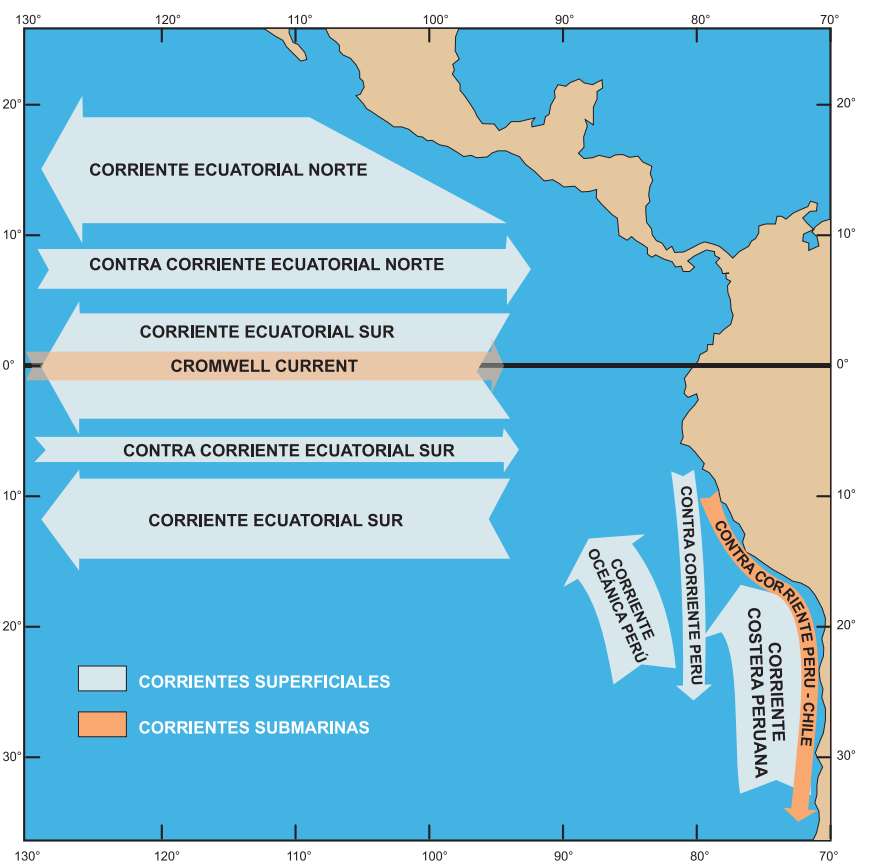


Figura 44b.- Sistema ecuatorial de corrientes. FOSBERGH y JOSEPH, 1964

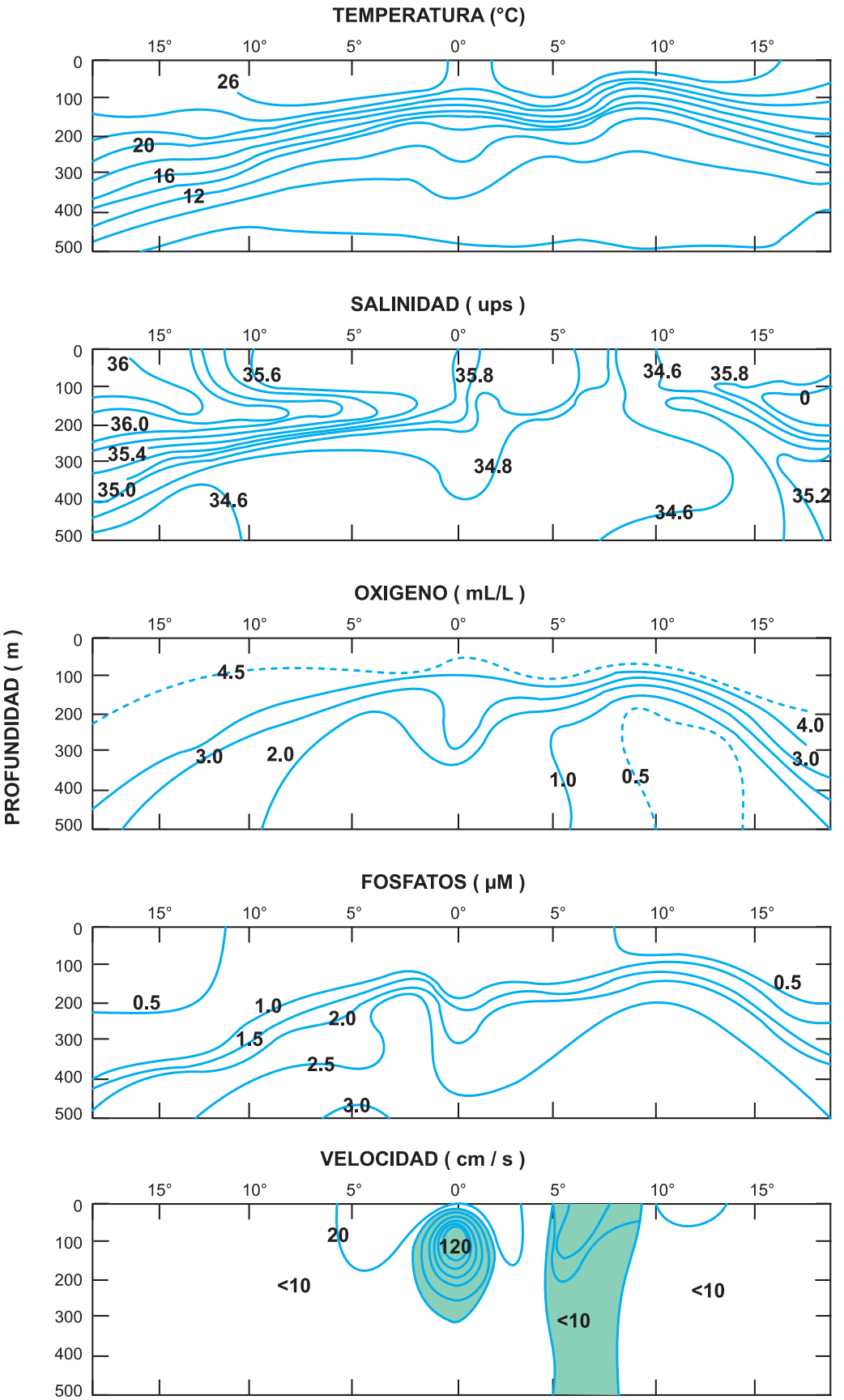


Figura 45.- Secciones transversales de a) temperatura (°C), b) salinidad (ups), c) oxígeno disuelto (mL/L), d) fosfatos (µM) y e) velocidad (cm/s) de la Corriente Submarina Ecuatorial, Corriente Cromwell a 140°W en el Pacífico. Lukas, 1986

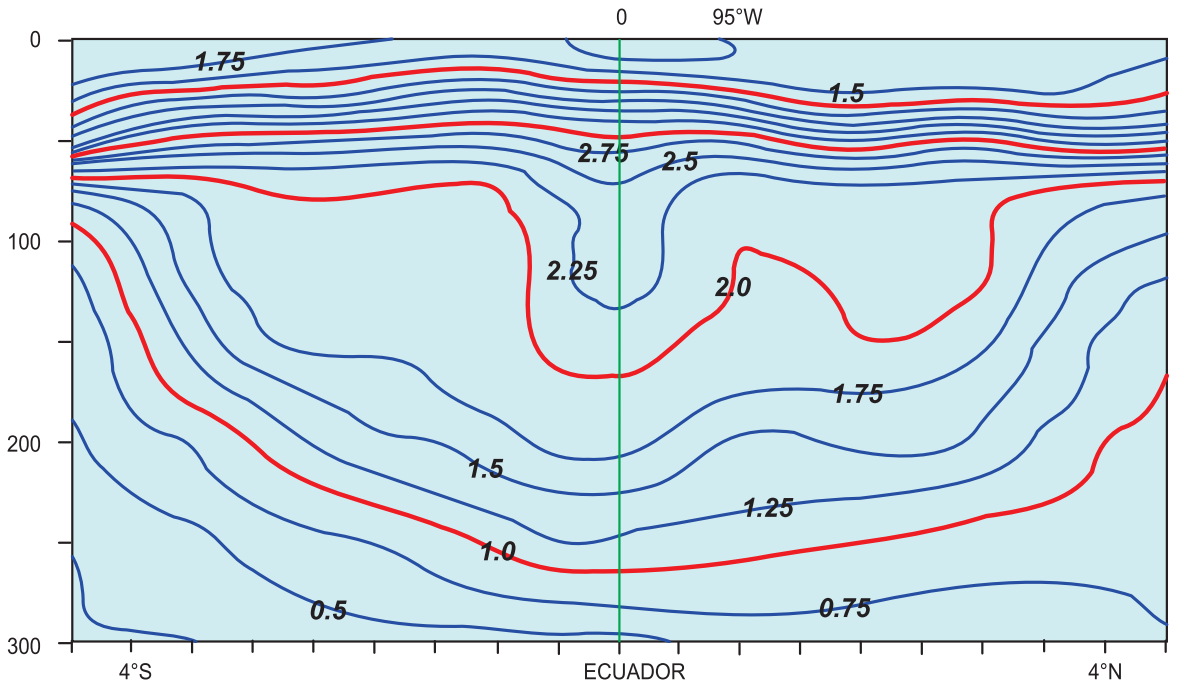


Figura 46.- Sección transversal de concentración media de oxígeno disuelto (mL/L) a 95°W, Corriente Cromwell. Lukas, 1986

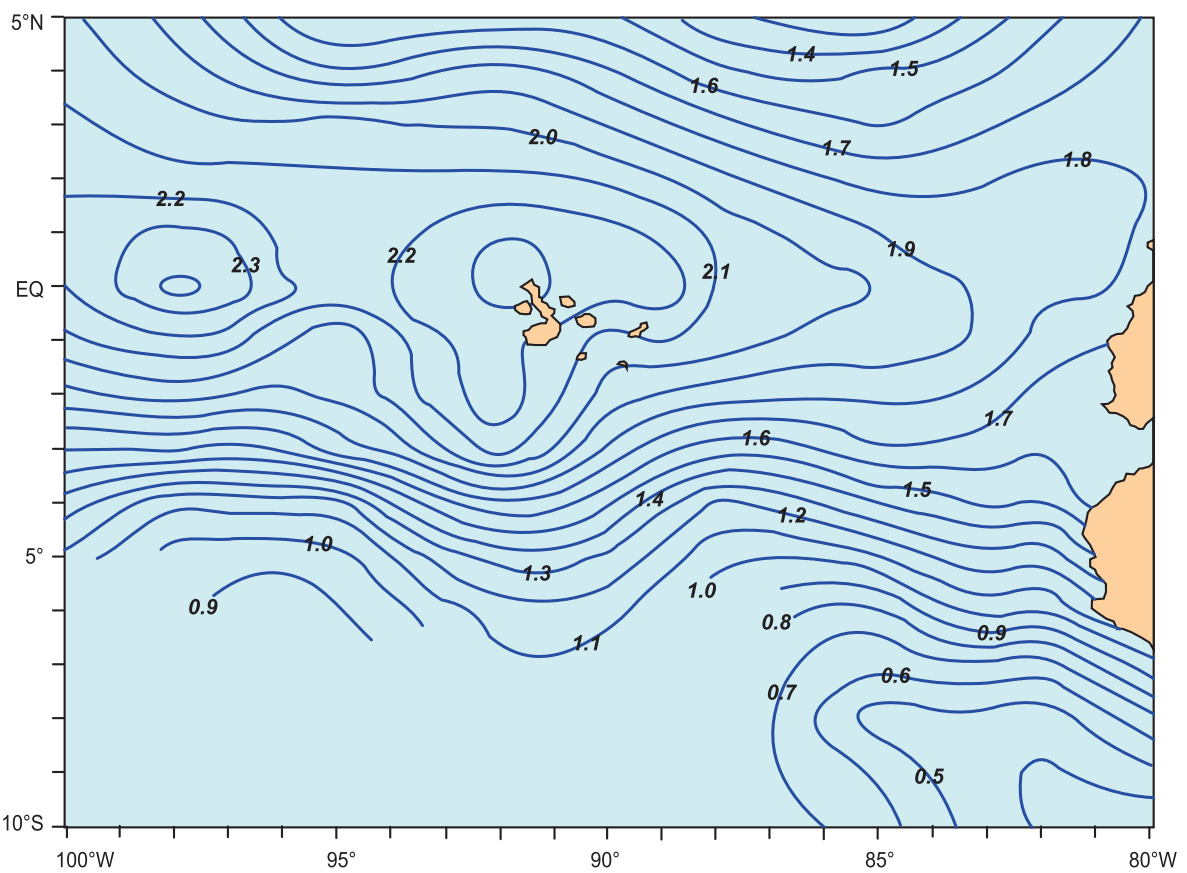


Figura 47.- Concentraciones de oxígeno disuelto a 100 m (mL/L) en sección transversal, Pacífico ecuatorial y Pacífico sureste, Corriente Cromwell. Lukas, 1986

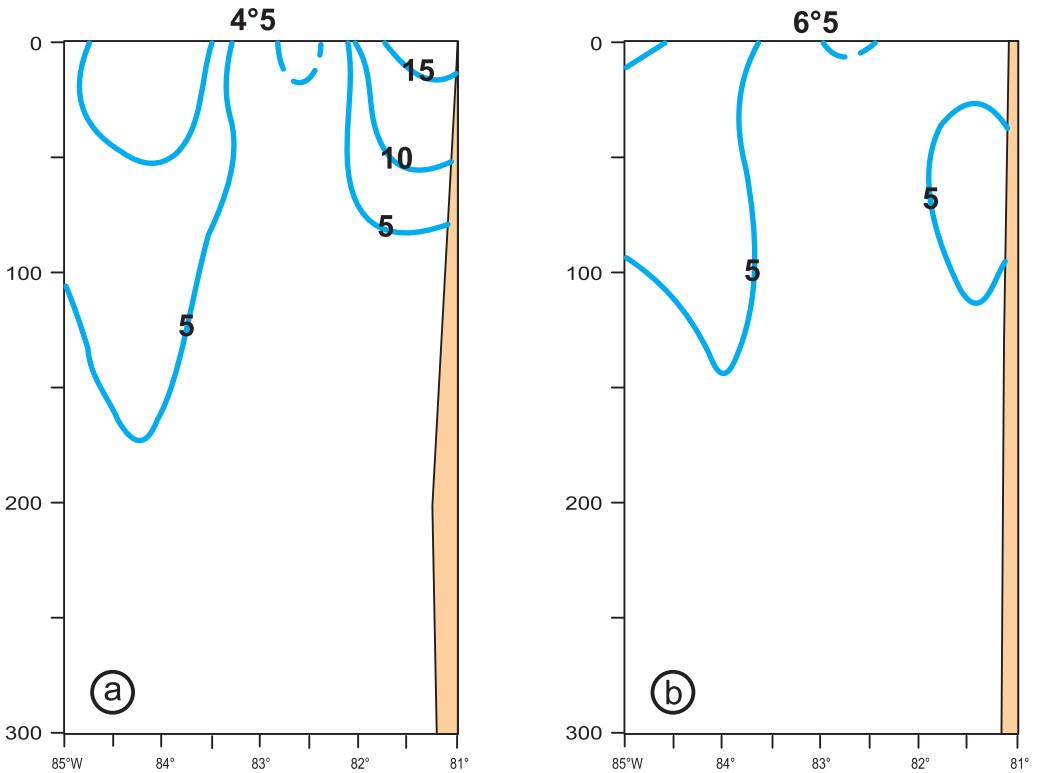


Figura 48.- Velocidad (cm/s) media de la corriente geostrófica meridional en secciones zonales a 4°S y 6°S. Lukas, 1986

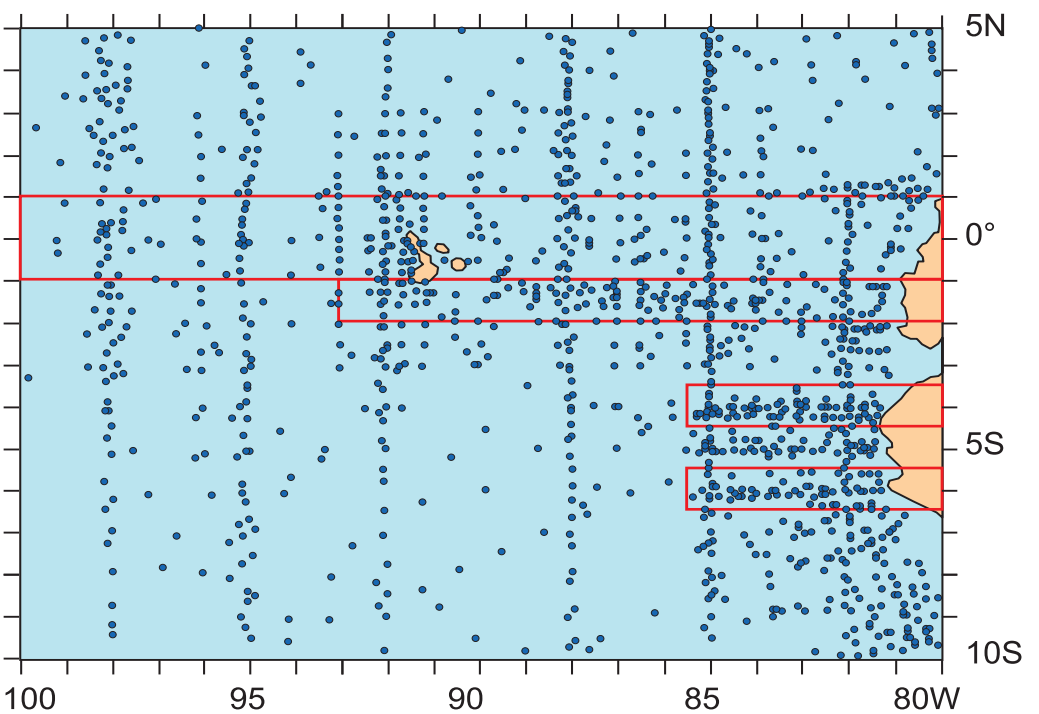


Figura 49.- Distribución de estaciones hidrográficas (>500 m) para estudio de secciones zonales. Lukas, 1986

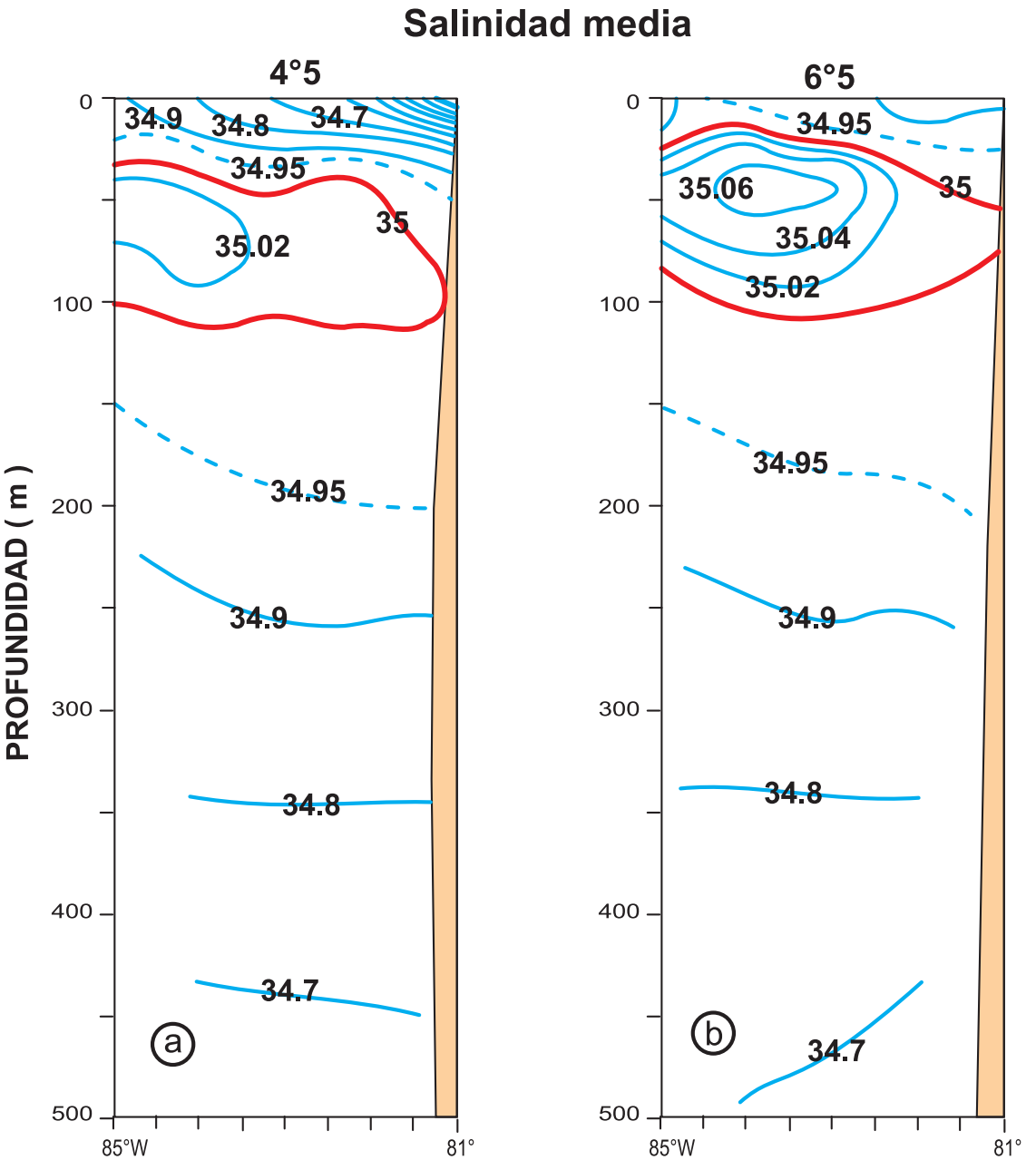


Figura 50.- Secciones con distribución vertical de salinidad ups (0-500 m) a 4°S y 6°S

El Giro del Pacífico sur es menos documentado que el del Pacífico norte, la Corriente Ecuatorial sur forma el borde norte del giro y en el lado oeste se encuentra la Corriente Este de Australia. El giro continúa en el sur con la Corriente Sur del Pacífico y parte de ésta dobla hacia el norte hasta las costas de Sudamérica como la Corriente de Perú, la cual a su vez vira hacia el oeste al norte de los 5°S, cerca del ecuador contribuyendo al flujo de la Corriente Ecuatorial Sur (Wooster 1970). Las lenguas de baja temperatura que se extienden hacia el oeste a lo largo del ecuador son la continuación de la Corriente del Perú y fueron atribuídas por Sverdrup (1953) al afloramiento de aguas subsuperficiales.

Las masas del agua del Pacífico son más complicadas que las del Atlántico, probablemente debido al mayor tamaño de la cuenca del Pacífico que posibilita el desarrollo de diferentes masas que se mantienen en la mayor parte del océano. En el Pacifico sur el sistema de corrientes del margen Este se extiende desde los 5°S a 50°S y fuera del límite sur del sistema, las aguas del flujo de la Corriente Circumpolar Antártica fluyen hacia el pasaje Drake y el Atlántico; las diferentes corrientes se distinguen en la figura 51.

Las Corrientes Ecuatorial norte y sur y la Contracorriente Ecuatorial son conocidas como corrientes de deriva del viento, pero la Corriente Ecuatorial Submarina no se explica fácilmente. Hay dos características que se consideran para relacionar a esa corriente con la circulación general: una es que en el ecuador donde la fuerza Coriolis es cero, el agua no fluye en movimiento geostrófico, por lo cual es importante un gradiente de presión este-oeste para mantener la corriente; el gradiente a su vez es sostenido por los vientos que acumulan agua en la capa superficial. La segunda característica o explicación es una relación geostrófica que contribuye a estabilizar un flujo hacia el oeste (Knauss 1997).

La topografía media de la estructura térmica en el Pacífico tropical Este, refleja las corrientes marinas y ha sido descrita por Wyrtki (1966). La termoclina es relativamente superficial a lo largo de la costa a profundidades de 40 a 60 m y del talud o borde exterior de la plataforma continental hacia fuera de la costa a profundidades de 200 a casi 1000 km; la pendiente es moderada entre los 7°S y 14°S y es mayor entre 4°S-6°S y 14°S-17°S.

7.4 Sistema de la Corriente del Perú

Las cartas de corrientes superficiales son valores promedio y al igual que el patrón diario de vientos varían alrededor de la media. Las corrientes del borde oeste de los océanos son angostas y de flujos profundos con límites comparativamente bien marcados. En cambio, las corrientes del borde Este de las cuencas son amplias, débiles y superficiales con remolinos o eddies dentro de ellas y asociadas a contracorrientes, sus límites no son bien definidos y debido a esas características se les denomina sistemas: Sistema de la Corriente del Perú y Sistema de la Corriente de California donde el flujo costero puede ser complejo, siendo el afloramiento el factor principal para determinar la distribución de propiedades y de la circulación local (Knauss 1997).

El Sistema de la Corriente del Perú comprende las corrientes superficiales: a) Corriente Costera Peruana que fluye a lo largo de la costa hacia el oeste aproximadamente a los 9°S y a la altura de 78°W, b) Corriente Oceánica Peruana que fluye en la misma dirección y más lejos de la costa, al oeste de los 82°W aproximadamente a la altura de 9°S. Estas dos corrientes están separadas por un flujo hacia el sur, la Contracorriente del Perú que es subsuperficial y ocasionalmente llega a la superficie (Wyrtki 1963). La Corriente Oceánica Peruana llega hasta 700 m de profundidad fluye hacia el norte y dobla hacia el oeste dejando la región al sur de 10°S, es más intensa que la corriente costera. Las dos corrientes se unen en el período de invierno según las cartas de corrientes superficiales de Wyrtki (1965), Zuta y Guillén (1970).

La Corriente Costera Peruana se vuelve débil a 15°S, cerca de esa latitud, las aguas subantárticas extendiéndose hacia el norte muestran un mínimo de salinidad subsuperficial (Wyrtki 1963). La Corriente Costera tiene en la parte superior una fina capa de Aguas Subtropicales Superficiales y trae aguas subantárticas del sur sobre los 200 m, su flujo es más intenso durante los meses de abril a setiembre y su transporte está limitado a profundidades sobre los 200 m de profundidad. El flujo de la Corriente Costera Peruana puede seguirse desde Arica hasta los 5°S con velocidad de 4-15 cm/seg, la cual incrementa hasta un rango de 15-80 cm/seg (Stevenson et al. 1973).

Siendo la Corriente Peruana parte del inmenso anticiclón central o giro del Pacífico Sur, sus aguas interactúan con aguas de diferentes ambientes oceanográficos, del norte, sur, oeste y con el afloramiento costero. Las diferentes especies del ecosistema marino, aparentemente responden continuamente a los cambios climáticos resultantes. La anchoveta tiende a congregarse en masivos cardúmenes en la parte norte de la corriente costera. Venrick (1995) enfatiza que la estructura del ecosistema es determinada por la historia de la advección del agua. Las aguas superficiales de estas corrientes son relativamente frías debido al afloramiento costero, el cual también debilita la termoclina y trae elementos químicos nutritivos a la capa superficial, comúnmente se encuentra una capa de agua sin oxígeno debajo de la corriente superficial.

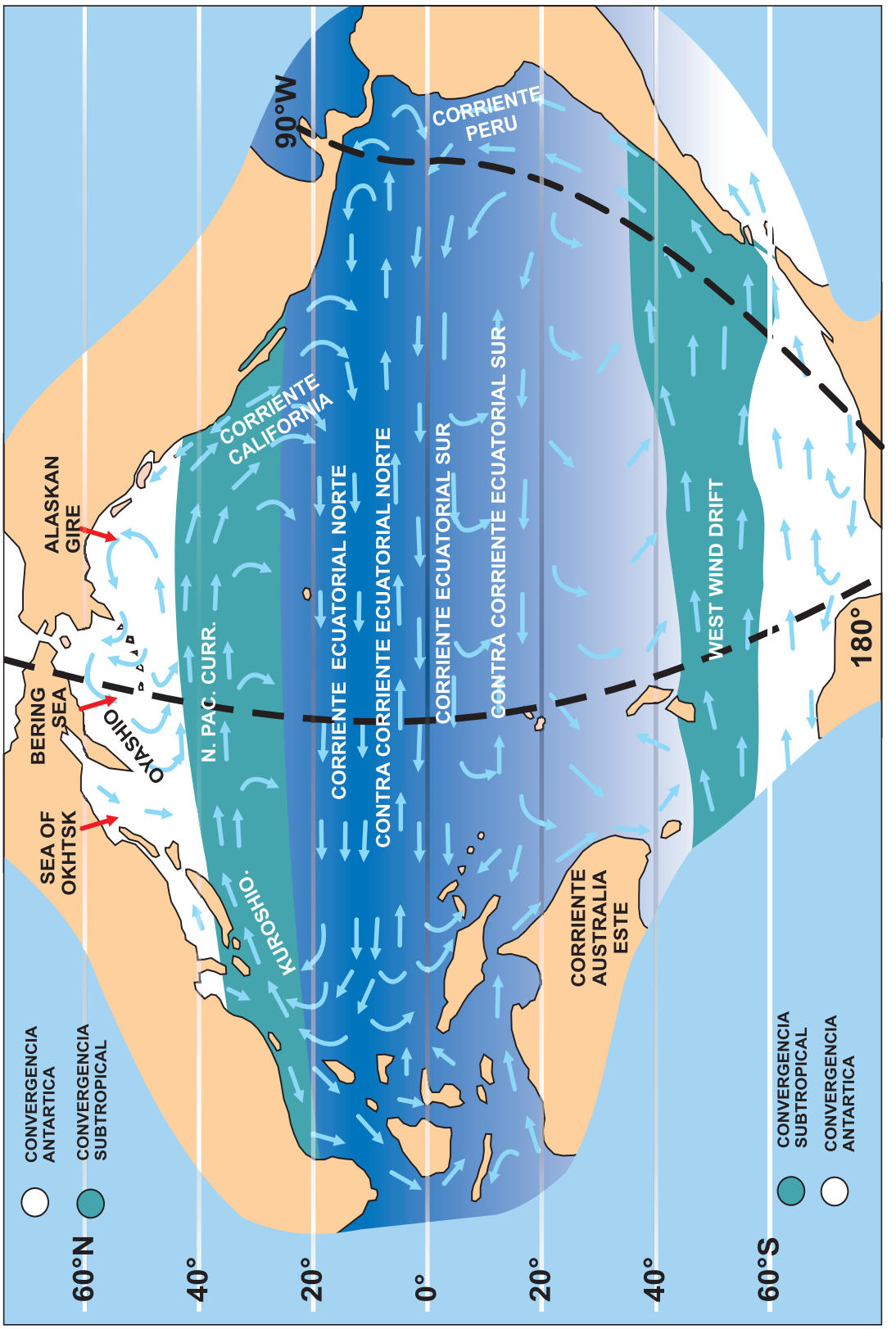


Figura 51.- Sistema de Corrientes en el Pacífico norte y sur. O´BRIEN (1981)

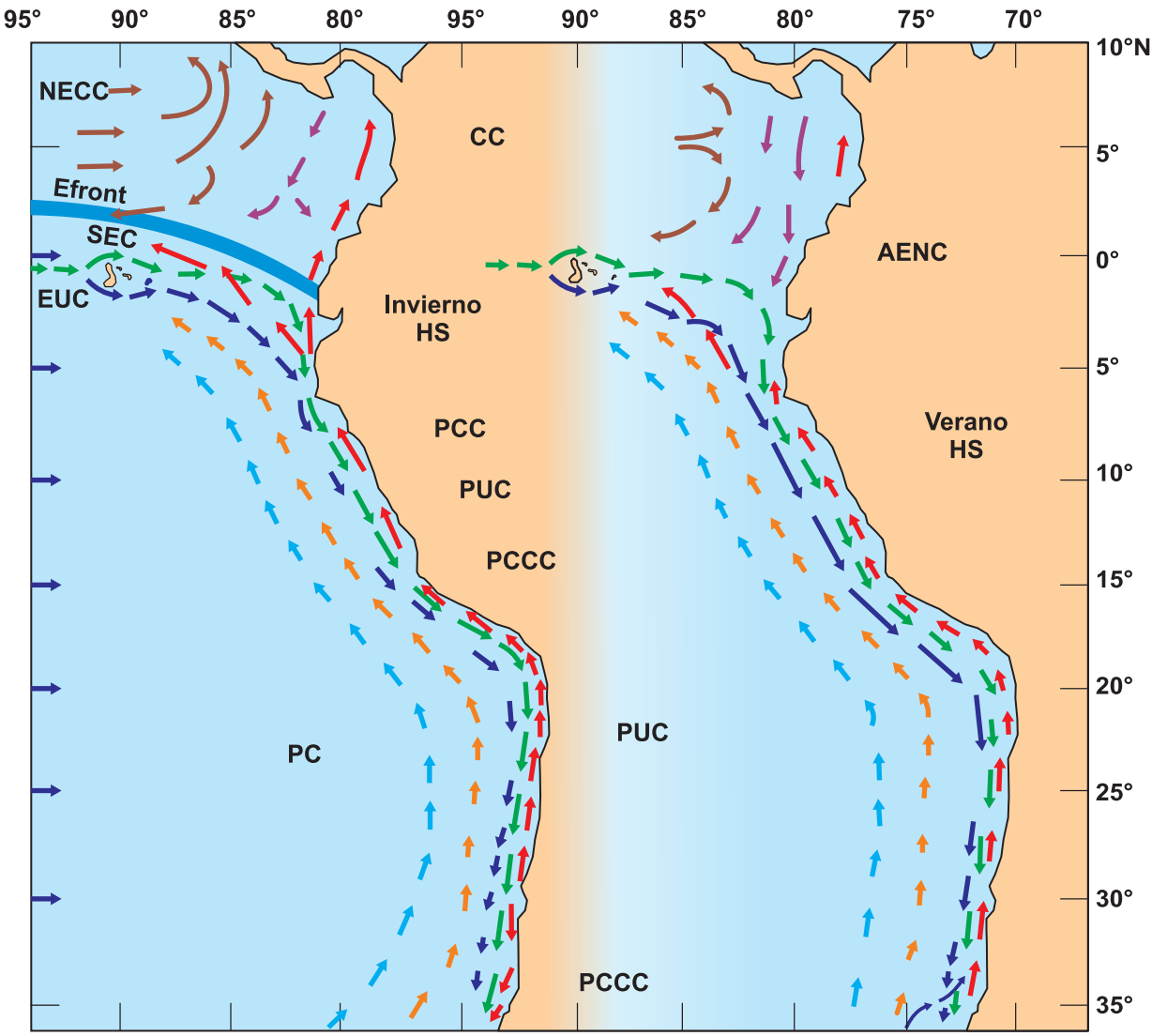


Figura 52.- Corrientes en el Pacífico sureste en invierno y verano: Corriente Costera del Perú (CCP), Corriente Oceánica Peruana; Contracorriente Peruana CCCP; Perú Undercurrent (PUC). Strub et al., 1998

Los movimientos verticales y horizontales en la región comprendida entre los 0°S-25°S y entre la superficie y los 3000 m de profundidad indican que las áreas de afloramiento costero se extienden hacia el ecuador y gradualmente se combinan con las áreas de afloramiento ecuatorial (Wyrtki 1963). Generalmente, la Corriente de Perú se extiende unos cuantos grados al sur del ecuador antes de voltear al oeste y, sus bajas temperaturas superficiales contrastan con las aguas de altas temperaturas del norte, constituyendo el frente ecuatorial que se extiende más hacia el sur (6°S) durante el verano (diciembre-marzo) (Fig. 52).

Como se mencionó anteriormente, el sistema de circulación frente a la costa de Perú está relacionado al patrón oceánico-atmosférico de gran escala sobre el Pacífico tropical. La Corriente Peruana en el Pacífico Sur, la Corriente de California en el Pacífico Norte, las Corrientes de Benguela y Las Canarias en el Atlántico fluyen hacia el ecuador en el margen oriental (Este) de dichos océanos como parte de movimientos anticiclónicos.

7.5 Corrientes subsuperficiales frente a la costa peruana

El sistema peruano de corrientes es complicado y se presenta confuso principalmente porque la literatura reporta diferentes denominaciones dadas por los autores que las estudiaron Günther (1936), Wooster y Gilmartin (1961), Wooster y Reid (1963), Wyrtki (1963), Cochrane y Zuta (1968), White (1969), Zuta y Guillén (1970), Enfield (1986), Zuta (1990), Strub et al. (1998). Se incluyen descripciones del sistema de la Corriente del Perú de Zuta y Guillén (1970) Smith et al. (1971), Thompson (1981) y Strub et al. (1998), importantes para ampliar el conocimiento sobre el tema.

Lo que se conoce sobre la circulación general de Perú es que el flujo hacia el norte de la costa de Sudamérica es llamado el Sistema de la Corriente de Perú, consiste de varias corrientes semi-independientes (Smith et al. 1971). Los resultados de las principales expediciones William Scoresby 1931 (Günther 1936) y STEP-I 1960, distinguieron claramente la Corriente Costera Peruana de la Corriente Oceánica Peruana fuera de la costa (Wyrtki 1963).

Entre las corrientes costera y oceánica del Perú, fluye en dirección sur, hacia el polo, la Contracorriente del Perú, como una corriente subsuperficial, la cual es distinta de la llamada "undercurrent" o corriente submarina que se desarrolla a lo largo de la costa de Perú a 200 m de profundidad.

Una descripción simplificada (Thompson 1981) resume el sistema de circulación frente a la costa peruana señalando que está compuesto de cuatro corrientes, dos dirigidas hacia el norte y dos fluyendo hacia el sur. La Corriente Costera Peruana que fluye cerca de la costa y la Corriente Oceánica o Corriente Humboldt, situada lejos de la costa, ambas hacia el norte. La Corriente Oceánica forma parte de la circulación anticlónica del Pacífico Sur. Entre las dos corrientes y cerca de la superficie fluye la Contracorriente de Perú y debajo de estas tres corrientes se encuentra la llamada Perú Undercurrent.

En base a medidas hidrográficas Lukas (1986), infirió que la Corriente Submarina Ecuatorial se divide al llegar a las Islas Galápagos, un brazo continúa como una corriente submarina que alcanza Sudamérica cerca del ecuador convirtiéndose en la Corriente Submarina Ecuatorial, mientras otro brazo fluye al sureste de las Islas Galápagos y alcanza la costa aproximadamente entre 6°S-7°S formando la Contracorriente Peruano-Chilena.

La Contracorriente Peruano–Chilena denominada así por Wooster y Gilmartin (1961) fue señalada como la Extensión Sur de la Corriente Submarina Ecuatorial o Corriente Cromwell/ES-CSME (Zuta y Guillén 1970, Zuta 1990), la cual es la extensión o ramal costero de la Corriente Submarina Ecuatorial y contribuye al afloramiento del norte (9°S).

Otro flujo esencialmente subsuperficial hacia el sur y lejos de la costa llamado Contracorriente Peruana Subsuperficial (CCPS) descrito por Wyrtki (1963), es denominado Corriente Peruana Subsuperficial (Zuta y Guillén 1970). Entre 5°S y 8°S se encuentra la extensión de la Contracorriente Ecuatorial Sur (Reid 1959).

La combinación de los flujos mencionados que conforman el Sistema de la Corriente Peruana (CP), forman un frente con el flujo del sur de Aguas Templadas de la Subantártica que se aprecia en la distribución de salinidad (Fig. 53) y, la topografía de 13 °C (Fig. 54) muestra la contribución de la Contracorriente Sur ecuatorial en la formación de un gran remolino anticiclónico al norte de los 12°S y también una parte de ella se une a la Corriente Ecuatorial Sur (Zuta y Guillén 1970).

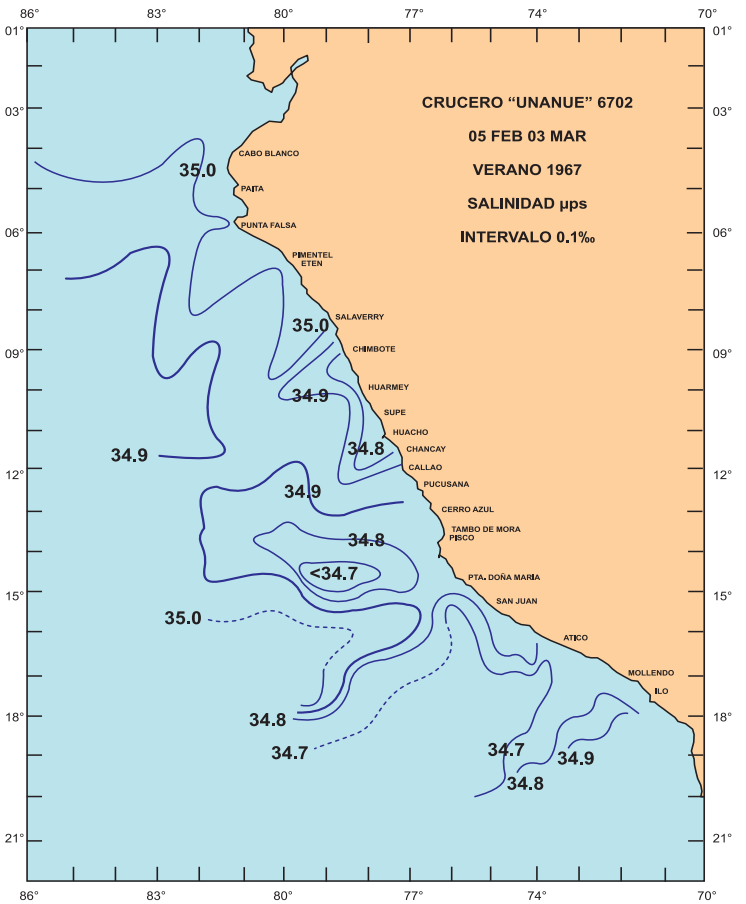


Figura 53.- Flujo de la Corriente Peruana Subsuperficial formando un frente con las Aguas Templadas Subantárticas en base a distribución de salinidad en la superficie de δt 200 cl/ton (Cr. BAP/Unanue 6702) 5 febrero-3 marzo 1967. Zuta y Guillén, 1970

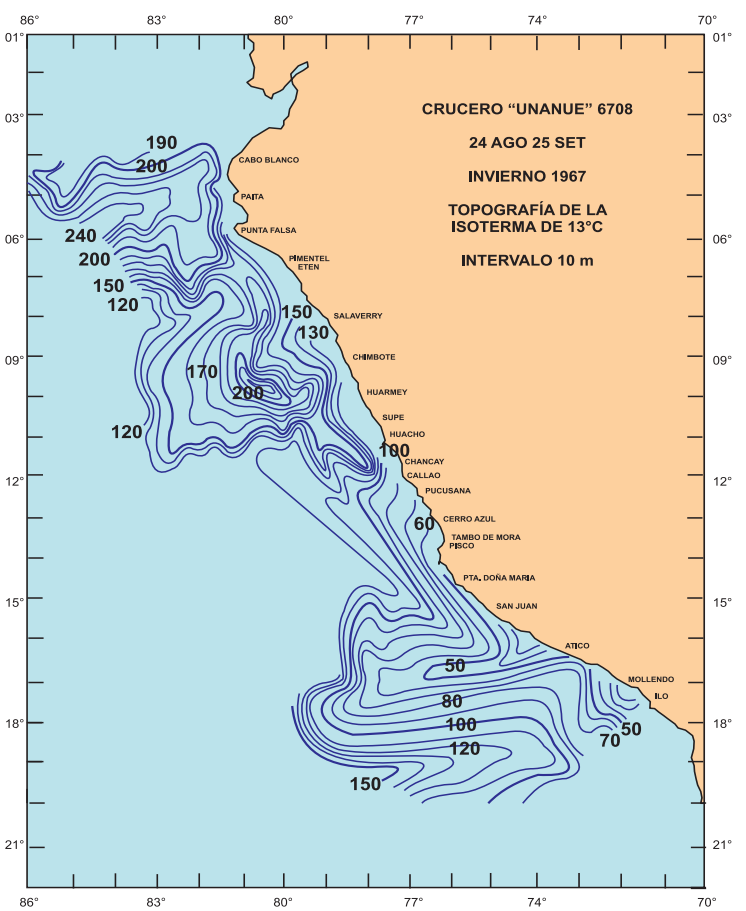


Figura 54.- Topografía de la isoterma de 13 °C (Cr. 6708) 24-25 agosto 1967. Zuta y Guillén, 1970

REFERENCIAS*

Corrientes y Circulación

Cochrane JD, Zuta S. 1968. Equatorial currents east of the Galapagos Islands in February – March 1967. Texas A & M. University, Department of Oceanography.

Cromwell T. 1953. Circulation in a meridional plane in the central equatorial Pacific. J. Mar. Res. 12: 196-213.

Defant A. 1960. Physical Oceanography, Vol. II, Pergamon Press, NY. 598 pp.

Enfield DB. 1986. Zonal and seasonal variability of the equatorial Pacific heat balance, J. Phys. Oceanogr., 16, 1038-1054.

Günther ER. 1936. A report on oceanography and investigations in the Peru Coastal Current. Discovery Reports, 13: 107-276.

Knauss JA. 1960. Measurements of the Cromwell Current. Dep – Sea Res. 6: 265-386.

Knauss R. 1997. Introduction to physical Oceanography, 2nd Edition, Prentice Hall Inc. NJ. 07458 USA, 320 pp.

Lukas R. 1986. The termination of the Equatorial Undercurrent in the eastern Pacific. Progr. Oceanogr. 16, 63-90.

Pennington JT, Mahoney KL, Kuwahara VS, Kolber DD, Calienes R, Chavez FP. 2006. Primary production in the eastern tropical Pacific: a review. Progress in Oceanography 69: 285-317.

Pickard G L. 1970. Descriptive Physical Oceanography: An Introduction. Pergamon Press, 200 pp.

Reid JL, Jr. 1959. Oceanography of the northeastern Pacific Ocean during the last ten years. CCOFI - RPTS. Vol. 7, 1 Jan. 1958 to 30 June 1959: 79-90.

Reid JL. Jr. 1959. Evidence of a South Equatorial Countercurrent in the Pacific Ocean. Nature 184: 209-210.

Smith RL, Enfield DB, Hopkins T, Pillsbury R. 1971. La circulación en un sistema de afloramiento: la campaña PISCO. Inv. Peq. 35 (1) 9-24.

Stevenson M, Pesantes F, Santoro J. 1973. Resultados del Crucero de Reconocimiento de las Mediciones de la Corriente, Julio 18-23, 1970. 1NPE Bol. Cient. y Tec. 2(3): 1-75. P/O-02-00362, 00363.

Strub PT, Mesias JM, Montecino V, Rullant J, Salinas S. 1998. Coastal Ocean Circulation off Western South America. In The Sea Vol. 10 B (ed.) 25-38.

Sverdrup HU. 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. J. Conseil perm. int. Explor. Mer. 18: 287-295.

Thompson JD. 1981. Climate, Upwelling and biological Productivity. Some Primary Relationships. In: Resource Management and environmental Uncertainty: Lessons from Coastal Upwelling Fisheries, Glantz MH and Thompson JD (eds.): 13-33. Wiley J. & Sons, NY. USA.

Tsuchiya M. 1968. Upper Waters and Circulation of the Inter tropical Pacific Ocean. John Hopkins Oceanographic Studies, N° 4: 50 pp.

Venrick E. 1995. Scales of Variability in a stable environment. Phytoplankton in the Central North Pacific.

White W B. 1969. The equatorial undercurrent, the South Equatorial Countercurrent, and their extensions in the South Pacific Ocean east of the Galapagos Islands during February-March, 1967. Texas A & M Univ. Ref. 69-4T. 74 p. P /0-02-00135.

Wooster WS. 1970. Eastern Boundary Currents in the South Pacific. In: Scientific Exploration of the South Pacific. Proceedings of the Symposium during Ninth General Meeting of the Scientific Committee on Oceanic Research (SCOR), 1968, Wooster WS (ed.). National Academy of Science Wash. DC. 1970.

Wooster WS, Gilmartin M. 1961. The Peru – Chile Undercurrent. J. Mar. Res. 19. 97-122.

Wooster WS, Reid JL. 1963. Eastern boundary currents. In: The Sea: Ideas and observations on progress in the study of the seas. Interscience Publishers, NY. John Wiley & Sons: 253-280.

Wyrtki K. 1963. The horizontal and vertical field of motion in the Peru Current. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. 8 (4), 313.

Wyrtki K.1965. Surface currents of the Eastern Equatorial Pacific Ocean. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. Bull 9 (5): 270-304.

Wyrtki K. 1966. Oceanography of the Eastern Equatorial Pacific Ocean. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. 4: 33-68.

Wyrtki K. 1967. Circulation and water masses in the Eastern Equatorial Pacific Ocean. Int. J. Oceanol. and Limnol. Vol. 1: 117-147.

Zuta S. 1990. Variations of the mass field and currents off the Peru coast. International Oceanographic Commission, UNESCO. Bol. N° 33:55-70.

Zuta S, Guillén O. 1970. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. Bol. Inst. Mar Perú, 2 (5): 157-324.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

8. AFLORAMIENTO

El afloramiento es un importante componente de transporte vertical en las corrientes del borde Este de los océanos, esas regiones son altamente productivas y en el Pacífico sur el afloramiento de Perú es conocido como el mejor ejemplo.

En los antecedentes sobre este proceso destaca Humboldt (1802), quién observó que el océano fue más frío que el aire a lo largo de estas costas y sugirió que las bajas temperaturas fueron debido al origen de la Corriente Costera en la Antártica. Por otra parte, los exploradores españoles también tuvieron conocimiento del flujo de agua fría y del viento hacia el norte a lo largo de las costas de Perú y Chile y contribuyeron al conocimiento del ambiente de la región (Schweigger 1964). A mediados del siglo XIX se observó que las temperaturas costeras no incrementaban uniformemente desde el sur de Chile al norte de Perú y se consideró como causa al afloramiento de aguas subsuperficiales. Schott (1891) señaló el fenómeno de la surgencia del agua (Wooster 1970). Las investigaciones oceanográficas modernas en el Pacífico sur Este se iniciaron con las expediciones "Carnegie" (1928-1929) y "William Scoresby" (1931).

La influencia del control de los vientos "trade winds" o vientos Este fue reconocida también antiguamente, es decir que la información para la interpretación de las corrientes del borde Este del Pacífico estuvo disponible desde hacía mucho tiempo. No obstante, por numerosas razones, el conocimiento de la oceanografía en el Pacífico sur Este, permaneció sin progresar por un largo tiempo. Un resurgimiento de la investigación moderna comenzó con la Expedición "Shellback" (1952) y ha continuado desde entonces con numerosos cruceros extranjeros y programas internacionales. Desde 1958 investigadores peruanos iniciaron cruceros para monitorear los cambios oceanográficos, incrementando con el tiempo en frecuencia y cobertura. La síntesis de todos los datos existentes permite un análisis básico, interesante y útil (Richman y Smith 1981). Aquí, se focalizarán en forma general los aspectos de mayor importancia que podrían sugerir futuros trabajos.

El transporte superficial de agua iniciado por el viento con el efecto de rotación de la tierra causa el desplazamiento del agua de la capa superficial fuera de la costa. Esta agua es reemplazada por agua fría que aflora de profundidades mayores a los 100 m originando el proceso de afloramiento que es el movimiento vertical ascendente de aguas traídas de capas subsuperficiales a la superficie del mar y removidas del centro de afloramiento fuera del área por un flujo horizontal o transporte Ekman, que causa gradientes térmicos y frentes en superficie (Fig. 55). Pennington et al. (2006) señala que debido a que la profundidad de la termoclina controla el suministro de nutrientes y, por lo tanto la producción primaria, es importante conocer y comprender los principales procesos que controlan esa profundidad en el Pacífico tropical, todos los cuales están relacionados al viento.

La circulación a 15°S es muy variable con reversos completos dentro del flujo (Smith et al. 1971, Brink et al. 1978). Las características de circulación sobre la plataforma en el norte del Perú pueden ser descritas por un modelo de dos capas derivadas por el viento (Richman y Smith 1981) (Fig. 56):

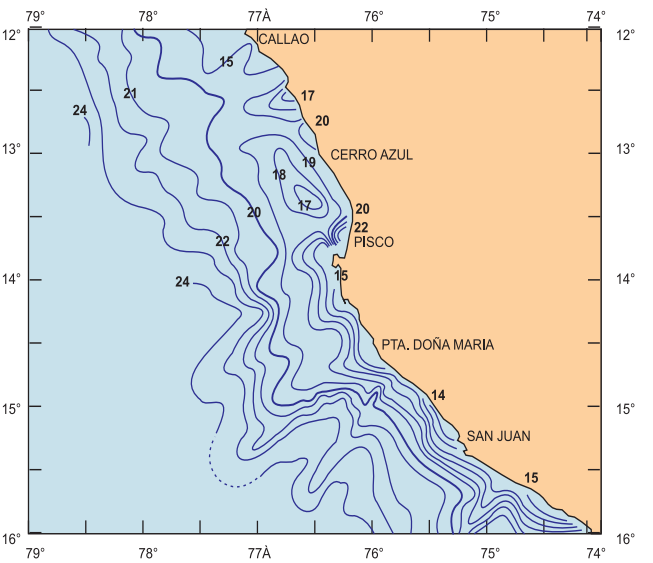


Figura 55.- Carta sinóptica de temperatura superficial del mar (°C), frente y gradientes térmicos, 26-28 febrero 1974. Zuta et al., 1978

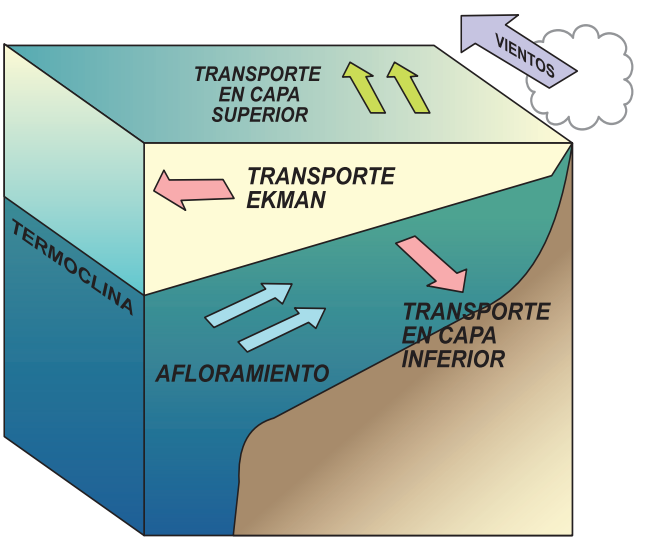


Figura 56.- Esquema sobre circulación del afloramiento. Richman y Smith (1981)

a. El transporte de la capa superior es hacia el ecuador y fuera de la costa, de acuerdo al impulso y dirección del viento. La termoclina determina el espesor de la capa superior, señalando que las profundidades de la termoclina, oxiclina y zona eufótica son aproximadamente las mismas.

b. El transporte en la capa inferior es hacia el polo y a la costa en relación con el transporte geostrófico y en balance dimensional de masa a través de la plataforma.

La circulación, propiedades químicas y biológicas sobre la termoclina son sustancialmente diferentes a las características debajo de la termoclina. Dentro de la zona eufótica sobre la plataforma, la producción primaria es alta, en un régimen estable toda la materia orgánica producida en dicha capa debe ser removida de la columna de agua por consumo, sedimentación o traslado.

El afloramiento costero está embebido dentro del sistema de corrientes del Perú que interactúan en forma complicada (Wyrtki 1966). El sistema combinado de la Corriente Costera del Perú, la desviación hacia el oeste por acción del viento y la Contracorriente o Corriente Subsuperficial del Perú, mantienen el afloramiento a lo largo de la costa. Al norte de los 15°S el afloramiento es sostenido por el agua ecuatorial subsuperficial de alta salinidad, bajo contenido de oxígeno que fluye hacia el sur en la Contracorriente del Perú, la configuración de la costa conecta las regiones del afloramiento ecuatorial y el afloramiento costero del Pacífico sureste. El afloramiento contiene Aguas Subantárticas (salinidad baja) fluyendo hacia el norte con la Corriente Costera y al norte de 15°S el origen de afloramiento es de Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (salinidad alta), fluyendo hacia el sur con la Contracorriente y Undercurrent de Perú; la región de Pisco es un área de transición y de complejidad (Smith et al. 1971).

8.1 Escalas de afloramiento

La regulación de la producción primaria se basa en el suministro de nutrientes inorgánicos y cantidad de luz, los cuales determinan el patrón geográfico de la productividad en el océano (Redfield 1934, Riley 1947, Sverdrup 1953). El concepto de profundidad crítica es aplicado a la intensidad de la mezcla en la columna de agua y regula directamente el crecimiento de las poblaciones de fitoplancton, evitando que éstas incrementen cuando la mezcla exceda un valor crítico (Barber y Smith 1981).

El concepto principal sobre las regiones de afloramiento es que los ecosistemas de esas áreas son dependientes de procesos oceánicos y atmosféricos de gran escala, los cuales controlan los vientos y la distribución vertical de la densidad y de los nutrientes. El afloramiento costero es una respuesta de meso-escala del océano a la fuerza del viento de macro-escala. Considerando que los procesos físicos que determinan la profundidad y las características del ecosistema marino ocurren en diferentes escalas de tiempo y espacio, se distinguen 3 escalas arbitrarias en relación al afloramiento costero (Barber y Smith 1981):

– La escala de frentes y plumas de 0,1 a 50 km	De horas a unos pocos días
– La escala de los eventos del viento de 10 a 1000 km	De horas a unos pocos días
– La escala del fenómeno estacional e interanual. El Niño de 500 a 5000 km	De meses a años

La estructura de la circulación del afloramiento a través de la plataforma consiste de un flujo hacia mar afuera entre 20 y 30 mn, con un flujo hacia la costa principalmente al interior de la plataforma. El transporte superficial hacia fuera de la costa y el transporte hacia la costa en la capa inferior, no están en completo balance en la escala de tiempo del evento; el proceso del afloramiento es esencialmente tridimensional (Smith 1981). La circulación a lo largo de la costa es dominada por el flujo hacia el polo teniendo sobre la plataforma una corriente hacia el ecuador como una capa delgada de 25–50 m. El afloramiento viene de 50 a 150 m (Strub et al. 1998).

8.2 Plumas de afloramiento en las áreas de Paita, Chimbote y San Juan

Las plumas de afloramiento resultan de la estructura térmica en la superficie y del transporte Ekman. La estructura de plumas ocurre en todas las áreas de afloramiento, característica ambiental que puede ser la clave para el desarrollo y la evolución de las cadenas cortas y productivas: fitoplancton–peces clupéidos, que en la pluma tienen valores altos cerca de la costa y bajos lejos de ella, en contraste con la distribución de clorofila que muestra un mínimo cerca de la costa (10 mn) incrementando conforme el agua se mueve lejos de ella; el crecimiento de fitoplancton origina el agotamiento de nutrientes.

Las cartas de distribución de temperatura superficial frente a la costa peruana, muestran como características principales lenguas, "patches" o parcelas y frentes a lo largo de ella. Seis lenguas de agua fría se extienden frente a las áreas de Punta Aguja-Pimentel, Chimbote, Huarmey, Pisco, San Juan y Atico como resultado de la advección de aguas frías fuera de la costa (flujo hacia afuera) ya que la incursión de aguas cálidas oceánicas hacia la costa se extienden entre 70 y 130 mn.

Los "patches" tienen diámetros de 3-10 mn y son más comunes en el sur. Estas características dan origen a la distribución en forma de meandros (movimientos en círculos) que aparentemente resultan de remolinos ciclónicos y anticiclónicos. Los "patches" o áreas pequeñas, constituyen partes de la circulación de afloramiento intenso en un área mayor. Las características descritas dan origen a frentes al sur de los 13°S, Punta Doña María (Zuta et al. 1978).

8.3 Características en la capa superficial y variabilidad del afloramiento

Las observaciones de los diferentes estudios muestran que las características químicas y biológicas son análogas a la temperatura superficial en las áreas de afloramiento, la correspondencia no es exacta pero es útil para analizar las correlaciones entre temperatura superficial y esas variables. La temperatura superficial es una indicación de la edad del agua aflorada. En investigaciones del área de San Juan (15°S) en marzo 1977, en la capa de 0-25 m los nutrientes decrecieron linealmente con el incremento de la temperatura por ejemplo, los silicatos alcanzaron un máximo de 23 µM a 15,5 °C decreciendo a 0 µM a 18,5 °C . Los nitratos y fosfatos también decrecieron linealmente con la temperatura pero no interceptaron el axis de ésta a 18,5 °C (Fig. 57 a-d). Esto sugiere que los silicatos fueron limitantes y que las diatomeas constituyeron la mayor parte de la población (Brink et al. 1981).

También se estimó el carbono fijado por el fitoplancton según la tasa Redfield et al. (1963), en base al cómputo de cambios de nutrientes comparando con la producción primaria de la zona eufótica. Los estimados de la producción de carbono, indicaron que el consumo del fitoplancton fue responsable del 50-80% de cambios en las variables químicas. Un ploteo de las tasas de consumo de nitratos y silicatos (Fig. 58) mostró dos grupos: uno tuvo fitoplancton con altas tasas de consumo de N y Si. El segundo grupo tuvo bajas tasas de consumo de N y más bajas de Si. Los cambios en las tasas de consumo de nutrientes se debieron a la limitación de nutrientes y a los cambios en la composición de especies.

La clorofila superficial cerca de los 15°S fue máxima a mitad de la plataforma y a lo largo del rompimiento de la misma, Fig. 59 (Small y Menzies 1965, Brink et al. 1981). Este tipo de patrón teórico, ocurre cuando el fitoplancton, especialmente las diatomeas, sufren advección fuera de la costa y en dirección al norte (flujo hacia el ecuador); durante el afloramiento se hunden y la advección las lleva nuevamente hacia la costa. Una descripción del comportamiento o respuesta del afloramiento considera aspectos muy claros (Brink et al.1981):

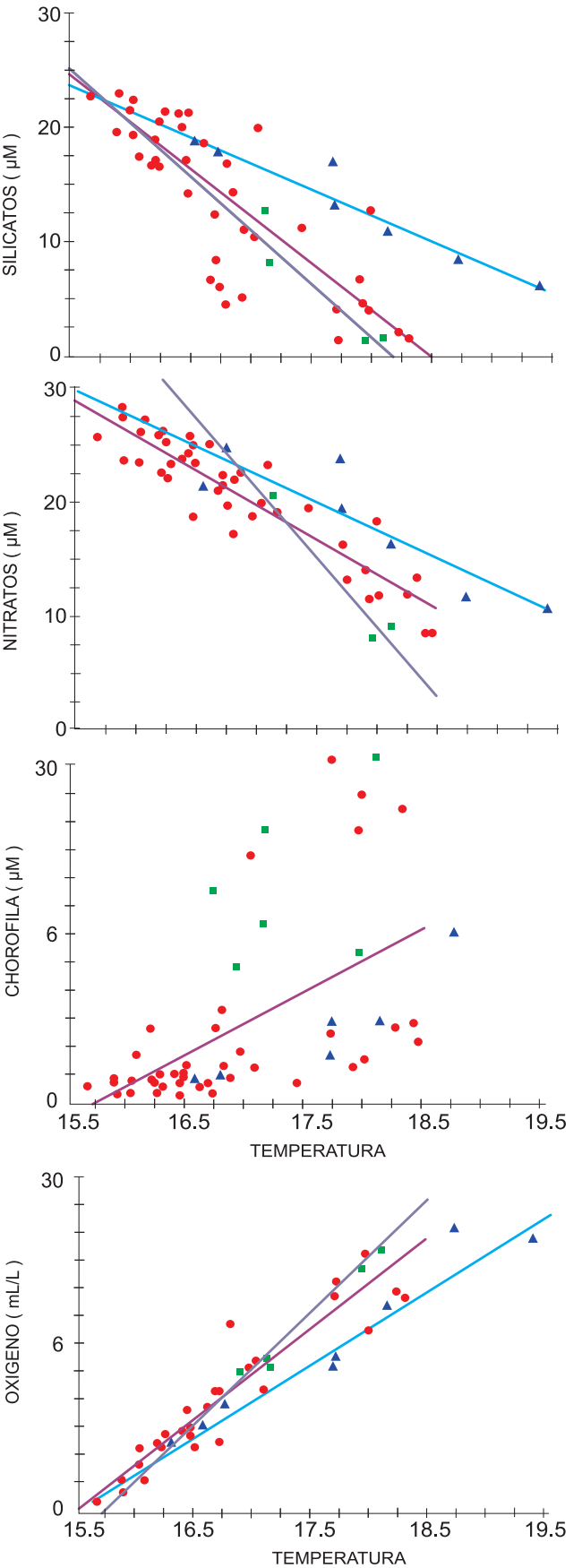


Figura 57.- Oxígeno disuelto (mL/L), nitrato, silicato (µM) y clorofila-a (µg/L) en función de temperatura (°C) en la capa de 0-25 m, San Juan 12-30 marzo 1977. Brink et al., 1981

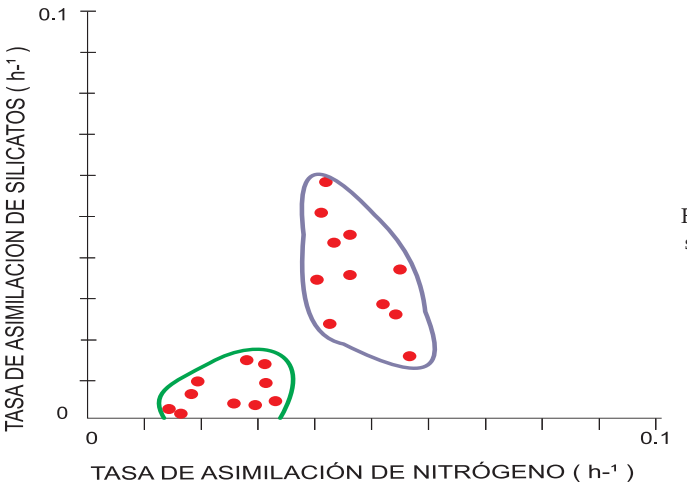


Figura 58.- Tasa de asimilación de silicato vs. tasa de asimilación de nitrato (h-1). Brink et al., 1981

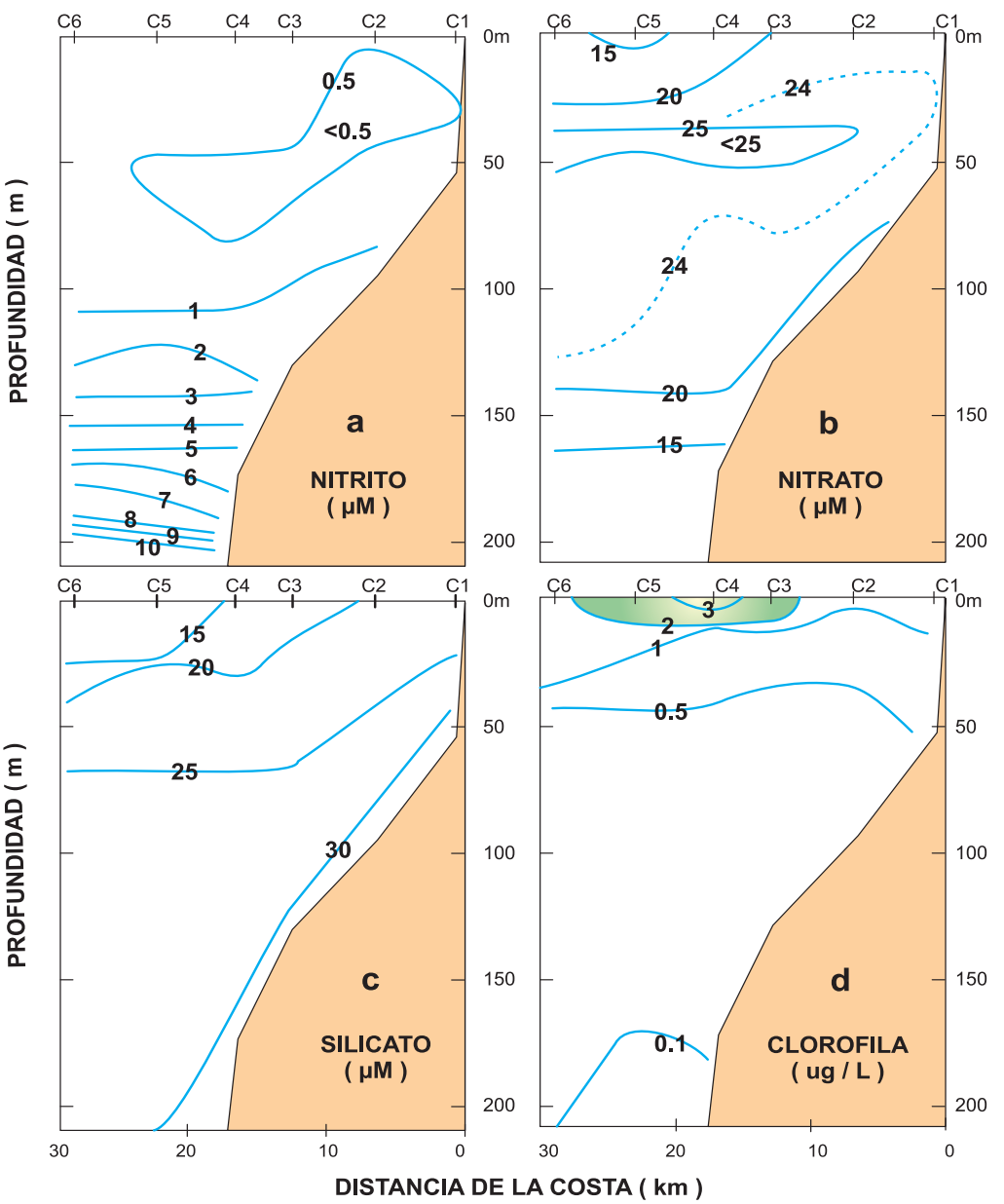


Figura 59.- Distribución promedio de secciones, nutrientes y clorofila-a, Línea C-CUEA, San Juan 5 marzo-6 mayo 1977. Brink et al. (1981)

- El área cerca de la superficie muestra intensa variabilidad temporal en escala de tiempo diaria y responde rápidamente a las variaciones del viento y al calentamiento superficial.
- En el centro de afloramiento, las variables biológicas y químicas tienen aparentemente considerable dependencia del ambiente físico.
- Las características físicas y biológicas son tridimensionales y tendrían la mayor parte de su estructura concentrada en la capa superior de la columna de agua, 50 m o menos.
- Aunque la "pluma horizontal" es una característica superficial, la ubicación de su origen costero es muy estable y su significancia biológica es efectiva debido a que el fitoplancton generalmente se concentra cerca de la superficie. La productividad del centro de afloramiento en relación a las inmediaciones del área y a las variaciones temporales en el consumo de nutrientes sugieren que hay un mecanismo de concentración biológica relacionado al régimen físico.

Existen algunas incógnitas en relación a la dinámica física y biológica del centro de afloramiento cerca de la superficie, como la relacionada al borde del área superficial fría, hay dudas sobre si el borde es un frente deformado o si hay una transición gradual entre el agua aflorada y las aguas superficiales próximas.

8.4 Características en la columna de agua

El área norte de afloramiento (4°S) es de especial interés por su interacción con las características típicas de la región ecuatorial, como el frente ecuatorial y la ES-CSME (Extensión Sur de la Corriente Submarina Ecuatorial), también se pueden generar condiciones especiales por la Corriente del Perú cuando se aleja de la costa en esa región. Un cambio con consecuencias en todo el sistema de circulación ocurre en periodos de El Niño, cuando el frente ecuatorial avanza hacia el sur y el afloramiento se altera (Farhbach et al. 1981).

Los vientos delinean una importante tendencia estacional en esa área, que se refleja en decrecimiento de la temperatura superficial del mar de 5 °C. Dependiendo de la fuerza del viento, con una mayor intensidad, el patrón del flujo de agua muestra una circulación de una o dos celdas a través de la plataforma (5°S) alcanzando una profundidad de 150 m (Fig. 60). En contraste a esas celdas dimensionales, se observan periodos con falta de balance dimensional (ESACAN-1977, Farhbach et al. 1981).

Las características de los afloramientos de Paita, Chimbote y San Juan fueron descritas al tratar cambios de temperatura, salinidad y densidad en el Capitulo 3.

Los principales periodos de afloramiento son en mayo y en setiembre en Paita y en junio y agosto en San Juan. En ambas áreas el proceso ocurre dentro de las 20-40 mn de la costa sobre los 70 m. La fuente de agua del afloramiento en Paita proviene de la Extensión Sur de la Corriente Submarina Ecuatorial (ES-CSME) (Zuta y Guillen 1970, Zuta 1990). Al igual que en Paita, en San Juan el origen del afloramiento es también del norte, principalmente en junio-agosto y del sur en diciembre-febrero (Zuta et al. 1978).

El afloramiento en el área de Chimbote tiene como características vientos generalmente débiles principalmente de dirección sureste (Guillén y Calienes 1981). Otra característica importante en Chimbote es la estratificación moderada que varía con la estación del año y las fluctuaciones del viento, similares a San Juan y Paita (Zuta et al. 1978). La picnoclina o gradiente de densidad es menos desarrollada en Chimbote, que en las áreas de Paita y de San Juan donde hay fuertes oxiclinas (Guillén y Calienes 1981).

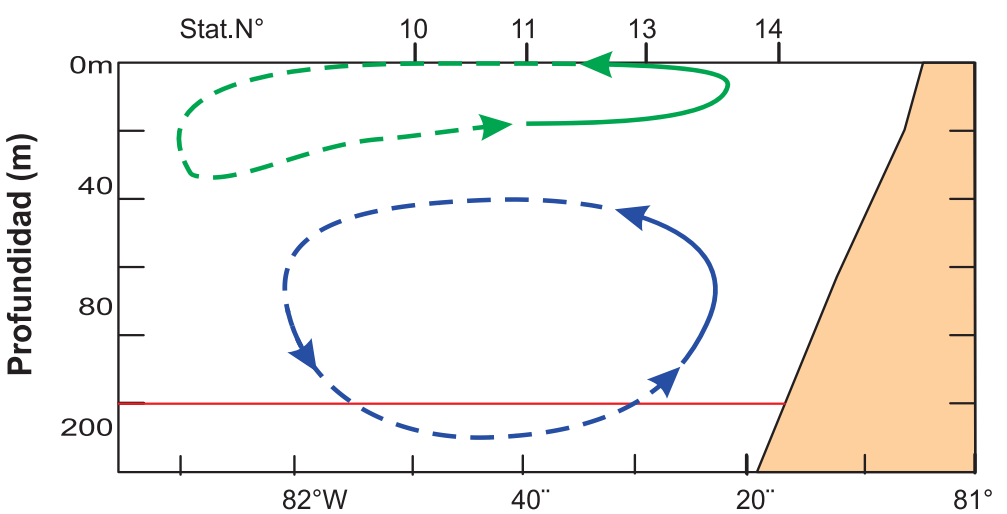


Figura 60.- Circulación esquemática de dos celdas en periodos de vientos débiles a través de la plataforma (5°S) – ESACAN. Fahrbach et al., 1981

8.5 Patrones físico y biológico

Los ecosistemas de afloramiento tienen fuertes flujos en dos capas (flujos opuestos), alta productividad superficial y transporte de material orgánico en forma particulada desde la capa superficial a la subsuperficial (Rowe 1980), debido a lo cual ocurre la limitación de oxígeno en el contraflujo subsuperficial. Esto es una consecuencia de la separación por advección de las dos capas en la circulación del afloramiento dando lugar a la ocurrencia de una declinación intensa de oxígeno o anoxia. La disminución de oxígeno está asociada usualmente con el estancamiento de la capa inferior de agua en relación a la capa superior que envía material orgánico. Este estancamiento no es una condición fija porque la tasa de velocidades en las dos capas es la que determina el grado de acumulación de elementos biogénicos (C, N, P y Si) o la disminución de oxígeno en la capa inferior (Redfield et al. 1963).

La variabilidad de la circulación del afloramiento costero en relación a escalas de tiempo fue revisada por diferentes investigadores (Halpern 1976, Huyer 1976, Halpern et al. 1977, Brink et al. 1981, Smith 1981). La persistencia de la pluma del agua fría en la latitud de 15°S está asociada a características biológicas. Horizontalmente el agua fría se extiende hacia el ecuador y fuera de la costa; verticalmente la estructura térmica a lo largo de la costa es 40% más fuerte a los 40 m de profundidad, comparada con la de superficie. La extensión del área fría incrementa de acuerdo a la intensidad o impulso del viento local. La Tabla 3 presenta características promedio de afloramiento en la superficie del mar por áreas (Guillén y Calienes 1981).

La variabilidad física es también dependiente del pasaje de ondas internas atrapadas y, la variación biológica y estructura del afloramiento están muy relacionadas al régimen físico. Las ondas internas costeras dominan las fluctuaciones de velocidad a lo largo de la costa; el origen de las ondas no es completamente conocido pero son de naturaleza baroclínica. Las fluctuaciones de velocidad están asociadas a las variaciones de densidad y se propagan hacia el polo alrededor de 200 km por día (Smith 1978, Brink et al. 1981).

Tabla 3.- Características promedio del afloramiento en la superficie del mar por áreas, 1964-78 (Guillén y Calienes 1981 a)

Área	4° - 6°S	7°-9°S	11°-13°S	14° 16°S
T° (C°)	19,35	18,31	17,86	16,79
S (ups)	34,64	34,97	34,99	34,92
Oxígeno (% Sat.)	82,97	81,37	84,37	79,98
NO_3: SiO_3: PO_4	9,2:9,1:1	8,9:8,3:1	2,8:5,6:1	6,9:7,0:1
Clorofila	1,86	2,21	3,01	2,52
Prod. primaria (mgC/m /d)	137,47	95,23	136,65	188,94

La ocurrencia de ondas internas altera los patrones físico–biológico; en marzo 1977 se detectó un fuerte afloramiento superpuesto a una onda interna atrapada en la costa (15°S), produciendo una fuerte corriente hacia el polo (Brink et al.1981), la onda atravesó la columna de agua a la mitad de la plataforma no obstante el viento con dirección hacia el ecuador. El pasaje de la onda interna pareció haber causado un retraso considerable en los efectos biológicos, siendo las principales inferencias:

a. En condiciones medias y dentro de la variabilidad del afloramiento, el fitoplancton es inicialmente desplazado (advección) hacía el ecuador y fuera de la costa, conforme se hunden a 10m/d (Smayda 1970), después de dos días sería localizado dentro de un área subsuperficial de corrientes hacia la costa y hacia el polo, al existir una tendencia del fitoplancton para retornar a la región de origen.

b. Considerando la dispersión turbulenta, el grazing y la variabilidad del flujo en espacio y tiempo, al menos una pequeña parte del fitoplancton regresaría al centro de afloramiento, representando un inoculo al agua aflorada. Esta idea es tratada en dos dimensiones por Smith y Barber (1980), basada en la alta clorofila encontrada en la columna de agua (Est.C-1, CUEA).

c. Si el flujo a lo largo de la costa está en la misma dirección a través de la columna de agua por cierto tiempo, el mecanismo de resiembra puede alterarse debido a que el fitoplancton desarrollado sería aflorado a una considerable distancia de su origen.

Desde que la onda atrapada origina un flujo hacia el polo sobre la plataforma, el stock de fitoplancton asociado normalmente con el centro de afloramiento sufre advección hacia fuera del mismo. Durante el siguiente evento de afloramiento las aguas de 40 a 120 km en dirección hacia el ecuador serían afloradas y podrían tener un contenido de afloramiento muy bajo, desde que vienen de una región menos productiva (Brink et al.1981).

La reducción de la concentración de fitoplancton y cambios en la composición de especies pueden ser relacionados al pasaje de la onda interna y una alternativa sería la teoría sobre circulación bidimensional, sugiriendo que las especies cambian debido solamente a la advección a través de la plataforma (Barber y Smith 1980). Es difícil evaluar el impacto biológico de las ondas internas, aparentemente, el mayor efecto es a través de la advección a lo largo de la costa, consecuentemente el colapso de la resiembra o posible mecanismo de siembra del fitoplancton es afectado.

Las observaciones de la zona de afloramiento a 15°S, sugieren significante variabilidad en amplio rango de

escalas de tiempo. Hay una alternancia estacional del agua de origen en el afloramiento de un área y pueden ocurrir perturbaciones de varios días debido a las ondas costeras atrapadas; algunas respuestas pueden estar relacionadas a cambios diarios en los vientos locales. Los episodios de desnitrificación con producción de ácido sulfhídrico también ocurren pero su frecuencia no es conocida (Codispoti 1981).

8.6 Variación estacional

Hay significantes variaciones estacionales en la composición de la fuente u origen del agua aflorada. Durante todas las estaciones del año el afloramiento a lo largo de la mayor parte de la costa está dominado por aguas de relativamente alta salinidad y ricas en nutrientes llevadas hacia el sur en una corriente submarina en dirección al polo. Sin embargo, cerca de los 15°S hay un frente originado por el encuentro de aguas ecuatoriales y aguas subantárticas llevadas hacia ecuador por la Corriente Costera del Perú (Zuta y Guillén 1970, Codispoti 1981). Durante la estación de afloramiento intenso, el flujo hacia el ecuador está casi siempre fuera de la costa y la Corriente Submarina se mueve más cerca de ella.

En contraste a la mayor extensión del afloramiento y más alto contenido de nutrientes en invierno, la productividad de fitoplancton es más baja en esa estación y la zona eufótica más profunda (Calienes et al.1985). Existe una correlación negativa entre las concentraciones de nutrientes y de fitoplancton, también encontraron la misma relación Pennington et al. (2006) y Echevin et al. 2008. Una causa podría ser la dilución del fitoplancton que incrementa en esa estación del año, la limitación de nutrientes ocurriría solo fuera de la costa (Walsh 1975).

La corriente hacia el ecuador contiene aguas subantárticas que son más frías y con más bajas concentraciones de fosfatos y silicatos que las aguas del norte. La mezcla entre las aguas del norte y las del sur reduce los niveles de nutrientes a un valor dado de densidad; también la relación entre las tasas de Si/N en el agua de origen del afloramiento puede contribuir a esa condición; las aguas ecuatoriales tienen mayores tasas que las del sur. Sin embargo, las aguas del norte son más afectadas por la desnitrificación, por lo cual la diferencia en el contenido de nitrato entre las dos aguas no es tan grande como la de silicatos y fosfatos (Codispoti 1981).

El viento local a 15°S va en dirección al ecuador y es favorable para el afloramiento; la intensidad del viento origina un patrón en la velocidad de circulación relacionado con la dinámica del afloramiento Ekman (dimensional) a mitad de la plataforma, pero el transporte fuera de la costa es un tercio en relación a la teoría (Brink et al. 1981). Esta característica implica una fuerte variabilidad en el flujo cerca de la superficie a lo largo de la costa asociado con la circulación del afloramiento. La profundidad hasta la cual penetra la estructura observada en superficie, es debido a que el transporte hacia la costa a mitad de la plataforma se ajusta a un modelo bidimensional, probablemente la estructura de la superficie no se extiende debajo de 25 m.

La variabilidad sobre observaciones químicas y biológicas indica que un corto período de estudio es suficientemente representativo tal como si se usaran observaciones de largo término, (Brink et al. 1981). Una característica persistente lejos de la costa, es el máximo de nitrito y mínimo de nitrato cerca a 200 m de profundidad y la concentración media de nitrato constante hasta 7 km fuera de la costa; aparentemente esta región es donde ocurre la mayor parte del afloramiento. Fuera del área, las concentraciones decrecen lejos de la costa pero permanecen más altas que 5 μM hasta los 50 km. Los silicatos tienen concentraciones similares a las de los nitratos, pero a diferencia de éstos, incrementaron con la profundidad.

En marzo de 1977 y a los 15°S, se detectó la baja concentración de clorofila cerca de la costa que se incrementó hasta un máximo de 3 μg/L a 1 km, en la región de fuerte gradiente de temperatura a través de la plataforma. El área es conocida por su alta producción primaria y la biomasa resultante del fitoplancton, 10 μg/L, por lo cual el valor encontrado en esa oportunidad parece anormalmente bajo. Una secuencia normal del afloramiento en ausencia de ondas internas según Brink et al. (1981) sería:

- Desde el inicio de vientos favorables durante un día, comenzaría el afloramiento de aguas ricas en nutrientes y pobres en fitoplancton pero, no totalmente reducido.
- El movimiento vertical del agua se concentra cerca de la costa, aunque la temperatura superficial se vuelva especialmente baja y, presumiblemente en la superficie del área fría ocurren altas concentraciones de nutrientes.
- La superficie fría se extendería conforme el afloramiento continuara.
- Durante la relajación de los vientos, la temperatura en la superficie del mar y los campos del flujo cerca de la superficie, se vuelven menos regulares y ocurren características frontales. Después de la relajación de los vientos, las aguas cerca de la superficie se vuelven más cálidas con el tiempo de permanencia, el calentamiento solar y la advección a lo largo de la costa.

La "edad" o envejecimiento biológico del agua superficial es debido principalmente al crecimiento del fitoplancton, durante el tiempo de permanencia en la superficie, "residence time".

Conforme el agua se mueve lejos de la costa, su contenido de fitoplancton incrementaría asumiendo que el crecimiento excede las pérdidas y que el suministro de nutrientes no lo limita. Conforme el fitoplancton crece consume los nutrientes, los que disminuyen en la capa cerca de la superficie; de este modo conforme el agua "envejece" se espera un incremento de: biomasa de fitoplancton (clorofila), de nitrito y el decrecimiento en las concentraciones de silicatos y nitratos. El nitrito se podría incrementar por la excreción del fitoplancton o por la nitrificación del amonio por bacterias (Estrada y Wagensberg, 1977).

Sin embargo, se esperan pérdidas del fitoplancton, por ejemplo las diatomeas tienden a sedimentarse fuera de la zona eufótica, especialmente cuando los nutrientes se vuelven escasos. También el grazing del zooplancton y de peces contribuiría a la pérdida del fitoplancton dejando concentraciones de amonio. El amonio en la capa superficial puede ser considerado como una señal de grazing y también del envejecimiento del agua. La advección horizontal fuera del sistema es otro medio potencial de pérdida del fitoplancton.

Esta secuencia normal de afloramiento y la concentración de nutrientes y fitoplancton se basan en las observaciones del afloramiento a 15°S (15-19 marzo, 1977) Brink et al. (1981).

8.7 Circulación en áreas de afloramiento

Los centros de alta presión atmosférica están situados generalmente en las latitudes subtropicales del globo y los vientos superficiales cerca de esos centros tienden a virar a la izquierda en el hemisferio sur, así como las aguas superficiales que también son derivadas a la izquierda de la dirección del viento debido a la rotación de la tierra. Un análisis matemático de Ekman (1905) mostró que el efecto de la rotación de la tierra sobre los vientos es la derivación de las aguas superficiales produciendo un transporte neto de agua, llamado posteriormente transporte Ekman. El resultado es una divergencia de aguas superficiales reemplazadas por aguas frías de profundidad o subsuperficiales ricas en nutrientes: el afloramiento en el cual influye también la topografía del fondo y varios tipos de ondas.

Las medidas de series de tiempo muestran que ni el viento ni las corrientes son estables o estacionarios; la variabilidad e intermitencia son características predominantes de los procesos de fluidos geofísicos. No es posible tener una descripción simple y precisa del ambiente físico para los que desarrollan modelos de ecosistemas, es decir un modelo determinante. Es necesario contar con estudios de meso escala e incrementar medidas de densidad para caracterizar la circulación apropiadamente y también que la investigación física, química y biológica sea coordinada (Smith et al. 1971). Algunos avances se relacionan con los siguientes aspectos:

- Las corrientes durante la mayor parte del tiempo en el área de San Juan se dirigen hacia el sudeste, en dirección contraria al viento, pero ocurren eventos opuestos con un cambio gradual de la corriente (de varios días) hacia el norte, volviendo luego al sudeste.
- La capa derivada por el viento es aparentemente menor de 25 m, debajo de la cual las principales corrientes y también la ocurrencia de los eventos son esencialmente independientes de la profundidad; los datos de vientos no explican el evento opuesto de las corrientes (Smith et al. 1971). El evento reverso o corriente opuesta, puede ser interpretado como un desplazamiento de la corriente submarina fuera de la costa por la intromisión de un flujo del sur.
- Si los eventos opuestos a la dirección de la circulación continúan por suficiente tiempo, la advección puede traer al área una masa de agua distinta y el agua de afloramiento tendrá diferentes propiedades afectando la producción biológica.
- La velocidad vertical del campo puede ser el primer factor que controla el suministro de nutrientes a la capa superficial generando variación en la composición de la masa de agua (Friederich y Codispoti 1981).
- Las corrientes principales a lo largo de la costa sobre la plataforma son más fuertes que el flujo a través de la plataforma; el flujo más profundo en la plataforma del Perú es hacia el polo, opuesto al viento (Smith et al. 1971).

En base a los resultados de estos y otros estudios, algunas características de la circulación del afloramiento frente a Perú han sido resumidas por Strub et al. (1998)

a. La estructura del flujo de la costa a través de la plataforma consiste de un flujo hacia afuera en la capa de 20-30 m y del flujo hacia el interior de la plataforma.

b. El transporte superficial fuera de la costa y el transporte interior hacia la costa son aproximadamente similares a los valores estimados según la teoría Ekman, pero no están en balance.

c. El flujo a lo largo de la costa es dominado por el flujo hacia el polo con una corriente hacia el ecuador que consiste de una delgada capa (25-50 m) sobre la plataforma.

d. El afloramiento de aguas subsuperficiales viene de 50-150 m.

e. Las fluctuaciones en el nivel del mar y corrientes en escalas intermitentes de 3 a10 días son causadas por las ondas costeras atrapadas originadas en la onda ecuatorial guía.

8.8 Modelaje del afloramiento

El principal medio para el análisis de sistemas consiste en modelos de simulación usados conjuntamente con estudios de campo, observaciones *in situ* y trabajos experimentales, los que originalmente se utilizaron para describir y comprender los complejos procesos de productividad del fitoplancton. El desarrollo de la informática y la velocidad alcanzada en los diversos software de cómputo, actualmente facilita la aplicación de los modelos, logrando mayores alcances y proyecciones en los tópicos estudiados y en un nivel suficientemente avanzado para comprender mejor el ecosistema y eventualmente un mejor manejo de las pesquerías.

El modelo de simulación de Walsh (1975) fue construido para considerar distribuciones espaciales de nutrientes y fitoplancton como índices de interacción de la regulación de luz, limitación de nutrientes, control de grazing y dispersión física. Una de la más importantes incógnitas señaladas fue cómo aplicar los modelos de meso-escala de 10 días y $5x10^3$ km^2 a los sistemas de macro-escala de aproximadamente dos años, para diseñar modelos de pesquería en base a la producción primaria.

Uno de los primeros intentos en este aspecto fue el modelo de simulación (dimensional) del ecosistema de afloramiento en Punta San Juan (Walsh 1975), relacionando el ingreso (input) de nitrato, silicato y fosfato con la biomasa del nitrógeno reciclado o particulado (nitrógeno-fito), zooplancton y peces. Considerando que el sistema es regulado por la luz, el estudio fue a profundidades de 0-50 m y a una distancia de 0-50 km de la costa. La hipótesis formulada consistió en que los patrones de circulación en el área de afloramiento de otoño e invierno y de todas las variables relacionadas, conducen a la predicción de variaciones espacio-estacionales. En el desarrollo se estimó la circulación del agua, consumo de nutrientes, migración diaria, stress del grazing y excreción herbívora a 15°S (cruceros BAP/Unanue 1966, BIC/SNP-1 1969, R/V Thompson 1969, T. Washington 1969 y Gosnold 1971). La aplicación del modelo se realizó en dos estaciones del año, otoño 1969 (marzo-abril) y se probó la respuesta del modelo de otoño para el afloramiento de invierno con datos de junio de 1969. Se usó un segundo set de datos del año 1966 de la misma área y estación para probar la validez del modelo y revisión de los roles de heterogeneidad espacial, eficiencia de la cadena alimentaria y posibles interrelaciones estacionales, entre otros aspectos.

Los patrones de circulación obtenidos para otoño e invierno en el modelo descrito y para las variables estudiadas (extinción de luz, regeneración de nutrientes, regulación de nutrientes, periodicidad diaria del consumo de nutrientes y de migración herbívora, pérdida por grazing, biomasa de anchoveta y del zooplancton), llevan a predicciones de variabilidad estacional y número de niveles tróficos en Punta San Juan, como deducciones independientes. El modelo basado en esas inferencias, implica relaciones causales entre variables de profundidad y lejanía de la costa. En el modelo de Walsh (1975), el nitrógeno reciclado contribuye con el 80% del nitrógeno particulado, lo cual está de acuerdo con el aporte de carbono del fitoplancton a la concentración del carbono particulado, durante el desarrollo de comunidades en los sistemas de afloramiento (Hobson y Lorenzen, 1973).

La distribución vertical del nitrógeno reciclado estuvo relacionada con el nitrógeno particulado observado en áreas costeras superficiales. Las distribuciones pronosticadas para fitoplancton y nutrientes implican que la tasa de crecimiento simulada para comunidades fitoplanctónicas cerca de la costa y en la zona eufótica es de 1,5 divisiones por día, lo cual representa una tasa máxima bajo condiciones de luz de saturación y nutrientes óptimos. Los nutrientes son limitantes solo fuera de la costa; sugiriéndose que una distribución vertical de amonio podría ser un indicador de los patches del metabolismo herbívoro (Walsh 1975).

En la variación de las tasas de consumo de nutrientes en diferentes plumas de afloramiento de Perú, se ha encontrado que los silicatos son limitantes (Dugdale 1972); en base a este concepto se obtuvieron tasas o proporciones entre nitrógeno, sílice y fósforo N: S: P: de 13:10:1, 12:9:1 y 14:9:1 respectivamente, de 50 a 80 m de profundidad. La regeneración de nitrógeno debe ser más bien una característica constante y estable del ecosistema de afloramiento. El zooplancton puede reciclar una gran fracción del nitrógeno aunque en el área de Perú no fue muy importante cuando los stocks de anchoveta fueron grandes (Beers et al. 1971, Dugdale 1972, Whitledge y Packard 1971). Los materiales orgánicos se hunden en la profundidad donde los sedimentos tienen un alto contenido de carbono orgánico.

En modelos de simulación de interacción de nutrientes-fitoplancton-zooplancton como resultado de ineficiencias biológicas o pérdidas por hundimiento, se incluye el consumo de amonio como parte de la interrelación nutriente-fitoplancton (Dugdale y Whitledge 1970; Walsh y Dugdale 1971, Walsh 1975, 1977). Si el amonio es omitido y el crecimiento del fitoplancton es simulado usando solamente nitrato, la biomasa del fitoplancton nunca alcanzaría las concentraciones observadas; el crecimiento es mejorado con el consumo de amonio aún en áreas con pequeñas concentraciones.

La producción primaria y la anchoveta se distribuyen en agregaciones aisladas o dispersas tipo "patchy" (Gulland 1972). Ciertos organismos como *Euphausia pacifica* son carnívoros en una cadena alimenticia oceánica (Lasker 1966) y herbívoros en una cadena alimenticia nerítica (Parsons y Le Brasseur 1970). Asimismo, la anchoveta peruana podría ser herbívora o carnívora dependiendo de su distribución dentro del afloramiento (Rojas de Mendiola 1971). En el modelo de Walsh (1975) se exploran cambios estacionales posibles y cambios espaciales en la dinámica trófica del afloramiento (distribución horizontal y vertical) en un área de observación horizontal de 10 km y 10 m en lo vertical, considerando que las plumas superficiales de agua fría se extienden fuera de la costa.

El modelaje con experimentos en laboratorio es importante y necesario. IMARPE implementó el Centro de Investigación y Modelaje Oceanográfico Biológico Pesquero (CIMOBP). Una síntesis de modelos aplicados para estudiar procesos físicos, químicos y biológicos en el norte del ecosistema de la Corriente Humboldt, en relación a aspectos específicos lo realiza Tam (2009) y menciona el problema del manejo tradicional de la pesquería que lleva a la sobrepesca de recursos debido a la complejidad de factores ambientales y a múltiples interacciones entre especies.

En orden de asegurar la sostenibilidad de los recursos, las Naciones Unidas recomendó usar el modelo Ecosystem Approach to Fisheries, EAF, sin embargo requieren equipos computacionales de alto rendimiento.

En cooperación con el IRD de Francia y otros colaboradores se ha usado el modelo Regional Oceanic Modeling System, ROMS para el estudio de procesos físicos, climatología y variación interanual (Peven et al. 2005). Los procesos bioquímicos son simulados usando salidas (outputs) del modelo ROMS acoplado a otro modelo Pelagic Scheme for Carbon and Ecosytem Studies - PISCES, modelo que incluye varios componentes: fitoplancton, zooplancton, detritus (Aumont et al. 2003).

Los resultados del modelo biológico pueden ser usados a su vez para alimentar al modelo Individual Based Model, IBM como ICHTHYOP (Previmer 2008, Brochier et al. 2008). Estos modelos pueden simular los efectos de EN sobre la reducción de nutrientes, producción primaria afectando los primeros estadios de peces pelágicos.

Modelos monoespecíficos también han sido usados para estimar el Máximo Rendimiento Viable de recursos pesqueros, MVY (De Lara y Doyen 2008, Oliveros y Tam 2008) en cooperación con CERAMICS, Francia. Por otra parte, se utilizó Multiespecific Ecotrophic Models, MEM, en cooperación con el Center for Tropical Marine Ecology (ZMT Germany) para simular organización del sistema en términos del flujo de energía durante EN (Tam et al. 2008, Taylor et al. 2008).

Pronósticos de corto y mediano plazo de la variabilidad causada por ENSO sobre el ecosistema de la Corriente Humboldt son realizados con modelos estadísticos: modelos autoregresivos (Quispe y Purca 2007). Modelos probabilísticos basados en tablas de contingencia fueron usados por Purca et al. (2007) y un modelo empírico basado en el volumen de agua caliente por Matellini et al. (2007).

En orden de sintetizar la información de TSM de las estaciones costeras se estudió: A Peruvian Oscillation Index, POI (Purca 2005). Asimismo, un modelo de POI y The Pacific Decadal Oscillation, PDO (Purca 2005) sugirió que ENSO oscurece las oscilaciones decadales en el Pacífico subtropical. Cambios en la dieta de la merluza asociados a EN 1997-1998, modelo comparado con La Niña 1995-96, indicó la reducción en el flujo de energía, pero el funcionamiento total del ecosistema se mantuvo. La merluza puede ser caracterizada como un predador oportunista de acuerdo a los cambios en el ambiente y en su dieta (Tam et al. 2008).

Los pronósticos de largo plazo se podrán lograr con el desarrollo de un modelo para el Pacífico sureste con retroalimentación del modelo del Pacífico ecuatorial, tal como el modelo acoplado océano-atmósfera de Dewitte (2000).

REFERENCIAS*

Afloramiento

Aumont O, Maier-Reimer E, Blain S, Monfray P. 2003. An ecosystem model of the global ocean including Fe, Si, P colimitations. Global Biogeochemical Cycles. Volume 17: 1060. DOI: 10.1029/2001GB001745.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

Barber RT, Smith RL. 1980. Coastal Upwelling Ecosystems. I: Analysis of marine ecosystems, Longhurst LR. (ed.): 31-68. Academic Press, London.

Barber RT, Smith RL. 1981. Coastal Upwelling Ecosystems. In: Analysis of Marine Ecosystems, Longhurst A. (ed.), Academic Press, NY: 31-68.

Beers J, Stevenson MR, Eppley RE, Brooks E. 1971. Plankton populations and upwelling off the coast of Peru, June 1969. Fish Bull. Vol. 69 (4): 859-876.

Brink KH, Halpern D, Smith RL. 1978. Circulation in the Peruvian upwelling system near 15°S. Journal of Geophysical Research: Oceans (1978–2012). Vol. 85 (C7), 4036–4048 pp. DOI: 10.1029/JC085iC07p04036.

Brink K, Jones B, Van Leer J, Mores C, Stuart D, Stevenson M, Dugdale RC, Herburn G. 1981. Physical and Biological Structure and Variability in an Upwelling Center off Peru near 15°S during March 1977. In Coastal Upwelling, Richards F. (ed.): 473- 493. American Geophysical Union, Wash. DC. 1981.

Brochier T, Lett C, Tam J, Fréon P, Colas F, Ayón P. 2008. Anchovy early life in the northern Humboldt Current system: an individual-based model study. Progress in Oceanogr., 79: 313-325.

Calienes R, Guillén O, Lostaunau N. 1985. Variabilidad espacio-temporal de clorofila-a producción primaria y nutrientes frente a a costa peruana. Bol. Inst. Mar Perú/ OEA, Vol. 10(1).

Codispoti LA. 1981a. On nutrient variability and sediments. In: Upwelling Regions. In Coastal Upwelling, 125-145. Suess and Thyede (eds.) Plenum Press.

Codispoti LA. 1981b. Temporal nutrient variability in three different upwelling regions. In: Coastal Upwelling. Richards F. (ed.) : 209-220. American Geophysical Union, Wash. DC.

De Lara M, Doyen L. 2008. Sustainable management of natural resources. Mathematical Models and Methods. Springer.

Dewitte B. 2000. Sensitivity of an intermediate ocean-atmosphere coupled model of the tropical Pacific to its oceanic vertical structure. J. Clim., 13: 2363–2388.

Dugdale RC. 1972. Chemical Oceanography and Primary Productivity in Upwelling Region. Geoforum II: 47-61. Dep.of Oceanography, Univ. Was. Seattle, USA. 45 pp.

Dugdale RC, Whitledge TE. 1970. Computer simulation of phytoplankton growth near a marine sewage outfall. Revue Internationale d´Oceanographie Medicale, 17: 201-210.

Echevin V, Aumont O, Ledesma J, Flores G. 2008. The seasonal cycle of surface chlorophyll in the Peru upwelling system: a modelling study. Progress in Oceanography 70, 167-176. (This issue)

Ekman VW. 1905. On the influence of the earth rotation on ocean currents. Arkiv för Matematik, Astronomi, och Fysik, 2: 1-53.

Estrada M, Wagensberg M. 1977. Spectral analysis of spatial series of oceanography parameters (fluorescence, temperature, concentrations of nitrite and of nitrate + nitrite). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 30: 147-164.

Fahrbach E, Brockman Ch, Lostaunau N, Urquizo W. 1981. The Northern Peruvian Upwelling System during ESACAN Experiment. In Coastal Upwelling System, Richards F. (ed.). American Geophysical Union, Wash. DC. 134-145.

Friederich GE, Codispoti LA. 1981. The effects of mixing and regeneration on the nutrient content of upwelling waters off Peru. In: Coastal Upwelling, Richards F. (ed.): 221-227.

Guillén O, Calienes R. 1981. Upwelling off Chimbote. In: Coastal Upwelling Ecosystems, Richards F. (ed.). American Geophysical Union, Wash. DC: 312-326.

Gulland JA (ed.). 1972. Peruvian anchovy: definition of effort, problem of stability. In: Population dynamics of world fisheries, Wash. Sea Grant Pub. WSG 72-1, Seattle, Wash. 190-215.

Halpern D. 1976. Structure of a coastal upwelling event observed off Oregon during July 1973, Deep-Sea Res. 23: 495-508.

Halpern D, Smith RL, Mittelstaedt E. 1977. Cross-shelf circulation on the continental shelf off northwest Africa during upwelling. Journal of Marine Research 35: 787-796.

Hobson LA, Lorenzen CJ. 1973. Relationships of chlorophyll maxima to density structure in the Atlantic Ocean and Gulf of Mexico. Deep-Sea Res.19 (4).

Humboldt A. 1802. La corriente de agua fría a lo largo de la costa occidental de Sudamérica. Traducción 1960, Rev. Inst. Geografía, 6: 7- 22.

Huyer A. 1976. A comparison of upwelling events in two locations: Oregon and northwest Africa. J. Mar. Res. 34. 531-546.

Lasker R. 1966. Feeding, growth, respiration and carbon utilization of a euphausid crustacean. Journal of the Fisheries Res. Board of Canada, 23: 1291-1317.

Matellini B, Tam J, Quispe C. 2007. Modelo empírico para previsión de la temperatura superficial del mar peruano. Rev. Per. biol. 14: 101-108.

Oliveros R, Tam J. 2008. Viable control model for management of fisheries: the case of Peruvian hake *Merluccius gayi peruanus*. p. 101. In: IRD. Eastern boundary upwelling ecosystems. Abstracts book. Canary Island, Spain.

Parsons TR, Le Brasseur RJ. 1970. The availability of food to different trophic levels in the marine food chain. In: Marine foods chains, J. Steel (ed.). Univ. of California Press: 325-343.

Pennington JT, Mahoney KL, Kuwahara VS, Calienes R, Chavez FP. 2006. Primary production in the eastern Tropical Pacific: a review. Progress in Oceanography 69: 285-317.

Peven P, Echevin V, Pasapera L, Colas J, Tam J. 2005. Average circulation, seasonal cycle and mesoscale

dynamics of the Peru Current System: a modeling approach. Journal of Geophysiscs Research – 110, C1021. doi 10. 1029/2005JC002945.

Previmer. 2008. Ichthyop: Lagrangian tool for modelling ichthyoplankton dynamics. User guide. Version: 2.1.

Purca S. 2005. Variabilidad temporal de baja frecuencia en el Ecosistema de la Corriente Humboldt frente a Perú. Tesis de Doctorado. Universidad de Concepción, Chile.

Purca S, Tam J, Quispe C. 2007. Predictability of El Niño Southern Oscillation (ENSO) effects off the Peruvian coast: a contingency table based model. p. 90-91. En: UNPRG (Ed.). Libro de resúmenes ampliados del I Congreso de Ciencias del Mar. 361 p.

Quispe C, Purca S. 2007. Previsión de la temperatura superficial del mar frente a la costa peruana mediante un modelo autorregresivo integrado de media móvil. Rev. Per. Biol. 14: 109-115.

Redfield AC. 1934. On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of the plankton. In: Johnston J. Memorial Volume: 176-192. Univ. Liverpool Press.

Redfield A, Ketchum B, Richards F. 1963. The influence of organisms on the composition of sea water In: The Sea, Vol. 2, MN.Hill (ed.): 26-27, Willey, NY.

Richman SL, Smith SL. 1981. On the possible enhancement of oxygen depletion in the coastal waters of Peru between 6° and 11°S. Bol. Inst. Mar Peru. Vol. Extraordinario / ICANE. 22-23.

Riley GA. 1947. A theoretical analysis of the zooplankton population on Georges Bank. Journal of Marine Research 6:104–113.

Rojas de Mendiola B. 1971. Some observations on the feeding of the Peruvian anchoveta *Engraulis ring ns* J. in two regions of the Peruvian coast. In: Fertility of the Sea, Costlow J. (ed.), Vol. 1: 417-440.

Rowe GT. 1980. Bioproductivity of Upwelling Ecosystems. Barber RT, Vinogradov MY, (eds.). Springer, Berlin.

Schott G. 1891. Dic. Meerssträmungen und Temperaturver hältnusse in oten ostasiatischen Gewässern. Peterms, Geogr. Mittlgn. Bd.38. Gotha.

Schweigger E. 1964. El litoral peruano. Univ. Federico Villareal: 414 p. Ed. Gráfica Morson, Lima

Small LF, Menzies DW. 1981. Patterns of primary productivity and biomass in a coastal upwelling region. Deep-Sea Res. 28(2A):123-149

Strub PT, Mesias J, Montecino V, Rutllant J, Salinas S. 1998. Coastal ocean circulation off western South America. In: The Sea Vol. 10B 1-38.

Smith RL. 1978. Poleward propagating perturbations in currents and sea level along the Peru coast. J. Geophys. Res.83: 6083-6092.

Smith RL. 1981. A comparison of the structure and variability of the flow field in three upwelling regions: Oregon, Northwest Africa and Peru. In: Coastal Upwelling Ecosystems, Richards F. (ed.): 107-118 American Geophysical Union, Wash. DC. 1981.

Smith RL, Enfield DB, Hopkins T, Pilsbury R. 1971. La circulación en un sistema de afloramiento: la campaña PISCO. Inv. Pesq. 35 (1): 9-24.

Smayda J. 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. Annual Review of Oceanography and Marine Biology, 8: 353-414.

Sverdrup H U. 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. J. Conseil perm. int. Explor. Mer. 18: 287-295.

Tam J. 2009. Modeling the northern Humboldt Current Ecosystem. Editorial Biologist, 6: 81-84.

Tam J, Taylor MH, Blascovic V, Espinoza P, Ballón RM, Díaz E, Wosnitza-Mendo C, Argüelles J, Purca S, Ayón P, Quipuzcoa L, Gutierrez D, Goya E, Ochoa N, Wolff M. 2008. Trophic modeling of the northern Humboldt Current Ecosystem. Part I: Comparing trophic linkages under La Niña and El Niño conditions. Progress in Oceanogr., 79:352-365.

Taylor M H, Tam J, Blaskovic V, Espinoza P, Ballón RM, Wosnitza-Mendo C, Argüelles J, Díaz E, Purca S, Ochoa N, Ayón P, Goya E, Gutiérrez D, Quipuzcoa L, Wolff M. 2008. Trophic modeling of the Northern Humboldt Current Ecosystem, Part II: Elucidating ecosystem dynamics from 1995-2004 with a focus on the impact of ENSO. Progress in Oceanogr., 79: 366- 378.

Walsh JJ. 1975. A spatial simulation model of the Peru upwelling ecosystem. Deep-Sea Res., Vol. 22: 202-216. Pergamon Press, Great Britain.

Walsh JJ, Dugdale RC. 1971. Un modelo de simulación del flujo de nitrógeno en el sistema de afloramiento de Perú. Inv. Pesq. 35 (1): 309-330.

Whitledge TT, Packard TT. 1971. Nutrient excretion by anchovies and zooplankton in Pacific upwelling regions. Inv. Pesq. 35 (1): 243-250.

Wyrtki K. 1966. Oceanography of the eastern equatorial Pacific Ocean. Oceanography and Marine Biology Annual Review, 4. 33-68.

Wooster WS. 1970. Eastern Boundary Currents in the South Pacific. In: Scientific Exploration of the South Pacific. Proceedings of the Symposium held during the Ninth General Meeting of the Scientific Committee on Oceanic Research (SCOR), 1968. Wooster WS. (ed.).National Academy of Science, Was. DC. 1970, USA.

Zuta S. 1990. Variations of the mass field and currents off the Peru coast. International Oceanographic Commission, UNESCO. Bol. N° 33:55-70

Zuta S, Guillén O. 1970. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. Bol. Inst. Mar Perú, 2 (5): 157-324.

Zuta S, Rivera T, Bustamante A. 1978. Hydrologic aspects of the main upwelling areas off Peru. In Upwelling Ecosystems, Boje R. and Tomczak M. (eds.): 235-257. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

9. NUTRIENTES

9.1 Generalidades

Los nutrientes son compuestos químicos inorgánicos, orgánicos o iones disueltos en el agua de mar usados en la nutrición de los productores primarios. Los químicos Brandt (1899) y Raben (1905) realizaron las primeras medidas de los nutrientes y Harvey (1927) extendió los análisis de nitratos y fosfatos a otros elementos incluyendo hierro y manganeso.

Entre la disponibilidad de nutrientes en el océano se puede señalar que el dióxido de carbono está presente en exceso y los elementos Mg, Ca, K y S se encuentran en cantidades suficientes. Además del dióxido de carbono en el agua, los compuestos que contienen hidrógeno, oxígeno, fósforo, nitrógeno y sílice son importantes en el ciclo biológico de las algas unicelulares. Los nutrientes limitantes para el fitoplancton son nitrato, fosfato silicato, hierro y manganeso.

Los organismos marinos obtienen energía de a) la luz (fotoautótrofos), b) de compuestos orgánicos de carbono (heterótrofos) y c) de una combinación de estos como en el caso de algunas bacterias. El dióxido de carbono y los nutrientes son devueltos al fondo para su reutilización por el fitoplancton, lo cual difiere en áreas de anoxia. Las bacterias utilizan el oxígeno de los radicales NO_3 y SO_4 en la degradación de materia orgánica. Este tipo de oxidación forma compuestos altamente reducidos, metano y amonio. Como estos compuestos son de alta energía, otro grupo de bacterias (quimio autótrofas) la utilizan para reducir el dióxido de carbono. El proceso de fijación de CO_2 en compuestos orgánicos usando la energía derivada de compuestos inorgánicos se denomina quimiosíntesis (nitrito, amonio, metano y compuestos de azufre).

En la figura 61 se muestran perfiles de nitratos sobre 180 m de la columna de agua en seis regiones del mundo, los niveles altos a 50 m de profundidad corresponden a las Corrientes de California, Canarias y de Perú, que tipifican regiones de divergencia o afloramiento, donde los nutrientes son transferidos en altas concentraciones a la zona eufótica resultando condiciones eutróficas. A diferencia de estas áreas, los perfiles del Giro del Pacífico norte y del Atlántico norte central son convergencias características, con bajas concentraciones de nutrientes predominantes a mayores profundidades, estas regiones son conocidas como oligotróficas desde que escasos nutrientes son transportados hacia la superficie resultando en una baja producción primaria.

9.2 Variación de nutrientes

La cantidad de nutrientes puede variar en espacio y tiempo a profundidades similares, sugiriendo que los procesos de afloramiento aunque son idénticos físicamente pueden diferenciarse en sus efectos biológicos (Codispoti y Friederich 1978). La reducción en la producción biológica resulta de cambios en las masas de agua (Guillén y Calienes 1981). Estos estudios indican que hay una intensidad óptima del afloramiento, en la cual factores como el incremento de profundidad de la capa de mezcla o el decrecimiento de nutrientes asociado con los cambios estructurales de la masa de agua, pueden actuar reduciendo la producción biológica (Calienes y Guillén 1981).

La disponibilidad de las formas de nitrógeno puede ser uno de los principales controles de la producción orgánica en el mar (Dugdale 1972) y, la limitación de silicatos tiene mayor significancia para las diatomeas que conforman un grupo taxonómico con altas tasas de crecimiento. Si falla el crecimiento rápido de este grupo, el crecimiento potencial de todo el sistema de afloramiento puede ser muy reducido porque algunas veces éste se encuentra rodeado por frentes donde ocurren hundimientos de fitoplancton. La forma irregular de los perfiles de distribución vertical de nutrientes, puede ser explicada por los cambios en el consumo y regeneración de nutrientes y por diferencia en el tiempo de permanencia o residencia en la masa de agua debajo de la superficie del mar.

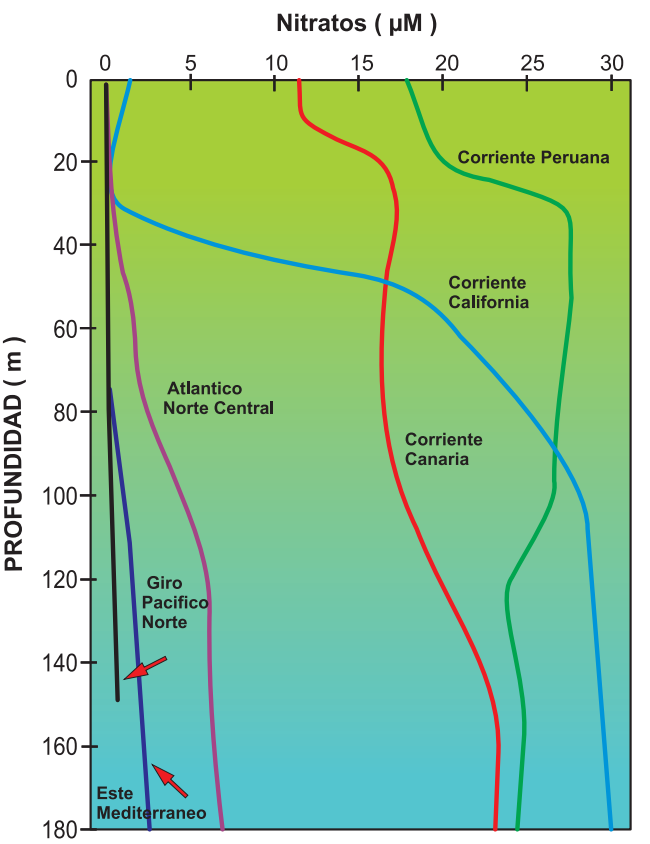


Figura 61.- Perfiles de nitrato (µM) en seis regiones de océanos, áreas eutróficas y oligotróficas. Walsh, 1974

En la distribución vertical de nutrientes, la regeneración de nitrato y fósforo tiende a ser en proporción constante y está íntimamente asociada con el metabolismo y consumo de oxígeno por los organismos (Redfield et al. 1963). Por lo tanto, las distribuciones verticales de esos nutrientes también tienden a ser paralelas, aunque esta relación puede complicarse cuando ocurre desnitrificación y también debido a la acumulación de otras formas de nitrógeno, como amonio y nitrito durante los pasos iniciales de la regeneración de nitrato (Whitledge 1981).

El término de nutrientes "pre-formados" (Redfield et al. 1963) fue definido como medida del contenido de nutrientes de un área de agua cuando ésta se hunde; en la capa superficial su concentración incrementa con el tiempo por oxidación de la materia orgánica. Las diferencias en el contenido de nutrientes "pre-formados" no implican grandes diferencias entre las curvas de distribución de nitrato y fosfato porque el contenido promedio de esos elementos en el agua está casi siempre en la misma proporción a la requerida por los organismos marinos.

Los nutrientes en el Perú varían con la distancia de la costa, más que con la velocidad del viento y juegan un rol importante en determinar la eficiencia de asimilación (Hunstman 1974, Huntsman y Barber 1977). Sin embargo, otro concepto señala que la dilución del fitoplancton, que se incrementa en invierno cerca de la costa, puede ser un factor que contribuye a la baja productividad en esa estación del año, la limitación de nutrientes operaría solo fuera de la costa (Walsh 1975).

El nitrato y fosfato tienden a variar conjuntamente, en cambio el silicato no muestra una relación constante con los nitratos y fosfatos desde que en comparación con esos elementos es más variable, debido a que incrementa con la profundidad por efectos de disolución. Las proporciones de nitrato y fosfato tienen una tasa atómica de aproximadamente 15:1 en la columna de agua (Redfield et al. 1963), próxima a la proporción en la cual esos compuestos se encuentran en cultivos de fitoplancton.

Los gradientes horizontales de nutrientes en capas superficiales resultan de las variaciones en el afloramiento, de su utilización por el fitoplancton y de procesos de mezcla y regeneración de nutrientes (Walsh y Dugdale 1971). Las concentraciones son más altas cerca del origen del afloramiento y declinan con la distancia del agua de origen; los sistemas de afloramiento pueden cambiar rápidamente en pocos días y semanas.

9.3 Distribución de nutrientes frente a la costa peruana

En uno de los trabajos iniciales del IMARPE sobre oceanografía de las aguas costeras se reportaron datos sobre nutrientes (1960-1970), incluyendo información de cruceros extranjeros de los años 60 y de cruceros nacionales que se iniciaron en forma sistemática a lo largo de la costa peruana en 1964 (Zuta y Guillén 1970).

En una primera descripción de nutrientes, se analizó información estacional de fosfatos y oxígeno para diferentes años en el área de Callao a Chimbote (BAP/Bondy 6108, 6211; BAP/Unanue 6402, 6405), encontrándose una relación inversa entre esas variables dentro de las 100 mn y muy relacionada con el flujo de la Corriente Peruana y el proceso de afloramiento. Las concentraciones promedio de fosfatos fueron 2,01 μM en invierno, 2,55 μM en primavera, 2,90 μM en otoño y 1,08 μM en verano (Guillén 1966a). La distribución de fosfatos sigue la estructura de la pluma de temperatura de agua fría aflorada con valores más altos cerca de la costa, decreciendo lejos de ella (Walsh y Dugdale 1971).

Las lenguas horizontales y la distribución superficial de temperatura y nutrientes están asociadas a remolinos o eddies ciclónicos y anticiclónicos que corresponden a la dinámica de la región costera del Perú (Zuta et al. 1978). De acuerdo a la temperatura media (1928-1969), los mayores cambios ocurren de verano a invierno, los nutrientes siguen la distribución de la temperatura superficial (Zuta y Urquizo 1972). El rango de la concentración de nutrientes a una temperatura dada muestra límites definidos en las diferentes estaciones del año, su distribución tiene correlación consistente con las características hidrográficas del sistema de circulación de la costa peruana: aguas de afloramiento, Aguas Costeras Frías (ACF), Aguas Subtropicales Superficiales (ASS), Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) y, en una escala variable, con el fenómeno El Niño (Calienes et al. 1985).

9.4 Distribución horizontal y vertical de fosfatos y silicatos

9.4.1 Fosfatos

Zuta y Guillén (1970), indican que los rangos señalados para fosfatos en la superficie del mar son de 0,5 a 2,5 μM y en la distribución vertical se observa el patrón característico de los océanos con tres capas:

- capa superficial de 50 m de espesor con valores relativamente bajos y uniformes de 0,25 a 1,0 μM,
- capa de transición sobre 100 m o fosfoclina en la cual, los fosfatos aumentan en forma rápida 1 a 2 μM y en ciertos casos de 0,5 a 2,5 μM,

– capa de máxima concentración donde valores de 2,5 a 3,5 µM se encuentran entre 500 y 1200 m, la máxima absoluta se observa entre los 200 y 900 m.

La distribución superficial de concentraciones de 1 µM de fosfatos tiene desplazamientos a lo largo de la costa durante el año con variación estacional al Este de 86°W. En invierno, cuando su distribución se extiende más allá de las 200 mn, tiene un rango de 0,3-3,2 µM al norte de 17°S. En verano los rangos son menores (0,4-2,1 µM) cuando las concentraciones están más próximas a la costa, dentro de las 100 mn y entre los 6-18°S. En otoño (0,20-2,75 µM), los valores de 1 µM se presentan en forma continua desde 7°S hacia el sur, dentro de 150 mn. En primavera (0,5- 2,75 µM) los fosfatos se distribuyen en forma similar al invierno, pero con extensión algo más reducida.

Con información de un periodo más amplio (1964-1978) se estudió la variación espacio-temporal de nutrientes delineándose distribuciones estacionales. En la variación anual los fosfatos tuvieron un rango de 0,2 – 3,2 µM en la superficie del mar (Calienes et al. 1985). Entre las características de verano los valores de 1 µM bordean una franja costera (60-120 mn), la cual se ensancha en otoño debido al afloramiento, con valores mayores (1,5 µM), extendiéndose fuera de la costa en forma continua. Este efecto, se intensifica aún más en invierno cuando se encuentran las concentraciones más altas (>2 µM) en las áreas de afloramiento. En primavera, la distribución de concentraciones de 1,5 µM es continúa a lo largo de la costa, pero más reducida que en invierno, siendo más costera. Esta condición va cambiando conforme se aproxima el verano, las concentraciones de fosfatos nuevamente son limitadas a los centros de afloramiento pegados a la costa. En resultados más recientes (Fig. 62 a,b) la serie de tiempo 1960-2000 muestra características similares a ese patrón estacional.

9.4.2 Silicatos

Los valores de silicatos al Este de 86°W (Zuta y Guillén 1970) fueron de 0 a 20 µM. En las áreas de afloramiento de Salaverry – Chimbote fueron >15 µM, entre Cerro Azul-San Juan >10 µM y un rango de 4 - 20 µM en la franja de 100 mn. Los valores menores de 5 µM correspondieron a las Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) y a las Aguas Subtropicales Superficiales (ASS).

En la distribución vertical se distinguen cuatro capas:

– Capa superficial con valores bajos, especialmente en verano.

– Capa de discontinuidad, donde los valores comunes son 10-30 µM.

– Capa intermedia con gradiente más suave que se extiende generalmente hasta 500 m con valores de 30 y 40 µM.

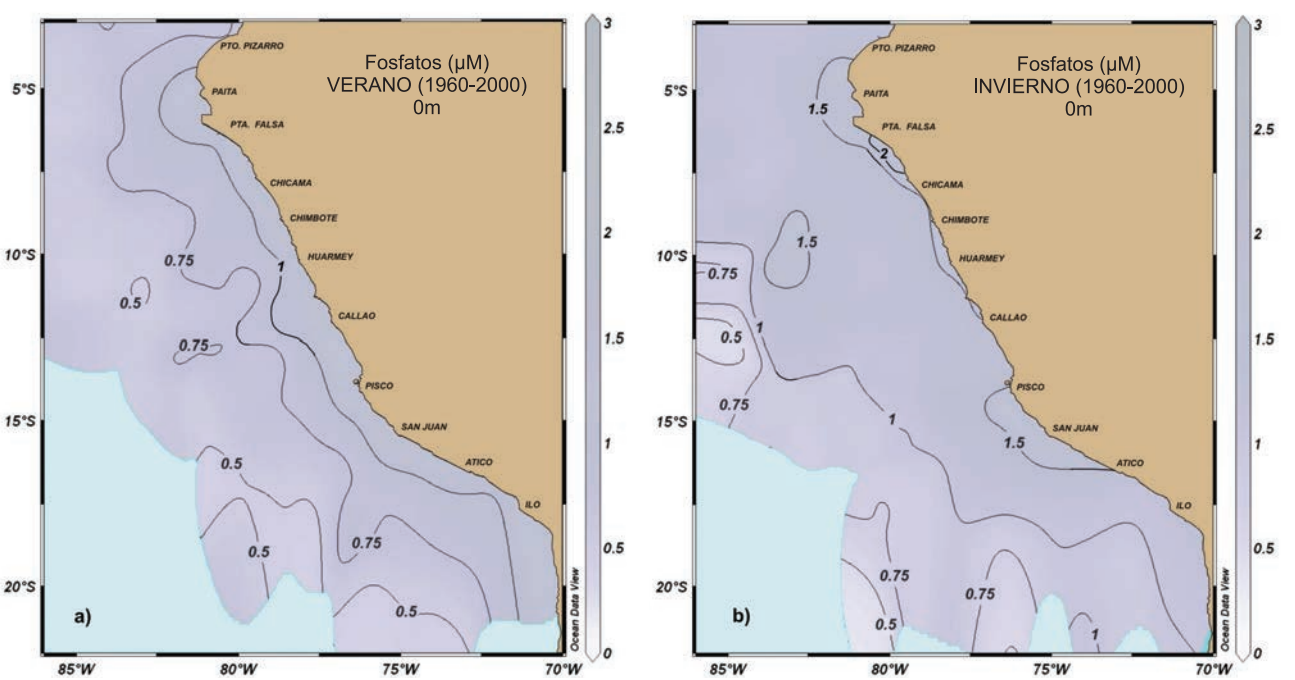


Figura 62.- Distribución superficial promedio de fosfatos (µM)

– Capa profunda con gradiente intenso y valores entre 40 y 80 µM.

Otras concentraciones promedio de silicatos para la superficie del mar (1964-1978) fueron reportadas con máximos de 25 µM en invierno (Calienes et al. 1985). Como en el caso de fosfatos y nitratos, las concentraciones fueron menores en verano, <5 µM fuera de las 60 mn. La distribución de silicatos en aguas costeras en otoño está delimitada por concentraciones de 5 µM, extendiéndose fuera de la costa en invierno y apareciendo valores altos (10-25 µM). En primavera la distribución también es amplia y tiene concentraciones de 10 a 15 µM (4°30´S-10°S).

Las concentraciones y características de la distribución estacional obtenidas para la serie de tiempo de 40 años son muy similares a las descritas anteriormente (Fig. 63 a, b).

9.5 Distribución horizontal y vertical de nitratos y nitritos

9.5.1 Nitratos

El rango general de nitratos varía de 0,5-20 µM dentro de 50 mn costeras, destacando dos áreas de máxima concentración frente a Pacasmayo y Atico (>15 µM). En la distribución vertical también se describen cuatro capas (Zuta y Guillén 1970):

– Capa superficial generalmente pobre y homogénea de igual espesor que la napa, en la cual aparece un mínimo muy notable.
– Capa de discontinuidad conformada por valores de 5 a 15 µM, coincide con la termoclina subsuperficial permanente.
– Capa intermedia con gradiente menos pronunciado sobre 600 m de profundidad donde ocurren concentraciones de 20-35 µM.
– Capa de máxima es más homogénea con valores mayores de 35 µM entre 500 y 1300 m.

La distribución superficial de nitratos fue muy similar a la de fosfatos para el periodo 1964-1978 (Calienes et al. 1985). Las máximas concentraciones de invierno con valores mayores de 20 µM y distribución más amplia fuera de la costa; los valores menores ocurren en verano (<1,0 µM). En las áreas de afloramiento los nitratos variaron entre 10 y 20 µM, las aguas costeras fueron delimitadas por valores de 5 µM y el rango superficial varió entre 5-21 µM.

Las características de distribución de nitratos para el periodo 1960-2000 no mostró gran variación en relación a los estudios anteriores (Fig. 64 a, b).

9.5.2 Nitritos

Los nitritos se encuentran usualmente en concentraciones mucho más bajas que los nitratos y se acumulan en las regiones de bajo oxígeno. La distribución vertical tiene dos máximos en el Pacífico tropical Este, el primer máximo se presenta entre los 10 y 60 m, variando en promedio de 0,1- 3,5 µM, generalmente al fondo de la zona eufótica y se debería principalmente a la

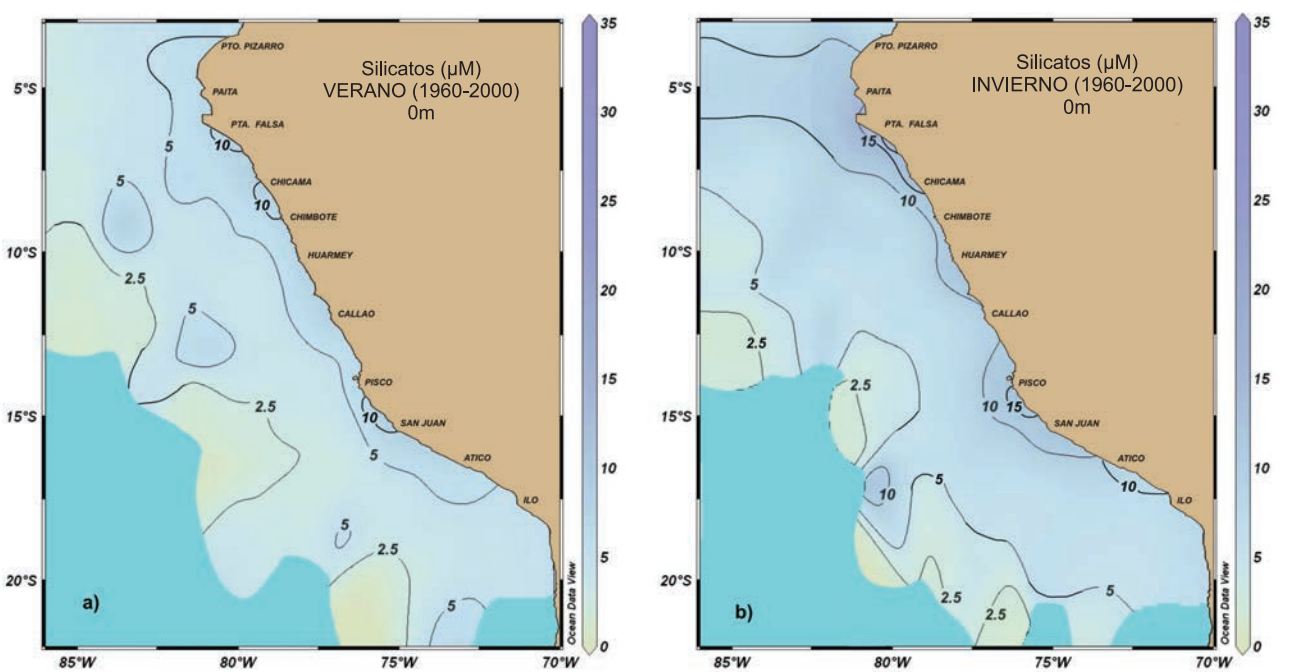


Figura 63.- Distribución superficial promedio de silicatos (µM)

excreción del fitoplancton (Vaccaro y Ryther 1960), también puede ser formado por actividad de bacterias a través de la oxidación de amonio o reducción de nitrato (Goering 1968, Carlucci y Shubert 1969).

Zuta y Guillén (1970) detectaron frente a la costa peruana la distribución de nitritos en la superficie del mar con un rango de 0,1-1,6 µM dentro de las 50 mn en forma irregular, siendo menor entre 6° y 12°S. Las ASS y AES tienen valores menores de 0,25 µM; el primer máximo se encontró asociado con la capa de mayor estabilidad (Branshort 1959), el segundo máximo varía entre 50 y 300 m con rango promedio de 0,1-5,5 µM y las más altas concentraciones entre Chimbote-Huarmey y Atico (Zuta y Guillén 1970).

Su distribución vertical es diferente a la de los otros nutrientes, tiene tres capas principales en la columna de agua:

- Capa superficial con valores bajos y homogéneos, coincide con la napa o capa de mezcla.
- Capa intermedia donde la concentración es variable y ocurren uno o dos máximos.
- Capa profunda en la cual los valores se reducen a cero, esta capa aparece por debajo de los 50 m al norte de los 6°S y al sur debajo de los 300 m.

El agua debajo de la termoclina contiene bajas concentraciones de oxígeno disuelto, allí se encuentra el segundo máximo de nitritos, el cual es atribuido a la reducción de nitrato en condiciones casi anaeróbicas: 0,2 mL/L (Thomas 1966, Goering 1968). El límite norte es 3°S y la extensión vertical de la capa pobre de oxígeno decrece con la distancia de la costa, además, el máximo secundario se observa solo dentro de la mitad superior de dicha capa y al sur de los 10°S. La profundidad del máximo de nitritos varió en esa oportunidad entre 67 y 250 m (Wooster et al. 1965).

La relación entre el máximo secundario de nitrito y las características del agua sugieren que la circulación juega un importante rol en la distribución. El flujo hacia el sur dominante bajo la capa superficial y la acumulación de nitrito en el sur de Perú puede ser atribuido a ese transporte (Wooster et al. 1965).

Se ha mostrado que el nitrato decrece con la profundidad donde ocurre el máximo de nitrito (Thomas 1966). Los datos obtenidos en aguas peruanas (Barber 1967) indican la presencia de un máximo del carbono orgánico disuelto (COD) dentro de la capa rica de nitrito que sostiene la hipótesis de Branshort (1959) sobre el requerimiento de abundante materia orgánica para la formación del segundo máximo de nitrito. El NO_2 se acumularía solamente donde la Corriente del Perú introduce abundante materia orgánica, dentro de aguas profundas casi anaeróbicas. En el límite norte del sistema de la Corriente Peruana, el agua que deja la superficie para convertirse en la Undercurrent o Corriente Submarina Ecuatorial (ES-CSME), contiene altas concentraciones de carbono orgánico disuelto debido a la frecuencia de mareas rojas que ocurren en esa área (Barber 1967).

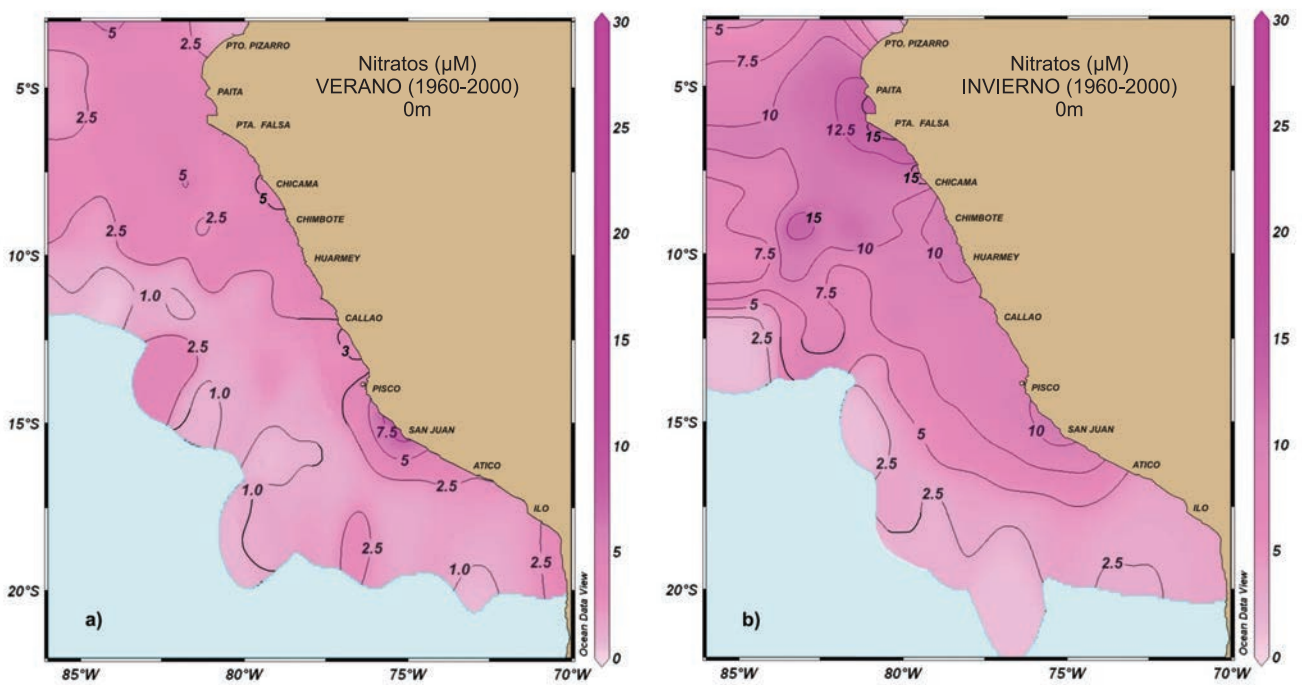


Figura 64.- Distribución superficial promedio de nitratos (µM)

La asociación del máximo de nitrito con un máximo de carbono orgánico disuelto (COD) en profundidad y fluyendo hacia el sur en la ES-CSME (Barber 1967), es una indicación de la clase de procesos que transportan el material orgánico dentro de aguas profundas. El segundo máximo de nitrito en profundidad ocurre solo dentro de la Corriente Submarina Ecuatorial o Corriente Cromwell (Wooster et al. 1965). Se asume que la acumulación de nitrito es el resultado de la reducción heterotrófica de nitrato, el abundante nitrito sirve como aceptor terminal de electrones durante la oxidación de materia orgánica. El origen del segundo máximo de nitritos aparentemente está en relación con la interacción de dos flujos opuestos a través de un gran remolino ciclónico con origen alrededor de los 12°30´S que tendría el flujo de las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESS) en el lado costero, y el flujo de las Aguas Templadas Subantárticas (ATSS) en el lado oceánico (Zuta y Guillén 1970).

La distribución de nitritos con información del periodo 1960-2000 tiene un patrón muy característico en cada estación del año, en verano es pobre en relación al otoño e invierno y guarda cierta similitud con la primavera respecto a la extensión de concentraciones mayores de 0,5 µM, que se localizan en una banda costera de 60 mn de afloramiento; siendo interrumpida la distribución entre 12°S-14°S por intromisión de aguas oceánicas. El área de 4°S-18°S está delimitada en forma uniforme hasta las 200 mn por valores de 0,25 y 0,10 µM. Su distribución en relación a la latitud para verano e invierno en la superficie del mar se aprecia en la figura 65. La intromisión de ASS es muy definida en el área norte-central (8°S-13°S) y también en el área 16°S-18°S. Ejemplos de distribución vertical latitudinal en zona eufótica y en la columna de agua de 0-1000 m se muestran en las figuras 66 y 67 (Guillén et al. 1973).

El programa NITROP-85 fue el principal experimento de campo de un proyecto de la National Science Foundation (NSF) denominado "Microbial Nitrogen Transformations in the Minimum Zone off Peru". Esa investigación focalizó sus objetivos en mejorar el conocimiento sobre cambios en las vías del nitrógeno a través de la actividad de bacterias y del control de esas vías y, en los límites de las masas de agua deficientes de oxígeno (0,05 mL/L) encontradas en Perú (R/V Wecoma 1985) (Figs. 68, 69). También se hicieron medidas de clorofila y producción primaria en Pimentel, Chimbote, Huarmey, San Juan y en una sección paralela a la costa. Los resultados obtenidos mostraron características no usuales (Codispoti y Christensen 1985).

El principal máximo secundario de nitrito encontrado entre 150-300 m (Figs. 69 a, b) usualmente no está presente en forma desarrollada cerca de 10°S (Codispoti y Packard 1980), pero durante NITROP-85, se le encontró siempre presente en esa área, extendiéndose aún al norte de 8°S. Además, las concentraciones de oxígeno <0,05 mL/L se encontraron inusualmente cerca de la superficie (25 m), próximas al área de 10°S, donde generalmente esas condiciones se encuentran

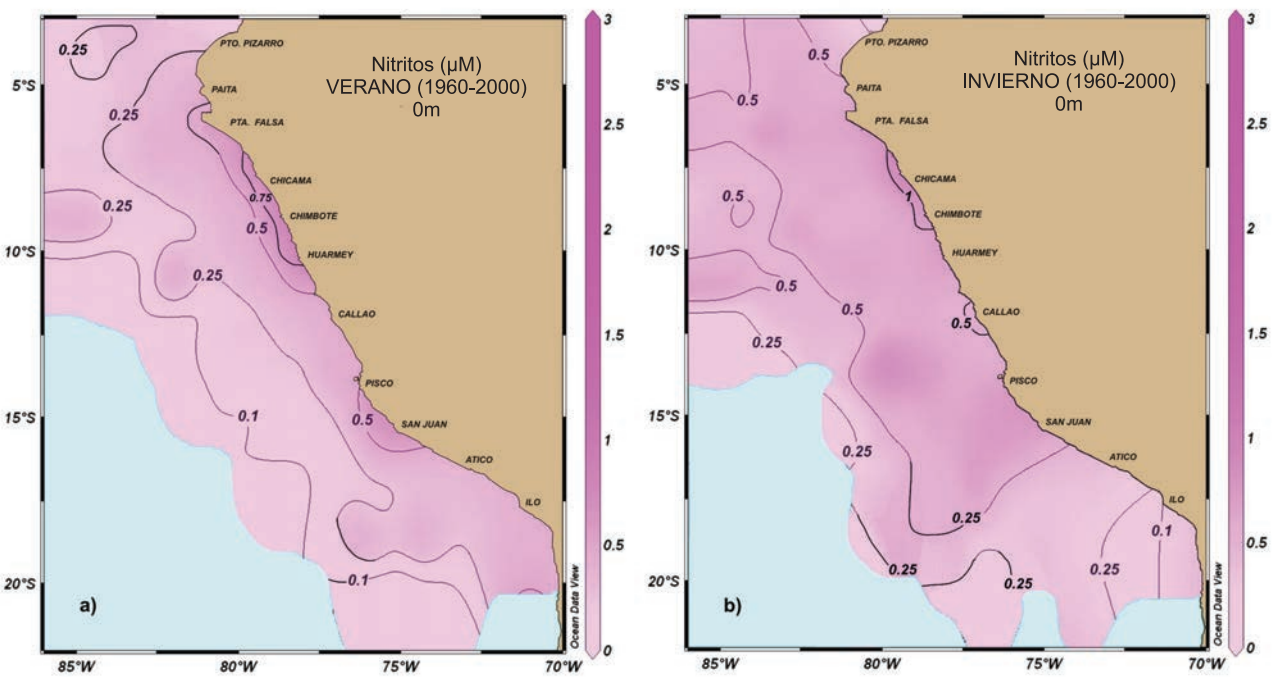


Figura 65.- Distribución superficial promedio de nitritos (µM)

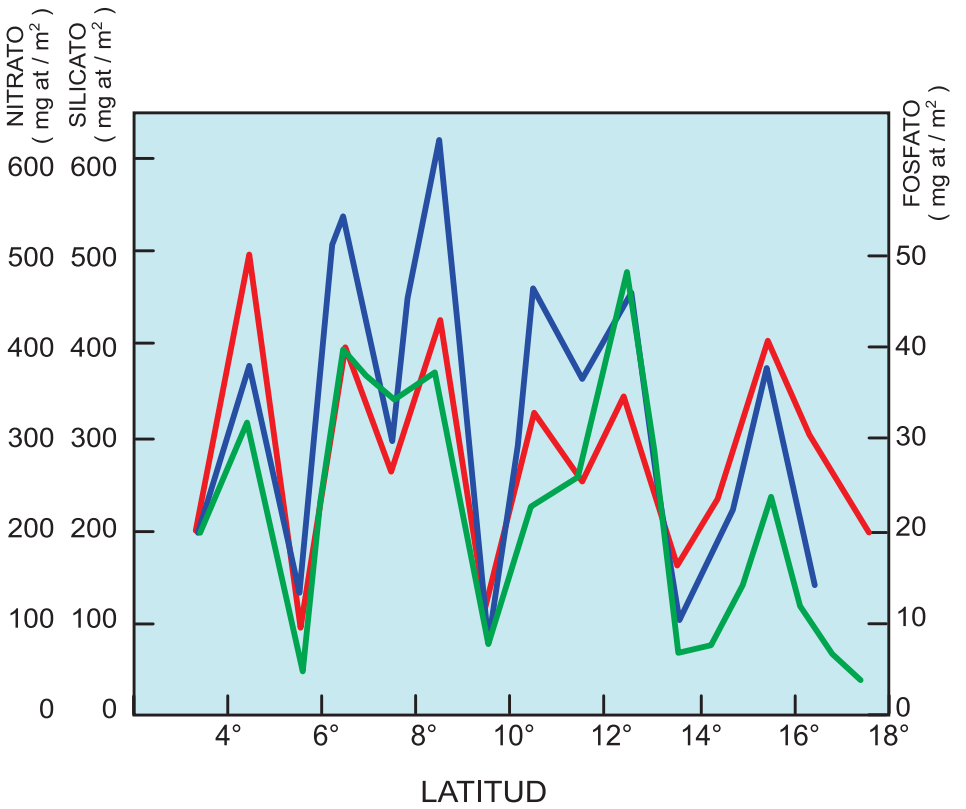


Figura 66.- Variación de nitratos, fosfatos y silicatos en zona eufótica (mg-at/m²), por latitud dentro de 60 mn de la costa. Guillén e Izaguirre, 1973

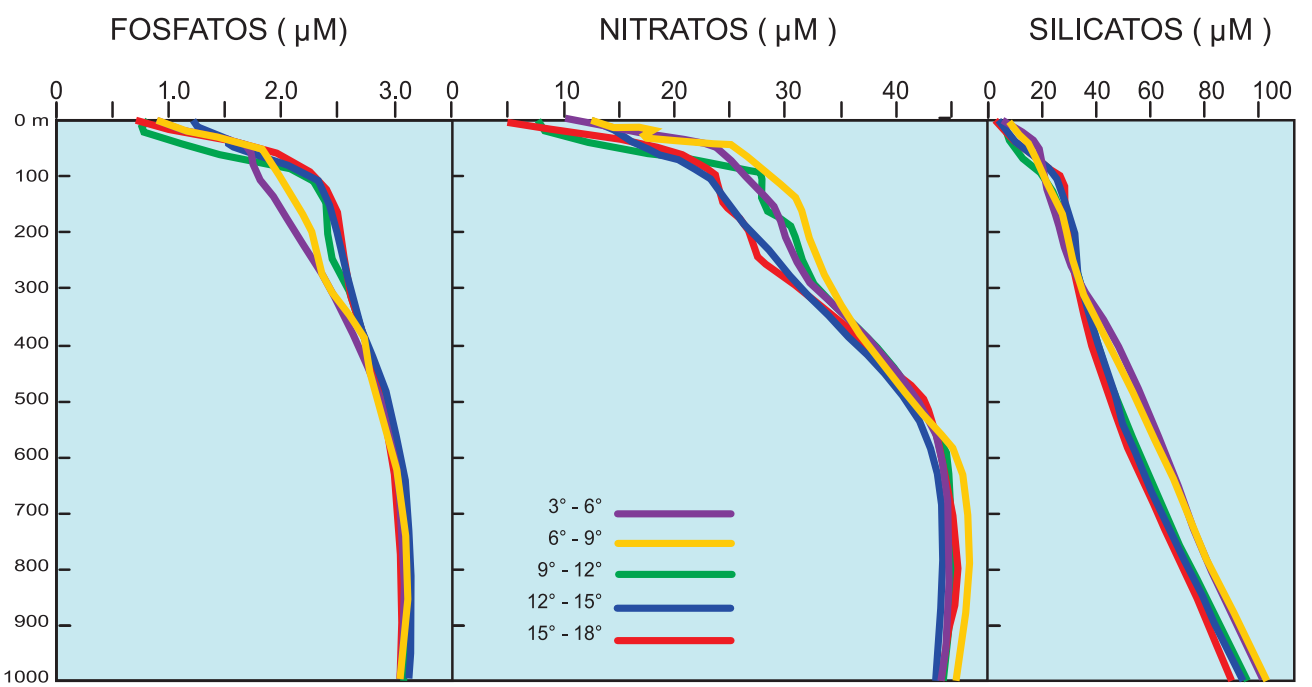


Figura 67.- Distribución vertical de concentraciones promedio de nutrientes por áreas latitudinales, 0-1000 m. Guillén e Izaguirre, 1973

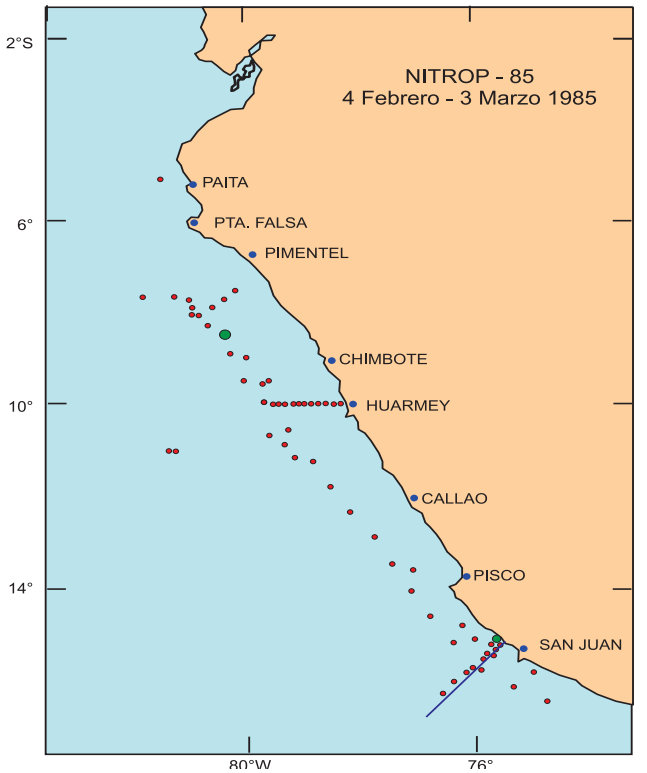


Figura 68.- Ubicación de estaciones del programa Experimento sobre Transformaciones de Nitrógeno en la zona de mínima de Oxígeno de Perú.

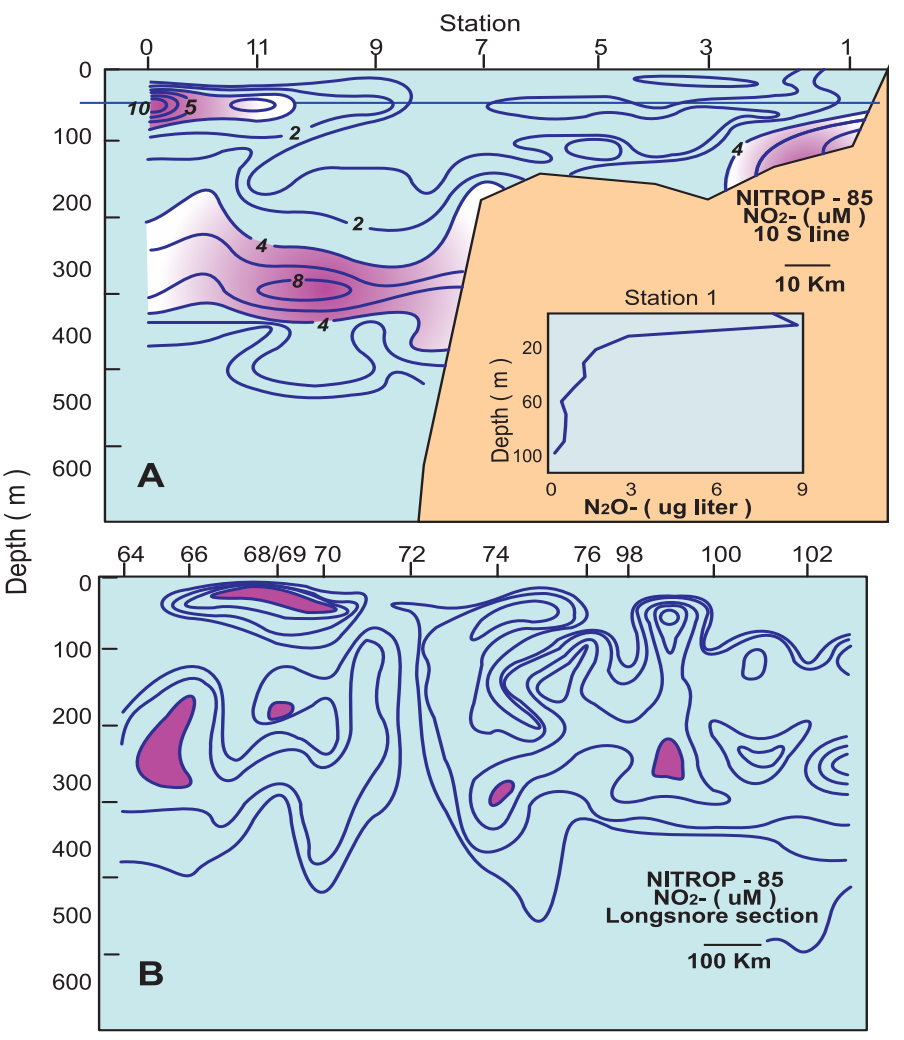


Figura 69.- Distribución de nitrito (µM), A) línea de 10°S, B) sección paralela a la costa. Codispoti et al., 1986

a la profundidad de 100 m. Por otra parte, en el área de 15°S donde las condiciones deficientes de oxígeno son frecuentes, se encontró una capa de agua sobre la plataforma conteniendo ácido sulfhídrico. El máximo superficial de NO_2 en Perú, generalmente no está asociado con agua deficiente en oxígeno, especialmente al norte de 10°S; sin embargo, en esa oportunidad se encontró deficiencia de oxígeno asociada a dicho máximo aunque no como característica común (NITROP 85).

Una especulación preliminar sobre la existencia de las condiciones de aguas deficientes de oxígeno en profundidades más superficiales que lo normal, como posible extensión del máximo secundario de nitrito hacia el norte y la ocurrencia del máximo superficial de nitrito asociado a deficiencia de oxígeno, serían la respuesta a los cambios del ecosistema inducidos por El Niño 1982-1983 (Codispoti y Christesen 1985).

Las aguas costeras del Perú son conocidas por tener bajas concentraciones subsuperficiales de oxígeno asociadas a altas concentraciones de nitritos (Wooster et al. 1965) mostrando variación latitudinal. El patrón de distribución de nitritos y oxígeno se describe en la zona de mínimo oxígeno (Capítulo 5).

Al comparar los resultados de los diferentes estudios de nutrientes realizados en base a distintos periodos, se encuentra similitud entre los patrones descritos de 10 años 1960-1970 por Zuta y Guillén (1970) y 1964-1978 por Calienes et al. (1985) y con la serie de tiempo de 40 años, 1960-2000. No obstante, las características de distribución son más definidas y consistentes en dicha serie de datos, especialmente para nitritos, en la cual no se observa la irregularidad en la distribución mencionada por Zuta y Guillén (1970), lo que probablemente fue influenciado por la escasez de datos.

En general, la distribución superficial de nutrientes es muy costera en verano variando de 60-120 mn, incrementa su amplitud en otoño y es aún mayor en invierno, cuando alcanza los 86°W y las áreas de afloramiento tienen sus máximos valores y extensión fuera de la costa. En la primavera, aunque la distribución de nutrientes tiene características similares a las de invierno, es más reducida que ésta al ser más costera.

La intromisión de ASS es muy definida en el área central con mayor incidencia entre 8°S y 13°S en donde interrumpe las distribuciones de nutrientes; también se presentan en el sur de 16°S a 18°S. La Tabla 4 presenta características de salinidad, el rango promedio

Tabla 4.- Concentración horizontal promedio de nutrientes y salinidad por capas (δt-cl/t) y áreas 1-5, (Guillén e Izaguirre de Rondán 1973)

Capa (δt-cl/t)	Profundidad (m)	3-6° S 1	6-9° S 2	9-12° S 3	12-15° S 4	15-18° S 5	Promedio	Rango
				SILICATOS (µM)				
220-260	60-40	17,36	15,18	11,61	8,67	8,47	7,52	8,47-17,36
180-220	120-60	22,35	22,04	19,22	18,73	16,91	18,47	16,91-22,35
140-180	300-120	31,49	31,51	30,85	30,83	32,12	30,33	30,83-32,12
100-140	550-300	48,51	47,36	42,16	41,51	43,16	40,18	41,51-48,51
				NITRATOS (µM)				
220-260	60-40	21,51	22,41	18,88	17,52	6,72	7,93	6,72-22,41
180-220	120-60	26,32	28,28	25,63	22,79	18,08	21,39	18,08-28,28
140-180	300-120	30,82	32,20	30,55	26,84	24,16	26,84	24,16-32,20
100-140	550-300	37,31	38,37	37,75	36,45	35,51	37,52	35,51-38,37
				FOSFATOS (µM)				
220-260	60-40	1,62	1,63	1,49	1,45	1,00	1,35	1,00-1,63
180-220	120-60	1,87	2,00	2,06	2,06	1,93	2,07	1,87-2,06
140-180	300-120	2,28	2,52	2,48	2,46	2,56	2,52	2,28-2,56
100-140	550-300	2,71	2,96	2,77	2,78	2,77	2,82	2,71-2,96
				SALINIDAD (ups)				
220-260	60-40	35,07	35,06	35,18	35,10	34,94	35,00	34,94-35,18
180-220	120-60	35,02	35,01	35,03	34,99	34,88	34,94	34,88-35,03
140-180	300-120	34,90	34,89	34,87	34,87	34,84	34,86	34,84-34,90
100-140	550-300	34,71	34,72	34,70	34,69	34,68	34,67	34,68-34,72

de nutrientes por áreas y de anomalía termostérica por capas (δ_t -cl/t). Los nutrientes en la capa de 140-100 cl/t no muestra grandes cambios desde que corresponden a la misma masa de Agua Ecuatorial Profunda (Zuta y Guillén 1970). Las concentraciones de nutrientes muestran decrecimiento de norte a sur; los valores más bajos de salinidad se observan en el área 5 (15°-18°S) en la capa de 260-220 cl/t debido a la presencia de aguas Subantárticas con bajos valores de nutrientes.

La segunda capa 220-180 cl/t y tercera de 180-140 cl/t, con salinidades relativamente más altas, están asociadas con el flujo hacia el sur de la Corriente Peruana Subsuperficial (Zuta y Guillén 1970) con valores más altos de nutrientes y pequeñas variaciones en la tercera capa. Los cambios de nitratos en las capas de 140-100 cl/t (áreas 4 y 5) son causados por procesos de reducción (Fiadero y Strickland 1968, Zuta y Guillén 1970).

9.6 Capas de nutrientes

Strickland (1968) indica que como resultado de las medidas de nutrientes en Perú efectuado en 1966, se conoce que la distribución vertical de muchas propiedades no cambia en forma regular, hay heterogeneidad tanto horizontal como vertical. Los muestreos verticales continuos (con autoanalizador y bomba sumergida) revelaron varias inflexiones o irregularidades en las curvas de NO_3, SiO_4 y PO_3 en la columna de agua, las que pueden tener un espesor de 5 a 10 m. Estas irregularidades que dan una estructura de capas al agua y a los nutrientes serían el resultado de la actividad biológica o por mezcla turbulenta de aguas con diferente contenido inicial de nutrientes o por ambas. Los procesos físicos son importantes porque los tres nutrientes y la temperatura generalmente cambian en forma simultánea y también debe asumirse que el florecimiento del fitoplancton, tiene el mismo comportamiento con respecto al nitrógeno y silicato.

Los perfiles realizados en Perú con lanzamientos hasta 3000 m de profundidad indicaron que las capas ocurren aún en agua profunda. A través de 13 nutrientes orgánicos e inorgánicos simultáneos fue posible reconocer aproximadamente diez capas en los primeros 2000 m (Holm- Hansen et al. 1966, Strickland 1972).

9.7 Interrelación y distribución de tasas de asimilación N: P y N: Si

Para conservar la producción biológica, los nutrientes deben mantener una relación constante con el proceso fotosintético, si hay deficiencia de uno de ellos la producción primaria declina, conociéndose este efecto como nutriente limitante en base a la tasa en átomos O: C: N: P = -276:106:16:1 (Redfield et al. 1963).

El sistema de corrientes y las diferentes masas de agua frente a la costa peruana tienen gran influencia sobre la distribución de nutrientes debido a su diferente composición química. El flujo Este de la Contracorriente Ecuatorial Sur (Reid 1959) entra en la región peruana con alta cantidad de nitratos (>35 μM) y silicatos (>30 μM). Por otro lado, la Corriente Subsuperficial Peruana que fluye hacia el sur constituye una barrera contra la masa de las aguas Subantárticas que contienen menos nutrientes que las que fluyen del norte (Fig. 70). Consecuentemente, la distribución de tasas de consumo de N:P y N:Si están asociadas con los procesos de circulación y con las diferentes masas de agua de acuerdo con la ubicación geográfica (Guillén e Izaguirre de Rondán 1973).

La distribución de proporciones o tasas de N:P indica valores más altos en aguas de la Contracorriente Ecuatorial Sur (>14), menores en las Aguas Subantárticas que fluyen hacia el norte (<10), mientras que el flujo hacia el sur de la Corriente Peruana Subsuperficial se caracteriza por valores de 12 a 14. En el área de afloramiento de San Juan, al sur de 15°S, los valores fueron <8 aparentemente de agua recién aflorada. En la superficie de la Corriente Costera Peruana las tasas promedio de N:P y N:Si fueron 9 (21,5-0,2) y 1,7 (9,6-0,1) respectivamente (Guillén e Izaguirre de Rondán 1973). La interrelación entre las concentraciones nitrato y fosfato muestran una correlación lineal (Fig. 71 a). La tasa de N:P de 15,6: 1, en la capa de 80-260 cl/ton (25,44-28,9 α_t), guarda similitud con los resultados de otros autores (Stefansson y Richards 1963, Park 1967) e indica un exceso de fosfato respecto al nitrato (la línea no pasa a través del origen). La relación entre Si:P no es lineal y parece ser exponencial (Fig. 71 b), esa tasa incrementa con la profundidad, encontrándose proporciones de 15,6:6 en la capa de 260-180 cl/t (25,4-28,9 α_t) similar a Richardson y Schoeman (1958). En relación a N:Si (Fig. 71 c), la línea tampoco pasa a través del punto de origen sugiriendo un exceso de nitrato respecto a silicato.

En el área de afloramiento Pimentel-Chimbote, 7°S-9°S (Proyecto OEA/ IMARPE) se encontraron valores de N: Si: P= 9,5: 8,3: 1, con promedio 7,3 para N: P y de 8,5 para N: Si. La relación N:Si:P para toda el área estudiada (considerando para N la suma de nitratos, nitritos y amonio) fue 11: 9: 1 en la capa 0-25 m dentro de una distancia de 100 km de la costa, más lejos de la costa fue 13: 9:1, indicando a los silicatos como limitantes (Guillén et al. 1977). Sin embargo, también se han descrito valores que difieren de estos resultados; comparando la composición promedio del plancton con los valores de la relación promedio en superficie de N: Si: P= 7,4: 7,3: 1, indicaría que tanto silicatos como nitratos son importantes para el consumo del fitoplancton en la superficie del mar (Guillén y Calienes 1981).

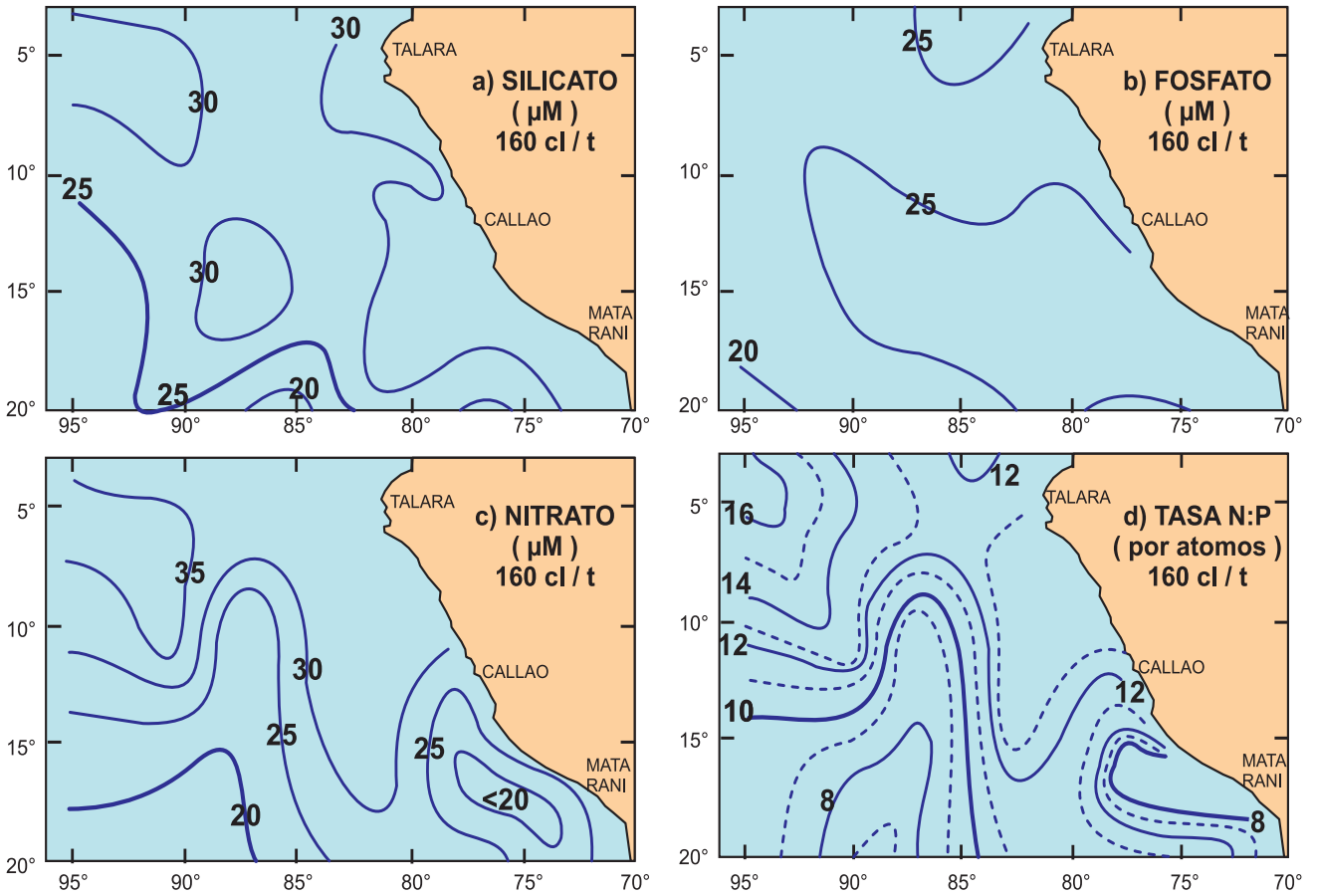


Figura 70.- Variación latitudinal de silicato, fosfato, nitrato (µM) en superficie de cl/t =160 (26,4 αt) y tasa de asimilación N: P. Guillén e Izaguirre, 1973

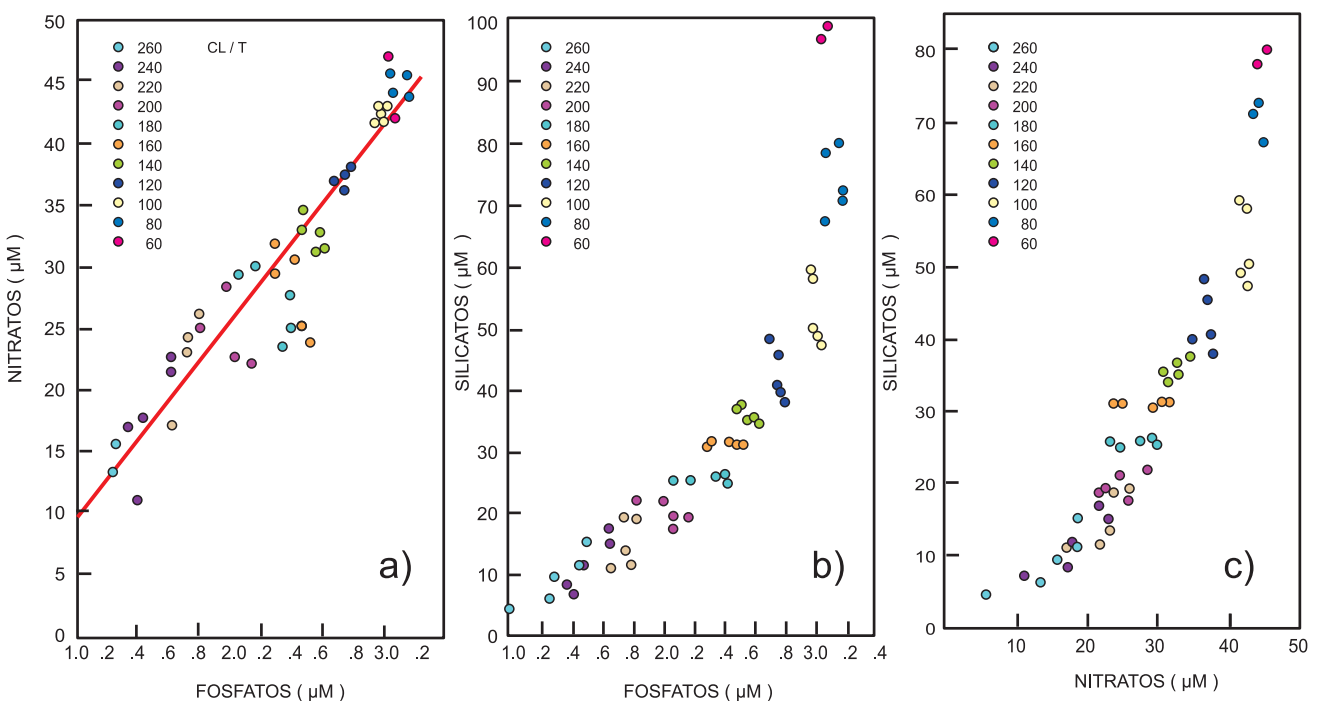


Figura 71.- Relación entre tasas de nutrientes N:P, Si:P, Si:N para superficies de 60 a 260 cl/t (25,4-27,5 αt) de la Corriente Costera Peruana. Guillén e Izaguirre, 1973

Por otra parte, al estimar la asimilación de nitrógeno y fósforo en el área de afloramiento de Chimbote (Proyecto ICANE), se halló que fue muy variable en espacio y tiempo. Las tasas de la composición celular del fitoplancton y las de asimilación de nutrientes (C: N: P) se encontraron generalmente más altas que la "tasa Redfield" en las aguas costeras de alta producción y más bajas lejos de la costa. Las tasas de asimilación de C: N en aguas superficiales, la variabilidad de Pm^B (producción máxima por unidad de biomasa) y los ploteos de nitrato vs silicato en la zona eufótica sugirieron la limitación de nitratos en la producción primaria (Harrison y Platt 1981) (Fig. 72).

Estas variaciones indican que la relación N: Si puede ser considerada como un buen índice del consumo de nutrientes. En el trabajo de campo en aguas costeras superficiales se observa que las proporciones de los elementos varían alrededor de las dadas por Redfield (1942, 1958), en parte se debe al hecho de que en el lugar donde los elementos son agotados por el fitoplancton, pequeños residuos de uno u otro elemento pueden alterar grandemente las proporciones, también porque en el proceso de descomposición el fósforo tiende a ser regenerado más rápidamente que el nitrógeno.

9.8 Relación AOU y nutrientes

La diferencia entre la concentración de saturación del oxígeno y el contenido medido en el agua de mar, es el valor de la Aparente Utilización de Oxigeno (AOU). Las tasas oxidativas son aplicadas para dar un estimado del nitrato y fosfato de origen oxidativo. Redfield et al. (1958, 1963) mostraron que la cantidad del carbono contenido en el fitoplancton tiende a estar en proporción constante en relación al nitrógeno y fósforo. La tasa es dada comúnmente como C: N: P= 106: 16: 1 por átomos. El oxígeno requerido para remineralizar el fósforo y nitrógeno del fitoplancton que ocurre en esa tasa es calculado sobre la base de los productos finales de la oxidación. Asumiendo una tasa atómica de elementos en el plancton de O:C:N:P= -276:106:16:1 = ΔO_2: ΔNO_3: PO_4, desde que el fósforo está presente en la célula en estado oxidado, solamente el N y C reaccionan con el O_2.

La AOU puede ser expresada en términos del estado oxidado de esos elementos en el agua de mar proporcionando una medida del efecto de la actividad biológica y siendo útil para evaluar el nitrato regenerado y fósforo presente de origen oxidativo. La AOU puede ser negativa debido a la fotosíntesis o positiva debido a la remineralización (Dugdale 1976). La diferencia entre valores medidos de fosfato y nitrato y los de origen oxidativo proporciona a su vez un estimado de nutrientes pre-formados los que son una propiedad conservativa del agua de mar y como tal pueden ser usados para caracterizar masas de agua (Sugiura 1965).

La distribución de nutrientes muestra altas concentraciones a lo largo de la costa peruana, los fosfatos se encuentran siempre en cantidades suficientes para la fotosíntesis (Blasco 1971, Calienes 1973) y aparentemente los silicatos son más críticos porque se agotan más rápidamente debido a que las especies dominantes son diatomeas y requieren prioritariamente silicatos para el crecimiento y formación de su cubierta exterior (Dugdale 1972, Guillén y Rojas de Mendiola 1974). Sin embargo, también debe señalarse que debido a la alta desnitrificación en aguas peruanas, el nitrógeno sería el nutriente limitante (Pennington et al. 2006, Chavez y Barber 1985).

En el consumo de nutrientes el nitrógeno y fósforo son asimilados por el fitoplancton en el agua de mar, en proporción constante de aproximadamente 15: 1 (en átomos). Las aguas a cualquier profundidad

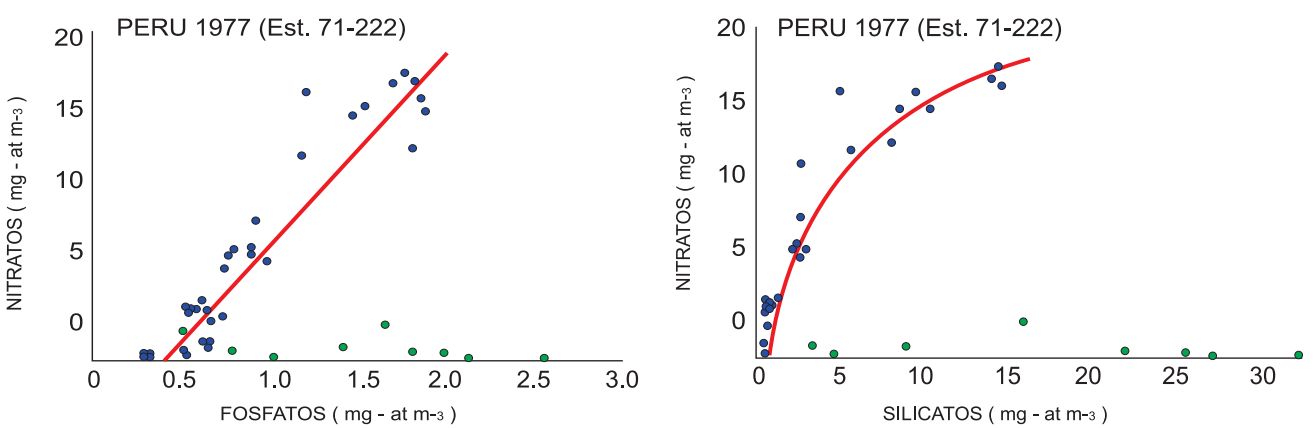


Figura 72.- Interrelación entre concentraciones de nitrato y fosfato (izquierda) y nitrato y silicato (derecha) en Chimbote, ICANE. Harrison et al., 1981

contienen esos elementos, muy cerca de la proporción que se encuentran compuestos en el fitoplancton cultivado con suficiente cantidad de ambos nutrientes (Redfield et al. 1963).

9.9 Tasas oxidativas de materia orgánica

En la descomposición de materia orgánica la cantidad de oxígeno consumido puede ser determinada por las cantidades de carbono, nitrógeno y fósforo que van a ser oxidadas y, los cambios en la cantidad de oxígeno, fosfato, nitrato y carbonato en el agua deben depender de la composición de los elementos en el plancton.

La utilización aparente de oxígeno (AOU) es usada para calcular la cantidad de nitrato y fosfato regenerado en masas de agua que dejan la superficie con el hundimiento (origen oxidativo), a diferencia de los nutrientes pre-formados de origen inorgánico. Al examinar la composición del agua de mar se encuentra el nitrógeno y fósforo disponibles en proporciones alrededor de 15:1, requeridas para la formación del fitoplancton. El carbono como carbonato está presente en exceso, la tasa de P: C es de 1: 1000, mientras la tasa requerida es de 1: 105. Por lo tanto, el carbonato nunca es limitante (Redfield 1942, Richards y Vaccaro 1956, Redfield 1958, Redfield et al. 1958, 1963).

El concepto de proporción constante entre el carbono, nitrógeno y fósforo se ha utilizado ampliamente en estudios de los ciclos de nutrientes posteriores al de Redfield et al. (1963), mostrando que la cantidad de carbono contenida en el plancton tiende a estar en proporción constante al nitrógeno y fósforo, el consumo del silicato y fosfato por las diatomeas es aproximadamente en las mismas proporciones.

La tasa AOU o "tasa Redfield": ΔC: ΔN: ΔP= -276: 106: 16:1= ΔO_2, ΔNO_3 toma en cuenta que el P está presente en estado oxidado en la célula y solamente el N y C reaccionan con el oxígeno en agua de mar. Fleming (1940) reportó en plancton vivo las siguientes tasas: C: N: P= 100: 17,7: 2,45. La tasa ha sido analizada por varios autores en diferentes ambientes, para el océano Pacífico se halló una proporción atómica de N: P=13: 1 en agua profunda y algo menor en agua superficial (Fiadeiro y Strickland 1968). Una relación de tasas correspondiente a C: Si: N: P de 100: 35: 19,2: 2,6 respectivamente se encontraron por Strickland (1970) en la corriente superficial de Perú y a 1000 m tasas de 100: 120: 18,5: 2,9 similares a las encontradas por el mismo autor en aguas profundas de California. La tasa Redfield implica que se requieren 276 átomos de oxígeno para formar 16 iones de nitrato y 1 ión de fosfato (Richards 1965). El oxígeno es necesario para remineralizar o reciclar el fósforo y el nitrógeno del fitoplancton.

En aguas peruanas la distribución de nutrientes y estimación de la relación de tasas oxidativas de nutrientes en la materia orgánica fue analizada por Guillén e Izaguirre de Rondán (1973) quienes encontraron valores de AOU correspondientes a Si: N: P = 286: 16: 16:1 entre 5 y 175 m de profundidad, similares a los de Stefansson y Richards (1963), Richards (1965), Park (1967).

9.10 Producción Nueva

Los nutrientes subsuperficiales son transportados a la zona eufótica donde el fitoplancton los utiliza. El consumo primario de los nutrientes derivados del afloramiento ha sido llamado "producción nueva" para indicar que los procesos biológicos no utilizaron los nutrientes desde que estos fueron transportados e introducidos a la zona eufótica (Dugdale y Goering 1967).

La "producción nueva" o nuevos nutrientes es cuantitativamente equivalente a la cantidad de materia orgánica que puede fluir o transportarse del total de producción en la zona eufótica sin alterar el sistema o sea manteniendo un balance (Eppley y Peterson 1979). La producción resultante de la regeneración constituye la "producción remanente" o "producción regenerada" y consiste en el reciclamiento a través de la cadena alimentaria. El consumo de nutrientes derivados de la excreción de los herbívoros y regenerados por bacterias indica que la producción estuvo basada en el consumo de nutrientes que previamente fueron usados por procesos biológicos en la zona eufótica. El reciclamiento del amonio cubriría la mitad del requerimiento diario del nitrógeno que el fitoplancton requiere y el nitrato del afloramiento proveería la otra mitad (Dugdale 1976, Whitledge 1980). Por lo tanto, la "producción nueva" depende de la mezcla y de los procesos verticales advectivos asociados con la circulación.

La "nueva producción" es definida como la producción primaria asociada con el nitrógeno nuevamente disponible (NO^-_3, N_2). La producción nueva más la producción regenerada (o producción primaria asociada con el nitrógeno reducido) es igual a la producción primaria total.

$$P_t = P_{nueva} + P_{reg}$$

Estas definiciones están basadas en un estado estable de equilibrio. La tasa o proporción de producción nueva a la producción total se llama tasa - f:

$$-f = P_{nueva}/P_t$$

Es útil describir la fracción de nitrógeno orgánico y carbono transportado desde las aguas superficiales a la profundidad del océano (producción regenerada).

La oxidación de estos compuestos orgánicos retorna como NO_3 y CO_2 a las aguas profundas. Estos procesos también representan la capacidad del sistema para sostener la producción secundaria y la de niveles altos de producción.

La producción nueva depende de la mezcla y procesos advectivos verticales asociada a la circulación. La producción total depende de la nueva producción y es proporcional a tasas de producción bajas y moderadas; mezcla muy escasa o muy intensa reduce la producción, la última porque incrementa la profundidad de compensación o límite inferior de la zona eufótica.

El reciclamiento de nutrientes dentro de la zona eufótica varía regionalmente con la tasa de producción total, si f es la proporción de producción nueva: producción total, entonces f representa la probabilidad de que un átomo de nitrógeno, sea asimilado por el fitoplancton vía producción nueva y 1-f es la probabilidad de asimilación vía producción regenerada. El número de veces que un elemento es reciclado en la zona eufótica antes de hundirse en forma particulada (r) es dado por 1 - f/f.

La comparación del "nuevo nitrógeno" y el regenerado (producción nueva y regenerada) es importante porque el continuo input o ingreso del nuevo nitrógeno puede determinar el potencial o capacidad total del océano para producir un rendimiento sostenido de peces (Fig. 73). También, es importante porque ayuda a balancear el CO_2 que entra en el océano en exceso por actividad humana; al incrementar la producción de fitoplancton se remueve más óxido de carbono.

La proporción de "nueva producción" a la producción total (nueva + regenerada) se conoce como (tasa-f). El valor de f es 0,1 o menor en áreas oligotróficas y puede ser hasta 0,8 en regiones de afloramiento. En áreas oligotróficas de los océanos hay escaso movimiento vertical debajo de la zona eufótica, la cantidad de nuevo nitrógeno es muy pequeña en contraste con áreas de afloramiento donde ésta es muy grande. Un promedio anual para el océano total se estima entre 0,3 y 0,5.

Los máximos valores de f observados son aproximadamente 0,8 para Perú (Dugdale, 1985) implicando que r = 0,25; solamente una cuarta parte del nutriente es reciclado mientras que 3/4 partes se hunden después de ser asimiladas por el fitoplancton. La tasa f provee información cualitativa sobre la naturaleza del carbono orgánico particulado (COP) que se hunde, así como información cuantitativa de la extensión del reciclamiento de nutrientes dentro de la zona eufótica.

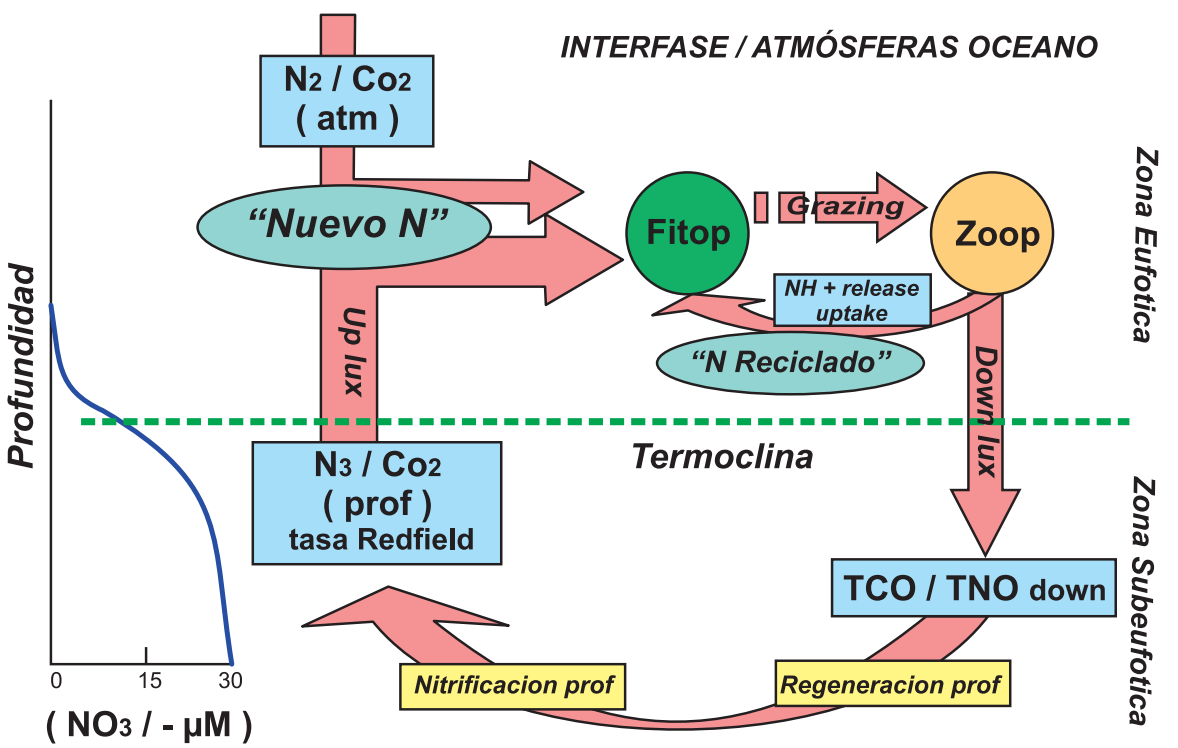


Figura 73.- Representación conceptual del modelo de nuevo N, producción nueva. Dugdale y Goering (1967), Capone (2000)

9.11 Estimados de "producción nueva" en el afloramiento del Perú

Entre los primeros estudios de producción nueva para aguas peruanas figura la estimación de la producción potencial del ecosistema de afloramiento de Perú (1953-1984), en el cual se usó una serie de tiempo mensual de profundidad de la termoclina (isoterma de 14 °C), convertida a la concentración de nitrato a 60 m (Chavez et al. 1989). Esta aplicación se basó tomando en cuenta que el agua aflora a lo largo de la costa peruana entre 50-75 m (Barber y Smith 1981), por lo cual se consideró 60 m como una aproximación media.

Se calculó una serie de tiempo de nueva producción de afloramiento usando la serie de tiempo de nitrato a 60 m y una serie de tiempo de afloramiento, juntamente con una conversión Redfield de nitrógeno a carbono. La nueva producción primaria se convirtió a producción primaria total usando la tasa f de 0,75. Se compararon los valores de esta técnica con valores obtenidos de la incorporación de C_{14} por el fitoplancton, siendo los resultados similares (Chavez et al. 1989) (Figs. 74-78).

La variabilidad interanual de la nueva producción primaria siguió el patrón, con producción más baja durante El Niño y más alta en los años fríos. Se encontró que la magnitud de la producción primaria del ecosistema de afloramiento es sustancialmente más elevada que los estimados previos (Ryther 1969, Cushing 1971, Chavez y Barber 1985) y se ha mantenido relativamente uniforme con el tiempo. Otra conclusión sobre el modelo fue que requiere mayores ajustes de los procesos físicos que modulan el afloramiento, se describen brevemente los diferentes aspectos.

A. Ciclos estacionales

La serie de tiempo mensual de profundidad de la isoterma de 14 °C (Brainard y McLain 1987) fluctúa irregularmente a través del año, Tabla 5.

Tabla 5.- Variación mensual de la isoterma 14°C (Chávez et al. 1989)

Mes	Profundidad Isoterma 14°C
Enero	100
Febrero	>100
Marzo - Mayo	120
Junio	108
Julio	120
Agosto	115
Setiembre-Noviembre	100
Diciembre	110

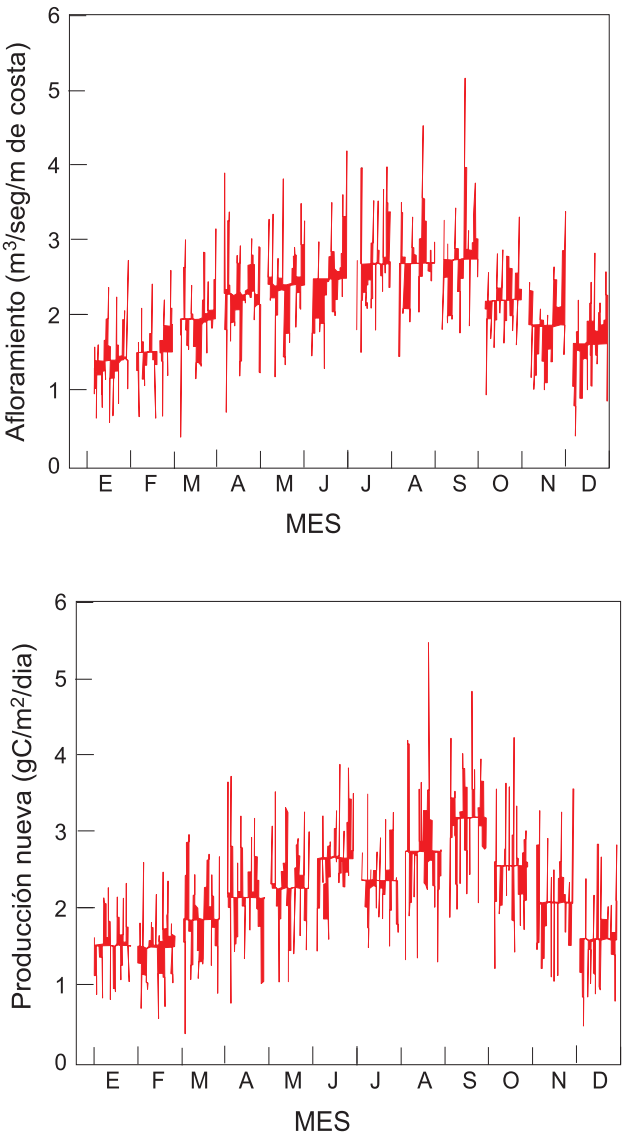


Figura 74.- Variación mensual de nueva producción (mgC/m²/d), 1953-1984. Chavez et al., 1989

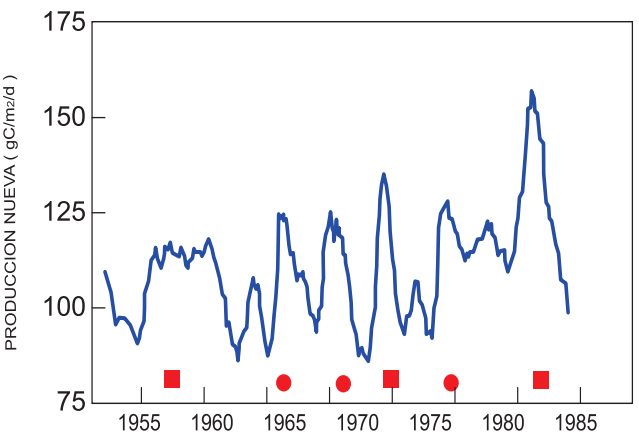


Figura 75.- Serie de tiempo de profundidad anual de la isoterma de 14 °C. Chavez et al. 1989

La tasa de afloramiento tiene un ciclo anual más regular según el índice de Bakun (1987). En enero el afloramiento es débil, 1,4 m^3/seg/m, incrementando gradualmente de 0,2-0,4 m^3/seg/m cada mes hasta julio. En el periodo julio-setiembre la tasa de afloramiento es muy intensa 2,8 m^3/seg/m; en octubre inicia el decrecimiento de 2,2 m^3/seg/m hasta 1,6 m^3/seg/m en diciembre.

La producción nueva en la variación mensual es más baja en el periodo diciembre-febrero cuando la media es 1,6 gC/m^2/día; estos meses parecen tener la menor variación interanual de producción nueva, que incrementa lentamente hasta 2,8 gC/m^2/día en junio. En julio la producción decrece a 2,5 gC/m^2/día, en agosto incrementa a 2,8 gC/m^2/día, alcanzando el pico máximo de 3,3 gC/m^2/día en setiembre, decreciendo hasta 1,7 gC/m/^{2}día en diciembre (Fig. 74).

B. Variabilidad interanual

En la serie de tiempo de profundidad de la isoterma de 14 °C se observa que es más profunda (120 m) durante los periodos de El Niño (Fig. 75); de 1956 a 1961 fue relativamente constante, tuvo un rango de 120 m (1957) a 160 m (1983). El promedio de profundidad de la isoterma de 14 °C en periodos normales es de 100 m.

La concentración de nitratos a 60 m (µM) está correlacionada inversamente con la isoterma de 14 °C (Fig. 76), tiene una mínima en periodos de El Niño, (13 µM) en 1983 y la máxima concentración ocurrió en 1971 (27 µM). Similar a la isoterma de 14 °C, la concentración de nitratos se encontró relativamente constante (21 µM) en el periodo 1956-1961.

La serie de tiempo de producción nueva (Fig. 77) muestra que es más baja que el promedio durante años de El Niño con rango de 1,7 gC/m^2/día en 1983 a 2,2 gC/m^2/día en 1965, excepto en 1957 cuando fue 2,6 gC/m^2/día. La producción fue más baja en 1959 (1,5 gC/m^2/día) y la más alta en 1973 (3,1 gC/m^2/día). La figura 78 muestra el índice de afloramiento según Bakun (1987), reforzando los conceptos de Enfield (1981).

La "nueva producción" potencial depende de la profundidad de la termoclina (nutriclina) y de la tasa de afloramiento. Frente a la costa del Perú estas dos propiedades tienden a ser acopladas en relación al tiempo, en tal forma que su variación en cantidad de nutrientes suministrada a la zona eufótica y por lo tanto a la nueva producción potencial, son minimizadas.

Cuando la termoclina es profunda, como en periodos de El Niño, el afloramiento es más fuerte y, cuando es superficial, durante condiciones frías, el afloramiento es típicamente más débil (Enfield 1981). En periodos de termoclina profunda, la superficie del mar es también más caliente (menos nubes), parcialmente como resultado de la profundidad de la termoclina debido a que la diferencia de temperatura entre tierra-océano conduce a fuertes vientos costeros. Contrariamente, los periodos de termoclina suave y temperatura superficial del mar fría, estaría asociada con vientos costeros débiles (Chavez et al. 1989).

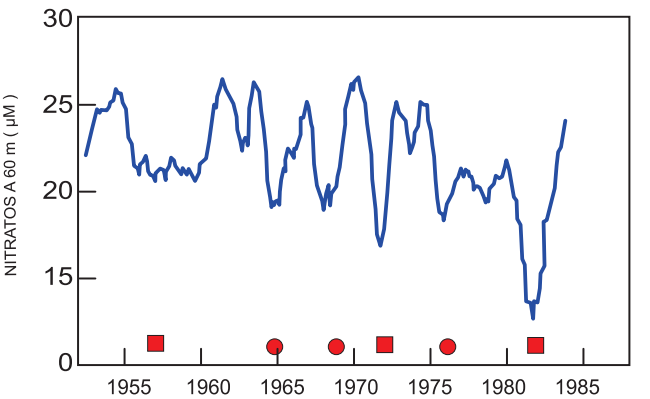


Figura 76.- Serie de tiempo de concentración de nitrato a 60 m. (µM). Chavez et al., 1989

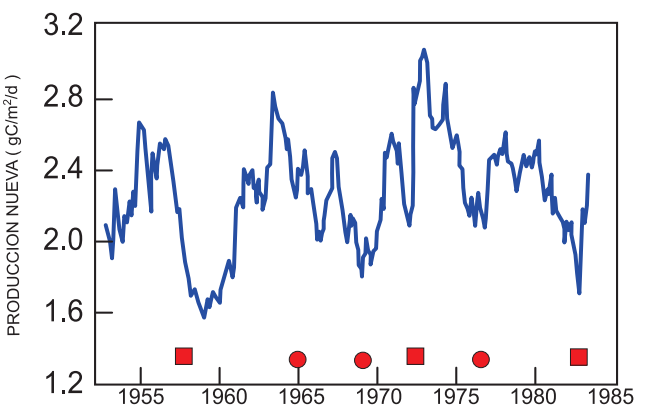


Figura 77.- Serie de tiempo de producción nueva (gC/m^2/d), 1953-1984. Chavez et al., 1989

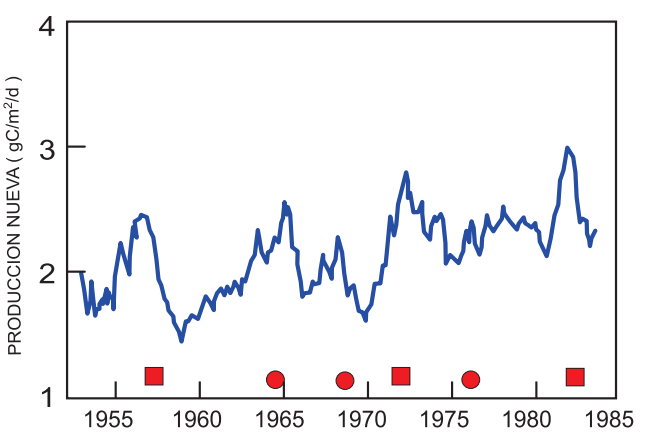


Figura 78.- Serie de tiempo del índice de afloramiento (m^3/seg/m de costa). Chavez et al., 1989

En otra investigación, sobre estimados de nueva producción primaria, se aplicaron diferentes modelos para derivar la surgencia de flujos de nitratos a lo largo de la costa peruana (Mendo et al. 1989).

Se encontró que las estimaciones medidas de flujos de nitratos, y en base a éstas, la estimación de nueva producción primaria, pueden ser obtenidas solamente si el modelo seleccionado incorpora: un gradiente realista de nitratos, una profundidad variable de surgencia y un ancho variable del área de surgencia a lo largo de la costa. Las estimaciones mensuales de producción primaria se obtuvieron para el periodo 1953-1982 basándose en la disponibilidad de velocidades, de las cuales se derivaron vientos locales y de estos a su vez, series de tiempo de producción potencial del ecosistema de afloramiento peruano con media de 3,2 gC/m^2/día.

Básicamente, la estimación de la nueva producción primaria considera el concepto sobre aguas afloradas que contienen un nutriente limitante (nitrato) requerido por el fitoplancton. Por lo tanto, la nueva producción primaria es proporcional a la masa de agua aflorada y a la concentración de nitrato. El primer paso en modelar la producción nueva es parametrizar el flujo ascendente de nitrato a la superficie debido al viento; consecuentemente, las profundidades de afloramiento cambian como función del viento (Guillén y Calienes 1981). La figura 79, muestra la serie de tiempo de nitratos en aguas superficiales costera y oceánica.

El primer modelo usado (Mendo et al. 1989) se basó en la correlación de la profundidad de la isoterma de 14 °C y concentración de nitrato en la profundidad de 60 m. La serie de tiempo de profundidades de la isoterma fue interpretada como una medida de la concentración media de masas de agua aflorada. En un segundo modelo el flujo vertical de nitrato difiere del anterior en tres elementos:

1. La concentración de nitrato sobre la termoclina cambia con la profundidad, siendo más baja cerca de la superficie.
2. El agua aflorada se origina a diferentes profundidades y depende de la velocidad del viento.
3. El ancho del área de afloramiento medida por el radio interno de la deformación de la onda Rossby cambia con la estratificación térmica.

El segundo modelo (Mendo et al.1989) se caracterizó por una concentración homogénea de nitrato y una profundidad fija de afloramiento y fue llamado "modelo de profundidad constante" (MPC). El modelo completo incluye la concentración de nitrato que incrementa con la profundidad y una profundidad variable de la que el agua es aflorada, este modelo se llamó "modelo de profundidad variable" (MPV). Ambos modelos fueron usados junto con un área de afloramiento de ancho variable, incorporando variabilidad lateral y aplicando en la costa (menos de 60 km) donde el afloramiento es intenso y en la zona oceánica (mas de 60 km). La variación de concentración de nitratos se muestra en la figura 80, donde las concentraciones parecen haber incrementado desde los últimos años de la década del 60´, esta característica se debe al diferente comportamiento de las series de tiempo y media de la TSM (Brainard y McLain 1987).

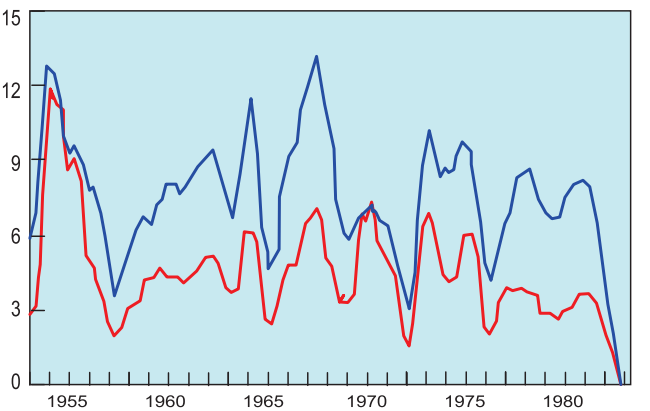


Figura 79.- Serie de tiempo de concentraciones de nitrato en aguas superficiales peruanas (zonas costera y oceánica), 4°-14°S. Mendo et al., 1989

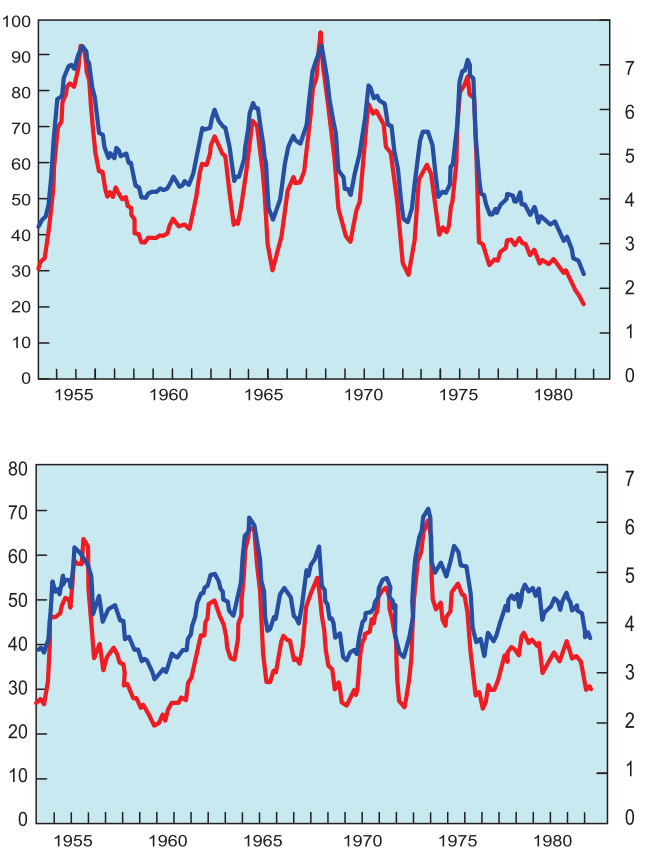


Figura 80.- Flujos de nitrato por unidad de área frente a Perú, arriba) zona costera, abajo) zona oceánica. Mendo et al., 1989

La serie de tiempo de nitratos se comportó razonablemente y coincide con los conceptos y observaciones (Calienes et al. 1985). El ancho del área de afloramiento varía entre 60 y 90 km, lo que está de acuerdo con el ancho de la zona costera de alta productividad (Calienes et al. 1985) o baja TSM (Zuta et al. 1978). Los flujos de nitratos obtenidos con los modelos CDM y VDM para parámetros oceánicos y costeros se muestran en la figura 80. Se concluyó en ese estudio de estimación de producción nueva, que la profundidad variable de afloramiento y el ancho variable de la zona de afloramiento, son características importantes necesarias para la representación correcta de los procesos descritos (Mendo et al. 1989). La producción nueva pronosticada y observada (C_{14}) mostraron relación aceptable (Fig. 81).

9.12 Regeneración de nutrientes

La advección vertical que transporta aguas ricas a la zona eufótica provee abundantes nutrientes para la producción primaria; sin embargo, los nutrientes reciclados son también importantes para incrementar la eficiencia de producción del sistema.

La regeneración de grandes cantidades de nitrógeno por poblaciones del zooplancton y necton, implica que estos organismos son los mayores consumidores de la producción primaria. A su vez, la regeneración biológica contribuye con cantidades significantes de nitrógeno reciclado que es usado en la producción primaria. Los nutrientes del agua de mar cumplen su rol principal en la fotosíntesis y su distribución es afectada por la actividad biológica retornando a su forma inorgánica por actividad metabólica de plantas, animales y bacterias. Este proceso es conocido como regeneración de nutrientes en la zona eufótica.

Por otra parte, también la materia viva o muerta se transporta lejos de la capa superficial por difusión vertical y retorna a la misma en forma reciclada. En la región donde estos procesos son muy activos hay gran abastecimiento de nutrientes y se les llama áreas productivas o eutróficas, en contraste con océanos abiertos donde hay muy escasos nutrientes o áreas oligotróficas.

Una característica del patrón del flujo en el afloramiento de Perú que capta la atención de los ecologistas es que el espesor del flujo superficial (capa) hacia fuera de la costa es menor que el de la zona eufótica, así que el fitoplancton en la subsuperficie del flujo interno es expuesto a bajos pero significantes niveles de luz por varios días, mientras se desplaza hacia la costa, lado interno del afloramiento a través de la plataforma por advección; Barber et al. (1971) describió rápidas tasas de crecimiento iniciales y ausencia de una fase lag en agua recién aflorada y agua subsuperficial como característica de Perú en 1969.

La contribución del nuevo nitrógeno dentro de la zona eufótica resulta no sólo en incremento de producción primaria, sino también en actividad acelerada de los organismos heterotróficos, responsables de la remineralización (Eppley y Peterson 1979, Whitledge 1980, Rowe 1980).

9.13 Contribución del zooplancton y necton

En aguas peruanas, Whitledge (1981) realizó transectos sobre la plataforma en las áreas de Huarmey (10°S) y San Juan (15°S), señalando que las distribuciones de nitrógeno reciclado (amonio y urea) indican que la regeneración de nutrientes es importante en ambas latitudes; sin embargo, la distribución de amonio y urea no coinciden completamente, lo cual sería debido a diferencias en su utilización. Se incluye algunos aspectos sobre la contribución del zooplancton y necton en la regeneración de nutrientes y en la distribución de nutrientes reciclados.

Como resultado de la gran cantidad de amonio regenerado por la población biológica en el afloramiento de Perú, las concentraciones ambientales de ese elemento son bastante altas especialmente entre 50 y l00 km de la costa de las áreas estudiadas. La mayoría de estudios multidisciplinarios de afloramiento que incluyen regeneración de nutrientes han sido descritos para 1976 y 1977, cuando se realizaron medidas de zooplancton, pero la biomasa de anchoveta había decrecido 10% de su nivel anterior y probablemente estuvo acompañada por cambios en otros stocks de peces, tal como el incremento de sardina y merluza.

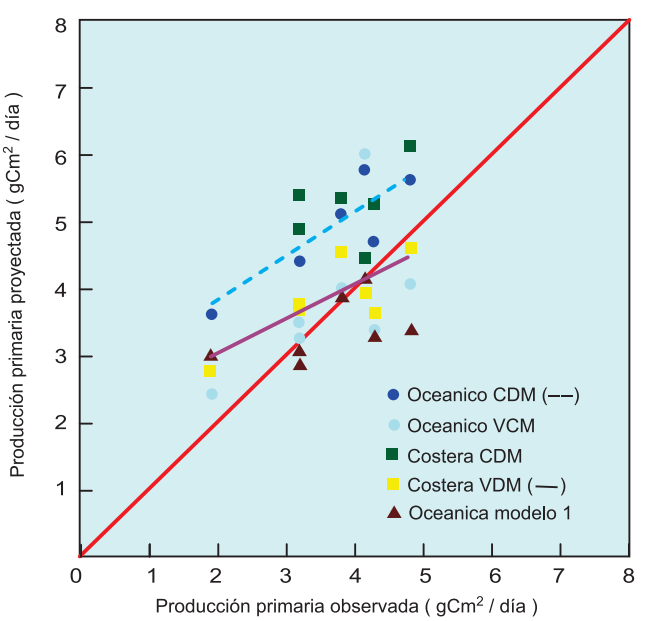


Figura 81.- Estimados de producción primaria: relación entre valores observados (C14) y pronosticados. Mendo et al., 1989

Además, la declinación de biomasa de anchoveta posiblemente ocasionó un incremento en la biomasa del zooplancton (Walsh 1980).

El estimado de nitrógeno se realizó sobre la plataforma y fuera de ella con información de esos años y usando tasas de excreción de amonio en el necton, combinadas con el estimado de su biomasa, asumiendo 33% de anchoveta y 67% de sardina (Walsh et al. 1980). Los estimados de las tasas de regeneración de amonio por el zooplancton sobre la plataforma fue casi la misma que para el necton (4,11/3,86) mientras que fuera de la costa fue comparativamente mayor (7,33/1,72), la relación se muestra en la Tabla 6. La tasa de regeneración de amonio totalizó 12,9 mg-at/m^2/d para las tres componentes (zooplancton, necton y sedimentos) y al comparar con la tasa de amonio medida como captación de N_{15} dio una diferencia alrededor de 2,1 mg-at/m^{-2}/d o 14%; valor esperado dentro de la variabilidad experimental.

Tabla 6.- Estimado de regeneración de amonio para el ecosistema de afloramiento de Perú (Whitledge, 1981)

	Regeneración de Amonio (mg-at/m^2/d)	Captación del Fitoplancton
Plataforma continental		
Zooplancton	4,11	
Necton Pelágico	4,61	
Sedimentos	4,16 [1]	
Total	12,88	15,0 [2]
Fuera de la plataforma		
Zooplancton	7,33	
Necton Pelágico	1,72	
Necton Demersal	0,07	
Sedimentos	416	
Total	13,28	17,88 [3]

1. Estimado de S_{35} (G. Rowe no publicado).
2. Datos de N_{15}. (McIsaac J. y Dugdale RC. no publicado).
3. Estimado del stock (Gulland, 1970)

Las distribuciones de amonio y urea a través de la plataforma en las áreas de 10°S (Huarmey) y 15°S (San Juan) se dan en la figura 82 con máximas concentraciones de 50 a l00 km de la costa. Las máximas concentraciones de amonio y urea de aguas superficiales en San Juan se encontraron lejos de la costa, afuera del rompimiento de la plataforma, 25 km fuera de la costa. En cambio en el área de Huarmey, las altas concentraciones de amonio y urea ocurrieron sobre la plataforma cerca del fondo de la zona eufótica. Las distribuciones de urea en ambas áreas mostraron sus máximos cerca de la línea costera o borde dentro de los respectivos máximos de amonio (Whitledge 1981). Estas características de la distribución sobre la plataforma y fuera de ella en las dos áreas pueden ser explicadas por diferentes patrones de utilización de ambos nutrientes; previos estudios mostraron que la urea puede ser utilizada por la producción primaria más rápidamente que el nitrato y amonio (McCarthy 1972).

Zooplancton.- En el estudio de Whitledge (1981), se determinaron los stocks del zooplancton de las áreas de estudio (10°S y 15°S), en la plataforma y fuera de ella; la biomasa del zooplancton en peso seco fue caracterizada a 10°S donde la plataforma es amplia (100 km), por un valor mayor de 8 g/m^2 cerca de la costa, al fondo de la zona eufótica con una media de 2,30 ± 0,53 g/m^2 dominando las especies *Paracalanus* spp., *Oncaea* spp., *Oith na* spp. y *Ap ndicularia* (Judkins 1980, Geynrikh 1973). La biomasa fue mayor en el área de 15°S donde la plataforma es solo de 25 km de ancho, alcanzando sobre ella 3,76 ± 2,23 g/m^2. La mayoría de estaciones tuvo dominancia de zooplancton grande: *Eucalanus inermis, Centrop g s brach atus* y *Calanus ch - lensis* dando el 31% de biomasa a 15°S y 9,6% en el transecto de 10°S.

Las distribuciones fuera de la costa mostraron diferencias en relación a las de la plataforma en las dos áreas; en Huarmey, hubo mayor biomasa que en la plataforma 3,23 ±0,81 g/m^2. Sin embargo, en el sur (15°S) la media de biomasa de peso seco también incrementó fuera de la costa hasta 9,53 ± 5,36 g/m^2 siendo mucho mayor (295%) que el valor de la plataforma.

Las tasas de excreción del zooplancton fueron medidas en organismos grandes que se usaron para experimentos de ingestión y variaron entre: 4,4 a 29,9 µgN (mg peso seco)-1d^{-1} para amonio y de 0,63 a 21,9 µgN (mg peso seco) -1d^{-1} para urea.

Necton.- La evaluación de biomasa del necton (15°S) se realizó en un período de declinación de anchoveta, de mayor importancia para el zooplancton en el reciclamiento de nutrientes. El decrecimiento de la anchoveta probablemente resultó en un incremento de la biomasa del zooplancton (Walsh et al. 1980). Con métodos acústicos y en continuos monitoreos se estimó la biomasa del necton pelágico como 127 g de peso húmedo/m^2 dentro de los 13 km, compuesta probablemente por anchoveta y sardina (Lee et al. 1979).

Entre 13 y 26 km fuera de la costa, la biomasa fue 83 g peso húmedo/m^2. Las tasas de excreción de algunos componentes pelágicos, también fueron estimados en anchoveta (*Engraulis ringens*), sardina (*Sardinops sagax)* y pejerrey o silverside (*Odontesthes regia*). La mayor excreción de amonio fue medida en esta última especie obteniéndose 5,2 µgN (mg peso seco)$^{-1}$d^{-1}. La sardina y anchoveta tuvieron valores más bajos, 2,2 y 1,7 µgN (mg peso seco)$^{-1}$ d^{-1} respectivamente (Whitledge 1981) .

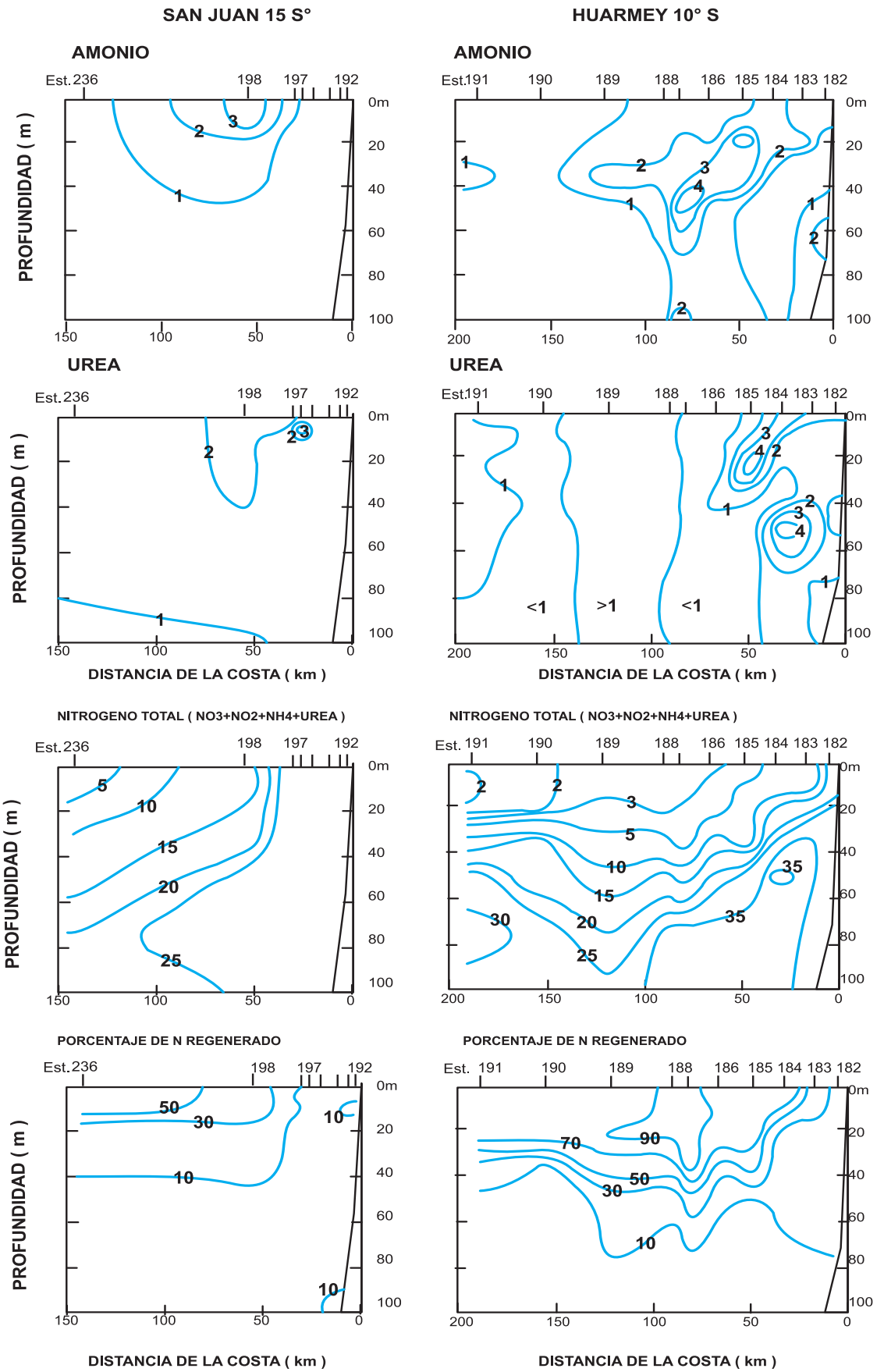


Figura 82.- Regeneración de nutrientes. Concentraciones de amonio, nitrógeno total y % de nitrógeno regenerado sobre la plataforma en dos áreas de la costa peruana Huarmey (10°S) y San Juan (15°S). Whitledge, 1981

Bentos.- La cantidad de carbono utilizada por la comunidad del fondo marino fue estimada en 91 gC/m²/año basándose en experimentos de reducción de S_{35}- sulfato. Esa cantidad se convirtió a nitrógeno usando la tasa C: N=5, obteniéndose 4,16 mg-at NH_4/m²/día, liberado de los sedimentos. Los sedimentos fueron relativamente ricos y la tasa de C: N fue mayor de 5, así que el estimado puede ser mayor.

9.14 Distribución de nutrientes reciclados: zooplancton y necton

9.14.1 Distribución de nutrientes reciclados

Los resultados descritos anteriormente sugieren un aspecto muy importante al señalar que el máximo de urea cerca de la costa podría ser debido a las poblaciones de anchoveta y sardina, mientras que fuera de la costa el máximo de amonio puede ser causado por el zooplancton (Whitledge 1981). Las cantidades de regeneración se demostraron en las diferentes fracciones del nitrógeno de la columna de agua (amonio + urea/nitrógeno total). La concentración total de nitrógeno a 15°S fue menor del 10% del nitrógeno regenerado cerca de la costa donde la concentración de nitrato fue alta (Fig. 82) incrementando a más de 50%, fuera del rompimiento de la plataforma. Similares resultados se encontraron en el área de 10°S, las aguas cerca de la costa tuvieron solo una pequeña fracción de nitrógeno regenerado pero incrementó a valores mayores de 90% en la capa superficial en el rompimiento de la plataforma.

El amonio incrementó aparentemente, cuando los silicatos se volvieron limitantes para la población dominante de diatomeas (Whitledge 1981). En la mayoría de los casos cuando los silicatos no son limitantes, no se observa alta concentración de amonio porque ésta es usada tan rápidamente como se forma (Dugdale y Goering 1970).

La regeneración de nitrógeno en un ambiente estable como la zona eufótica de un giro oceánico es vital para la productividad (Eppley 1973). Los nutrientes son regenerados a través de la cadena: nutrientes-fitoplancton-zooplancton, varias veces antes que ellos se pierdan con el hundimiento en forma de partículas desde la capa de mezcla.

La regeneración tiene lugar en una escala de tiempo y posiblemente en la misma escala espacial que la del ingreso inicial de nutrientes. Observaciones del crucero A. Bruun-15 (1966), mostraron que en una pequeña distancia de 40 km todos los nutrientes aflorados fueron convertidos a fitoplancton en 3,5 días (Ryther et al. 1971). Por lo tanto, la regeneración de nutrientes en un área de afloramiento es un importante proceso que puede extender el efecto del afloramiento a una escala espacio-temporal más grande.

Conforme la nueva agua aflorada llega a la zona eufótica, la principal forma de nitrógeno es el nitrato, el cual comienza a ser usado por el fitoplancton para producir más biomasa; generalmente, conforme la nueva agua aflorada entra en la zona eufótica, hay un fuerte flujo advectivo a lo largo de la costa (hacia el ecuador) y otro flujo más pequeño hacia fuera de la costa. Este flujo de nutrientes y fitoplancton da la apariencia de una pluma de clorofila (Walsh et al. 1971), que se reproduce en la figura 83 a, b. La pluma es

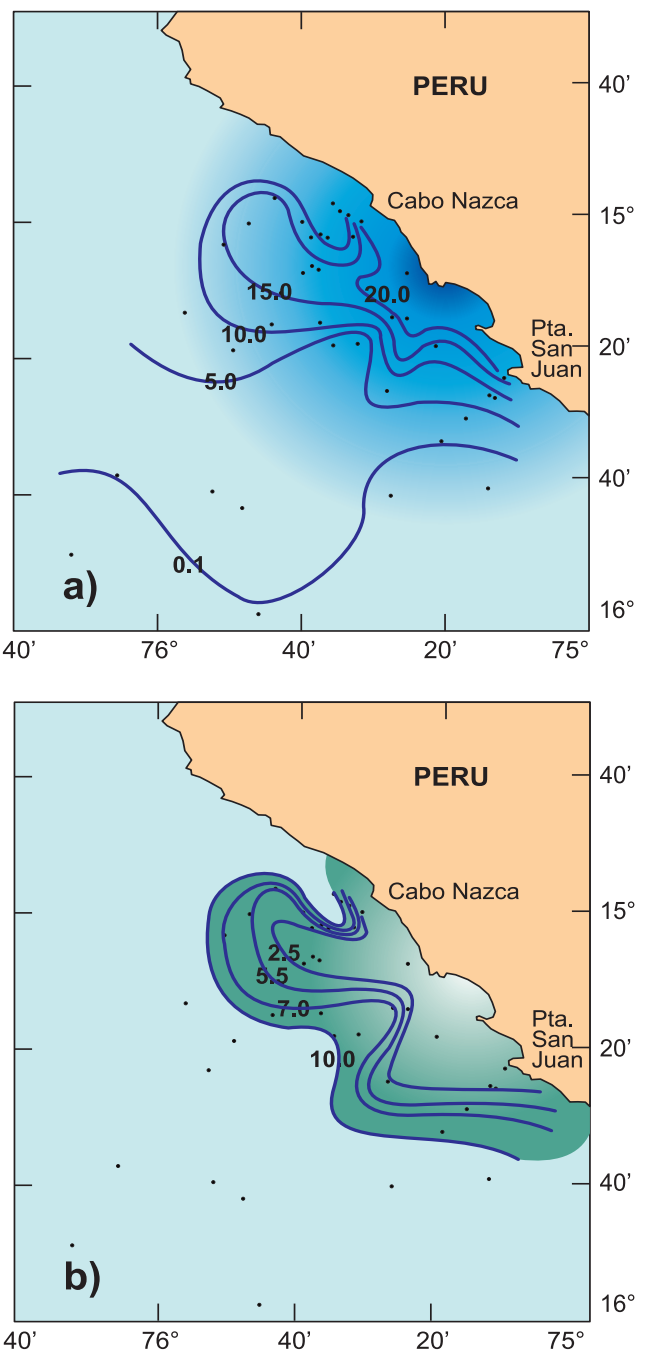


Figura 83.- Pluma de afloramiento, a) concentración de nitrato (μM), b) clorofila (μg/L) en el área de 15°S, abril- mayo 1969. Walsh et al. (1971), Whitledge (1981)

definida por las isolíneas de concentración de nutrientes y según ellas los nutrientes decrecen con la distancia de la costa, el fitoplancton incrementa mientras hay advección. La mayor biomasa de zooplancton se encontró a 20 km de la costa con el máximo cerca de los bordes de la pluma de afloramiento, aunque algo del zooplancton se encuentra en el agua recién aflorada incrementando en número a lo largo del contenido de clorofila hasta que los nutrientes son reducidos a niveles bajos.

El borde externo de la pluma de agua aflorada es la región donde la regeneración es importante para mantener el crecimiento del fitoplancton, debido a que los nutrientes aflorados se agotan y solo permanecen los regenerados. Eventualmente, ocurren pérdidas de todas las formas de nitrógeno inorgánico en el ecosistema, debido a que en cada paso de la cadena trófica se pierde una fracción como resultado de la ineficiencia biológica o pérdida por hundimiento.

9.15 Efectos de mezcla en la regeneración de nutrientes

Hay una significante variación estacional en la composición del agua de origen del afloramiento en Perú. Los efectos de la mezcla y la regeneración de nutrientes en el afloramiento de 15°S muestran variabilidad no solamente en relación a la densidad, sino a la composición del agua. En una superficie dada (sigma-t), la mezcla entre aguas subtropicales y subantárticas afectan la concentración de nutrientes y también se observan cambios significantes en su regeneración (Friederich y Codispoti 1981). En el período de su estudio (julio- octubre 1976 y marzo 1977), aguas de alta salinidad y ricas en nutrientes llegaron hacia el polo en la undercurrent (ES-CSME) constituyendo la fuente para la mayor parte del agua aflorada entre 5° y 15°S. Las concentraciones de nitratos y silicatos dentro del flujo incrementaron en 8 y 16 μM respectivamente, por procesos de regeneración. El incremento fue opuesto a los efectos de mezcla con aguas subantárticas de baja salinidad, pobre en nutrientes con advección hacia el norte que parecieron influir en la composición del agua del afloramiento al norte de 10°S.

Durante marzo-mayo 1977, la ES-CSME apareció transportando aguas ricas en nutrientes, al menos hasta 15°S, antes que ocurriera la mezcla con aguas subantárticas. El incremento de nitratos por regeneración fue algo contrarrestado por un proceso de desnitrificación. Se conoce que los nutrientes inorgánicos son frecuentemente limitantes para el crecimiento del fitoplancton en los sistemas de afloramiento. La velocidad vertical puede ser el primer factor que controla el suministro de nutrientes a las capas superficiales, pero se agrega gran variabilidad por los cambios en la composición del agua y reciclamiento (Codispoti y Friederich 1978, Friederich y Codispoti 1979).

Usando información de 1976-77 se investigó los factores que controlan las concentraciones de nutrientes en el origen del agua de afloramiento durante el proyecto CUEA (Hafferty et al. 1978). Las aguas que afloran parecen originarse predominantemente en la región ecuatorial y son llevadas hacia el sur por la Extensión Sur de la Corriente Submarina Ecuatorial (ES-CSME) sobre la plataforma y el talud (Enfield et al. 1978). Hay dos fuentes "ecuatoriales" potenciales para las aguas que afloran: la Equatorial Undercurrent o Corriente Cromwell y la Contracorriente Ecuatorial Subsuperficial Sur que fluye hacia el este entre 4-8°S (Tsuchiya 1975). Aunque el ingreso de agua ecuatorial domina la fuente de aguas del afloramiento característico a lo largo de la mayor parte de la costa, también hay un significante aporte de aguas subantárticas más pronunciado al sur de 15°S.

No obstante, la relación es consistente entre la superficie de densidad dentro del rango de sigma-t 26,0 y el contenido de nutrientes de las aguas de afloramiento; el efecto del origen y procesos *in situ* pueden causar también variabilidad significante. Los rangos de variación encontrados (Friederich y Codispoti 198l), se describen como ejemplo de esa variabilidad.

Periodo	Rango
Julio-octubre 1976	Nitrato 11-22 μM en la superficie de 26,0 σt debajo de 40m
	Silicato 7-18 μM
Marzo-mayo 1977	Mayor variabilidad se observa en la isopicna al año siguiente
	Nitrato 16 - 32 μM
	Silicato 6 - 36 μM

Estos datos que abarcan periodos de varios meses, también pueden ocurrir en períodos más cortos. En general, las aguas de origen ecuatorial que alcanzan la superficie tienen salinidades más altas que las aguas subantárticas (Wooster y Gilmartin 1961), los ploteos de salinidad vs latitud muestran un frente de salinidad cerca de 15°S. Consecuentemente, las aguas al norte de 15°S fueron ligeramente influenciadas por las aguas subantárticas durante marzo-mayo de 1977 y moderadamente influenciadas durante julio - octubre de 1976 (Whitledge 1981).

REFERENCIAS*

Nutrientes

Barber RT. 1967. The distribution of dissolved organic carbon in the Peru Current System of the Pacific Ocean. Ph .D. Thesis, Stanford Univ. Palo Alto, California. 132 pp.

Barber RT, Smith RL. 1981. Coastal Upwelling Ecosystems. In: Analysis of Marine Ecosystems, Longhurst A. (ed.), Academic Press, NY. 31-68.

Barber RT, Dugdale RC, McIsaac J, Smith RL. 1971. Variaciones en el crecimiento del fitoplancton asociadas con la procedencia y el condicionamiento del agua aflorada Inv. Peq. 35 (1): 171-193.

Bakun A. 1987. Monthly variability in the ocean habitat off Peru as deduced from maritime Observations, 1953-1984. In: The Peru Anchoveta and its Upwelling Ecosystem: Three Decades of Change. Pauly D, and Tsukayama I. (eds.), ICLARM Studies and Reviews, Manila, Philippines, 46-74.

Blasco D. 1971. Composición y distribución del fitoplancton en la región del afloramiento de las costas peruanas. Inv. Pesq. 35 (1): 65-112.

Brainard RE, McClain DR. 1987. Seasonal and interannual subsurface temperature off Peru, 1952 to 1984, p 14-45. In: Pauly D, Tsukayama I. (eds.). The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. ICLARM Studies and Review 15. Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Callao, Peru. Deutsche Gesellschaft fur Technische Zusammerbeit (GTZ), GmbH, Eschboom, Federal Republic of Germany; and International Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM), Manila, Philippines.

Brandt K. 1899. Ueber den Stoffwechsel im Meere. Wiss. Meeresuntersuch, Abt. Kiel, N.F. Bd. IV: 213-230.

Branshort W. 1959. Nitrification and denitrification in the eastern tropical north Pacific. J. Conseil., 25 (1): 3-20.

Calienes R. 1973. Diversidad y Asociación del fitoplancton en Callao, 1961-1962. Tesis, Univ. Nacional San Agustín Arequipa, 67 pp.

Calienes R, Guillén O. 1981. Masas de agua y producción primaria en el Perú. Bol. Inst. Mar Perú, Proy. ICANE: 155-163.

Calienes R. Guillén O, Lostaunau N. 1985. Variabilidad espacio-temporal de clorofila, producción primaria y nutrientes. Bol. Inst. Mar Perú/OEA Vol. 10 (1): 30 pp.

Carlucci A F, Schubert HR. 1969.Nitrate reduction in seawater of the deep nitrite maximum off Peru. Limnol. Oceanog.,14: 187-193.

Chavez FP, Barber RT.1985. La productividad de las aguas frente a la costa del Perú. Bol. ERFEN, CPPS, N° 15: 9-13.

Chavez FP, Barber RT, Sanderson MP. 1989. The potential primary production of the Peruvian upwelling ecosystem: 1953-1984 p 50-63. In: Pauly D, Muck P, Mendo J, and Tsukayama I. (eds.). The Peruvian upwelling ecosystem: dynamic and interactions. ICLARM Conference Proceedings 18, 438 p. Instituto del Mar del Perú (IMARPE) Callao, Peru; Deutsch Gesellschaft fur Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH Eschborn, Federal Republic of Germany; and International Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM), Manila, Philippines.

Codispoti LA, Friederich G E. 1978. Local and mesoscale influences on nutrient variability in the northwest African Upwelling region near Cabo Carbeiro. Deep-Sea Res. 25: 751-770.

Codispoti LA, Packard TT. 1980. Denitrification rates in the eastern tropical South Pacific. Journal of Marine Research, 38: 453-477.

Codispoti LA, Christensen JP. 1985. Nitrification, denitrification and nitrous oxide cycling in the eastern tropical South Pacific Ocean. Mar. Chem. 16: 277-300.

Cushing DH. 1971. Upwelling and the production of fish. Adv. Mar. Biol.9: 255-334.

Dugdale RC. 1972. Chemical oceanography and primary productivity in upwelling regions, Geoforum, 11: 47-61.

Dugdale RC. 1976. Nutrient cycles. In: The Ecology of the Seas, Cushing D. and Walsh JJ. (eds.): 141- 172.

Dugdale RC. 1985. The effects of varying nutrients concentrations on biological production in upwelling regions. CALCOFI Rep. 26:93-96

Dugdale RC, Goering JJ. 1967. Nutrient limitation in the sea. Dynamics, Identification and Significance. Limnol. Oceanogr. 12: 685-695.

Dugdale RC, Goering JJ. 1970. Nutrient limitation and the path of nitrogen in Peru Current production. In: Anton Bruun Report 4, Texas A &M Press, 53-58.

Enfield DB. 1981. El Niño Pacific Eastern Boundary Response to Interannual Forcing. In: Resource Management and Environmental Uncertainty: Lessons from Coastal Upwelling Fisheries, Glantz MH, and Thompson JD. Wiley & Sons NY. Pp: 213-254.

Enfield DB, Smith RL, Huyer A. 1978. A compilation of observations from moored current meters: wind, currents and temperature over the continental shelf and slope off Peru during JOINT – II, March 1976- May 1977. Coastal Upwelling Ecosystems Analysis Data Report 52, 43 pp.

Eppley RW. 1973. Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 18: 534.

Eppley RW, Peterson B. 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. Nature. 282: 667-680.

Fiadero M, Strickland JDH. 1968. Nitrate reduction and the occurrence of a deep nitrite maximum in the ocean off the west coast of South America. Journal of Marine Research, 26, 187-207.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

Fleming R. 1940. The composition of plankton and units for reporting populations and production. Proc. 6th Pacific Sci. Conr. Pacific Sci. Ass. Vancouver, 3: 535-540.

Friederich GE, Codispoti LA. 1979. On some factors influencing dissolved silicon distribution over the northwest African shelf, Journal of Marine Research 37: 337-353.

Friederich GE, Codispoti LA. 1981. The effect of mixing and regeneration on the nutrient content of the upwelling waters at 15°S of Peru. In: Coastal Upwelling, Richards F. (ed.): 221-227. American Geophysical Union, Was. DC. USA.

Geynrikh AK. 1973. Horizontal distribution of copepods in the Peru current region. Oceanology. Vol. 13 (1): 94-103 pp.

Goering JJ. 1968. Denitrification in the oxygen minimum layer of the eastern tropical Pacific Ocean. Deep-Sea Res., 15: 157-164.

Guillén O. 1966a. Distribución y variación de oxígeno disuelto y fosfatos en la región Callao-Chimbote. Memoria del I Seminario Latino-Americano sobre el Océano Pacífico Oriental, Univ. Nacional Mayor de San Marcos: 178-192, Lima, Perú 1966.

Guillén O, Izaguirre de Rondán R. 1973. Distribution of Chlorophyll-a in the Peru Coastal Current. Oceanography of the South Pacific 1972, comp. Fraser R.: 374-385. New Zealand National Commission for UNESCO, Wellington 1973.

Guillén O, Rojas de Mendiola B. 1974. (MS). Productividad de la Corriente Peruana. Presentado al Seminario de Ecología y Medio Ambiente. ONERN, Lima, Perú.

Guillén O, Calienes R. 1981a. Productividad y afloramiento frente a las aguas costeras peruanas. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. Extraordinario/ICANE: 130-143.

Guillen O, Calienes R, Izaguirre de Rondán R. 1977. Medio ambiente y producción primaria frente al área Pimentel- Chimbote. Bol. Inst. Mar Perú, Proy. OEA, Vol. 3 (4): 107-159.

Hafferty AJ, Codispoti LA, Huyer A. 1978. JOINT-II RV Melville Leg I, II and IV, RV Iselin Leg II, bottle data, March-May 1977. Coastal Upwelling Ecosystems Analysis Data Report 45, 779 pp.

Harrison G, Platt T. 1981. Primary production and nutrient fluxes of the northern coast of Peru: A summary. Bol. Ins. Mar Perú, Vol. Extraordinario / ICANE: 15-21.

Harvey HW. 1927. Biological Chemistry and Physics of Seawater. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Holm-Hansen O, Strickland JDH, Williams PM. 1966. A detailed analysis in a profile off southern California. Limnol. Oceanogr., 11: 548-561.

Huntsman SA. 1974. An evaluation of optimal conditions for determinations of primary production. CUEA Newsl. 3: 8 – 10.

Huntsman S, Barber RT. 1977. Primary production of Northwest Africa: the relationship to wind and nutrient conditions. Deep-Sea Res. Vol. 24: 25-33

Judkins DC. 1980. Vertical distribution of zooplankton in relation to the oxygen minimum off Peru. Deep-Sea Research. 27a: 475-487.

McCarthy JJ. 1972. The role of in marine phytoplankton ecology. Ph.D. Thesis, Univ. California, San Diego.

Mendo J, Bohle-Carbonell M, Calienes R. 1989. Time series of upwelling nitrate and primary production off Peru derived from wind and ancillary data 1953-1982. In: Pauly D, Muck P, Mendo J, and Tsukayama (eds.). The Peruvian Upwelling Ecosystem: dynamic and interactions. ICLARM Conference Proceedings 18: 438 p. Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Callao, Perú. Deutsche Gesellchaft fur Technische Zusammerbeit (GTZ), Gmbh Eschborm; and International Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM), Manila, Philippines.

Park K.1967. Nutrient regeneration and preformed nutrients off Oregon. Limnol. Oceanogr. 12: 353-357.

Pennington JT, Mahoney KL, Kuwahara VS, Calienes R, Chavez FP. 2006. Primary production in the eastern Tropical Pacific: a review. Progress in Oceanography 69: 285-317.

Raben E. 1905a. Weitere Mitteilungen über quantitative Bestimmungen von Stickstoffverbindungen und gelöster Kieselsäure in Meerwasser. Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel). Bd. 8: 279-280.

Raben E. 1905b. Über quantitative Bestimmungen von Stickstoffverbindungen im meerwasser. Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel). Bd. 8: 81-98.

Redfield AC. 1942. The processes determining the concentration of oxygen, phosphate and others organic derivatives within the depths of the Atlantic Ocean. Papers Phys. Oceanogr. Meteorol. 9 (2): 1-22.

Redfield AC. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. Am. Scientist, 46: 205-22.

Redfield A, Ketchum B. Richards F. 1963. The influence of organisms on the composition of sea water. The Sea, 2: 26-27, Hill MN (ed.), NY.

Reid JJ Jr. 1959. Evidence of South Equatorial Countercurrent in the Pacific Ocean. Nature, Lond. 1841: 209-210 with respect to the 1000 decibar surface. Tellus, Vol. 13. 489-502.

Richards FA. 1965. Anoxic basins and fjords. In: Chemical Oceanography, Riley JP, and Skirrow (eds.) Vol. 1: 611 - 645. Academic Press, NY.

Richards FA, Vaccaro RF. 1956. The Cariaco Trench, an anaerobic basin in the Caribbean Sea. Deep-Sea Res., 3: 214-228.

Richardson AJ, Schoeman D. 1958. Climate impact on plankton ecosystems in the northeast Atlantic. Science, vol. 305, N° 5899:1609 – 1612.

Rowe GT. 1980. Bioproductivity of Upwelling Ecosystems. Barber RT, Vinogradov MY, (eds.). Springer, Berlin.

Ryther JH. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. Science, 166:72-76.

Ryther JH, Dunstan WM. 1971. Nitrogen, phosphorous and eutrophication in the coastal marine environment. Science, 171.1008-1013.

Stefansson U, Richards FA. 1963. Processes contributing to the nutrient distributions off the Columbia River and the Strait of Juan de Fuca. Limnol. Oceanog., 8: 394-410.

Strickland JDH. 1968. Continuous measurements of in vivo chlorophyll-a, precautionary note. Deep-Sea Res. 15: 225-227.

Strickland JDH. (ed.). 1970. The ecology of the plankton off La Jolla, California in the period April through September, 1967. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. California 17: 1-103.

Strickland JDH. 1972. Research on the marine planktonic food web at the Institute of Marine Resources: A review of the past seven years of work. Oceanogr. Mar Biol. Ann. Rev. 1972, 10: 349- 414.

Sugiura J. 1965. Effect of organic matter on composition of sea salt in sea water bubbles. Proc. Int. Conf. Cloud Physics, Tokyo and Sapporo: 47-51.

Thomas WH. 1966. Surface nitrogenous nutrients and phytoplankton in the north eastern Tropical Pacific Ocean. Limnol. Oceanogr. 11: 393- 400.

Tsuchiya M. 1975. Subsurface counter currents in the eastern equatorial Pacific Ocean. J. Mar. Res. 33: 145-175.

Vaccaro R F, Ryther JH. 1960. Marine phytoplankton and the distribution of nitrite in the sea. Journal du Conseil Permanent International pour I'Exploration de la Mer, 25 (3): 260-271.

Walsh JJ. 1975. A spatial simulation model of the Peru upwelling ecosystem. Deep-Sea Res, Vol.22: 201-236.

Walsh JJ. 1980. Shelf-sea ecosystems. In: Longhurst A R (ed.) Analysis of marine ecosystems. Academic Press, New York, p. 159-196

Walsh JJ, Dugdale RC. 1971. Un modelo de simulación del flujo de nitrógeno en el sistema de afloramiento de Perú. Inv. Pesq. 35 (1): 309-330.

Walsh JJ, Whitledge TE, Esaias WE, Smith RL, Huntsman SA, Santander H, Rojas de Mendiola B. 1980. The spawning habitat of the Peruvian anchovy *Eng aulis ring ns* J. Deep-Sea Res. 27(1A): 1-27.

Whitledge TE. 1980. Fate of nutrient enrichment on continental shelf as indicated by de C/N content of bottom sediments. Proceedings of the 12 th International Liege Colloquium on Ocean Hydrodinamics.: 4-13,1981. Elsevier-Scientific Publishing Co, Amsterdan, The Netherlands.

Whitledge TE. 1981. Nitrogen recycling and biological populations in upwelling ecosystems. In: Coastal Upwelling of bottom sedimenting, Richards F. (ed.): 257-273. American Geophysical Union, Was. DC., USA.

Wooster WS, Gilmartin M. 1961. The Peru – Chile Undercurrent. J. Mar. Res. 19. 97-122.

Wooster WS, Chow TJ, Barret I. 1965. Nitrite distribution in Peru waters. J. Mar. Res., 23 (3): 210-221.

Zuta S, Guillén O. 1970. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. Bol. Inst. Mar Perú, 2 (5): 157-324.

Zuta S, Urquizo W. 1972. Temperatura promedio de la superficie del mar frente a la costa peruana, periodo 1928-1969. Bol. Inst. Mar Perú Vol. 2 (8): 459-520.

Zuta S, Rivera T, Bustamante A. 1978. Hydrologic aspects of the main upwelling areas off Peru. In Upwelling Ecosystems, Boje R. and Tomczak M. (eds.): 235-257. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

10. DESNITRIFICACIÓN

10.1 Características generales

La desnitrificación ha sido señalada como uno de los procesos que determina el balance del nitrógeno en el mar y es definida como la reducción del nitrato (NO_3) a un producto final gaseoso, nitrógeno molecular (N_2) u óxido nitroso (N_2O). El proceso es realizado por bacterias que usan el nitrógeno como un aceptor de hidrógeno, cuando las concentraciones de oxígeno declinan a niveles muy bajos o son indetectables a consecuencia de la desnitrificación (Dugdale et al. 1977).

En aguas anóxicas no pueden sostenerse las formas normales de vida, en ese ambiente solo viven formas especiales de bacterias, las cuales utilizan el oxígeno de los iones sulfato (SO_4^{-2}) en lugar del oxígeno disuelto para sus procesos metabólicos, respiración anaerobia. Estos procesos tienden a la formación del ácido sulfhídrico (H_2S) como producto final (Riley 1989). Bacterias nitrificantes aeróbicas: *Nitrosomonas marina* (sedimentos), *Nitrococcus oceanus* (océano). Bacterias denitrificantes anaeróbicas: Pseudomonas, *Thiobacillus denitrificans, Desulfovibrio desulphuricum.*

El proceso de desnitrificación ha sido estudiado por medidas directas en el Pacífico Norte (Goering 1968) y también en base a la interrelación entre concentración de nitratos y densidad (Goering et al. 1973, Codispoti y Richards 1976). Con técnicas similares se estudió la ocurrencia de desnitrificación en la costa de Perú (Fiadeiro y Strickland 1968). En cada uno de los estudios señalados la cantidad de nitrato removida de la columna de agua no fue grande (10-20% de la concentración inicial).

Las concentraciones subsuperficiales de oxígeno disuelto son muy bajas en la región del Pacífico Este, debido a que existe una fuerte termoclina debajo de la superficie del mar entre 50 y l00 m. El bajo nivel de oxígeno origina un máximo secundario de nitritos debajo de dicha termoclina; el primer máximo ocurre dentro de la zona eufótica. En la figura 84 se muestra las diferentes formas de nitrógeno: N_2O, NO_2, NO_3 y NH4+ y sus vías de transformación en aguas costeras subsuperficiales de Perú NITROP-85.

El nitrato es la forma más abundante, el amonio tiene un máximo dentro de la zona eufótica (25 m) y debajo de la termoclina sus concentraciones son relativamente constantes. Por otro lado, el segundo máximo de nitritos se presenta mejor desarrollado a 200 m (Elkins et al. 1978, Hahn 1981) (Fig. 85).

El término "deficiencia-oxígeno" se usa para describir ambientes donde ocurre la desnitrificación pero no la reducción de sulfato (Cline y Richards 1972). En el Pacífico tropical Este, el agua es deficiente en oxígeno y la desnitrificación es el proceso respiratorio predominante cuando el nivel de oxígeno disuelto declina debajo de 0,15 mL/L (Codispoti y Richards 1976), también puede ocurrir en concentraciones de agua moderadamente oxigenada (Hahn 1981).

La materia orgánica controla el nivel de oxígeno disuelto y también directa o indirectamente la desnitrificación. La abundancia del material orgánico aparentemente no solo determina la tasa de desnitrificación sino, también sus productos en los siguientes procesos (Hahn 1981):

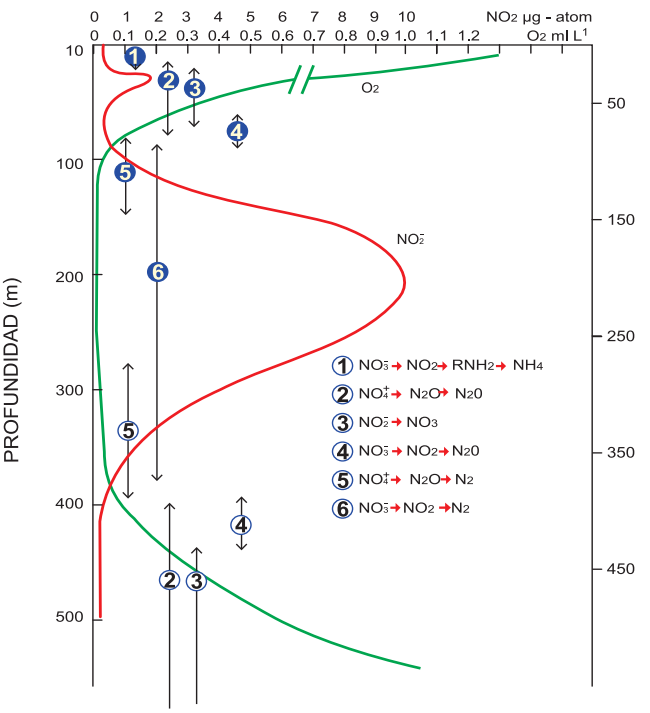


Figura 84.- Formas de nitrógeno y vías de transformación en el océano, a diferentes profundidades de la columna de agua, NITROP-85. Friederich et al., 1985

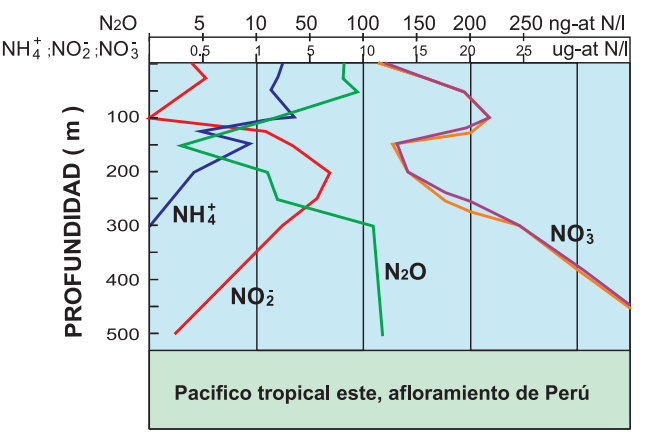


Figura 85.- Perfiles de N²O (ng at. N/L), amonio, nitrito y nitrato (µM) en un área de afloramiento costero de Perú, marzo 1976. Hahn, 1981

1. En aguas moderadamente oxigenadas con suficiente materia orgánica disponible, un producto significante de la desnitrificación es el óxido nitroso (N_2O).

2. Conforme las proporciones del oxígeno disuelto y de la materia orgánica disponibles cambian en favor de la materia orgánica debido al consumo de oxígeno durante el proceso bioquímico de oxidación, el nitrógeno molecular (N_2) se vuelve el principal producto de la desnitrificación.

3. En la zona de transición, la producción de N_2O es máxima desde que la tasa de desnitrificación incrementa más rápido que la proporción de N_2O y el nitrógeno molecular cambia.

Debido a su baja concentración en el agua de mar el N_2O no ha sido de mucho interés; sin embargo, varios estudios del ambiente marino han examinado el rol del océano en el ciclo del N_2O atmosférico. Aunque es difícil comprender totalmente ese rol, se han establecido dos puntos:

a. en regiones amplias el agua de mar de ciertas profundidades puede estar considerablemente supersaturada respecto a las concentraciones atmosféricas de N_2O.

b. los océanos como un todo probablemente actúan como una fuente neta del N_2O atmosférico.

El oxido nitroso (N_2O) ha sido implicado en las reacciones atmosféricas que llevan a la destrucción del ozono en la estratósfera (Crutzen 1981); también es un potente gas de invernadero "greenhouse" con mayor capacidad de absorción de la radiación, lo cual lo habilita para contribuir al calentamiento en la tropósfera (Houghton et al. 1990). Algunas manifestaciones directas de la perturbación global han sido detectadas en reservorios de N_2O. El rol de los océanos como fuente o pérdida de N_2O a la atmósfera es incierto (Capone 1991), pero ellos juegan un rol central en el ciclo del N_2O y pueden actuar como fuente o pérdida para ese gas (Dore et al. 1998).

Aparentemente el nivel bajo de oxígeno es una condición necesaria pero no suficiente para que ocurra el proceso de desnitrificación. La materia orgánica controla grandemente el nivel de oxígeno disuelto e influye en el control directo e indirecto de la desnitrificación, a través de la distribución de los organismos desnitrificantes en la columna de agua. En la región del segundo máximo de nitrito las condiciones son diferentes, 5% de las bacterias marinas son capaces de reducir nitrato o nitrito a nitrógeno molecular o amonio, mientras la mitad de ellas pueden reducir nitrato a nitrito si hay suficiente materia orgánica. La mayoría de bacterias parecen vivir en las capas superiores hasta 500 m de profundidad donde la materia orgánica es suficiente. En la región del segundo máximo de nitrito, el oxígeno disuelto es suficientemente bajo para favorecer la desnitrificación.

10.2 Eventos de desnitrificación en Perú

Desde 1972 han ocurrido tres procesos documentados de desnitrificación con ácido sulfhídrico en áreas abiertas de la costa y un máximo de nitrito ha sido encontrado más cerca del ecuador (8°S) que lo anteriormente conocido (10°S) NITROP-85.

10.2.1 1974-1975

En los antecedentes encontrados sobre observaciones realizadas a lo largo de la costa del Perú, la desnitrificación ocurre normalmente dentro de la capa deficiente de oxígeno pero rara vez el proceso llega hasta el final (Codispoti et al. 1980). Solo dos casos de completa desnitrificación que lleva a la reducción de sulfato, se han reportado para el período 1974-1976, en el que figura el evento que ocurrió en febrero-marzo 1974 (Sorokin 1978). En ese año, la concentración de nitrito llegó hasta 11 μM a 50 m de profundidad fuera de la costa y hubo una zona de completa ausencia de nitrato y acumulación de ácido sulfhídrico sobre la plataforma a 7°30´S.

Durante febrero- mayo 1975, en el periodo de anomalías frías, se encontró señales de un estado inicial de desnitrificación con máximos de nitrito superficial fuera de la costa y debajo de 100 m de profundidad (Patzert et al. 1978).

10.2.2 1976

Una masiva desnitrificación ocurrió en la región de 15°S, bajo condiciones inusuales en abril 1976, centro de afloramiento estudiado también en cruceros del R/V Anton Bruun (1965) y R/V Thompson (1969), ambos en el periodo marzo-abril. Durante el proyecto CUEA (1976) se realizó investigación en el barco R/V Alpha Helix con isótopos radioactivos de C_{14}, fijación de N_{15} de nitrato y amonio y Si_{30} para medidas de Si $(OH)_4$. Además del consumo de nutrientes se estudió su regeneración por el grazing del zooplancton, biomasa del zooplancton y la composición del fitoplancton (Dugdale et al. 1977).

Los nitratos tenían distribución inusual mostrando un decrecimiento con la profundidad. Las muestras de nitratos fueron de concentración indetectable (Fig. 69) y el olor de H_2S fue identificado fácilmente en las botellas de muestreo Nansen (1 de abril 1976). Posteriormente (dos días más tarde), un nuevo muestreo

del área de distribución anómala, Línea C-5, CUEA, (Figs. 86, 87) indicó que concentraciones de nitratos en profundidades entre 130 y 175 m continuaron indetectables y también las de nitrito (NO_2), presentando altas concentraciones arriba y debajo de esas profundidades, pero en una capa de menor espesor (150-175 m). Los perfiles de amonio (NH_4) mostraron un pico coincidente con el área libre de nitrato, silicato y fosfato, distribución clásica del amonio, silicato y fosfato en la columna de agua resultante de la desnitrificación en ambientes anóxicos. (Fig. 87). La presencia de H_2S y ausencia de nitrato son muy características en esa condición. La acumulación de NH_4+, PO_4^{-3} y Si $(OH)_4$ son causadas por la oxidación de materia orgánica acompañando la reducción primero de NO_3 y luego de SO_4 (Richards 1965). En sedimentos, los principales aceptores de electrones son en orden de preferencia: oxígeno, nitrato, nitrito, manganeso, sulfato, y dióxido de carbono (Froelich et al. 1969).

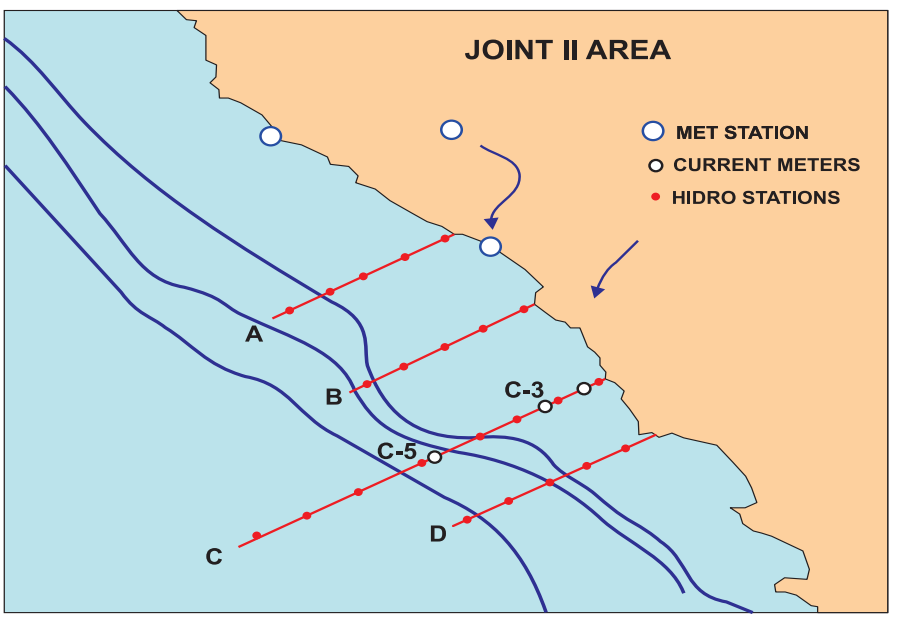


Figura 86.- Ubicación de estaciones de Líneas A, B, C, y D-A de CUEA-JOINT-II. Desnitrificación en San Juan, 1976. Dugdale et al., 1976

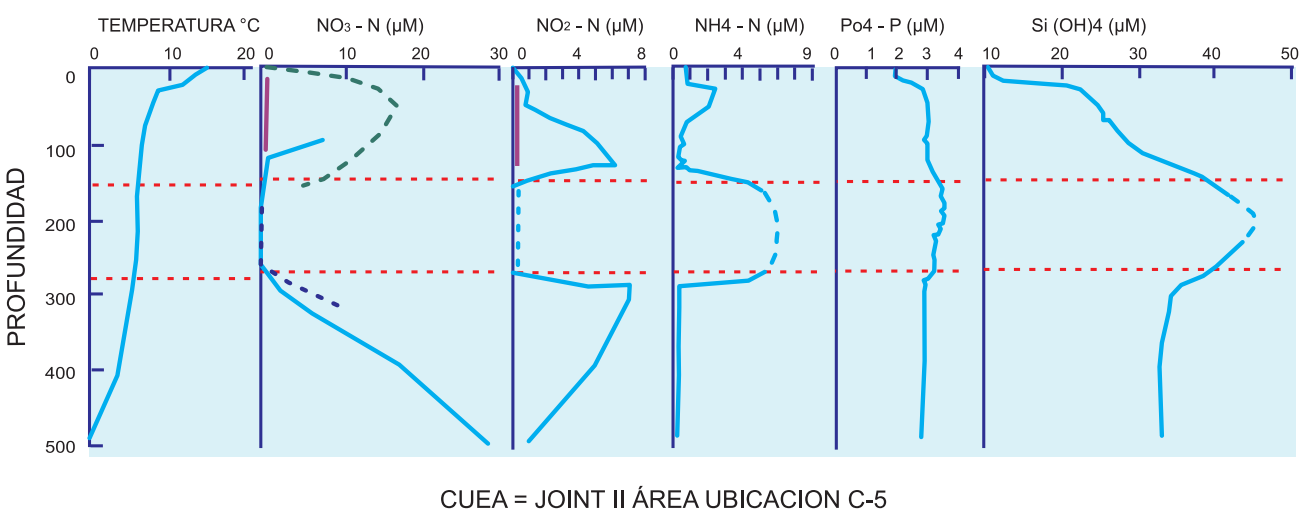


Figura 87.- Perfiles de temperatura (°C) y nutrientes (µM) en el proceso de desnitrificación Est. 5, CUEA-JOINT II. Dugdale et al., 1977

Aparentemente, Dugdale et al. (1977) efectuó las primeras observaciones de desnitrificación completa reportadas en mar abierto, desde que este proceso ocurre con mayor frecuencia en áreas cerradas como bahías, fiordos con una limitada comunicación hacia el mar adyacente. La capa desnitrificada observada en abril de 1976 estuvo contenida dentro de la ES-CSME con dirección hacia el polo, una corriente cálida y salina originada en la costa norte de Perú y alimentada con aguas ecuatoriales (Wooster y Gilmartin 1961). Esta corriente puede ser identificada por bajas concentraciones de oxígeno, alta salinidad y la presencia de alta concentración de nitritos, una región deficiente de oxígeno a lo largo de la costa del Perú y la ocurrencia de una alta concentración de nitrito al norte de Callao, extendiéndose hacia el sur hasta el norte de Chile (Wooster et al. 1965).

El flujo de esa corriente fue hacia el polo con un débil flujo noroeste cerca de la superficie (Wooster y Gilmartin 1961). El espesor de la capa con alto nitrito incrementó en el curso de la corriente con suaves picos en los perfiles del norte, en el sur mostraron doble pico, que podrían ser interpretados como resultado de una depresión dentro de la capa rica de nitrito (Wooster et al. 1965). El perfil de nitrito de la figura 87 puede ser interpretado como resultado del mismo proceso que produce los perfiles de doble pico descritos (Dugdale et al. 1977).

Debido a que los perfiles son claramente resultado de la desnitrificación (Fig. 87), también sugieren un patrón de procesos en el curso de la corriente con una secuencia de norte a sur, oxígeno bajo y generación de alto nitrito a partir de reducción de nitrato, posterior reducción de nitrito y cuando ambos están completamente agotados se presenta la reducción de sulfato con la evolución de H_2S (abril, 1976).

Las condiciones físicas y químicas descritas, se presentaron durante un período de masivo florecimiento o marea roja del dinoflagelado G*ymnodinium splendens* y que parece ser uno de los más extensos observados, abarcando desde el sur de las islas Galápagos hasta 15°S y aparentemente más al sur. Los registros continuos de fluorescencia mostraron altas concentraciones de clorofila fuera del rompimiento de la plataforma y la superficie del mar fue notablemente rojiza durante el día, reduciéndose la fluorescencia en la noche, indicando un patrón de migración vertical (Blasco 1971).

Las áreas de marea roja ocurren a lo largo de la costa donde se presenta un flujo de agua caliente (Günther 1936). Se conoce que aguas rojas ocurren anualmente en el período de afloramiento débil (enero - febrero). En 1976, la marea roja se presentó más temprano (diciembre) y persistió hasta mediados de mayo (Barber com. personal), ocurriendo también presencia de medusas y mortalidad de organismos en playas. Aparentemente, este fenómeno ocurre en escala de 10-20 años. EI proyecto Coastal Upwelling Ecosystems Analysis (CUEA) tuvo la oportunidad de observar este tipo de alteración, mostrándose que la desnitrificación ocurre intensamente en mar abierto, con H_2S en la columna de agua y donde la reserva del nitrato del afloramiento es muy afectada. En la figura 88 b, c se aprecia claramente la interrelación entre nitrato, nitrito y el déficit de nitrato resultante en el área San Juan (CUEA 1977); así mismo, es evidente la ocurrencia del proceso en la capa de mínima de oxígeno (Codispoti 1981 b).

El máximo secundario de nitrito parece haber alcanzado un incremento y frecuencia en el área después de EN 1972 que marcó una declinación masiva de la población de anchoveta, (Cushing 1981, Thompson 1981). Las primeras observaciones de nitritos fueron hechas a fines de la década del 50 (Wooster et al. 1965) y los cambios notados después de 1972 han persistido (Fig. 89 a, b). La remoción de un gran volumen de la población de anchoveta tiene el potencial para cambiar la estructura del ecosistema y afectar suficientemente la distribución de nutrientes. En la figura 89 b se observa un apreciable déficit de nitrato y según el análisis de datos de la región se ha presentado después de 1972, revelando una relación no lineal de regeneración de nutrientes/producción primaria (Piper y Codispoti 1975, Codispoti y Packard 1980, Codispoti 1983).

10.2.3 1985

En el Perú, niveles altos de nitritos se registraron en el norte entre 7°S y 10°S (febrero – marzo 1985) sugiriendo un gran incremento en desnitrificación marina. Las aguas deficientes en oxígeno con un máximo superficial de nitritos fuera de la costa alcanzaron 23 μM en la estación 16 (Fig. 69 a, b), las causas de esta situación podría incluir una anomalía fría que siguió a EN 1982–83 (Codispoti et al. 1986). Como antecedente puede señalarse que el área tiene un contenido de oxígeno menor de 0,05 mL/L y máximas de nitritos, indicando que la desnitrificación es el principal proceso en esa zona.

En 1985 las concentraciones de nitrito fueron mayores de 1 μM en aguas poco profundas deficientes de oxígeno, excepto cerca de 11°S donde un flujo de agua hacia la costa con bajos nitritos separó el área del máximo secundario. En Pimentel - Huarmey (7°S-10°S) se encontraron también altos niveles de nitritos en la columna de agua, las mayores entre 200 y 300 m y sobre la plataforma, el máximo 23 μM a 24 m (Est. 16), lo cual es raro en esa latitud (Fig. 90). El valor parece

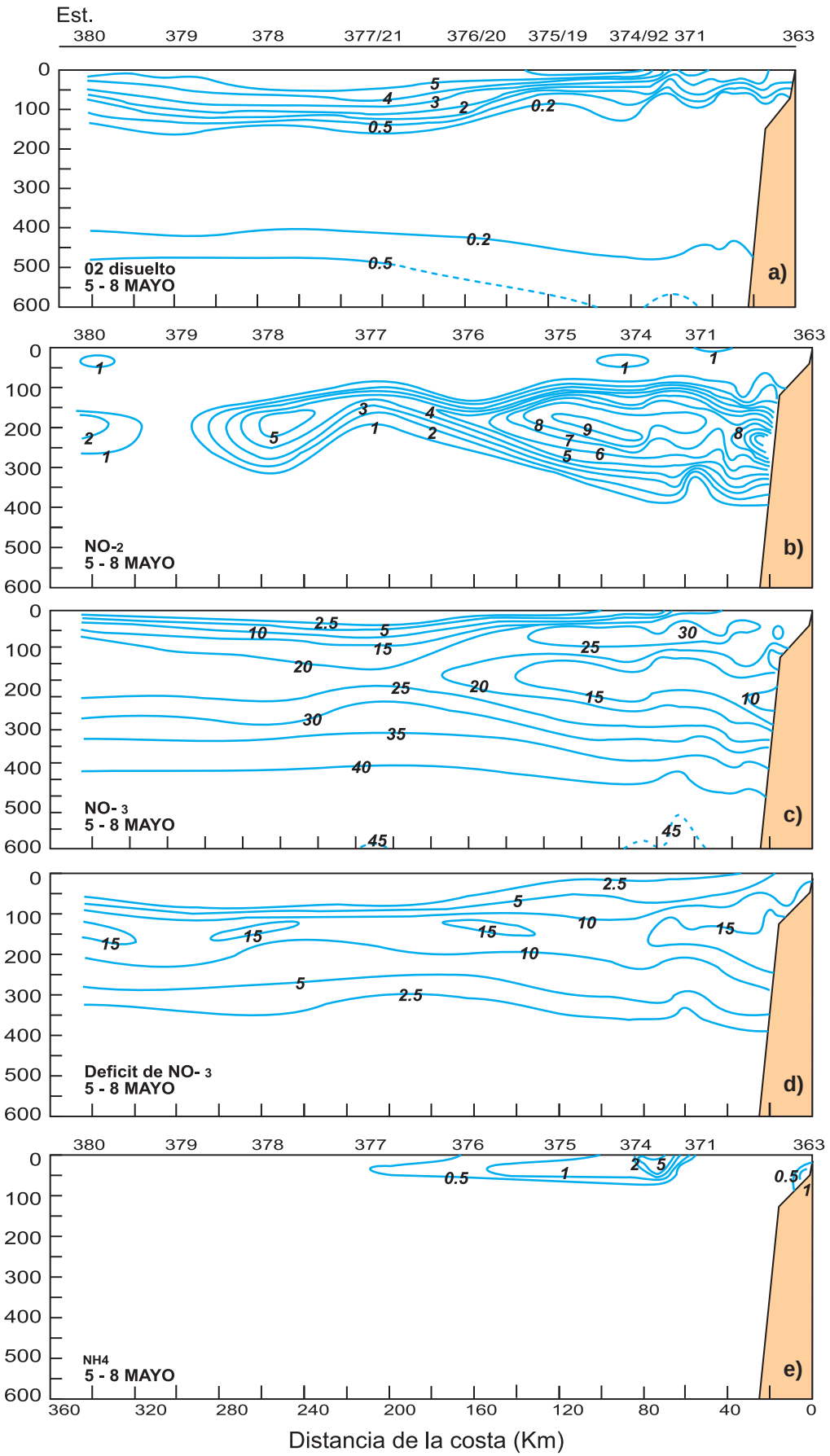


Figura 88.- Distribución de oxígeno disuelto, nitrito, nitrato, déficit de nitrato, amonio en el afloramiento de San Juan, CUEA, 1977. Codispoti, 1983

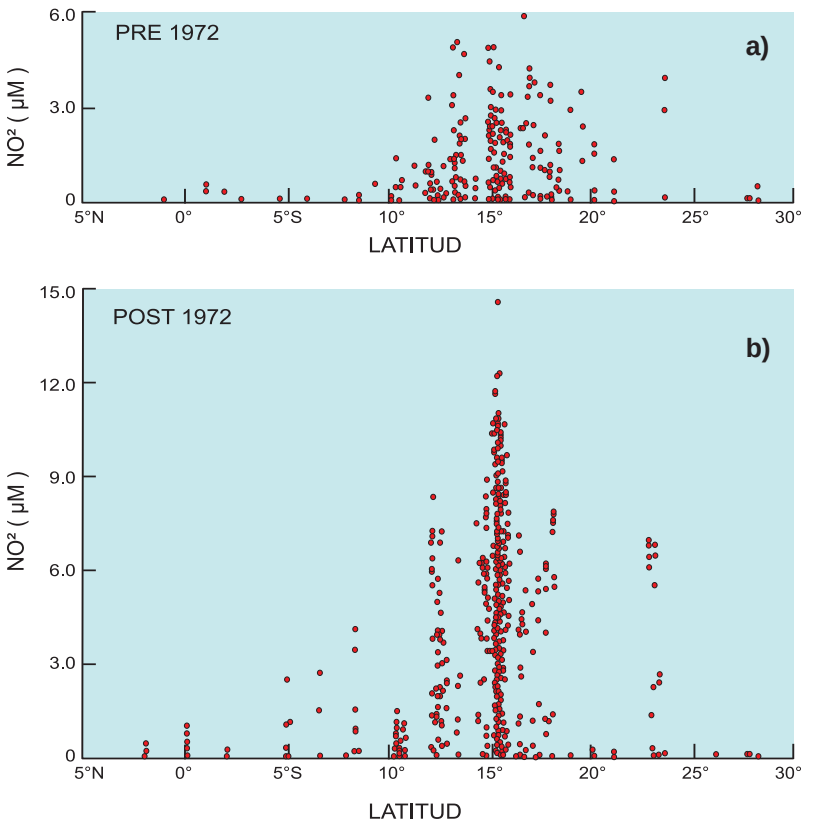


Figura 89.- Nitrato versus latitud dentro de 200 km frente a la costa peruana. Codispoti y Packard (1980), Codispoti (1983)

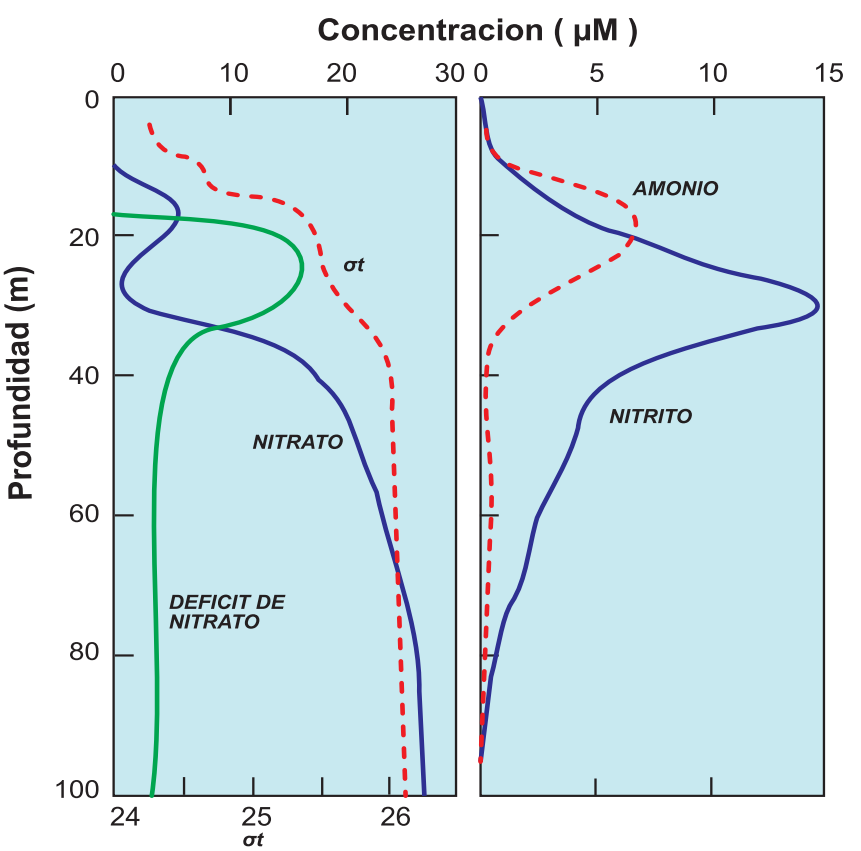


Figura 90.- Perfiles de nitrato, nitrito, amonio (µM), Est. 16 de máximo nitrito fuera de la costa. NITROP- 85. Codispoti et al., 1986

ser el más alto observado en mar abierto; el flujo mencionado ocurrió en el límite norte típico del segundo máximo de nitrito, normalmente encontrado entre 100-400 m y de l0°S-25°S (Codispoti y Packard 1980), sugiriendo que el máximo del norte no fue una extensión de esa característica. El único sitio de completa desnitrificación con total consumo de nitrato, nitrito y presencia de ácido sulfhídrico se encontró en San Juan (Est. 107) a 50 m (Codispoti et al. 1986). Características adicionales se dan en la distribución de nitritos.

Es difícil interpretar la variación estacional de condiciones oceanográficas en Perú aun considerando solo temperatura (Enfield 1981); se asume que algunas condiciones inusuales como la desnitrificación podrían resultar de dicha variabilidad estacional desde que condiciones similares se observaron entre febrero y abril en otros años. Los cambios estacionales podrían ser, en parte, responsables del desarrollo del intenso máximo de NO_2 fuera de la costa; las características observadas estuvieron en relación con una isopicna de densidad estacional que se presentó muy superficial (α_t = 26,0). Sin embargo, no es posible atribuir todos los cambios al ciclo estacional; por ejemplo la superficie de densidad (26,0 sigma-t) en el área de máximo nitrito se observó a una profundidad de 39 m, un nivel muy superficial no observado anteriormente desde que el promedio histórico es de 90 m. Además, el máximo de nitrito (NO_2) más profundo, segundo máximo se encontró entre 7°S y 10°S y tiene solo un antecedente en datos de 1975.

Las observaciones de 1985, también sugieren que la desnitrificación no es necesariamente más débil durante la estación de menor afloramiento costero. Los cambios observados en ese año pueden relacionarse particularmente a la escasa profundidad de la isopicna de 26,0 α_t en el extremo exterior del máximo de nitrito, sobre la plataforma y fuera de la costa a 10°S. Ese nivel de densidad se caracterizó por bajo contenido de oxígeno y altas concentraciones de nitrato (30 μM), antes de la desnitrificación y su superficialidad abastece de nutrientes a la zona eufótica favoreciendo la producción primaria.

Existe evidencia de una intensidad variable del proceso de desnitrificación (Codispoti et al. 1986). Los eventos de completa desnitrificación y producción de ácido sulfhídrico ocurren en Perú pero su frecuencia no es conocida. Sin embargo, cambios menos pronunciados en la materia orgánica y en el suministro de oxígeno disuelto pueden tener grandes efectos en el régimen de desnitrificación (Codispoti y Packard 1980, Codispoti 1981). Por lo tanto, existe la posibilidad de que la producción de ácido sulfhídrico ocurra frecuentemente, pero las escalas espacio temporales son muy pequeñas para ser observadas por cualquier programa de muestreo.

REFERENCIAS*

Desnitrificación

Blasco D. 1971. Composición y distribución del fitoplancton en la región del afloramiento de las costas peruanas. Inv. Pesq. 35 (1). 65 -112.

Capone DG. 1991. Aspects of the marine nitrogen with relevance in the dynamics of nitrous and nitric oxide. In: Rogers JE, and Whitman WB. (eds.) Microbial Production and Consumption of Greenhouse Gases: Methane, Nitrogen Oxides and Halomethanes. American Society of Microbiology Was. DC: 255-275.

Cline JD, Richards FA. 1972. Oxygen deficient conditions and nitrate reduction in the Eastern tropical North Pacific Ocean. Limnol. Oceanogr.17: 885-900.

Codispoti LA. 1980. Temporal nutrient variability in three different upwelling regimes. In FA Richards (ed.) Coastal upwelling. Coastal and Estuarine Sciences. Vol. 1, American Geophysical Union, Washington DC, pp 209-220.

Codispoti LA. 1980. The effect of mixing and regeneration on the nutrient content of upwelling.

Codispoti LA. 1981a. On nutrient variability and sediments in Upwelling Regions, In: Coastal Upwelling, Suess and Thyede (eds.): 125-145. Plenum Press.

Codispoti LA. 1981b. Temporal nutrient variability in three different upwelling regions, In Coastal Upwelling, Richards F. (ed.), American Geophysical Union, Wash., DC.: 209-220.

Codispoti L A. 1983. Nitrogen in upwelling systems, p. 5 13-564. In E. J. Carpenter and D. G. Capone [eds.], Nitrogen in the marine environment. Academic.

Codispoti LA, Richards FA. 1976. An analysis of the horizontal regime of denitrification in the Eastern tropical north Pacific. Limnol. Oceanogr. 21: 379-388.

Codispoti LA, Packard TT. 1980. Denitrification rates in the eastern tropical South Pacific. Journal of Marine Research, 38: 453-477.

Codispoti LA, Christensen JP. 1985. Nitrification, denitrification and nitrous oxide cycling in the eastern tropical South Pacific Ocean. Mar. Chem. 16: 277-300.

Codispoti LA, Dugdale RC, Minas HJ. 1980. A comparison of the nutrient regimes off northwest Africa, Peru, and Baja California, Rapports et Proces-Verbaux des Reunions, International Council for the Exploration of the Sea, publicado en 1982 Rapp. P-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer 180: 177-194.

Codispoti LA, Friederich GE, Packard TT, Glover HT, Kelly PJ, Spinrad RW, Barber RT, Elkins JW, Ward BB, Lipschultz F, Lostanau N. 1986. High nitrite levels off northern Peru: Asignal of instability in the marine denitrification rate. Science. 233: 1200-1202.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

Crutzen P. 1981. Atmospheric chemical processes of the oxides of nitrogen, including nitrous oxide. In: Denitrification, Nitrification and Atmospheric Nitrous Oxide, Delwiche CC. (ed.): 17- 44. Willey, NY.

Cushing DH. 1981. The effect of El Niño upon the Peruvian anchoveta stock. In: Coastal and Estuarine Sciences 1, Richards F. (ed.) 449-457. American Geophysical Union Was. DC., USA.

Dore JE, Popp BN, Karl DE, Sansone FJ. 1978. A large source of atmospheric nitrous oxide from subtropical North Pacific waters. Nature 396: 63-66.

Dugdale RC, Goering JJ, Barber RT, Smith RL, Packard TT. 1977. Denitrification and hydrogen sulphide in the Peru upwelling region during 1976. Deep-Sea Res. 24: 601-608.

Elkins J W, Wofsi SC, McElroy M B, Kolb C E, Kaplan W A.. 1978. Aquatic sources and sinks for nitrous oxide. Nature 275: 602–606.

Enfield DB. 1981a. Annual and Non seasonal Variability of Monthly Low-Level Wind Fields over the Southern Eastern Tropical Pacific. Reprinted from Monthly Weather Review, Vol. 109 (10): 2178- 2190, American Meteorological Society, USA.

Enfield DB. 1981b. El Niño Pacific Eastern Boundary Response to Interannual Forcing. In:Resource Management and Environmental Uncertainty: Lessons from Coastal Upwelling Fisheries, Glantz M, and Thompson JD. (eds.): 213-254. J. Wiley & Sons, Inc

Enfield DB. 1981c. Thermally driven wind variability in the planetary boundary layer above Lima, Peru. J. Geophys. Res., 86: 2005-2016.

Fiadeiro M, Strickland JDH. 1968. Nitrate reduction and the occurrence of a deep Nitrite maximum in the ocean off the west coast of South America. J. Mar Res., 26 (3): 187-201.

Froelich PN. 1969. Analysis of organic carbon in marine sediments. Limnol. Oceanogr.

Froelich PN. 1979. Marine phosphorus geochemistry. PhD. thesis. Univ. Rhode Island, Kingston 322 pp.

Froelich PN, Golden B, Pilkey OH. 1971. Organic carbon in sediments of the North Carolina continental rise. Southeast. Geol. 13: 91-97.

Goering JJ. 1968. Denitrification in the oxygen minimum layer of the eastern tropical Pacific Ocean. Deep Sea Res., 15: 157-164.

Goering JJ, Nelson DM, Carter JA. 1973. Silicic acid uptake by natural populations of marine phytoplankton. Depp-Sea Res. 20: 777-789.

Gunther ER. 1936. A report on oceanographic all investigations in the Peru coastal current. Discovery Reports 13: 107-276.

Hahn J. 1981. Nitrous oxide in the oceans. In: Denitrification, Nitrification, and Atmospheric Nitrous Oxide. Delwiche CC. (ed.) 191-242. Wiley, NY.

Houghton JT, Jenkins GJ, Ephraums JJ. eds. 1990. Climate Change: The IPCC Scientific Assesment. Cambridge University Press, Cambridge.

Patzer WC, Cowles TJ, Ramge CS. 1978. El Niño Watch Atlas of Physical, Chemical and Biological Oceanographic and Meteorological Data. Scripps Institution of Oceanography, Ref. Ser. Number 78-7.

Piper DZ, Codispoti LA. 1975. Marine phosphorite deposts and the nitrogen cycle. Science 188:15-18

Piper DZ, Codispoti LA. 1975. Marine phosphorite deposts and the nitrogen cycle. Science 179: 564-565.

Sorokin Y. 1978. Description of primary production and of the heterotrophic microplankton in the Peruvian upwelling region. Oceanology 18:62-71.

Rasmussen CE, Schunk RW, Sojka JJ, Wickwar VB, de la Beaujardiere O, Foster J, Holt J, Evans DS, Nielsen E. 1986. Comparison of simultaneous Chatanika and Millstone Hill observations with ionospheric model predictions. Journal of Geophysical Research 91: doi: 10.1029/JA091iA06p06986. issn: 0148-0227.

Richards FA. 1965. Anoxin basins and fjords. In: Chemical Oceanography. Riley JP, Skirrow G. (eds.): 611-645. Academic Press, London.

Riley J P. 1989. Chemical Oceanography. 2nd. ed. Academic Press, New York Vol. 9,10.

Thompson JD. 1981. Climate, Upwelling and biological Productivity. Some Primary Relationships. In: Resource Management and environmental Uncertainty: Lessons from Coastal Upwelling Fisheries, Glantz MH and Thompson JD (eds.): 13-33. Wiley J. & Sons, NY. USA.

Wooster W, Gilmartin M. 1961. The Perú-Chile Undercurrent. J. Mar. Res. 19: 97-122.

Wooster WS, Chow TJ, Barret I. 1965.Nitrite distribution in Peru Current waters. J. Mar.Res. 23: 210-221.

11. CICLOS BIOGEOQUÍMICOS

Un ecosistema natural es estable cuando los procesos básicos como natalidad, mortalidad, crecimiento, deterioro, absorción de nutrientes y eliminación de desechos se encuentran en equilibrio. En dichos procesos los materiales y el flujo de energía pasan por un ciclo; cuando se agota cualquier material de ese ciclo se altera todo el sistema.

El mar incluye una diversidad de ecosistemas muy relacionados entre sí, aunque tiene profundidades hasta 11.000 m, la luz solo penetra en la capa superficial, la profundidad de la parte iluminada o zona eufótica varía considerablemente según la turbidez del agua, alcanzando máximos de profundidad en los mares centrales y hasta 30 m como promedio en zonas costeras; no obstante, la fotosíntesis no es mayor en los primeros metros debido a que el fitoplancton es escaso.

Los depósitos de nutrientes en los sedimentos del fondo marino tienen grandes cantidades de estructuras de organismos que reflejan procesos químicos. La mayoría de ciclos biogeoquímicos son afectados por procesos biológicos. En el ciclo de nutrientes las principales sales están controladas químicamente y las conservativas tienen un largo tiempo de permanencia del que se obtiene una distribución uniforme. Los ciclos biogeoquímicos son interdependientes; las actividades de las bacterias sulfurosas tienen importantes implicaciones respecto a la geoquímica de otros elementos como carbono, fierro y oxígeno: un ciclo importante en el océano es el de azufre.

El término de nutrientes "pre-formados" (de origen inorgánico) fue definido como una medida del contenido de nutrientes de un área de agua cuando se hunde bajo la capa superficial (Redfield et al. 1963, Dugdale 1976). Las diferencias en el contenido de nutrientes "pre-formados" no muestran grandes variaciones entre perfiles de distribución de nitrato y fósforo porque el contenido promedio de estos elementos en el agua está casi siempre en la misma proporción a la requerida por los organismos marinos. Sin embargo, también la materia viva o muerta se transporta lejos de la capa superficial por procesos de difusión vertical y retorna a dicha capa. La figura 91 muestra un esquema simplificado de los patrones de consumo o asimilación y de regeneración de nutrientes en un ecosistema de afloramiento (Dugdale (1972).

El intercambio de elementos químicos entre el agua y la biomasa se realiza mediante un proceso cíclico que comprende dos fases: síntesis y regeneración. En la primera se utilizan elementos necesarios o nutrientes para el crecimiento de productores primarios o fitoplancton; en la segunda fase o regenerativa dichos elementos son devueltos al agua como productos de excreción y descomposición de organismos, su influencia en la composición del agua depende de su actividad fisiológica.

En el reciclamiento de elementos en el océano, el aspecto más importante es la tasa a la cual los nutrientes limitantes son reducidos. El nitrato, fosfato y sílice disuelto generalmente, se encuentran debajo de los niveles de saturación requeridos para una tasa máxima de crecimiento del fitoplancton.

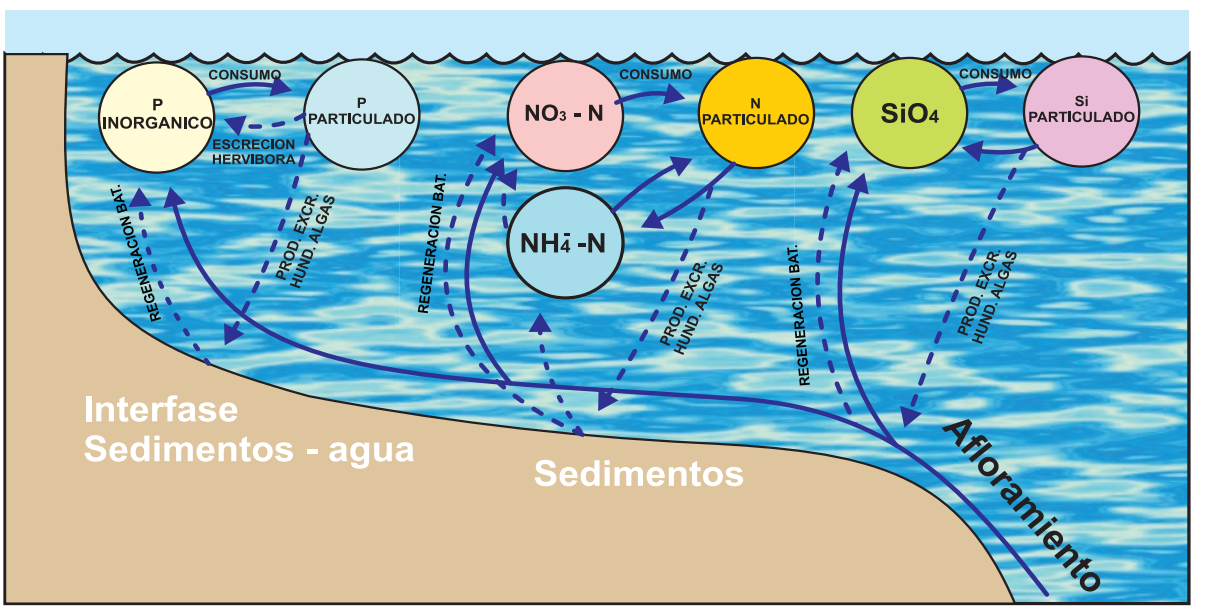


Figura 91.- Consumo y regeneración de nutrientes: diagrama de circulación de fósforo, nitrógeno y sílice en un ecosistema de afloramiento. Dugdale, 1972

El ciclo de sílice (Si) es relativamente simple y envuelve solo formas inorgánicas provenientes de disolución de estructuras de organismos muertos. El ciclo del fósforo (P) también es simple, el PO_4 orgánico se hidroliza a P inorgánico disponible para el fitoplancton. A diferencia de esos ciclos, el del nitrógeno es complejo porque ocurre en muchas formas con transformaciones difíciles y compuestos orgánicos como urea (Fig. 92). Su regeneración en la columna de agua resulta de actividad de bacterias y excreción de animales marinos (zooplancton), especialmente bajo la forma de amonio, comprende la nitrificación (de bacterias) y la reducción de compuestos de nitrato o desnitrificación (otro grupo de bacterias).

11.1 Ciclo del Nitrógeno (N)

El ciclo se caracteriza por una secuencia de cambios continuos en los cuales el nitrógeno atmosférico y compuestos nitrogenados son convertidos por la nitrificación y fijación de nitrógeno en sustancias que pueden ser utilizadas por algas. Las sustancias retornan a su estado previo con la declinación de las algas y el proceso de desnitrificación.

El nitrógeno es importante componente de aminoácidos y proteínas y es uno de los elementos nutritivos esenciales de plantas y animales. Su ciclo es el más complicado; la producción primaria usa el nitrógeno proveniente del afloramiento (patrón de viento), la concentración o reservorios del ciclo geoquímico, biológico y del reciclamiento por interacciones biológicas.

El ciclo del nitrógeno incluye la transferencia entre biósfera, litósfera, atmósfera e hidrósfera en varias formas químicas. En la atmósfera, existe en forma de moléculas o nitrógeno molecular (N_2), una forma muy estable; también se encuentra en pequeña cantidad combinado con el oxígeno en forma de óxidos nitrogenados. En la litósfera, el nitrógeno existe principalmente como ión nitrato NO_3 y amonio NH_4^+. En la hidrósfera el nitrógeno se encuentra como nitrógeno disuelto (N_2), como ión nitrato disuelto (NO_3) y en pequeñas cantidades de nitritos, amonio y urea. La biósfera contiene nitrógeno combinado en las proteínas de plantas y animales.

El ciclo general del nitrógeno comprende el ciclo externo: atmósfera, litósfera, hidrósfera y también incluye la conversión del nitrógeno molecular en ión nitrato y amoniaco. La conversión del nitrógeno a esas formas iónicas se conoce como la "fijación del nitrógeno", consiste en cualquier proceso de combinación del nitrógeno molecular (N_2) con otros elementos por medios químicos o por acción bacterial.

11.1.1 Ciclo del nitrógeno en el sistema marino

El estudio del ciclo del nitrógeno se ha intensificado en las últimas décadas por ser un constituyente clave en la vida de la Tierra, siendo impulsado por mejorar el conocimiento de los factores que controlan la productividad del océano donde se asume que este elemento es limitante (McCarthy y Carpenter 1983, Thomas 1966). Además, el aspecto más importante es su disponibilidad en los océanos ya que puede controlar su capacidad para fijar el CO_2 atmosférico. El record geológico indica que el proceso clave del ciclo del nitrógeno varía simultáneamente con la producción primaria y con el cambio del clima en escala de largo término, pudiendo causar importantes alteraciones en la dinámica total del cambio climático global (Capone 2000).

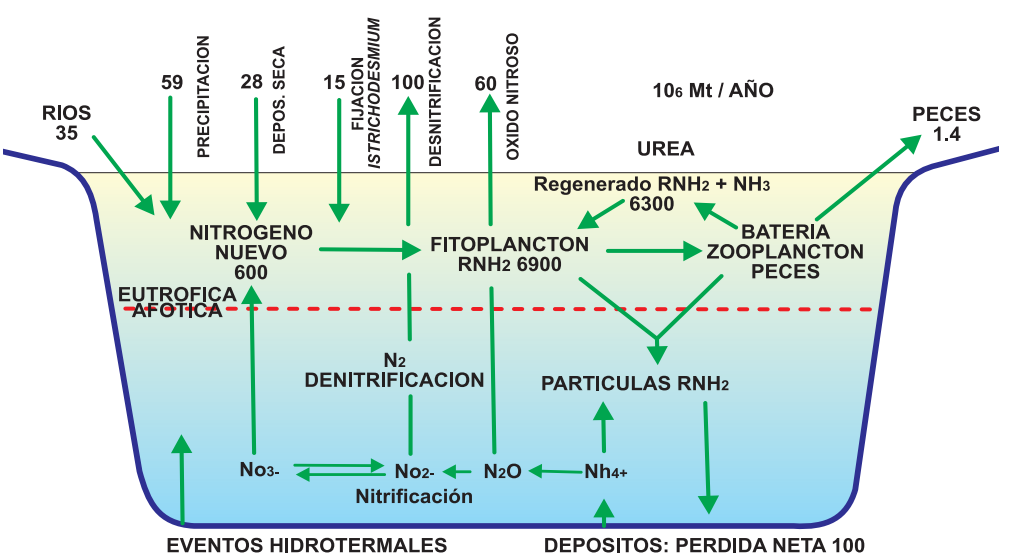


Figura 92.- Ciclo oceánico de nitrógeno, estimados en megatones por año. Fogg, 1978

En el mar se distinguen: el ciclo oceánico, el ciclo en la zona eufótica y el ciclo entre la zona eufótica y el agua profunda, el primero y tercero tienen tiempos de turnover o renovación de mil años. El ciclo en la zona eufótica tiene turnover de días. El nitrógeno combinado dentro de la materia particulada se sedimenta en agua profunda y es parcialmente retornado a la zona eufótica en forma de nitrato; la tasa del flujo ascendente de "nitrógeno nuevo" es el determinante principal del límite máximo de biomasa en un área dada. Dentro de la zona eufótica el nitrógeno es reciclado rápidamente por bacterias y excreción de organismos; en áreas oligotróficas el amonio y la urea constituyen la principal fuente para mantener el crecimiento del fitoplancton (Fogg 1982).

Las transformaciones bioquímicas del nitrógeno en agua marina son similares a las de ambientes terrestres, pero en el ambiente marino tienen otras características, como la del nitrógeno combinado que parece ser el principal factor que limita la producción orgánica en el mar, la comprensión de su ciclo es de importancia básica.

11.1.2 Ciclo Oceánico

11.1.2.1 Ingresos

A. Fijación Biológica de N_2

Los procesos de fijación comprenden la combinación del nitrógeno atmosférico con otros elementos por medios químicos o acción de bacterias, para formar compuestos de nitrógeno.

El reservorio más grande es el gas disuelto dinitrógeno (N_2) en concentraciones de mM y representa el 23x106 Tg (1Tg =1012 g). Las concentraciones varían grandemente en función de temperatura y solubilidad dependiente de la salinidad. El exceso de N_2 (anomalías de saturación) puede ocurrir a través de la desnitrificación microbiana (Cline y Ben-Yaakov 1973), a través de presión o de anomalías de temperatura, por ejemplo después del afloramiento y calentamiento superficial (Scranton 1983).

En el agua de mar están presentes dos gases en concentraciones de trazas: el óxido nitroso (N_2O) y óxido nítrico (NO), el primero ocurre a concentraciones de 10-50 mM (Capone 1996). Las formas inorgánicas primarias no gaseosas de nitrógeno disuelto son nitrato (NO_3^-), nitrito (NO_2^-) y amonio (NH_4^+); debajo de la termoclina permanente existen grandes reservorios 677 Tg N (Fuhrman y Capone 1991).

El nitrito tiene concentraciones mucho más bajas que el nitrato, el primer máximo ocurre cerca de la base de la zona eufótica y el segundo máximo a mayor profundidad. Las concentraciones de amonio varían entre ambientes; en áreas oligotróficas las concentraciones están cerca del límite de detección por métodos colorimétricos convencionales (<0,03 μM), en ambientes subóxicos y anóxicos se incrementan. Concentraciones altas se encuentran en aguas cerca de la costa provenientes de diferentes descargas (Ryther y Dunstan 1971).

Bronk et al. (1994) detectaron que en sistemas marinos, el nitrógeno orgánico disuelto (NOD) también puede representar una fuente grande de nitrógeno. Los análisis de nitrógeno orgánico se han focalizado en proteína (DNA) y clases específicas de nitrógeno orgánico disuelto y particulado (NOP).

En el ciclo oceánico la mayor contribución es la fijación biológica de O_2 por medio de algas azul-verde (*Trichodesmium=Oscillatoria);* la fijación por bacterias heterotróficas en la columna de agua o sedimentos es muy pequeña. Otra alga simbiótica similar es *Richelia*, ocasionalmente abundante contribuye con pequeño porcentaje al total del requerimiento del nitrógeno por el fitoplancton. La fijación de *Trichodesmium* se asume que ocurre entre 30°N y 35°S.

B. Eventos Hidrotermales

Flujos de ríos, precipitación, deposición seca de partículas o fase gaseosa. El aporte de nitrógeno inorgánico y orgánico a través de ríos incluyendo la forma particulada, es la fuente principal de nitrógeno combinado para las áreas costeras (Caraco y Colé 1999). El nitrógeno orgánico e inorgánico también ingresa al océano por deposición atmosférica húmeda y seca (Cornell et al. 1995). Algunas formas gaseosas de nitrógeno (NH_3), también pueden representar fuentes en ciertas áreas costeras (Paerl 1993). El nitrógeno es removido del océano por desnitrificación y evasión gaseosa, sedimentación en el fondo marino y producción de biomasa marina (Law y Owens 1990, Jahnke 1996).

11.1.2.2 Pérdidas

Desnitrificación.- La desnitrificación es la conversión de formas oxidadas de N a productos finales gaseosos (Knowles 1982). Ese proceso ocurre cuando el nitrito y el nitrato son usados como aceptores de electrones en la respiración con producción de N_2; es el medio para la oxidación orgánica cuando el contenido de oxígeno es bajo en el agua de mar.

Oxido nitroso (N_2O).- Los océanos son una fuente importante de óxido nitroso para la atmósfera.

Ciclo entre zona eufótica y agua de profundidad.- El flujo de nitrato dentro de la plataforma continental es balanceado por el detritus sedimentado o exportado a profundidad. Los estimados de la producción primaria

basados en el "nitrógeno nuevo" (afloramiento o mezcla) opuesto al "nitrógeno regenerado" en la zona eufótica, se basan en la asimilación de nitrato y amonio (NH_4^+).

Ciclo dentro de la zona eufótica.- En el ciclo de la zona eufótica, el nitrógeno es rápidamente regenerado produciéndose amonio por bacterias y por la mayoría de animales como producto final del metabolismo. La urea generalmente en concentraciones de 5 μM, es la forma de nitrógeno preferida por el fitoplancton después del amonio y antes que el nitrato, frecuentemente constituye la mayor parte del total del nitrógeno que es asimilado.

En el mar los desechos orgánicos de procesos vitales, que se realizan en la superficie, bajan continuamente hacia la profundidad donde una parte es interceptada, otra se descompone y otra continúa hacia el fondo donde las especies bentónicas que viven en sedimentos reciben su alimento. Aunque los nutrientes llegan constantemente al fondo del mar los mecanismos para que estos vuelvan a reciclarse son comparativamente lentos y débiles. Las corrientes y turbulencias sirven para devolver algunos nutrientes a la superficie, pero se produce una gran pérdida neta hacia el fondo.

Un resultado negativo del reciclamiento deficiente es que generalmente, la concentración de nutrientes disueltos en el agua marina es baja y limita el ritmo de crecimiento de los organismos. Por el contrario, en las regiones costeras ricas en recursos marinos, la acción de los vientos, el proceso de afloramiento y el aporte de los ríos se combinan para sostener una biomasa grande. Los gradientes verticales de nutrientes son una función de la producción biológica y estructura de la comunidad (Margalef y Estrada 1981).

11.1.2.3 Procesos

Las formas combinadas inorgánicas, no gaseosas de nitrógeno disuelto son nitrato (NO_3), nitrito (NO_2) y amonio (NH_4). Gran parte de lo que se conoce actualmente sobre las transformaciones del nitrógeno en el océano, se infirió inicialmente del análisis de patrones espaciales y temporales de distribuciones de nitrógeno inorgánico. Concentraciones altas son características de ambientes de afloramiento y eutróficos costeros y, los valores más bajos se encuentran en aguas superficiales de los giros tropicales.

La fracción principal de nitrógeno orgánico permanece aún sin ser caracterizada y hay evidencia de que esa fracción podría consistir de restos de paredes celulares de bacterias (MacCarthy et al. 1998). Las transformaciones entre formas orgánicas e inorgánicas del ciclo marino del nitrógeno son generalmente a través de actividad biológica (Fig. 84), e incluyen:

- El consumo e incorporación de formas inorgánicas de nitrógeno dentro del nitrógeno orgánico.
- La regeneración y excreción de nitrógeno inorgánico principalmente como amonio (NH_4) a partir de formas orgánicas de nitrógeno.
- La oxidación del amonio y nitrito en la nitrificación.
- La reducción de nitrato o nitrito a productos finales gaseosos, N_2 y N_2O en la desnitrificación.
- La reducción ("fijación") de N_2 a NH_4.

En la mayoría de estos procesos la actividad de las bacterias es dominante (Capone 2000).

La nitrificación es un proceso de dos pasos que comprende primero la conversión de NH_4 a NO_2 seguido por la oxidación de NO_2 a NO_3. Estas reacciones son catalizadas por grupos de bacterias: aeróbicas, autotróficas y oxidantes de nitrito. Las grandes reservas de nitrato en la profundidad del océano evidencian el principal rol de los organismos nitrificadores.

La desnitrificación biológica es la conversión de formas oxidadas de nitrógeno a productos finales gaseosos (Knowles 1982), las vías de desnitrificación son:

NO_3	→	NO_2	→	O	→	N_2O	→	N_2
Nitrato		Nitrito Nítrico		Oxido		Oxido		Dinitrógeno

Las vías que llevan a la producción de N_2O y N_2 representan pérdida de nitrógeno utilizable (combinado) para los ecosistemas marinos, por lo que el NO_2 es un punto clave en el ciclo de nitrógeno como intermedio en la nitrificación y reducción asimilatoria y también desasimilatoria de nitrato. La desnitrificación ocurre en proporciones significativas en ambientes pelágicos.

11.1.2.4 Resumen del Ciclo

Los medios para el estudio del ciclo de nitrógeno son muchos y variados, constantemente se desarrollan nuevos métodos. En un nivel amplio, los medios para estudiarlo son observacionales (distribuciones temporales y espaciales) o experimentales en agua y sedimentos. Los métodos directos de trazadores son preferidos a las vías específicas de transformación biológica de nitrógeno (Harrison 1983). El nitrógeno tiene un radioisótopo (N_{13}) con un período de vida breve que limita su utilidad en las aplicaciones de campo; en contraste, el isótopo estable de nitrógeno N_{15} está disponible en una variedad de formas útiles para determinar tasas de vías específicas.

La aplicación matemática que describe el ciclo del nitrógeno en el océano y prueba los conceptos de los procesos implicados en esa actividad se originó con Redfield et al. (1963); Dugdale (1967) y Riley (1967). El modelaje se ha vuelto una herramienta indispensable en el cual se integra el conocimiento del ciclo marino del nitrógeno ubicando ese conocimiento dentro de un marco de trabajo más amplio.

Harvey (1927), Redfield (1958) y Redfield et al. (1963) fueron los primeros investigadores en formular el modelo geoquímico relacionando el incremento de nutrientes en la profundidad del océano con la regeneración de bacterias aeróbicas, acoplada a la nitrificación y la sedimentación de materia orgánica planctónica. Desarrollaron relaciones estequiométricas (proporciones cuantitativas entre los elementos químicos implicados en una reacción) entre la composición de la materia orgánica planctónica y macronutrientes liberados durante la descomposición aeróbica, conocidas como ecuación Redfield:

$$(CH_2O)\ 106\ (NH_3)_{16}\ (H_3PO_4)+138\ O_2 \rightleftarrows 106\ CO_2+16\ HNO_3+H_3PO_4+122\ H_2O$$

Las proporciones del modelo de Redfield dieron una visión inicial importante dentro de procesos microbianos claves, en la profundidad del océano, amonificación, nitrificación y desnitrificación. La tasa Redfield 106:16:1 para la tasa molecular de CO_2: NO_3:PO_4 puede ser usada para predecir las concentraciones de nutrientes inorgánicos resultantes de regeneración del material de algas basada en el grado de utilización de oxígeno en agua profunda. Generalmente, el nitrógeno es asimilado por las algas y luego ingresa en la cadena heterotrófica circulando dentro de la red alimentaria por algún tiempo; la desintegración orgánica lo devuelve al fondo marino desde donde puede reiniciar el ciclo ascendiendo nuevamente a la zona eufótica. Las bacterias desintegrantes proporcionan mecanismos para su retorno a la atmósfera.

Los altos niveles de producción resultan en un gran transporte a los sedimentos, incrementando el contenido orgánico en ellos (Jahnke 1996). Un aspecto particularmente importante en el ciclo del nitrógeno es el acoplamiento de la nitrificación-desnitrificación en sedimentos superficiales. La nitrificación es un proceso aeróbico, que consume oxígeno y produce NO_3 de la oxidación de NO_2 y NH4. Por otra parte, la desnitrificación requiere generalmente condiciones de bajo oxígeno y oxida el nitrógeno como NO_3 y materia orgánica como substrato. La desnitrificación puede obtener su nitrato del flujo de las aguas superiores sobrenadantes o de la nitrificación de sedimentos (Koike y Sorensen 1988).

Los dos procesos parecen exclusivos respecto a su requerimiento de oxígeno; sin embargo, los gradientes intensos de O_2, NH_4, y NO_3 les permiten operar en forma estrecha de un proceso a otro y en muchos casos parece que la nitrificación ayuda a proveer condiciones para ambos procesos y los substratos para la desnitrificación.

El modelo Redfield describe adecuadamente la distribución de nutrientes a través de gran parte de la profundidad del océano; no obstante, frecuentemente hay desviaciones de la distribución de nutrientes en relación a esa tasa C106:N16:P1 la cual, se obtiene solo en cultivos de laboratorio con mínima limitación de nutrientes (McCarthy y Goldman 1979). Diferentes áreas han sido identificadas en base a esas anomalías y dentro de ellas dominan los procesos del ciclo de nitrógeno (Fanning 1992, Longhurst 1998).

En el océano Pacífico se han encontrado aguas a profundidades medias con niveles muy bajos de oxígeno y con diferencias insignificantes en relación al modelo de Redfield (Hattori 1983) y respecto a nutrientes (N), las cuales son debido al inicio de la reducción de nitrógeno por las bacterias y a procesos de desnitrificación que consumen NO_3. Los principales sitios de desnitrificación son las grandes extensiones de aguas anóxicas en el Pacífico tropical Este (norte y sur) y en el océano Indico (Hattori 1983). Asimismo, se ha observado que el carbono inorgánico disuelto baja excesivamente con relación al consumo de nitrato (producción neta de carbono orgánico) según la tasa Redfield (Sambrotto et al. 1993). Similares anomalías se han encontrado en la serie de tiempo de una estación en Bermuda, Atlántico (Michaels et al. 1994).

Los estudios han avanzado derivando un nuevo parámetro denominado N, el cual considera las desviaciones de la estequiometria de Redfield durante la descomposición de materia orgánica y regeneración de nutrientes: $N = (NO_3^-+16\ PO_4^+ +290) \times 0{,}87$. El valor 2,90 ajusta N a cero, cuando se consideran los reservorios globales de nitrógeno y fósforo. El parámetro N ha sido usado para identificar desviaciones positivas y negativas de los valores canónicos de Redfield, por ejemplo, se ha encontrado exceso de nitrógeno inorgánico en relación al fósforo en profundidades medias del Atlántico Norte, sugiriendo que el exceso de nitrógeno regenerado en relación al fósforo resulta de sedimentación de material enriquecido con nitrógeno por fijación de N_2 en aguas próximas a la superficie (Michaels et al. 1996, Gruber y Sarmiento 1997).

11.1.2.5 Nitrógeno como nutriente limitante

Gran parte del interés en el ciclo del nitrógeno, deriva de la observación general que considera el nitrógeno como factor limitante para el crecimiento de producción primaria y/o acumulación de biomasa en el océano. El concepto de limitación de nutrientes aún se discute actualmente y fue originalmente derivado de la Ley de Liebig (Ley del mínimo). La visión más simple de que el nitrógeno es el nutriente limitante clave, está siendo reemplazada por una perspectiva mucho más dinámica relacionada a la variación estacional en aguas costeras y estuarios (Fisher et al. 1992; Dortch y Whitledge 1992).

En el océano el ciclo del nitrógeno no ocurre aisladamente, sino que está directamente acoplado al ciclo de carbono y a otros elementos importantes necesitados biológicamente en proporciones estequiométricos para balancear el crecimiento como P, S, Mg, y Fe (Fenchel et al. 1998).

En áreas marinas donde hay altas concentraciones de NO_3 y baja clorofila, conocido como HNLC, (Strickland y Parsons 1972), las poblaciones de fitoplancton son limitadas principalmente por fierro (Fe) (Martín 1992). El fósforo también puede ser limitante en ecosistemas tropicales superficiales (Smith 1984). Por otra parte, se ha reconocido que la limitación de nutrientes puede diferir entre especies contemporáneas dentro de un sistema, algunos ejemplos incluyen limitación de sílice (Dugdale y Wilkerson 1998) y fierro a diatomeas (Paerl et al. 1994).

11.1.2.6 Nuevo Nitrógeno y Productividad

El modelo conceptual de Dugdale y Goering (1967) proporcionó un marco de trabajo importante para ubicar estudios del ciclo marino de nitrógeno dentro del contexto de productividad de carbono, ellos reconocieron dos tipos de producción de fitoplancton.

1. "Producción reciclada" (nitrógeno reciclado), que es regenerada a partir de la materia orgánica dentro de la zona eufótica y es tipificada por el NH_4.

2. "Producción nueva" constituida por el nitrógeno transportado desde fuera de la zona eufótica y caracterizada por el NO_3 que es trasladado por difusión o advección ascendente desde reservorios de profundidad. La fijación N_2, la deposición atmosférica de nitrógeno y el nitrógeno derivado de los ríos hacia el flujo costero son formas que representan fuentes de nitrógeno de la zona eufótica (Fig. 92).

El interés en conocer la capacidad de la columna de agua superior para acarrear y exportar el CO_2 atmosférico, estimuló las estimaciones de producción nueva (Eppley y Peterson 1979). Se pueden resumir los diferentes aspectos del ciclo de nitrógeno en algunos puntos importantes (Capone 2000).

- El ciclo biogeoquímico del nitrógeno es relativamente complejo, con compuestos que ocurren en un gran rango de estados de oxidación y en una variedad de formas y fases químicas.
- Entre la diversidad de transformaciones biológicas muchas están restringidas a las procariotas y, la biota de los niveles superiores depende de ellos.
- Las transformaciones realizadas por las bacterias en la fijación de nitrógeno, nitrificación y desnitrificación, determinan la situación y disponibilidad de las formas claves de nitrógeno y hay variación entre sistemas respecto a la importancia de esas vías.
- El ciclo del nitrógeno es una característica importante de todos los ecosistemas marinos y un factor que afecta la producción neta de esos sistemas, susceptibles a alteraciones en varios niveles.
- Los componentes del ciclo del nitrógeno pueden causar importantes alteraciones o reacciones en el ciclo marino del carbono y en la dinámica del cambio climático global.

11.1.2.7 Estimados de ingresos, pérdidas y balance del ciclo

Los procesos y reservorios en el ciclo marino del nitrógeno se ubican generalmente en el contexto del ciclo terrestre y global. Los estimados de las fuentes de nitrógeno gaseoso y nitrógeno inorgánico (NO_3) han sido ajustados en base a los resultados de diversos estudios oceanográficos, como el Estudio de Secciones Geoquímicas del Océano (GEOSECS), el Experimento de Circulación del Océano Mundial (WOCE) y programas de monitoreo en muchas áreas costeras. Por otro lado, hay escasas medidas disponibles de nitrógeno orgánico disuelto (NOD) y nitrógeno orgánico particulado (NOP) debido a las dificultades en los procesos analíticos (Capone 2000).

Se ha logrado la comprensión de la distribución e importancia de los procesos de nitrógeno, pero faltan estimados cuantitativos de flujos y transformaciones internas dentro de muchos sistemas. Debido a la creciente evidencia de perturbaciones en el ciclo del nitrógeno, es apremiante desarrollar la capacidad para predecir cambios que pueden ocurrir en un plazo de tiempo inmediato.

Los estimados de los mayores flujos de nitrógeno en el océano indican que el aporte de ríos alcanza de 21 a 110 TgN /año, (Tabla 7). El nitrógeno atmosférico que ingresa a la superficie del mar varía aproximadamente de 56 a 154 TgN/año, este valor fue revisado recientemente en dirección vertical (ascendente) para incluir la deposición de nitrógeno orgánico disuelto-NOD (Cornell et al. 1995).

Estimados de la fijación pelágica de N_2 tienen un rango de 5 a 100 TgN/año (Capone y Carpenter 1999). Los estudios directos de fijación pelágica de N_2 son muy escasos y limitados en extensión espacial. La fijación béntica de N_2 ha sido estimada como un aporte de 15 TgN/año (Capone y Carpenter 1982).

La demanda de nitrógeno por los productores primarios en la productividad primaria total de océanos del mundo es cerca de 8000 TgN/año (Falkowski et al. 1998). De ese total, la "producción nueva" es un tercio, 2400 TgN/año.

Los estimados de pérdidas de nitrógeno de los océanos a través de sedimentación burial de nitrógeno orgánico particulado (NOP) en grandes extensiones del fondo marino, son escasos y muy difíciles de realizar. Se piensa que los márgenes continentales son áreas claves de gran burial orgánico (Walsh 1991, Hedges y Keil 1995); los estimados tienen un rango de 20-38 Tg N/año.

En las últimas décadas, la desnitrificación ha sido examinada más intensamente, especialmente en los océanos Índico (Naqvi et al. 1982) y Pacifico Tropical (Codispoti y Christensen 1985) y, en las plataformas continentales (Devol 1991); asimismo, se han hecho revisiones de significancia cuantitativa (Codispoti 1995). La desnitrificación en la columna de agua ocurre con pérdidas de 64 a 290 TgN/año, mientras las pérdidas por desnitrificación en sedimentos costeros y plataformas se han estimado de 60 a 90 TgN/año. Otros mecanismos donde el nitrógeno puede ser perdido del sistema marino, incluye la evasión gaseosa de nitrógeno (Law y Owens 1990) y las pesquerías (Capone 2000).

En base a los valores dados en las más recientes revisiones, el ingreso del nitrógeno total es de 100 TgN/año, menor que los estimados para su remoción, sugiriendo un ciclo de nitrógeno no balanceado (Tabla 7). Esto podría deberse a ingresos o a pérdidas sobrestimadas. Sin embargo, no hay razón para asumir un ciclo balanceado de nitrógeno, lo cual puede lograrse solo en grandes escalas de tiempo o escalas de mezcla oceánica (Codispoti 1989).

Tabla 7.- Flujos de Nitrógeno en el Océano (Capone, 2000)

	PROCESOS	FLUJO (Tg. N año^{-1})	REFERENCIAS
Aportes			
	Aportes de ríos	21-110	Walsh (1991), Meybeck (1993), Caraco y Cole (1999)
	Deposición atmosférica	56-154	Cornell et al., 1995
	Fijación del N_2		
	Columna de agua	10-110	Carpenter (1983), Capone et al.(1997), Gruber y Sarmiento (1997)
	Béntica	15	Capone (1983)
	Total	102-389	
Demanda de la producción			
	Planctónica		
	Total	7200	Falkowski et al., 1998
	Envío o transporte	2424	Falkowski et al., 1998
	Béntica-anual neta	160*	DeVooys, 1979
Salidas			
	Sedimentación	16-38	Soderlund y Svensson (1976), McElroy (1983), Hedges y Keil (1995)*
	Desnitrificación		
	Columna de agua	64-290	Hattori (1983), Codispoti (1989, 1995)
	Béntica	60-94	Christensen et al. (1987), Seitzinger (1988), Hattori(1983)
	Otros	10	Liu (1979)
	Total	150-432	

* Asumiendo la tasa de C : N de 10

11.2 Ciclo del Oxígeno

La distribución horizontal de oxígeno disuelto en los océanos refleja el patrón de la circulación, cerca de la superficie las masas de agua del borde Este de los océanos (regiones subtropicales) son casi anóxicas debido al afloramiento y producción. El movimiento de aguas sin oxígeno de profundidad predomina sobre la circulación horizontal.

La hidrósfera contiene oxígeno en estado combinado con el hidrógeno del agua, además se encuentra en pequeñas cantidades en forma de minerales disueltos, oxígeno disuelto y bióxido de carbono.

El oxígeno está presente en grandes cantidades en las siguientes formas:

a. En la atmósfera como oxígeno molecular, O_2
b. En el agua, H_2O
c. En el bióxido de carbono como gas, CO_2
d. En compuestos orgánicos como azucares, almidones y proteínas
e. En iones como el nitrato $(NO_3)^-$ y el carbonato (CO_3^{-2}) disueltos en el agua
f. En muchos tipos de rocas y minerales $(FeOH)_3$, SiO_2

Sin embargo, gran parte del intercambio de oxígeno lo realizan los organismos a través de fotosíntesis. La mayoría de las moléculas en tejidos vegetales formados en ese proceso tienen átomos de oxígeno; los heterótrofos incapaces de formar azúcares a partir del bióxido de carbono y agua, consumen plantas y asimilan sustancias químicas complejas incluyendo el oxígeno. Al pasar estos elementos químicos a través de la red trófica, llegan a los consumidores de otros niveles y terminan convirtiéndose en bióxido de carbono y agua por respiración u otros procesos oxidantes.

El oxígeno orgánico interviene en estas conversiones formando moléculas de CO_2 y H_2O; este proceso completa el ciclo porque el bióxido de carbono y el agua pueden ser reutilizados como materia prima para nuevas síntesis.

11.3 Ciclo del Carbono

El carbono está presente en la Tierra en muchas formas diferentes, su ciclo biológico en los procesos vitales, se relaciona estrechamente con el oxígeno. El carbono es incorporado al tejido orgánico por fotosíntesis y liberado por respiración y desintegración; sin embargo, menos de la mitad del ciclo vital del carbono se efectúa a través de vías biológicas u otras vías orgánicas.

El carbono ingresa al océano desde la atmósfera porque es altamente soluble en el agua, donde se combina con ella para formar los iones carbonato y bicarbonato. Estos iones son formas de enlace de dióxido de carbono y representan la mayor proporción de CO_2 en el agua de mar. Debido al equilibrio de reacciones químicas los límites de carbonato y bicarbonato actúan como reservorio de CO_2: a) cuando el CO_2 es removido por fotosíntesis, la reacción se mueve en sentido opuesto y las formas iónicas liberan más CO_2 libre, por lo cual nunca es limitante, b) cuando el CO_2 es liberado por la respiración de plantas, animales y bacterias, se producen más iones carbonato y bicarbonato.

El bióxido de carbono atmosférico se disuelve fácilmente en el agua de mar y luego algunas moléculas disueltas escapan de ésta hacia la atmósfera; este intercambio ocurre como equilibrio dinámico; es decir, moléculas de bióxido de carbono atmosférico son disueltas constantemente en el mar, mientras las que antes estaban disueltas escapan constantemente al aire. Hay un cambio neto en la proporción que existe entre los compuestos de carbono disueltos y compuestos de carbono atmosférico (Dickson 1983).

El ciclo geoquímico es independiente de cualquier proceso vital, es propiedad inherente a la química del bióxido de carbono y del agua. Como resultado de procesos geológicos que se produjeron hace millones de años, algunos grupos de organismos vivos quedaron atrapados dentro de la litósfera y se han transformado en depósitos de carbón, petróleo y gas natural por medio del calor y presión (fósiles). El hombre descubrió que podía obtener energía mediante la combustión de ellos y actualmente los combustibles fósiles se han convertido en la fuente principal de energía.

La inflamación de combustibles fósiles (carbón, gas y petróleo) es un proceso de oxidación que convierte el carbono del combustible en bióxido de carbono y se puede expresar en forma simplificada:

$$C + O2 \longrightarrow CO2$$

Bióxido de carbono

$$CH4 + 2\ O2 \longrightarrow CO2 + 2\ H2O$$

Gas natural + 2 moléculas de agua

Los mismos productos (CO_2 y H_2O) se obtienen también cuando los componentes líquidos del petróleo como el octano (C_8H_{18}), se queman en el aire. Una parte del bióxido de carbono disuelto reacciona con agua de mar para formar carbonatos que se depositan en el fondo del mar, como carbonato de calcio en forma de precipitados inorgánicos (piedra caliza), o como esqueletos de diversas formas de organismos marinos.

En la actualidad hay aproximadamente 15 veces más carbono encerrado en depósitos de combustible fósil que en la atmósfera, estos depósitos fueron producidos por desequilibrios en el ciclo de carbono. La combustión de carbono y petróleo en la revolución industrial liberó mucho carbono permitiéndole entrar

nuevamente en los ciclos bióticos. La industria va cambiando perceptiblemente el ambiente del hombre al realizar un papel activo en los procesos de reciclaje de la biósfera; la introducción de grandes cantidades de bióxido de carbono en el aire causa efectos dañinos tales como el calentamiento global.

El ciclo simplificado del carbono sumariza los diferentes procesos en general; el CO_2 es convertido de inorgánico a orgánico por fotosíntesis del fitoplancton, el cual es consumido por los niveles tróficos superiores, algo del CO_2 es reciclado como bicarbonato inorgánico, mientras que otra parte se pierde desde la superficie del mar en forma gaseosa (Dickson 1983).

El CO_2 es absorbido en la superficie del océano y es producido en la columna de agua por procesos de respiración y mineralización. En el presente, se estima que alrededor de $5x10^5$ toneladas de CO_2 ocurre como piedra caliza, $12x10^{15}$ en sedimentos orgánicos y existe $38x10^{12}$ t disueltos como carbonato inorgánico. Es difícil determinar la cantidad de carbón transferido a lo largo de diferentes vías, tanto biológicamente como en la geoquímica.

11.4 Ciclo del Fósforo

El fósforo es nutriente esencial para la producción primaria en los océanos y en ese medio se encuentra en tres diferentes formas: fósforo particulado, fósforo soluble y fosfato inorgánico.

El ciclo biológico marino implica el consumo de fosfato inorgánico por el fitoplancton, posteriormente es redistribuido como fósforo orgánico soluble, resultante de la destrucción de material celular y de liberación de fósforo orgánico (metabolismo) de plantas y animales (Parsons y Takahashi 1973).

El flujo del ciclo marino del fósforo es pobremente cuantificado debido a dos factores: la influencia del hombre en flujos de nutrientes de ríos y la complejidad de asociaciones biológicas e inorgánicas del P en aguas costeras. El mejor estimado del flujo de ingreso de P (sin actividad antropogénica) es aproximadamente $10x10^{-9}$ moles–P/cm^2 de superficie del océano/año (Froelich et al. 1982).

En el flujo de fósforo a los sedimentos, 90% del total es en forma de residuos biogénicos o productos de su regeneración:

1. Sedimentos orgánicos (sedimentos hemipelágicos)
2. Carbonato de calcio biogénico
3. Fosforito autigénico
4. Sedimentos metalíferos (de actividad hidrotérmica)

El flujo total de ingresos de fósforo reactivo a los océanos se ha estimado como $10^{+5}x10^{-9}$ cm^2 año. Las pérdidas de fósforo se han descrito en 5 aspectos:

1. Depósito de fósforo asociado a materia orgánica
2. Sedimentación de carbonato de calcio biogénico
3. Depósito de fósforo como fosforitos en los sedimentos debajo de superficies de aguas altamente productivas
4. Depósitos de residuos fosfóricos de peces
5. Absorción inorgánica y precipitación de fosfato de Al y Fe

Ninguna de las pérdidas es responsable de la mayor parte de remoción del fósforo, aunque el 90% del burial o depósito está asociado con los flujos biogénicos. La mayor parte del fosfato regenerado es liberado durante la oxidación de carbono o material orgánico.

11.5 Ciclo del Sílice

El sílice está presente en el agua de mar en solución $(SiOH)_4$, ácido orthosilícico en suspensión. El sílice particulado consiste de estructuras exteriores de diatomeas, silicoflagelados, radiolarios, esponjas y sílice inorgánico en varias formas de minerales.

El ciclo biológico en aguas naturales consiste en la transformación del óxido silicílico a sílice biogénico o amorfo (SiO_2) por organismos y, el proceso reverso de esta transformación por procesos fisicoquímicos de disolución; las diatomeas son los agentes más importantes del ciclo.

El rango de concentración de $Si(OH)_4$ es importante en la zona eufótica en relación con la ecología del fitoplancton del Pacífico tropical Este, donde se reportó 10 μM/L (Thomas 1975) y, para la región de afloramiento de Perú 20 μM/L (Walsh et al. 1971) (1 μM/L=1μg-at Si/L). En aguas pobres fuera de la costa, las concentraciones son muy bajas, 2 μM/L. Su concentración en solución, varía más que cualquier otro elemento en el océano y no es controlada por precipitación de formas hidratadas de Si (Spencer 1976).

El silicato puede, algunas veces, jugar un rol dominante en controlar el ciclo de fitoplancton y la sucesión de especies en sistemas de afloramiento.

El sílice contenido en los frústulos de diatomeas vivas parece estar protegido de la disolución por algún proceso vital, pero la acción digestiva de componentes del zooplancton herbívoro asociado al deterioro de los frústulos, ayudan a su disolución en el océano. La tasa de disolución de estructuras

de radiolarios decrece con el incremento de profundidad, este aspecto ha sido atribuido a las bajas temperaturas y a la alta concentración en aguas profundas de ácido silicílico en solución (Berger 1968), ambos factores pueden contribuir en la formación de sedimentos diatoméicos en las regiones polares (Paasche 1976).

La actividad biológica es un importante factor en el control y distribución de sílice disuelto en el océano y una considerable cantidad entra en los sedimentos (control geoquímico). Debido a la importancia de los procesos de remoción geoquímica, estos han sido estudiados en diferentes investigaciones, asumiendo que ocurren como minerales de arcillas, aluminosilicatos como fases importantes en el agua de mar (drenaje continental, desgaste glacial de las rocas de la Antártica). Existe incertidumbre en los estimados de tasas de la adición de sílice a los océanos y a su sedimentación; es probable que a través del aporte de los ríos se logre un balance con la remoción por sedimentación.

En el ciclo del sílice, su utilización y regeneración es simple porque incluye solo formas inorgánicas; consiste esencialmente en la producción de sílice amorfo a través de la utilización del sílice disuelto y la disolución que sigue a la muerte de los organismos, por lo cual el sílice circula a través de un ciclo "corto" sin muchas fases o pasos.

$SiO_2 + H_2O = H_4SiO_4^0$, sólido

$H_4SiO_4^0 = H+H_3SiO_4$. Solamente ocurre a valores de pH>9, por lo tanto la mayoría de todo el sílice disuelto está presente como $H_4SiO_4^0$ en ambientes naturales.

La solubilidad del sílice amorfo decrece con la temperatura y es acelerada por la sal, debido a esa característica se realiza un reciclamiento rápido en mar abierto. En el reciclamiento, el zooplancton puede facilitar la redisolución (células fragmentadas). En áreas de afloramiento la intensa producción de sílice biogénico puede ser balanceada por altas tasas de disolución en los estratos superiores.

La incorporación del ácido silicílico por el fitoplancton a través de la columna de agua, es dependiente de la fotosíntesis como una fuente de energía y del régimen de luz, por lo tanto, ambos factores pueden jugar un rol en controlar la absorción o consumo (Nelson et al. 1981).

Investigación sobre la dinámica del sílice (perfiles verticales de la incorporación de ácido silícico y disolución del sílice particulado a diferentes intensidades de luz), se realizaron en el afloramiento de San Juan (15°S), usando el isótopo estable Si_{30} para conocer procesos que afectan la utilización y regeneración del ácido silicílico, midiendo tasas de incorporación y de regeneración directamente (Nelson et al. 1981) (Figs. 93-95). El consumo puede ocurrir a tasas sustanciales en la oscuridad, hasta aproximadamente dos veces la profundidad a la cual la fotosíntesis y el consumo de nitrato se realiza; por lo menos hasta la profundidad correspondiente al 0,01% de luz superficial.

La tasa de incorporación de sílice dentro de la zona eufótica es casi uniforme verticalmente, cuando el promedio diario de vientos excede 5 m/s en esa área, continuando a significantes tasas a través de 24 horas, en el área estudiada de Perú. En condiciones de vientos más ligeros (<5 m/s) se desarrolla un máximo intenso cerca de la superficie y también la tasa incrementa significativamente dentro de la zona eufótica (Fig. 93).

Experimentos para determinar dependencia de la luz en la incorporación del ácido silicílico, se realizaron con muestras de profundidad, correspondientes al 50% de luz superficial. En las muestras del estudio se inocularon concentraciones bastante altas de $H_4Si_{30}O_4$ (20-40 μM) para evitar su limitación a las diatomeas. La incubación se realizó bajo condiciones de luz natural en 100-50-30-15-5-1-0,1% de luz superficial (Nelson et al. 1981). Los perfiles verticales del consumo de ácido silicílico y carbono a esas intensidades de luz con vientos fuertes y débiles corresponden a abril 1977 (Fig. 95).

Los perfiles verticales de tasas de asimilación y de contenido de sílice particulado fueron de dos clases: en uno de ellos la tasa específica de incorporación (V) y la concentración de sílice particulado (SiP) fueron bajas y casi constantes en la columna de agua. En la otra clase, V y SiP muestran un pronunciado máximo cerca de la superficie decreciendo bruscamente entre ésta y el 1% de luz superficial (Fig. 95). No se pudo establecer correlación entre características de los perfiles obtenidos, con temperatura superficial, estratificación térmica de la capa de 0-30 m o con el flujo interno – externo (hacia la costa o fuera de ella). En cambio, el promedio diario de velocidad del viento, parece tener un rol principal en determinar las características de los perfiles bajo vientos fuertes y débiles.

La diferencia entre períodos de vientos fuertes (>5 m/s) y débiles (<5 m/s) podría resultar de la exposición del fitoplancton a diferentes regímenes promedio de luz. Durante los vientos débiles, la profundidad de la capa de mezcla no se extiende debajo de la profundidad del 1% de luz (20-30 m). También la mezcla dentro de la capa superficial probablemente fue menos intensa permitiendo a las células

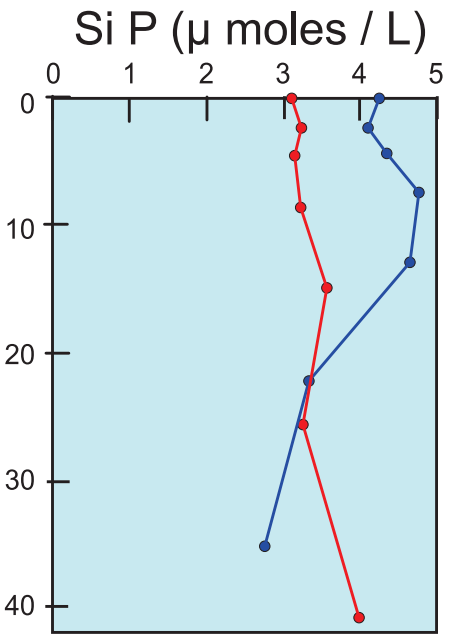


Figura 93.- Perfiles de concentración promedio de sílice particulado (SiP) en Perú, condiciones de vientos intensos (>5m/s) y vientos débiles (<5m/s). Nelson et al., 1981

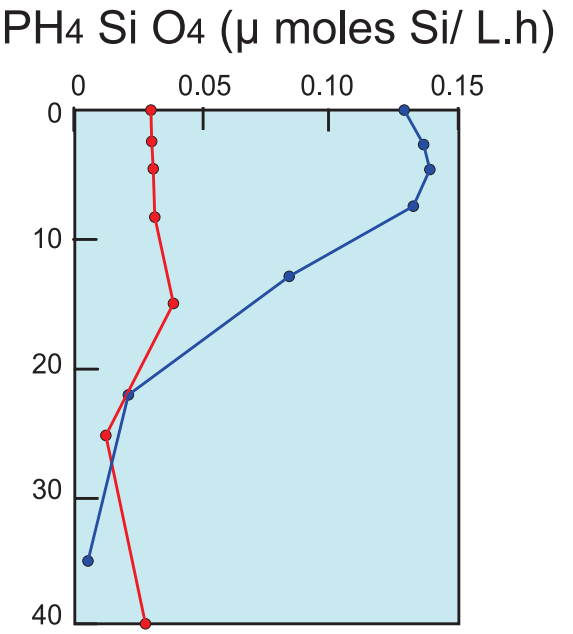


Figura 94.- Perfiles de tasas de asimilación promedio por el fitoplancton en el sistema de afloramiento, y en condiciones de vientos intensos y débiles. San Juan marzo-abril 1977. Nelson et al., 1981

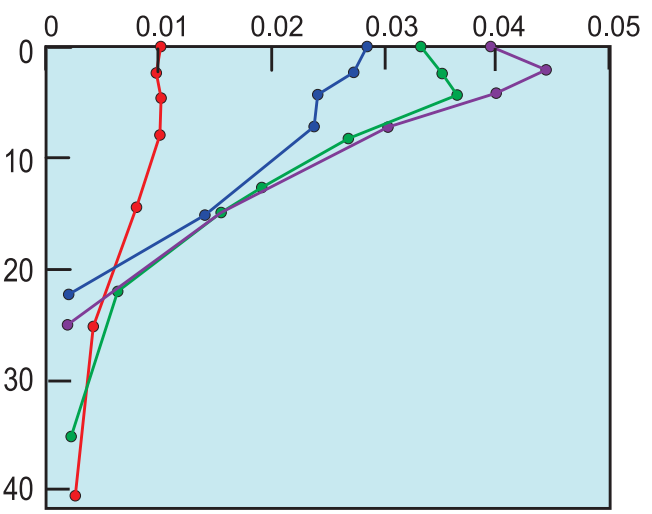


Figura 95.- Perfiles de tasas específicas promedio de ácido silicílico (Vh_4 SiO_4) y carbón (C) en profundidades correspondientes a diferentes porcentajes de luz superficial (Barber et al., 1981) con vientos intensos y débiles. San Juan marzo-abril 1977. Nelson et al., 1981

fitoplanctónicas permanecer por períodos más largos en la parte superior de esa capa, a intensidades de luz de saturación (fotosintéticamente), mientras que las células durante períodos de fuertes vientos (cuando hay mezcla más rápida a través de la capa superficial) estarían más tiempo a bajas intensidades de luz.

El decrecimiento de la tasa de consumo de ácido silicílico y carbono en aguas superficiales con fuertes vientos, sugiere que esos períodos constituyen un ambiente energético pobre para el crecimiento del fitoplancton, debido al incremento de mezcla vertical; así como vientos y afloramiento son suficientemente fuertes para evitar la limitación de nutrientes. Las condiciones óptimas para el crecimiento de fitoplancton se encuentran cuando los vientos son moderados y la turbulencia dentro de la capa superficial es mínima.

En relación a la regeneración del ácido silicílico, los resultados de numerosos estudios han mostrado que el primer nutriente en ser agotado a concentraciones limitantes es el Si, conforme el agua superficial es transportada desde el centro del afloramiento hacia fuera de la costa (Dugdale y Goering 1970). Este aspecto se interpretó considerando los conceptos de que el tiempo de regeneración (disolución) es mayor que el de nitrógeno y fósforo (Dugdale 1972) y además, la excreción de compuestos reducidos de nitrógeno (amonio) es consumida por el fitoplancton, preferentemente la urea como nitrato.

De esta forma, la regeneración de esos compuestos a tasas mucho más altas que la del Si y combinada con el uso preferencial de las algas unicelulares, puede explicar el hecho de que el nitrato permanece en concentraciones de casi 4 μM a 70-80 km en el curso de la corriente desde la fuente de afloramiento, donde el sílice es agotado a niveles casi indetectables y la tasa de incorporación o consumo es limitada por la concentración del substrato (Dugdale y Goering 1970). La regeneración de sílice se produce a altas tasas en afloramientos de Baja California y nor oeste de África. En Perú parece ser mucho más lenta, resultando la declinación del ácido silicílico a concentraciones limitantes cuando el agua es transportada fuera de la costa. La diferencia entre los tres sistemas puede estar relacionada a las diferencias en características de los herbívoros predominantes; cada región es única respecto a su dinámica.

La tasa o proporción de asimilación oscura a incorporación con luz del ácido silicílico, varía de 0,0 a >1 en Baja California y nor oeste de África y, en Perú se encontró un rango de 0,0 a 0,73; en el sistema peruano, no se observó la independencia total de la luz en la tasa de incorporación (Nelson et al.1981).

REFERENCIAS*

Ciclos biogeoquímicos

Nitrógeno

Berger WH. 1968. Planktonic foraminífera: selective solution and paleoclimate interpretation. Deep-Sea Res. 15: 31-43.

Bronk DA, Glibert PM, Ward BB. 1994. Nitrogen uptake, dissolved organic nitrogen release, and new production. Science 265:1843-1846.

Capone DE. 1996 A biologically constrained of oceanic N_2O flux. Mitt Int. Verein. Limnol.25: 105-113.

Capone DE. 2000. The Marine Microbial Nitrogen Cycle. In: Microbial Ecology of the Oceans, Kirchman DL. (ed.). Copyright C 2000 by Wiley-Liss. Inc.:455-493.

Capone DE, Carpenter EJ. 1999. Nitrogen fixation by marine cyanobacteria: Historical and Global perspectives. In: Charpy L and Larbum A. (eds.) Marine Cyanobacteria L´Institut Oceanographique, Monaco pp: 235-256.

Caraco NF, Colé J. 1999. Human impact on aquatic nitrogen loads: A regional scale study using large rivers basins. Ambio 28: 167-170.

Cline JD, Ben-Yaakov S. 1973 Nitrogen/argon ratios by difference thermal conductivity *Deep-Sea Res. (UK)* 20 (8): 763 – 768, 3 fig. I Tab.

Codispoti LA. 1989. Phosphorus versus nitrogen limitation of new and export production. In: Berger, Smetaceek VS, and Wefer G. (eds.) Productivity in the Ocean: Present and Past, Wiley, NY: 377-394

Codispoti LA. 1995. Is the ocean losing nitrate?. Nature 376: 724-730.

Codispoti LA, Christesen JP. 1985. Nitrification, denitrification and nitrous oxide cycling in the eastern tropical south Pacific Ocean. Mar. Chem. 16: 277-300.

Cornell S, Rendell A, Jickells T. 1995. Atmospheric input of dissolved organic nitrogen in the oceans. Nature 376: 243-246.

Devol AH. 1991. Direct measurement of nitrogen gas fluxes from continental shelf sediments. Nature: 349: 319-322.

Dortch Q, Whitledge TE. 1992. Does nitrogen or silicon limit phytoplankton production in the Mississipi River plume and nearly regions?. Cont. Shelf Res. 12: 1293-1309.

Dugdale RC. 1967. Nutrient limitation in the sea: Dynamics identification and significance. Limnol. Oceangr. 12: 685-695.

Dugdale RC. 1972. Chemical oceanography and primary productivity in upwelling regions, Geoforum, 11: 47-61.

Dugdale RC. 1976. Nutrient Cycles. In: The Ecology of the Seas. Cushing D, Walsh JJ. (eds.): 141-172.

Dugdale RC, Goering JJ. 1967. Nutrient limitation in the sea. Dynamics, Identification and Significance. Limnol. Oceanogr. 12: 685-695.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

Dugdale RC, Wilkerson FP. 1998. Silicate regulation of new production in the equatorial Pacific upwelling. Nature 391: 270-273

Eppley RW, Peterson B. 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. Nature, 282: 667-680.

Eppley RW, Renger W, Harrison GE. 1979. Nitrate and phytoplankton production in Southern California coastal waters. Limnol. Oceanogr. 24: 483-494.

Falkowski PG, Barber RT, Smetacek V. 1998. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. Science 281(5374):200-206

Fanning K. 1992. Nutrient provinces in the sea concentrations ratios, reaction rate, and ideal covariation. J. Geophys. Res. 97: 5693-5712.

Fenchel T, King GM, Blackburn TH. 1998. Bacterial Biogeochemistry: The Ecophysiology of Mineral Cicling. Academic Press, San Diego CA, USA.

Fisher T, Peele ER, Ammerman JW, Harding LW. 1992. Nutrient limitation of phytoplankton in Cheasapeake Bay. Mar. Ecol. Prog. Ser .82: 51-63.

Fogg GE. 1983. The ecological significance of extracelular products of phytoplankton photosynthesis. Bot Mar 26: 3–14

Fogg GE. 1982. Marine plankton. In Carr NG and Whitton BA (eds.). The biology of Cyanobacteria. Pp 491-514. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Fuhrman JA, Capone DG 1991. Possible biogeochemical consequences of ocean fertilization, Limnol. Oceanogr., 36(8), 1951–1959.

Garside C, Malone TC, Roels OA, Scharfstein BA. 1976. An evaluation of sewage derived nutrients and their influence on the Estuary and New York Bight. Estuarine Coastal Shelf 4: 281.289.

Gruber N, Sarmiento J. 1997. Global patterns of marine nitrogen fixation and denitrification. Global Biogeochem. Cycles, 11: 235-266.

Harvey HW. 1927. Biological Chemistry and Physics of Seawater. Cambridge, University Press, Cambridge.

Harrison WG. 1983. Use of isotopes. In: Nitrogen in the marine environment, Carpenter EJ. Capone DG. (eds.): 763 – 807. Academic Press, NY.

Hattori A. 1983. Denitrification and dissimilatory nitrate reduction. In: Carpenter, E. J., and Capone, D. G. (eds), Nitrogen in the Marine Environment, pp. 191-232. Academic Press, New York.

Hedges JI, Keil RG. 1995, Sedimentary organic matter preservation: An assessment and speculative synthesis: Marine Chemistry, 49, 81-115.

Holmes RW. 1957. Solar radiation, submarine light and phothosynthesis. In: Treatise on Marine Ecology. Hedgpeth JP. (ed.). Memoir 67. Geol. Soc. Am., Vol. 1: 391-395.

Jahnke RA. 1996. The global ocean flux of particulate organic carbon: Areal distribution and magnitude. Global Biogeochem. Cycles 10: 71-88.

Knowles R. 1982. Denitrification. Microb. Rev. 46: 43-70.

Koike I, Sorensen J. 1988. Nitrate reduction and denitrification in marine sediments. In: Nitrogen cycling in coastal Marine environments, Blackburn TH, and Sorensen J. (eds.): 251-273. Willey NY.

Law CS, Owens NJP. 1990. Significan flux of atmospheric nitrous oxide from the northwest Indian Ocean. Nature: 826-828.

Longhurst A. 1998. Ecological Geography of the Seas. Academic Press, San Diego CA, USA.

MacCarthy M, Hedges JI, Benner R. 1998. Major bacterial contribution to marine organic nitrogen. Science 281: 231-234.

Margalef R, Estrada M. 1981. On upwelling, eutrophic lakes, the primitive biosfere and biological membranes. In: Coastal Upwelling, Richards F. (ed.): 522-539. American Geophysic Union. Was. DC., USA.

Martin JH. 1992. Iron as limiting factor in oceanic productivity. In: Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea, Falkowski P, Woodhead (eds.): 123-137. Plenum Press, NY.

Mc Carthy JJ, Goldman JC. 1979. Nitrogenous nutrition of marine plankton in nutrient-depleted waters. Science 203**:**670–672.

McCarthy JJ, Carpenter EJ. 1983. Nitrogen cycling in near–surface waters of the open ocean. In: Nitrogen in the Marine Environment, Carpenter EJ, Capone DG. (eds.): 487-512. Academic Press, NY.

Michaels AF, Bates NR, Buesseler KO, Carlson CA, Knap AH. 1994. Carbon-cycle imbalances in the Sargasso Sea. Nature 372: 537-540.

Michaels AF, Olson D, Sarmiento JL, Ammerman JW, Fanning K, Jahnke R, Knap AH, Lipschultz F, Prospero JM. 1996. Inputs, losses and transformations of nitrogen and phosphorus in the pelagic North Atlantic Ocean. Biogeochemistry 35: 181-226.

Naqvi SWA, Noronha RJ, Reddy CVG. 1982. Denitrification in the Arabian Sea, Deep-Sea Res., 29, 459-469.

Olson RJ. 1981. Differential photoinhibition of marine nitrifying bacteria: A possible mechanism for the formation of the primary nitrite maximum. J. Mar. Res. 39: 227-238.

Paerl HW. 1993. Emerging role of atmospheric nitrogen deposition in coastal eutrophication: Biogeochemical and trophics perspectives. Can. J. fish. Aquat. Sci. 50: 2254-2269.

Paerl HW, Prufert Bébout LE, Gou C. 1994. Iron-stimulated N_2 fixation and growth in natural and cultured populations of the plankton marine cyanobacteria *Trichodesmium* spp. Appl Environ. Oceanogr. 35: 260-269.

Redfield A. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. Am. Sci. 46: 205-221.

RedfieldAC, Ketchum BH, Richards FA.1963.The influence of organisms on the composition of sea water. In: The Sea Vol. 2, Hill MN. (ed.): 26-77. Academic press, NY.

Riley GA. 1967. Mathematical model of nutrient conditions in coastal waters. Bull. Bingham Oceanogr. Coll. 19: 72-80.

Sambrotto R. N, Savidge G, Robinson C, Boyd P, Takahashi T, Karl DM, Langdon C, Chipman D, Marra J, Codispoti L. 1993. Elevated consumption of carbon relative to nitrogen in the surface ocean. Nature 363: 248-250

Scranton MI. 1983. Gaseaous nitrogen compounds in the marine environment. In Carpenter EJ, Capone DG. Nitrogen in the mnarine environment. New York: Academic Press, 37-64.

Smith SV. 1984. Phosphorous versus nitrogen limitation in the marine environment. Limnology and Oceanography 29(6): 1149-1160.

Strickland JDH, Parsons TR. 1972. A practical handbook of Seawater Analysis. Fish. Res. Board Can. Bull. 167: 311 pp.

Thomas WH. 1966. Surface nitrogenase nutrients and phytoplankton in the north eastern tropical Pacific Ocean. Limnol. Oceanogr. 15: 393-400.

Walsh JJ. 1991. Importance of continental margins in the marine biogeochemical cycling of carbon and nitrogen: Nature, 350, 53-55.

Carbón

Dickson TR. 1983. Química- Enfoque Biológico. E. LINUSA SA. México. 300 pp.

Fósforo

Froelich PN, Bender ML, Luedtke NA, Heath GR, DeVries T. 1982. The marine phosphorus cycle. American Journal of Science, Vol. 282, April, 1982: 474-511.

Parsons TR, Takahashi M. 1973. Biological Oceanographic Processes. Pergamon Press Inc. NY. 186 pp.

Silice

Berger WH. 1968. Planktonic foraminifera: selective solution and paleoclimatic interpretation. Deep-Sea. Res. 15: 31 – 43.

Broecker WS. 1974. Chemical Oceanography. Hartcourt, Brace Jovanovich, (eds.) NY, 214 pp.

Codispoti LA. 1979. Artic Ocean processes in relation to the distribution silicon content of the Atlantic, Mar. Sci. Communications, 5: 361-381.

Dugdale RC. 1972. Chemical oceanography and primary productivity in upwelling regions. Geoforum, 11: 47-61.

Dugdale RC, Goering JJ. (1970) 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity, Limnol. Oceanogr., 12: 196-206.

Nelson DM, Goering JJ, Boissseau DW. 1981. Consumption and regeneration of salicylic acid in three coastal upwelling systems. In: Coastal Upwelling, Richards F. (ed.): 242-256. American Geophysical Union, Was. DC, USA.

Paasche E. 1976. Silicon. In: The Ecology of the Seas. Cushing DH, Walsh JJ. (eds.) Chapter 7: 259-283.

Redfield A, Ketchum B, Richards F. 1963. The influence of organisms on the composition of sea water. In: The Sea, Vol.2, Hill Mn. (ed.) Willey NY: 26-27.

Spencer CP. 1976. The micronutrients elements. In: The Ecology of the Seas. Cushing DH, Walsh JJ. (eds.), Chapter 11: 245-260.

Thomas PJ. 1975. The fouling community on selected oil platforms of Louisiana, with special emphasis on the Cirripedia fauna. Master of Science thesis, Florida State University, Tallahassee.

Walsh DA, Perkins JP, Brostrom CO, HO E, Krebs EG. 1975. J. Biol. Chem. 246: 1968.

Walsh JJ, Kelley JC, Dugdale RD, Frost BW. 1971. Gross features of the Peruvian upwelling system with special reference to possible diel variation. Inv. Pesq. 35: 25-42.

12. CALIDAD DEL AGUA / CONDICIONAMIENTO BIOLÓGICO

12.1 Micronutrientes

Se denominan nutrientes a los elementos que están relacionados funcionalmente a los procesos vitales de los organismos. Generalmente este término se ha usado en oceanografía química casi exclusivamente para macronutrientes, fósforo, silicato y nitrógeno inorgánico, pero algunos constituyentes del agua de mar junto con un gran número de trazas de metales esenciales son también elementos nutrientes (fierro, manganeso, cobre, zinc, cobalto, molibdeno). En comparación con los nutrientes mayores ocurren en bajas concentraciones y en ciertas áreas, los organismos contribuyen con la excreción de cantidades suficientemente grandes de estos elementos en relación a la cantidad total, lo cual facilita su detección. Las vitaminas tiamina, biotina y vitamina B_{12} son necesarias para las algas marinas (Provasoli 1958). El fitoplancton también es capaz de usar algunas formas particuladas y coloidales (Riley 1989).

Al estudiar el fitoplancton, fotosíntesis y nutrientes en aguas de afloramiento del sur de Perú, Pisco-Atico (13°40′-16°27′S) se ha encontrado dos condiciones diferentes denominadas "aguas azules" ricas en nutrientes (nitratos >10 μM con activo crecimiento de fitoplancton y bajo standing stock o biomasa de microalgas y clorofila <2 μg/L (Strickland et al. 1969). El fitoplancton fue menos diverso y el tamaño celular promedio no favorable para ser utilizado como alimento de anchoveta. La otra condición representada por “aguas marrones” tuvo abundante fitoplancton con alta dominancia de diatomeas grandes, mayor diversidad de especies, concentraciones de clorofila mayores de 5 μg/L y bajo contenido de nutrientes. Se sugirió que en las "aguas azules” la tasa de grazing o pastoreo de las células vegetales excedió la tasa de crecimiento, lo que causaría que el fitoplancton no alcanzara un mayor desarrollo (Strikland et al. 1969).

En algunos experimentos de enriquecimiento se mezcló agua subsuperficial rica en nutrientes con agua superficial que contenía fitoplancton, para observar su crecimiento con agua artificialmente aflorada, se mostró que las poblaciones naturales crecen pobremente en aguas profundas. La aparente contradicción de alto crecimiento de fitoplancton en el afloramiento natural y muy pobre en aguas artificialmente afloradas, sugiere que aunque la luz y nutrientes controlan el desarrollo del fitoplancton, deben existir otras condiciones que también influyen en el mismo (Barber 1970).

Los resultados indicaron que el mismo fitoplancton debe cambiar el ambiente, estos cambios en la calidad del agua son conocidos como "condicionamiento biológico o calidad del agua". En algunos casos los compuestos orgánicos implicados en el condicionamiento son las vitaminas u otros factores específicos de crecimiento (Menzel et al. 1963, Barber 1970, Barber et al. 1971).

En ambientes naturales ocurren limitaciones en el crecimiento inicial del fitoplancton, las cuales se atenúan con el tiempo conforme las poblaciones comienzan a desarrollarse en el agua. Un incremento en las cantidades orgánicas biogenéticas podría ser uno de los cambios químicos que ocurren en el "condicionamiento biológico del agua". El agua profunda o recién aflorada carece de esos compuestos, es decir no es condicionada y, en las aguas superficiales con intenso crecimiento del fitoplancton sí hay disponibilidad de esos compuestos (Barber y Rhyther 1969). El crecimiento de una especie del fitoplancton puede ser mejorado por la adición de cantidades trazas de sustancias de quelación (Johnston 1963, 1964; Barber y Ryther 1969). Hay evidencias de que la diferencia de concentración de ciertos compuestos orgánicos puede ser en parte responsable de las variaciones de producción del fitoplancton en el ecuador y Pacífico Este, donde el agua de la Corriente Cromwell y del Pacífico sureste que aflora con altos nutrientes, tuvo un crecimiento más bajo que en las áreas a un grado de latitud al norte y sur del ecuador.

En la Tabla 8 se muestran similares resultados de experimentos con mezcla de agua profunda, con altos nutrientes (45-100 m) y agua de superficie (50:50) en la región norte de Perú, Cabo Blanco, Pimentel y Chicama (Proyecto ICANE 1977). En dos de tres experimentos el efecto en el índice de productividad (P_m^B) fue notablemente bajo (Harrison et al. l981). Las características de la producción y de los nutrientes en algunas estaciones de “aguas azules” y “aguas marrones” (Strickland et al. 1969) en el área estudiada, sugieren que el condicionamiento del agua aflorada pudo haber sido necesario para mejorar la productividad en ellas.

12.2 Quelación

En el mar existen ciertos compuestos orgánicos disueltos que tienen efectos químicos específicos (acción quelatante) y juegan un rol importante en el mantenimiento de los metales traza, en una forma que pueden ser utilizados por las algas (Riley 1989). Dichos compuestos (ácidos húmicos y aminoácidos) se encuentran en pequeñas cantidades y son capaces de formar complejos orgánico-metálicos con los metales traza, combinación que recibe el nombre de quelación. Se presentan enlaces orgánicos de cobre y zinc pero también pueden estar presentes como formas coloidales en combinación (lípidos). El fierro forma también fuertes complejos con los agentes quelatantes.

La cantidad de los quelatos de los metales traza es pequeña en aguas oceánicas, pero no en aguas costeras; las especies costeras no crecen a bajas concentraciones de fierro en las cuales las especies oceánicas sí se desarrollan. Similarmente, el crecimiento de algunas especies oceánicas de fitoplancton en aguas costeras puede ser inhibido por relativamente altas concentraciones de elementos traza (Strickland 1965). La diferencia en la concentración de micronutrientes en algunas circunstancias puede ser más por su habilidad para mantenerse a través de los agentes de quelación, que por su concentración específica.

La hipótesis de que el agua profunda del afloramiento en el área de 15°S no es condicionada por carecer de los compuestos orgánicos y que las aguas superficiales con crecimiento de fitoplancton si tienen esos compuestos se confirmó durante la expedición PISCO 1969 (Barber et al. 1971). El principal tipo de agua en el estudio fue agua ecuatorial subsuperficial que fluye desde el ecuador (Wyrtki 1963, Wooster et al. 1965) e ingresa frente a Perú fluyendo hacia el sur debajo de la capa derivada por el viento con dirección norte. En dicha capa ocurrió la más alta productividad conforme el agua se movía hacia el norte sobre el flujo hacia el sur (Smith et al. 1971). Este patrón de movimiento del agua permite que ambos flujos estén en contacto prolongado, la mezcla con el agua subsuperficial determina la acumulación de compuestos orgánicos condicionantes y representa un mecanismo por el cual las aguas de afloramiento son condicionadas (Barber et al. 1971).

En agua recién aflorada el crecimiento es inicialmente limitado, pero no por los nutrientes, las trazas de metales o vitaminas, sino por la falta de ciertas sustancias quelatoras. Conforme el agua envejece los organismos la enriquecen gradualmente de compuestos orgánicos, algunos de los cuales pueden ser quelatores efectivos. El quelator sintético (Na_2 - EDTA) mejora la fotosíntesis indicando que la diferencia se encuentra en el agua aflorada *per se*, en la cual se produce un gran crecimiento después de la adición del quelator que es capaz de sustituir a los compuestos naturales del área, mejorando la calidad del agua no condicionada; un sustituto análogo al EDTA mejoró el crecimiento incrementando la disponibilidad de metales ya presentes en agua de mar.

13. CICLO DE MINERALES

El ciclo de minerales como fósforo, calcio, sodio, potasio, magnesio o hierro tiene un largo período de permanencia en el océano, de forma que su distribución es uniforme y es medida en millones de años, siendo mucho más frágil que los ciclos del carbono, oxígeno o nitrógeno porque no hay un depósito grande de minerales fácilmente accesible.

Los procesos que se desarrollan en los océanos como los flujos de agua desde el fondo, corrientes marinas, olas, mareas, estratificación de aguas e intercambio con sedimentos, etc., reciben la influencia de la topografía del fondo marino que origina cuencas, convergencias, divergencias. Hay dos clases de procesos físicos que se incluyen en la distribución de sustancias suspendidas o disueltas en el agua de mar: los advectivos y difusivos. Los procesos difusivos son producidos por la mezcla turbulenta sobre un rango amplio en dirección vertical y horizontal. En los procesos advectivos ocurren movimientos de agua a gran escala acarreando la materia disuelta o suspendida, donde están incluidos los procesos de afloramientos y hundimientos y las corrientes.

Tabla 8.- Efectos de enriquecimiento de agua profunda en parámetros fotosintéticos de fitoplancton superficial. Proy. ICANE (Harrison et al., 1981)

Área	Estación	T	Clor-a	NO^3	SiO_3	α	$F_m{}^B$
Cabo Blanco	52	22,5	0,83	0,52	1,63	0,09	2,27
3°58S-81°23W	52 (m)	19,5	0,89	8,66	9,73	0,11	1,15
Pimentel	56	18,0	10,83	5,17	0,81	0,06	2,13
6°46S-80°29W	56 (m)	17,8	6,25	12,18	10,19	0,12	2,51
Chicama	58	18,0	1,78	5,48	3,71	0,10	1,54
7°23S-80°00W	58 (m)	17,5	0,89	16,13	14,29	0,09	1,20

T	°C (al iniciar el experimento).
Clorofila-a	mg/m^3
NO_3 y SiO_3	mg-at/m^3
	mgC (mg Clor)$^{-1}$ h^{-1} W^{-1}
α	m^3
$F_m{}^B$	mgC (mg Clor)$^{-1}$ h^{-1}
m	mezcla (50:50) de agua subsuperficial (45-100m) y agua cerca de la superficie

REFERENCIAS*

Calidad del agua y condicionamiento biológico

Micronutrientes

Barber RT, Ryther JH. 1969. Organic chelators factors affecting primary production in the Cromwell Current Upwelling, J. Exp.Mar. Biol. Ecol. 3: 191 pp.

Barber RT. 1970. Growth of phytoplankton in artificially upwelled water

Barber RT, Dugdale RC, McIsaac J, Smith RL. 1971. Variaciones en el crecimiento del fitoplancton asociadas con la procedencia y el condicionamiento del agua aflorada Inv. Peq. 35 (1): 171-193.

Brandt K. 1929. Phosphate und Stickstoffverbindungen als minimum Stoffe für die Produktion im Meer, Rapp. Cons. Explor. Mer. 53: 5-35.

Harrison GE, Platt T, Calienes R, Ochoa N. 1981. Photosynthetic parameters and primary production of phytoplankton populations off the northern coast of Peru. In: Coastal Upwelling Ecosystems, F. Richards (ed.). American Geophysical Union, Was. DC: 303-311.

Hobson LA. 1971. Relationships between particulate organic carbon and micro-organisms in upwelling areas off South Africa. Inv. Pesq. 35(1). 195-1999.

Hobson LA, Menzel DW. 1969. The distribution and chemical composition of organic particulate matter in the sea and sediments off the east cost of South America. Limnol. Oceanogr. 14: 159 – 163.

Johnston R. 1963. Sea water, the natural medium of phytoplankton, I. General features. J. Mar. Biol Ass., UK. Vol. 43: 427-456.

Menzel D, Hulburt E, Ryther JH. 1963. The effects of enriching Sargasso sea water on the production and species composition of phytoplankton. Deep Sea Res.10: 209-219.

Provasoli L. 1963. Organic regulation of phytoplankton fertility. In: The Sea, Vol.2: 165-219. Hill MN. (ed.). Interscience Publishers, NY.

Riley JP, Chester R. 1989. Introducción a la Química Marina, Agt S.A. (ed.), Mexico, 459 pp.

Riley J P. 1989. Chemical Oceanography. 2nd. ed. Academic Press, New York Vol. 9,10.

Smith RL, Enfield DB, Hopkins T, Pilsbury R. 1971. La circulación en un sistema de afloramiento: la campaña PISCO. Inv. Pesq. 35 (1): 9-24.

Strickland JDH. 1965a. Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain. In: Chemical Oceanography, Riley J. and Skirrow G. (eds.), Vol. 1: 478-595.

Strickland JDH, Eppley RW, Rojas de Mendiola B. 1969. Poblaciones de fitoplacton, nutrientes y fotosíntesis en aguas costeras peruana. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. 2 (1): 4-45.

Wirtky K. 1963. The horizontal and vertical field of motion in the Peru Current. Bulletin of Scripps Institution of Oceanography 8(4): 313-346.

Wooster WS, Chow TS, Barret I. 1965. Nitrite distribution in Peru Current waters. J. Mar. Res., 23 (3): 210-212

Quelación

Barber RT, Dugdale RC, McIsaac J, Smith RL. 1971. Variaciones en el crecimiento del fitoplancton asociadas con la procedencia y el condicionamiento del agua aflorada Inv. Peq. 35 (1): 171-193.

Riley JP, Chester R. 1989. Introducción a la Química Marina, Agt. S.A. (ed.), Mexico, 459 pp.

Smith RL, Enfield DB, Hopkins T, Pilsbury R. 1971. La circulación en un sistema de afloramiento: la campaña PISCO. Inv. Pesq. 35 (1): 9-24.

Strickland JDH. 1965b. Phytoplankton and marine production. A. Rev. Microbiol. 19: 127-162.

Wirtky K. 1963. The horizontal and vertical field of motion in the Peru Current. Bulletin of Scripps Institution of Oceanography 8(4): 313-346.

Wooster WS, Chow TS, Barret I. 1965. Nitrite distribution in Peru Current waters. J. Mar. Res., 23 (3): 210-212

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

14. CIRCULACIÓN BIO-QUÍMICA Y GLOBAL

Debido al consumo de nutrientes por el fitoplancton en la zona eufótica, la fertilidad de ésta se agota muy rápido. La sustitución de esos compuestos en la capa superficial es solamente por procesos físicos, mezcla vertical del agua por turbulencia y por afloramiento directo del agua profunda. Después del transporte a grandes distancias en la superficie del mar, la disponibilidad de nutrientes y la producción de materia orgánica dependen de cuán rápido se reemplaza el ciclo bioquímico en la profundidad del mar a través de la circulación.

Los constituyentes elementales del protoplasma celular de las algas entran en el ciclo biológico en proporciones definidas estadísticamente. El ciclo del movimiento de esos elementos entre las capas superficiales y las aguas profundas después de la muerte de los organismos funciona con suficiente intensidad para influir en su distribución en una escala global del océano. Sin embargo, las zonas de máximos y mínimos en las concentraciones de nutrientes a escala global no están bien correlacionadas con los lugares de origen y hundimiento del material orgánico que los contiene.

La investigación realizada en las expediciones de los barcos "Carnegie" y "Dana" alrededor de todos los océanos mostró que el fosfato y nitrato fueron más abundantes en los océanos Pacífico e Índico que en el Atlántico. Es evidente que hay un mecanismo a escala global que produce su distribución y de los elementos que entran en el ciclo bioquímico; el mecanismo debe ser biológico o de circulación bio-química que es diferente aunque dependiente de la circulación física.

Los altos contenidos de nutrientes en el Pacífico con relación al Atlántico se deben a sus respectivas fuentes de origen. El agua profunda que se origina en el Atlántico norte (rica en oxígeno y pobre en nutrientes) se hunde en invierno con esas características, fluyendo hacia el sur y luego alrededor del África incluyendo el océano Índico, finalmente ingresa en el Pacífico. El flujo de las aguas profundas recibe aguas frías del océano Antárctico que es rico en nutrientes; las aguas continúan siendo enriquecidas en la ruta de ese flujo por los procesos de afloramiento que ocurren más o menos uniformemente en todo el océano. La figura 96 presenta esquemáticamente la distribución de sílice y circulación de nutrientes de la cual derivan las características en el Pacífico que tiene las más altas concentraciones de nutrientes encontradas en los océanos del mundo estando enriquecido dos veces más que el océano Atlántico en N y P, tres veces en C, cinco veces en Si, siete veces en Bario (Ba).

Las áreas de máximas y mínimas concentraciones de nutrientes en el océano no están bien correlacionadas con los lugares de fuentes de origen y de pérdidas. En general, se asume que el fraccionamiento de nutrientes entre océanos es el resultado de las características de sus gradientes verticales, patrones de circulación y la actividad biológica (Margalef y Estrada 1979). Las cuencas oceánicas de "tipo estuario" con un flujo superficial hacia fuera y un flujo hacia dentro tienden a ser enriquecidas en nutrientes a expensas de las cuencas "tipo laguna", las cuales suministran aguas profundas y reciben a cambio aguas superficiales (Redfield et al. 1963, Berger 1970, Broecker 1974, Codispoti 1979).

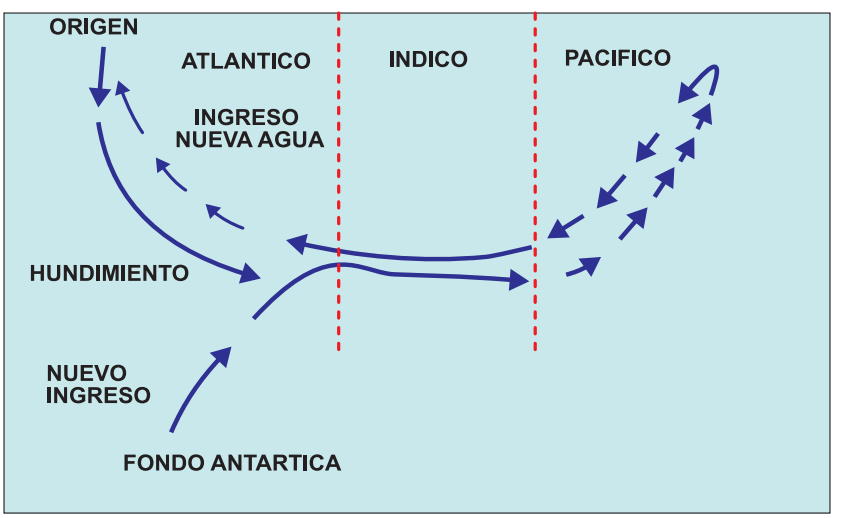


Figura 96.- Circulación bioquímica: patrón de circulación de sílice disuelto en los océanos del mundo. Zika, 1985

Parte II PRODUCCIÓN PRIMARIA

15. FITOPLANCTON

15.1 Características generales

El ecosistema pelágico comprende dos tipos principales de organismos marinos: plancton y necton. La palabra plancton viene del griego *þ anktós* y significa que va errante, la palabra necton viene del latín moderno *nekton* que significa que puede nadar.

El plancton incluye organismos cuyos medios de locomoción son muy limitados, que flota pasivamente por la deriva del agua y es transportado y distribuido por las corrientes. Estos organismos pueden ser plantas o animales, lo cual establece la distinción entre fitoplancton y zooplancton. Muchas especies son microscópicas pero incluyen algunos grupos del zooplancton de mayor tamaño como las medusas. No todas las especies son completamente pasivas, incluyendo algunas del fitoplancton capaces de nadar pero no vigorosamente como para oponerse a las corrientes. El resto de organismos del ambiente pelágico forma el necton.

Los primeros estudios del plancton marino se iniciaron con la colección de material usando una red de malla fina y fueron realizados por un naturalista aficionado Vaughan Thompson (1828), Charles Darwin usó una red similar en el barco Beagle (1831-1836) y Joseph Hooker (1847) reconoció a las diatomeas como plantas. Sin embargo, recién en 1887 el término plancton fue definido por Víctor Hansen y revisado adicionalmente por Ernest Haeckel (1890). Al final del siglo XIX aparecieron las primeras guías taxonómicas de fitoplancton, Cleve (1897), Paulsen (1909), Lebour (1925), Heustedt 1930-37, Shiller (1937), Cupp (1943), las cuales han ido incrementado con el tiempo. En el presente, el término plancton incluye fitoplancton, zooplancton (Lalli y Parsons 1993).

La composición elemental química del fitoplancton incluye los elementos: sílice, fósforo, nitrógeno y carbono. En su composición molecular contiene carbohidratos, lípidos, proteínas y aminoácidos. El contenido de los pigmentos en fitoplancton tiene gran importancia en estudios de producción primaria debido a su uso para estimar el potencial fotosintético, desde que la cantidad de clorofila es una función directa del estado fisiológico de la célula.

El fitoplancton está confinado a la zona eufótica como hábitat, sus componentes son autótrofos, realizan la fotosíntesis y utilizando energía solar captan el dióxido de carbono disuelto y micronutrientes del agua para sintetizar compuestos orgánicos complejos, de alta energía. El fitoplancton es parte fundamental de la producción en el mar y está constituido principalmente por algas microscópicas.

El peso del plancton por unidad de volumen o de área se conoce como biomasa o "standing stock" para el cual se usan las unidades μg/L y g/m^2; el peso debe ser especificado como peso seco, húmedo o carbono. La productividad de los componentes del fitoplancton se conoce como producción primaria y se usan las mismas unidades pero especificando el tiempo (hora, día). Se puede expresar como carbono orgánico presente por unidad de volumen debajo de la unidad de área, sus unidades son mgC/m^3 y gC/m^2.

En relación a la distribución del fitoplancton, se usan los términos nerítico y oceánico para áreas costeras y oceánicas, respectivamente. Desde el punto de vista de la cadena alimentaria se consideró útil un agrupamiento de material particulado, Dussart (1965) sugirió la clasificación de acuerdo al tamaño, picoplancton (0,02-2 μm), nanoplancton (2-20 μm), microplancton (20-200 μm). El contador Coulter Counter (Sheldon y Parsons 1967) permite analizar el tamaño de las fracciones del material particulado (Lalli y Parsons 1993).

15.2 Composición del fitoplancton

Se describen las principales clases de algas que tienen representantes en el fitoplancton.

a. Bacillariophyceae - Diatomeas

Las diatomeas han sido abundantes en los océanos desde el periodo cretácico. Los frústulos sedimentados han formado grandes depósitos diatoméicos en el fondo marino. Las diatomeas son los componentes dominantes del fitoplancton y pueden existir como células simples o formando cadenas. Cada célula está cubierta o encapsulada en una membrana de sílice (frústulo) compuesto de dos partes (valvas) que se ajustan como una caja. Algunos géneros tienen valvas con espinas largas (*Ch etoceros*). Las diatomeas Centricae tienen el frústulo que es simétrico radialmente alrededor de un axis, mientras que las diatomeas Pennatae son simétricas bilateralmente.

Las diatomeas consumen rápidamente los nutrientes y tienen tasas óptimas de divisiones en el rango de 0,5-6 d/d (doubling/day, doble de carbono/día). La forma de reproducción es usualmente la división celular. Un elemento esencial y requerido por las diatomeas en grandes cantidades es el sílice (Si) (Eppley 1977).

La curva de crecimiento del fitoplancton comprende las fases inicial, exponencial, de retardo, estacionaria

y mortalidad. Su reproducción es por simple división asexual mediante la cual pueden llegar a alcanzar poblaciones densas bajo condiciones óptimas. Sin embargo, con repetidas divisiones el tamaño disminuye. Al alcanzar el mínimo tamaño crítico, las diatomeas realizan la reproducción sexual formando células que no tienen estructura silícica, las cuales se unen y desarrollan, producen una auxospora, y posteriormente se forma una célula grande que constituye un frústulo.

Algunas diatomeas particularmente las neríticas que viven en aguas superficiales poseen esporas en reposo bajo condiciones ambientales adversas, en las cuales su protoplasma se concentra y es rodeado por una fuerte cubierta. Las esporas se hunden permaneciendo hasta que las condiciones favorables se restablezcan.

b. Dynophyceae - Dinoflagelados

El segundo grupo más abundante del fitoplancton es Pyrrophyceae, Dinophayceae o dinoflagelados, la mayor parte de especies, constituyen células independientes muy pocas forman cadenas y son componentes dominantes del fitoplancton tropical y subtropical.

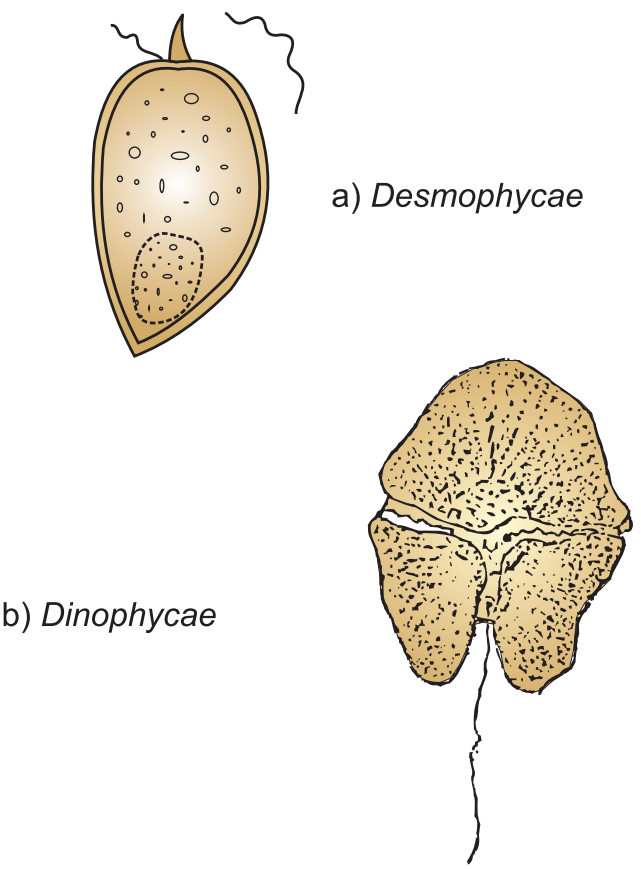


Figura 97.- Dinoflagelados a)Desmophyceae y b) Dinophyceae
Lalli y Parsons, 1993

A diferencia de las diatomeas, poseen dos flagelos y por lo tanto poseen locomoción.

Las especies utilizan diferentes fuentes de energía, solamente algunas son estrictamente autótrofas. Otros dinoflagelados realizan producción heterotrófica por falta de cloroplastos y obtienen la energía consumiendo fitoplancton o zooplancton pequeño. Algunas especies son mixotróficas capaces de producción autotrófica y heterotrófica, otras especies son parásitas o simbióticas.

Los dinoflagelados comprenden especies tecadas (tienen una cubierta gruesa de celulosa llamada teca) y las formas atecadas que carecen de esa estructura.

En taxonomía se separan dos familias: Desmophyceae, en la cual las especies se caracterizan por tener dos flagelos en el extremo anterior de la célula, *Prorocentrum* es un género común de este grupo. La otra familia es Dinophyceae, formada por la mayoría de dinoflagelados que son en gran parte tecados; la célula está dividida por un surco o hendidura en una parte anterior y mitad posterior, los flagelos se disponen uno en la parte posterior y el otro rodea la célula transversalmente (Fig. 97). La pared celular está dividida en placas separadas de celulosa con poros y pequeñas espinas como en los géneros *Ceratium*, *Protoperidinium*, *Gonyaulax* y *Dinophysis* (Lalli y Parsons 1993).

Los dinoflagelados son importantes porque originan las mareas rojas; algunas especies de los géneros *Gonyaulax* y *Gymnodinium* son responsables de una variedad de efectos tóxicos que causan mortalidad de peces e invertebrados. La bioluminiscencia es común en los dinoflagelados (*Noctiluca*), la producción de luz alcanza su máximo en la noche.

c. Haptophyceae – Cocolitofóridos (algas amarillo marrón)

Los cocolitofóridos corresponden al nanoplancton y son componentes importantes del fitoplancton. La mayoría de especies (alrededor de 150) son <20 μm, aproximadamente esféricas y cubiertas con una serie de placas calcáreas (carbonato de calcio) llamadas cocolitos que se acumulan en sedimentos de fondo.

La clase Haptophyceae contiene especies flageladas que existen en aguas costeras y fuera de la costa. La especie ampliamente distribuida es *Emiliania huxleyi* presente en todos los océanos. La forma colonial *Phaeocystis pouchetii* tiene amplia distribución global pero numéricamente solo es importante en aguas frías (Guillard y Hellebust 1971).

Un grupo ligado a los cocolitofóridos es Prymnisiophyceae que no posee cocolitos y son muy diferentes externamente como *Isochrysis* y *Phaeocystis*.

d. Cyanophyceae - Algas azul verde

El hábitat general de este grupo de algas son áreas costeras restringidas (saladas). Se les conoce como Cyanobacterias. El género filamentoso *Trichodesmium* (*Oscillatoria*) es característico de aguas pobres en nutrientes. Este género es importante en mar abierto tropical por altas tasas de fijación de nitrógeno que realiza en el medio marino, debido a su capacidad de utilizar y fijar nitrógeno gaseoso disuelto (N_2), a diferencia de otros grupos fitoplanctónicos que solo pueden utilizar formas combinadas de nitrógeno como nitrato, nitrito y amonio. Esta característica explica su desarrollo en aguas tropicales que tienen bajas concentraciones de nitrógeno.

Synechococcus es otro género marino de Cyanobacteria, que se encuentra en la zona eufótica de aguas costeras y oceánicas de océanos templados y tropicales alcanzando densidades hasta 10^6 cel/mL, este género puede jugar un rol importante en producción primaria en ausencia de fitoplancton más grande.

e. Chlorophyceae-Algas verdes

Los componentes de las verdaderas algas verdes se encuentran relacionados con la clase Prasinophyceae, su hábitat es amplio y se encuentran en pequeñas cantidades en la mayoría de aguas; sin embargo, se les ubican en grandes cantidades en estuarios o áreas cerradas. Comprenden formas flageladas y formas no móviles; generalmente tienen el tamaño de nano o ultraplancton.

Una nueva clase de este grupo fue creada sobre la base de pigmentación y propiedades ultra estructurales de ciertas especies: Eutigmapophyceae (Norgard et al. 1974). Solo se conoce una forma marina del genero *Monallamtus* (Antia et al. 1975) y fue confundida en su clasificación por muchos años como especie de algas verdes del género *Stichococcus*.

f. Criptophyceae - Criptomonadas flagelados

Las especies de esta clase son plantas únicas en pigmentación, poseen clorofila a, c y son abundantes en estuarios. Las figuras 98, 99 muestran especies características de los diferentes grupos del fitoplancton marino y ejemplos de aguas peruanas.

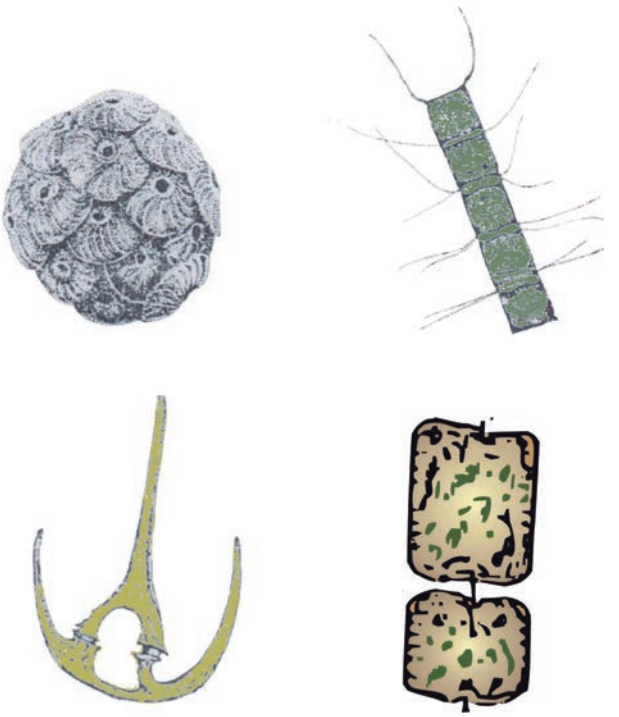


Figura 98.- Especies del fitoplancton. Lalli y Parsons (1993), Cupp (1943)

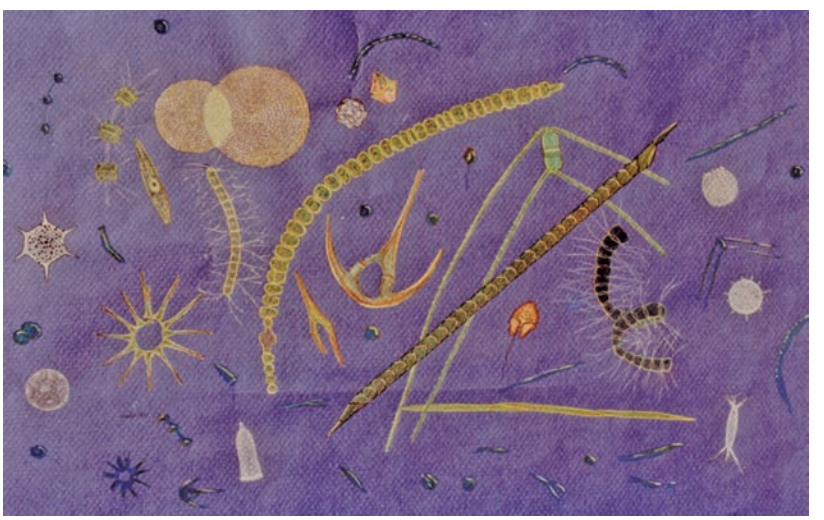


Figura 99.- Algunos componentes del fitoplancton de aguas peruanas. Acosta (1966), Zárate (1997)

15.3 Tasas de crecimiento, tamaño celular, asimilación de nutrientes

15.3.1 Tasas de crecimiento de fitoplancton

En estudios sobre interrelación entre la asimilación de nutrientes y el crecimiento del fitoplancton (μ) se ha enfatizado el concepto de "crecimiento balanceado" (Eppley 1981), el cual indica que la cantidad de todos los componentes celulares incrementan exponencialmente en la misma proporción y, bajo esas condiciones la composición celular permanece fija (Shuter 1979). La asimilación de los elementos nutricionales ocurre en proporción similar a la composición de las microalgas, por lo cual, la medida de la tasa constante de cualquiera de los elementos, incluyendo la división celular es representativa del crecimiento (Eppley y Strickland 1968). El concepto de crecimiento balanceado del fitoplancton es fundamental para el uso de tasas de asimilación de nutrientes y como medida de la tasa constante de crecimiento del fitoplancton.

El fitoplancton responde a cambios ambientales ajustando su composición química mediante mecanismos que regulan el consumo de cada elemento, estos son usados para mantener la composición y alcanzar el crecimiento balanceado. El producto final de la fotosíntesis realizada por el fitoplancton es formación o síntesis de nuevo material celular que permite a los componentes celulares incrementar en masa y llegar eventualmente a un incremento en el número de células en la población. La producción de material vivo en el mar está basada en el crecimiento de algas unicelulares en la zona eufótica y en la transferencia del fitoplancton a los herbívoros al ser consumido.

En la dinámica del crecimiento del fitoplancton y para propósitos ecológicos se consideran por lo general, los cambios en el número de células vivas por unidad de tiempo y volumen. Cuando se usa la producción primaria, ésta es de gran valor para expresar el crecimiento en términos del crecimiento de biomasa. En la práctica, la tasa de crecimiento puede ser calculada directamente del cambio de la biomasa de algas. Sin embargo, debería ser medida idealmente por la determinación de carbono orgánico, pero las dificultades prácticas como baja densidad de células y presencia de material detrítico originan que esa técnica no sea apropiada en poblaciones naturales. En su lugar, generalmente se utilizan las medidas de clorofila-a (Scor-Unesco 1966).

La estructura de la comunidad fitoplanctónica puede reflejar variabilidad en la tasa de crecimiento o eficiencia de producción (Platt y Filion 1973). La tasa de crecimiento (μ) es frecuentemente expresada en términos del doble del carbono celular por día (d/d). Las tasas de crecimiento en el ambiente marino de Perú son muy activas, reportándose 0,7 d/d para Supe (Beers et al. 1971). Calienes y Guillén (1976) encontraron tasas muy similares en áreas de afloramiento 0,6 d/d para Chimbote en primavera y 0,8 d/d para Paita en otoño. En el área de afloramiento de San Juan 0,6 y 0,8 d/d en verano y otoño respectivamente; 0,9 d/d para el área de Callao (Calienes y Guillén 1981 a). Las tasas excedieron de un día en Aguas Subtropicales Superficiales y Aguas Ecuatoriales superficiales, lo cual podría se debido a la pobreza de nutrientes. En una investigación del proyecto OEA/IMARPE en el área Pimentel-Chimbote (7°-9°S) se obtuvo un promedio de 0,90 d/d. El rango fue 0,19 a 1,79 d/d dentro de la zona eufótica (35 m), correspondiendo el valor mayor a la estación más productiva del área y el menor a una estación lejos de la costa. Sin embargo, algunas estaciones indistintamente de su ubicación, cerca o lejos de la costa, tuvieron tasas muy bajas, posiblemente debido a la presencia de gran cantidad de feopigmentos o clorofila degradada inactiva detectada en base a feopigmentos, Calienes y Aquino (1986).

15.3.2 Tasa de crecimiento/ asimilación de nutrientes

La alta concentración de nutrientes en aguas peruanas es debida principalmente al afloramiento de agua profunda, rica en nutrientes "producción nueva" (Dugdale y Goering 1967) y a su regeneración en la zona eufótica; el crecimiento y mantenimiento de las células de fitoplancton dependen de su disponibilidad. Debido a que los nutrientes son usualmente abundantes al inicio de un bloom y bajos conforme desarrolla el fitoplancton, para sostener altas tasas de producción primaria es necesario un suministro adecuado de nutrientes, el cual es una función de procesos como advección, difusión y gradiente vertical de los propios nutrientes.

Se han estimado tasas de crecimiento (μ) para 10 m de profundidad en el océano Pacífico tropical Este (Perú). Las medidas "in situ" dieron solo 0,2 d/d como resultado de las bajas concentraciones de nitrógeno, pero en cultivos realizados en la misma área que se enriquecieron con varias concentraciones de nitrato y amonio a bordo del buque de investigación, incrementaron a 1,1-1,5 d/d (Thomas 1970, Thomas y Owen 1971).

Una relación de estimados de tasas de crecimiento del fitoplancton en ambientes naturales bastante completa y una de las pocas disponibles fue descrita por Eppley (1972). En aguas oligotróficas, las tasas fueron menores de 0,5 d/d (doble de carbono por día), mientras que los estimados para aguas ricas en nutrientes fueron alrededor de 1 d/d dentro de la zona eufótica. Posteriormente, se recopilaron estimados adicionales mostrando que en aguas oligotróficas también son altos (Goldman et al. 1979). La relación de Eppley (1972), presenta tasas de crecimiento para

diferentes regiones, en la cual se han adicionado datos para aguas peruanas (Tabla 9).

Otra revisión aunque más corta, es la de Koblentz-Mishke y Vedirniko (1970), indicando inicialmente tasas de 6,6 d/d en aguas oligotróficas de trópicos y subtrópicos y más bajas para aguas eutróficas (2,3 d/d) y mesotróficas (0,14 d/d). Los estimados fueron basados en tasas fotosintéticas de C_{14} y en la biomasa de fitoplancton como carbono. El valor de 6,6 fue demasiado alto y estuvo basado en tasas fotosintéticas de muestras superficiales con rango <0,1 a 10 mg C/m^3/d con promedio de 1 mgC/m^3/d, valor similar hallado por Eppley et al. (1973) en el Pacífico norte.

La diferencia entre los dos grupos de datos (Eppley 1972, Koblentz-Mishke y Vedirniko 1970), fue en relación al estimado de los últimos autores sobre biomasa como carbono, derivada de cuentas de células, éstas fueron por lo menos 50 veces más bajas como resultado de pérdida de nanoplancton en muestras preservadas, con un rango de valores entre 0,001–0,05 y con pérdidas de 0,01 mgC/m^3/d. Haciendo la corrección para el nanoplancton, (incrementándolo 50 veces), se alcanzó un promedio de 0,01-0,5 mgC/m^3/d, el cual redujo la tasa de crecimiento de 6,6 a 1,6 d/d, un valor más razonable para el hábitat oligotrófico (Eppley 1972).

Debido a que los nutrientes son altos al iniciarse un bloom de fitoplancton y muy bajos al finalizar éste, es importante la tasa a la cual los nutrientes limitantes son reciclados. El nitrato, fosfato y sílice disueltos generalmente se encuentran debajo de los niveles de la mitad de saturación (KS) requeridos para una tasa de crecimiento máximo. Cada especie de fitoplancton tiene una tasa diferente de crecimiento máximo (μmax) y una concentración específica de la mitad de saturación para la asimilación de cada uno de los nutrientes limitantes.

El efecto de la concentración de nutrientes sobre la tasa de crecimiento puede ser descrito en base a la ecuación para enzimas de Michaelis- Menten (Caperon 1967). Su aplicación a la limitación de nutrientes fue sugerida por Dugdale (1967), la confirmación de su aplicabilidad fue basada en estudios previos de modelos de producción de fitoplancton (Riley et al. 1949, Steel y Menzel 1962) y confirmada en cultivos de laboratorio.

Tabla 9.- Estimados de crecimiento específico de fitoplancton en la zona eufótica para diferentes regiones (Adaptada de Eppley, 1972)

Área	Temperatura (°C)	Tasas de crecimiento como doble de cabón celular/día (d/d)	Referencia
		Aguas Oligotróficas	
Sargasso Sea	---	0,26	Riley, Stommel y Bumpus (1949)
Florida Strait	---	0,45	Riley, Stommel y Bumpus (1949)
Las Carolinas	---	0,37	Riley, Stommel y Bumpus (1949)
Montauk Pt.	---	0,35	Riley, Stommel y Bumpus (1949)
Southern California			
Julio 1970	20	0,25-0,40	Eppley et al. (no publicado)
Abril-Set. 1967	12-21	0,70 prom.	Eppley et al. (1970)
		Aguas Eutróficas	
Western Arabian Sea	27-28	>1,0	Ryther y Menzel (1965)
SW Africa	---	1,0	Hobson (1971)
Corriente peruana			
San Juan-Otoño	17-20	0,68 pro.	Strickland et al. (1969)
Supe	18-19	0,73	Beers et al. (1971)
Callao (verano, otoño)	16,5	0,7	Calienes y Guillén (1976)
Aguas Oceánicas (ASS)	18,6	1,7	Calienes y Guillén (1981)
Aguas Ecuatoriales (AES)	19-23	1,5	Calienes y Guillén (1981)
San Juan-Verano	16,6	0,60	Calienes y Guillén (1981)
San Juan-Otoño	14,8	0,8	Calienes y Guillén (1981)
Chimbote-Primavera	14,9	0,6	Calienes y Guillén (1981)
Chimbote-Primavera	15,5-17,5	0,52	Harrison et al. (1981)
Paita-Otoño	17	0,8	Calienes y Guillén (1981)
Chimbote-Otoño	18-21	0,8	Calienes y Aquino (1986)

*Las temperaturas son de superficie o promedio de la capa de mezcla, incluye como variable que influye en la tasa fotosintética.

$$\mu = \frac{\mu \max[S]}{KS + [S]}$$

Donde:

μ = Tasa de crecimiento a una concentración de nutrientes (S), usualmente expresada en micromoles (μM) por litro

μ_{max} = Máxima tasa de crecimiento del fitoplancton

K_s = Constante de concentración del nutriente a la mitad de saturación de nutrientes (½), es dada en μM.

S = Concentración del nutriente limitante μM por litro (Dugdale 1967; Lalli y Parsons 1993).

Las tasas de asimilación de nitrato y amonio por el fitoplancton generan hipérbolas cuando se grafican versus la concentración de nitrato o amonio del ambiente (Dugdale 1967, Eppley y Coatsworth 1968, McIsaac y Dugdale 1969) (Fig. 100).

La constante ½ de saturación (K_S), varía en relación al tamaño celular e inversamente a la tasa de crecimiento (Dugdale 1967). En investigación sobre asimilación de nitrato y amonio en base a su concentración en cultivos de 16 especies; las concentraciones que soportan la ½ de la tasa de asimilación máxima fueron computadas como medida de habilidad de una especie para usar bajos niveles de nitrato y .amonio (Eppley et al. 1969).

Las células pequeñas oceánicas como *C. huxleyi* tienen valores de K_S ≤0,5 μM y *G. oceanica* las más altas (Ks ≤5 μM). K_S es de significancia ecológica desde que revela la habilidad de los componentes del fitoplancton para usar bajos niveles de nutrientes. La asimilación hipérbola es V_m = Velocidad máxima y, es mejor considerarla como máximo crecimiento específico de los organismos impuesto por condiciones externas.

Table 10.- Constante 1/2 de saturación (Ks) para asimilación de nitrato y amonio en cultivos de fitoplancton a 18 °C (Eppley et al., 1969)

	Nitrato		Amonio		
Organismos	K_s (μM)	±95% Límites de confianza	K_s (μM)	±95% Límites de confianza	Diámetro células (μ)
Especies oceánicas					
Coccolithus huxleyi BT-6	0,1	0,3	0,1	0,7	5
C. huxleyi F-5	0,1	1,6	0,2	0,9	5
Chaetoceros gracilis	0,3 , 0,1	0,5 , 0,2	0,5 , 0,3	0,5 , 0,3	5
Cyclotella nana 13-1	0,3 , 0,7	0,4 , 0,5	0,4	0,3	5
Diatomeas neríticas					
Skeletonema costatum	0,5 , 0,4	0,4 , 0,1	3,6 , 0,8 , 0,8	0,8 , 0,7 , 0,5	8
Leptocylindrus danicus	1,3 , 1,2	0,5 , 0,1	3,4 , 0,9 , 0,5	1,4 , 0,2 , 0,4	21
Rhizosolenía stolterfothii	1,7	0,4	0,5 , 0,5	0,9 , 0,4	20
Rhizosolenía robusta [1]	3,5 , 2,5	1,0 , 1,0	5,6 , 9,3	2,0 , 1,5	85
Ditylum brightwellii	0,6	1,7	1,1	0,6	30
Coscinodiscus lineatus	2,4 , 2,8	0,5 , 0,6	2,8 , 1,2	2,6 , 1,0	50
Coscinodiscus wailesii	2,1 , 5,1	0,3 , 1,8	4,3 , 5,5	5,4 , 2,0	210
Asterionella japonica	0,7 , 1,3	0,3.0,5	1,5 , 0,6	1,2 , 0,8	10
Flagelados neríticos o litorales					
Gonyaulax polyedra	8,6 , 10,3	2,4	5,7 , 5,3	0,6 , 1,1	45
Gymnodunium splendens	3,8	0,9	1,1	1,0	47
Monochrysis lutheri	0,6	0,3	0,5	0,4	5
Isochrysis galbana	0,1 , 0,1	0,2 , 0,2	--	---	5
Dunaliella tertiolecta	1,4	1,1	0,1	0,6	5
Comunidades naturales marinas (Maclsaac and Dugdale 1969)					
Oligotróficas	≤0,2 (6 experimento)		0,1 - 0,6 (3 experiemento)		
Eutróficas	≥1,0 (3 experimento)		1,3 (1 experimento)		

[1] Especie oceánica, Cupp (1943)

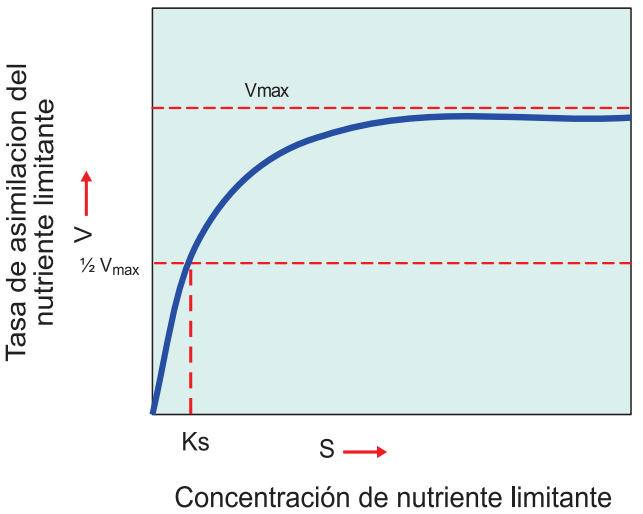


Figura 100.- Consumo de nutrientes como una función de la concentración de nutrientes de acuerdo a la hipérbola Michaelis-Menten, aplicada a limitación de nutrientes. Dugdale, 1967

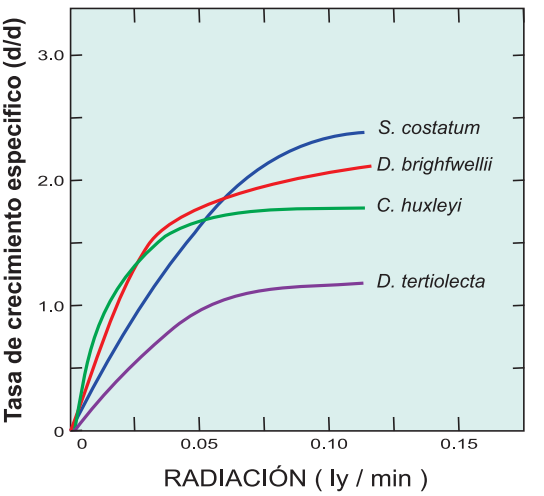


Figura 101.- Tasa de crecimiento específico en función de intensidad de luz: *C. huxleyi, S. costatum, D. brightwelli, D. tertiolecta* a 20-21°C. Eppley et al., 1969

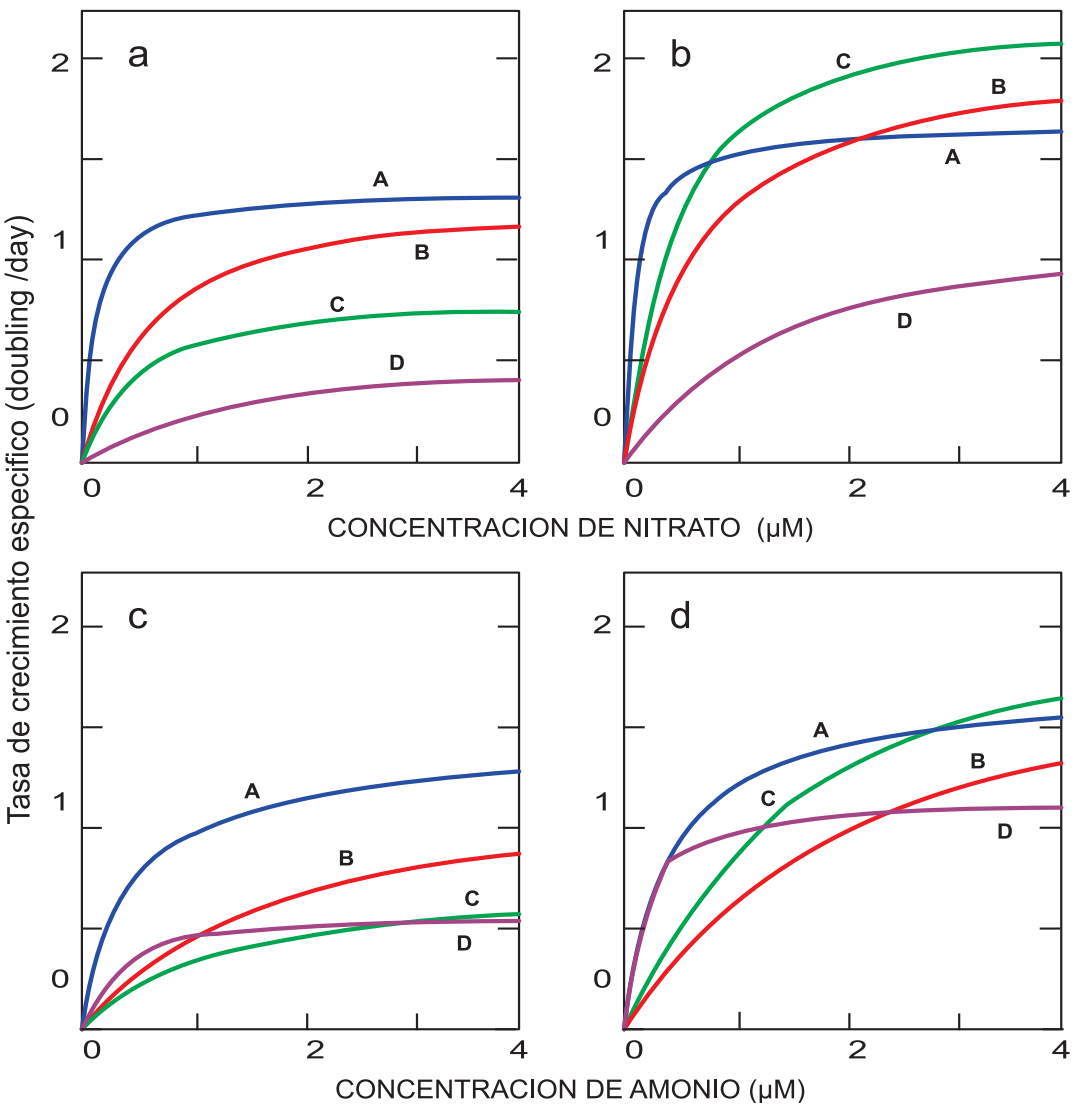


Figura 102.- Tasas de crecimiento específico vs. concentración de nitrato y amonio en función a dos intensidades de luz 1/20 de radiación solar en superficie para A, C y 1/5 para B, D. Eppley et al., 1969

Se presenta una lista de especies y K_S en la Tabla 10 (Eppley et al. 1969), con algunas tendencias: a) los organismos con altos K_S para asimilación de nitrato, usualmente son también altos para amonio, b) las especies de células grandes tienden a tener valores altos, c) las especies oceánicas pequeñas excepto *R. robusta* mostraron bajos valores, d) aparentemente las especies de rápido crecimiento tienden a tener bajos valores de K_S en comparación con las de crecimiento lento.

La variación de la tasa de crecimiento (μ) con las concentraciones de nitrato y amonio calculados de valores de la Tabla 10 y μ_{max} tomadas de curvas de tasas de crecimiento versus radiación (Fig. 101), mostraron a baja intensidad de luz (0,025 Iy/min) que *C. h k ei* es el mejor competidor y *D. tertiolecta* tiene las tasas más pobres en todas las concentraciones de nitratos (Fig. 102 a). Con radiación más alta (0,1 Iy/min), 20% de luz solar, la situación es compleja: *C. h k ei* crece muy rápido con nitrato alto 0,8 μM (Fig. 102 b); con nitrato más alto *Skeletonema costatum* se vuelve el mejor competidor. *C. h k eyi* es el mejor competidor a cualquier nivel de amonio y baja radiación (Fig. 102 c). Debido a su bajo K_S para amonio *D. tertiolecta* crecerá más rápido que las dos diatomeas a bajas concentraciones de amonio (Fig. 102 d).

En la dinámica de asimilación se asume inicialmente que μ (d/d), es relacionada linealmente a V (tomada como cantidad por célula por hora), sin embargo, debido a la inherente limitación en asimilación de nutrientes, debe haber una concentración sobre la cual la asimilación no incrementa más, es decir una relación curvilínea entre la asimilación y la concentración. Similar relación debe existir entre la tasa de división (μ) y la concentración de nutriente. Un ejemplo adicional muestra un buen ajuste del modelo para los ploteos de S versus μ y S/μ versus μ (relación en línea recta) (Fig. 103) (Levinton 1982) basada en datos de Eppley y Thomas (1969).

Parámetros derivados de ese modelo pueden ser usados para predecir diferencias de asimilación de nutrientes; por ejemplo comparando dos especies: una que vive en concentraciones bajas de nutrientes y otra especie que vive en altas concentraciones (Fig. 104), esta última será capaz de asimilar nutrientes a concentraciones más altas que la especie que vive a bajas concentraciones (Carpenter y Guillard 1971).

Las diferencias de K_S junto con las diferencias en la capacidad de fotosíntesis bajo diferentes condiciones de luz, pueden determinar la secuencia de especies de fitoplancton en la sucesión de primavera-verano (Levinton 1982).

Tasas de crecimiento especifico en el área de San Juan en relación con la intensidad de luz tuvieron un rango <0,5-1,5 d/d, *Rhizosolenia delicatula, Rh. fragilissima, Gyn nodinium* sp. y *Ch etoceros debilis*, especies dominantes en las "aguas marrones" (Est. 14) y *Schroederella delicatula, Skeletonema costatum, Chaetoceros affinis, Ch. lorenzianus, Ch. socialis, Cocolithus huxleyi, Phaeocystis pouchetii, Roperia tesellata,* Monada, fueron dominantes en las "aguas azules" (Est. 2, 15 ,16, 17 Cr. BAP/ Unanue 6603-04), (Strickland et al. 1967, 1969) (Fig. 105). La fotosíntesis de especies de cada tipo de agua se da en la figura 106.

15.3.3 Tamaño celular

La causa de la sucesión estacional de las especies de fitoplancton es un aspecto significante en el estudio del fitoplancton y está relacionada con el tamaño de sus componentes. Los dos grupos más importantes del fitoplancton -diatomeas y dinoflagelados- muestran diferencias estacionales en su distribución debido a su diversa fisiología.

Los parámetros fisiológicos del crecimiento y las tasas de fotosíntesis del fitoplancton marino son dependientes del tamaño de las células, demostrado por Williams (1964), Eppley y Sloan (1966), Banse (1974), Taguchi (1976). Por lo tanto, en la comparación de los dos grupos que tienen especies con un amplio rango de tamaño debe considerarse el efecto del tamaño sobre la fisiología.

Aunque algunos componentes del fitoplancton son suficientemente grandes para ser colectados en redes de fina malla, muchas de esas algas microscópicas son colectadas solamente filtrando o centrifugando volúmenes grandes de agua de mar. Las diatomeas tienen un rango de tamaño de 2->200 μm, algunas especies forman cadenas y otras forman agregaciones en las cuales las células individuales están embebidas en medio gelatinoso.

Los tres parámetros fisiológicos interrelacionados de las microalgas son: 1) tasa de carbono/clorofila; 2) máxima tasa fotosintética/clorofila-a (P_{max}/Clor-a); 3) tasa de máxima producción primaria (asimilación C_{14})/carbono celular, los cuales son influenciados por factores ambientales entre los que se consideran más importantes la luz y los nutrientes. Mayor intensidad de luz causa el incremento en las tasas de C/Clor-a y en P_{max}/Clor-a, mientras P_{max}/C no cambia, (Steeman-Nielsen y Hensen 1959, Steele 1962).

El concepto general de que las diatomeas tienen tasas de reproducción mayores que los dinoflagelados se confirmó en un estudio sobre la respuesta fisiológica a la luz, la tasa de crecimiento, el contenido de clorofila y de proteína sobre el que no había antecedentes previos (Chan 1978). Los resultados indicaron que los cocolitofóridos tienen en general tasas de reproducción más bajas que las diatomeas y más altas que los dinoflagelados.

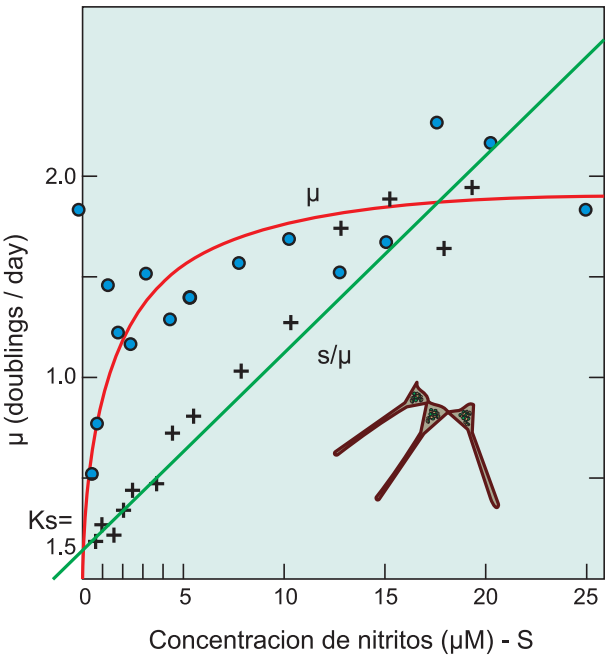


Figura 103.- Tasa de crecimiento (d/d) de *Asterionella japonica* en función a la concentración de nitrato (S); el modelo se ajusta por un ploteo de S vs. μ y otro ploteo para S/μ versus μ (relación de línea recta). (K_s es estimada en 1,5, ploteando la concentración de nitrato/tasa de crecimiento como función de concentración de nitrato). Levinton, 1982 adaptada de Eppley y Thomas, 1969

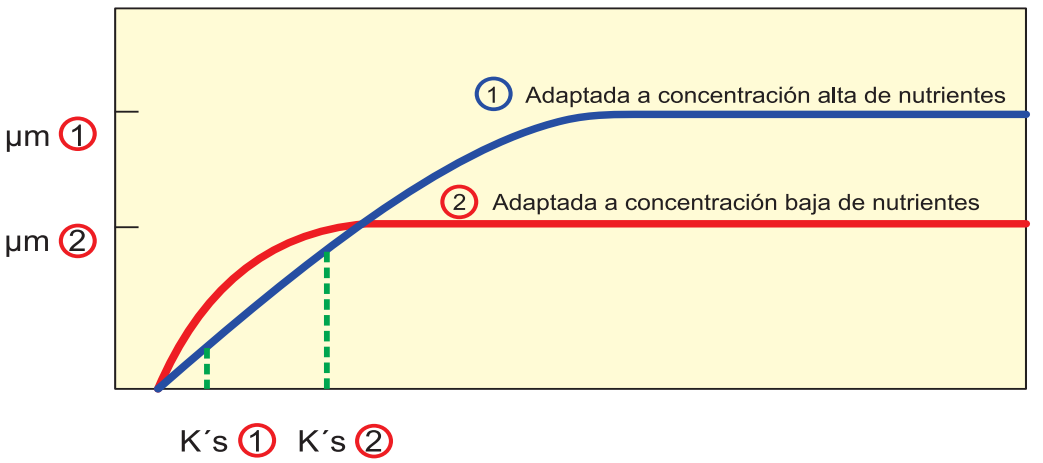
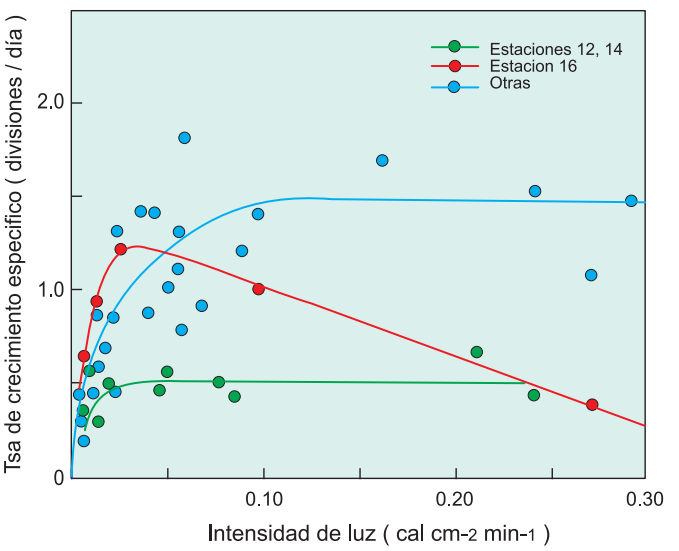


Figura 104.- Representación teórica de diferencias entre asimilación de nutrientes esperada para un clon de fitoplancton costero con altos niveles de nutrientes y un oceánico adaptado a bajos niveles. Levinton, 1982

Figura 105.- Tasas de crecimiento (d/d) en función de la intensidad de luz promedio en San Juan (Est. 2-17, BAP/Unanue 6602-04) IMARPE-/IRM. Strickland et al., 1967



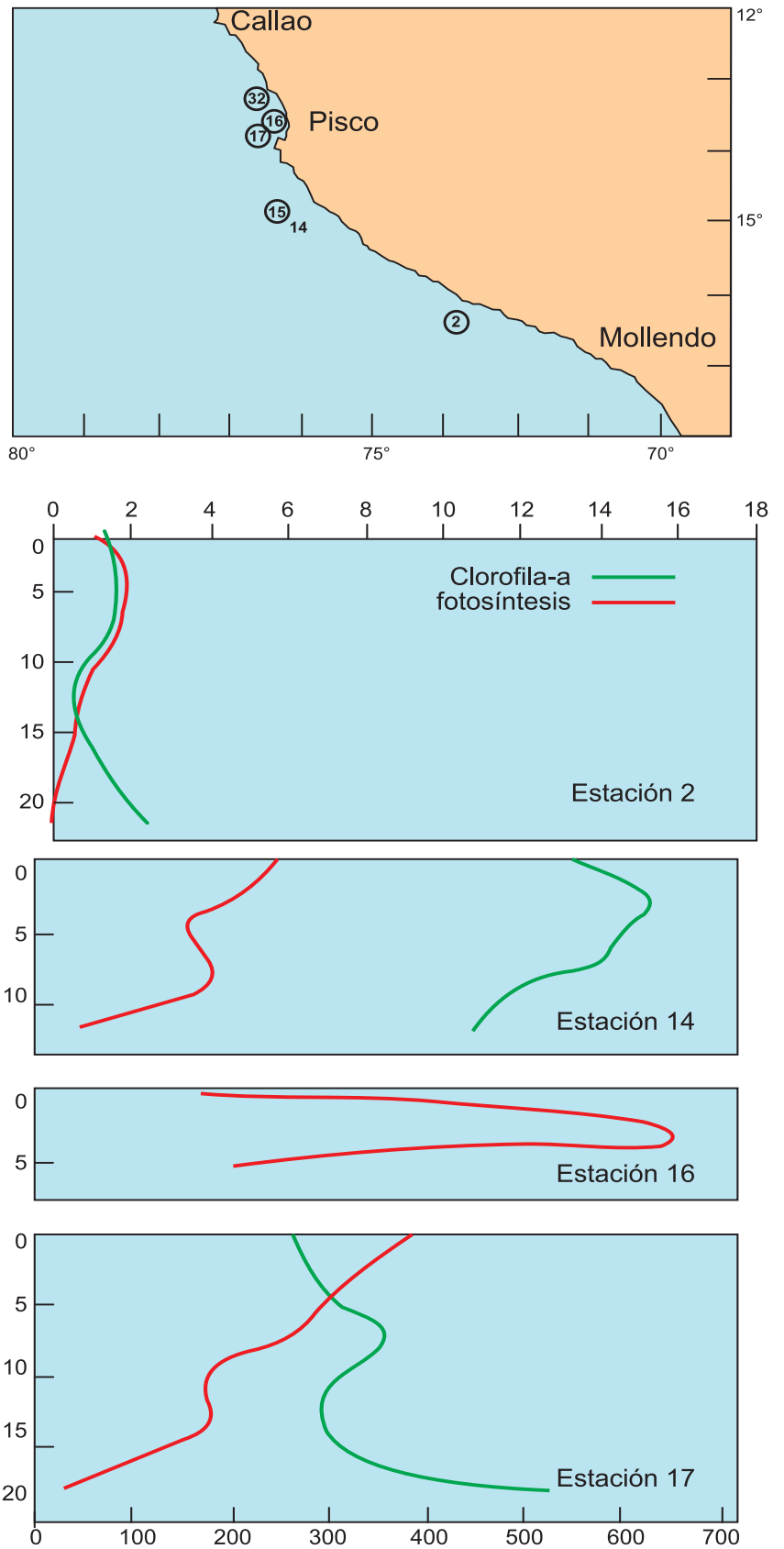


Figura 106.- Ubicación de estaciones (Cr. BAP/Unanue 6602-04), Perfiles de clorofila-a (μL) y tasa fotosintética (mgC/m3/d), estaciones 2,14 "aguas azules"; estaciones 16,17 "aguas marrones". Strickland et al., 1967, 1969

- No se observó diferencia en el requerimiento de luz de saturación para el crecimiento entre los dos grupos.
- Dentro de cada grupo se pudo mostrar que la tasa de crecimiento es dependiente del tamaño celular.
- Entre las especies de tamaño similar basado en proteína/célula, una diatomea mostró una tasa de división mucho más alta que la de un dinoflagelado.
- Las diatomeas tienen más clorofila-a por unidad de proteína celular que los dinoflagelados bajo las mismas condiciones ambientales.

Un estudio sistemático similar y comparativo al anterior basado en las diferencias de tasas de crecimiento entre diatomeas y dinoflagelados (Chan 1980), llevó a la formulación de la hipótesis de que las diatomeas deben tener una capacidad fotosintética más alta por unidad de biomasa, la cual está relacionada a su tasa alta de clor-a/proteína en comparación con la de dinoflagelados. Se seleccionaron especies de diatomeas y dinoflagelados considerando dos categorías de tamaño para cada grupo: *Cilindrotheca fusiformis* y *Thalassiosira eccentrica* y los dinoflagelados *Gynmodinium simplex* y *Prorocentrum micans*. Las especies *C. fusiformis* y *G. simplex* son similares en tamaño celular, en términos del contenido de proteína celular y son más pequeñas que *Th. eccentrica* y *P. micans*. En esas especies se determinó carbono, proteína celular y contenido de clorofila, en células con crecimiento exponencial.

Los resultados con implicaciones ecológicas en la fisiología de los dos grupos planctónicos se pueden resumir en la siguiente forma: 1) Las cuatro especies tuvieron tasas fotosintéticas similares por unidad de clorofila-a; 2) Las diatomeas tuvieron tasas fotosintéticas carbono/clorofila más bajas y tasas fotosintéticas por unidad de carbono más altas que los dinoflagelados; 3) Las tasas de crecimiento fueron más altas para diatomeas mostrando su relación con sus altas tasas fotosintéticas por unidad de carbono. Las medidas del carbono celular relacionadas al tamaño de las diferentes especies estuvieron de acuerdo con las obtenidas en términos de proteína celular por Chan (1978).

La correlación entre tasa de división celular y tasa fotosintética de carbono específica, no deja duda de que la diferencia entre las tasas de división celular de diatomeas y dinoflagelados radica primariamente en la diferencia de capacidad fotosintética por unidad de biomasa.

Las diferencias en la tasa de carbono/clorofila entre diatomeas y dinoflagelados pueden estar relacionadas a la estructura celular de los dos grupos, la gran vacuola central presente en la mayoría de las diatomeas céntricas y en algunos pennadas, no existe en la mayoría de dinoflagelados. Se ha descrito que la vacuola representó el 36 y 60% del volumen total de dos diatomeas y solo el 10% del volumen total de un dinoflagelado (Seeiko-Goad et al. 1977). Por lo tanto, las diatomeas tienen una tasa más baja de biomasa/volumen. Desde que los cloroplastos de la mayoría de diatomeas y muchos dinoflagelados están localizados en la periferia de la célula (Taylor et al. 1972, Borowitza y Volcani 1978), es probable que la cantidad de material de los cloroplastos sea proporcional al área superficial.

En análisis para separaciones del volumen de biomasa y productividad del fitoplancton en aguas costeras del Pacífico tropical sudeste y Pacífico ecuatorial (Chavez 1989) se encontró que hay una relación entre el tamaño de células del fitoplancton y la distancia de la costa, dominando las células grandes cerca de ella y células pequeñas (<1 μm) lejos de la costa. Las concentraciones de nutrientes fueron altas en regiones fuera de la costa en el afloramiento ecuatorial, sin embargo, no hubo aparente relación con el tamaño de las células. La biomasa y producción en el Pacífico ecuatorial (90-150°W) son dominadas por pequeñas células, <5 μm (80%) (Hasle 1959), su dominancia es el resultado de la ausencia de diatomeas céntricas neríticas en áreas alejadas de la costa.

El afloramiento que ocurre en el Pacífico tropical Este ha sido descrito como "una lengua de agua fría que se extiende desde la costa de Perú hasta la línea del cambio de fecha, 180°" (Wyrtki 1981). Aunque la región del afloramiento ecuatorial aparece como una extensión del afloramiento que ocurre a lo largo de la costa de Perú, la región fría y rica en nutrientes del Pacífico ecuatorial y el sudeste del Pacífico tropical pueden ser divididas biológicamente en varios componentes (Chavez 1989):

a. Región del afloramiento costero con producción primaria de 2,25gC/m^2/día
b. Región entre la costa de Sudamérica y las islas Galápagos con 1,0 gC/m^2/día
c. Región ecuatorial al oeste de las islas Galápagos con 0,5 gC/m^2/día

El nanoplancton y la composición de especies del plancton de red también muestran diferencia entre el afloramiento ecuatorial y el costero (Chavez y Barber 1987). En estudios previos se encontró que los dinoflagelados grandes fueron importantes fuera de la costa (Margalef 1978).

El reverso de esa condición se encontró en áreas alejadas de la costa y del afloramiento ecuatorial donde dominó el fitoplancton pequeño (Chavez y Barber 1987). A lo largo de la costa del Perú son más comunes los blooms o florecimientos de diatomeas formando cadenas.

Las separaciones de tamaño mostraron que el patrón general consiste de una gran proporción de clorofila en formas grandes (>5μm) en estaciones costeras; lejos de la costa la fracción de clorofila fue mayor en las más

pequeñas (<5 μm). La dominancia de formas pequeñas en el Pacífico ecuatorial donde el nuevo nitrógeno es exportado primero lateralmente y luego verticalmente, sugiere que el flujo de energía puede ser similar al de ambientes oligotróficos (Beers et al. 1971). Una importante diferencia sería que en los giros centrales la advección es horizontal y relativamente débil, mientras que en el Pacífico ecuatorial hay una dinámica meridional y circulación zonal (Wyrtki y Kilonsky 1984). Hay observaciones y modelos que sugieren la exportación de nitrógeno aflorado desde el ecuador hacia los giros centrales (Thomas 1972, Chavez y Barber 1987).

La biomasa de células grandes del fitoplancton es más variable en espacio y tiempo que la del fitoplancton total y es más importante en condiciones eutróficas; hay evidencia de que algunos copépodos planctónicos son consumidores selectivos prefiriendo células grandes y que su fisiología y reproducción están mejor correlacionadas con la biomasa de ese tipo de células que con el total de clorofila (Durbin y Durbin 1989).

15.4 Hundimiento del fitoplancton y tasas de hundimientos/mecanismos

En ecología marina, el hundimiento de células, es un proceso de gran importancia y se le define como la tasa a la cual el fitoplancton se sedimenta fuera de la zona eufótica. Una primera información sumarizada concerniente a las tasas de hundimiento dio rangos que varían entre 0,5 y 10 m/día (Margalef 196l). De las observaciones en Perú (Strickland 1972), se asume que algunas poblaciones pueden flotar neutralmente, es decir permanecer en un lugar con propósitos prácticos en períodos cortos. Las tasas de hundimiento medidas con fluorómetro en aguas de 20 °C, variaron de 0,5 a 2 m/d con promedio de 1 m/d; el cual podría incrementar 5 veces en cultivos envejecidos o poblaciones similares, si éstas ocurren en el mar. Al adicionar concentraciones de trazas de metales a los cultivos, las células fueron neutralmente flotantes (Eppley et al. 1968, 1972). De acuerdo a esto, las células pueden clasificarse en: células neutralmente flotantes, células en crecimiento que se comportan como si su principal densidad fuera de 0,01-0,02 g/cm^3 y células envejecidas cuyas densidades son mayores que las anteriores.

Las tasas de hundimiento del fitoplancton han sido estudiadas por varios autores y algunos resultados han sido sumarizados por Smayda (1970), mostrando que el fitoplancton sin vida se hunde mucho más rápido (<1-510 m/d) que el fitoplancton vivo (0-30 m/d) en condiciones experimentales. Así mismo, los organismos de tamaño más grande se hunden más rápido que los pequeños (Parsons y Takahashi 1973, Levinton 1982, Lalli y Parsons 1993).

El hundimiento del fitoplancton, es uno de los aspectos más importantes de cualquier estudio dinámico por la pérdida de células, después de que una población de microalgas envejece tiende a hundirse en la columna de agua (Cushing 1975). Los primeros modelos asumieron que las células se hunden a una tasa promedio de 3 m/d (Riley 1946, Steele 1958). Por otra parte, se mostró que las diatomeas muy pequeñas se hunden a 0,10-2,10 m/d. Las células pequeñas aproximadamente de 5 μm de diámetro se hunden a 0,1 m/d. En la mayoría de masas de agua el promedio del diámetro celular es menor de 30 μm y el promedio de tasa de hundimiento probablemente es menor de 0,6 m/d (Smayda y Boleyn 1965).

El hundimiento o afloramiento por sí solos no evitan el desarrollo del fitoplancton al mover material fuera de la zona eufótica, pero combinados con la turbulencia pueden constituir un factor significante para evitar el desarrollo (Eppley et al. 1968). Otro factor o mecanismo de hundimiento, es el continuo afloramiento y la consecuente dispersión o hundimiento de las aguas superficiales.

Aparentemente, en el mar el efecto más importante sobre el hundimiento es de turbulencia vertical; la tasa de pérdida de la zona eufótica es alta y requiere formularse en términos de la mezcla vertical del agua (Cushing 1975).

15.4.1 Tasas de hundimiento/Mecanismos

Los mecanismos que tienden a modificar la tasa de hundimiento del fitoplancton son cambios en la flotación de células de diatomeas; entre los flagelados es la habilidad para nadar en respuesta a estímulos como la luz. Las máximas velocidades natatorias para algunas especies están en un rango de 10 m por día; los dinoflagelados grandes tienen velocidades de 3 a 20 m por día.

Las diatomeas o algas unicelulares planctónicas no tienen estructuras locomotoras y son incapaces de movimiento independiente, sin embargo, poseen una variedad de mecanismos que retardan su hundimiento para permanecer en aguas superficiales iluminadas. Dichos mecanismos incluyen su tamaño y morfología general como la proporción del área superficial celular al volumen, la cual determina una fuerza o tensión que las retiene o retrae del hundimiento. También algunas especies tienen regulación iónica, en la cual la concentración interna de iones es reducida en relación a su concentración en el agua.

El fitoplancton grande que caracteriza y predomina usualmente en áreas de afloramiento es importante porque el tamaño es de gran significancia en la energía de la cadena alimentaria. Estudios sobre efectos del tamaño, movilidad y suspensión del fitoplancton en la superficie del mar han considerado la consecuencia de las pérdidas verticales desde la zona

eufótica (Smayda 1970, Semina 1972). En estudios experimentales Smayda (1965, 1966) con cultivos de algunas especies para ver influencia de edad celular, tamaño, forma y modo de formación de cadenas en las tasas de hundimiento, se obtuvo tasas medias de hundimiento para *Thalassiosira* cf. *nana* y *Thalassiosira rotula* que incrementaron de 0,10 a 0,28 m/d y de 0,41 a 2,10 m/d respectivamente. Para *Bacteriastrum hyalinum* fue de 0,39 a 1,27 m/d y en *Skeletonema costatum* fue de 0,30 a 1,35 m/d. En el afloramiento, las pérdidas horizontales y verticales son importantes debido a que el fitoplancton que se hunde rápidamente desde la zona eufótica a los sedimentos, puede ser resuspendido por subsecuentes eventos de afloramiento (Blasco et al. 1980), pero el desplazamiento horizontal del flujo Ekman fuera de la costa, más allá del rompimiento de la plataforma, elimina irreversiblemente al fitoplancton más pequeño que se hunde lentamente. Esta situación ocurre porque el flujo subsuperficial costero que provee de agua al afloramiento está limitado a una banda relativamente estrecha a lo largo de la costa, ésta fue de 20 km en marzo-abril 1977 (Smith 1980).

El área de afloramiento de 15°S ha sido estudiada por diferentes expediciones (1966, 1969, 1976, 1977, 1978 y 1983). El análisis de los resultados mostró que especies fitoplanctónicas características del afloramiento y concentraciones de poblaciones que se encontraron en los años anteriores y posteriores a 1977, no ocurrieron en ese año. La abundante información sobre la composición de fitoplancton, biomasa y profundidad para esa época del año (fines de verano y comienzos de otoño) indicó grandes concentraciones de diatomeas y altas concentraciones de clorofila 2-20 mg/m^3 (Ryther et al. 1971, Walsh et al. 1971, Barber 1981).

En 1976, se presentó una biomasa alta del dinoflagelado *Gymnodinium splendens* Huntsman et al. (1981) mientras que en 1977, las condiciones de fitoplancton fueron diferentes, su abundancia fue menor aunque con productividad alta (Barber 1981). Las diatomeas grandes y dinoflagelados no fueron abundantes, en cambio se presentaron densas concentraciones de *Mesodinium rubrum* y microflagelados móviles.

Para probar la idea de que la circulación del afloramiento puede clasificar físicamente el fitoplancton de acuerdo a la tasa de hundimiento o de velocidad de migración vertical se estudió en el área sur (15°S) la circulación a través de la plataforma en un modelo de trayectorias, usando las corrientes observadas (20–22 marzo, 1977). Se seleccionaron velocidades de 0,05 y 1 m/h con el fin de ampliar el rango observado por Smayda (1970) y estudiar el patrón de migración de la especie (Barber 1976). La secuencia del comportamiento observado e iniciado a 12 km de la costa fue el siguiente:

a. Entre 00:00 y 06:00 h la población se encontró a 40 m de profundidad

b. Entre 06:00 y 11:00 h realizó migración hacia la superficie a 8 m/h

c. Entre 11:00 y 15:00 h, la especie permanecía en superficie

d. Entre 15:00 y 20:00 h ocurrió nuevamente migración hacia abajo, hasta 40 m a 8 m/h

e. Entre 20:00 y 24:00 h la especie se encontraba a 40 m

El modelo sugiere que el patrón vertical *de M. rubrum* fue un mecanismo efectivo para mantener a la población en el agua de afloramiento durante 3 días (en un amplio espacio sobre la plataforma y dentro del fuerte flujo superficial) mientras que diatomeas y microflagelados que se hunden sufrieron advección fuera de la costa. Con este mecanismo la especie evita el fuerte desplazamiento en la capa superficial Ekman, manteniendo así una "onda estable" de una población con alta concentración.

Una condición diferente se observó al iniciar la actividad a 6 km de la costa, las partículas sin hundimiento se mantuvieron dentro de la capa eufótica, sobre la plataforma y las partículas con movimiento se trasladaron a los sedimentos o dentro del flujo convergente costero de 40-60 m. El fitoplancton que comenzó en una posición a 6 km de la costa, tuvo la posibilidad de volver al centro de afloramiento, a diferencia del fitoplancton que se inició a 12 km de la costa que no la tuvo.

Es útil establecer la causa de que los sistemas de afloramiento difieran de otras regiones del océano; lo que se sostiene es que en el afloramiento costero las condiciones óptimas del suministro de nutrientes son provistas por el transporte vertical del agua subsuperficial dentro de la capa eufótica y, las condiciones óptimas de luz para el fitoplancton son mantenidas en el flujo horizontal divergente y estabilizado de la capa superficial.

Se han descrito rápidas tasas de crecimiento y ausencia de la fase lag para el periodo de crecimiento de fitoplancton en aguas recién afloradas como característica del Perú en 1969 (Barber et al. 1971). Frente a la costa del Perú el afloramiento es continuo pero con un ciclo estacional definido en la intensidad del proceso (Wooster 1970). Los procesos físicos del afloramiento costero tienen suficiente estabilidad para permitir la evolución de sus ecosistemas y una de las características "estables" es la ocurrencia regular de fuertes variaciones en dichos procesos (Sanders y Hessler 1969).

15.5 Relación entre el tamaño de células, nitriclina y grazing

La distribución de biomasa de células grandes de fitoplancton (>8 μm) en relación a la nitriclina y al grazing fue estudiada en la Corriente de California para determinar la meso-escala, escala espacio-temporal y conocer la relación de la biomasa total de fitoplancton con la distribución de nitratos y grazing del macrozooplancton (Mullin 1998). Se encontró que la biomasa de ese tamaño de células es más variable en espacio y tiempo que la del fitoplancton total.

La importancia numérica del fitoplancton grande (≥8 μm) es mayor cerca de la costa y su biomasa está relacionada a la profundidad de la nitriclina (NO_3). La biomasa de las células grandes fue mayor y dominante cuando la nitriclina fue más superficial, su profundidad determina la biomasa de esas microalgas, que es más sensible a variaciones de ubicación de la nitriclina que la biomasa de las células pequeñas.

Debido a que la presión del grazing y la profundidad de la nitriclina están relacionadas, ambas están implicadas en la biomasa de clorofila de células >8 μm. Otra característica física como la turbulencia, podría variar juntamente con la profundidad de la nitriclina (Chavez 1989).

El concepto de que especies grandes de dinoflagelados son formas dominantes lejos de la costa en áreas de afloramiento, es opuesto a los resultados del estudio de Chavez (1989), que puntualiza que el fitoplancton colectado con red muestra células pequeñas, creándose falsas representaciones de las comunidades fitoplanctónicas alejadas de la costa; aunque los dinoflagelados grandes son comunes en esas aguas, su contribución a las propiedades totales del ecosistema es menor comparada con la de formas pequeñas (Chavez 1989).

Considerando que las células grandes participan en las cadenas alimentarias más cortas: diatomeas-copépodos-peces, las células pequeñas probablemente pasan a través de un subsistema microbiano o cadena microzooplanctónica (Beers 1986). Hay evidencia de que algunos copépodos son selectivos en su alimento. Los resultados del estudio de Mullin (1998) permitieron formular la hipótesis de que la producción de peces zooplanctívoros estaría relacionada a la profundidad de la nitriclina en una forma no lineal. Es decir, la profundidad superficial de la nitriclina significa no solamente una mayor biomasa total del fitoplancton y macrozooplancton, sino que también pasaría a los peces con escasos pasos intermedios, lo que también fue sostenido por Cushing (1989) y Coombs et al. (1994).

15.6 Sucesión estacional

En aguas costeras frecuentemente se observa la dominancia de diatomeas en el florecimiento inicial del ciclo anual en primavera seguido de una relativa abundancia de dinoflagelados. Un patrón de la sucesión estacional bastante conocido sobre el desarrollo de las comunidades fitoplanctónicas (Margalef 1958) considera tres fases o estados:

Estado 1.- Se caracteriza por la mezcla vertical del afloramiento, dominancia de pequeñas diatomeas, altas tasas de producción/biomasa y de alta clorofila/peso seco. Conforme la columna se estabiliza aparece el siguiente estado.

Estado 2.- Consiste en diatomeas grandes con tasas de crecimiento más lentas que las de diatomeas pequeñas del estado uno.

Estado 3.- Representa la última fase o madurez del ecosistema, se caracteriza por una columna de agua estable, baja producción/biomasa, baja clorofila/peso seco y dominancia de dinoflagelados y otros flagelados con tasas de crecimiento más lentas que las diatomeas de los estados uno y dos.

15.7 Mareas Rojas

15.7.1 Características generales

Las mareas rojas o "red tide" son decoloraciones causadas por las concentraciones masivas de algún microorganismo, las especies más comunes en la costa peruana son *Olisthodiscus luteus*, *Gonyaulax peruviana*, *Protoperidinium* sp., las más comunes y mejor estudiadas son el dinoflagelado *Gymnodinium splendens, Prorocentrum micans* y el ciliado fotosintético *Mesodiniun rubrum* (Fig. 107 a, b). Se ha mantenido la nomenclatura reportada en los diferentes estudios referente al dinoflagelado *Gymnodinium splendens* M. Lebour (1925), cuya descripción actualizada es *Akashiwo sanguinea* (Hirasaka).

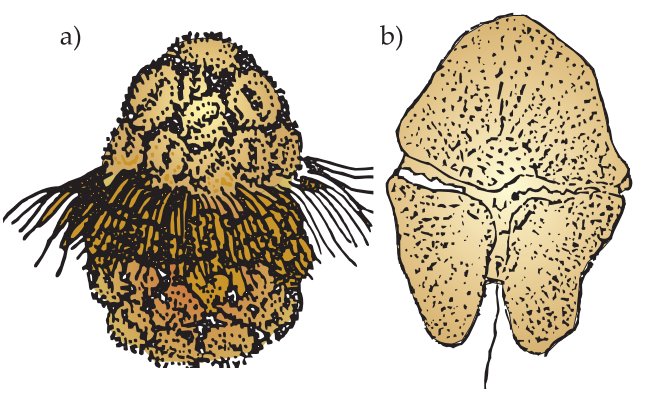


Figura 107.- Especies comunes de mareas rojas en la costa peruana a) *G. sp endens*, b) *M. rubrum*

La decoloración de las aguas o mareas rojas puede ser de índole inorgánica, biológica y de naturaleza mixta (partículas en suspensión y organismos), siendo esta última la más frecuente. El fenómeno no está siempre asociado al calentamiento extremo del agua superficial, desde que puede aparecer en áreas de afloramiento con aguas frías (<20 °C) y altos nutrientes (Popovici y Chacón de Popovici 1966). Posteriormente, en estudios de campo más detallados se señaló la ubicación de mareas rojas de ciertas especies en frentes de aguas frías y aguas cálidas (Ryther 1967, Barber y Rhyther 1969).

Los dinoflagelados son capaces de una rápida reproducción, abarcando en casos de condiciones favorables extensas áreas de color marrón-rojizo de 200.000-500.000 cel/L y conforme se desarrolla el bloom pueden alcanzar hasta 10^8cel/L (Lalli y Parsons 1993). Las mareas rojas pueden ser causadas por especies inocuas o por las que poseen potentes toxinas. Cuando los nutrientes son agotados decae el bloom, se desarrolla la descomposición por bacterias de grandes cantidades de material orgánico y al agotarse el oxígeno disponible ocurre mortalidad de peces e invertebrados. El desarrollo de las condiciones anóxicas es una característica de blooms de dinoflagelados. Algunas especies de los géneros *Alexandrium, Pyrodinium* y *Gymnodinium* de aguas cálidas producen una neurotoxina llamada saxitoxina altamente letal, cuando es ingerida por ciertos componentes del zooplancton y moluscos. Los peces y aves pueden morir al ingerir el zooplancton y en el consumo humano puede causar parálisis o muerte.

La ocurrencia de "red tides" o mareas rojas con altas concentraciones de dinoflagelados en aguas con estratificación débil, ha sido bien documentada por Conover (1954), Ryther (1955), Margalef (1956), Rousenfell y Nelson (1966) quienes señalaron como causa u origen los siguientes aspectos:

a. El uso de la migración vertical para mantener a los dinoflagelados en un área con ausencia de turbulencia y, habilidad del grupo para utilizar bajas concentraciones de nutrientes o para consumirlos durante la migración vertical.

b. El uso de la totalidad de luz disponible por los dinoflagelados, desde que sus densas concentraciones forman sombras superficiales cuando ocurren en cantidades inusuales, mientras las diatomeas se mantienen en concentraciones normales (Margalef 1978).

El mecanismo para la característica anterior no incluye la exclusión de las diatomeas.

El origen de estas agregaciones debe encontrarse en su fisiología y respuestas al ambiente, cuyos factores biológicos y químicos son los más críticos, mientras que los factores físicos son más importantes como agentes de concentración. Ryther (1955) en una revisión de dinoflagelados concluyó que se requiere moderada población de una especie y condiciones hidrográficas apropiadas que permitan la acumulación de organismos en la superficie y el efecto de su concentración en áreas localizadas.

Se han estudiado experimentalmente las relaciones entre compuestos naturales orgánicos en el agua de mar y especies de mareas rojas (Collier 1958). Los compuestos orgánicos proveen de sustrato para la actividad bacterial y pueden servir para estimular el crecimiento de los componentes del plancton. Un tipo de bacteria siempre estuvo asociado con cultivos de *G. breve*, ese tipo de bacteria produce vitamina B_{12}, que es un agente de crecimiento; la bacteria, no se desarrolla en forma dominante en ausencia de *G. breve* , lo que significaría que el fitoplancton suministra el sustrato orgánico que indirectamente condiciona el agua para el crecimiento del dinoflagelado.

Las características generales de los aguajes en Perú han sido descritas por Schweigger (1964) y la frecuencia con la que se han presentado los principales eventos frente a la costa peruana fue señalada para verano (diciembre-marzo) por Rojas de Mendiola (1979).

En los ecosistemas de afloramiento los nutrientes están disponibles para el fitoplancton debido a la advección vertical, densidad, estructura de nutrientes y por lo tanto, al agua de afloramiento y régimen de luz. La abundancia de los dos grupos (diatomeas y dinoflagelados) puede ser explicada considerando o evaluando los factores del desarrollo de *Gymnodinium sp endens* que ocurrió en 1976 en las costas de Perú y Ecuador que se describe más adelante. Otras especies que causan mareas rojas en aguas peruanas es *M. rubrum*, que es bastante conocida y se dispone de mayores referencias sobre su ubicación taxonómica, fisiología, biología, comportamiento y distribución de las cuales se han recopilado algunos aspectos característicos.

a) *Gymnodinium splendens = Akashiwo sanguinea*

Causa intensos florecimientos (agua rojiza) y, la densidad o desarrollo de la especie puede originar distribuciones dispersas en áreas grandes o localizadas en áreas más pequeñas. El dinoflagelado está relacionado con temperaturas de 17-23 °C y salinidades de 34,1-35,3 ups, el mayor número de registros de esta especie indica rangos de 18-21 °C y 34,8-35,1 ups, los que aparentemente son óptimos (Rojas de Mendiola 1979). Las concentraciones aparecen a mediodía indicando migración vertical debido a su patrón diario de movimiento; en 1976 la anchoveta se alimentó de la especie *G. splendens* debido a su abundancia, aunque no es su alimento normal (Johannesson y Robles 1977).

b) *Messodinium rubrum*

Una revisión sobre la taxonomía y ecología del ciliado *M. rubrum* (Lohmann 1908) indica que tiene una distribución geográfica amplia, incluyendo aguas polares y ecuatoriales; el agua roja causada por su desarrollo ocurre dentro de áreas muy costeras o en la vecindad de áreas de afloramiento fuera de la costa (Taylor et al. 1971).

El ciliado con cloroplasto asociado es un autótrofo capaz de jugar el rol de productor primario. Las células son pequeñas de 10-70 μm, en blooms de 30 a 50 μm, y en invierno 15-25 μm. La forma de las células es variable (subesférica, lenticular o casi biesférica). Su ocurrencia se describió para el océano Ártico (Alaska) indicando tamaño de células entre 100-150 μm y con clorofila.

Los blooms ocurren en todas las épocas del año, incluyendo invierno y en forma predominante en otoño y primavera. Se ha determinado una característica de la intensidad de la decoloración en relación al número de células, la cual no se presenta a concentraciones de 200 cel/mL y es muy intensa a 2000 cel/mL (McAlice 1968). Los diagramas de T-S vs plancton muestran la amplia tolerancia de rangos ambientales de la especie, aunque los máximos números están relacionados con temperaturas sobre 15 °C, independiente de la salinidad. Es muy susceptible a cambios rápidos en comparación con la mayoría de organismos planctónicos, mientras que a cambios lentos tolera rangos más amplios.

La información sobre distribución vertical es escasa, las mayores concentraciones no se encuentran en la superficie, sino inmediatamente debajo de ella, excepto con cielo nublado, verticalmente se ha descrito su presencia en pequeñas concentraciones a 100 m de profundidad.

El aspecto más confuso sobre la especie es la naturaleza de los cuerpos pigmentados dentro del organismo y su significancia funcional. Dichos cuerpos no pueden ser considerados simplemente como algas simbióticas a pesar que son funcionalmente fotosintéticas (Fig. 107 b). Se han sugerido dos alternativas en relación a este aspecto (Taylor et al. 1971).

1. Si la asociación entre organismo y cuerpos pigmentados es temporal (anual), causada por ingestión de una o más especies de flagelados (alimento) y seguida por digestión parcial de partes externas de flagelados y del núcleo, la condición podría ser similar a la de moluscos que ingieren cloroplastos como alimento y son retenidos por varias semanas en condiciones funcionales, lo cual requeriría que los cloroplastos sean reemplazados por nuevas células ingeridas periódicamente.
2. Si la asociación es permanente, representaría una referencia sobre *M. rubrum* como alimento; solo se conoce la presencia de pigmentación roja en los órganos respiratorios de las ostras durante el período de la marea roja indicando la alimentación con el ciliado.

La segunda condición tiene mayor evidencia, pero aún hay incertidumbre sobre la relación entre la célula y los cuerpos pigmentados.

La información recopilada sobre el ciliado aclaró algunos puntos de confusión taxonómica. Existen numerosos registros de su ocurrencia asociada a aguas no tóxicas (Taylor et al. 1971). El género incluye numerosas especies, estrechamente similares, pero el criterio para separarlas es incompleto y no claro por falta de observaciones ultra estructurales de cloroplastos, estructuras asociadas y descripciones modernas, excepto para *M. rubrum* y *M pupila* que han permitido aclarar la sinonimia de *M. rubrum* y *Cyclotrichium meunieri*, pero la designación de la especie en el género *Cyclotrichium* es inapropiada. La especie *M. pulex* es considerada especie separada, aunque ha sido confundida con *M. rubrum* en muchos casos. El ciliado descrito como *Cyclotrichium meunieri*, es el mismo organismo conocido como *M. rubrum*, en el cual se encontró presencia de clorofila a y c (Ryther 1967, Parsons y Blackbourn 1968). Hay tres explicaciones para la presencia del pigmento verde fotosintético en la especie: a) es causada por algas ingeridas, b) están localizados en el alga simbiótica y viven con el ciliado, c) el ciliado tiene cloroplastos y es en realidad una planta (Ryther 1967).

La primera explicación parece imposible. Probablemente el pigmento fotosintético está localizado en los cromatóforos, los cuales podrían ser cloroplastos o microorganismos completamente simbióticos (Ryther 1967).

Debido a la sensibilidad de la especie, no es posible realizar experimentos con ella, los organismos aunque permanecen activos en las incubaciones, las células se desintegran rápidamente cambiando el color rojizo a verde-amarillo después del primer día. Su comportamiento es muy característico, con movimientos muy rápidos en zig-zag interrumpidos por descanso de segundos; es positivamente fototáctico y se aglomera bajo luz solar difusa (177.000- 254.000 por mL), en promedio 200.000/mL (Fenchel 1968).

La probabilidad de que el color rojo se deba a un alga simbiótica y posiblemente del grupo de Cryptophyceae ha sido señalada por algunos autores indicando que las algas unicelulares son miembros de las Prasinophyceae, un grupo que puede contener clorofila.

15.8 Eventos de "mareas rojas" en aguas peruanas

En los antecedentes de mareas rojas, la información es muy dispersa. Los eventos de mareas rojas ocurren frecuentemente en aguas peruanas y la mayoría de observaciones señalan su ocurrencia entre diciembre y abril. Una descripción minuciosa sobre registros de la ocurrencia de decoloraciones rojas y marrones de la superficie del mar, turbidez en la columna de agua, así como su posible origen fue realizada por Lavalle y García (1924) que incluye notas de Raimondi (1896). Señaló la invasión de una contracorriente en aguas costeras que ocurre anualmente entre abril y julio, asumiendo que se origina de la Contracorriente Ecuatorial, su convergencia con aguas frías produciría el aguaje que afectó a las aves guaneras en 1923. Las decoloraciones o mareas rojas encontradas en islas Guañape, Callao y Pisco en 1931, fueron atribuidas al mismo origen, evidenciando su naturaleza recurrente (Günther 1936). Un resumen de mareas rojas en base a registros disponibles para el período 1828-1978 relaciona su frecuencia con las especies que las originan (Rojas de Mendiola 1979).

Los estudios documentados sobre la ocurrencia de mareas rojas son muy escasos; aquí se describen las características de eventos ocasionados por el dinoflagelado *Gymnodinium splendens* y el ciliado *Mesodinium rubrum*, estudiados exhaustivamente en base a su seguimiento durante el período de ocurrencia (Ryther 1967, Barber 1967, Smith y Barber 1979, Dugdale et al. 1977, Barber y Smith 1980, 1981, Blasco 1971, Blasco et al. 1980, Huntsman et al. 1981).

15.8.1 1966

En aguas de afloramiento de Perú, se describió, en ese año, la presencia de una extensa área rojiza, aproximadamente de 100 millas cuadradas, entre Cabo Blanco y Punta Aguja (4°30′-6°30′S). Se identificó al ciliado *M. rubrum* que estuvo restringido a 1 m de profundidad y asociado a gran número de medusas del género *Pelagia*, no hubo evidencia de que fueran tóxicas (Ryther 1967). Dichas aguas se encontraron cerca del límite entre el afloramiento y las aguas más cálidas estratificadas, al oeste del afloramiento. Esta transición puede verse en los perfiles de densidad, oxígeno disuelto y silicatos en la capa superior de 30 m (Fig. 108). El desarrollo de los organismos pudo resultar de advección vertical y enriquecimiento de la zona eufótica. La concentración en la superficie fue probablemente debido al comportamiento de la especie, relacionado con los gradientes en los límites o bordes de la masa de agua.

15.8.2 1967

La especie *M. rubrum,* se encontró en el área de transición entre la Corriente Costera de Perú y aguas más cálidas, oligotróficas fuera de la costa (Barber 1967, Barber et al. 1969). Se conoce poco sobre el rol que *M. rubrum* juega dentro del ecosistema, aparte de que es un autótrofo y por lo tanto productor primario, su distribución puede ser señalada como típicamente nerítica y fuera de la costa, pero asociada invariablemente con agua aflorada. Posiblemente, las dos son condiciones óptimas de variables requeridas por la especie. Se ha sugerido una fuerte correlación negativa entre la proliferación del ciliado y la turbulencia producida por los vientos.

15.8.3 1976

A inicios de 1976 (marzo-mayo), ocurrió un bloom de *Gymnodinium splendens* en aguas costeras de Perú y Ecuador, cuando se presentó un calentamiento en la capa superficial e incrementó la estabilidad en la capa eufótica, originando una condición óptima para la especie que tiene movilidad. En ese período, las características inusuales fueron la extensión del bloom (1500 km a lo largo de la costa 3°S-18°S), la dominancia del dinoflagelado sobre la agregación normal de diatomeas y las condiciones oceanográficas anormales como la desnitrificación. Las concentraciones de clorofila fueron de 40 μg/L en el área de estudio, San Juan, durante 6 semanas, persistiendo las diatomeas con concentraciones de 100 cel/mL con activo crecimiento; es decir que no ocurrió limitación para diatomeas, lo cual podría ser atribuido al éxito de los dinoflagelados (Dugdale et al. 1977).

El fenómeno moderado de El Niño 1976, originó una perturbación biológica que es representativa de las anomalías que ocurren frecuentemente en el Pacífico tropical Este, mientras los eventos de 1982-83 y 1997-1998 son raros. La especie *G. splendens* es un óptimo alimento para las larvas de anchoveta del norte *E. mordax* (Lasker 1978) y también para la anchoveta peruana *E. ringens* (Ware et al. 1981). No obstante, en 1976 el cambio a la dominancia del dinoflagelado afectó el crecimiento, condición fisiológica y desove de la anchoveta adulta. En mayo de 1976 los peces redujeron el contenido de grasa y peso, sugiriendo que la dominancia de la especie fitoplanctónica interfirió con la nutrición durante el crecimiento. En 1977 el reclutamiento de peces juveniles desovados por adultos que habían madurado durante el bloom de *G. splendens*, fue muy pobre y el stock decreció a un nivel muy bajo (Johannesson y Robles 1977).

Algunos aspectos de la ecología de *G. splendens* se pueden obtener de un estudio realizado durante 6 semanas en el área de 15°S. La abundancia del dinoflagelado fluctuó notablemente, alcanzando algunas veces una densidad máxima de 400 cel/mL, constituyendo el 80% de la población, combinada de dinoflagelados-diatomeas (Huntsman et al. 1981). Los datos obtenidos sugirieron que después de su

advección al lugar de estudio (Est.C-3, Línea CUEA), el dinoflagelado persistió debido a estabilidad en la zona eufótica y la población fue renovada por la corriente sub-superficial que fluye hacia el polo. El incremento de estabilidad no excluyó a las diatomeas, las cuales aparentemente utilizaron los silicatos disponibles y el nitrógeno regenerado para mantener sus tasas de crecimiento y contrarrestar pérdidas por hundimiento y grazing.

Aunque las concentraciones de clorofila fueron muy altas en algunas parcelas, >400 µg/L (Packard et al. 1978, Barber 1976) en la estación de estudio a mitad de la plataforma solo alcanzó 40 µg/L. Se compararon y relacionaron las fluctuaciones de concentración de diatomeas y dinoflagelados y su persistente co-ocurrencia con cambios en las condiciones hidrográficas. Las diatomeas persistieron en concentraciones de 100 cel/mL durante el bloom de dinoflagelados, pero este no alcanzó una composición monoespecífica. Los niveles de nitrógeno inorgánico (nitrato, nitrito y amonio) fueron bajos; en cambio, las concentraciones de silicatos fueron alrededor de 10 µM lejos de la costa, aunque inferior a las aguas sobre la plataforma, 15-20 µM (Mac Isaac y Dugdale 1969). Esta concentración de silicato reducida pero adecuada, indicó que las diatomeas estuvieron presentes con activo crecimiento (Dugdale et al. 1977).

Los análisis de fitoplancton (Blasco et al. 1981) y de zooplancton (Smith et al. 1981) realizados en Perú durante 1976, mostraron que la variación diaria en la composición de especies es determinada por el transporte advectivo.

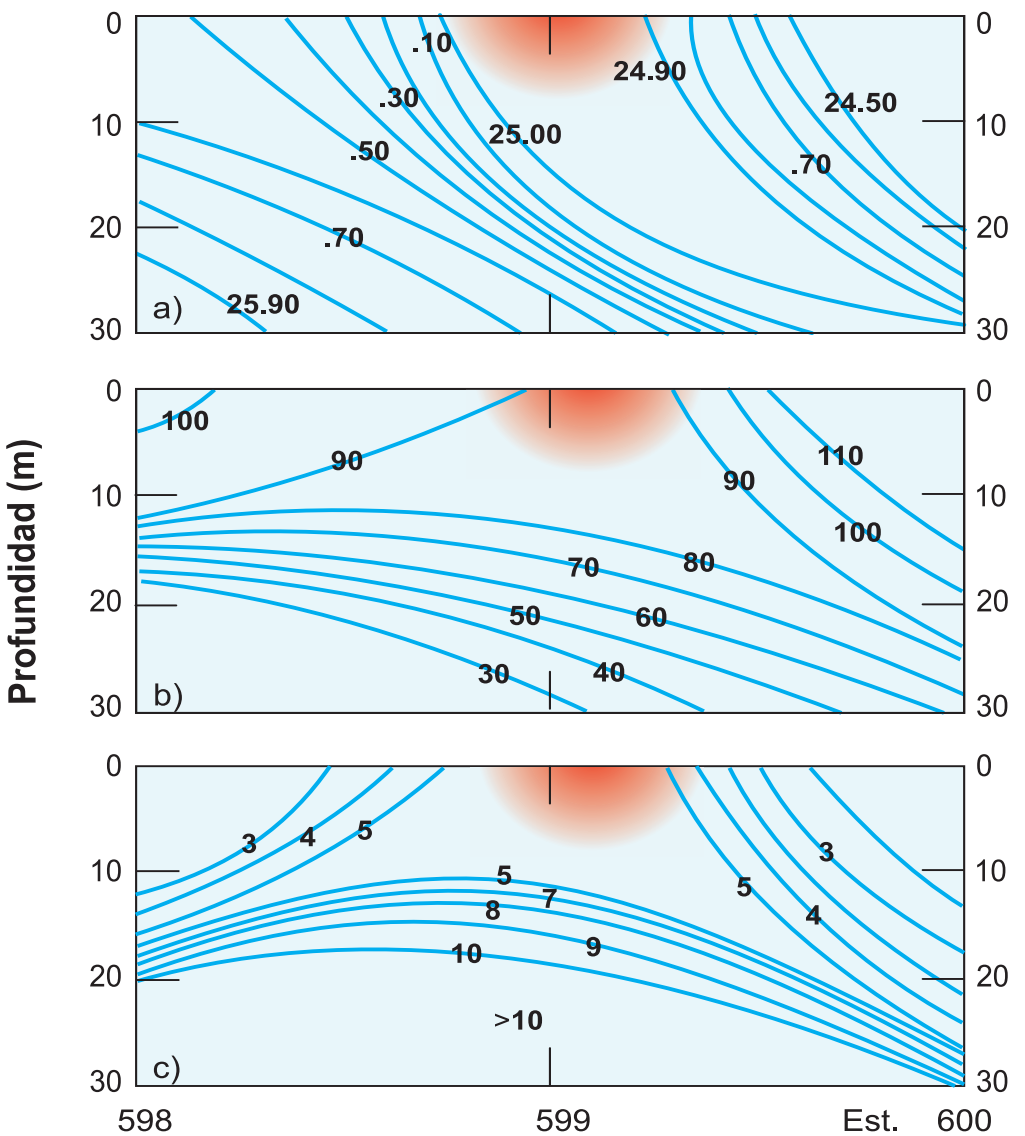


Figura 108.- Perfiles de a) densidad (αt) , oxígeno (% saturación), b) silicato (µM) y c) ubicación de *M. rubrum*, (Est. 598-600, Cr. A. Bruun). Ryther, 1967

La temperatura del agua a comienzos de 1976 fue 15 °C, a esa temperatura el agua es rica en nutrientes, así que el efecto combinado de la anomalía fría y el colapso de los vientos generó una capa superficial rica en nutrientes y considerablemente más estable que la característica estacional promedio, teniendo un período de residencia más largo cerca de la costa lo cual aparentemente fue responsable del inicio del bloom del dinoflagelado.

Las agregaciones de la especie causaron un calentamiento en el primer metro superficial una vez que comenzó el bloom. Se ha reportado que la especie dobla su velocidad natatoria cuando incrementa la temperatura de 19 a 22 °C, por lo cual la habilidad de la especie capaz de mantenerse en la capa superficial sería, además, incrementada por aumento de temperatura (Barber et al. 1977)

15.8.4 1977

En el área de Pisco, el fitoplancton se caracterizó por grandes concentraciones de diatomeas con alta clorofila (2-20 mg/m^3), pero en 1977 las condiciones fueron diferentes a otros años, las diatomeas y dinoflagelados no fueron abundantes y en su lugar ocurrieron agregaciones de *M. rubrum* y microflagelados (Dugdale et al. 1977, Huntsman et al. 1981).

Un extenso bloom de la especie se observó en el área de 15°S y contribuyó significativamente a la productividad orgánica (Smith y Barber 1979). Se realizaron medidas de producción primaria con luz saturada en incubaciones cortas (1 hora), debido a la fragilidad del organismo y rápido consumo de nutrientes, obteniéndose un índice de productividad de 16,8 mgC (mgClor-a)h^{-1}. La máxima fotosíntesis ocurrió al 50% de luz superficial y la tasa de carbono particulado fue 2187 mgC/m^3/h, lo cual indica una gran contribución a la cadena de alimento. Su aporte a la productividad en flujos del afloramiento y ecosistemas costeros habría sido subestimado. En su distribución diaria, las agregaciones aparecen de 10:30 a 11:00 h siendo más densas alrededor de las 13:00 h. Su longitud promedio fue 40 μm y las aguas rojizas en 1977 tuvieron un contenido de clorofila de 100-125 mg-clor-a/m^3. Las incubaciones mayores de 1 hora resultaron con deficiencia de nutrientes y declinación de la productividad.

Los sistemas de afloramiento estimulan el desarrollo de *M. rubrum.* Estos ambientes ofrecen abundantes nutrientes y aguas superficiales divergentes y convergentes (Packard et al. 1978). A través de la combinación de su capacidad autotrófica y movilidad, puede utilizar la circulación de agua de este tipo donde otras especies son eliminadas. Los estudios de la especie sugieren que es un reductor de nitrato, su rol en el ecosistema es incierto pero potencialmente importante en base a su movilidad y características autotróficas. En las áreas de afloramiento del Perú es común observar manchas rojizas dispersas y también en las plumas de afloramiento (Blasco 1971, Packard et al. 1978, Smith y Barber 1979).

A diferencia de otros ciliados *M. rubrum* es un autótrofo funcional que incorpora carbono inorgánico durante el crecimiento. Sin embargo, el alto costo metabólico o gasto de energía en las migraciones verticales neríticas que realiza con activo movimiento podría afectar sus contribución a la cadena de alimento particulado en relación a las diatomeas del afloramiento de Perú. No se ha realizado evaluación cuantitativa de su rol en la productividad pero se ha intentado determinar su contribución a los reservorios de carbono orgánico particulado y disuelto del ecosistema de afloramiento (Smith y Barber 1979).

En las plumas de afloramiento *M. rubrum* ocurre en la zona de convergencia o borde interno del frente, entre las aguas frías de las plumas y las relativamente cálidas de mar afuera. En otras ocasiones, cuando el afloramiento es débil, la columna de agua es fuertemente estratificada y las velocidades de la corriente superficial son bajas; sin embargo, la especie puede desarrollarse utilizando las aguas ricas en nutrientes debajo de la picnoclina y en la zona eufótica sobre ésta.

15.9 Indicadores Biológicos

Los indicadores biológicos se definen como organismos que viven dentro de un rango relativamente estrecho de temperatura y salinidad, cuya presencia es típica e indicativa de una masa de agua específica con esas características ambientales.

Las diversas masas de agua constituyen ambientes típicos para diferentes faunas, observaciones que revelan este tipo de relación se refieren mayormente a especies de zooplancton (Bary 1963, Johnson y Brinton 1963, Longhurst 1967). Los estudios de especies fitoplanctónicas como indicadores se incrementaron a partir de la década de 1970, especialmente en Perú donde especies de dinoflagelados de aguas cálidas incursionan frente a la costa durante los eventos El Niño.

Análisis estadísticos con el fin de conocer la relación entre ocurrencia de especies de zooplancton y condiciones hidrográficas, se desarrollaron en el Pacifico norte y mostraron que ciertas especies están frecuentemente juntas caracterizando un hábitat (Fager y McGown 1963). En forma similar, pero en

menor número también se han hecho intentos con ciertas especies de fitoplancton siendo usadas exitosamente como indicadores de masas de agua (Smayda 1958, Balech 1963, Braarud 1962, Marumo 1968). Así mismo, Venrick (1971) definió asociaciones de diatomeas en el Pacífico norte usando un análisis de grupos recurrentes relacionando su distribución a procesos físicos.

15.9.1 Indicadores biológicos de masa de agua: fitoplancton

En el ambiente marino peruano los valores más altos de producción primaria se hallaron en áreas de divergencia y en capas de mezcla poco profundas (Guillén e Izaguirre de Rondán 1968). Así mismo, se encontró que las especies fitoplanctónicas más abundantes y máximos de producción al ser relacionados con el diagrama T-S correspondieron a la Corriente Costera Peruana, 35,1-34,8 ups y 15-21 °C (Guillén et al. 1973). También se han reportado rangos similares de salinidad y temperatura (18-21 °C) como hábitat preferido del dinoflagelado *Gymnodinium splendens*, especie frecuentemente asociada a mareas rojas en Perú (Rojas de Mendiola 1979).

En un estudio sobre estructura de poblaciones de fitoplancton y similitud de comportamiento entre especies a través de análisis de grupos recurrentes, se determinó en el área costera de afloramiento de Callao, grupos de especies asociadas con un consistente grado de afinidad entre sí y el ambiente. *Rhizosolenia delicatula, Skeletonema costatum, Thalassiosira subtilis, Nitzchia closterium y Talassionema bacillaris* ocurrieron todo el año en la capa de 0–20 m, mientras que en estaciones alejadas de la costa correspondiente a otro tipo de agua (aguas cálidas, >35,1 ups), no se pudo determinar ningún grupo por evidente pobreza de fitoplancton (Calienes 1973).

El conocimiento biogeográfico de valores extremos de temperatura y salinidad, es importante para conocer los requerimientos óptimos del fitoplancton. Se presentan ejemplos de dos especies de fitoplancton a nivel global representativas de diferentes hábitats.

Thalassiosira antarctica, es un importante componente del fitoplancton antártico, su distribución es circumpolar (Figs. 109, 110) favorecida por el sistema dominante de corrientes (Smayda 1958). Latitudinalmente, la especie está confinada casi exclusivamente a aguas de la Convergencia Antárctica, ocasionalmente se encuentra al norte de esa frontera. La especie en su ambiente natural es estenoterma y estenohalina (puede tolerar un estrecho rango de temperatura y salinidad); la temperatura observada tiene un rango de -1,77 a 3,44 °C; está bien representada a temperaturas bajo 0 °C con una media de -0,05 °C y salinidad de 32,6 a 34,5 ups. Su ausencia en regiones adyacentes, (norte de 60°S) no obstante el transporte accesible, es debido a sus requerimientos polares.

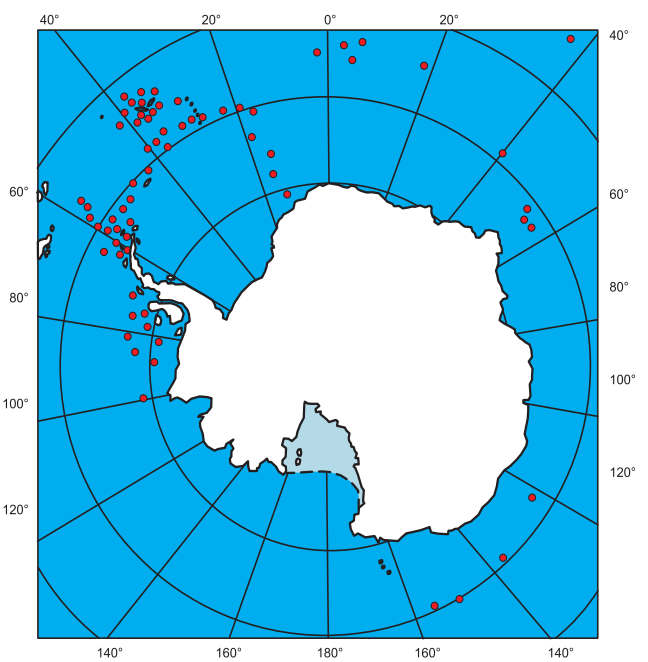


Figura 109.- Distribución geográfica de *Thalassiosira antarctica*

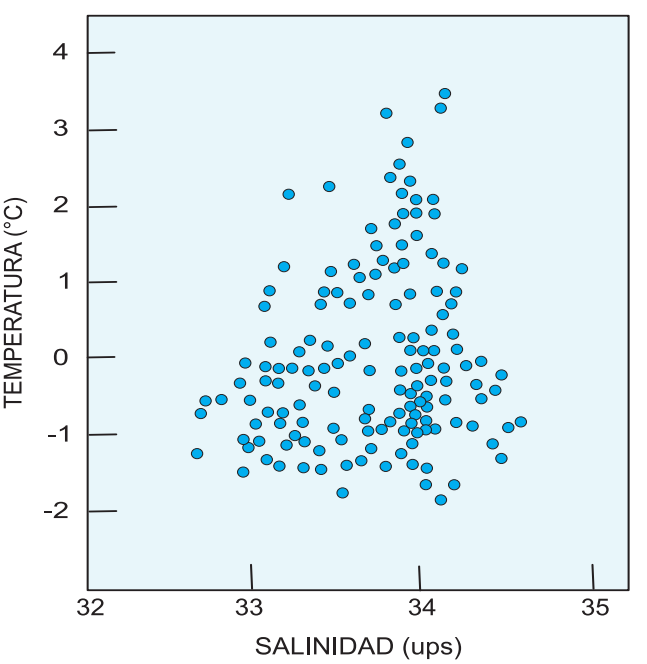


Figura 110.- Interrelación con T-S. Smayda (1958)

Planktoniella sol, descrita como diatomea oceánica, tiene una amplia distribución, pero es más común en regiones tropicales y subtropicales (Cupp 1943) y fue seleccionada para mostrar la distribución de una forma tropical Smayda (1958). La especie es una diatomea circumtropical y se encuentra principalmente en regiones oceánicas, es un componente de los principales sistemas de corrientes tropicales lo cual asegura una amplia distribución. Su ausencia en la distribución entre los trópicos (Fig. 111) es debido a áreas no investigadas y también refleja que no es una especie estrictamente tropical. Su rango se extiende a regiones subtropicales y aún se le ha encontrado en aguas templadas de la Corriente Peruana.

También se le encuentra a 60°N donde puede ser usada como indicador del agua de la Corriente del Golfo (Gulf Stream) cerca de la entrada del Norweign Sea. Su preferencia por esa corriente se nota en el rango de salinidad de esa región (35,35 ups), característica del agua que ingresa en el Golfo (círculos abiertos, Fig. 111). Es un indicador de masas de agua oceánica que bordean la Corriente de Benguela y la Corriente de Perú cuando ingresan al área costera formando eddies o remolinos con el agua aflorada, por lo cual se le usa frecuentemente como especie indicadora y por ser fácilmente identificable, característica de la mayoría de especies indicadoras (Hart 1934). En los eddies de la Corriente de Benguela, la circulación es rápida con aguas frías y ricas cerca de la costa y agua cálida oceánica fuera de ella; el área de afloramiento más activo es al norte de Luderitz Bay (22°30´S–05°W), entre 10 y 45 mn de la costa. El fitoplancton esparcido dentro de la lengua de esa agua que ingresa desde fuera de la costa está compuesto por gran abundancia de *Planktoniella sol* cuya distribución se muestra en la figura 112 y constituye el ejemplo más claro de las incursiones de aguas oceánicas. En la Corriente de Perú se encontró una relación similar en la expedición del "RPS William Scoresby" (Günther 1936), señalando a esa especie como oceánica (Fig. 113).

Las características de temperatura y salinidad en su distribución muestran que *Planktoniella sol* tolera amplio rango de temperatura y un pequeño rango de salinidad (euriterma y estenohalina). Su rango de temperatura se extiende de 1,9 a 5,2 °C (estos valores extremos que resultan del transporte de corriente no se consideraron para obtener la media de 19,2 °C), su rango de salinidad fue de 33,76-39,15 ups con media de 35,7 ups. Su ausencia en áreas neríticas puede ser consecuencia de sus requerimientos de salinidad en combinación con otro factor, desde que solo la salinidad no determinaría esa exclusión (Smayda 1958).

Entre las especies fitoplanctónicas cosmopolitas a nivel global predominan *Chaetoceros compressus, Leptocylindrus danicus, Skeletonema costatum, Coccolithus huxleyi, Prorocentrum micans* (Smayda 1958).

Frente a la costa peruana un gran número de especies de fitoplancton, especialmente dinoflagelados son importantes como indicadores biológicos porque muestran la influencia de una masa de agua durante su incursión dentro de la región, como en el caso de Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) en períodos anormales del sistema de circulación frente a Perú (El Niño).

Ejemplos que muestran características de masas de agua en base a distribución de dos especies de dinoflagelados se da en las figuras 114, 115 a-h que describen la secuencia de su distribución durante el evento El Niño 1982-1983. *Protoperidinium obstusum* es indicadora de Aguas Costeras Frías (ACF) y *Ceratium breve* ha sido seleccionada como característica de Aguas Ecuatoriales Superficiales (Rojas de Mendiola et al. 1981, Ochoa et al. 1985).

a. El patrón de distribución de *P. obstusum* fue normal en febrero de 1982, Operación Eureka XLVII (6-15°S) dentro de 30-60 mn en áreas de Chicama-sur de Salaverry, Supe-Callao y San Juan (<20 °C, <35 ups).

b. En setiembre de ese año redujo su distribución y se le encontró solo en áreas muy costeras Punta Aguja–Pimentel, Op. Eureka XLVIII (6-7°S) hasta 40 mn de la costa (19 °C y <35,2 ups). En las áreas de Salaverry-Huarmey, sur de Huacho-Callao, sur de Pisco-Punta Doña María, la especie estuvo relacionada con temperaturas menores de 18 °C y salinidades menores de 35,1 ups, (Fig. 114).

c. En noviembre de 1982 cuando el calentamiento fue más intenso, disminuyó aún más su distribución, encontrándose solo frente a Punta Aguja, Huacho y Callao, Cr. BAP/Unanue y BIC/Humboldt 8211-12. Desapareció completamente al iniciarse 1983 (enero-febrero), en relación a la presencia de aguas cálidas (AES) y anomalías térmicas de 7 °C, Cr. BAP/Unanue 8301-02.

d. Al cambiar temporalmente las condiciones oceanográficas en marzo-abril de 1983 cuando ocurrió un enfriamiento en el ambiente marino, la especie reapareció en Chimbote - Cerro Azul-Pisco y Atico-Ilo. BIC/Humboldt 8303-04.

*Ceratium brev*e es otro dinoflagelado que presenta un patrón de distribución en el área norte, limitado por el frente ecuatorial (4°S), el cual tiene variaciones estacionales (Fig. 115) Op. Eureka XLVII.

a. En febrero de 1982 se le encontró al norte de Talara asociada a AES, indicando condiciones normales, Eureka XLVII.

b. La variación de ese patrón mostró el avance de la masa de agua cálida en setiembre, 1982 (anomalías de 2-3 °C), su distribución fue más amplia extendiéndose hacia el sur entre Puerto Pizarro y Paita (4-5 °C) y Punta Aguja-Chicama (6-8 °C), fuera de las 60 mn (>19°C y <35,4ups), Op. Eureka XLVIII.

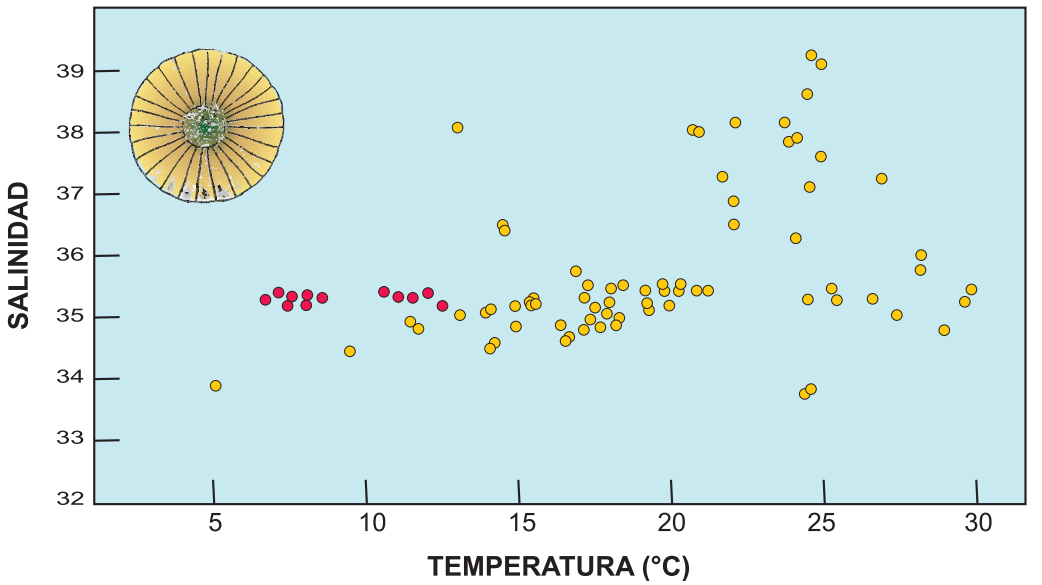


Figura 111.- Distribución de *Planktoniella sol* en relación con T-S. Smayda (1958)

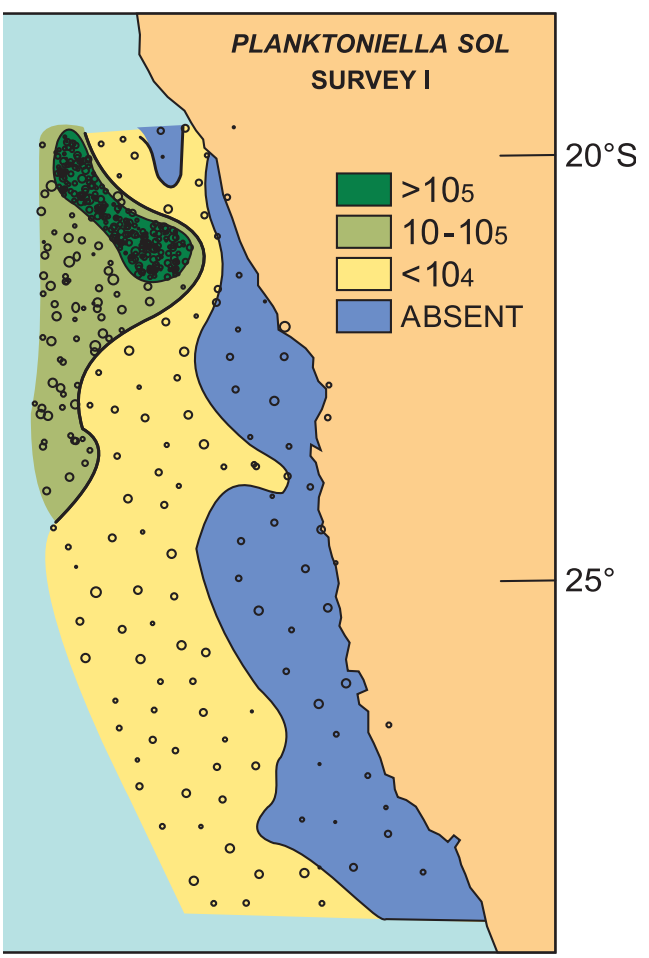


Figura 112.- Distribución de *Planktoniella sol* en intrusiones de agua oceánica en la Corriente de Benguela. Hart (1953)

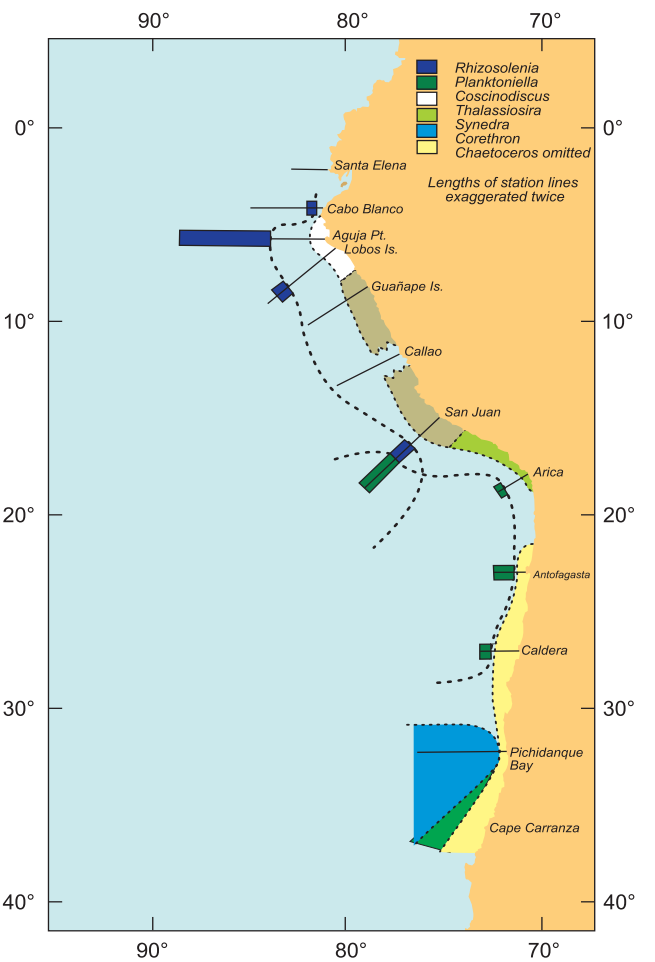


Figura 113.- Distribución de fitoplancton dominante en el recorrido de la Expedición del RPS "William Scoresby", *P. sol*, oceánica, 18 mayo-1 agosto (1931). Gunther (1936)

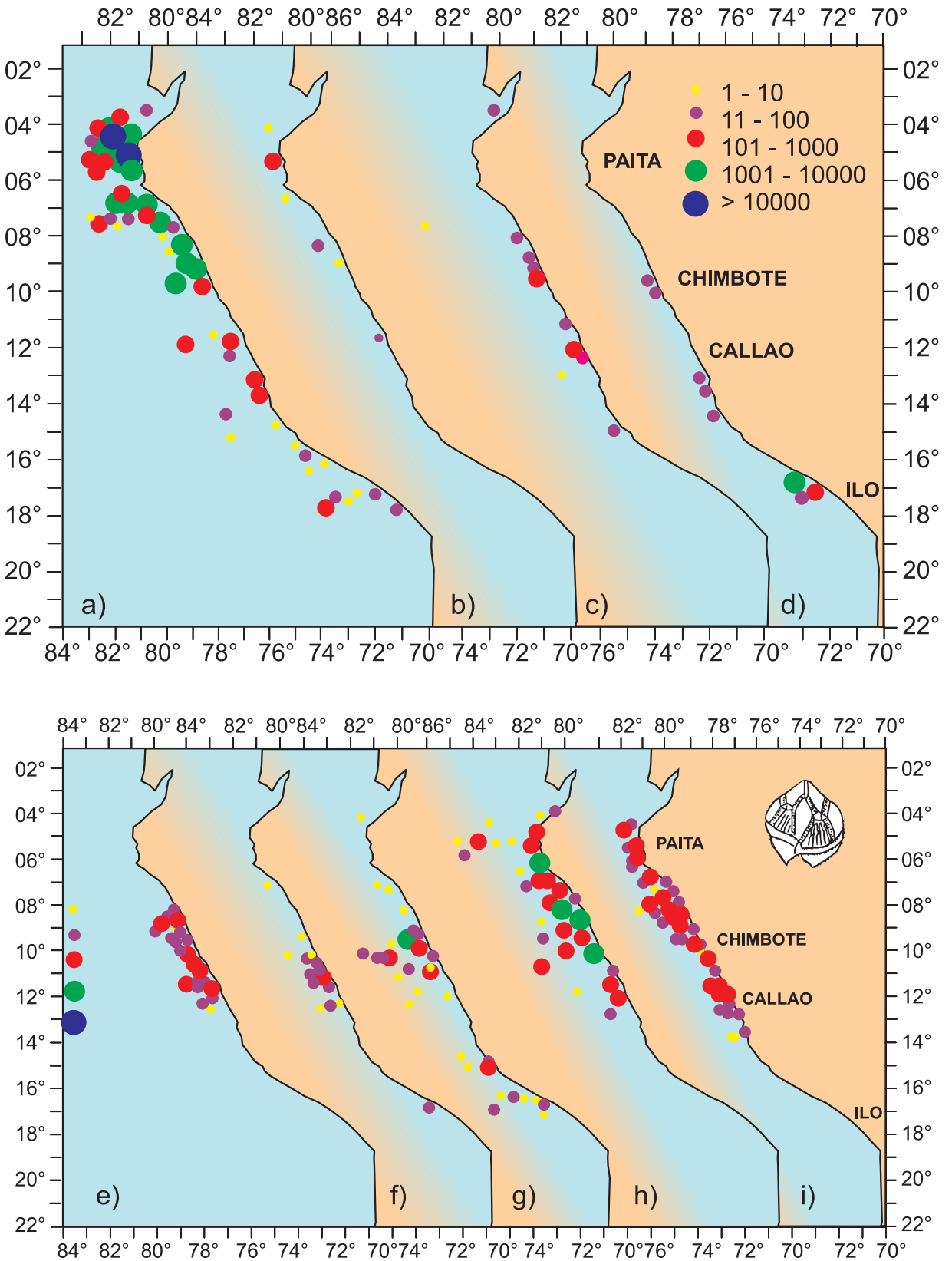


Figura 114.- Indicadores biológicos de masas de agua, ACF:
Protoperidinium obtusum cruceros: febrero-marzo 1982,
noviembre-diciembre 1982, enero-febrero 1983, marzo-mayo 1983.
Ochoa et al. (1985)

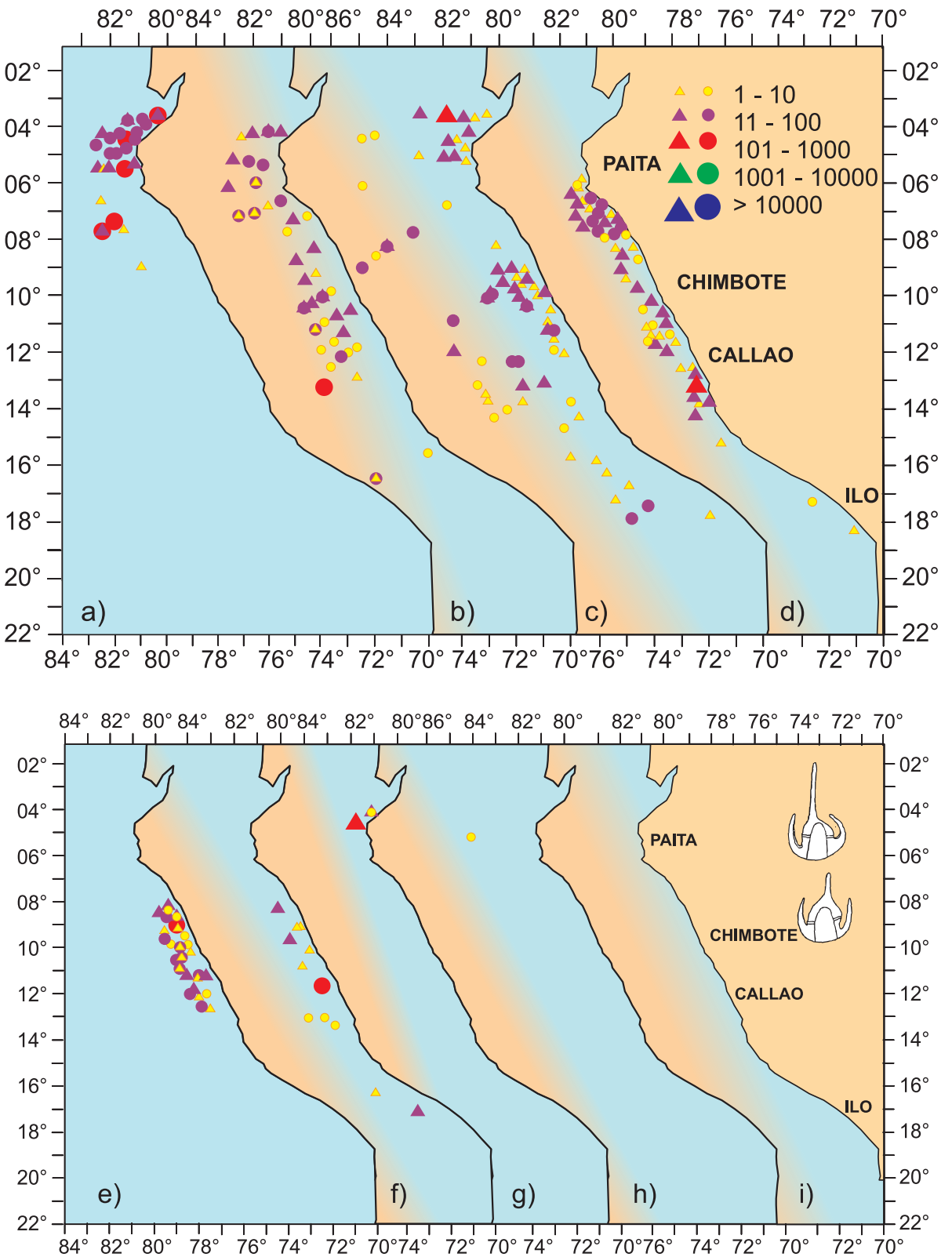


Figura 115.- Indicadores biológicos de masa de agua, AES: *Ceratium breve* , cruceros: febrero–marzo 1982, noviembre-diciembre 1982, enero-febrero 1983, marzo-mayo 1983. Ochoa et al. (1985)

c. Durante noviembre - diciembre se extendió hasta Callao y finalmente entre enero y febrero de 1983 alcanzó hasta Ilo (17°S), aproximándose de Chimbote a Callao hasta 30 millas de la costa e indicando la influencia de las aguas cálidas hacia el sur fuera de 60 mn (Callao-Ilo), BAP/Unanue y BIC/Humboldt 8211-12.

d. En marzo 1983 cuando ocurrió el breve enfriamiento del ambiente marino con una ligera declinación de anomalías térmicas, la especie reapareció muy cerca de la costa en Chimbote (9°S), Cerro Azul-Pisco y Atico-Ilo (16°-17°30´S). Cr. BIC/Humboldt 8303-04.

e. Durante el máximo pico de anomalías en abril-mayo, la distribución de esta especie se aproximó más a la costa entre Punta Aguja y San Juan (6–15°S), señalando un nuevo avance hacia el sur de la lengua costera de AES.

15.9.2 Indicadores biológicos de masa de agua: zooplancton

Entre los indicadores de masas de agua del zooplancton se dispone de información de especies de algunos grupos: Copépodos, Anfípodos, Quetognatos y Sifonóforos.

El grupo de copépodos incluye las especies: *Centropages furcatus, Rhincalanus nasutus, Rh. cornutus, Calacalano pavo* de aguas cálidas ecuatoriales (AES). Entre los representantes de aguas oceánicas cálidas (ASS) *Mecyanocera clausi*, *Subeucalanus crassus* (Abanto 2001). Para aguas costeras frías (ACF) *Centropages inermis, Centropages brachiatus.*

Entre los componentes de Amphipoda, Aronés (1997) describió a *Oxycephalus piscatoris* de Aguas Tropicales Superficiales (ATS), *Vibilia chuni, Phronima bowmani, Phronima elongata* pueden caracterizar Aguas de Mezcla entre ATS y AES. *Hyperietta voseleri, Hyperoides sibagnis* y *Eupronoe maculata,* especies indicadoras de aguas calientes cuya distribución es en tres tipos de aguas cálidas ATS, AES, ASS y aguas de mezcla.

La especie *Hyperia medusarum* se encontró relacionada a mareas rojas del dinoflagelado *Gymnodinium splendens* durante meses cálidos, diciembre-abril (1964-1978). El anfípodo se comporta como parásito de medusas *Chrysaora plocamia, Antolla wyvillei y Pelagia noctiluca* presentes en los meses de verano (Carrasco de Luyo 1981).

Los quetognatos constituyen un grupo del zooplancton de amplia distribución en los océanos, generalmente son animales de aguas superficiales, las formas oceánicas como el género *Sagitta* son muy voraces. También, incluye especies que están restringidas a determinadas masas de agua y a zonas profundas.

En aguas peruanas se estudiaron los quetognatos en relación a los eventos El Niño (febrero 1972, junio 1976, setiembre y diciembre 1982). En condiciones normales como 1967 se encontró que las especies *Sagitta pulchra, S. neglecta* y *S. bedoti* asociadas a las AES, se distribuyen en el área norte con un límite máximo hasta 6°30´S. Las especies *S. ferox, S. regularis* y *Krohnitta pacifica* caracterizan a las ASS y se distribuyen al oeste y norte del litoral peruano (Sandoval de Castillo 1984).

En febrero 1972, las especies *S. pulchra* y *S. bedoti* indicaban la presencia de AES hasta los 10°30´S. En junio 1976 una gran concentración de *S. regularis* ocurrió en las áreas de 4-6°S y de 6-7°S fuera de 90 y 100 mn de la costa respectivamente, mostrando un intenso desplazamiento de ASS que se aproximaron muy cerca de la costa (10°30´S).

Durante El Niño 1982-83 se ubicó a *S. regularis* entre 10 y 11°S a 40 mn de la costa, indicando una incursión anómala de ASS (setiembre 1982) y en diciembre de ese año, la presencia de la misma especie y de *S. bedoti* indicó invasión de ASS en gran parte del litoral peruano, así como AES fueron desplazadas hasta los 10°S respectivamente. Un ejemplo del género *Sagitta* se aprecia en la figura 116. Las condiciones oceanográficas de las masas de agua en los períodos descritos fueron coincidentes con la distribución de estos organismos zooplanctónicos, por lo cual se puede reconocer su valor como indicadores de diferentes hábitats (Sandoval de Castillo 1984).

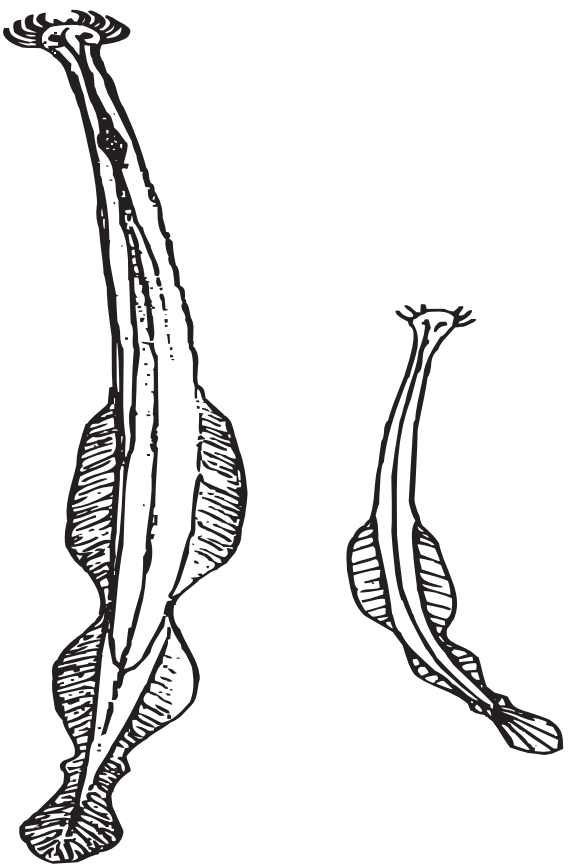


Figura 116.- Indicadores biológicos de masas de agua del zooplancton: Quetognatos, *Sagitta* sp. Sandoval de Castillo (1984), Sumich (1976)

Los sifonóforos, es otro grupo del zooplancton estudiado en el norte de Perú, entre Pta. Aguja y Chimbote (5°47′-9°13′S), área con influencia de ACF, ASS y AES, afloramiento y procesos de mezcla (Veliz 1981), tiene componentes considerados como indicadores biológicos, los cuales constituyen un importante grupo dentro de la comunidad planctónica y forman parte de la cadena alimentaria dentro del tercer nivel trófico. La especie *Muggia atlantica* es considerada nerítica y de aguas poco profundas (Cervigón 1961). En el área de estudio se le encontró en aguas costeras sobre la plataforma, frecuentemente presente en las cuatro estaciones del año, pero con mayor abundancia en primavera (Fig. 117), tiene amplio rango de temperatura y salinidad (13-25 °C y 34,7-35,3 ups). Otra especie de sifonóforo que muestra características típicas en su hábitat es *Bassia basensis*, la cual se encuentra asociada a ASS (>35,1), también se distribuye estacionalmente, con mayor presencia en verano (Fig. 118).

La especie *Diphyopsis mitra,* muestra gran afinidad por los bordes fríos de aguas costeras y oceánicas, ocurre en mayor abundancia en otoño e invierno (15,2-17,4 °C; 35,0-35,1 ups), se le considera representativa de aguas de mezcla o aguas intermedias, (Fig. 119). La especie *Chelopyes appendiculata,* (Fig. 120) segunda en frecuencia, no tiene características definidas de su hábitat debido a la amplitud de su distribución y se presenta en las cuatro estaciones del año (Veliz 1981).

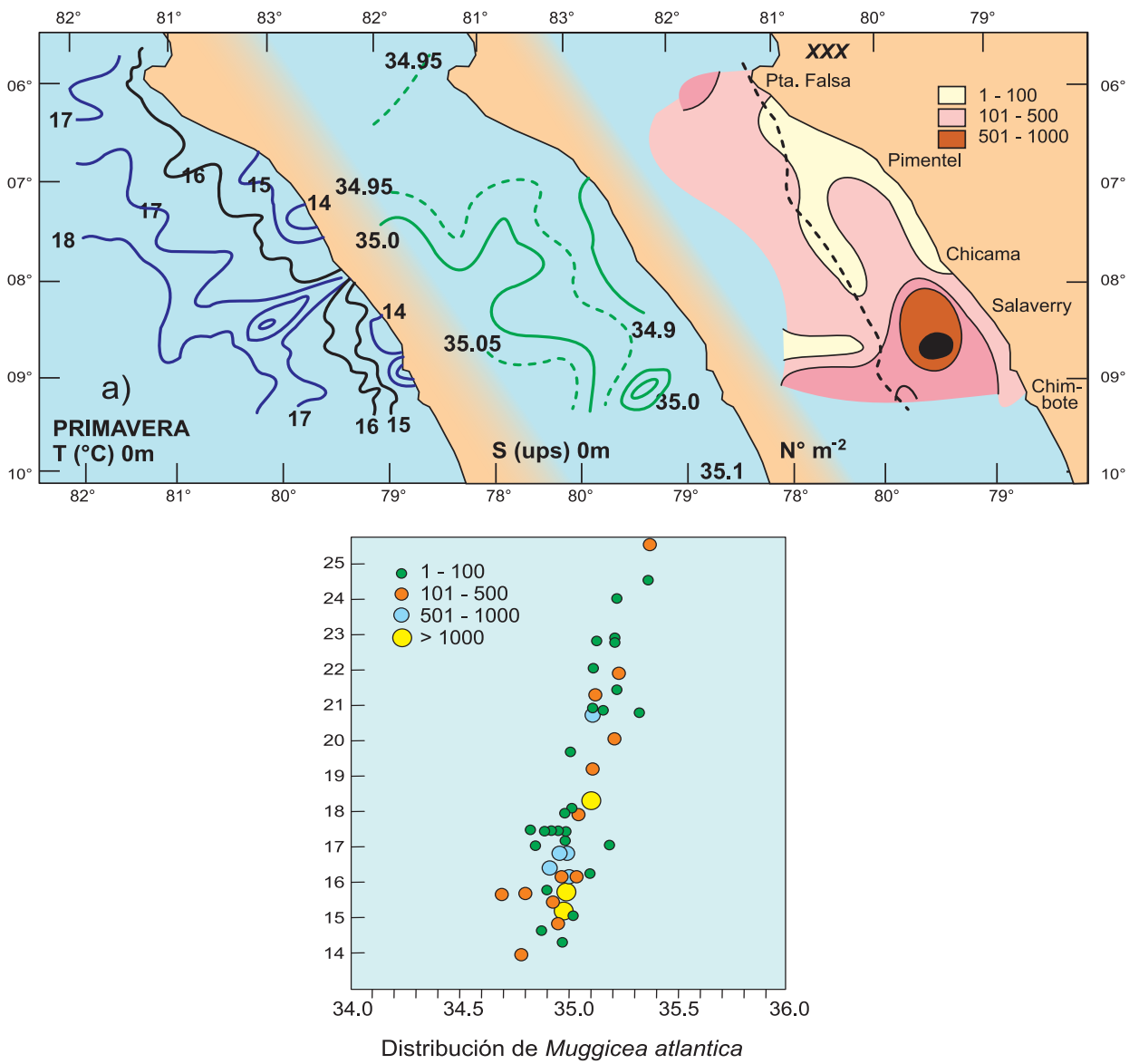


Figura 117.- Indicadores biológicos de masas de agua del zooplancton: Sifonóforos: a) distribución de *Muggicea atlantica* en primavera, b) interrelación con su hábitat T-S. Veliz, 1980

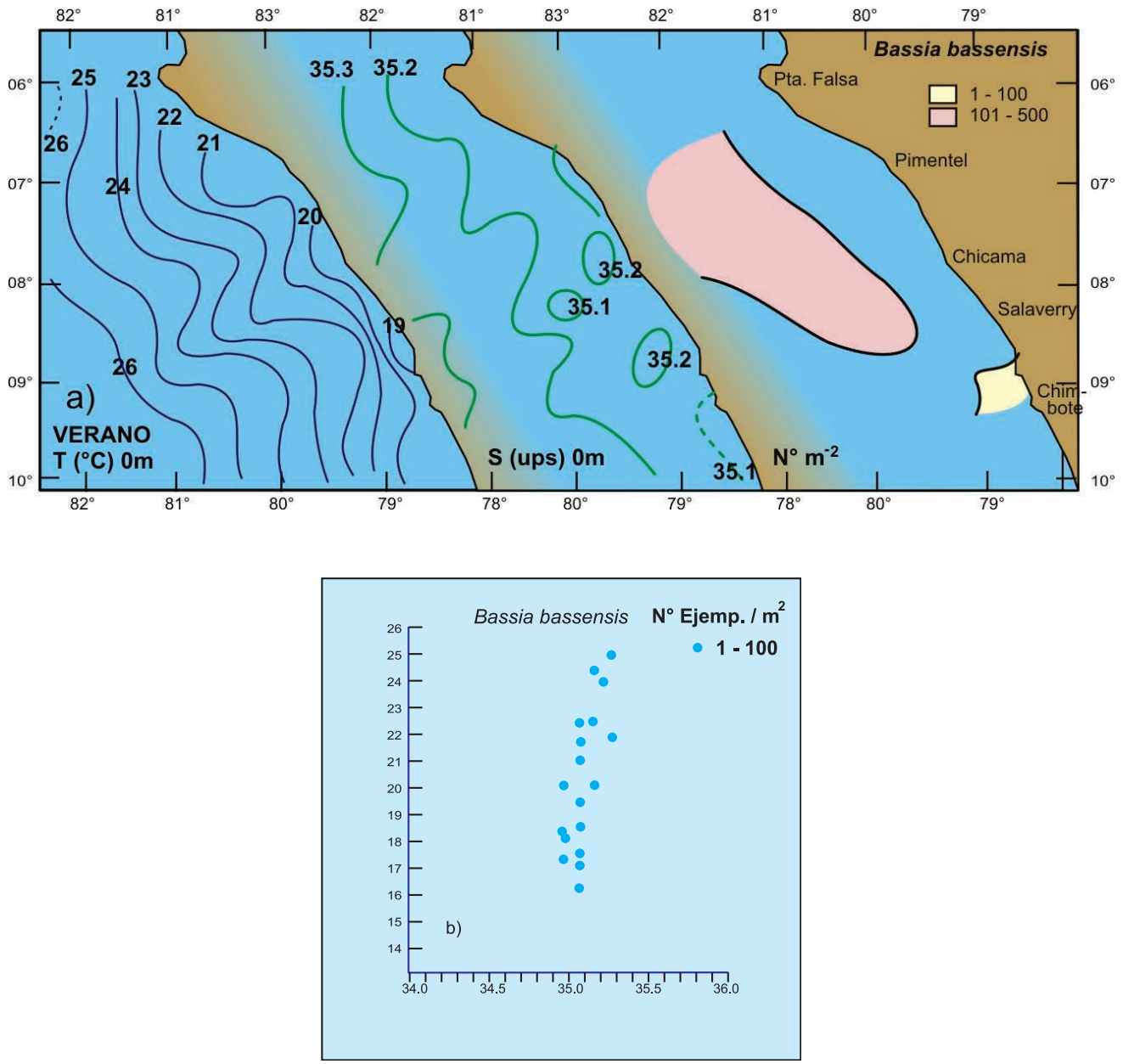


Figura 118.- Indicadores biológicos de masas de agua del zooplancton: Sifonóforos a) distribución de *Bassia bassensis* en verano, b) características de su hábitat T-S. Veliz (1980)

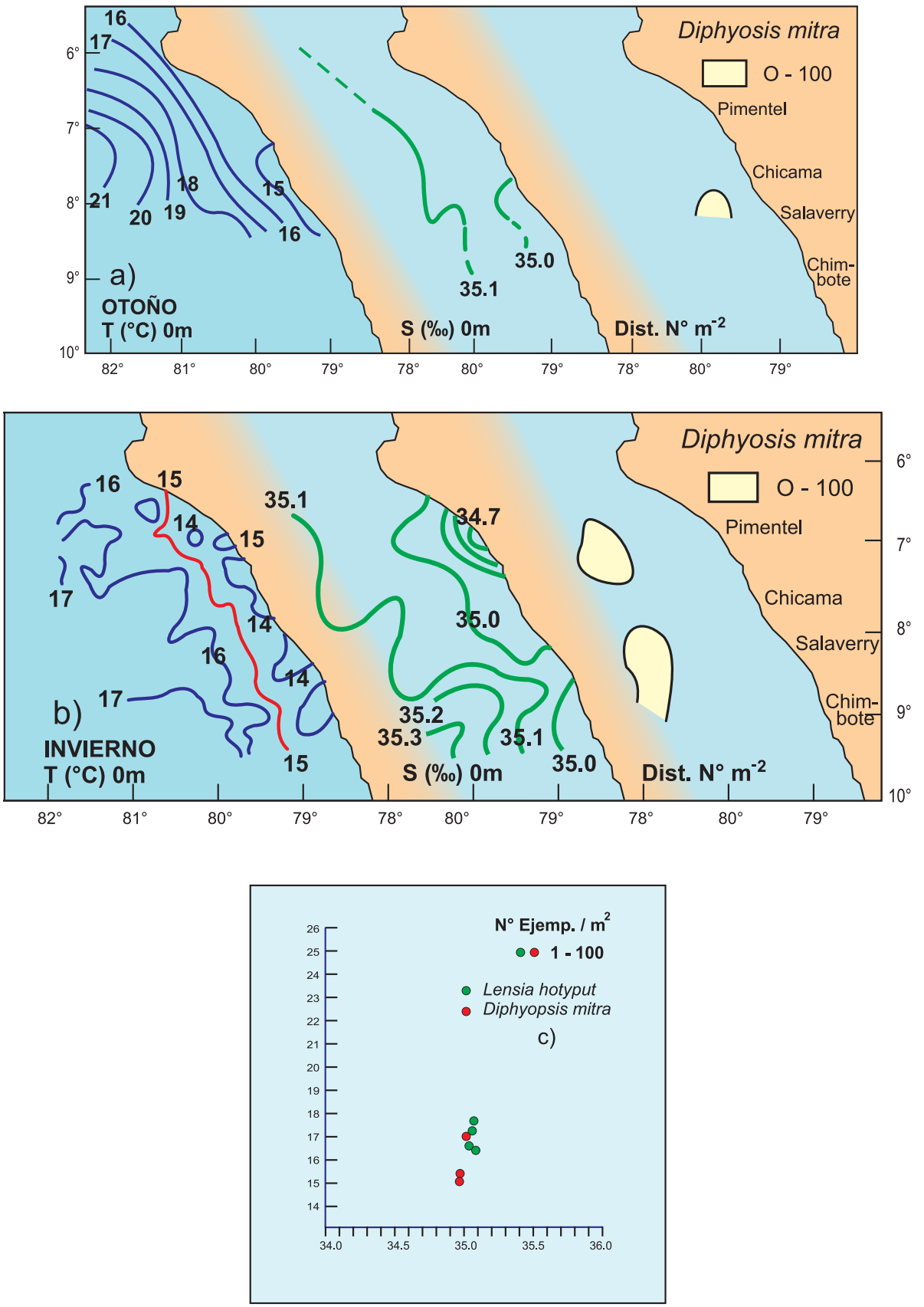


Figura 119.- Indicadores biológicos de masas de agua del zooplancton: Sifonóforos, distribución de *Diphyopsis mitra* en: a) otoño, b) invierno, c) características del rango de T-S de *D. mitra* y *Lensia h tsp r*. Veliz (1980)

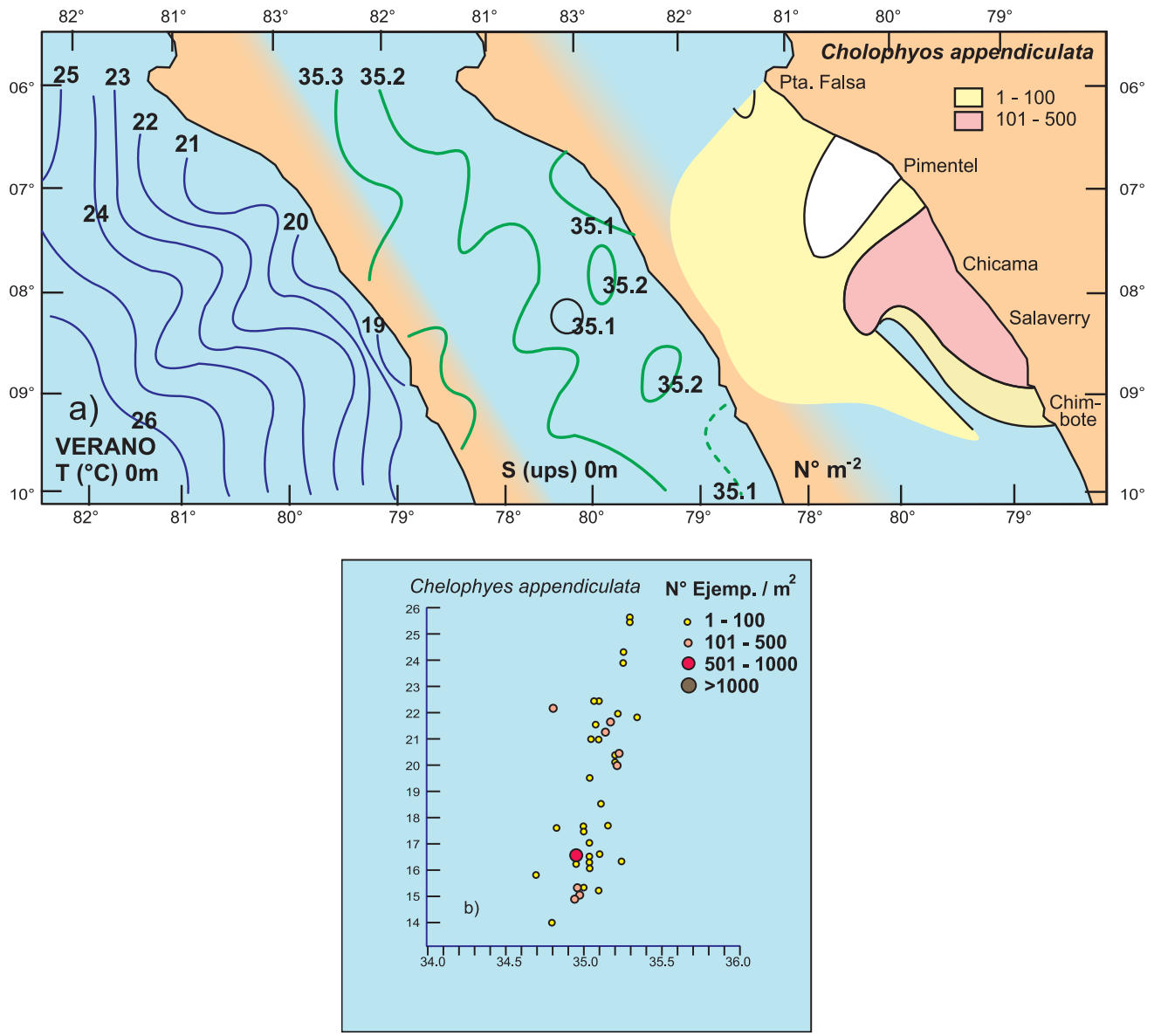


Figura 120.- Indicadores biológicos de masas de agua del zooplancton: Sifonóforos, a) distribución de *Chelophyes appendiculata*, b) interrelación de T-S con la especie. Veliz (1980)

15.9.4 Indicadores de áreas de desove: ictioplancton

Aunque algunas especies pueden abundar temporalmente en la Corriente Peruana, es importante considerar los grupos que se distribuyen en forma amplia, abundante y que presentan etapas de desarrollo precisas y definidas que permiten delimitar áreas de desove y el seguimiento de descendencia desde sus áreas de desove. Entre los organismos del ictioplancton, se seleccionaron dos especies por ocupar un papel fundamental en el ecosistema marino frente a Perú: anchoveta y sardina especies muy sensibles a los cambios ambientales (Santander y Sandoval de Castillo 1981).

El área central, es la más importante para el desove de anchoveta (6-14°S), en el sur también se presentan algunos focos de desove de menor intensidad y extensión. Las mayores concentraciones se encuentran en los 30 m superficiales. El desove se realiza asociado a los bordes fríos de frentes hídricos costeros en verano y más distantes y débiles en invierno. Se distribuye principalmente en aguas de la Corriente Costera Peruana entre 15°5´S- 17°5´S y 34,9-35,0 ups.

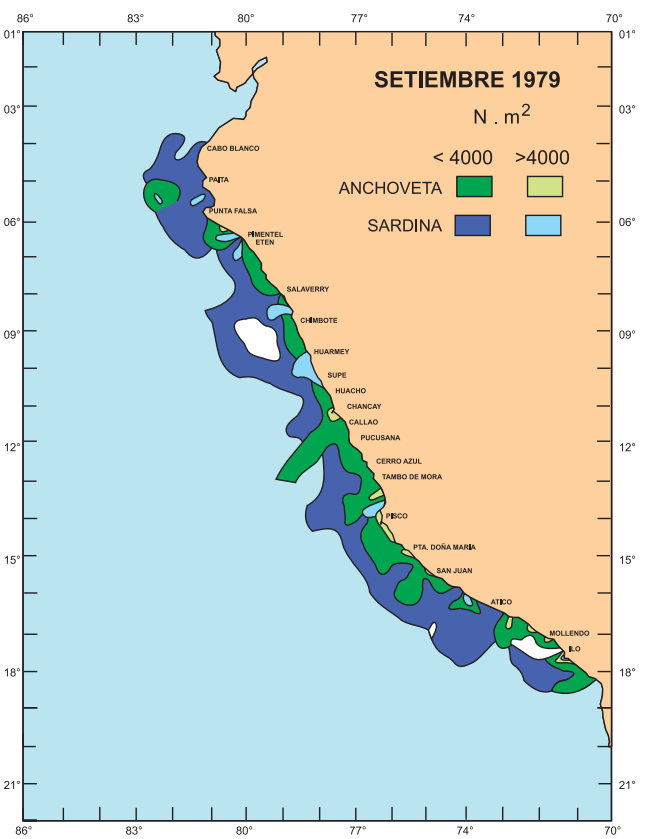


Figura 121.- Indicadores biológicos del ictioplancton: áreas de desove anchoveta y sardina.
Santander y Sandoval de Castillo, 1981

La ubicación de la principal área de desove y crianza de anchoveta tiene como características, amplitud de la plataforma, pendiente del talud, vientos de menor intensidad y afloramientos moderados, 15,0-17,5 °C – 34,9-35,1 ups (ACF). En agosto de 1967 se desarrollaron amplias zonas de afloramiento, extendiéndose el área de distribución con grandes concentraciones de huevos y larvas a escasas millas de la costa. Durante periodos anómalos de avances de aguas ecuatoriales y oceánicas (1972-73 1976, 1979) se produjeron desplazamientos hacia el sur y repliegue del área de desove muy cerca de la costa.

La sardina está relacionada principalmente con ASS, temperaturas entre 19-22 °C y 35,0-35,26 ups. En general, no hay co-ocurrencia del área de distribución de mayores concentraciones con la de anchoveta, por su diferente preferencia de los dos tipos de agua, es posible señalar que colindan (Fig. 121). Desde 1966 hasta 1972 los desoves fueron muy reducidos, limitados al área norte 10°S y con mayores concentraciones en los periodos más cálidos como 1969, considerado caliente.

REFERENCIAS*

FITOPLANCTON

Abanto M. 2001. Composición, distribución y abundancia de copépodos planctónicos en la costa norte-centro (03°30´S-14°00´S) frente al Litoral Peruano entre los años 1980 y 1989. Tesis para el título de Licenciado en Biología, Univ. Federico Villarreal, 72 pp.

Antia NJ, Bisalputra T, Cheng JY, Kalley JP. 1975. Pigment and cytological evidence for reclassification of *Nannochloris oculata* and *Monallantus salina* in the Eustigmatophyceae. Journal of Phycology 11: 339-343

Antia NJ, Bruland B R, Bonin DJ, Maestrini SY. 1975. Comparative evaluation of certain organic and inorganic sources of nitrogen for phototrophic growth of marine microalgae. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 55: 519-539.

Aronés K. 1997. Distribución horizontal de los Amphipoda (Crustacea) en el mar peruano durante el fenómeno El Niño, Verano 1983. Tésis para Licenciado en Biología. Univ. Peruana Ricardo Palma, 118 pp.

Balech E, Ferrando H. 1963. Fitoplancton marino. Editorial Univ. de Buenos Aires. Argentina.

Banse K. 1974. The nitrogen to phosphorus ratio in the photic zone of the sea and the elemental composition of the plankton. Deep-Sea Res., Vol. 21: 767 – 771. Pergamon Press, Great Britain.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

Barber RT. 1967. The distribution of dissolved organic carbon in the Perú Current system of the Pacific Ocean. Ph.D thesis, Stanford University, Palo Alto, California, 132 pp.

Barber RT. 1976. Biological aspects of Coastal Upwelling. In: Book of Abstracts, Joint Oceanography Assembly Edimburgh, Scotland 1976: 13- 24. FAO, Roma, 34 p.

Barber RT. 1970. Growth of phytoplankton in artificially upwelled water. Artículos académicos.

Barber RT, Ryther JH. 1969. Organic chelators factors affecting primary production in the Cromwell Current Upwelling, J. Exp.Mar. Biol. Ecol. 3: 191 pp.

Barber RT, Huntsman SA. 1975. JOINT-I carbon, chlorophyll and light extinction-RV Atlantis II Cruise 82. IDOE Coastal Upwelling Ecosystems Analysis Data Rep. 14. Univ. Wash., Seattle.

Barber RT, Smith RL. 1980. Coastal Upwelling Ecosystems. I: Analysis of marine ecosystems, Longhurst LR. (ed.): 31-68. Academic Press, London.

Barber RT, Smith RL. 1981. Coastal Upwelling Ecosystems of upwelling In: Analysis of Marine Ecosystems, Longhurst A. (ed.), Academic Press, NY: 31-68.

Barber RT, White AW, Sigelman HW. 1969. Evidence for a criptomonad symbiotic in the ciliate, *Ciclotrich um meunieri*. J. Phycol. 5: 85-88.

Barber RT, Dugdale RC, MacIsaac JJ, Smith RL. 1971. Variations in phytoplankton growth associated with the source and conditioning of upwelling water. Inv. Pesq. 35(1): 171-194.

Barber RT, Huntsman SA. 1974. MESCAL II carbon, chlorophyll and light extinction-RV Thomus G. Thompson Cruise 78. IDOE Coastal Upwelling Ecosystems Analysis Data Rep. ll(2). Univ. Wash., Seattle.

Bary BM. 1953. Sea water-discoloration by living organisms. NZ.JI. Sci. Technl. Sect. B. 34: 393 - 407.

Bary BM. 1963. Distribution of Atlantic pelagic organism in relation to surface water bodies. Proc. Roy Soc. Canada, spec. Pub. N° 5: 51-67, Univ. Toronto Press.

Beers, J.K. 1986. Organism and the Food Web. En Plankton Dynamics of the Southern California Bight (eds. Eppley, RW.), pp. 84-75, Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Beers JR, Stewart GL, Strickland JDH. 1967. A pumping system for sampling small plankton. J. Fish. Res.Bd.Can. 24(8):1811-1818.

Beers JR, Stevenson MR, Eppley RW, Brooks ER. 1971. Plankton populations and upwelling off the coast of Peru, June 1969. Fish. Bull. U. S. Nat. Mar. Fish. Servo 69: 859-876.

Blasco D. 1971. Composición y distribución del fitoplancton en la región de afloramiento de las costas peruanas. Invest. Pesq. 35 (1): 61-112.

Blasco D, Estrada M, Jones B. 1980. Relations between the phytoplankton distribution and composition and the hydrography in the upwelling region near Cabo Corbeiro Northwest Africa. Deep-Sea Res 27:799–821

Blasco D, Estrada M, Jones BH. 1981. Short time variability of phytoplankton populatios in upwelling regions – the example of northwest Africa. In: Coastal Upwelling, Richards F. (ed.): 339- 347. American Geophysical Union Was. DC, USA.

Blasco D, Jones B, Estrada M. 1983. Persistence or recurrence of phytoplankton assemblages in the Peru upwelling region (1969–1978). Resume Transaction. American Geophysical Union, Eos 64 (52): 1046.

Borowitza MA, Volcani BE. 1978. The polymorphic diatom *Ph eodactly um tricornutum*: Ultrastructure of its morphotypes. J. Phycol. 14: 10 - 21.

Braarud T. 1962. Species distribution in marine phytoplankton: Oceanog. Soc. Japan Jour. 20th Anniversary Volume, p. 628-649.

Calienes R. 1973. Diversidad y Asociación del fitoplancton en Callao, 1961-1962. Tesis, Univ. Nacional San Agustín Arequipa, 67 pp.

Calienes R. 1976. The seasonal cycle of phytoplankton and its relation to upwelling in Peruvian coastal waters. CUEA Newsletter 5(1).

Calienes R, Guillen O. 1976. The seasonal cycle of phytoplankton and its relation to upwelling in Peruvian coastal waters (abstract), CUEA Newsletter, 5(1), 8, 1976.

Calienes R, Guillén O. 1981. Masas de agua y producción primaria en el Perú. Boletín del Instituto del Mar del Perú. Vol. extraordinario, Proy. Investigación Cooperativa de la Anchoveta y su Ecosistema (ICANE), pp. 155–163.

Calienes R, Aquino R. 1986. Carbón orgánico particulado, clorofila y fotosíntesis en el área de afloramiento entre Pimentel- Chimbote (07°- 09°S). Bol. Inst. Mar Perú / OEA, Vol. 10 (8): 283-305.

Caperon J. 1967. Population growth in micro-organisms limited by food supply. Ecology, 48 (5): 715 – 722.

Carpenter EJ, Guillard RRL. 1971. Intraspecific differences in nitrate half-saturation constants for three species of marine phytoplankton. Ecology. 52: 183-185.

Carrasco de Luyo S. 1981. Anfípodos y su relación con mareas rojas. Memorias del Seminario sobre Indicadores Biológicos Planctónicos. UNESCO: 45-53.

Cervigón F. 1961. Descripción y consideraciones sobre los sifonóforos de las costas occidentales de África; recogidos en las campañas del Costa Canaria. Invest. Pesqueras. 18: 9-31.

Chan A. 1978. Comparative physiological study of marine diatoms and dinoflagellates in relation to irradiance and cell size. I Growth under continous light. J.Phycol.14: 396 402.

Chan AT. 1980. Comparative physiological study of marine diatoms and dinoflagelates in relation to irradiance and cell size. 11. Relationship between photosynthesis, growth, and carbon/chlorophyll a ratio. J. Phycol. 16: 428-432

Chávez FP. 1989. Size distribution of phytoplankton in the central and eastern tropical pacific. Glob. Biogeochem. Cycles, 3: 27-35.

Chávez FP, Barber RT. 1987. An estimate of new production in the equatorial Pacific. Deep-Sea Res., Vol. 34 (7): 1229-1243. J. Pergamon Journals Ltd. Great Britain.

Chavez FP, Barber RT, Soldi H. 1984. Propagated temperature changes during onset and recovery of the 1982-1983 El Niño. Nature, 309: 47-49.

Cleve PT. 1897. Report on the phyto-Expedition of HSM "Reseach" 1896. Rep. Fishery Bd. sctl. 15:297-304.

Cleve PT, Grunow A. 1879 (1880). Beiträge zur Kenntnise der artischen Diatomeen. Köngl. Sv. Vet. Akad. Handl. 17(2):121.

Collier A. 1958. Some biochemical aspects of red tides and related oceanographic problems. Limnol. Oceanogr. Vol. 3 (1) : 33 – 39.

Conover S. 1954. Observations on the structure of red tides in New Haven Harbor, Connecticut. Journal of Mar. Res. 13: 145-155.

Coombs J, Halicki PJ, Holm-Hansen O, Volcani BE. 1967. Studies on the biochemistry and fine structure of silica shell formation in diatoms. 2. Exp. Cell. Res. 47: 315-328.

Coombs SE, Robins DB, Conway DVP, Halliday NC, Pomroy AJ. 1994. Suspended particulates in the Irish Sea and feeding conditions for fish larvae. Mar. Biol. 118:7-15.

Cupp EE. 1943. Marine plankton diatoms of the West Coast of North America. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. of Calif. 5: 1-237.

Cushing DH. 1958. Vegetation processes in the pelagic. A model for ecosystems theory. J. of Plankton Res.20: 175-176.

Cushing DH. 1975. Marine Ecology and Fisheries. Cushing DH (ed.): 278 pp. Cambridge Univ. Press.

Cushing D H. 1989. A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. J. Plankton Res., 11, 1–13.

Cushing DH. 1998. Vegetation processes in the pelagic. A model for ecosystems theory. J.Plankton Res. 20: 175-176.

Darwin CH. 1839. Journal of researches into the geology and natural history of the various countries visited by H.M.S. Beagle under the command of Captain Fitzroy RN. from 1832 to 1836. 615 p, 16 pl. Henry Colburn, London.

Dugdale RC. 1967. Nutrient limitation in the sea: Dynamics identification and significance. Limnol. Oceangr. 12: 685-695.

Dugdale RC. 1972. Chemical oceanography and primary productivity in upwelling regions. Geoforum 11: 47-61.

Dugdale RC, Goering JJ. 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. Limnology and Oceanography 12, 196–206.

Dugdale RC, Goering JJ, Barber RT, Smith RL, Packard TT. 1977. Denitrification and hydrogen sulphide in the Perú upwelling region during 1976. Deep- Sea Res. 24: 601-608.

Durbin AG, Durbin EG. 1989. Effect of the "brown tide" on feeding, size and egg-lying rate of adult female *Acartia tonsa.* In: Novel phytoplankton blooms, Cosper EM, Bricelj VM, and Carpenter EJ. (eds.): 625-646. Berlin Springer-Verlag.

Dussart BH. 1965. Les différentes catégories de plancton. Hidrobiologia, 26: 72-74.

Eppley RW. 1970. Relationships of phytoplankton species distribution to the depth distribution of nitrate. Bull. Scripps Inst. Oceanogr.17: 43-49.

Eppley RW. 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. Fishery Bull. 70 (4): 1063 -1085.

Eppley RW. 1973. Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 18: 534.

Eppley RW. 1977. The growth and culture of diatoms. In the Biology of Diatoms (D. Werner, ed.). pp: 24-64.Univ. of California Press, Berkeley.

Eppley RW. 1981. Autotrophic production of particular matter. In: Analysis of Marine Ecosystems. AR Longhurst ed. Academis Press, London.

Eppley RW, Coatsworth JL. 1966. Culture of marine phyroplankton *Dunaliella tertiolecta* with light-dark cycles. Arch. Mikro-biol. 55: 66-80.

Eppley RW, Sloan PR. 1966. Growth rates of marine phytoplankton: correlation with light absorption by cell chlorophyll-a. Physiologia Pl. 19: 47-59.

Eppley, RW, Coatsworth JL. 1968. Uptake of nitrate and nitrite by Ditylum bTightweZ2ii-kinetics and mechanisms. J. Phycol., 4: 151-156.

Eppley RW, Strickland JDH. 1968. Kinetics of Marine Phytoplankton Growth. In: Advances in Microbiol. of the Sea, Vol.1, Droop MR, and Ferguson Wood J. (eds.), Academic Press, NY.

Eppley RW, Thomas WH. 1969. Comparison of half-saturation constants for growth and nitrate uptake of marine phytoplankton. J. Phycol. 5 (4): 375 – 379.

Eppley RW, Holm-Hansen O, Strickland JD. 1968. Some observations on the vertical migration of dinoflagellates. J, Phycol.4, 333-340.

Eppley RW, Rogers JN, McCarthy JJ. 1969. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton.Limnol. Oceanogr. 14: 912-920.

Eppley RW, Reid FMH, Strickland JDH. 1970. Estimates of phytoplankton crop size, growth rate, and primary production. In: The ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September, 1967, Strickland JDH. (ed.) Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. of Calif. 17: 33-42.

Fager E, Mcgowan J. 1963. Zooplankton species in the North Pacific. Science 140 (3566): 453 - 460.

Fenchel T. 1968. The ecology of marine microbenthos.III. The reproductive potential of ciliates. Ophelia. 5:123-136.

Fendel W. 1968. Measuring properties of nanoparticles by aerosol methods. Kauffeldt TH, Schmidt-OTT.

Goldman JE, McCarthy JJ, Peavy DG. 1979. Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters. Nature, 279: 210 – 215.

Gran HH, Braarud T. 1935. A quantitative study of the phytoplankton in the Bay Fundy and the Gulf of Maine. J. Biol. Bd. Can. 1 (5): 279- 467.

Guillard RRL, Hellebust JA. 1971. Growth and the production of extracellular substances by two strains of *Phaeocystis pouchetii*. J. Phycol. 7: 330-338.

Guillén O, Izaguirre R. 1968. Producción de las Aguas costeras del Perú en el año 1964. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. 1 (7): 349-376.

Guillen O, Calienes R, Izaguirre R. 1977. Medio ambiente y producción primaria frente al área Pimentel- Chimbote. Bol. Inst. Mar Perú, Proy. OEA, Vol. 3 (4): 107-159.

Guillén O, Rojas de Mendiola B, Izaguirre de Rondán R. 1973. Primary productivity and phytoplankton in the coastal Peruvian waters. Oceanography of the South Pacific. 1972. Comp. R Fraser. New Zealand National Commission for UNESCO. Wellington. 387-395.

Gunther ER. 1936. A report on oceanographically investigations in the Peru Costal Current. Discovery Rep., 13: 107-276.

Haeckel EN. 1890. Plankton Stictien. Verglei-chende. Untersuchungen iiber die Bedeutung und. Zusammernsetzung der. Pelagischen Fauna.

Hams GP. 1983. Mixed layer physics and phytoplankton populations: studies in equilibrium and non-equilibrium ecology. In: Round, F. E.. Chapman, D. J. (ed.) Progress in phycological research, Vol. 11. Elsevier, Amsterdam, p.1-86.

Hasle GR. 1959. A quantitative study of phytop´lankton from the equatorial Pacific. Deep-Sea Res. 6(1): 38-59.

Hart TJ. 1934. Red water bloom in South African seas. Nature 134 (3386): 4559-460.

Hart TJ. 1934. On the phytoplankton of the southwest Atlantic and the Bellinghausen Sea. Discovery Repts., 8, 1-268.

Heustedt F. 1930. Die Kieselalgen Deutschlands, Osterreichs und der Schweiz mit Berucksichtigung des ubrigen Lander Europas sowie der angrenzenden Meeresgebiete. In: Rabenhorst´s L. Kryptogamen Flora 1, 2: 920 +736 pp.

Holm-hansen O. 1969. Determination of microbial biomass in ocean profiles. Limnol. Oceanogr. 14: 740-747.

Holmes RW. 1958. Surface Chlorophylla "A", surface primary production, and zooplankton volumes in the eastern Pacific Ocean. Rapp. et Proc.-Verb. Internat. Explor. de la Mer, 144:109-116.

Huntsman SA, Sunda WG. 1980. Photoreduction of manganese oxides in seawater and its geochemical. In: The Physiological Ecology of Phytoplankton, Morris I. (ed.): 285-328. Blackwell, London.

Huntsman SA, Brink KH, Barber RT, Blasco D. 1981. The role of circulation and stability in controlling the relative abundance of dinoflagellates and diatoms over the Peru shelf. In: Coastal Upwelling, Richards F. (ed.): 357-371. American Geophysical Union Was. DC, USA.

Johannesson KA, Robles AN. 1977. Echo surveys of Peruvian anchoveta. Rapports et P.- V. Reunion Conseil International Exploration Mer, 170: 237-244.

Johnson M, Briton E. 1963. Biological species, waters masses and currents. In: The Sea: Ideas and observations on progress. In: The study of the Seas, HILL MN. (ed.). Vol. 2. Wiley-Interscience, NY: 5

Koblentz-Miske O, Volkovinsky V, Kabanova J. 1970. Plankton primary production of the World Ocean. In: Scientific Exploration of the South Pacific, Wooster WS. (ed.): 183-193. National Academy of Sciences Was. DC. USA.

Lalli CM, Parsons TR. 1993. Biological Oceanography: An Introduction. Pergamon Press Inc., NY, USA, 301 pp.

Lasker R. 1978. The relations between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California Current: Identification of factors contributing to recruitment failure. Rapports et Proces-Verbaux des Reunions. Denmark.

Lavalle, García JA. 1917. Informe preliminar sobre la causa de mortalidad anormal de las aves ocurrida en marzo 1917. Bol. Soc. Geog. de Lima 33: 61-83.

Lebour MV. 1925. The dinoflagellates of northern seas. The Marine Biological Association of the United Kingdom, Plymouth.

Levinton JS. 1982. Marine Ecology. Prentice-Hall, Inc., Englenwood Cliffs NJ, USA: 526 pp.

Longhurst AR. 1967. Vertical distribution of zooplankton in relation to the eastern Pacific oxygen minimum. Deep-Sea Res., 14: 51-64.

MacAlice BJ. 1968. An occurrence of ciliate red water in the gulf of Maine. J. fish Res. Bd. Canada, 25: 1749-1751.

MacIsaac JJ, Dugdale RC. 1969. The kinetics of nitrate and ammonia uptake by natural populations of marine phytoplankton. Deep-Sea Res. Oceanogr. Abstr. 16 (1): 45 – 57.

MacIsaac JJ, Kogelschatz JE, Jones Jr. BH, Paul JC, Breitner NS, Garfield N (eds.). 1979. JOINT II R/V Alpha Helix productivity and hydrographic data March-May, 1976, CUEA Data Report, 48, 324 pp.

Margalef R. 1956. Estructura y dinámica de la "purga de mar" en la Ria de Vigo. Inv. Pesq, 5: 113-134.

Margalef R. 1958. Temporal sucesion and spatial heterogeneity in phytoplankton. In: Perspectives in Marine biology, Buzzati-Traverso AA. (ed.): 329-49. Univ. of California Press, Berkeley.

Margalef R. 1961. Hidrografía y fitoplancton de un área marina de la costa meridional de Puerto Rico. Inv. Pesq. 18: 33 – 96.

Margalef R. 1978. Life-forms of phytoplankton as alternatives in an unstable environment. Oceanológica Acta, 1: 493-509.

Margalef R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. Oceanologica Acta 1 : 493-509

Margalef R, Castellvi J. 1967. Fitoplancton y producción primaria de la costa catalana de julio de 1966 a julio de 1967 Investigación Pesq. 31: 491-502

Margalef R, Estrada M, Blasco D. 1979. Functional morphology of organisms involved in red tides, as adapted to decayng turbulence. In: Taylor, D. L., Seliger, H. H. (ed.) Toxic dinoflagellate blooms. Elsevier/North Holland, New York, p. 89-94

Marumo R. 1968. The study of phytoplankton in the section along the 43°S between Australia and South America. Tex. A. & M. Res. Found Tech. Rep.

Mullin MM. 1998. Biomasses of large-celled phytoplankton and their relation to the nitricline and grazing in the California Current System off Southern California, 1994-1996. CalCOFI Rep., Vol. 39: 117-123.

Norgard S, Svec WA, Liaaen-Jensen S, Guillard RRL. 1974a. Algal carotenoids. 7. Chloroplast pigments and algal systematics. Biochem. Syst. Ecol. 2:3-6. Downloaded by [190.238.201.245] at 16:08 25 October 2014

Norgard S, Svec WA, Liaaen-Jensen S, Guillard RRL. 1974b. Algal carotenoids. 8. Algal carotenoids and chemotaxonomy. Biochem. Syst. Ecol. 2:7-9.

Ochoa N, Rojas de Mendiola B, Gómez O. 1985. Identificación del fenómeno El Niño a través de los organismos fitoplanctónicos. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. Extraordinario/GTZ. El Niño: su impacto en la fauna: 33-40.

Packard TT, Blasco D, Barber RT. 1978. *Mesodinium rubrum* in the Baja California upwelling system. In: Upwelling Ecosystems, Boje R. and Tomczak M. (eds.): 73-89. Springer-Verlag, NY.

Packard TT, Dugdale RC, Goering JJ, Barber RT. 1978. Nitrate reductase activity in the subsurface waters of the Peru Current, J. Mar. Res. 36: 59-76.

Parsons TR; Blackbourn DJ. 1968: Pigments of the ciliate *Mesodinium rubrum* (Lohmann). Netherlands Journal of Sea Research 4(1): 27-31.

Parsons TR, Takahashi M. 1973. Biological Oceanography Processes. Pergamon Press, 186 pp.

Paulsen O. 1909. Plankton investigations in the waters round Iceland and in the North Atlantic in 1904. Medd. Danm. Fisk. Havundersog. Ser. Plankton 1 (8): 57 p.

Paulsen O. 1934. "Red water bloom" in Iceland seas. Nature, 134 (3399): 974.

Platt T, Filion C. 1973. Spatial variability of the productivity biomass for phytoplankton in a small marine basin. Limnol.. Oceanogr. 18, 743-749.

Platt T, Jassby A. 1976. The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. Journal Phycology, 12: 421-430.

Platt T, Dickie, Tristes R. 1970. Spatial heterogeneity of phytoplankton in a near shore environment. J. Fish Res. Bd. Can. Vol.27 (8).

Popovici Z, Chacón de Popovici. 1966. El aguaje en el Pacífico Peruano. Memoria del Primer Seminario Latinoamericano sobre el Pacífico Oriental, Univ. Nac. Mayor de San Marcos, Lima, 1966: 168-171.

Provasoli L, Pintner. 1953. Ecological implications of *in v tro* nutritional requirements of algal flagellates. Ann. Acad. Sci. NY., 56: 839-851.

Raimondi DA. 1891. Fenómeno llamado El Pintor. Bol. Soc. Geogr. de Lima, 1: 58-67.

Riley GA. 1946. Factors controlling phytoplankton populations on Georges Bank. J. Mar. Res., 6: 54.

Riley.GA, Stommel H, Bumpus JJF. 1949. Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic. Bull Bingham Oceanogr. ColL, 12: 1-169.

Rojas de Mendiola B. 1979. Red tide along the Peruvian coast. Toxic dinoflagellates blooms, Taylor DL. / Sellinger HH. (eds.): 183-190. Copyright 1979, Elsevier North Hollanda Inc.

Rojas de Mendiola B. 1981. Seasonal phytoplankton along the Peruvian Coast. In: Coastal Upwelling, Richards F. (ed.): 348-356. American Geophysical Union Was. DC, USA.

Rousenfell D, Nelson W. 1966. Red tide-research summarized to 1964 including annotated bibliography, U. S. Fish and Wild. Serv. Spec. Sci. Report fisheries. N° 535, 85 pp.

Ryther JH. 1955. Ecology of autotrophic marine dinoflagellates with reference to red water conditions. pp. 387-414 in: The Luminescence of Biological Systems (F. H. Johnson, Ed.). Washington, Amer. Assoc. Adv. Sci. Wash DC: pp-ixiv, 15 - 152.

Ryther JH. 1967. Ocurrence of red water off Peru. Nature, Vol. 214, Junio 1967: 1318-1319.

Ryther JH, Barber R T. 1969. Organic chelators: factors affecting primary production to the Cromwell Current upwelling. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 3, 191-199.

Ryther JH, Dunstan WM. 1971. Nitrogen, phosphorous and eutrophication in the coastal marine environment. Science, 171.1008-1013.

Ryther JH, Menzel DW, Hulbert EM, Lorenzen C J, Corwin M. 1971. The production and utilization of organic matter in the Peru coastal current. Invest. Pesq. 35: 43-59.

Sanders H, Hessler R. 1969. Ecology of deep-sea benthos. Science 163: 1419 – 1424.

Sandoval de Castillo O. 1984. Los Quetognatos indicadores plantónicos del fenómeno El Niño. Bol. ERFEN, 8: 15.

Santander H, Sandoval de Castillo O. 1981. Algunos indicadores biológicos del ıctioplancton. Memoria del Seminario sobre Indicadores Biológicos del Plancton. UNESCO, Montevideo: 89-103.

Schweigger E. 1964. El litoral peruano. Univ. Federico Villarreal: 414 p. Ed. Gráfica Morson, Lima.

Scor-Unesco. Working Group 17. 1966. Determination of photosynthetic pigments in sea water. Monogr. Oceanogr. Methodol. (1): 69 pp.

Seeiko-goad L, Stoermer EF, Ladewski BG. 1977. A morphometric method for correcting phytoplankton cell volume estimates. Protoplasma 93: 147-164.

Semina H. 1972. The size of phytoplankton cells in the Pacific Ocean. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie u Hydrographie, 57: 177-205.

Sheldon RW, Parsons TR. 1967. A practical manual on the use of the Coulter Counter in marine science. Coulter Electronic Sales Co. of Canada, Toronto: 66 pp.

Shiller J. 191-1937. Dinoflagellatae (Peridinineae) in monograhphischer Behandlung. En L. Rabenhorst (ed.) Kryptogramen flora von Deutschland, Österreichs und der Schweiz. Akademische Verlag, Leipzig.

Shutter B. 1979. 'A model of physiological adaptation in unicelular algae. J. Theor Biol. 78, 519-552.

Smayda T. 1958. Biogeographical studies of marine phytoplankton. Oikos 9 (2): 158-191.

Smayda TJ. 1965. A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panama. II. On the relationship between C14 assimilation and the diatom standing crop. Inter-Amer.Trop.Tuna Comm. Bull. 11(5):465-531.

Smayda TJ. 1966. A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panama. III. General ecological conditions and the phytoplankton dynamics at 8°45′N 79°23′W from November 1954 to May 1957. Inter-Amer.Trop. Tuna Comm. Bull. 11(5):353-612.

Smayda J. 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. Annual Review of Oceanogr. and Mar. Biol., 8: 353-414.

Smayda TJ. Boleyn BJ. 1965. Experimental observations on the flotation of marine diatoms. I. *Talassiosira nana*, *Thalassiosira rotula*, and *Nitzchia seriata.* Limnol. Oceanogr. Vol. 10: 499-509.

Smith RL. 1980. Circulation in the Peruvian upwelling system near 15°S. J. Geophys. Res. 85 (C7): 4036 – 4048.

Smith RL. 1981. A comparison of the structure and variability of the flow field in three coastal upwelling regions: Oregon, Northwest Africa and Peru. In: Coastal Upwelling, Richards F. (ed.): 107-118. American Geophysical Union Was. DC. USA. 1981.

Smith WO Jr., Barber RT. 1979. A carbon budget for the autotrophic ciliate, *Mesodinium rubrum.* J. Phycol., /5, 27-33.

Smith S L, Brink KH, Santander H, Cowles TJ, Huyer A. 1981. The effect of advection on variations in zooplankton at a single location near Cabo Nazen, Peru, in Coastal Upwelling, F. A. Richards, ed., American Geophysical Union, Washington, D. C., 400-410.

Steele JH. 1958. Plant production in the northern North Sea. Marine Res., Scot. Home Dept., (7): 1-36.

Steele JH, Baird IE. 1962a. Carbon-chlorophyll relations in cultures. Limnol. Oceanogr. 7: 101-102.

Steel JH, Baird IE. 1962b. Further relations between primary production, chlorophyll, and particulate carbon. Limnol. Oceanogr. 7: 42-47.

Steel J H, Menzel DW. 1962. Conditions for Maximum Primary Production in the Mixed Layer. Deep-Sea Res. 9, 39-49 (1962).

Steeman Nielsen E. 1952. The use of radioactive carbon (C_{14}) for measuring organic production in the sea. J. du Cons. 18 (2): 117-140.

Steeman-Nielsen J, Hansen V Jr. 1959. Light adaptation in marine phytoplankton populations and its interrelation with temperature. Physiol. Plant, 12: 353-370.

Stiglish G. 1931. El fenómeno marítimo del aguaje. Bol. Comp. Admin. Guano, 7 (89) 345-358.

Strickland JDH, (editor). 1970. The ecology of the plankton off La Jolla, California in the period April through September 1967. Bull. Scripps. Inst. Oceanogr. Univ. Calif. 17: 1-103.

Strickland JDH. 1972. Research on the marine planktonic food web at the Institute of Marine Resources: A rewiev of the past seven years of work. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1972: 349-414. Barnes H. (ed.). Pub. Allen and Unwind Ltd., London.

Strickland JD, Rojas de Mendiola B. 1969. Poblaciones de fitoplancton, nutrientes y fotosíntesis en aguas costeras peruanas. Bol. del Inst. del Mar 2:4-35.

Strickland JD, Carlucci AF, Eppley R W, Holmes RW, Holm-Hansen O, Linn RJ, Mullin MM, Stearns C R, Williams PM. 1967. A cruise off the coast of Peru aboard B.A.P. Unanue 13 February-6 April 1966, IMR Rep. 67-9, pp. 1-152, Univ. of Calif., San Diego.

Taguchi S. 1976. Relatioship between photosynthesis and cell size of marine diatoms. J. Phycol. Vol.12: (2): 185-189.

Taylor FJR, Blackbourn DJ, Blackbourn J. 1971. The red-water ciliate *Mesodinium rubrum* and its "Incomplete Symbionts": A review including new ultra structural observations. J. Fish. Re. Bd. Canada 28: 391-407.

Taylor FJR, Blackbourn DJ, Blackbourn J. 1972. Ultrastructure of the chloroplast and associated structures within the marine ciliate *Mesodinium rubrum* Lohman. Nature 224: 819-821.

Thomas WH. 1970a. Contributor to Vol. l EASTROPAC Atlas C. Love, ed. (66 nutrient chemistry maps and sections). Nat. Mar. Fish. Servo Cire.330.

Thomas, W. H. 1972. Contributor to Vol. 6, EASTROPAC Atlas, C. Love, ed. (73 nutrient chemistry maps and sections). Nat. Mar. Fish. Serve Circ.330.

Thomas WH, Owen RW Jr. 1971. Estimating phytoplankton from ammonium and chlorophyll concentration in nutrient-poor water of the eastern tropical Pacific Ocean. Fish. Bull., 69: 87-92. US.

Thompson V. 1828. History of the continuous plankton recorder survey. In: Trends in Ecology and Evolution: Climate change and marine plankton (Vaughan J.) Graeme CH, Richardson AJ, Robinson C. (eds.), 2005, Vol. 20 (6): 337-343.

Uthermöhl H. 1958. Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton methodik. Mitt. Int. Verein Theor. Angew. Limnol. 9: 38 pp.

Veliz M. 1981. Sifonóforos como posibles indicadores biológicos. Memorias del Seminario sobre Indicadores Biológicos del Plancton. UNESCO, Montevideo: 104-116.

Venrick EL. 1972. Small-scale distributions of oceanic diatoms. Fish. Bull., Vol. 70 (2): 363-371.

Walsh JJ, Dugdale RC. 1971. Un modelo de simulación del flujo de nitrógeno en el sistema de afloramiento de Perú. Inv. Pesq. 35 (1): 309-330.

Walsh JJ, Kelley JC, Dugdale RD, Frost BW. 1971. Gross features of the Peruvian upwelling system with special reference to possible diel variation. Inv. Pesq. 35: 25-42.

Ware DM, Rojas de Mendiola B, Newhouse DS. 1981. Behaviour of first feeding Peruvian anchoveta larvae, *Engaulis ringens* J., Bol. Inst. Mar Perú, Vol. Extraordinario/ ICANE: 80-87.

Williams RB. 1964. Division rates of salt marsh diatoms in relation to salinity and cell size. Ecology, 45: 877-880.

Wyrtki K., 1981. An estimate of equatorial upwelling in the Pacific. Journal of Physical Oceanography 11, 1205–1214.

Wyrtki K, Kilonsky B. 1984. Mean water and current structure during the Hawaii-to-Tahiti Shuttle Experiment, J. Phys. Oceanogr., 14, 242-254.

Wooster WS. 1970. Eastern Boundary Currents in the South Pacific. In: Scientific Exploration of the South Pacific. Proceedings of the Symposium held during the Ninth General Meeting of the Scientific Committee on Oceanic Research (SCOR), 1968. Wooster WS. (ed.).National Academy of Science, Was. DC. 1970, USA.

16. CLOROFILA-a

16.1 Características de la distribución frente a la costa peruana

La clorofila-a, es el pigmento verde predominante en las algas planctónicas, la clorofila-c, pigmento verde y amarillo está presente en todas las diatomeas y especialmente en los dinoflagelados fotosintéticos. Originalmente, se asumió que la clorofila-b no es importante en estudios marinos; sin embargo, no hace mucho tiempo ese concepto ha cambiado. Los pigmentos verdes son esenciales para la producción de carbohidratos en el proceso de fotosíntesis.

El contenido de clorofila en una célula es una función directa del estado fisiológico celular, controlado por la nutrición y la edad. Además de las clorofilas, están presentes otros pigmentos los carotenoides (carotenos y xantofilas) y productos de degradación de clorofila por enzimas hidrolíticas del fitoplancton, formándose las clorofilidas y por los procesos digestivos del zooplancton que convierten la clorofila en feoforbido y feofitina (feopigmentos).

En la determinación de pigmentos, la medida de clorofila continúa siendo el método más rápido y usado para la evaluación de la biomasa del fitoplancton y con el cual es posible hacer deducciones con relación al carbono de la célula en una determinada masa de agua.

16.2 Distribución horizontal, masas de agua

En la primera descripción de características sobre distribución superficial de clorofila-a en aguas peruanas Zuta y Guillén (1970), se dio el rango promedio de 0 a 8 µg/L, con cinco máximos correspondientes a las áreas costeras frente a Pimentel (>8 µg/L), Salaverry (>5 µg/L), sur del Callao (>3,5 µg/L), Pisco-San Juan (>3 µg/L) y Atico – Ilo (>5 µg/L). La distribución presentó marcada diferencia entre aguas netamente costeras (Aguas Costeras Frías-ACF) delimitadas por la isolínea de 1 µg/L y las oceánicas (Aguas Subtropicales Superficiales-ASS), las cuales al igual que las Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) se caracterizaron por concentraciones <1,0 µg/L. La distribución en superficie tiene interrupciones en el límite exterior de las aguas costeras, debido a la intromisión o penetración de las ASS que varía latitudinal y estacionalmente. Las concentraciones promedio obtenidas para un periodo más amplio (1964-1978) variaron entre 0,02- >12,0 µg/L en la superficie del mar (Calienes et al. 1985).

Al estudiar la clorofila y productividad en relación con el diferente origen de las aguas afloradas frente a la costa peruana: Corriente Cromwell, Corriente Peruana Subsuperficial y Aguas Templadas Subantárticas, para el periodo 1964-1978, se encontró un rango de 0,0 a >9 µg/L para la superficie, coincidiendo las mayores concentraciones en las áreas de pesca Chimbote, Callao e Ilo (Guillén y Calienes 1981). El rango mensual de clorofila obtenido en la serie de tiempo de 40 años (1960-2000) para la superficie del mar y zona eufótica dentro de 60 mn fue similar al anterior; la distribución de verano e invierno muestran las características en la superficie del mar (Figs. 122, 123).

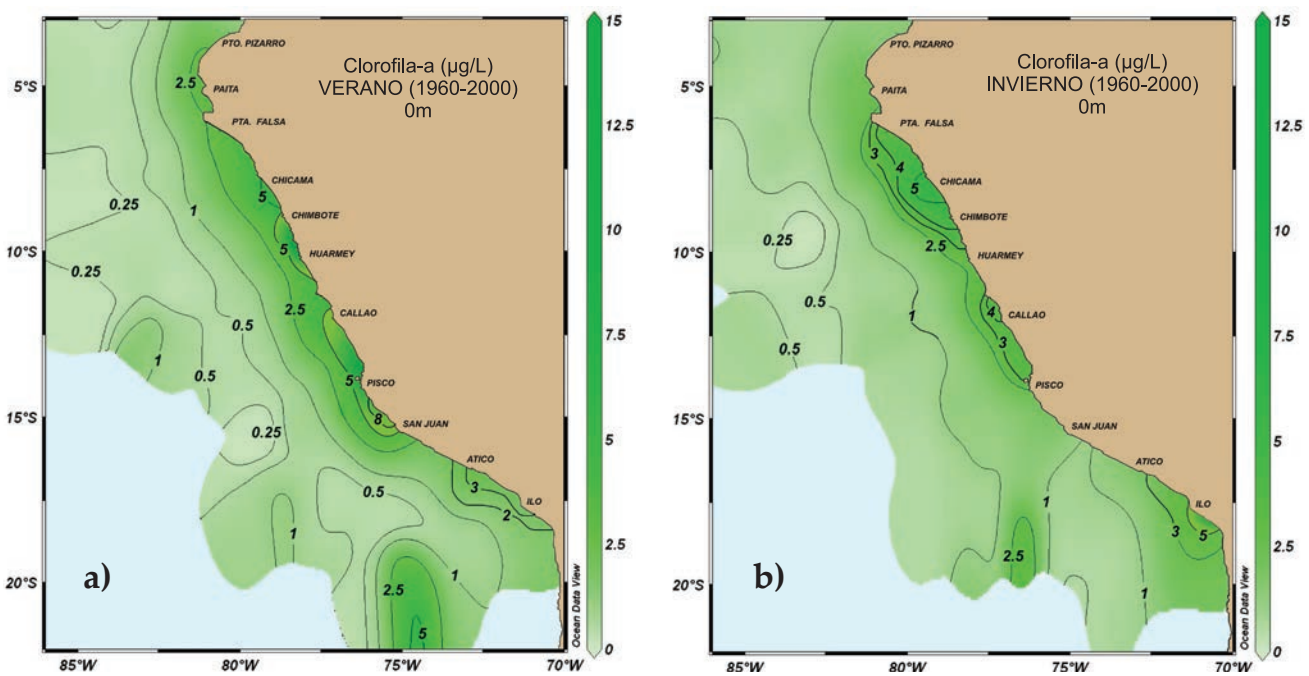


Figura 122.- Distribución de clorofila-a en la superficie del mar (µg/L), a) verano, b) invierno. Calienes, 2006

16.3 Distribución vertical

La distribución vertical de clorofila generalmente tiene más de un máximo, el máximo subsuperficial, en donde la composición de pigmentos es incierta, especialmente si el máximo está a profundidades donde las intensidades de radiación son bajas. Hay indicios de que la población de fitoplancton adaptada a "oscuridad" o sombra en profundidad, puede causar ese máximo (Steeman, Nielsen y Hansen 1959). De acuerdo a los modelos matemáticos propuestos (Riley et al. 1949, Steele y Yentsch 1960), ese máximo puede estar compuesto por poblaciones fitoplanctónicas seniles provenientes de las capas superficiales empobrecidas de nutrientes que disminuyen sus tasas de hundimiento al encontrar concentraciones más altas en profundidad.

Por otra parte, la clorofila del máximo subsuperficial podría contener significantes cantidades de clorofila inactiva o detrítica, en oposición a los modelos mencionados que requieren que la clorofila esté presente en células vivas. La clorofila detrítica puede ser mejor caracterizada por la feofitina debido a que se forma cuando las moléculas de clorofila están en contacto con ácido, lo cual ocurre en el interior del canal digestivo del zooplancton, o tal vez por acción de bacterias.

El factor ácido decrece de acuerdo al máximo de clorofila. En un estudio en Baja California con fitoplancton de cultivos y de ambientes naturales en base al factor ácido Fo/Fa (fluorescencia antes y después de acidificación), se encontró que el factor ácido se vuelve más profundo en relación a la termoclina (Lorenzen 1965). Los datos sugieren que el máximo de clorofila próximo a la parte superior de la termoclina o en la capa superficial isotérmica, está compuesto principalmente de clorofila en células vivas. Los cultivos con deficiencia de nutrientes (1 mes) tuvieron factores altos de acidificación y productos fecales de copépodos: factor de acidificación Fo/Fa 1 (feofitina) Holm-Hansen et al. (1965).

El máximo de clorofila de profundidad encontrado en relación a la termoclina, puede estar compuesto de gran cantidad de clorofila degradada desde que un factor Fo/Fa de 1,35 o menor, indica que el 50% o más de clorofila podrían ser una forma o producto degradado como la feofitina.

La distribución vertical de clorofila en áreas peruanas ha sido estudiada por varios investigadores (Steele y Yentsch 1960, Yentsch 1965, Lorenzen 1967 y Venrick et al. 1972). En general, su distribución no es homogénea en la zona eufótica, se caracteriza por un máximo usualmente cerca del fondo de esa capa. Los estudios han tratado de explicar esta máxima, considerando los efectos de las tasas de hundimiento del fitoplancton, luz, concentración de nutrientes y grazing (Riley et al. 1949).

El máximo subsuperficial en la Corriente Costera Peruana, tiene una posición que varía, encontrándose debajo de la superficie o al fondo de la zona eufótica. En su distribución se han señalado los máximos debajo de la profundidad de mayor producción primaria (25 m) y en las proximidades de la termoclina, con concentraciones mayores de 1,0 μg/L en la capa de 0-100 m de profundidad (Zuta y Guillén 1970). Posteriormente, en una distribución anual promedio para profundidades de 0, 25, 50 y 100 m a lo largo de la costa peruana en el período 1960-1970, se obtuvo un rango de 0,18-5,27 μg/L en superficie. Las mayores concentraciones se encontraron en focos dispersos de norte a sur, Chimbote, Pucusana, Pta. Doña María e Ilo (Guillén e Izaguirre de Rondán 1973). Los rangos de distribución horizontal variaron de acuerdo a la profundidad y la latitud, 4-18°S (Tabla 11).

La figura 123 muestra una distribución de clorofila a 100 m (Guillén e Izaguirre de Rondán 1973). En relación a la latitud y dentro de las 60 mn costeras se ubicaron dos celdas mayores de 10 μg/L, una en el área de 4-6°S (junio-agosto) y la otra de 7-9°S (octubre-diciembre). Estacionalmente, las mayores concentraciones ocurrieron en primavera: 5-6°S, 12-13°S, 14-15°S y las mínimas en verano al norte de los 8°S y sur de 11°S (Guillén e Izaguirre de Rondán 1973).

16.4 Variación Estacional

Estudios de distribución estacional muestran valores altos en Chimbote y San Juan >6,0 μg/L (verano) y en Callao >9,0 μg/L (otoño). Las ASS y AES tuvieron <1,0 μg/L de clorofila (Guillén y Calienes 1981). El rango promedio para la zona eufótica integrada fue 0,80–285 mg/m^2. La máxima concentración se encontró dentro de las 30 mn a lo largo de la costa en forma interrumpida, debido a procesos de circulación que también originaron la formación de celdas a través del transporte de aguas de afloramiento hacia fuera de la costa y de aguas cálidas oceánicas hacia la misma, así como del flujo de la Corriente Peruana.

Uno de los factores principales que influyen en la productividad es el diferente origen del agua aflorada con diferente composición química, siendo importante la relación entre nutrientes, tasa N/Si y la relación de profundidad de zona eufótica a la de capa de mezcla. La variación estacional para áreas de afloramiento en zona eufótica se presenta en la Tabla 12 (Guillén e Izaguirre de Rondán 1973).

El índice de biomasa fitoplanctónica y clorofila en relación a las diferentes masas de agua que integran

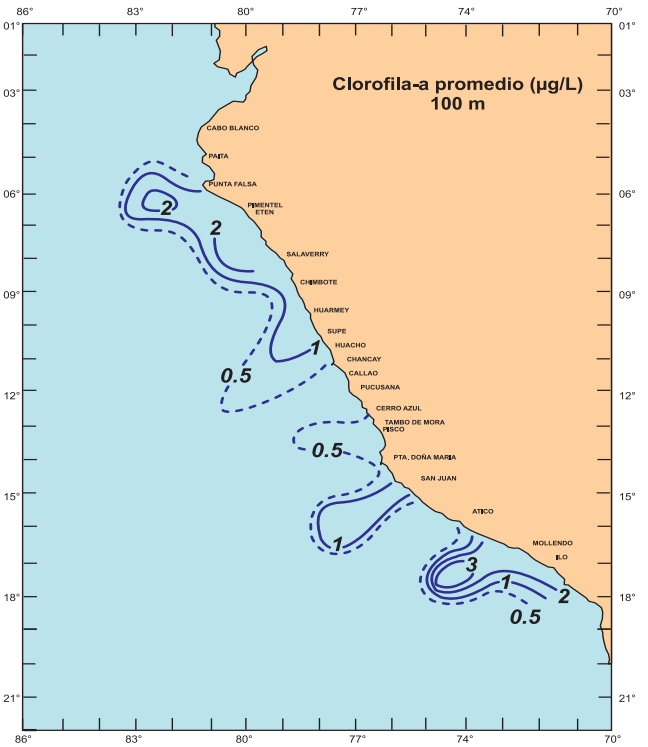


Figura 123.- Distribución de clorofila-a a 100 m (µg/L) de profundidad. Guillén e Izaguirre (1973)

Tabla 11.- Distribución Horizontal de Clorofila-a en diferentes profundidades (Guillén e Izaguirre, 1973) Santander y Sandoval de Castillo, 1981

Profundidad (m)	µg/L
25	0.26 - 4.15
50	0.00 - 3.68
100	0.00 - 3.20
Clorofila-a promedio dentro de 60 mn (04°- 18°S)	
(m)	mg/m²
zona eufótica	63
capa 0 - 25	64
capa 0 - 50	93
capa 0 - 100	123

Tabla 12.- Variación Estacional de Clorofila-a en zona eufótica (Guillén e Izaguirre, 1973)

Área	Clorofila mg/m²	Estación del año
Chimbote	> 180	Invierno
Pimentel	> 200	Primavera
Callao	> 100	Otoño
Pta. Doña María	> 140	Verano

Tabla 13.- Características físico - químicas y biológicas en estaciones seleccionadas en diferentes masas de agua (Calienes y Guillén, 1981a)

Área	Est.	Fecha	Prof.	T °C	S ups	PO_4-P (µM)	NO_3-N (µM)	SiO_3-Si (µM)	O_2 (mL/L)	Clor-a (mg/m2)	C_{14} (gC/m2/d)
				Zona Eufótica							
Aflor. San Juan	A.B-573	30-03-66	28	14,80	34,85	2,26	22,45	18,24	1,55	37,90	3,14
	A.B-587	04-04-66	18	16,61	34,85	0,98	6,44	8,21	5,60	169,70	11,74
Aflor. Paita	A.B-598	10-04-66	14	17,06	35,08	0,71	9,76	3,22	5,16	145,46	10,53
AES	A.B-623	30-05-66	51	19,49	34,77	1,10	13,57	13,74	3,59	32,41	0.,8
Agua Mezcla Callao (ASS/ASSE)	A.B-657	24-06-66	10	16,42	35,03	0,95	9,23	3,60	4,94	379,56	3,08
ASS	A.B-668	04-07-66	69	18,56	35,29	0,40	0,20	2,79	5,25	21,48	0,13
Aflor. Chimbote	Baffin 71	05-11-77	12	14,96	34,97	2,17	0,34	27,16	2,47	120,00	6,99
Agua de Mezcla Chimbote ACF/ASS	Baffin 75	06-11-77	39	16,58	35,08	1,43	13,51	8,04	3,59	18,78	1,73
				50-100m							
Aflor. San Juan	A.B-573	30-03-66		13,21	34,89	2,60	21,61	30,72	0,16		
	A.B-587	04-04-66		12,89	34,83	2,70	21,03	32,23	0,23		
Aflor. Paita	A.B-598	10-04-66		15,07	35,06	1,90	27,01	23,55	1,03		
AES	A.B-623	30-05-66		15,12	35,06	1,81	27,20	22,82	1,05		
ASS	A.B-668	04-07-66		18,55	35,29	0,41	0,25	2,65	5,20		

el sistema de circulación frente a la costa del Perú, fue estudiado en base a estaciones seleccionadas del Cr. R/V A. Brunn-15, y CCS Baffin (Proyecto ICANE) (Fig. 124). Las características de las estaciones estudiadas en diferentes masas de agua se presentan en la Tabla 13 (Calienes y Guillén 1981).

Las aguas costeras peruanas están influenciadas al oeste por las ASS, al norte por AES y al sur por Aguas Subantárticas; en relación a las aguas de afloramiento se ha señalado que éstas tienen tres orígenes: a) Aguas de la Extensión de la Corriente Submarina Ecuatorial o Corriente Cromwell que afloran entre 4°S y 6°S y contribuyen en parte al afloramiento al norte de los 9°S, b) Aguas de la Corriente Peruana Subsuperficial que afloran al norte de los 12°S, c) Aguas Templadas Subantárticas que afloran al sur de los 14°S (Zuta y Guillén 1970).

Las AES (<34,8 ups) estuvieron asociadas con bajas concentraciones de nutrientes y biomasa de fitoplancton, 0,60 µg/L en superficie y 146 mg/m^2 en la zona eufótica (Est. 623) (Fig. 125 a). Las ASS (>35,1 ups) al igual que las anteriores tienen bajo contenido de nutrientes y clorofila alcanzando solo 22 mg/m^2 en la zona eufótica (Est. 668, Fig. 125 b).

En áreas de afloramiento del norte, Punta Aguja, Paita, la Est. 598 es un ejemplo de alta producción primaria >1200 mgC/m^3/d a 5 m (Fig. 126 a). Asimismo, en el área de Chimbote conocida por su gran pesquería debido a su alta productividad y amplitud de la plataforma (Est. 71), el afloramiento con origen de aguas procedentes de la Corriente Cromwell o Corriente Submarina Ecuatorial, tuvo clorofila de 15 µg/L en superficie y 120 mg/m^2 en zona eufótica (Fig. 126 b). El área de 6°S-9°S se caracteriza por tener una alta biomasa fitoplanctónica >1,0 µg/L en superficie fuera de las 100 mn de la costa, durante todo el año, excepto en junio y octubre cuando es algo más reducida en extensión (80 mn); los máximos ocurren a fines de verano y comienzos de otoño (Calienes et al. 1985).

En el afloramiento del sur, área de San Juan, con salinidades de 34,8 ups características de Aguas Subantárticas (Est. 573) tuvo inicialmente sólo 38 mg/m^2 en la zona eufótica con altos nutrientes, pero la productividad incrementó en un período de 5 días alcanzando 170 mg/m^2 de clorofila con declinación de nutrientes, Est. 587 (Ryther et al. 1970) (Figs. 127 a, b).

En aguas de mezcla (ASS y AESS) en el área de Callao (Est. 657) (Fig. 128 a) se encontró una reducida capa eufótica (10 m) que favoreció el contenido de clorofila hasta 380 mg/m^2. En Chimbote (Est. 75 Cr. CCS Baffin 77-030), se tiene otro ejemplo de aguas de mezcla ACF/ASS, en la capa de 0-10 m la salinidad fue afectada por la mezcla de aguas subtropicales superficiales con aguas recién afloradas (Fig. 128 b).

La figura 129 describe la relación entre clorofila y producción primaria y masas de agua en un diagrama T-S, los mayores valores correspondieron al rango 34,8-35,1 ups de la Corriente Peruana (Calienes y Guillén 1981 a).

La relación entre coeficientes de extinción y clorofila en la zona eufótica se incluye en la figura 130 para conocer el comportamiento de luz en diferentes masas de agua. El coeficiente promedio fue directamente proporcional a la concentración de clorofila en las capas correspondientes al 100-1% y 100-25% de luz superficial. El nivel del 25% se seleccionó siguiendo el criterio de Jerlov (1977) señalando que el nivel de 30% de luz superficial está usualmente debajo de la zona más crítica de grandes fluctuaciones, causadas por diferentes factores en las capas superiores; los valores de coeficientes de extinción obtenidos se resumen en la Tabla 14.

En la distribución estacional de clorofila para la serie de tiempo 1960-2000 la amplitud de la distribución en la superficie del mar delimitada por 1 µg/L, es muy similar en las cuatro estaciones del año, excepto en el sur (13°S-17°S). Aparentemente, la variación estacional está en relación a los núcleos de alta concentración (>5 µg/L) los cuales son más numerosos dentro de 30 y 50 mn de la costa en el verano.

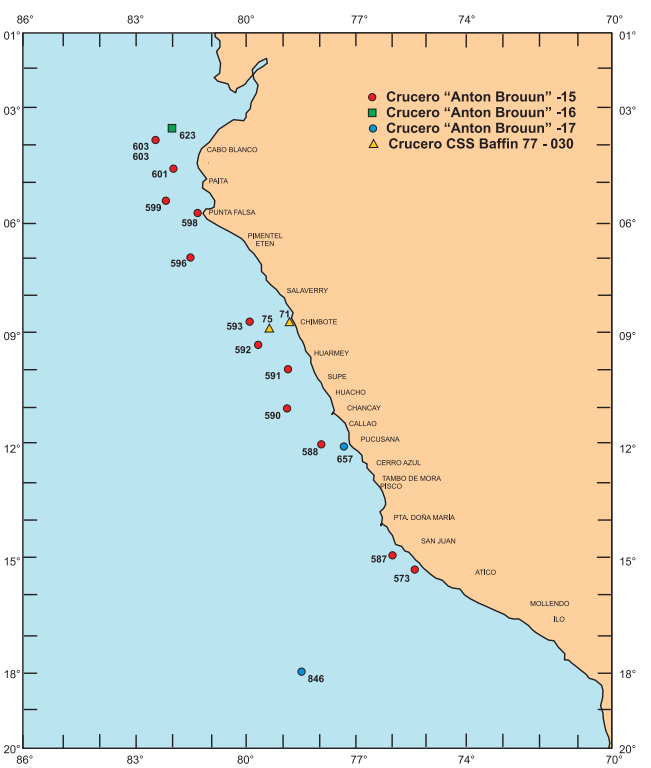


Figura 124.- Masas de agua y clorofila: ubicación de estaciones seleccionadas Cr. A. Bruun-15, 16, 17 y CSS Baffin 77-030. Calienes, 1981 a

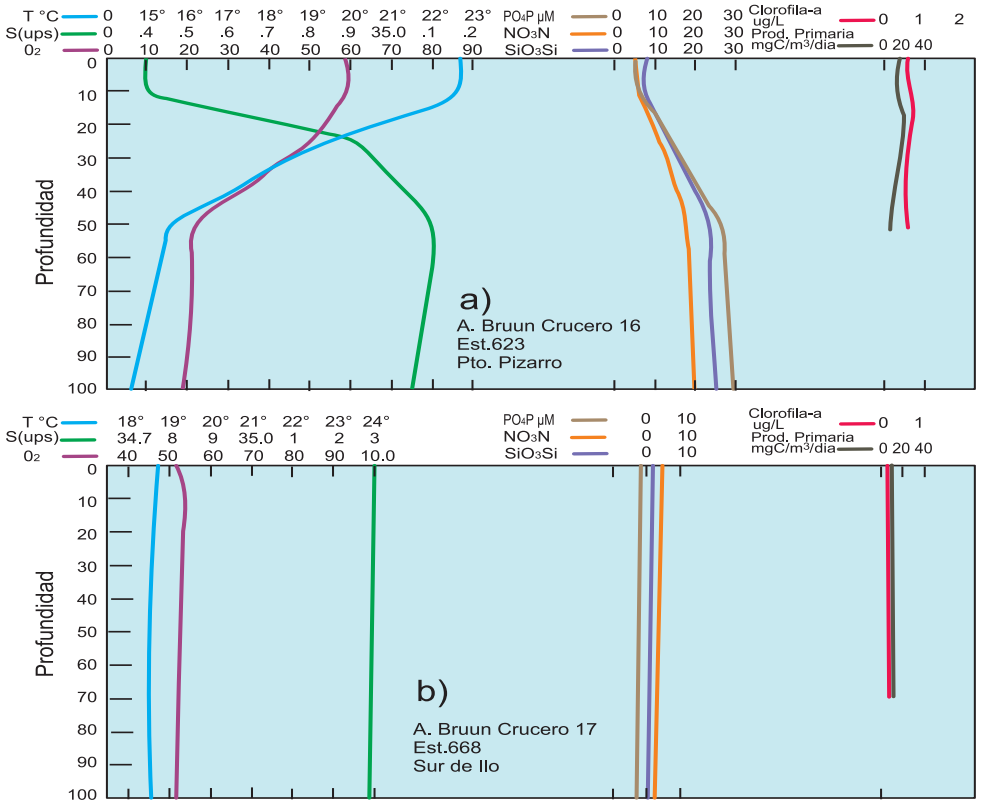


Figura 125.- Masas de agua y clorofila. Características de temperatura (°C), salinidad (ups), oxígeno disuelto (mL/L), nutrientes (µM), clorofila (µg/L) y fotosíntesis (mgC/m^3/d). a) Aguas Ecuatoriales Superficiales, Pto. Pizarro (Est. 623), b) Aguas Subtropicales Superficiales, sur de Ilo (Est. 668). Calienes y Guillén, 1981a

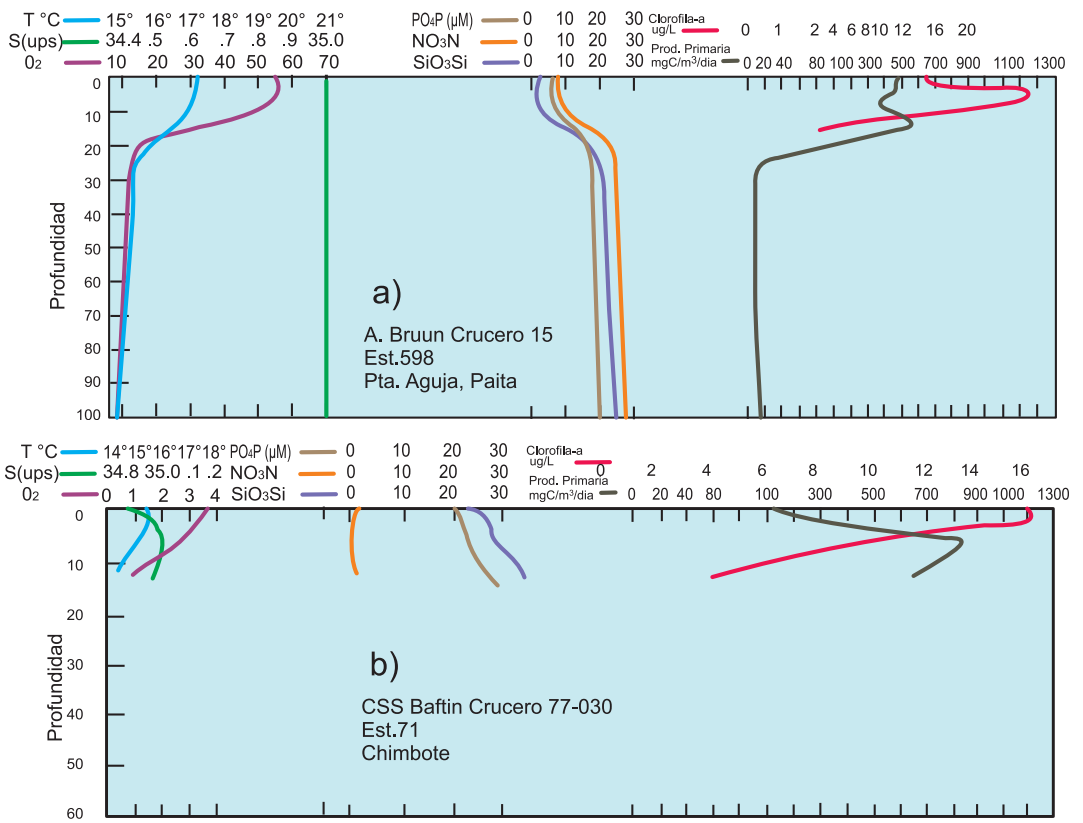


Figura 126.- Características de las masas de agua y clorofila en Aguas Costeras Fías, a) afloramiento de Pta. Aguja, Paita (Est. 598), b) afloramiento de Chimbote (Est. 71). Calienes y Guillén (1981 a)

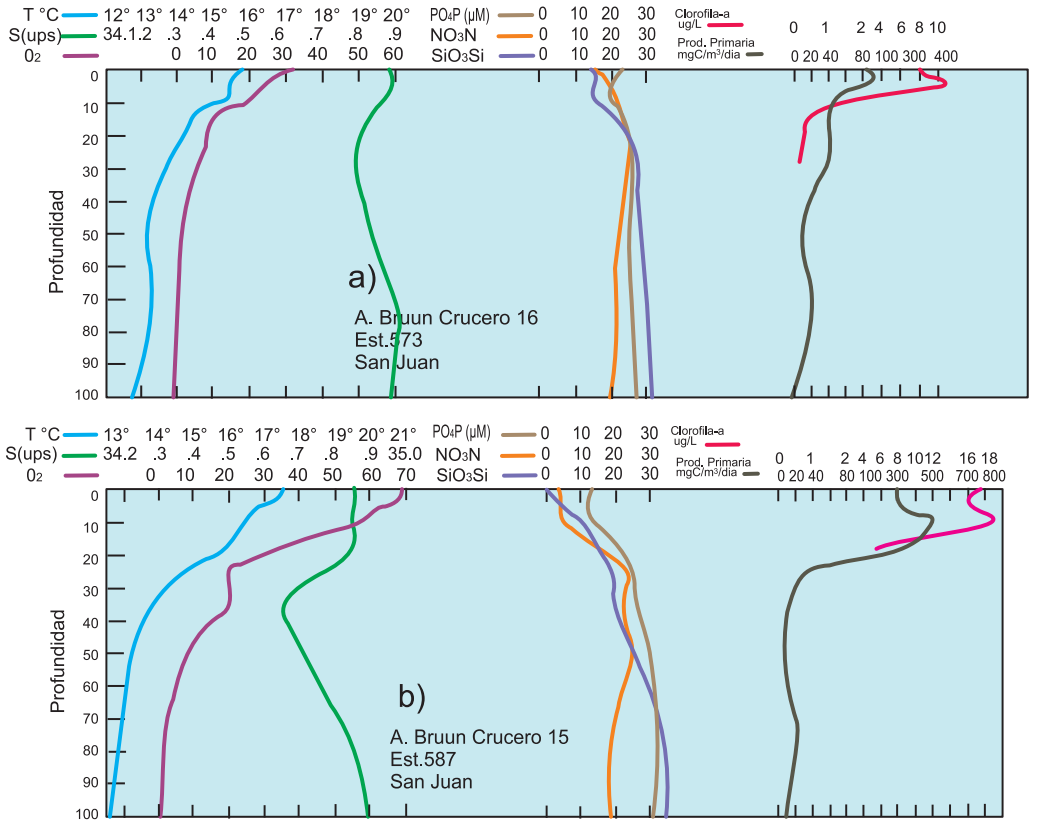


Figura 127.- Características de las masas de agua y clorofila en Aguas Costeras Frías, a) afloramiento de San Juan (Est. 573), b) San Juan (Est. 587). Calienes y Guillén (1981 a).

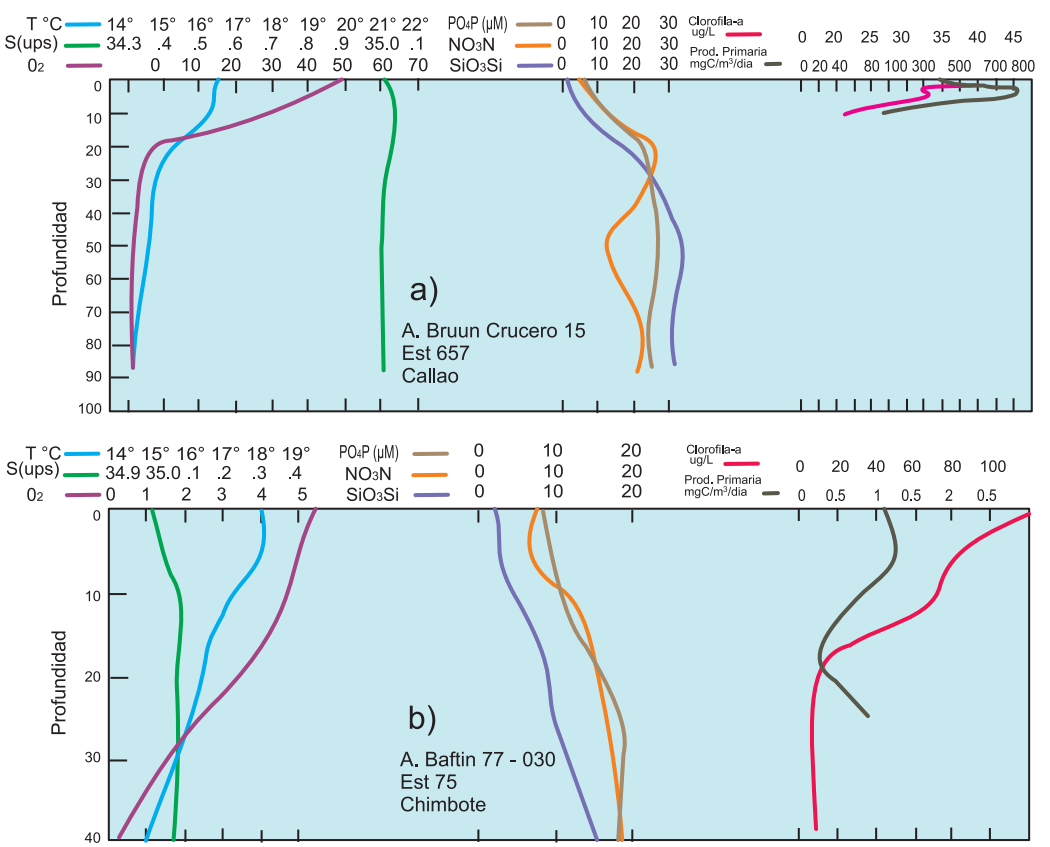


Figura 128.- Características de las masas de agua y clorofila en Aguas de Mezcla, a) Callao (Est. 657), b) Chimbote (Est. 75). Calienes y Guillén, 1981 a

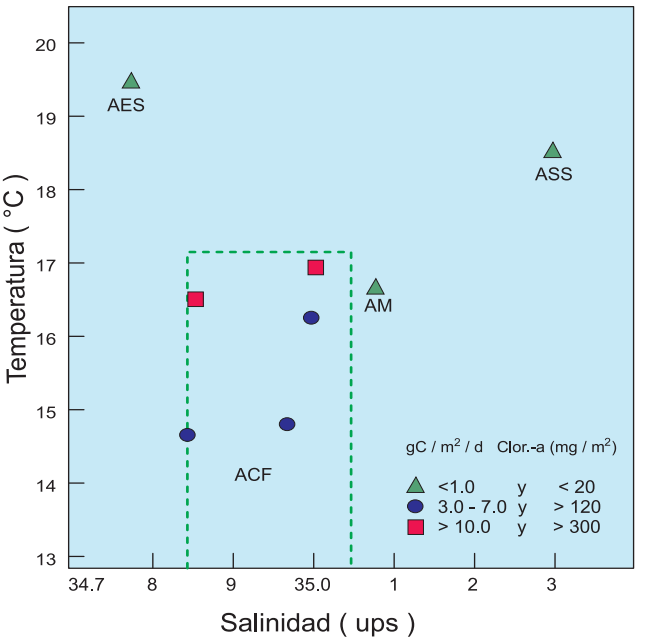


Figura 129.- Masas de agua, clorofila, producción primaria en relación con T-S: AES, ASS, ACF y AM (Aguas de Mezcla) en la zona eufótica. Calienes y Guillén, 1981

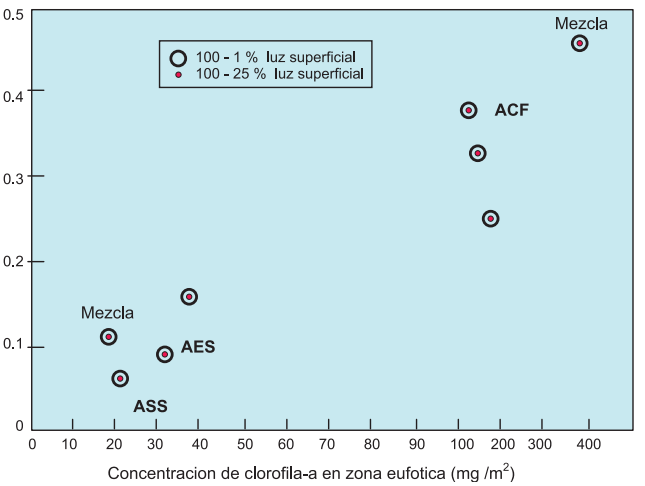


Figura 130.- Interrelación entre coeficientes de extinción (k) y clorofila en la zona eufótica de diferentes masas de agua. Calienes y Guillén, 1981

Tabla 14.- Coeficientes de extinción en metros para diferentes intervalos de porcentajes de luz superficial (Calienes y Guillén, 1981a)

Área	Est.	100-50%	50-25%	25-10%	10-1%
Aguas Oceánicas	668	0,06	0,06	0,06	0,06
Aguas Ecuatoriales Superficiales	623	0,09	0,09	0,09	0,09
Aguas Costeras					
Pisco	573	0,07	0,17	0,16	0,16
Pisco	587	0,23	0,23	0,25	0,25
Chimbote	71	0,34	0,32	0,38	0,38
Paita	598	0,34	0,35	0,33	0,33
Aguas de Mezcla					
Callao (ASS/ASSE)	657	0,46	0,46	0,46	0,46
Chimbote (ACF/ASS)	75	0,11	0,11	0,12	0,11

16.5 Feopigmentos

Los productos de degradación de la clorofila pueden constituir una fracción significante del total de pigmentos verdes en el agua de mar (Yentsch y Menzel 1963, Lorenzen 1965). Si estas formas degradadas o clorofila inactiva están en una concentración importante con relación a la clorofila activa, se puede introducir un gran error en los datos de clorofila usando técnicas espectrofotométricas, debido a que la absorción de la luz de clorofila activa no es distinguible de la absorción de las formas degradadas (Parsons y Strickland 1963). Sin embargo, el método de Lorenzen (1967) subsanó ese problema.

La degradación de clorofila por herbívoros marinos fue estudiada en experimentos de grazing de *Calanus* spp. alimentado con *Coscinodiscus angstii* (Shuman y Lorenzen 1975). Se determinó el decrecimiento de clorofila a feoforbido y un incremento de este a 66%, sobre una base de peso, la conversión sobre la base molar dio el 100%. Cada molécula de clorofila que desaparece en los experimentos, es convertida a molécula de feoforbido.

Los productos de degradación de la clorofila (feopigmentos) son usualmente medidos para obtener estimados más precisos de clorofila. Las medidas de rutina por fluorometría (Holm-Hansen et al. 1965) o espectrometría (Lorenzen 1967), han estimulado el interés por conocer la distribución de feopigmentos, su formación y destrucción en el océano. Estos productos de degradación se originan a través del grazing del zooplancton (Currie 1962)

16.6 Formación de feopigmentos en el ambiente marino

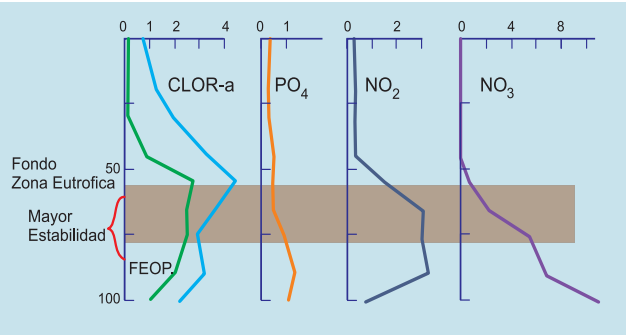
Hay cierta incertidumbre sobre los procesos que contribuyen a la formación de feopigmentos en la columna de agua, podrían ser formados por acción de bacterias cuando las células de fitoplancton están en la oscuridad o por el pasaje del fitoplancton a través del tracto digestivo de los organismos del zooplancton. El zooplancton que se alimenta de fitoplancton produce rápidamente feopigmentos. El pigmento producido aparentemente no es feofitina, sería feoforbido (Currie 1962)

La fuente básica de feopigmentos es la clorofila de fitoplancton y el proceso implicado probablemente es su degradación a través del grazing. El máximo de clorofila está usualmente en la base de la zona eufótica y los feopigmentos tienen a su vez, el máximo coincidiendo con ese otro máximo; usualmente es encontrado en la picnoclina, en la columna de agua, debajo del área donde se encuentran día y noche las

máximas concentraciones de copépodos pequeños, epiplanctónicos y como tal probablemente representan una capa de detritus acumulado.

Si el máximo de feopigmentos representa una capa de detritus, se podría esperar que ésta sea un gran lugar para remineralización de nutrientes. La figura 131 muestra estas características para un área de afloramiento en Baja California, como ejemplo de interrelación: grazing, feopigmentos y remineralización. Se aprecia el máximo subsuperficial de feopigmentos coincidiendo con el máximo de clorofila, que fue generalmente más abundante. La mayor concentración de feopigmentos estuvo debajo de la de clorofila y de la zona eufótica (Lorenzen 1967).

La región de la capa descrita en la columna de agua, también coincide con la región donde la concentración de nutrientes incrementa con la profundidad. El máximo de feopigmentos coincide con el máximo de nitrito (NO_2) en la distribución vertical, el nitrato está prácticamente ausente en la capa superficial (0-50m). El fosfato y silicato (PO_4 y SiO_4) muestran ligeras inflexiones en las concentraciones; las cuales podrían reflejar remineralización. En la figura 132 se muestra un ciclo simplificado de nitrógeno, incluyendo el rol del grazing y feopigmentos.



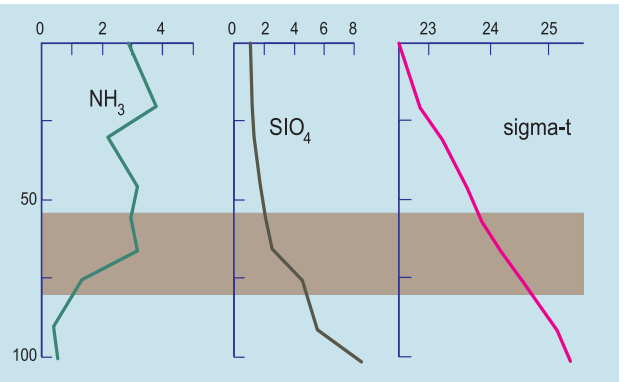


Figura 131.- Distribución vertical de clorofila, feopigmentos (mg/m^3), nutrientes (µM) y densidad (sigma-t) en la Est. 59, Cr.To 65-1, Baja California. Lorenzen, 1967

16.7 Feopigmentos y Grazing

El fitoplancton en la zona eufótica está sujeto a grazing, incrementando la producción primaria diaria; existe una clase de equilibrio entre el fitoplancton y zooplancton. En áreas con intenso grazing el plancton crece más activamente debido a los nutrientes resultantes, el fitoplancton usa con mayor eficiencia el amonio (excreción del zooplancton) como nutriente de más fácil asimilación. Estas observaciones sugieren que la medida de la feofitina y clorofila puede servir para distinguir entre formas de pigmentes activos y detríticos y también para indicar el "turnover rate" o tasa de renovación de las poblaciones de fitoplancton por los consumidores.

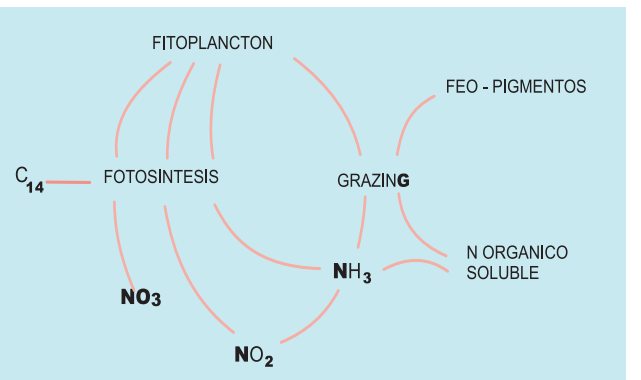


Figura 132.- Ciclo simplificado de nitrógeno incluyendo el rol del grazing y feopigmentos. Lorenzen (1967)

Un ejemplo adicional sobre interrelación entre fitoplancton, grazing del zooplancton e incremento de nutrientes se encuentra en el estudio de esas variables en aguas muy superficiales de Narragansett Bay (Martin 1965). Los cambios estacionales de abundancia del fitoplancton en los que hubo dominancia de la especie *Skeletonema costatum*, fue atribuida al grazing del zooplancton (*Acartia tonsa*, *A. clausi*, *Oith na* spp.) que tuvieron una gran población en verano-otoño, contribuyendo también al máximo de fosfatos y nitratos a través de la excreción. Se considera que estas especies de copépodos se alimentan preferentemente de *Skeletonema costatum*.

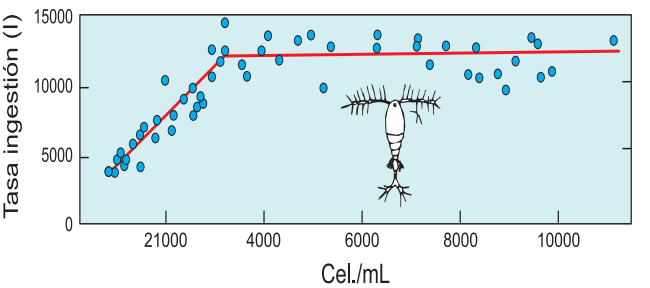


Figura 133.- Tasa de ingestión de fitoplancton por el copépodo *Calanus pacificus* en función de la concentración de *Thalassiosira fluvialitis*. Frost (1972), Levinton, 1982

En un estudio de producción biológica de la Corriente de Perú durante un periodo de niveles altos de diatomeas (Dugdale y Goering 1970), se señaló que el grazing no ocasionó la principal pérdida de fitoplancton. El grazing combinado de zooplancton y anchoveta fue de aproximadamente 20% de la biomasa de fitoplancton en un nivel diario, sugiriendo que el de la anchoveta fue cuantitativamente más importante. Siguiendo una parcela durante 5 días, concluyeron que aproximadamente 85% de la producción de fitoplancton en ese periodo fue perdida por procesos de hundimiento y mezcla. En base a un estudio más detenido se obtuvo un valor del 16% de la biomasa perdida diariamente.

Un ejemplo sobre tasa de ingestión de células de fitoplancton en trabajo experimental con cultivos y en función de las concentraciones (<1000 a 15000 cel/mL) (Fig. 133) indica la preferencia de grandes densidades.

Las células de fitoplancton cerca de la profundidad de compensación (arriba o abajo), en la zona subeufótica, tienen una tasa fotosintética (gC/gClor-a/h) más baja que las de la parte superior de la columna de agua; en ese estado fisiológico se hunden más rápidamente que el fitoplancton creciendo más activamente.

Las referencias para el ambiente marino peruano indican que las concentraciones de clorofila y feopigmentos incrementan con la profundidad hasta alcanzar un máximo y debajo de éste hay bajas concentraciones. En las figuras 134 a-e, se muestra la ubicación de estaciones y la distribución vertical de clorofila y feopigmentos (Proyecto OEA/IMARPE) en el área Pimentel-Chimbote para invierno (Cr.7209) y primavera (7212), para verano (Cr. 7302-03) y otoño (7305), en relación a la distancia de la costa (Fig. 135 a) y lejos de la costa, (Figs. 135 b); la mayor concentración de feopigmentos en profundidad fue en verano y otoño, cuando las condiciones iniciaban su recuperación después de EN 72-73. El valor de 1,70 tasa de clorofila a feopigmentos, representaría clorofila pura del fitoplancton de crecimiento activo Yentsch y Menzel (1963), los valores encontrados para el área Pimentel-Chimbote fueron en gran parte inferiores a ese valor, indicando degradación o presencia de clorofila inactiva (Guillén et al. 1977).

16.8 Distribución de feopigmentos

La distribución vertical de feopigmentos en el océano no es bien comprendida debido a la falta de métodos adecuados en el pasado, la técnica fluorimétrica dio un método rápido y preciso para medir la clorofila y feoforbido.

La significancia de la clorofila en la ecología del fitoplancton es discutida ampliamente en la literatura (Strickland 1965) y, por otro lado, la significancia de los feopigmentos no es conocida, aunque ambos son de interés por dos razones:

1. Clorofila y feopigmentos tienen similar espectro de absorción y se puede cometer error en los datos de clorofila si los feopigmentos están presentes en concentraciones altas en relación a la clorofila, lo cual ocurre en la parte inferior de la zona eufótica donde se encuentra el máximo de clorofila (Vernon 1960).

2. Los feopigmentos son una forma degradada y como tal, podrían ser un indicador de la historia de la actividad pasada del grazing sobre una población de fitoplancton en la columna de agua. También podrían dar una medida del "turnover" o renovación de nutrientes. La medida de feofitina y clorofila puede servir para distinguir formas entre pigmentos activos y detríticos. Un ejemplo de distribución de feopigmentos con mayores concentraciones en profundidad (0-100 m) se muestra en la figura 136.

16.9 Tasa de clorofila/feopigmentos

El método fluorométrico (Yentsch y Menzel 1963, Holm-Hansen et al. 1965) sobre determinación de clorofila y feopigmentos dio buenos resultados y tuvo gran aplicación, pero Lorenzen (1967) señaló que la presencia de la clorofila b puede interferir porque a diferencia de las clorofilas a y c, la clorofila-b muestra un incremento de fluorescencia después de la acidificación, por lo cual describió un método alternativo con espectrofotómetro que se mencionó en la metodología de clorofila.

La tasa clorofila-a/feopigmentos, es un índice de la composición de pigmentos en el fitoplancton e indicativo de su estado fisiológico. Es posible obtener la tasa de clorofila-a, feofitina por medidas de fluorescencia. El rango de variación obtenido fue de 0,9-3,1 de fluorescencia en cultivos y poblaciones naturales antes y después de la acidificación, tasas Fo/Fa (Holm-Hansen 1965). En la (Tabla 15) se señala diferentes valores de referencia obtenidos con fluorescencia que facilitan un rápido estimado de la concentración de clorofila y feopigmentos. La tasa de clorofila/feopigmentos decrece con la profundidad; Yentsch y Menzel (1963) y Holm-Hansen et al. (1965) hallaron un promedio de 2,3 en superficie y 1,0 en muestras de profundidad. Debido a que en muestras de cultivos se encontraron valores entre 1,5 y 1,8 y en contraste, las muestras de ambientes marinos naturales fueron próximas a 1,0, se sugirió que estos se deberían a grandes concentraciones de zooplancton herbívoro. El valor 1,0 indicaría un contenido de feofitina pura y otros productos de



Figura 134.- Clorofila y feopigmentos: Ubicación de estaciones de cruceros estacionales 1972-1973, (Cr. 7209, 7210-11, 7212, 7302-03, 7305), 134 a-e. Proyecto OEA/IMARPE. Guillén et al., 1977

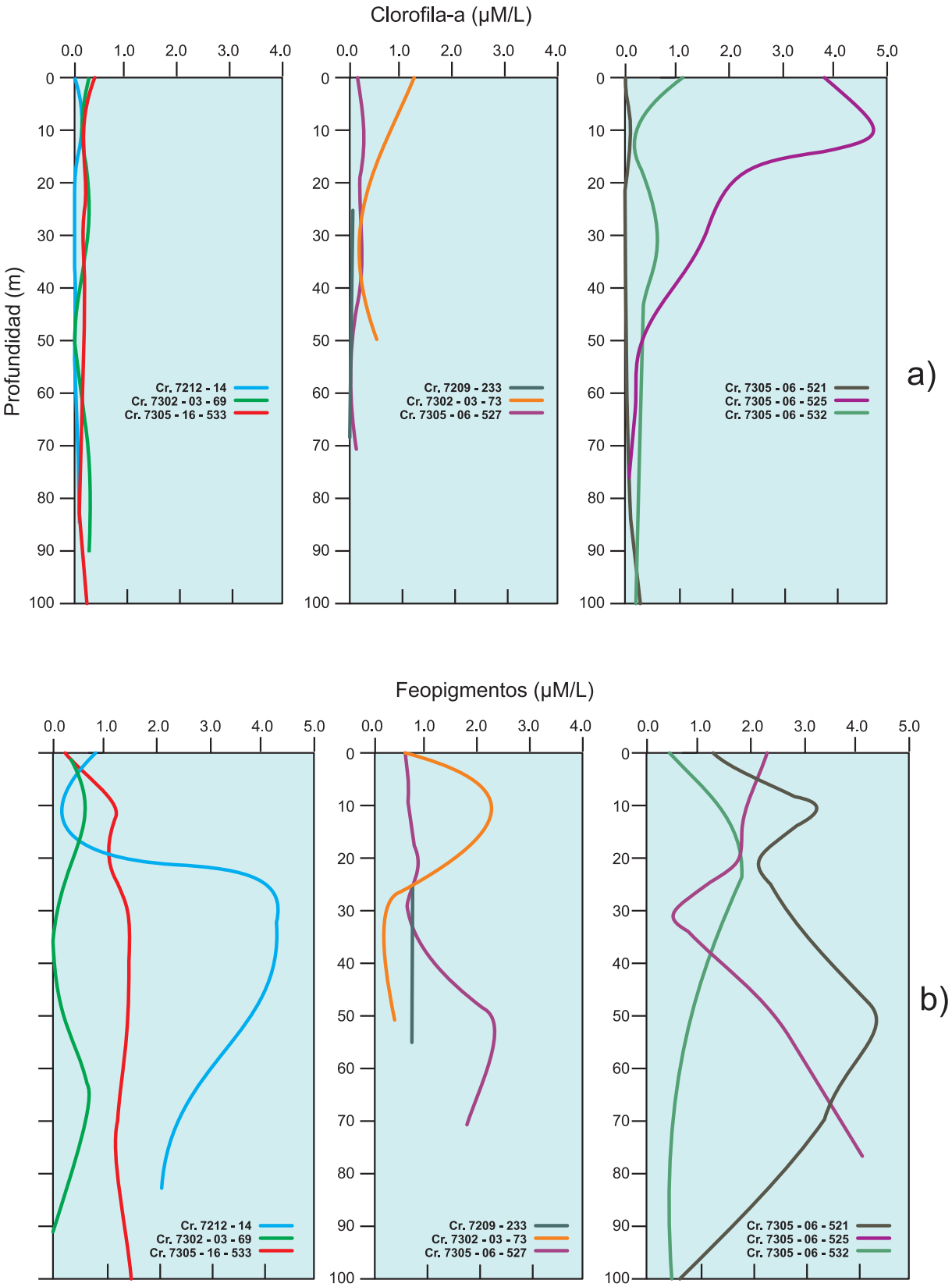


Figura 135.- Distribución vertical, estacional de clorofila-a y feopigmentos (µg/L) en relación a la distancia de la costa, 1972-73. a) Lejos de la costa (Est. 14, 69 y 533), b) estaciones costeras (Est. 233, 73, 521, 525, 527 532), 135 a-f. Guillén et al., 1977

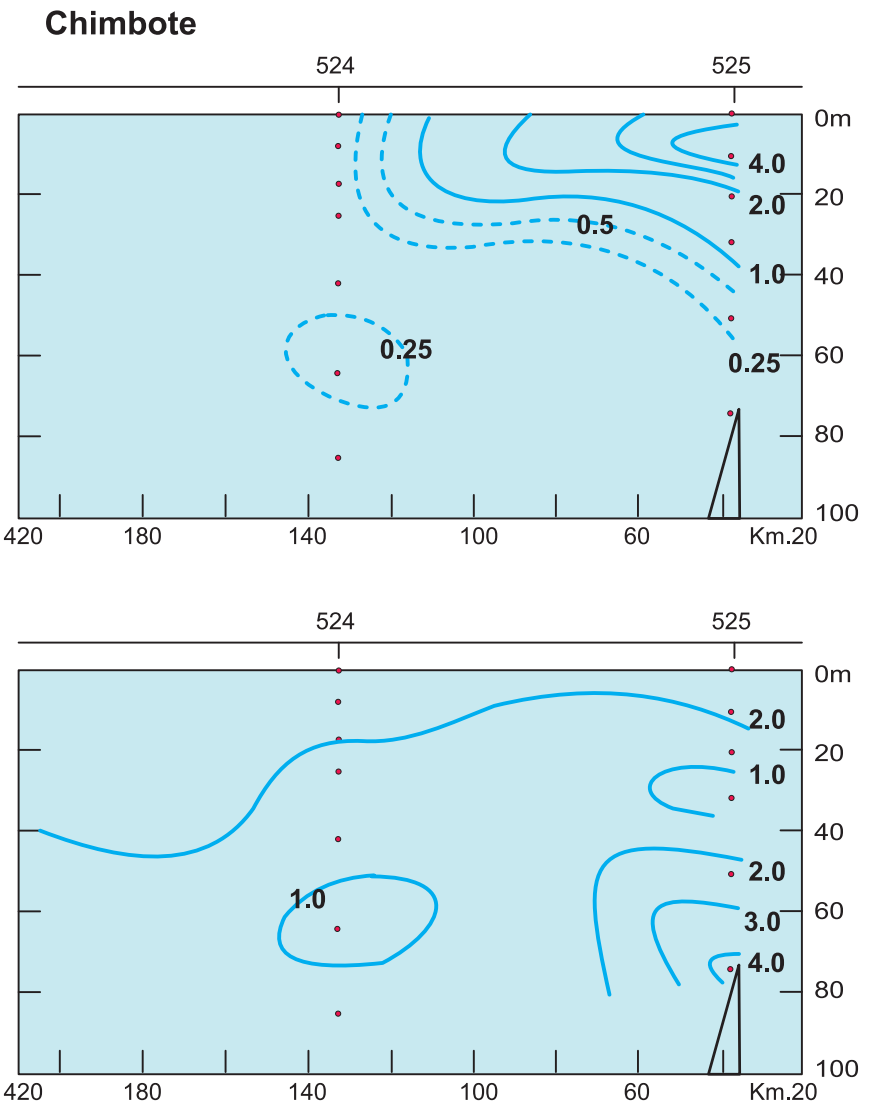


Figura 136.- Distribución de clorofila-a y feopigmentos (µg/L), 0-100 m en Chimbote, otoño 1973. Proyecto OEA/IMARPE. Guillén et al., 1977

Tabla 15.- Factores de acidificación (Fo/Fa) para tasa de clorofila/feofitina por Fluorescencia (Holm - Hansen et al., 1965)

Factor de acidificación (Fo*/Fa)	Origen	Referencias
<1,0	Asociado con gran proporción de feopigmentos a clorofila	Holm - Hansen et al. (1965)
1	Feofitina puro	Holm - Hansen et al. (1965)
1.05	Productos de excreción (pellets).	Smith y Benitez (1955)
1.7	Clorofila pura	Yentesch y Menzel (1963)
2.5	Clorofila a, c y otros pigmentos con alto factor de acidificación.	Holm - Hansen et al. (1965)
3.0	Límite superior en muestra de fitoplancton saludable.	Holm - Hansen et al. (1965)

F_o= Fluorescencia antes de acidificación

F_a= Fluorescencia después de acidificación

degradación como efecto del grazing del zooplancton. El valor 2,5 no puede ser usado como referencia para clorofila-a porque las poblaciones naturales contienen considerable número de clorofilas accesorias; 2,5-3,0 indica significante presencia de clorofila-c, u otros pigmentos.

Los resultados encontrados al estudiar el área del afloramiento Pimentel-Chimbote (Calienes y Aquino 1986) mostraron un rango de 1,13-1,30 para la tasa de clorofila/feopigmentos, los valores de este rango indicarían cierta proporción de clorofila degradada. Una situación especial se observó en los niveles de 0 y 10 m de algunas estaciones, en los cuales la tasa fue más alta (1,60-2,00), indicando en este caso una mayor proporción de clorofila activa, Yentsch y Menzel (1961) usaron el valor de 1,7 para indicar clorofila pura.

La baja producción y biomasa del fitoplancton en el área Pimentel-Chimbote (Calienes y Aquino 1986) conocida por su gran producción biológica, encuentra explicación en el argumento sostenido por Lorenzen (1967-1968), en relación al grazing del zooplancton, mostrando para la zona eufótica una relación lineal entre la tasa de zooplancton a fitoplancton y entre la tasa de clorofila a feofitina, esta última fue también directamente proporcional al índice de productividad del fitoplancton. Esos resultados tienen cierta relación con los de Ryther et al. (1970) al estudiar los cambios químicos dentro de la capa eufótica en un periodo de cinco días en un área próxima a 15°S, encontrando una tasa fotosintética muy alta, 10 g/m^2/día, de la cual aproximadamente la mitad del carbono fue fitoplancton vivo en el primer día y sólo una quinta parte de esa cantidad se observó después de cinco días, señalando al grazing del zooplancton como factor de control de la proporción de organismos vivos y del detritus.

El índice de productividad en aguas con escaso o ningún afloramiento, debe reflejar el ambiente de nutrientes. Es decir, que en áreas con intenso grazing, el plancton crece más activamente debido a los nutrientes como efecto resultante del mismo. En el caso de áreas de afloramiento las aguas son ricas en nitratos especialmente, pero el fitoplancton usa preferentemente y con mayor eficiencia el amonio (excreción del zooplancton) como nutriente de más fácil asimilación. En la capa eufótica, muchas veces la nitrificación o regeneración del nitrógeno no llega a completar su ciclo debido al uso inmediato de los productos iniciales (Dugdale 1976). Esto explicaría las tasas de activo crecimiento halladas en el área estudiada (Calienes y Aquino 1986), aún cuando la biomasa del fitoplancton fue baja; también, estaría de acuerdo con las proporciones de clorofila-a feopigmentos, cuyos valores indican grazing del zooplancton. Dugdale y Goering (1970) estimaron para Perú el efecto combinado del grazing del zooplancton y de anchoveta en un nivel diario del 20% de biomasa del fitoplancton; sugiriéndose posteriormente que el grazing de anchoveta fue más importante que el de zooplancton. Igualmente, Beers et al. (1971) estimaron que las poblaciones de fitoplancton en un área de afloramiento de Perú (Supe-Pisco) no consumen más del 25% de la producción primaria diaria.

REFERENCIAS*

Clorofila-a

Barber RT. 1976. Biological aspects of coastal upwelling. Book of Abstracts, Joint Oceanography Assembly, Edimburgh, Scotland 13-24 Sep. Roma FAO: p 34.

Beers JR, Stevenson MR, Eppley RW, Brooks ER. 1971. Plankton Populations and Upwelling off the coast of Peru, June 1969. Fish Bull.Vol. 69, (4): 859-876.

Bidigaire RB, Frank TJ, Zastrow C, Brooks JM. 1986. The distribution of chlorophylls and their degradation products in the Southern Ocean. Deep-Sea Res., 33: 923 – 937.

Calienes R, Guillén O. 1981. Masas de agua y producción primaria en el Perú. Bol. Inst. Mar Perú, Proy. ICANE: 155-163.

Calienes R, Aquino R. 1986. Carbón orgánico particulado, clorofila y fotosíntesis en el área de afloramiento entre Pimentel- Chimbote (07°- 09°S). Bol. Inst. Mar Perú / OEA, Vol. 10 (8): 283-305.

Calienes R, Guillén O, Lostaunau N. 1985. Variabilidad espacio-temporal de clorofila, producción primaria y nutrientes. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. 10 (1): 1 - 44.

Currie RI.1962. Pigments of zooplankton faeces. Nature. London 193 (4819): 956-957.

Currie RI. 1968. Chlorophyll pigments in the stomachs of euphausiids. In: A collection of manuscripts on the biological oceanography of the Souteast Pacific current production. US. Gov. Print. Off. Was. DC.

Dugdale RC. 1976. Nutrient Cycles. In: The Ecology of the Seas, 1976, Cushing DH, and Walsh JJ. (eds.): 141-172.

Dugdale RC, Goering JJ. 1970. Nutrient limitation and the path of nitrogen in Peru Current production. In: Anton Bruun Report 4, Texas & M Press, 53-58.

Gieskes WW, Kraay GW. 1986. Floristic and physiological differences between the shallow and the deep nanophytoplankton community in the euphotic zone of the open tropical Atlantic revealed by HPLC analysis of pigments. Mar. Biol. 91: 567 – 576.

Guillén O, Izaguirre de Rondán R. 1973. Distribution of chlorophyll-a in the Peru Coastal Current. Oceanography of the South Pacific 1972. Comp. Fraser R, New Zealand National Commission for UNESCO, Wellington, 1973: 387-395.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

Guillén O, Calienes R. 1981. Upwelling of Chimbote. In: Coastal Upwelling, Richards F. (ed.): 312-326. American Geophysical Union, Was. DC., USA.

Guillen O, Calienes R, Izaguirre de Rondán R. 1977. Medio ambiente y producción primaria frente al área Pimentel- Chimbote. Bol. Inst. Mar Perú, Proy. OEA, Vol. 3 (4): 107-159.

Holm–Hansen O, Lorenzen CJ, Holmes RW, Strickland JDH. 1965. Fluorometric Determination of Chlorophyll. J. Cons perm. int. Explor. Mer, 30 (1): 3-15. Copenhagen, December 1965.

IOC GOOS. 2006. Chla. Pilot Study. In situ Workshop: Practical Chla Intercomparison, Plymouth Marine Lab. Plymouth Chlorophyll Meeting, UK. 18 – 22 Sep. 2006: 35 p.

IOC, GEO, GOOS, POGO. 2006. Chlorophyll Intercomparison Samples. Report of Plymouth Meeting/Workshop, September 18-22, 2006: 17 p. Plymouth Marine Laboratory, UK.

Jeffrey SW. 1980. Algal pigment systems. In: Primary productivity in the Sea. Brookhaven Symp. Biol. 31: 33-58. Plenum.

Jerlov N. 1977. Classification of sea water in terms of quanta irradiance. J. Cons. Int. Explor. Mer 37 (3): 281-287.

Lorenzen CJ. 1965. Carbon/Chlorophyll relationships in an upwelling area. Limnol Oceanogr. Vol, 13(1): 202-204.

Lorenzen CJ. 1967a. Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: Spectrophotometric Equations. Limnol. Oceaniogr. 12 (2): 343-346.

Lorenzen CJ. 1967b. Vertical distribution of chlorophyll and phaeo-pigments: Baja California. Deep-Sea Res., 14 (6): 735-745.

Lorenzen CJ. 1968. A note on the Chlorophyll and Phaeopigments Content of the Chlorophyll Maximum. Limnol. Oceanogr. 100.

Martin J H. 1965. Phytoplankton-zooplankton relationships in Narragansett Bay. Limnol. Oceanog., 10: 185-191.

Martin JH. 1966. Phytoplankton-zooplankton relationships in Narragansett Bay. II. The secasonal importance of zooplankton grazing and nutrient excretion. Ph.D. thesis, University of Rhode Island, Kingston. 99 p.

Parsons TR, Stephens K. 1963. Discussion of spectrophotometric determination of marine-plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. J. Marine Res., 21: 155-163.

Parsons TR, Strickland JDH. 1965. A manual of sea water analysis. Bull. Res. Board of Canada, 125: 1-203.

Riley GA, Stommel A, Bumpus DF. 1949. Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic. Bull. Binghan Oceanog. Coll., 12: 1 – 169.

Ryther JH, Menzel DW, Hulburt EM, Lorenzen CJ, Corwin N. 1970. The production and utilization of organic matter in the Peru coastal current. Anton Bruun Reports, Scientific Results of the South-east Pacific Expedition, 4: 12 pp. Texas A. and M. Press.

Shuman RF, Lorenzen CJ. 1975. Quantitative degradation of chlorophyll by a marine herbivore. Limnol. Oceanogr., Vol. 20 (4): 580 - 586.

Steele JH, Yentsch CS. 1960. The vertical distribution of chlorophyll. J. Mar. Biol. Ass.UK. 39: 217-226.

Steeman-Nielsen J, Hansen V Jr. 1959. Light adaptation in marine phytoplankton populations and its interrelation with temperature. Physiol. Plant, 12: 353-370.

Strickland JDH. 1965. Production of Organic Matter in Primary Stages of the Marine Food Chain. In: Chemical Oceanography, Riley JP, and Skirrow G. (eds.): 447-610. Academic, NY.

Strickland JDH .1972. Research of the marine planktonic food web at the Institute of Marine Resources: A review of the past seven years of work. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1972. 10: 394-414. Barnes H. (ed.) Pub. Allen and Unwin Ltd., London.

Strickland JDH, Parsons TR. 1965. A manual of sea water analysis. Bull. Res. Board of Canada, 125: 1 – 203.

Strickland JDH, Parsons TR. 1972. A practical handbook of Seawater Analysis. Fish. Res. Board Can. Bull. 167: 311 pp.

Strickland JDH, Eppley RW, Holmes RW, Holm-Hansen O, Linn RJ, Mullin MM, Stearns CR, Williams PM. 1967. A cruise off the coast of Peru aboard BAP/ Unanue, 13 February-6 April 1966. Inst. Marine Resources, Univ. of California, Marine Food Chain Group. IMR 67-9, Data Record Cruise FCG 66-1,176 pp.

Venrick EL, Mc Gown JA, Mantyla AW. 1973. Deep chlorophyll maxima in the oceanic Pacific. Fish. Bull. 71:41.52.

Vernon LP. 1960 Spectrophotometric determination of chlorophyll and phaeophytin in plant extracts. Anal. chem.32: 1144-1150.

Yentsch CS. 1965. Distribution of chlorophyll and phaeophytin in the open ocean, Deep-Sea Res., 12: 653-666.

Yentsch CS, Menzel DW. 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescense. Deep-Sea Res. 10:221-231.

Zuta S, Guillén O. 1970. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. Bol. Inst. Mar Perú, 2 (5): 157-324.

17. FOTOSÍNTESIS

17.1 Características Generales

La producción primaria o fotosíntesis se refiere a la cantidad de tejido vivo producido por unidad de tiempo y realizado por los productores primarios (fitoplancton) de donde recibe su nombre.

La productividad en el mar se mide cualitativamente en términos de cantidad de carbono inorgánico convertido a carbono orgánico por fotosíntesis o por unidad de área y unidad de tiempo (Thompson 1981). El contenido de carbono es expresado como gramos de carbono en una columna de agua interceptando un metro cuadrado de la superficie del mar por día ($gC/m^2/d$).

De acuerdo a la ecuación de fotosíntesis, este proceso puede ser medido a través de la asimilación de CO_2, de la producción de oxígeno o a través de formación de materia orgánica. El método generalmente usado para la asimilación de carbono es el de C_{14}. Desde la introducción de la técnica del trazador de C_{14} por Steeman-Nielsen (1952) para medidas de producción primaria en ambientes marinos, se le ha usado en una amplia escala en estudios de campo. Este método hace posible separar en tiempo, trabajos y experimentos de campo de los procedimientos que se realizan en laboratorio, además de la medición de radioactividad de cada muestra con mínimo de tiempo. La expansión fue tan grande que el grupo de trabajo del laboratorio del Dr. Steeman-Nielsen (Dinamarca) tuvo a su cargo los estimados de producción primaria de muchas áreas del mundo en la Agencia Internacional de Determinación de C_{14}. Sin embargo, en áreas oceánicas y costeras hay gran necesidad de investigación adicional con esa técnica como herramienta básica, de ahí la urgencia para entrenar nuevos profesionales en este método.

Actualmente la institución especializada Water Quality Institute (Dinamarca) ofrece un servicio conjunto con la Agencia Internacional de C_{14} para estimación de producción diaria de fitoplancton, así como las ampollas de C_{14} y todo el material y equipo respectivo para las determinaciones.

17.1.1 Proceso de Fotosíntesis

La fotosíntesis es definida como la síntesis biológica de material orgánico a partir de sustancias inorgánicas y luz como fuente de energía. El significado de foto: luz y síntesis: formación, se relaciona a la elaboración de moléculas que constituyen la estructura de algas y el agua en oxígeno molecular.

La fotosíntesis incrementa logarítmicamente conforme aumenta la intensidad de luz hasta el valor teórico de producción máxima (P_{max}), en el cual el sistema se vuelve saturado de luz. En la fotosíntesis se desarrollan varias reacciones complejas, las cuales pueden sumarizarse así:

Requerimiento de luz

$$6CO_2 + 6H_2O = C_6H_{12}0_6 + 6O_2$$

Dióxido de carbono +agua= Carbohidrato+ Oxígeno disuelto

Respiración (requiere energía metabólica)

El dióxido de carbono (CO_2) puede estar libre, disuelto o combinado como bicarbonato o iones carbonato en el ambiente marino. El total de dióxido de carbono presente en diferentes formas en aguas marinas, es suficientemente alto y no limita la fotosíntesis. Este tipo de producción comprende reducción del CO_2 para producir sustancias de alta energía constituyendo la producción autotrófica. Además de carbohidratos de las algas, el oxígeno es derivado de la molécula de agua. Casi todas las moléculas producidas por las algas contienen carbono, hidrógeno y oxígeno por lo que se les llama carbohidratos.

El proceso reverso es la respiración de todos los organismos que comprende una reacción oxidativa, en la cual los organismos utilizan oxígeno en el metabolismo de alimentos ricos en energía como los carbohidratos, liberando dióxido de carbono (Levinton 1982).

La fotosíntesis se realiza durante los periodos de luz y la respiración ocurre en períodos de oscuridad. Es difícil describir en forma simplificada un proceso tan largo y complejo, el cual puede encontrase en textos básicos, se considera más útil focalizar los aspectos principales en el desarrollo del proceso, describiendo la curva de Fotosíntesis/Intensidad de Luz (F-I) y la relación entre ambas.

1. Los pigmentos fotosintéticos contenidos en cloroplastos realizan la conversión de energía radiante a energía química, la clorofila-a es el principal pigmento pero también los pigmentos accesorios (carotenos, xantofilas) están presentes en muchas especies y algunos de ellos intervienen en el proceso.

2. Cuando la clorofila-a y otros pigmentos fotosintéticamente activos absorben la luz, los electrones de la molécula del pigmento adquieren una energía muy alta, la cual es transformada a través de una serie de reacciones, en las que el compuesto

ADP (Adenosina difosfato) se transforma en ATP de mayor energía (Adenosina trifosfato) y un compuesto $NADPH_2$ (nicotinamida adenina dinucleótido fosfato). Las reacciones necesitan de la energía de la luz, a través de ellas se realiza la conversión de energía solar a energía química, conocidas como reacciones dependientes de la luz de la fotosíntesis.

3. Las reacciones dependientes de la luz, están unidas a una serie de reacciones que no requieren luz y se les conoce como reacciones oscuras de la fotosíntesis o Ciclo Calvin. A través de ellas se realiza la reducción de CO_2 por el $NADPH_2$ requiriendo la energía química del ATP para formar los productos finales de alta energía o carbohidratos (polisacáridos) y otros compuestos orgánicos como lípidos. Adicionalmente, la reducción de nitrato lleva a la obtención de aminoácidos y proteínas.

4. El fitoplancton tiene requerimientos de nitrógeno generalmente captado como nitrato disuelto, nitrito, especialmente amonio y el fósforo es consumido en forma inorgánica disuelto o algunas veces como fósforo orgánico disuelto. El silicio disuelto es requerimiento básico para diatomeas en la formación de la cubierta celular o frústulo; además se requiere vitaminas y micronutrientes o metales traza.

La fotosíntesis es proporcional a la intensidad de luz; en la curva F/I la fotosíntesis incrementa con el aumento de la intensidad de luz hasta un valor máximo (P_{max}). A las mayores intensidades ocurre un decrecimiento de la fotosíntesis llamado fotoinhibición.

17.2 Factores que influyen en la Fotosíntesis: Luz

17.2.1 Penetración de luz en el mar

Aproximadamente, casi la mitad de emisión total de luz solar se encuentra en la región visible del espectro, la cual consiste de longitudes de onda desde el color rojo de 750 μm hasta el violeta de 350 μm (Raymond 1963).

En la penetración de la luz en el agua de mar, los rayos ultravioleta e infrarrojos son absorbidos más rápidamente, la mayor parte de la luz está en el rango azul, verde, amarillo. La intensidad de radiación incidente es muy fuerte cerca de la superficie, por lo cual la fotosíntesis puede ser inhibida por la decoloración de los pigmentos fotosintéticos. Dentro de las longitudes de onda de 400- 700 nm (nanómetros), la absorción de luz a través de los pigmentos del fitoplancton puede ser dividida en a) luz mayor de 600 nm, absorbida principalmente por la clorofila y, b) luz menor de 600 nm, absorbida por los pigmentos accesorios.

La tasa a la cual decrece la radiación visible con la profundidad se conoce como coeficiente de extinción, siendo la radiación solar promedio al nivel del mar de 1,56 cal/cm^2/min (Levinton 1982).

17.2.2 Atenuación de luz en la columna de agua

Parte de la energía solar en la superficie del mar se pierde por verdadera reflexión y por dispersión desde las partículas contenidas en ella. La luz es atenuada en la columna de agua a través de la absorción y dispersión por materia orgánica disuelta, material orgánico e inorgánico particulado. La radiación solar es exponencialmente atenuada con la profundidad.

El valor que representa las pérdidas en la superficie varía considerablemente con las condiciones de la superficie del mar y el ángulo del sol según las tablas de Arx (1962). Así en un día de verano, con un ángulo de sol y el horizonte mayor de 30°, la pérdida en superficie en condiciones del mar en completa calma será un porcentaje bajo, e incrementará de 5 a 17% con ligeros vientos y sobre 30% con vientos moderados a fuertes. Conforme el ángulo solar decrece a menos de 10°, la reflexión incrementa rápidamente hasta 30%. Para el trabajo de campo puede usarse un valor medio del 15% para pérdidas totales en la superficie del mar, como una aproximación para condiciones donde es usualmente posible realizar medidas fotosintéticas (Raymond 1963).

La luz que penetra en el agua es absorbida selectivamente, la absorción puede ser expresada en términos del coeficiente de extinción (k):

$$Id = Ioe^{-kd}$$

Donde:

Id = energía radiante a profundidad

Io = energía radiante en superficie

El valor de k varía con la longitud de onda de luz (λ), siendo más larga para radiación ultravioleta e infrarroja, las cuales desaparecen rápidamente con la profundidad. La luz roja (>600 nm) también es atenuada rápidamente, solamente permanece la luz azul-verde, teniendo una distribución de energía entre 400 y 600 nm (máximo alrededor de 480 nm). Sin embargo, bajo condiciones de turbulencia y debido al material particulado suspendido en el agua, la luz azul es dispersada selectivamente y el pico espectral de luz transmitida cambia, moviéndose arriba de la luz roja con máximo a casi 550 nm (Jerlov 1968).

Las intensidades de luz de compensación para fitoplancton marino se encuentran generalmente en el rango de 0,002 a 0,009 Iy/minuto; como estos valores son aproximadamente dos órdenes de magnitud más bajos que valores promedio de radiación superficial, algunas veces la profundidad de compensación es estimada simplemente de la profundidad a la cual hay 1% de la luz superficial del mar. Un estimado adicional aproximado de esta profundidad, se basa en la relación entre la profundidad del disco Secchi y el coeficiente de extinción que se describe más adelante. Para el área de Perú, los menores valores del coeficiente de extinción (K <0,1) correspondieron a las ASS y AES. Una mayor turbidez se halló en las aguas costeras.

17.3 Calidad y Cantidad de Luz (Zona Eufótica)

La calidad y cantidad de luz pueden afectar la fotosíntesis. Cuantitativamente la luz es medida en términos de unidades de energía (calorías) o unidades de iluminación (Iux). Otras unidades para medir la fotosíntesis son el erg y watt-sec, el ergio es llamado también joule (Parsons y Takahashi 1973). Las tres unidades de energía pueden ser convertidas así:

1 cal g = 4,185 x 10^7 erg = 4,185 watt-sec

El flujo de luz con dimensiones de energía por unidad de área y por unidad de tiempo, es más conveniente para la evaluación de fotosíntesis en el mar:

cal g /cm^2/min ó cal g/cm^2/die

El cal g/cm^2 sin dimensión de tiempo, es llamado "Iangley", 1 cal g/cm^2 = 1Iy.

La intensidad de luz medida en unidades de iluminación se reporta como foot-candles (ft-c), 1 foot – candle o lux.

1 lux = 0,0929 ft-c.

La cantidad de energía radiante de una unidad de iluminación depende de la característica espectral de la fuente de luz que se usa en el trabajo experimental. Solo puede hacerse una conversión aproximada de una unidad de iluminación a una unidad de energía o viceversa.

- 1 lux aprox 6 x 10^{-6} Iy/min para luz solar (Strickland 1968)
- 1 lux aprox. 86 x 10^{-6}/min para lámpara de tungsteno (Hill y Whittinghan 1955)
- 1 lux aprox. 5 x 10^{-6} Iy para lámparas fluorescentes (Westlake 1965)

La intensidad y duración de iluminación son muy importantes; sin embargo, es difícil medirla debido a las diferentes unidades que se usan.

17.4 Características de la zona eufótica

El mar incluye una diversidad de ecosistemas muy relacionados entre sí, aunque tiene profundidades >6000 m, la luz penetra solo en la capa superficial. La profundidad del área iluminada o zona eufótica varía considerablemente según la turbidez del agua, alcanzando máximos en áreas centrales del océano y un promedio de 30 m en las zonas costeras. En la figura 137, Tabla 16 se muestran los porcentajes de penetración de luz en relación a la profundidad, a dos tipos de agua oceánica y para diferentes tipos de agua costera de acuerdo a la transparencia y turbidez Raymond (1963).

La producción primaria en la mayoría de ambientes, es controlada por limitación de luz, por grazing o disponibilidad de nutrientes nitrogenados. En áreas donde la energía radiante y estabilidad de la columna de agua son favorables, la tasa fotosintética, depende mayormente de la cantidad de nitrógeno. Es importante distinguir entre áreas con picnoclinas profundas donde el agua con alta concentración de nitrógeno está muy debajo de la superficie y las áreas donde el nitrato y el silicato de agua profunda alcanzan la zona eufótica a través del afloramiento.

Las especies responden en forma diferente a los cambios de luz superficial y a su intensidad *in situ*, las condiciones cambiantes favorecerán a diferentes especies, de lo cual resulta la sucesión de especies (Lalli y Parsons 1993).

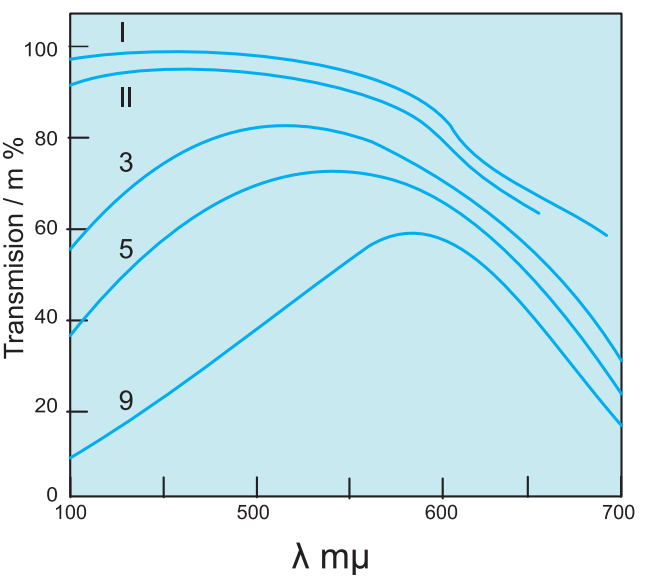


Figura 137.- Porcentajes de penetración de la luz solar a diferentes profundidades y tipos de agua. Raymond, 1963

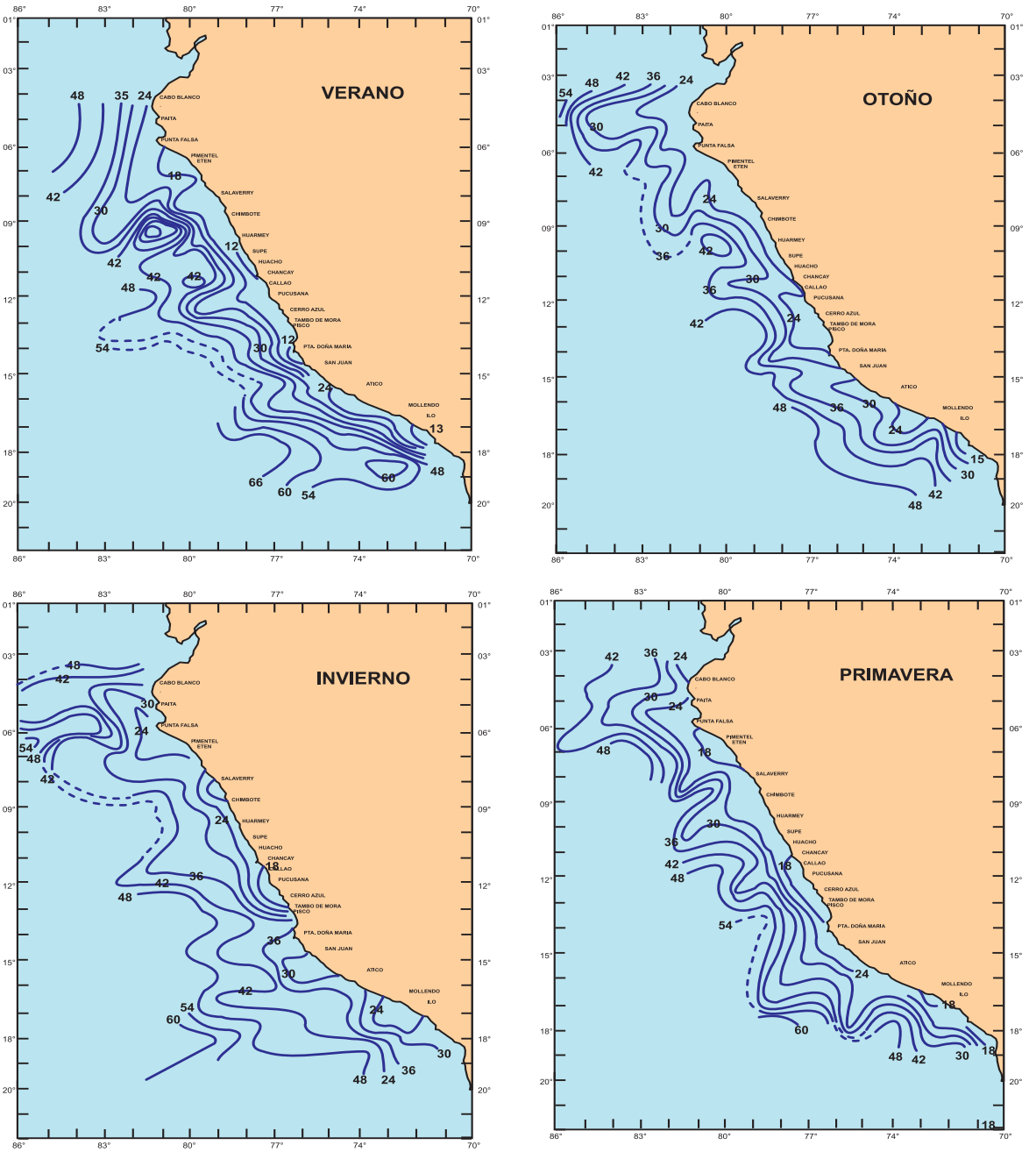


Figura 138.- Variación estacional promedio de profundidad de la zona eufótica (m) en aguas frente a la costa peruana. Guillén y Calienes, 1981 a

Tabla 16. - Porcentaje del total de energía solar incidente a varias profundidades y para diferentes tipos de agua de mar (Raymond, 1963).

Profundidad (m)	Aguas oceánicas		Aguas costeras		
	Tipo I	Tipo II	Tipo 1	Tipo 3	Tipo 9
0	100	100	100	100	100
1	44.5	42.0	36.9	33.0	17.6
5	30.2	23.4	14.2	9.3	1.0
10	22.2	14.2	5.9	2.7	0.05
50	5.3	0.70	0.0	0.0006	---
100	0.53	0.02	---	---	---

Tipo I	=	Agua oceánica transparente
Tipo II	=	Agua oceánica relativamente turbia
Tipo 1,3,9	=	Agua costera de creciente turbidez

La profundidad de la zona eufótica varía con la latitud, estación del año y grado de turbidez. En aguas peruanas un rango promedio de profundidad de la zona eufótica fue de 15–75 m y de igual forma que en la capa de mezcla, las menores profundidades correspondieron a las áreas de afloramiento (Guillén y Calienes 1981 a). Las aguas subtropicales se caracterizaron por mayores valores de profundidad de la zona eufótica. En la figura 138 se indica la variación estacional de la profundidad de la zona eufótica frente a la costa peruana.

17.5 Interrelación entre capa de mezcla/zona eufótica

La intensidad de luz decrece exponencialmente con el incremento de profundidad y se vuelve un factor limitante para la fotosíntesis. Entre diversos factores que afectan el crecimiento del fitoplancton, el más crítico es la profundidad a la cual la columna de agua está mezclada (capa de mezcla). En áreas costeras bajo condiciones de activa mezcla, las células de fitoplancton pueden estar mezcladas debajo de la zona eufótica. El tiempo que las células permanecen en la zona afótica antes de ser mezcladas nuevamente y llevadas hacia arriba, dentro de la zona eufótica, puede ser suficiente para que resulte una producción no neta.

El periodo de oscuridad en la zona afótica tiene como resultado una pérdida a través de respiración del carbono ganado durante el proceso de fotosíntesis en la zona eufótica (ZE). En este sentido, la zona eufótica es definida estrictamente como la profundidad a la cual la fotosíntesis de una célula iguala a su respiración. La profundidad de la zona eufótica es conocida como la profundidad de **compensación** (P_c) y la intensidad de luz a esa profundidad, es la intensidad de luz de compensación (I_c) (Parsons y Takahashi 1973).

Adicionalmente, la profundidad a la cual las algas pueden ser mezcladas en la columna de agua y donde la fotosíntesis total de la columna de agua es igual a la respiración total de los productores primarios, es conocida como **profundidad crítica** (Gran y Braarud 1935). Sobre la profundidad crítica, el fitoplancton debe incrementar, pero pueden ocurrir diferentes situaciones que se describen gráficamente, así como la interrelación de las características dadas Levinton (1982) (Fig. 139):

- En ausencia de mezcla vertical (M) la Fotosíntesis (F) es igual a la Respiración (R):
- **F=R** a la profundidad critica (C).
- Si la profundidad de mezcla (M_1) es menor que la profundidad crítica (C):
- **F>R** y se desarrolla fitoplancton.
- Si la profundidad de mezcla (M_2) es mayor que la profundidad crítica (C):
- **F<R** y el desarrollo del fitoplancton falla, porque algunas células son desplazadas hacia intensidades bajas de luz.

La profundidad de compensación incrementa conforme aumenta el promedio de radiación solar diaria, la profundidad de mezcla decrece según el promedio de intensidad del viento durante el mismo periodo.

Para aclarar estos conceptos, se debe puntualizar que en la zona eufótica o profundidad de compensación, la fotosíntesis de una célula iguala a su respiración; sobre esa profundidad hay una ganancia neta de la fotosíntesis y debajo hay una pérdida neta. Sin embargo, como las células son mezcladas arriba y debajo de la profundidad de compensación, ellas alcanzan una intensidad de luz promedio. La profundidad a la cual la intensidad de luz promedio en la columna de agua iguala la intensidad de luz de compensación, es conocida como profundidad crítica.

Se encuentran algunas dificultades en establecer la profundidad de la capa de mezcla, la cual se ha simplificado como profundidad del fondo de la termoclina principal. En otros ambientes, puede ser mejor usar la profundidad de la picnoclina (isopicna principal) para determinar la profundidad de mezcla.

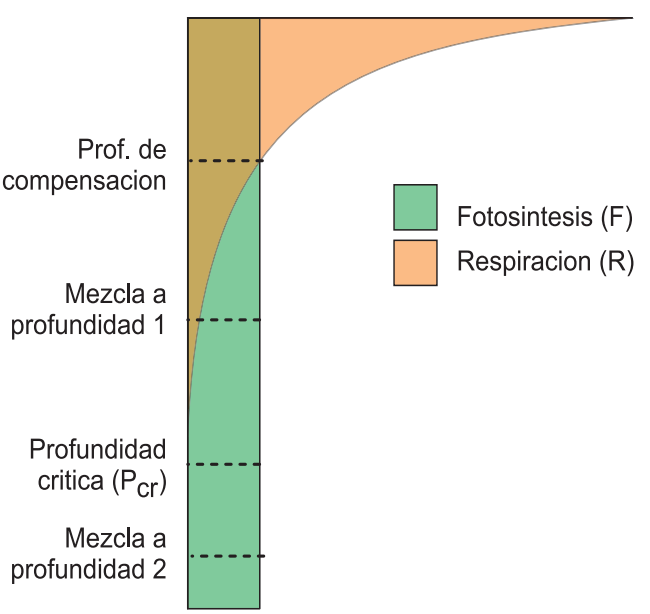


Figura 139.- Relación teórica entre profundidad crítica y profundidad de mezcla. Levinton, 1982

En la interrelación de profundidades de capa de mezcla y de zona eufótica en el ambiente marino peruano, se han obtenido las menores profundidades de la capa de mezcla en verano y otoño en la banda costera. Las áreas con mayor producción tuvieron menores profundidades y las máximas se encontraron en áreas ocupadas por las Aguas Subtropicales Superficiales (oceánicas). La distribución estacional de profundidad de la capa de mezcla se muestra en la figura 140 y la relación entre zona eufótica y capa de mezcla frente a la costa de Perú en la figura 141, donde se observa una buena correlación entre las dos variables (Guillén y Calienes 1981).

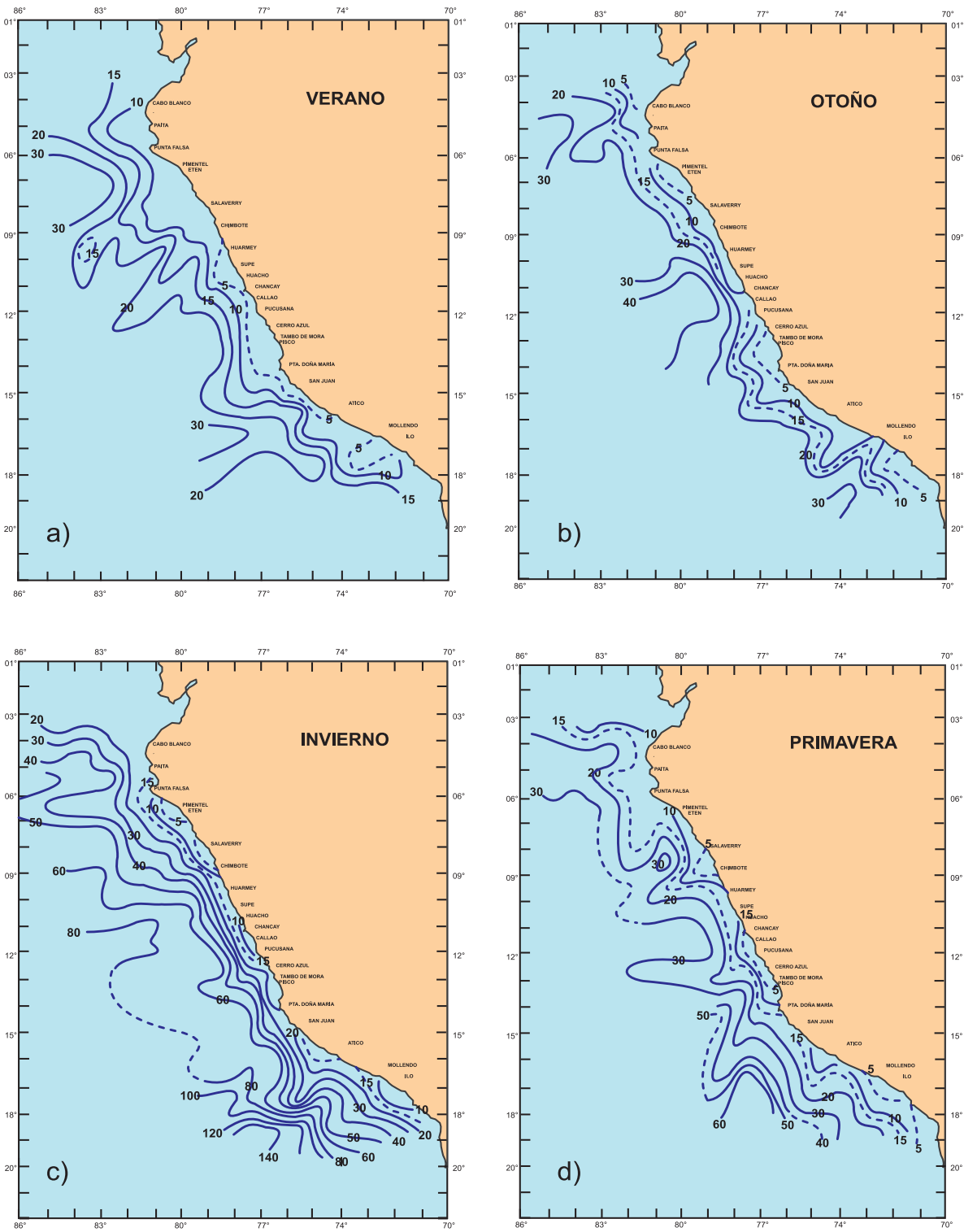


Figura 140.- Variación estacional promedio de profundidad de la capa de mezcla (m) en aguas peruanas. Guillén y Calienes (1981 a)

Entre las principales características de la distribución se destaca al sur de 17°S y oeste de 75°W, un flujo procedente del sur a profundidades mayores de 100 m en invierno y de 40 m en primavera; también se distingue otro flujo hacia la costa frente a Callao en las mismas estaciones del año, el cual posiblemente está en relación con el flujo descrito por Reid (1959), Guillén y Calienes (1981).

Al discutir la influencia de las condiciones del clima, se deben distinguir áreas con condiciones más o menos estables, tal como las regiones tropicales y subtropicales y áreas de latitudes altas. Una de las principales influencias del clima es la estabilidad de las masas de agua, en muchas áreas este es el principal factor que determina el inicio de la producción de fitoplancton en primavera. La influencia de vientos fuertes es sobre la mezcla vertical y el suministro de nutrientes en la zona eufótica. En trópicos y subtrópicos la influencia de las variaciones de luz día a día es menor.

17.6 Curva Fotosíntesis/Intensidad de Luz

La energía solar juega una parte dominante en el crecimiento de los organismos del fitoplancton. En la curva de fotosíntesis/luz, la fotosíntesis incrementa hasta un valor asintótico denominado fotosíntesis máxima (F_{max}) o producción máxima (P_{max}) en donde el sistema se vuelve saturado de luz. Las dos propiedades más importantes de la curva son la inclinación o slope inicial (α), reacción fotoquímica básica, independiente de especies y de temperatura (o función de reacción de luz). Al comparar α, en diferentes muestras se puede obtener una evaluación sobre su actividad fotosintética; una inclinación intensa representa una alta actividad fotosintética y una inclinación suave indica baja actividad fotosintética (Parsons y Takahashi 1973). F_{max} es llamada también índice de productividad o número de asimilación, en donde el sistema se vuelve saturado de luz. La figura 142 muestra un esquema general de la relación fotosíntesis-luz. La tasa de fotosíntesis para una intensidad de luz dada, es una función de la clorofila-a y tiene una relación casi lineal debajo de la intensidad de saturación de luz (Strickland 1965). Sobre esa intensidad de luz, la tasa fotosintética permanece constante hasta que la iluminación se vuelve muy grande, inhibiendo el proceso de fotosíntesis. La forma de la curva depende de las especies, temperatura y del tiempo en medir la fotosíntesis.

Una descripción adicional más detallada de la curva fotosíntesis/luz que implica todas las actividades que se desarrollan se muestra en la figura 143 a, b, en la cual, la fotosíntesis puede ser separada en tres rangos principales de actividad en función de la intensidad de luz para medidas en incubador y medidas *in situ* (Gargas 1975):

1. Un rango inicial en la radiación iguala a un cambio positivo en la tasa de fotosíntesis. La actividad del rango 1 (limitación de luz) representa la parte fotoquímica del mecanismo de la fotosíntesis, donde la energía de luz es absorbida y transformada en energía químicamente aplicable en la forma de ATP. Además de la radiación solar, el rango inicial de la curva fotosíntesis-luz es también una función de la concentración de clorofila-a en las algas unicelulares. Desde el punto de vista fisiológico, las algas planctónicas son capaces de adaptarse a varias intensidades de luz, obteniendo así su mejor utilización

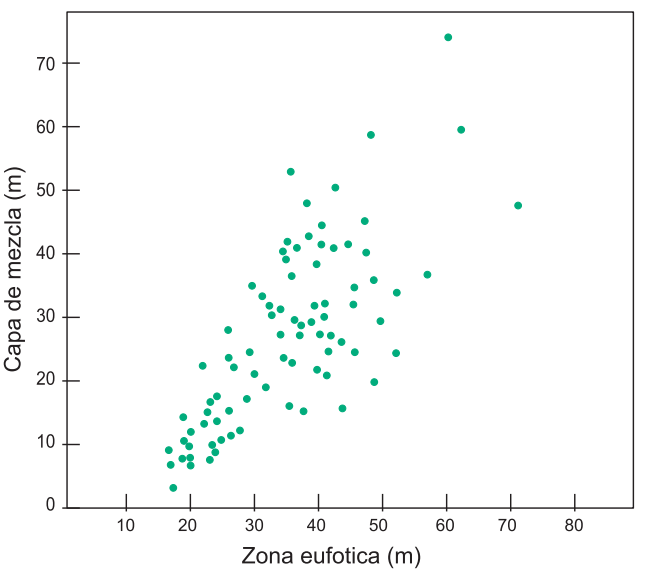


Figura 141.- Interrelación entre zona eufótica y capa de mezcla (m) frente a la costa peruana. Guillén y Calienes (1981 a)

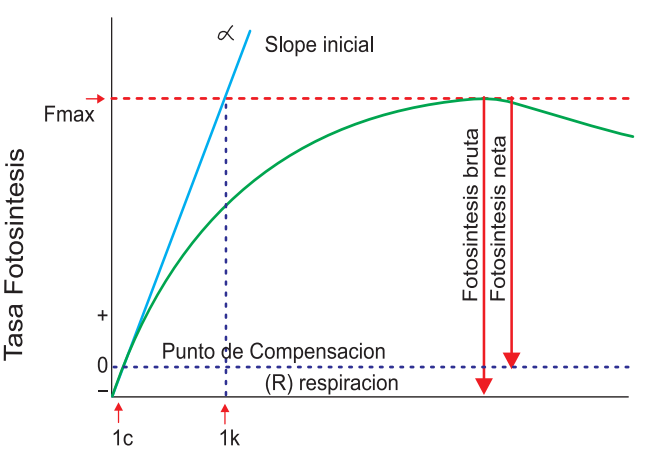


Figura 142.- Curva Fotosíntesis/Intensidad de luz. Parsons y Takahashi, 1973

2. Un rango intermedio donde un cambio en la radiación no influye la tasa de fotosíntesis. Es una función de las reacciones oscuras. La actividad de este rango (procesos oscuros) representa la parte del mecanismo de la fotosíntesis donde el ATP y $NADPH_2$, producidos durante los procesos de luz son usados en la formación real de materia orgánica. Esta actividad es puramente enzimática y dependiente de la temperatura.

3. Un rango terminal en el cual, un cambio en la radiación equivale a un cambio negativo en la tasa de fotosíntesis. La actividad del rango 3 o área donde la curva cambia a una declinación, representa un estado causado por la destrucción química de la molécula de clorofila y coenzimas fotosintéticas. Dicho proceso es causado por foto-oxidación, debido a la energía de luz muy alta, parte de los electrones activados de las moléculas de la clorofila-a foto-oxidizan la materia orgánica, incluyendo enzimas y después de un tiempo de alta radiación, parte de la clorofila es inactivada.

El punto 4 de la curva es la continuación de la actividad tres. En la intensidad de luz correspondiente al punto 5 de la curva (punto de compensación), la producción y la descomposición de materia orgánica, son numéricamente iguales, consecuentemente la producción es cero. La distancia entre los puntos 5 y 6 en el axis (eje) de la coordenada, representa la cantidad de materia orgánica que es descompuesta constantemente durante la respiración.

Cuando la interrelación de luz-producción de la figura 143 a, se considera en profundidad, lineamiento logarítmico de luz ("*in situ*") según la figura 143 b, se obtiene un perfil de producción. Los valores de producción de ambas figuras en relación a la intensidad de luz, se corresponden en la curva punto por punto de 1 a 6.

La profundidad en la cual la producción de materia orgánica durante 24 horas (producción bruta), no excede la cantidad de materia orgánica descompuesta en el mismo tiempo durante la respiración, se conoce como profundidad de compensación. En ecosistemas marinos solo es posible una producción orgánica neta sobre la profundidad de compensación. La intensidad de luz de compensación se expresa usualmente sobre la base de 24 h debido a la variación de luz durante el día. El ajuste fisiológico a las condiciones de luz comprende algunos cambios morfológicos y bioquímicos (Raymond 1963): a) cambio en el contenido total de pigmentos fotosintéticos, b) cambio en las proporciones de pigmentos, c) cambio en la morfología de los cloroplastos, d) cambio en la disponibilidad de las enzimas de las reacciones de oscuridad.

En estudios de producción primaria de ecosistemas marinos debe medirse la producción total integrada sobre la profundidad de compensación. Los métodos directos no son adecuados debido al carbono detrítico en aguas naturales por lo cual, los métodos indirectos son más útiles (factores de conversión).

Para estimar la fotosíntesis total debajo de un m^2 de la superficie del mar, se presentan las determinaciones de los diferentes niveles $mgC/m^3/d$ integrados para la columna de agua, obteniéndose $gC/m^2/d$, (Figura 144).

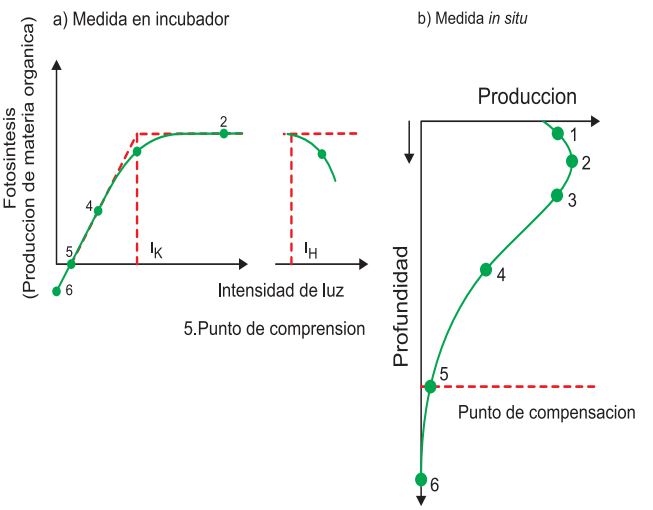


Figura 143.- Actividades en la curva Fotosíntesis/Luz, medida en incubador e in situ. Gargas, 1975

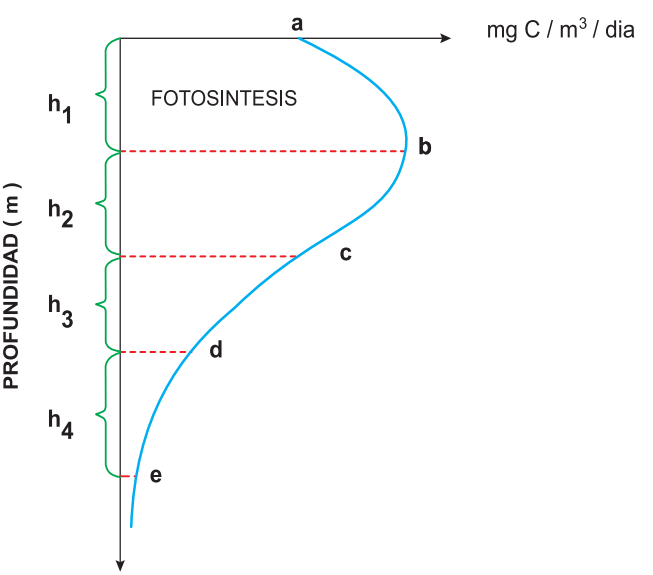


Figura 144.- Estimación de la fotosíntesis total integrada debajo de un metro cuadrado de superficie del mar. Bresta, 1975

17.7 Distribución de la producción primaria frente a la costa del Perú

Estudios sobre nutrientes y productividad a lo largo de la costa peruana han sido publicados por numerosos científicos especialmente para áreas de afloramiento. Con el fin de ampliar el conocimiento sobre las variaciones de biomasa del fitoplancton y su productividad en relación a las diferentes masas de agua que integran el sistema de circulación frente al Perú, se estudiaron las características de su distribución y concentración en aguas cálidas (AES y ASS), aguas frías (ACF) y aguas de mezcla (M) usando la información de los cruceros del R/V Antón Bruun (1966) y CCS Baffin (1977). Los resultados sugirieron que la tasa de producción primaria depende de la composición química y origen del agua, así como del doblaje de carbono celular (d/d) o crecimiento del fitoplancton (Calienes y Guillén 1981).

Las características ambientales (temperatura, salinidad, oxígeno y nutrientes) de estaciones seleccionadas para el estudio se muestran juntamente con distribuciones de clorofila-a y producción primaria en las figuras 124-128 y, en la Tabla 17 (Calienes y Guillén, 1981) se sumariza las características estacionales de las diferentes variables del ambiente marino, biomasa y producción primaria a lo largo de la costa de Perú, dentro de las 60 mn en la superficie del mar y en zona eufótica. Con información de un periodo más amplio (1964-1978), se encontró que la distribución de nutrientes tiene una correlación estacional negativa con la clorofila y producción primaria en invierno cuando la producción es baja, no obstante la alta concentración de nutrientes (Calienes et al. 1985). Esta misma interrelación fue encontrada por Pennington et al. (2006). Las tasas fotosintéticas promedio en superficie tuvieron un rango de 0,47-645 mgC/m^3/día. Los valores >50 mgC/m^3/día ocurren dentro de las 60-180 mn de la costa y los valores <10 mgC/m^3/día al oeste, lejos de la costa.

17.8 Variación estacional

Las figuras 145 a, b muestran la variación estacional latitudinal de verano e invierno en la superficie del mar (4-18°S) y la relación entre la zona eufótica y producción primaria indica los más altos valores entre 20 y 30 m.

El ciclo estacional del fitoplancton en términos de producción primaria y clorofila se inicia en primavera cuando el régimen de luz mejora. El desarrollo del fitoplancton se incrementa a máximas concentraciones en verano y otoño durante el periodo de días claros y mayor temperatura (Calienes et al. 1985).

La distribución de la tasa fotosintética mostró similar tendencia a la de clorofila; los valores promedio (0,05-10,5 mgC/m^2/día) están dentro del rango de estudios anteriores (Guillén et al. 1969, 1971; Barber y Smith 1981, Harrison et al. 1981) con excepción de valores mayores de 12 mgC/m^2/día reportados por Harrison y Platt (1985) para el área de Chimbote (9°S). La variación estacional promedio de diferentes parámetros ambientales e índices fitoplanctónicos (clorofila-a, producción primaria e índice de productividad) en la costa peruana en superficie y zona eufótica (1964-1978) se resumen en la Tabla 16 para las 60 mn (Guillén y Calienes 1981).

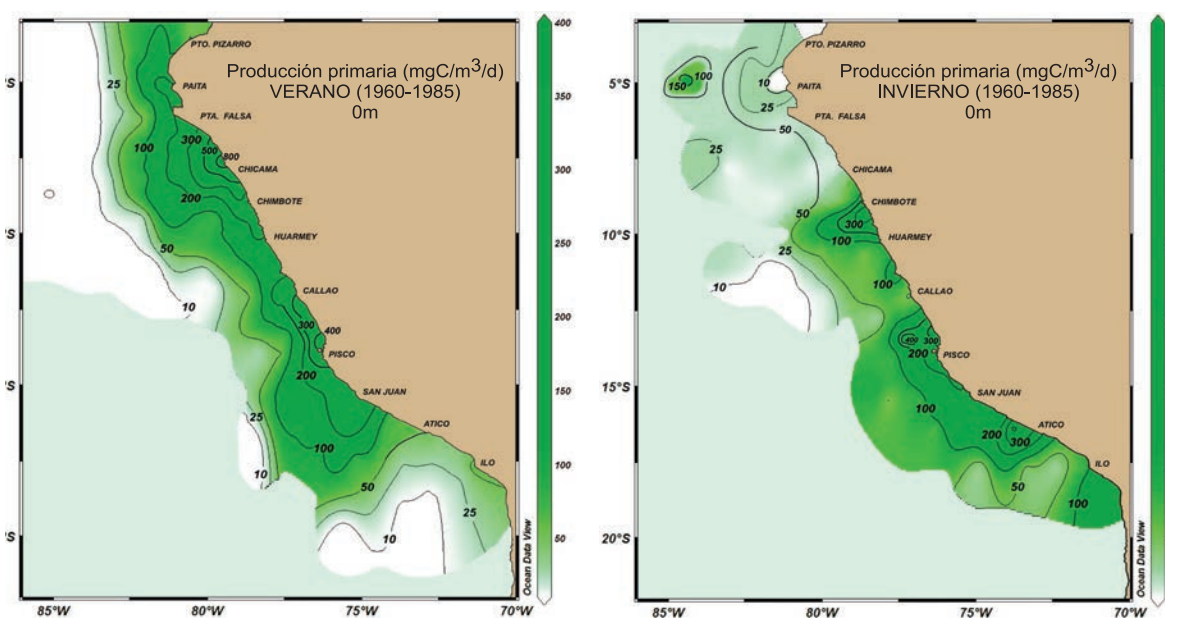


Figura 145.- Producción primaria estacional promedio en la superficie del mar.
Calienes , 2006

Las características sobre distribución primaria frente a la costa peruana descritas anteriormente fueron muy similares en el período 1960-1985, pero con patrones más consistentes y rangos más amplios. La distribución en la superficie tiene mayor extensión fuera de la costa para verano (norte) y en otoño (norte y sur); en invierno la distribución es amplia en el sur pero con valores muy inferiores y en primavera se hace más costera.

En la zona eufótica la amplitud de la distribución es similar a la de superficie, mayor en verano y otoño, pobre en invierno y en primavera se inicia nuevamente el ciclo de producción. El rango promedio obtenido en la superficie del mar (1960-1985) dentro de las 60 mn costeras es 38,1-872 mgC/m^3/d (verano), 15,7-1410 (otoño), 10,5-455 (invierno) y 20,0-393 mgC/m^3/d (primavera). En la zona eufótica los valores correspondientes a esas estaciones del año fueron 0,34-5,12, 0,39-11,20; 0,22-2,64 y 0,58-3,62 gC/m^2/d respectivamente.

La intensidad estacional del afloramiento (4-18°S), al norte en otoño y al sur en invierno, se refleja en las máximas áreas de producción asociadas a las aguas frías. La distribución es muy variable especialmente dentro de la plataforma, con la mayor producción cerca de la costa. Los procesos de circulación tienen dos efectos sobre esas áreas a lo largo de la costa, originando en algunos casos una interconexión entre ellas, o interrumpiendo la distribución, especialmente en el área central (8-13°S) y en el sur (17-18°S).

Barber et al. (1985) señaló una media de 3,60gC/m^2/día en zona eufótica dentro de la banda costera de afloramiento, con un ancho de 100 km en febrero-abril y 3,78 gC/m^2/día en noviembre-diciembre. El estimado de aproximadamente 3 gC/m^2/día de producción media en base a 10 cruceros fue mucho mayor que el valor medio de 1,37 gC/m^2/día (Guillén y Calienes 1981). La diferencia entre ambas estimaciones resulta 200 km de límite oeste del área considerada (Guillén y Calienes 1981), caracterizando un área mucho mayor que la considerada con influencia directa del afloramiento costero como indicó Barber et al. (1985).

En el área de 8°S se halló una producción de 4,16 gC/m^2/día también cerca de la costa (Sorokin 1978). Asimismo, en el área de Pisco la variación de la producción primaria se encontró en un rango de 0,25 y 4,1 gC/m^2/día, aproximadamente 90-14500 gC/m^2/año (Strickland 1967). Resultados muy similares y algo mayores se obtuvieron en la distribución y magnitud de la producción primaria local, en el área de 9°S (Proyecto ICANE), las cuales fueron comparables a los niveles del sur (15°S). Las tasas de producción >5 gC/m^2/día (0,3-15,3 gC/m^2/día) con media de 4,3 fueron comunes dentro de 10 km fuera de la costa, pero muy variables en espacio y tiempo, con valores altos dentro de los 5 km y bajos dentro de 180 km (Harrison et al. 1981). Las máximas tasas de producción se presentaron en superficie y decrecieron con el aumento de la profundidad eufótica y de la nutriclina. En un experimento el 75 a 85% de la biomasa de actividad fotosintética del fitoplancton estuvo asociado con partículas retenidas en red nitex de 35 μ, más del 40% estuvo retenido en red de 202 μ. Asimismo, se halló significante correlación entre la máxima tasa de producción por unidad de biomasa (P_m^B) y eficiencia fotosintética debajo de la luz de saturación (α), (Figs. 146 a, b) (Harrison et al. 1981).

De la revisión y comparación de estudios de ICANE, CUEA y OEA/IMARPE, se puede concluir que como ha sido bien puntualizado por algunos investigadores (Chávez y Barber 1987), un mejor conocimiento teórico del afloramiento contribuye a una mejor interpretación de los datos de producción primaria. A lo que debe agregarse el mayor número de observaciones sistemáticas obtenidas frente a la costa peruana.

La variabilidad vertical es compleja, las máximas tasas de producción se observan a diferentes intensidades de luz y entre 15 y 35 m dentro de la capa eufótica donde el rango promedio fue de 0,01–10,5 gC/m^2/día y la variación estacional fue similar a la de superficie. En las áreas de afloramiento dentro de 50 mn, la media de producción primaria frecuentemente fue mayor de 4 gC/m^2/día en verano y otoño. El promedio dentro de la 60 mn a lo largo de la costa es 3 gC/m^2/día.

La producción primaria muestra gran variación vertical estacionalmente y también significante variación espacial. La mayor parte de la producción ocurre sobre los 20 m, siendo más alta en la capa de 0-10 m (Calienes et al. 1985).

Considerando que las máximas tasas de producción se encontraron a diferentes intensidades de luz, se puede señalar como uno de los factores físicos que pueden causar esa variabilidad biológica los cambios de profundidad de la capa de mezcla. Sin embargo, también se ha señalado que la estratificación sobre la plataforma en el área de intenso afloramiento (14-16°S), es constante en la capa de 0–30 m (Barber y Smith 1981), por lo cual no afectaría la producción primaria en condiciones normales. Una explicación para el máximo de producción a diferentes profundidades, es la adaptación del fitoplancton a las condiciones de luz dominantes que experimentan las células por cambios en su eficiencia fotosintética, máxima tasa de producción y sensibilidad a las intensidades de luz de inhibición después que han sufrido hundimiento en la columna de agua y también del impacto del cambio de temperatura. (Eppley 1972, Harrison et al. 1981).

La variabilidad espacial de fitoplancton dentro de la plataforma, con mayores concentraciones cerca

de la costa requiere un estudio más detenido y frecuente. Los estudios para conocer densidad, distribución espacial y factores ambientales han aplicado una variedad de procedimientos estadísticos para diferentes rangos de escalas espaciales y temporales, los resultados han mostrado que las especies estudiadas tienen distribución agregada. El conocimiento de la distribución del fitoplancton en escala pequeña es importante para evaluar datos basados en muestras espaciadas, como en el caso de los cruceros y por lo tanto, es esencial para diseñar programas de muestreo más eficientes. Además, las fluctuaciones de abundancia en escalas más pequeñas relacionan directamente con la ecología de las especies componentes, permitiendo el conocimiento de a) la magnitud y escala de esas fluctuaciones, b) relación de una especie y su ambiente, c) relación entre especies de la población.

El papel de las diferentes masas de agua en la producción primaria tiene relación relevante con la producción potencial de diferentes recursos, especialmente la anchoveta por su alimentación. La interconexión entre áreas de afloramiento permite una mayor disponibilidad de la producción primaria a lo largo de la costa, importante para la producción en el segundo y tercer nivel trófico de peces y zooplancton. La región costera de afloramiento tiene condiciones altamente favorables para su alimentación (Chávez y Barber 1985). En términos generales, los patrones de circulación en ambientes estables crean un hábitat donde el plancton se distribuye favoreciendo el desarrollo de especies de otros niveles tróficos.

Tabla 17.- Variación estacional de diferentes parámetros, 04°-18° S en superficie y en zona eufótica (1964-1978) Guillén y Calienes (1981)

	Verano	Otoño	Invierno	Primavera	Promedio anual
Superficie del Mar					
T (°C)	20,36	18,35	16,40	17,32	18,10
S (ups)	34,87	34,91	34,98	34,89	34,91
PO_4 (µM)	1,13	1,44	1,68	1,39	1,41
NO_3 (µM)	5,82	11,35	15,44	8,98	10,39
SiO3 (µM)	6,31	8,23	15,57	11,01	10,28
O (% Sat)	96,1	85,10	73,30	84,90	84,80
Clor-a (ug-L)	3,31	3,16	2,75	2,80	3,00
Producción Primaria (mgC/m^3d)	161,0	146,5	28,10	62,90	99,62
Zona eufótica					
Clor-a (mg/m^2)	32,80	49,25	42,06	36,13	40,06
Producción Primaria (mgC/m^3d)	1,40	2,56	0,50	1,03	1,37
Índice de Productividad (mgC/mg cl/día)	43	52	12	29	34
Prof. de zona eufótica (m)	17,91	22,03	26,87	21,23	22,01
Prof. de capa de mezcla (m)	8,35	11,23	17,21	12,21	12,25

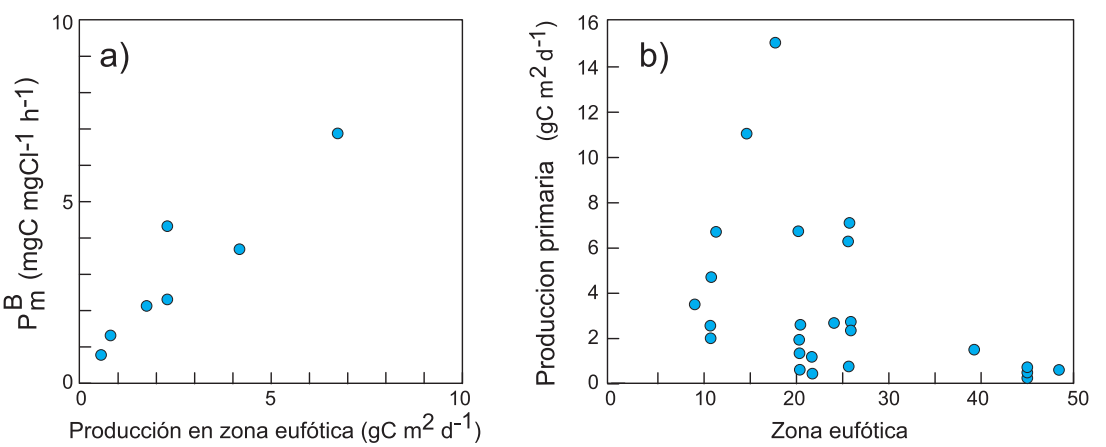


Figura 146.- a) Relación entre máxima tasa específica de producción PmB (mgC/mgClor./h-1) al 50% de luz, y total de la tasa de producción diaria (gC/m2/d) en la zona eufótica. b) Relación entre producción y zona eufótica en Chimbote, Proyecto ICANE. Harrison y Platt, 1981

REFERENCIAS*

Fotosíntesis

Barber RT, Chavez FP, Kogelschate JE. 1985. Biological effects of El Niño. In Ciencia, Tecnología y Agresión Ambiental: El Fenómeno El Niño. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Lima-Perú. 399-438.

Barber RT, Smith RL. 1981. Coastal upwelling ecosystems. In: Longhurst A. (ed.) Analysis of Marine Ecosystems. Academic Press, New York. pp.31-68.

Calienes R, Guillén O. 1981. Masas de agua y Producción Primaria en Perú. Bol. Inst. Mar Perú. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. Extraordinario / ICANE: 155- 163.

Calienes R, Aquino R. 1986. Carbón orgánico particulado, clorofila y fotosíntesis en el área de afloramiento entre Pimentel- Chimbote (7°-9°S). Bol. Inst. Mar Perú, Vol. 10 (8): 283 - 305.

Calienes R, Guillén O, Lostaunau N. 1985. Variabilidad espacio-temporal de clorofila, producción primaria y nutrientes. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. 10 (1): 1 - 44.

Curl H, Small L. 1965. Variations in photosynthetic assimilations ratios in natural marine phytoplankton communities. Limnol. Oceanogr. Redfield Vol. Suppl. 10: R. 67 – R. 73.

Cushing DH. 1958. The effect of grazing in reducing the primary production: A review. Rapp, P. - V. Cons. perm. int. Explor. Mer., 144: 149-153.

Chavez FP, Barber RT. 1985. La productividad de las aguas frente a la costa del Perú. CPPS, Bol. ERFEN N° 15. 1985:

Chávez FP, Barber RT. 1987. El Niño y la Oscilación del Sur. Investigación y Ciencia. Scientific American (Spanish ed.) 128: 46-55.

Eppley RW. 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. Fishery Bull. Vol.70 (4): 1063-1085.

Eppley RW, Reid FMH, Strickland JDH. 1970. Estimates of phytoplankton crop size, growth rate, and primary production. In: The ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September 1967, Strickland JDH. (ed.): 33-42. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif. 17.

Gallegos CL, Platt T. 1982. Phytoplankton production and water motion in surface mixed layer. Deep- Sea Res. 29: 65 - 76.

Gargas E. 1975. A manual for phytoplankton primary production studies in the Baltic. Marine Biologists Publication N° 2, 2nd Ed. 1980: 88 pp.

Gran HH. Braarud T. 1935. A quantitative study of the phytoplankton in the Bay of Fundy and the Gulf of Maine (including observations on hydrographhy, chemistry and turbidity). Biological Board of Canada, Journal, v.1, n° 5, p. 279-467.

Guillén O. 1973. Carbon/chlorophyll Relatioships in Peruvian Coastal Waters. Oceanography of the South Pacific 1972, comp. Fraser R., New Zealand National Commission for UNESCO Wellington 1973: 373-385.

Guillén O, Calienes R. 1981a. Productividad y afloramiento frente a las aguas costeras Peruanas. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. Extraordinario/ICANE: 130-143.

Guillén O, Calienes R. 1981b. Biological Productivity and El Niño. In: Resources Management and Environmental Uncertainty, Lessons from Coastal Upwelling Fisheries, Glantz M, and THOMPSON D. (eds.): 255-282. Willey-Interscience Publication. John Willey & Sons NY. Perú, Vol. Extraordinario / GTZ, Arntz W, Landa A, Tarazona J. (eds.): 11-21.

Guillén O, Calienes R. 1981c. Upwelling of Chimbote. In: Coastal Upwelling, Richards F. (ed.): 312-326. American Geophysical Union, Was. DC., USA.

Guillén O, Calienes R, de Rondán RI. 1969. Contribución al estudio del ambiente de la anchoveta (*Eng aulis ring ns* J.). Bol. Inst. Mar Perú. 2: 52-74.

Harris E, Riley GA. 1956. Oceanography of the Long Island Sound, 1952-1954. VIII. Chemical composition of the plankton. Bull. Bingham Collect. Yale Univ. 15: 315-323.

Harris GP. 1978. Photosynthesis, productivity and growth: the physiological ecology of phytoplankton. Ergebnisse der Limnologie, 10: 1-171.

Harrison GE, Platt T. 1985. Primary production and nutrient fluxes of the northern of Perú: A Summary. Bol. Inst. Mar Perú, vol. extraordinario /ICANE: 15-21.

Harrison GE, Platt T, Calienes R, Ochoa N. 1981. Photosynthetic parameters and primary production of phytoplankton populations off the northern coast of Peru. In: Coastal Upwelling Ecosystems, F. Richards (ed.). American Geophysical Union, Was. DC: 303-311.

Hill R, Whittingham CP. 1955. Photosynthesis. London, Methuen; New York, Wiley. doi: http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.6248

Huntsman SA. 1974. An evaluation of optimal conditions for determinations of primary production. CUEA Newsl. 3: 8 – 10.

Jerlov NG. 1968. Optical oceanography. American Elsevier Publ. Co., Inc., New York. 194 p.

Lalli C, Parson T. 1993. Biological Oceanography: An introduction. 320 pp. Publisher: Butterworth-Heinemann, 2da ed. (May, 1993)

Levington JS. 1982. Marine ecology. Prentice Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J. 526 p.

Lorenzen CJ. 1968. Carbon / chlorophyll relationships in an upwelling area Limnol. Oceanogr. 13: 202- 204.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

Marra J. 1978. Phytoplankton photosynthetic response to vertical movement in a mixed layer. Mar. Biol., 46: 203-208.

Marra J. 1980. Vertical mixing and primary production. In: Primary Productivity in the Sea. Falkowsky PG. (ed.): 121-137. Plenum, NY.

Parsons TR, Takahashi M. 1973. Biological oceanographic processes. Pergamon Press, Oxford, New York, Toronto, Sydney, Braunschweig. x + 166 p

Pennington JT, MAhoney KL, Kuwahara VS, Kolbert DD, Calienes R, Chavez FP. 2006. Primary production in the Eastern tropical Pacific: A review Progress in Oceanography. 69: 285-317.

Platt T, Gallegos OL. 1980. Modelling primary production. In: Primary Productivity in the Sea, Falkowski PG.(ed.): 339-362. Plenum, NY.

Platt T, Gallegos CL, Harrison WG. 1981. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. Bol. Inst. Mar Peru, Vol. Extraordinario/ ICANE: 103-111.

Raymond JEG. 1963. Plankton and Produc-tivity in the Oceans. Mc. Millan. Co. NewYork.

Reid J. 1959. Oceanic observations of the Pacific, 1949. University of California Press, 363 pp.

Ryther JH, Yentsch CS. 1957. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. Limnol. Oceanogr. 2: 281 286.

Sorokin YI. 1978. Description of primary production and of the hetrotropic microplankton in the Peruvian upwelling region. Oceanology 18: 62-71.

Steel JH, Baird IE. 1961. Relations between primary production, chlorophyll and particulate carbon. Reprinted from Limnology and Oceanography Vol. 6, N° 1, January 1961: 68-78. USA.

Steel JH, Baird IE. 1962. Further relations between primary production, chlorophyll, and particulate carbon. Reprinted from Limnology and Oceanography, Vol. 7, N° 1, January 1962: 42-47. USA.

Steeman-Nielsen E. 1952. The use of radioactive carbon (C_{14}) for measuring organic production in the sea. J. Cons. Int. Explor. Mer., 18: 117-140.

Strickland JDH. 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. Bull. Fisheries Res. Board Can. N° 122: 1-172.

Strickland JDH. 1965. Production of Organic Matter in Primary Stages of the Marine Food Chain. In: Chemical Oceanography, Riley JP, and Skirrow G. (eds.): 447-610. Academic, NY.

Strickland JDH. 1968. Continous measurements of in vivo chlorophyll-a, precautionary note. Deep-Sea Res. 15: 225-227.

Strickland JDH, Parsons TR. 1968. A practical handbook of seawater analysis. Pigment analysis. Bull. Fish, Res. Bd. Canada. 167

Strickland JDH, Eppley RW, Rojas de Mendiola B. 1969. Poblaciones de fitoplancton, nutrientes y fotosíntesis en aguas costeras peruanas.Bol. Inst. Mar Perú Vol. 2 (1): 4-45, 1969.

Thompson DJ. 1981. Climate, Upwelling, and Biological Productivity. Some Primary Relationships, In: Resource, Management and Environmental Uncertainty: Lessons from Coastal Upwelling Fisheries, Glantz M, Thompson D. (eds.): 13-33 p. John Wiley & Sons, NY.

Venrick EL, Beers KR, Hein Boheel JF. 1977. Possible consequences of containing microplankton for physiological rate measurements. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 26:55-76.

Westlake DF. 1965. Some basic data for the investigation of the productivity of aquatic vascular plants. Mem. Ist. Ital. Idrobiol 18: 229-248.

Wright JC. 1959. Limnology of Canyon Ferry Reservoir II. Phytoplankton standing crop and primary production. Limnol. Oceanogr. 4: 235-245.

Zuta S, Guillén O. 1970. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. Bol. Inst. Mar Perú, 2 (5): 157-324.

18.ÍNDICE DE PRODUCTIVIDAD

La productividad neta por unidad de biomasa a cierta intensidad estándar de luz (saturación de luz de P_{max}), es un índice directo de la fertilidad de una masa de agua y de la biomasa endémica de sus componentes fitoplanctónicos.

El conocimiento de la biomasa o de la producción primaria en corto término da información limitada sobre la intensidad de la productividad o "vitalidad" de la población; desde que una alta concentración de fitoplancton puede ser fotosintetizada a una tasa baja o una pequeña población con crecimiento vigoroso puede alcanzar una alta tasa de producción. Por lo tanto, se requiere conocer ambas, la densidad de la población (biomasa) y la producción primaria neta, si se desea conocer la fertilidad de las masas de agua y sus poblaciones propias. Sin embargo, la mayor parte de investigaciones reportan solo una de ellas.

La tasa de desarrollo y la concentración de una comunidad fitoplanctónica deben ser medidas sobre una base combinada de carbono y clorofila, considerando el carbono por unidad de volumen, índice de productividad más que por la cantidad por unidad de área (Eppley 1972). El índice de productividad es definido como la producción primaria neta por unidad de biomasa a una intensidad de luz estándar teórica (1 Iangley/min) y, es un índice directo de la fertilidad de una masa de agua. La iluminación óptima es 0,1 Iy/min.

Efectos de la luz.- La energía o intensidad de la luz y la calidad pueden afectar la fotosíntesis cuantitativamente, la luz es medida en unidades de energía (calorías) o unidades de iluminación (lux). La unidad más apropiada para la evaluación de fotosíntesis en el mar es el flujo de luz, con dimensiones de energía por unidad de área y por unidad de tiempo cal g/cm^2/min o cal g/cm^2/día.

El índice de producción bajo condiciones naturales de luz se conoce como "turnover rate" (Cushing et al. 1958).

$$\text{Turnover rate} = \frac{\text{producción primaria}}{\text{biomasa}}$$

La relación entre la producción primaria y la biomasa depende en gran parte de la tasa del “turnover” o reemplazo del nuevo material planctónico formado.

18.1 Interrelación entre tasa de crecimiento e índice de productividad

El índice de productividad ha sido definido como número de asimilación (Eppley 1972). Se le conoce también como tasa de asimilación e índice fotosintético (Strickland 1966). Se requiere conocer éstos términos para evitar confusión sobre el concepto principal del índice de productividad: tasa de asimilación del carbono fotosintético (C_{14}) por peso de clorofila-a.

El factor que relaciona la clorofila-a con el carbono celular es mejor conocido en los cultivos de laboratorio pero también se han hecho análisis en poblaciones naturales. Un método es medir simultáneamente el incremento de clorofila y la fijación o asimilación de C_{14} (tasa fotosintética) en numerosas muestras de la zona eufótica (Strickland y Parson 1965, Strickland et al. 1969, Eppley et al. 1970) y es útil para obtener una diferenciación entre el potencial productivo de poblaciones grandes y el de pequeñas poblaciones creciendo activamente.

Si se conoce la tasa de carbono/clorofila en el fitoplancton, se puede calcular su contenido de carbono sobre la base de medidas de clorofila. La expresión de tasa de crecimiento (μ), como doble de carbono por día (d/d), en términos del número de asimilación por día y la proporción de carbono/clorofila del fitoplancton puede obtenerse de la fórmula:

$$\mu = \frac{1}{\Delta t} \log_2 . \left(\frac{C/Chl.a + \Delta C/Chl.a}{C/Chl\text{-}a} \right)$$

La cual es útil porque relaciona directamente el número de asimilación o tasa fotosintética por peso de clorofila (Eppley 1972).

En estudios experimentales Ryther y Yentsch (1957) desarrollaron una ecuación para estimar la fotosíntesis diaria bajo un metro cuadrado de agua de mar, usando una constante de asimilación de carbono: clorofila de 3,7 mgC/h (mg Clor-a) con luz de saturación. Esa tasa representa la media de numerosos trabajos de campo en una variedad de ambientes naturales y de laboratorio, requiriendo las siguientes condiciones: conocer el contenido de clorofila, incidencia de radiación solar diaria, extinción de luz en la columna de agua, asumiendo que la tasa de clorofila es constante y activa en la fotosíntesis. Los valores de índices de productividad recopilados inicialmente en la literatura fueron entre 1 y 10, la mayoría varió entre 2 y 6 con un promedio de 4 (Strickland 1960). Un valor medio de 8,6 (6-21) fue obtenido en el afloramiento de Oregón (Curl y Small 1965) sin encontrar correlación entre el máximo de asimilación y la radiación solar diaria; los valores más altos fueron para aguas afloradas. Sobre la base de estos experimentos se señaló que el rango de las tasas de asimilación representaría: 0-3 agotamiento de nutrientes, 3-5 límite de deficiencia de nutrientes, 5-10 aguas ricas en nutrientes.

Los valores encontrados para la tasa carbono/clorofila en la bibliografía, señalan un rango de 33 en aguas profundas con altos nitratos hasta 100 en aguas superficiales con nitrato no detectable. Tasas de carbono/clorofila medidas *in situ* en aguas afloradas (Cr. A. Bruun – 15) en el Pacífico sureste, indicaron un índice promedio para la zona eufótica de 40,5 con un rango entre 41-83 (Lorenzen 1968).

Se puede establecer que el índice de productividad (IP) de un área es constante con la profundidad y ubicación, por lo cual puede obtenerse la evaluación de la producción primaria con un número limitado de medidas, solo sería necesario realizar las medidas de la biomasa simultáneamente con la producción primaria. El IP no puede ser usado para calcular las tasas fotosintéticas, pero puede ser de gran valor como "indicador de fertilidad" que refleja la declinación de nutrientes en agua superficiales estables (verano).

18.2 Índice de productividad en aguas peruanas

La distribución promedio del índice de productividad C/clor-a en Perú fue estudiada ampliamente con información de diferentes cruceros (BAP/Unanue 1966-1969, R/V A. Bruun 1965-1966, R/V TG. Thompson 1970, R/V T. Washington, 1970) reportando los valores más altos para áreas de afloramiento a lo largo de la costa en la zona eufótica (Fig. 147) (Guillén 1973). Los elevados índices de productividad en las áreas de afloramiento estuvieron asociados con altos nutrientes de acuerdo a lo encontrado por otros investigadores (Strickland 1965, Curl y Small 1965).

Área	mgC/mgclor-a/d
Talara-Paita	>140
Huacho- Callao	>120
Pisco-San Juan	>80

En el diagrama T-S vs índice de productividad los valores más bajos para el índice de productividad en superficie correspondieron a las aguas con baja producción y nutrientes (ASS <20 mgC/mgClor/d) y los más altos a las aguas de la Corriente Peruana (34,8-35,1 ups); sin embargo algunos índices bajos se encuentran en aguas ricas en nutrientes debido al corto tiempo de permanencia en superficie (Fig. 148). El índice promedio para la zona eufótica fue 29 mgC/mgClor/d y el índice promedio para la costa peruana fue 42 mgC/mgClor/d a diferentes intensidades de luz, muy similar a los resultados de Lorenzen (1968) y Beers et al. (1971). La profundidad promedio de la zona eufótica fue 30 m (4-103 m) y no se encontró correlación entre el máximo índice y la radiación solar, la cual varía de acuerdo a la estación del año y posición geográfica.

La más alta producción se encontró en las profundidades menores. Los rangos obtenidos para los diferentes tipos de agua de áreas seleccionadas se dan en la Tabla 18 (Guillén 1973) y fueron:

1. Aguas Subtropicales Superficiales (Área 1) caracterizadas por baja producción y biomasa, el índice promedio en la zona eufótica es 5 mgC/mg.clor-a /d (1,3-9,4) con máximas al 25% de luz superficial (Fig. 149 a).

2. Afloramiento intenso, San Juan, (Área 2) altos nutrientes y producción máxima al 50% de luz, el índice promedio de 62 mgC/mg.clor-a/d (35-83) similar al del área de Chimbote en primavera (Harrison y Platt 1981), pero más alto que el de Lorenzen (1968) para la misma área, posiblemente debido a que ese autor trabajó con datos de una sola estación del año (Fig. 149 b).

3. Área de mezcla entre ASS y ACF (Área 3) con índice promedio de 24,9 mgC/mg.clor-a/d (9,1-43,7) y máxima en verano al 25% de luz (Fig. 150 a).

4. Área de intensa pesquería (Área 4) los datos del índice promedio para verano y otoño, fueron 38,7 mgC/mg.clor-a/d (8,1-69,7) (Fig. 150 b).

Al relacionar el índice de productividad con el ambiente se observa que los fosfatos se encuentran siempre disponibles y no representan un factor limitante (Guillén et al. 1969). En la relación entre índice de productividad (C/clor-a) y consumo de nitratos y silicatos (Fig. 151), se observan dos áreas separadas de afloramiento, una con altos índices debido a que las aguas afloradas tuvieron suficiente tiempo en la capa superficial para la productividad, la segunda área con bajos índices y altas tasas N/Si (>1,5) y corresponden a aguas de reciente afloramiento. La relación entre el índice de productividad y la tasa N/Si indica una buena correlación aunque hubo dispersión de valores.

La influencia de la radiación solar sobre el índice de productividad no fue distinguible, lo cual sugiere que en las aguas pobres (ASS), los nutrientes son más importantes que la radiación (Fig. 152). Los índices son bajos aun con buena radiación solar, mientras que en otras áreas, no obstante de tener similar radiación, los máximos índices se encontraron a diferentes intensidades de luz, (se puede señalar a la eficiencia fotosintética como factor para una alta producción); sin embargo, algunos índices bajos se encuentran en áreas ricas en nutrientes debido a que son aguas recién afloradas. Por otra parte, la variación latitudinal de la tasa C/clor-a en relación a los nutrientes en el área comprendida entre 4°S y 18°S tampoco mostró regularidad, dependiendo de la eficiencia fotosintética de las comunidades en cada latitud. Sin embargo, los nutrientes son buenos indicadores de la producción.

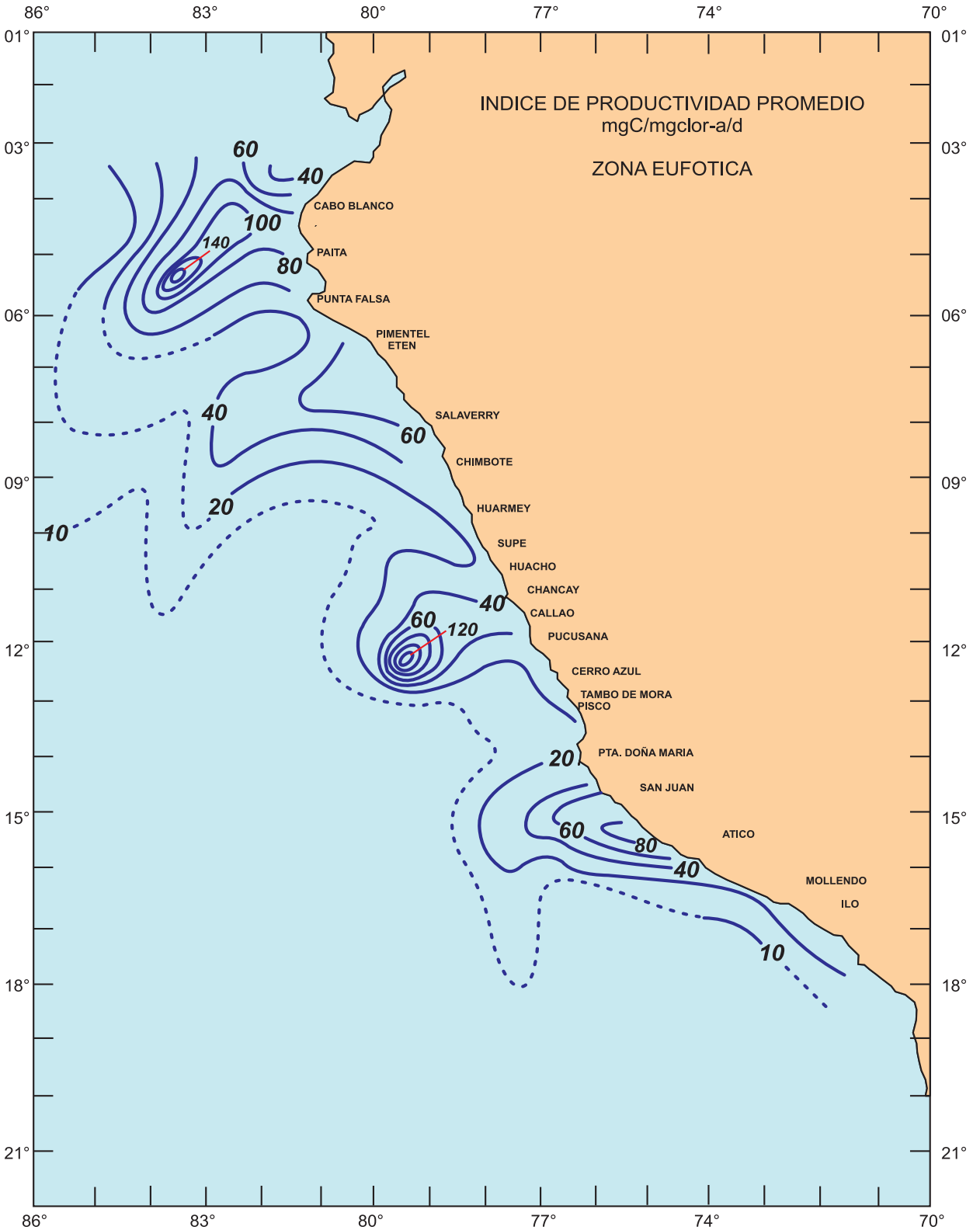


Figura 147.- Distribución del Índice de Productividad promedio (mgC/mgClor-a/d) en la zona eufótica frente a la costa peruana. Guillén, 1973

La tasa de asimilación C/clor-a varía en las diferentes masas de agua: ACF, ASS, ASE y aguas de mezcla. Se ha sugerido que no es apropiado usar una tasa promedio para calcular la producción a lo largo de la costa peruana, es mejor usar un promedio específico para cada área, si se tienen suficientes datos para obtener una media representativa, la cual varía de acuerdo a la estación del año. El índice de productividad o tasa C/clor-a en la zona eufótica, ha sido estudiado por varios autores en las aguas costeras peruanas, variando entre 30-40 mgC/mgClor-a/d (Lorenzen 1968, Beers et al. 1971, Eppley 1972, Guillén 1973, Calienes y Guillén 1981). Para el área de Pimentel-Chimbote se reportó un valor de 90 mgC/mgclor-a/d en una estación de alta productividad (Calienes y Aquino 1986). Para el área de Chimbote Harrison et al. (1981) encontraron índices de productividad similares a los de 1968 (40 mgC/mgClor-a/d). En la figura 153 a-d se muestra una serie diurna del índice de productividad obtenidos en experimentos de luz de saturación (6:00–24:00 horas). En los resultados obtenidos por Guillén (1973), se observa que no hay un valor constante para la asimilación de carbono por unidad de clorofila-a, a intensidades de luz óptimas y en relación a la latitud en las diferentes estaciones del año. Lamentablemente se tiene poca información sobre índices de productividad para las diferentes estaciones a lo largo del año, no siendo apropiada para delinear aspectos dinámicos en el ecosistema.

El gran valor práctico del índice, aparte de mostrar la fertilidad de un área, puede significar también la reducción de la cantidad de experimentación para medir la producción primaria (Eppley 1972). Si la tasa de carbono/clorofila en el fitoplancton es conocida, se puede calcular su contenido de carbono de las medidas de clorofila. Considerable esfuerzo se ha realizado para derivar esos estimados (Harris y Riley 1956, Cushing 1958, Wright 1959, Steele y Baird 1961, 1962; Lorenzen 1968, Eppley, 1968).

Al relacionar el índice de productividad con el ambiente, se observa que los fosfatos no representan un factor limitante (Guillén et al. 1969). Aparentemente, son los nitratos y silicatos los que influyen en el índice de productividad (Fig. 154). En las dos áreas de afloramiento estudiadas, una con altos índices debido a que las aguas afloradas tuvieron tiempo suficiente en la capa superficial para la producción primaria, la segunda área con bajos índices y altas tasas de N/Si (<1,5) correspondiendo a aguas afloradas más recientemente. Sin considerar los dos grupos, se aprecia una buena correlación.

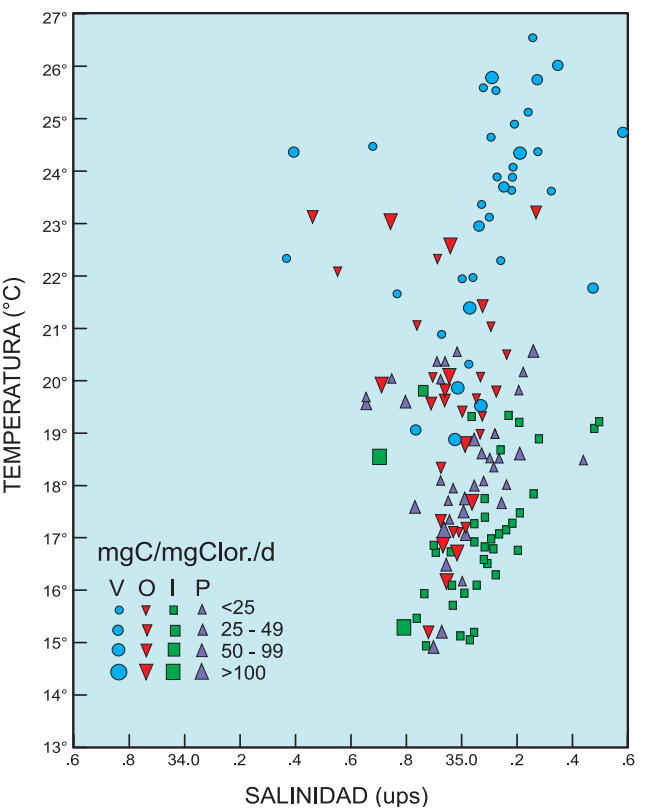


Figura 148.- Índice de productividad promedio en la superficie del mar (60 mn) en relación a la temperatura y salinidad, T-S. Guillén y Calienes , 1981 a

Tabla 18.- Clorofila-a, Fotosíntesis, Indice de Productividad en la zona eufótica por áreas (Guillén, 1973)

Indices de Producción Primaria	Area 1 ASS	Area 2 Afloramiento	Area 3 Mezcla	Area 4 Area de Pesca
Clorofila-a (mg/m²)	42,8	78,6	46,9	194,0
Producción Total (gC/m²/d)	250,5	520,0	130,0	510,0
Indice de Productividad (mgC/mgClor-a/d)	5,1	61,9	24,9	38,7

ISSN 0458-7766

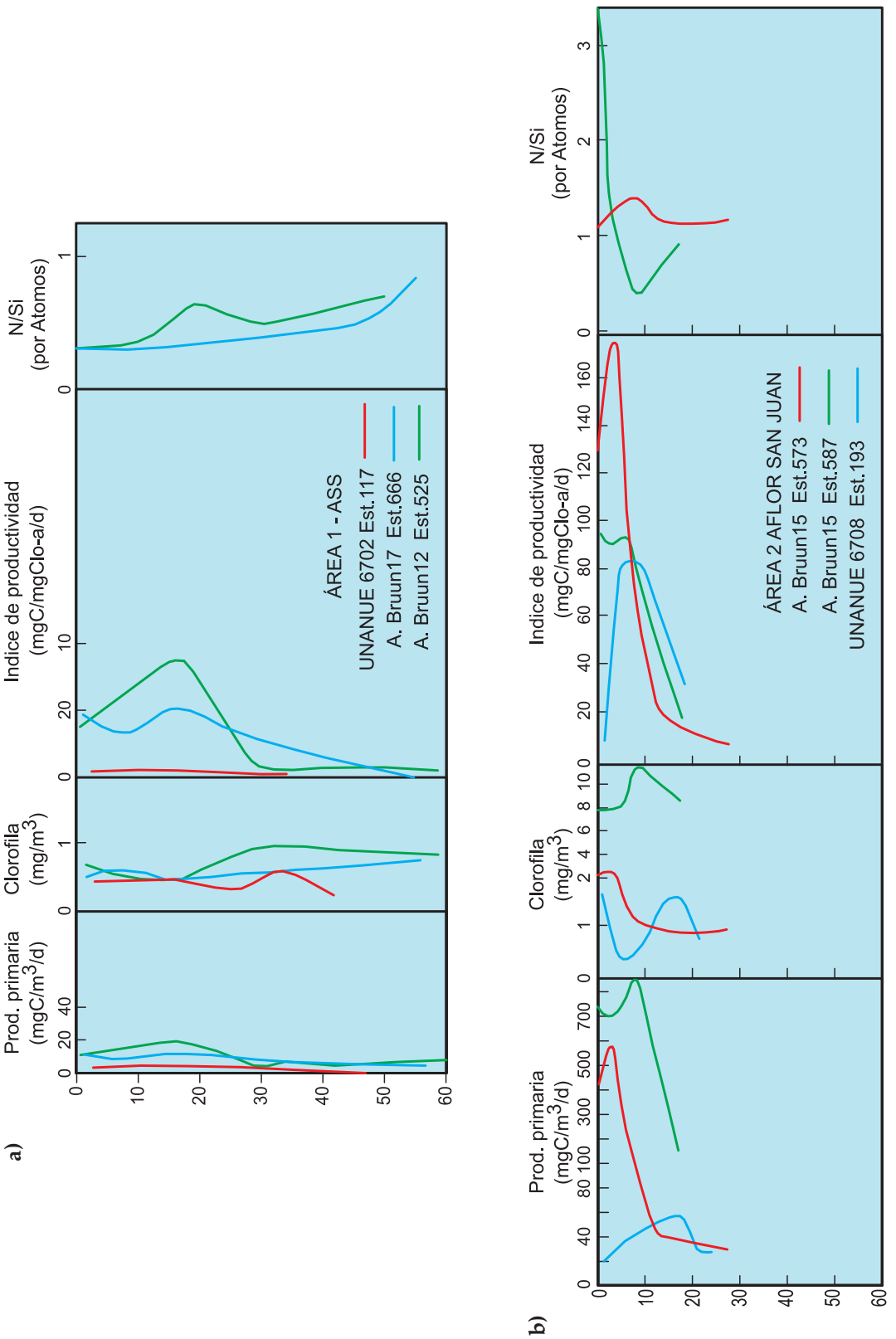


Figura 149.- Variación vertical de producción primaria (mgC/m^3/d), clorofila (µg/L), índice de productividad (mgC/mgClor-a/d) y tasas N: Si (por átomos): a) Área 1, ASS, b) Área 2, Afloramiento, San Juan. GUILLÉN, 1973

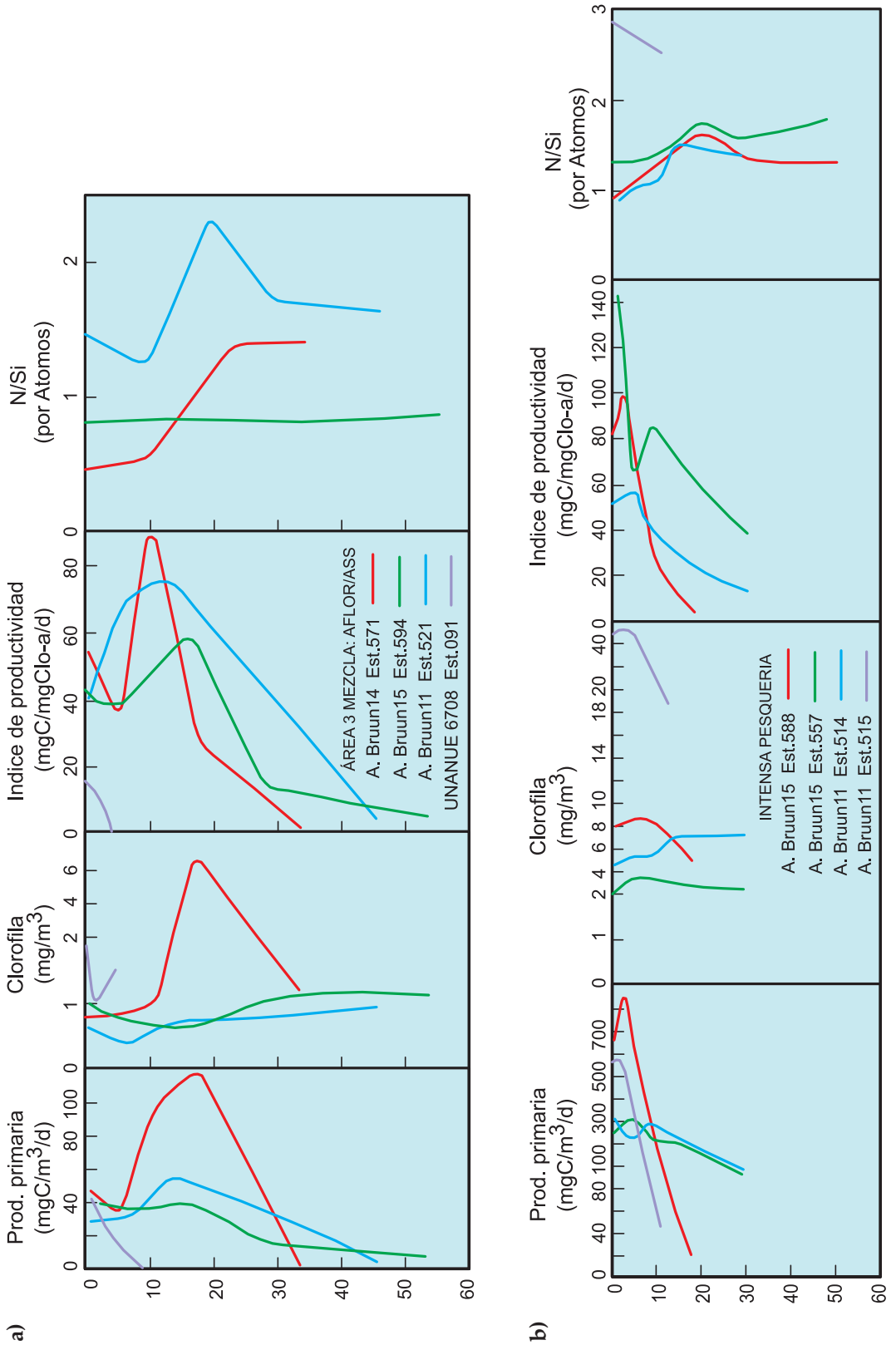


Figura 150.- Distribución vertical de producción primaria (mgC/m³/d), clorofila (µg/L), índice de productividad (mgC/mgClor-a/d) y tasas de N/Si (por átomos): a) Área 3, Mezcla Afloramiento y ASS, b) Área 4, Zona de intensa pesquería. Guillén, 1973

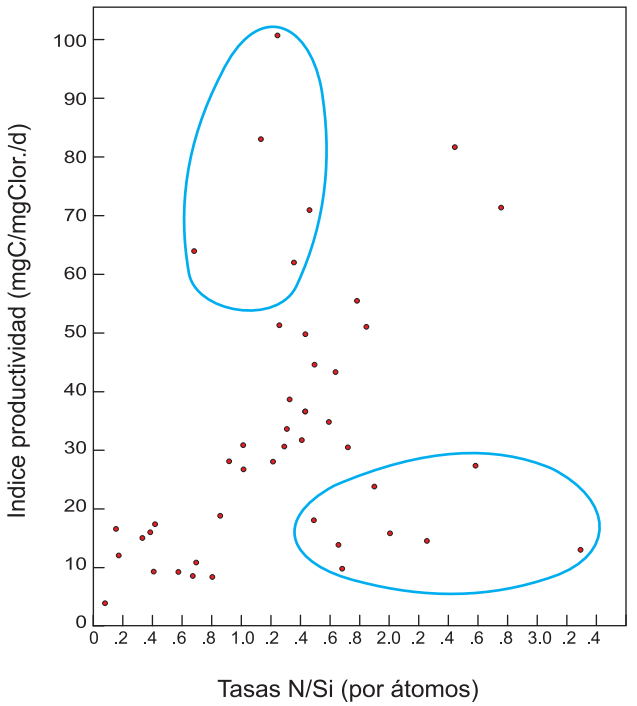


Figura 151.- Interrelación: Índice de productividad/Tasa N: Si. Guillén, 1973

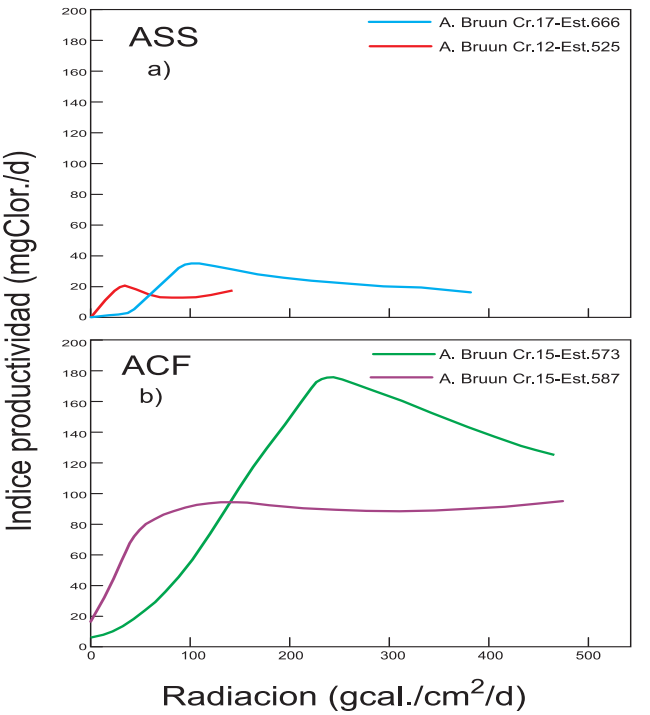


Figura 152.- Relación del índice de productividad (mgC/mg-Clor-a/h-1) con la radiación solar y masas de agua: a) ASS, b) Afloramiento. Guillén, 1973

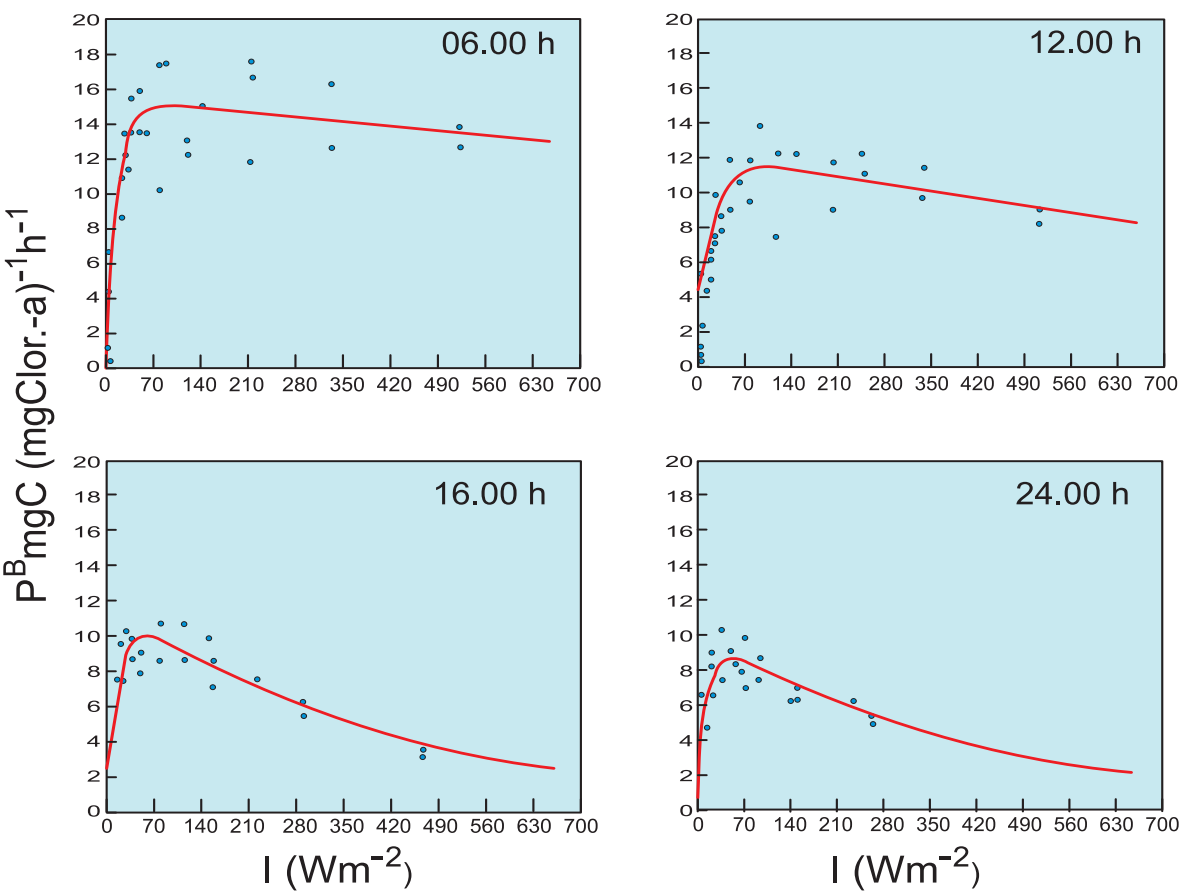


Figura 153.- Serie diurna del índice de productividad PB(mgC/mgClor-a/h-1) con luz de saturación (06:00 – 24:00 horas) en Chimbote, Proy. ICANE. Harrison y Platt, 1981

18.3 Efectos de luz, temperatura y ondas internas en la producción primaria

La influencia de la temperatura sobre el crecimiento no debe ser considerada separada del efecto de otros factores. Usando un equipo de cultivo continuo, en el cual el rango de las intensidades de luz fue de 800 a 3900 luxes y temperaturas de 10 a 31 °C, se estudió el crecimiento de la diatomea *Nitzchia closterium* en dos niveles de nutrientes, en los cuales el nivel inferior correspondió a condiciones naturales de aguas fértiles. Los niveles de temperatura e intensidad de luz mencionados tuvieron máximas tasas de crecimiento en el medio con alta concentración de nutrientes (Lewin y Guillard 1963).

18.3.1 Efectos de la luz

El ciclo natural día-noche es la principal función ambiental que impone periodicidad en el crecimiento del fitoplancton y en las tasas de asimilación. Las tasas de crecimiento exponencial de poblaciones naturales pueden ser balanceadas si son promediadas durante el ciclo de luz de 24 h, a menos que cambie temporalmente el suministro de nutrientes.

La luz solar es discontinua y periódica, diaria y estacionalmente; la periodicidad diaria del consumo de nutrientes en poblaciones naturales de fitoplancton es bien conocida (Eppley 1981). En las aguas ricas de Perú el máximo consumo de amonio, nitrato y silicatos reportado fue alrededor del medio día (Goering et al. 1973).

El óptimo de iluminación para el desarrollo del fitoplancton es de 0,1 a 0,15 Iy/min/día. Sin embargo, hay variación respecto a la intensidad de luz para diferentes especies. Se presenta un ejemplo de respuesta del fitoplancton en relación a la luz y al hábitat en una investigación sobre tasas de reproducción en diferentes condiciones y con varias especies de fitoplancton; se usó cuatro intensidades de luz (0,01; 0,023; 0,10 y 0,23 Iy/min.), en luz continua, y en un ciclo de luz: oscuridad de 14:10 horas (Brand y Guillard 1981), los resultados mostraron:

- Tres especies se reprodujeron exponencialmente en las 4 intensidades de luz durante el fotoperiodo de luz: oscuridad (14:10 horas) y no se reprodujeron en luz continua a ninguna intensidad.
- Siete especies se reprodujeron más lentamente en luz continua que en el ciclo de 14:10 horas para la mayoría de intensidades de luz.
- Cuatro especies se reprodujeron en la misma proporción en los dos sistemas de luz: continua y en ciclo de luz-oscuridad.
- Cinco especies se reprodujeron más rápidamente en luz continua.

No se pudo determinar la tendencia general de respuesta de las especies de los diferentes grupos taxonómicos en las diferentes intensidades de luz. En general, las especies de las áreas costeras pueden reproducirse más rápidamente en luz continua, que en ciclos de luz-oscuridad (14:10), mientras que las especies oceánicas son dañadas por esa luz.

Una posible explicación para la diferencia general entre poblaciones costeras y oceánicas del fitoplancton, es su sensibilidad a la luz continua, la cual comprende diferencias de hábitat. El fitoplancton de regiones costeras puede experimentar fluctuaciones de luz en las células mucho menores que un día, debido a la mezcla vertical, mientras las especies oceánicas experimentan un régimen dominado por el ciclo día-noche. Un régimen de luz dominado por este ciclo permite al fitoplancton oceánico evolucionar adaptaciones que dependen de la periodicidad diaria de luz conocida. Los organismos con esas adaptaciones tienden a ser más sensibles a la luz continua. Por otro lado, el fitoplancton costero puede adaptarse para utilizar la luz que ocurre solo por corto tiempo, en períodos impredecibles.

Los dos factores más importantes que determinan el régimen de luz para el fitoplancton son el movimiento vertical del agua y la extinción de luz con la profundidad. Otra razón que sostiene la hipótesis de que el fitoplancton oceánico experimenta un régimen de luz más predecible, es que la luz penetra 5 a 20 veces más en aguas oceánicas que en aguas costeras (Holmes 1957, Ryther 1963).

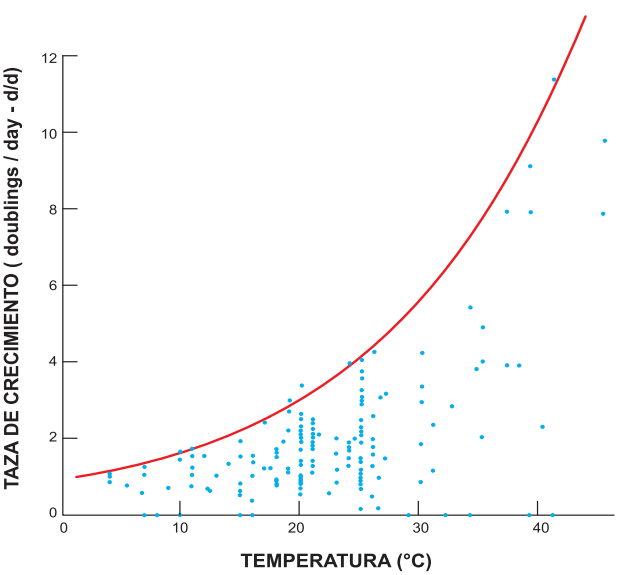


Figura 154.- Variaciones de tasa de crecimiento específico de microalgas (μ) con la temperatura. Eppley, 1972

No hay tendencia filogenética en la sensibilidad de las especies a la luz continua. Consecuentemente, el hábitat en el cual viven las especies y han evolucionado parece ser un factor mucho más importante que la historia fitogenética respecto a su sensibilidad a la luz continua. La curva de intensidad de luz de un clon parece reflejar un hábitat, más que la clase fitogenética a la cual pertenece. Por ejemplo 4 de las 5 especies oceánicas de dinoflagelados: *Ceratium candelabrum, C. platicorne, C. ranipes* y *Dissodinum lunula* no tuvieron reproducción a 0,23 Iy/min, mientras las especies costeras *Gonyaulax polyedra* y *Prorocentrum micans* conocidas por sus extensos florecimientos, se reprodujeron más rápidamente a 0,23 Iy/min, la más alta intensidad de luz usada. El ritmo o regulación de luz diaria en las células, es tan importante como la cantidad o intensidad de luz disponible al fitoplancton (Brand y Guillard 1981).

En aguas peruanas un estudio sobre tasas de crecimiento (d/d) en relación a la intensidad de luz (Strickland et al. 1967), mostró tasas más altas en muestreos de superficie o inmediatamente debajo de la superficie (Est.16, Cr. BAP/Unanue 6603-04) y las más bajas a mayor profundidad (Est. 12, 14), no se tiene información de nutrientes para la estación 12 ni para la est.14, éstas fueron de muy baja concentración. La figura 152 muestra las diferentes tasas de crecimiento como función de la intensidad de la luz (I_k Iy/min), exceptuando esas estaciones, las especies crecieron cerca de las tasas máximas. Las especies dominantes para la estación 12 frente a Atico (16°19′S-73°49′W) donde el fitoplancton fue muy pobre, consistió del grupo *Monadas* con 250 mgC/m^2/día y 23 mg/m^2 de clorofila en la zona eufótica (10,7 m). En la estación 14 ("aguas marrones") frente a Pisco (14°57'S-76°20′W), el fitoplancton tuvo mayor diversidad y las especies dominantes fueron *Rhizosolenia delicatula, Rh. fragilissima, Chaetoceros debilis*, *Podosira* sp. *Gymnodinium* sp. La producción primaria en esa estación fue de 2000 mgC/m^2/día y 153 mg/m^2 de clorofila en la zona eufótica (12 m). La estación 16 ("aguas marrones") en Pisco (13°40′S-76°18′W) tuvo como especies dominantes a *Schroederella delicatula* y *Chaetoceros affinis* con productividad de 2200 mgC/m^2/día y 95,5 mg/m^2 de clorofila en la zona eufótica (5 m).

La inhibición del crecimiento ocurrió a intensidades de luz >0,03 cal.cm^2.min en algunas estaciones especialmente en la estación 16 donde las células se concentraron en una capa superficial de 10-11 m de profundidad.

18.3.2 Efectos de temperatura

La temperatura no ha sido considerada como factor muy importante en el desarrollo del fitoplancton marino, escasos estudios la han relacionado con su producción. Considerando esa falta de información, Eppley (1972) planteó la necesidad de hacer una revisión de la temperatura y el crecimiento de fitoplancton en el océano. La hipótesis del estudio fue que una máxima tasa del crecimiento así como el máximo número de asimilación puede ser estimado de la temperatura, si se conoce la tasa carbono/clorofila en el fitoplancton de poblaciones naturales. Otro objetivo fue relacionar el número de asimilación o índice de productividad (tasa fotosintética de asimilación de carbono por peso de clorofila), con la tasa de crecimiento y la tasa de carbono/clorofila en el fitoplancton. Se trató de mostrar que la temperatura fija un límite superior sobre las tasas de crecimiento y de fotosíntesis por peso de clorofila, pudiendo predecirse el límite conociendo el contenido de carbono y clorofila en las microalgas.

Muchos de los datos disponibles de tasas de crecimiento específico (μ) en relación con la temperatura en cultivos de algas han sido recopilados por Hoogenhout y Amesz (1965). Las tasas de crecimiento (μ) dadas como doble de carbono celular por día (d/d) del fitoplancton marino, tienen el mismo rango que el de algas de agua dulce; no hay distinción entre ellas con la temperatura. En la figura 154, la tendencia general es un incremento exponencial y gradual con la temperatura hasta 40 °C, la línea representa la tasa de crecimiento de acuerdo a la ecuación ($\log_{10}$ = 0,02275T-0,070), línea de máximo crecimiento esperado Eppley (1972). Esa ecuación da un Q_{10} para la tasa de crecimiento de 1,88. Se observa mucha variación del crecimiento entre especies a una temperatura dada y resulta de las diferencias en el tamaño de la célula, de la concentración de pigmentos en las células de diferentes especies y de la fluctuación de carbono/célula y carbono/clorofila.

En ambientes naturales frecuentemente no se observan efectos drásticos de la temperatura sobre el número de asimilación, sino pequeñas variaciones (Ryther y Yentsch 1958, Curl y Small 1965). Una de las razones sobre este aspecto es que el crecimiento a diferentes temperaturas resulta en cambios de la composición química del fitoplancton. Las tasas de carbono/clorofila (C/clor-a) incrementan a bajas temperaturas y tienden a incrementar el número de asimilación en aguas frías y no puede asumirse una tasa constante de C/clorofila. Las células contienen mayor cantidad de enzimas fotosintéticas y materia orgánica a temperaturas bajas que a temperaturas altas, esto parece ser general para el fitoplancton mesotérmico pero no hay datos disponibles para especies de aguas frías (Steeman-Nielsen y Jorgensen 1968).

18.3.3 Relación entre temperatura y número de asimilación

Las bajas temperaturas reducen el número de asimilación o índice de productividad y estimulan el incremento de las tasas de carbono/clorofila (Eppley 1972). Similares resultados se obtuvieron con deficiencia de nutrientes y fueron bien documentados (Mc Allister et al. 1964).

La Tabla 19 indica la relación de las tasas del contenido de carbono celular y carbono/clorofila en cultivos de fitoplancton para tres especies. Los estudios estacionales en aguas naturales no proveen datos sobre los efectos de bajas intensidades de luz en el número de asimilación, además de los cambios en las tasas de asimilación C/clorofila con la temperatura, hay otro factor que tiende a dificultar los cambios estacionales esperados con esa variable en la aplicación de la ecuación mencionada (Eppley 1972). Ese factor es la variación en la tasa de crecimiento y número de asimilación con el tamaño de las células.

El nanoplancton mostró tasas de crecimiento y números de asimilación más altos que el plancton de red en ambientes naturales, como se esperaría en cultivos de laboratorio, los cuales mostraron una disminución regular de la tasa de crecimiento con el incremento del tamaño de las células. Los cultivos de fitoplancton a bajas temperaturas o baja intensidad de luz tuvieron bajas tasas fotosintéticas. Este aspecto es muy importante al interpretar los efectos sobre el número de asimilación (índice de productividad), usualmente atribuidos a los bajos niveles de luz en aguas frías y que podrían resultar de las bajas temperaturas. Se espera que el nanoplancton sea más abundante que el plancton de red en aguas oligotróficas por sus bajas tasas de hundimiento por lo cual, en aguas cálidas, tropicales debe mostrar altas tasas de crecimiento y número de asimilación, excepto por limitación de nutrientes.

La figura 155 muestra el crecimiento vs temperatura para cinco especies seleccionadas, cada especie tiene diferentes óptimos de temperatura y la máxima tasa de crecimiento para cada una, alcanza la línea del máximo esperado, también se observa que las curvas tienen una disminución gradual de crecimiento conforme la temperatura decrece del óptimo.

Tabla 19.- Tasas del contenido de carbono celular y carbono/clorofila-a en cultivos de fitoplancton a diferentes temperaturas (Eppley, 1972)

Organismos	Carbono celular	C/Clor-a	Temperatura	Referencias
Skeletonema costatum	19,5	---	7	Jorgensen (1968)
	16,5	---	10	Jorgensen (1968)
	12,7	---	15	Jorgensen (1968)
	10,2	---	20	Jorgensen (1968)
Ditylum brightwellii[1]	1600	41	5	Checkley (1972)[3]
	1500	48	7,5	Checkley (1972)
	1330	50	10	Checkley (1972)
	720	25	15	Checkley (1972)
	---	20	14,5	Strickland, Holm-Hansen et al. (1969)
	680	14,0	20,0	Eppley, Holmes y Paasche (1967)
Dunaliella tertiolecta[2]	41,8	38	12	Eppley y Sloan (1966)
	35,6	29	16	Eppley y Sloan (1966)
	25,9	25	19,5	Eppley y Sloan (1966)
	28,2	24	20	Eppley y Sloan (1966)
	25,3	26	21	Eppley y Sloan (1966)
	22,5	16	25	Eppley y Sloan (1966)

1. *D. brightwellii*, cultivada con luz de 0.05 cal/cm^2/min e iluminación periódica de 12:12h (ciclo luz/obscuridad).

2. *D. tertiolecta* cultivada bajo luz continua de 0,07 cal/cm^2/min.

3. Checkley (1972) datos no publicados.

Un perfil de crecimiento del fitoplancton en profundidad se muestra para el Pacífico norte central (Fig. 156), donde el crecimiento fue limitado por la baja concentración de nutrientes y para el Pacífico tropical sur Este, Perú (1969), donde se midió una baja tasa de crecimiento (0,2 d/d) debido a la limitación de nitrógeno (Thomas 1970, Thomas y Owen 1971). Sin embargo, en el último caso, después de enriquecer los cultivos a bordo del buque de investigación, con nitrato y amonio se obtuvieron 1,1-1,5 d/d. No obstante, la medida de μ seria menor de lo esperado por la abundancia de nutrientes. La figura 157 muestra la relación gráfica del número de asimilación (tasa fotosintética por peso de clorofila), la tasa carbono/clorofila y crecimiento del fitoplancton.

El número de asimilación por día es graficado como función de crecimiento para diferentes tasas de C/clorofila (mgC/mgClor-a/d) en la región de afloramiento de Perú, 30-40 (Lorenzen 1965), en aguas superficiales de bajo nutrientes en el sur de California 90-100 (Eppley 1968, Strickland 1970) y aguas superficiales del Giro central del Pacifico norte (20-150). Se observa la marcada dependencia del número de asimilación de la tasa de C/clorofila.

18.4 Profundidad de compensación y efectos de ondas internas

Algunos autores han realizado estudios sobre la relación entre ondas internas y la producción primaria, entre ellos se han revisado las fluctuaciones de la velocidad vertical asociada con las ondas internas (Holloway 1984), las cuales juntamente con el perfil de radiación que es dependiente de la profundidad, producen modificaciones en la distribución vertical de la producción primaria. Asimismo, Holloway y Denman (1989) han considerado los efectos de los desplazamientos verticales causados por ondas de gravedad interna sobre la distribución de la producción en profundidad. Al analizar la curva de fotosíntesis vs intensidad de luz (F-I) determinaron un nivel o profundidad que llamaron "crossover", sobre el cual las ondas internas limitan la producción primaria y debajo de ella la mejoran. La causa sería debido a que la profundidad de compensación en condiciones costeras típicas ocurre debajo de la profundidad del "crossover" y las ondas internas inducen a su profundización. En general, el efecto de las ondas internas sobre la producción primaria, es a través de la alteración de la profundidad de compensación que determina su potencial.

18.5 Afloramiento, nutrientes y producción primaria

El conocimiento actual sobre afloramiento costero da un esquema sobre el mecanismo físico responsable de la alta producción en esos ecosistemas. La producción primaria se ha relacionado con el stock de peces en base a los niveles tróficos y a una conversión de eficiencia en las cadenas alimentarias de las aéreas de afloramiento frente a toda la costa peruana (Ryther 1969, Cushing 1971, Gulland 1968, Chavez y Barber 1985). Este tipo de estudios se realizó también para el área de afloramiento de Pimentel–Chimbote, área pesquera de importancia (Guillen et al. 1969,1977; Guillen y Calienes 1981) que se describirá en la sección de cadenas alimentarias.

El sistema de vientos superficiales es responsable de la circulación de deriva en el océano y el afloramiento y productividad son influenciados por ese patrón de vientos que se mueve hacia el ecuador a lo largo de la costa, los mecanismos que se consideran más importantes son delineados brevemente.

Los animales planctónicos tienen limitaciones para mantener las poblaciones desovantes en un hábitat tan dinámico, en constante movimiento como el de la Corriente de Perú; para sostener dichas poblaciones en lugares favorables deben ser capaces de resistir exitosamente a la continua remoción del agua desde zonas adecuadas o depender de algún mecanismo tal como el sistema de dos capas: corriente/contracorriente o de un giro (remolino) que resiembra el área con los productos del desove (Thompson 1981, Paulik 1981). Un tópico interesante de estudio es conocer el mecanismo que usa el fitoplancton y el zooplancton para asegurar las poblaciones y comunidades en la circulación del área de afloramiento.

La medida básica de la producción primaria, es la cantidad de carbono fijado por unidad de superficie y por unidad de tiempo; en la Corriente de Perú se han obtenido valores mayores de 11 y 15 $gC/m^2/d$. (Ryther 1966, Harrison y Platt 1981). La transferencia de esta productividad al siguiente nivel trófico incluye al zooplancton, anchoveta, componentes nectónicos y bénticos del ecosistema de afloramiento. Las áreas de afloramiento son importantes porque suplen el 50% de la pesca o alimento mundial.

El afloramiento es causado por divergencia del flujo superficial que a su vez se origina por el viento, topografía del fondo y varios tipos de ondas internas. Los estudios de diferentes proyectos internacionales en la costa peruana principalmente en el área de 15°S han tenido como objetivo un mejor entendimiento del afloramiento, el cual debe ser suficientemente adecuado para el uso predictivo en el manejo de recursos pesqueros. Los resultados de la investigación han llevado a una mejor descripción de las escalas de circulación espacio-temporal, la distribución de nutrientes y de organismos en las áreas de afloramiento, así como la medida de los procesos físicos, químicos y biológicos que causan y afectan el afloramiento. Las interacciones entre estos procesos se combinan en el ecosistema de afloramiento costero para dar la alta producción biológica.

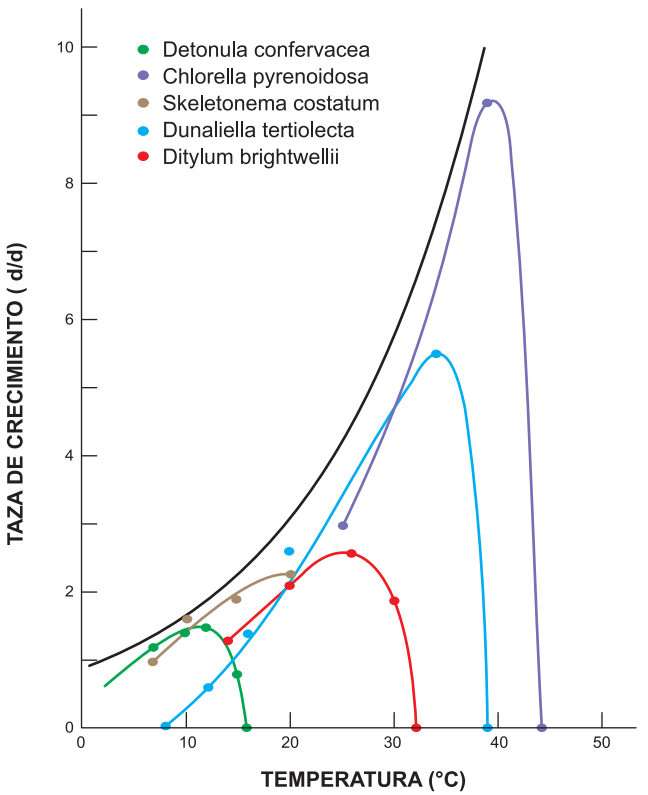


Figura 155.- Curvas de tasas de crecimiento vs temperatura de cinco especies de algas con diferentes óptimos de temperatura. Eppley, 1972

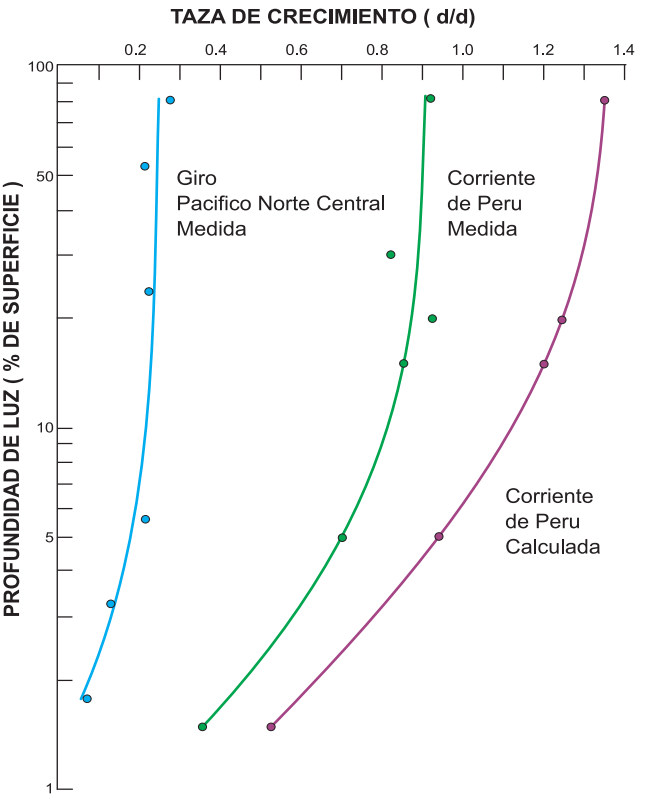


Figura 156.- Variación en la tasa de crecimiento de poblaciones naturales de fitoplancton con la profundidad en la Corriente del Perú y en el giro central del Pacífico norte. Eppley, 1972

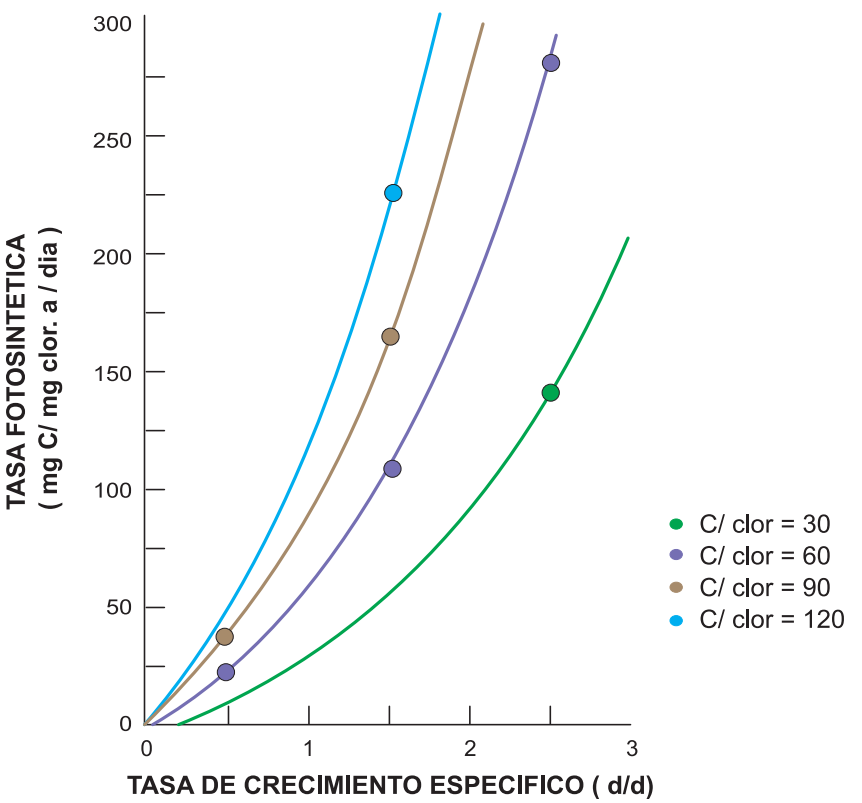


Figura 157.- Tasa fotosintética (mgC/mgClor-a/d) vs. tasa de crecimiento del fitoplancton (d/d) para varios valores de carbono/clorofila (30-120 g/g). Eppley, 1972

La circulación del afloramiento se estudió en un modelo de trayectorias de componentes del fitoplancton con el fin de predecir su desplazamiento, mostrando cómo este proceso puede seleccionar el fitoplancton de acuerdo a la tasa de hundimiento o a la velocidad de su migración vertical (Smith y Barber 1981). Las trayectorias fueron calculadas usando las corrientes observadas (22-23 marzo de 1977- CUEA) en el centro de afloramiento de San Juan y mostraron que durante este periodo el fitoplancton se hundió con velocidades características al ser llevado fuera de su área o a los sedimentos, mientras que los organismos con movimiento migratorio como el ciliado fotosintético *Mesodinium rubrum* se mantuvo sobre la plataforma y el talud durante tres días, dicho ciliado es capaz de migraciones verticales de 8 m/h (Smith y Barber 1979, Barber y Smith 1980).

Ese modelo explica las agregaciones de la especie, (que causan extensas coloraciones rojizas en la superficie del mar), la relativa ausencia de diatomeas y de microflagelados móviles (biomasa) como ocurrió en marzo-abril 1977. Normalmente, durante el afloramiento el agua rica en nutrientes es llevada a la superficie y las comunidades de fitoplancton que se desarrollan son dominadas frecuentemente por diatomeas grandes y dinoflagelados, estos organismos originan una cadena alimentaria corta y eficiente cuando los productores primarios son consumidos por los peces fitófagos. Adicionalmente, actúan dos variables como son la producción primaria y la eficiencia trófica para producir grandes stocks de peces que caracterizan a las regiones de afloramiento (Ryther 1969).

En las áreas de afloramiento, el agua es extraída desde aproximadamente los 100 m de la columna de agua, debajo de la profundidad a la cual la mayoría del zooplancton herbívoro migra en sus movimientos verticales diarios (Riley y Chester 1989). El agua sube lentamente a una velocidad promedio de 1-5 m/d y contiene una pequeña población de algas residentes y posiblemente una población residual de herbívoros. Si la zona eufótica tuvo 50 m de profundidad, la producción primaria comienza allí y se incrementa exponencialmente con la radiación solar que recibe el agua que está siendo aflorada. Cuando el agua alcanza la superficie entre los 10 y 15 días, la amplitud del ciclo de producción primaria debe estar cerca del máximo (Cushing 1975).

La variación de la producción primaria ha sido estudiada analizando observaciones de 1976 cuando ocurrió un florecimiento de *Gymnodinium splendens* y en base a una revisión de resultados de expediciones en el área de San Juan (15°S) en diferentes años, que hicieron posible la comparación para la misma área y época (Dugdale et al. 1977). Los resultados fueron:

- En 1966 la producción primaria fue de 6,3 gC/m^2 y 115 mg/m^2 de clorofila en la zona eufótica
- En 1976 la producción primaria fue de solo 1,7 g C /m^2 y 95 mg/m^2 de clorofila en la zona eufótica

El crecimiento de la producción primaria en 1976 resultó de una biomasa similar pero con tasa de fotosíntesis más baja. El año 1966 es considerado como un año de condiciones promedio, el índice de productividad fue 62 mgC/mgClor-a/día, 2,5 veces mayor que la tasa de 1976. La diferencia con otros años se debió a la mayor estabilidad en la columna de agua y bajas concentraciones de nitrato en la capa superficial. La estabilidad dio aparentemente al dinoflagelado un ambiente físico que pudo explotar con movilidad y fototaxis positiva.

El dinoflagelado móvil fue capaz de orientarse hacia la luz indicando que este organismo puede mantenerse por sí solo a pocos metros de la superficie mientras crece lentamente. Las diatomeas no pueden hacer esto, ellas dependen de sus tasas de crecimiento o de ajustes en la flotación usando la energía derivada de la fotosíntesis y de la advección local o turbulencia para mantenerse suspendidas en la zona eufótica (Smayda 1970). *G. splendens* puede detener el crecimiento durante episodios de agotamiento de nutrientes y permanecer aún por sí mismo en la capa superficial, lista para explotar el siguiente aporte de nutrientes que provee el afloramiento o mezcla. Posteriores estudios muestran que esa especie dobla su velocidad natatoria cuando incrementa la temperatura de l9 a 22 °C (Forward et al. 1985). De esta forma, la habilidad de la especie capaz de mantenerse en la capa superficial sería mejorada por un aumento de la temperatura.

18.6 Nitrógeno como nutriente limitante

Gran parte del interés en el ciclo del nitrógeno deriva de la observación general de que el nitrógeno es un factor limitante para el crecimiento de la producción primaria y/o acumulación de biomasa en el océano. El concepto de limitación de nutrientes aún se discute actualmente y fue originalmente derivado de la Ley de Liebig (Ley del mínimo).

La visión más simple de que el nitrógeno es el nutriente limitante clave está siendo reemplazada por una perspectiva mucho más dinámica relacionada a la variación estacional en aguas costeras y estuarios (Fisher et al. 1992, Dortch y Whitledge 1992)

En el océano el ciclo de nitrógeno no ocurre aisladamente sino que está directamente acoplado al ciclo de carbono y a otros elementos importantes necesitados biológicamente en proporciones estequiométricas

para balancear el crecimiento como P, S, Mg y Fe (Fenchel et al. 1998).

En áreas marinas donde hay altas concentraciones de NO_3 y baja clorofila, las poblaciones de fitoplancton son limitadas principalmente por hierro (Martín 1992). El fósforo también puede ser limitante en ecosistemas tropicales superficiales (Smith 1984). Por otra parte, se ha reconocido que la limitación de nutrientes puede diferir entre las especies contemporáneas dentro de un sistema, algunos ejemplos incluyen la limitación de Si (Dugdale y Wilkerson 1998) y de Fe (Paerl et al. 1994) a las diatomeas.

18.6.1 Nuevo Nitrógeno y Productividad

El modelo conceptual de Dugdale y Goering (1967) proporcionó un marco de trabajo importante para ubicar los estudios del ciclo marino de nitrógeno dentro del contexto de la productividad de carbono; reconociendo dos tipos de producción de fitoplancton.

"Producción reciclada" (nitrógeno reciclado) la cual es regenerada a partir de la materia orgánica dentro de la zona eufótica y es tipificada por el NH_4.

"Producción nueva" constituida por el nitrógeno transportado desde fuera de la zona eufótica y caracterizada por el NO_3 que es trasladado por difusión o advección ascendente desde los reservorios de profundidad. La fijación N_2, la deposición atmosférica de nitrógeno y el nitrógeno derivado de los ríos hacia el flujo costero, son formas que representan fuentes de "nitrógeno nuevo".

El interés en conocer la capacidad de la columna de agua superior para acarrear y exportar el CO_2 atmosférico estimuló las estimaciones de la producción nueva (Eppley y Peterson 1979). Se pueden resumir los diferentes aspectos del ciclo de nitrógeno en algunos puntos importantes (Capone 2000):

- El ciclo biogeoquímico del nitrógeno es relativamente complejo, con compuestos que ocurren en un gran rango de estados de oxidación y en una variedad de formas y fases químicas.

- Entre la diversidad de las transformaciones biológicas muchas están restringidas a los procariotas y la biota de los niveles superiores depende de ellos.

- Las transformaciones realizadas por las bacterias en la fijación de nitrógeno, nitrificación y desnitrificación determinan grandemente la forma y disponibilidad del nitrógeno y hay considerable variación entre sistemas respecto a la importancia de esas vías.

- El ciclo de nitrógeno es una importante característica de todos los ecosistemas marinos y es un factor que afecta la producción neta de esos sistemas, susceptible a alteraciones en varios niveles.

- Los componentes del ciclo del nitrógeno pueden causar importantes alteraciones o reacciones en el ciclo marino del carbono y en la dinámica del cambio climático.

REFERENCIAS*

Índices de productividad

Barber RT, Smith R. 1981. Coastal upwelling ecosystems. pp. 31–68. In Analysis of marine ecosystems (A.R. Longhurst, ed.). Academic Press, New York, San Francisco.

Barber RT, Smith WO Jr. 1981. The role of circulation sinking and vertical migration in physical sorting of phytoplankton in the upwelling center at 15°S. Coastal and estuarine sciences. Coastal upwelling. 1: 366-371.

Beers JR, Stevenson MR, Eppley RW, Brooks E R. 1971. Plankton populations and upwelling off the coast of Peru, June 1969. Fish. Bull. 69: 859-876.

Brand LE, Guillard RRL. 1981. The effects of continuous light and light intensity on the reproduction rates of twenty-two species of marine phytoplankton. J. exp. Mar. Biol. Ecol. 1981, Vol. 50: 119-132.

Calienes R, Guillén O. 1981. Masas de agua y producción primaria en el Perú. Boletín del Instituto del Mar del Perú, vol. extraordinario, Proy. Investigación Cooperativa de la Anchoveta y su Ecosistema (ICANE), pp. 155–163.

Calienes R, Aquino R. 1986. Carbón orgánico particulado, clorofila y fotosíntesis en el área de afloramiento entre Pimentel- Chimbote (7°-9°S). Bol. Inst. Mar Perú, Vol. 10 (8): 283 - 305.

Chavez FP, Barber R. 1985. La productividad de las aguas frente a la costa del Perú. CPPS. Boletín ERFEN. 15:9-8.

Capone DG, 2000.The marine microbial nitrogen cycle. In Microbial ecology of the oceans. Kirchman DL. (ed.). Wiley-Lias, New York. 455-494.

Curl H Jr, Small L. 1965. Variations in photosynthetic assimilations ratios in natural marine phytoplankton communities. Limnol. Oceanogr. Redfield Vol. Suppl. to 10: R-67. – R 73.

Cushing DH. 1958. The effect of grazing in reducing the primary production: A review. Rapp, P. - V. Cons. perm. int. Explor. Mer., 144: 149-153.

Cushing DH. 1958. Vegetation processes in the pelagic. A model for ecosystem Theory. J.of Plankton Res. 20:175-176.

Cushing DH. 1971. A comparison of production in temperate seas and upwelling areas. Trans. Roy. Soc. South Africa. 40:17–33.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

Cushing DH. 1975. Marine ecology and fisheries. Cushing DH (ed.): 278 pp. Cambridge Univ. Pres.

Dortch Q, Whitledge TE. 1992. Does nitrogen or silicon limit phytoplankton production in the Mississippi River plume and nearby regions?. Continental shelf Res. 12:1293-1309.

Dugdale RC, Goering JJ. 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. Limnology and Oceanography 12, 196–206.

Dugdale RC, Wilkerson FP. 1998. Silicate regulation of new production in the equatorial Pacific upwelling. Nature 391, 270–273.

Dugdale RC, Goering JJ, Barber RT, Smith RL, Packard TT. 1977. Denitrification and hydrogen sulphide in the Perú upwelling region during 1976. Deep- Sea Res. 24: 601-608.

Eppley RW. 1968. An incubation method for estimating the carbon content of phytoplankton in natural samples. Limnol. Oceanogr. 13: 574-582.

Eppley RW. 1972. Temperature and Phytoplankton Growth in the Sea. Fishery Bull., Vol. 70, N° 4: 1063-1085.

Eppley RW. 198la. Relations between nutrient assimilation and growth in phytoplankton with a brief review of estimates of growth rate in the ocean. In: Platt, T. (ed.), Physiological Bases of Phytoplankton Ecology, pp. 251-63. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. No. 210.

Eppley RW. 198lb. Autotrophic production of particulate matter. In: Longhurst, A. R. (ed.), Analysis of Marine Ecosystems, pp. 343-61. Academic Press, London.

Eppley RW, Peterson B J. 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. Nature, 282, 677-80.

Eppley RW, Reid FMH, Strickland JDH. 1970. Estimates of phytoplankton crop size, growth rate, and primary production. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. 17, 33-42.

Finchel T. 1998. Artificial cyanobacterial mets: structure and composition of the biota. Aquatic. Microb. Ecol. 14: 241-251.

Finchel T, King GM, Blackburn TH. 1998. Bacterial biogeochemistry. The ecophysiology of mineral cycling. Academic Press, San Diego, California.

Fisher TR, Peele ER, Ammerman JW, Harding LW. 1992. Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake bay- Mar . Ecol. Prog. Ser. 82:563.

Fordward RB, Cronin TW, Stearns DE. 1985. The vertical distribution of zooplankton in the western Irish Sea.

Gargas E. 1975. A manual for phytoplankton primary production studies in the Baltic. Marine Biologists Publication N° 2, 2nd ed.1980:88 pp.

Goering JJ, Nelson DM, Carter JA. 1973. Silicic acid uptake by natural populations of marine phyt. of Dup. Sea. Res. 20, 777-789.

Grann HH, Braarud T. 1935. A quantitative study of the phytoplankton in the Bay of Fundy and the Gulf of Maine including observations on hydrography, chemistry and tulbidity. J. Biol. Canada 1: 279-467.

Guillén O. 1973. Carbon/chlorophyll relationships in Peruvian coastal waters. pp. 373-385. In Oceanography of the South Pacific 1972 (compiled by R. Fraser). Wellington, New Zealand National Commission for UNESCO.

Guillén O, Calienes R. 1981a. Productividad y afloramiento frente a las aguas costeras peruanas. Boletín del Instituto del Mar del Perú, vol. extraordinario, Proy. Investigación Cooperativa de la Anchoveta y su Ecosistema (ICANE), pp. 130–143.

Guillén O, Calienes R. 1981b. Upwelling off Chimbote. In: Richards, F. (Ed.), Coastal Upwelling. American Geophysical Union, Washington, DC, pp. 312–326.

Guillén O, Calienes R. 1981c. Biological productivity and El Niño. In: Glantz, M., Thompson, D. (Eds.), Resource Management and Environmental Uncertainty, Lessons from Coastal Upwelling Fisheries. Wiley, New York, pp. 255–282.

Guillén O, Calienes R, Izaguirre de Rondán R. 1969. Contribución al estudio del ambiente de la anchoveta (*Engaulis ringens* J.). Bol. Inst. Mar Perú, Vol 2 (2): 49-76.

Guillén O, Calienes R, de Rondán RI. 1977. Medio ambiente y producción primaria frente al área Pimentel-Chimbote. Boletín del Instituto del Mar del Perú, Proy. OEA/IMARPE, vol. 3, pp. 107–159.

Gulland JA. 1968. The concept of marginal yield from exploited fish stocks. J. Cons. Int. Explor. Mer. 32:256-261.

Harris E, Riley GA. 1956. Oceanography of the Long Island Sound, 1952-1954. VIII. Chemical composition of the plankton. Bull. Bingham Collect. Yale Univ. 15: 315-323.

Harrison WG, Platt T, Calienes R, Ochoa N. 1981. Photosynthetic parameters and primary production of phytoplankton populations off the northern coast of Peru. In: Richards, F. (Ed.), Coastal Upwelling. American Geophysical Union, Washington, DC, pp. 303–311.

Hobson LA. 1971. Relation ships between particulate organic carbon and micro-organisms Southwest Africa. Inv. Pesq. 35: 195.

Holmes RW. 1957. Solar radiation submarine light and photosintesys. In: treatise on marine ecology. Hedgpeth JP. (ed). Memoir 67. Geol Soc. Am. Vol 1:391-395.

Holloway G, Denman K. 1984. Influence of intermareal waves on the primary production. J. Plankton Res. 11(2): 409-413.

Holloway G, Denman K. 1989. Effects of velocity fluctuations on vertical distributions of phytoplankton. J. Mar. Res. 42:559-571.

Hoogenhout H, Amesz J. 1965. Growth rates of photosynthetic microorganisms in laboratory cultures. Arch. Mikrobiol. 50. 10-24.

Jeerlov N. 1977. Clasiffication of sea water in terms of quanta irradiance. J. Con.int. Explor. Mer., 37 (3):281-287.

Lalli M, Parsons TR. 1993. Biological Oceanography. And Introduction. Pergamon Press Inc. NY, USA: 301 pp. Pergamon Press.

Levinton JS. 1982. Marine Ecology. Prentice Hall Inc. New Jersey, USA: 526 pp.

Lorenzen CJ. 1965. A note on the chlorophyl and phaeophytin content of the chlorophyll maximum. Limnol. Oceanog., 10: 482-483.

Lorenzen CJ. 1966. A method for the continuous measurement in vivo chlorophyll concentration. Deep-Sea Res. 13:223-227.

Lorenzen CJ. 1968. Carbon chlorophyll relationship in an upwelling area. Limnol and Oceanogr. 13(1): 202-204.

Martin JH. 1992. Iron as limiting factor in oceanic productivity. In: Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea, Falkowski P, Woodhead (eds.): 123-137. Plenum Press, NY.

McAllister CD, Shah N, Strickland JDH. 1964. Marine phytoplankton photosynthesis as function of light intensity: a comparison of methods. J. Fish. Res. Board Can. 21: 159-181

Mullin MM. 1966. Relationship between carbon content, cell volume and area in phytoplankton. Reprinted from Limnology and Oceanography, Vol. 11 N° 2, April 1966: 307-311.

Paerl HW. 1988. Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters. Limnol Oceanogr 33(4, Part 2):796–822.

Paerl HW, L. E. Prufert-Bebout LE, Guo C. 1994. Iron-stimulted N2 fixation aad growth in natural and cultured populations of the planktonic marine cyanobacterium *Trichodesmium.* Appl. Environ. Microbiol. 60: 1044-1047.

Parsons TR, takahashi M. 1973 Biological Oceanography Processes. Pergamon Press: 186 pp.

Paulik G J. 1981. Anchovies, birds and fishermen in the Peru Current. In: Glantz, M. H., Thompson, J. D. (eds.) (1981). Resource management and environmental uncertainty. John Wiley and Sons, New York, p. 35-79.

Raymond JEG. 1963. Plankton and Productivity in the Oceeans. Vol. 18, First Edition 1963. Pergamont Press Ltd. London: 660 pp.

Riley JP, Chester R (ed.). 1989. Chemical oceanography. Vol. 10. SEAREX: The sea/Air exchange program. Guest editor RA Dues. xvii:404 pp. London, San Diego, New York, Berkeley, Boston, Sydney, Tokyo, Toronto: Academic Press.

Ryther JH. 1963. Potential productivity of the sea. Science, 130:601-608.

Ryther JH. 1966. Report R/V Anton Bruun, Cruise 15. Special Report 5. Marine Laboratory Texas, A, and M. University Galveston, Texas.

Ryther JH. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. Science 166, 71–76.

Ryther JH, Yentsch CS. 1957. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. Woods Hole Ocean. Inst., WHM. Cont. N° 902.

Smayda TJ. 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 8:353-414.

Smith SV. 1984. Phosphorous versus nitrogen limitation in the marine environment. Limnol. Oceanogr. 29:1149-1160.

Smith WO JR., Barber RT. 1979. A carbon budget for the autotrophic ciliate *Mesodinium rubrum*. Journal of Phycology. 15:27-33.

Smith WO, Barber RT. 1981. The role of circulation, sinking and vertical migration in physical sorting of phytoplankton in tje upwelling center at 15°S. Coastal and Estuarine Sciences. Vol.1: 366-371.

Steaman-Nielsen E, Jørgensen EG. 1968. The adaptation of planktonic algae. Physiol. Plant. 21:401-413.

Steele JH, Baird I. E. 1961. Relations between primary production, chlorophyll and particulate carbon. Limnol. Oceanogr., 6 : 68-78.

Steele JH, Baird I. E. 1962a. Carbon-chlorophyll relations in cultures. Limnol. Oceanogr., 7: 101-102.

Steele JH, Baird I. E. 1962b. Further relations between primary production, chlorophyll, and particulate carbon. Limnol. Oceanogr., 7: 42-47.

Strickland JDH. 1960. Measuring the production on marine phytoplankton. Bull. Fisheries Re. Board Can, 122:1-172.

Strickland JDH. 1965. Production of organic matter in the primary stage of the marine food chain in Chemical Oceanography, Riley J and Skirrow G (eds.) 1:478-595

Strickland JDH. 1965. Phytoplankton and marine production. A review Microbiol. 19:127-162.

Strickland JDH. 1966. Measuring the production of marine phytoplankton. Bulletin No. 122. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa, Canada.

Strickland JDH. 1968. Continuous measurements of in vivo chlorophyll-a, precautionary note. Deep-Sea Res. 15: 225-227.

Strickland JDH (ed.). 1970, The ecology of the plankton off La Jolla, California in the period April through September 1967. Bull. Scripps. Inst. Oceangr. Univ. Calif. 17:1-103.

Strickland JDH, Parsons TR. 1965. A manual of seawater analysis. Bull. Bull. fish Res. BD. Canada. 165:1-203

Strickland JHD, Carlucci AF, Eppley RW, Holmes RW, Holm-Hansen O, Linn RJ, Mullin MM, Steams CR, William PM. 1967. A cruise off the coast of Peru aboard BAP/Unanue, 13 February - 6 April 1966. Institute of Resources, University of California, Marine Food Chain Group. IMR 67-9, Data Record Cruise FCG 66-1:1-176.

Strickland JDH, Holm-Hansen O, Eppley RW, Linn RJ. 1969. The use of a deep tank in plankton ecology. I. Studies of the growth and composition of

phytoplankton crops at low nutrient levels. Limnol. Oceanogr. 14: 23-24

Thomas WH. 1970a. On nitrogen deficiency in tropical Pacific Ocean phytoplankton: photosynthetic parameters in poor and rich water. Limnol. Oceanogr. 15: 380-385.

Thomas WH. 1970b. Effect of ammonium and nitrate concentration on chlorophyll increases in natural tropical Pacific phytoplankton populations. Limnol. Oceanogr. 15: 386-394.

Thomas WH, Owen RW Jr. 1971. Estimating phytoplankton production from ammonium and chlorophyll concentrations in nutrient-poor water of the eastem tropical Pacific Ocean. Fish Bull. US 69: 87-92.

Thompson RE. 1981. Oceanography of the British Columbia coast Canadian. Special Publication of fisherires and aquatic sciences. 56:292.

Wright JC. 1958. The limnology of Canyon Ferry Reservoir: III. Limnol. Oceanogr. 5: 356-361.

19. CARBONO ORGÁNICO

19.1 Características Generales

La mayor parte del carbono orgánico particulado en el mar es derivado del fitoplancton, por lo que se espera exista una relación directa entre ambos. En un ciclo estacional de estas variables se encontró que las concentraciones del carbono particulado estuvieron generalmente asociadas con las áreas de alta producción primaria. Sin embargo, en observaciones mensuales, esta relación no fue muy marcada. Es necesario considerar los efectos de advección y hundimiento que alteran la ubicación real de los procesos químicos y biológicos y consecuentemente la distribución de las variables biológicas (Hobson et al. 1973).

En general, el carbono particulado por su naturaleza es altamente variable en aguas superficiales y está directamente relacionado a la productividad del fitoplancton determinada por la asimilación de C_{14} o clorofila (Menzel y Goering 1966, Strickland et al. 1970).

La producción de materia orgánica del mar es originada por actividad fotosintética de fitoplancton en la capa superficial del océano, donde la luz es disponible; su formación requiere de todos los elementos del protoplasma, siendo más importantes carbón, nitrógeno y fósforo, extraídos o captados del agua en forma de carbono, fosfato y nitrato. La materia orgánica es distribuida después de la muerte de las plantas por metabolismo de los animales o por la acción de microorganismos o bacterias. La descomposición finaliza o se completa con la oxidación (mediante la captación de oxígeno del agua) de C, N y P que vuelven al agua del mar como carbono, nitrato y fosfato.

En la descomposición de una cantidad dada de materia orgánica debe considerarse que a) la cantidad de oxígeno consumido debe ser determinado exactamente por las cantidades de C, N, P, etc., que van a ser oxidados, b) los cambios en la cantidad de oxígeno, nitrato, fosfato y carbonato en el agua deben depender exactamente de la composición del plancton. La evidencia de esto se muestra al comparar las proporciones en las cuales los elementos existen en el plancton y las proporciones en los que ellos varían en las muestras de agua de mar. El estudio de Redfield (1958) mostró, en base al análisis de muchas muestras de plancton colectadas para obtener organismos de diferente tamaño en una gran variedad de lugares a nivel global, que los átomos de P:N:C están presentes en proporciones de 1:16:106. La oxidación de ese material se estima que requiere 276 átomos de oxígeno. En su estudio, se compararon los datos de fosfato, nitrato y contenido de carbón en el agua de mar a varias profundidades en diferentes océanos, encontrándose que varían de muestra a muestra en las siguientes proporciones atómicas: 1:15:105 y que 235 átomos de oxígeno desaparecen por cada adición de un átomo de fósforo, asumiendo que el agua estuvo en equilibrio con el oxigeno de la atmósfera cuando éste se encontró la última vez en la superficie del mar.

La correspondencia de esas proporciones con las obtenidas en las muestras de plancton analizadas, no deja duda de que estos elementos varían en el mar casi exactamente como resultado de la resíntesis o descomposición de materia orgánica. El metabolismo de los organismos define las relaciones del ciclo bioquímico.

19.2 Distribución de carbono orgánico

En general, la bibliografía reporta que la vía más importante para la formación del carbono orgánico particulado en el mar no es directamente el fitoplancton, sino que está asociado con la producción del carbono disuelto (productos de excreción) por actividad de bacterias, alcanzándose un equilibrio entre las dos formas de carbono por la vía del carbono particulado. El proceso es reversible ya que el carbón particulado puede también contribuir al nivel de carbono disuelto a través de la descomposición o procesos de disolución de las partículas. Como generalización, puede señalarse que la cantidad de carbón orgánico particulado detrítico es una gran fracción del total y frecuentemente excede al carbón del fitoplancton excepto en los grandes florecimientos del fitoplancton "mareas rojas" cuando sus concentraciones son muy grandes en relación al detritus (Barber 1967).

En la distribución de carbono orgánico disuelto (COD) se ha encontrado un primer máximo debajo de la zona eufótica, en la picnoclina, sugiriéndose que la disolución de materia orgánica particulada que se acumula en la picnoclina causa el incremento en su concentración (Barber 1967). Un segundo máximo de carbono orgánico disuelto (COD) y un máximo de nitrito ocurrió conjuntamente entre 75 y 200 m en la ES-CSE. Este segundo máximo de nitrito fue atribuido al efecto del ingreso de esa corriente con altas concentraciones de COD dentro del agua profunda pobre de oxígeno. La reducción microbiana de nitrato durante la oxidación del abundante COD causa la acumulación de nitrito (Barber 1967).

En las áreas de afloramiento de Perú se ha considerado que un 60% del carbono particulado de la zona eufótica sería material vivo y, en la superficie el 100% (Ryther y Menzel 1965). En estudios de carbono orgánico disuelto, se halló que su decrecimiento estuvo

relacionado con el incremento de la producción primaria, clorofila y carbono particulado en el área de Pisco (Barber 1967). Asimismo, en estudios sobre distribución de carbono y nitrógeno orgánico en la materia particulada dentro de la capa de mezcla y debajo de 10 m en el área de 6°30'S-9°S se halló significante correlación entre cantidad de materia orgánica y propiedades químicas. La mayor cantidad de carbono orgánico particulado estuvo en aguas que tenían alta clorofila y como consecuencia del origen químico del agua aflorada en el norte de Perú el rango fue 1-151 (Pocklington 1981) (Fig. 158 a-c). La distribución en la capa superficial de COD fue mayor cerca de la costa pero sin variación a lo largo de ella, siendo mayor en aguas frías y densas. La tasa C/N en materia particulada no mostró patrón consistente con la ubicación en la capa superficial.

La interrelación entre carbono orgánico particulado y clorofila fue obtenida para Chimbote, (ICANE) por Harrison y Platt (1981) (Fig. 159). La tasa C/clorofila fue de 62 mgC/mgClor-a/d de la cual se estimó la tasa de crecimiento del fitoplancton en estaciones costeras y, lejos de la costa fue 0,7 d/d.

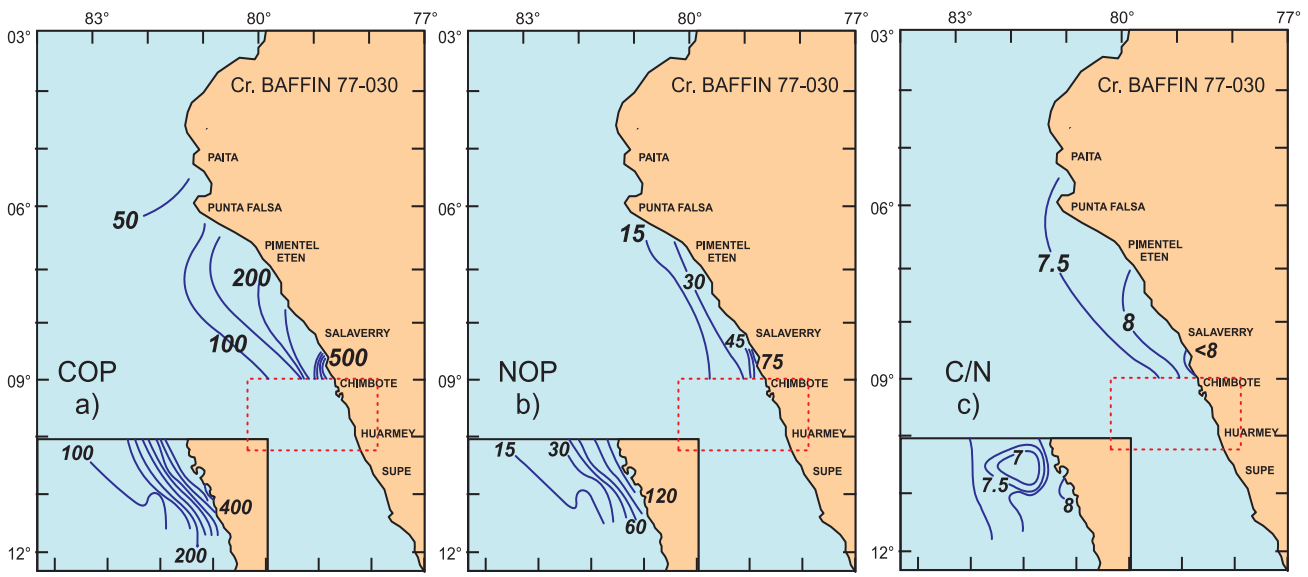


Figura 158.- Distribución de a) Carbón Orgánico Particulado COP (mg/m^3); b) Nitrógeno Orgánico Particulado NOP (mgN/m^3); c) Tasa C/N en materia particulada de la capa superficial, Chimbote Proy. ICANE, Cr.77-030, octubre-diciembre 1977. Pocklington, 1981

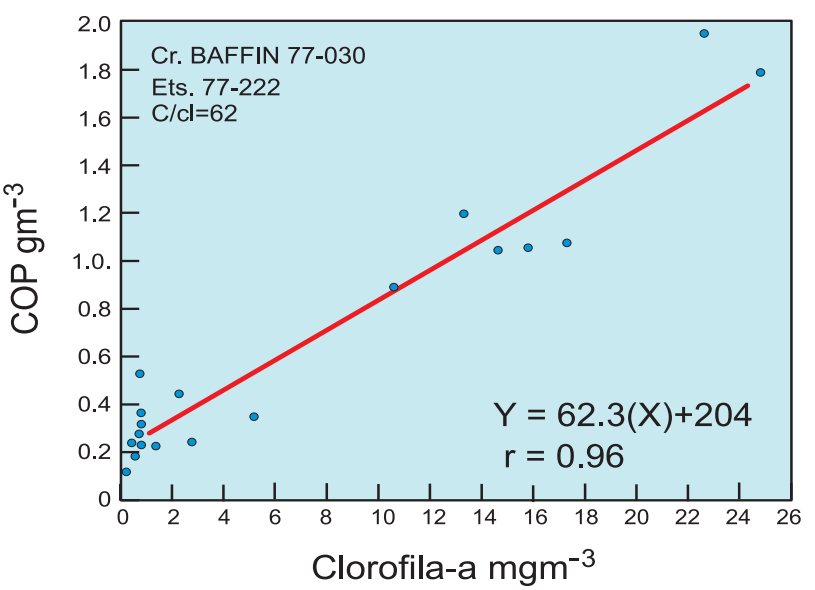


Figura 159.- Interrelación entre Carbón Orgánico Particulado COP (g/m^3) y clorofila (mg/m^3) en Chimbote, (Est. 71- 222) Proy. ICANE. Harrison y Platt, 1981

En el área de Pimentel-Chimbote (7°S-9°S) se encontró una estrecha relación entre diferentes índices de fitoplancton (clorofila, fotosíntesis, carbón particulado e índice de productividad) dentro de la zona eufótica, mostrando en general una distribución con igual tendencia de abundancia (Calienes y Aquino 1986). En base a los perfiles de C_{14} asimilado y de clorofila, se pudo asumir que por lo menos en algunas estaciones y niveles de la columna de agua, el carbón estuvo asociado con la clorofila fotosintéticamente activa y por lo tanto con fitoplancton vivo que alcanzó solo 25% del total. Una estación (Cr.7405-06–Est.72) mostró una proporcionalidad definida, con rango de carbón orgánico de 400-650 μgC/L y 2,23 gC/m^2/día de producción primaria (Fig. 160). La tasa de carbono/clorofila, índice de productividad tuvo un rango de 38:1 y 46:1 para los niveles de 1 y 100 m respectivamente, valores muy aproximados a los obtenidos para el área de Supe con una proporción de 40:1 que indica un crecimiento activo del fitoplancton (Lorenzen 1963).

La concentración del carbono total particulado (200-700 μgC/L) en el área de Pimentel-Chimbote (7°S-9°S), se halló dentro del rango reportado de 250 a 1250 μgC/L en la capa de 0-20 m para áreas del afloramiento en Perú (Menzel 1967), pero el porcentaje del carbono detrítico (>75%) fue mucho mayor que el de fitoplancton vivo. Estos resultados de baja clorofila y producción, excepto algunas estaciones representan condiciones no usuales para el área conocida por su alta productividad y difieren de los de Ryther y Menzel (1965) mencionados anteriormente. Al tratar de relacionar la producción del área 7°S-9°S con los sedimentos (Calienes y Aquino 1986) se encontró que en la mayor parte de la plataforma de esa área predominan valores de carbono orgánico que representan menos del 2% (porcentaje en un kilo de sedimento seco) y, los porcentajes mayores de 7% se encuentran en el borde de la plataforma (Delgado y Gomero 1988). Valores muy similares fueron reportados para Pisco (Ryther et al. 1970, Henrichs y Farrington 1984), los últimos investigadores dieron un rango entre 0,8 y 10%, al cual se le considera alto para los sedimentos en general y característico de áreas de afloramiento.

Las concentraciones de carbono orgánico particulado en la columna de agua no tendría influencia sobre los valores en profundidad ya que su distribución en ésta tiene homogeneidad vertical (Menzel 1966). Las partículas producidas en un área son oxidadas o solubilizadas dentro de una limitada distancia de la superficie determinada por la zona eufótica y por las características hidrográficas que controlan el hundimiento. El decrecimiento exponencial del carbono particulado con la profundidad, se debe al grazing o pastoreo del zooplancton y a procesos de degradación incluyendo la descomposición por bacterias. Por otro lado, las partículas sedimentadas representan productos de fotosíntesis y metabolismo animal, resistentes biológica y químicamente a degradación y posiblemente son indicadores de edad cronológica. Su concentración dependería de la acumulación a largo plazo (Nakajima y Nichizawa 1972).

19.3 Efectos ecológicos del carbón orgánico

El flujo de materia orgánica hacia el fondo marino parece ser proporcional a la producción del plancton en la superficie, de ahí que se distinguen los sedimentos de áreas de afloramiento. En la zona eufótica, los pigmentos son rápidamente descompuestos después de la muerte de los organismos y entre los elementos componentes del plancton, el fósforo es rápidamente liberado del material sin vida, mientras el carbono y nitrógeno son más refractarios a la descomposición (Yentsch 1962). Los niveles de detritus varían considerablemente en el espacio lo cual influye en la tasa de un elemento a otro.

En la deposición de materia orgánica, el zooplancton herbívoro tiene un rol importante en áreas de afloramiento donde son típicamente grupos de copépodos calanoides, los cuales junto con otros grupos taxonómicos del zooplancton herbívoro contribuyen en gran parte al hundimiento del flujo de carbón orgánico particulado (Eppley y Peterson 1979). Aproximadamente, 20-30% del carbón ingerido por el fitoplancton pasa a través de los productos del metabolismo de esos animales y son encapsulados en pequeños paquetes que tienen hundimiento rápido y pueden transportar carbón orgánico a gran profundidad (50-300 m/día). En el Perú, se ha capturado fitoplancton intacto en muestreos de partículas así como mudas, materia de excreción de zooplancton y de anchoveta. La mayor concentración de carbón orgánico localizada al borde de la plataforma puede deberse a los efectos advectivos o flujos de agua fuera de la costa (transporte Ekman) y al hundimiento de organismos en el borde o rompimiento de la misma. En la capa superficial los procesos de oxidación parecen muy importantes a través de la plataforma.

19.3.1 Carbono orgánico en sedimentos

La sedimentación orgánica a través de la plataforma es menor del 2%, lo que aparentemente no representa una gran fracción de la producción de la capa superficial y posiblemente se debe a una mayor oxidación del material orgánico debajo de la zona eufótica. La secuencia de reacciones para la oxidación de materia orgánica en el ambiente marino puede ser explicada en general por el cambio de libre energía por mole de carbono orgánico oxidado.

En estudios para determinar el flujo de compuestos orgánicos a través de la columna de agua y de procesos de transformación en sedimentos superficiales y partículas marinas, se encontró que el contenido de carbono orgánico total (COT) y el nitrógeno total (NT)

ISSN 0458-7766

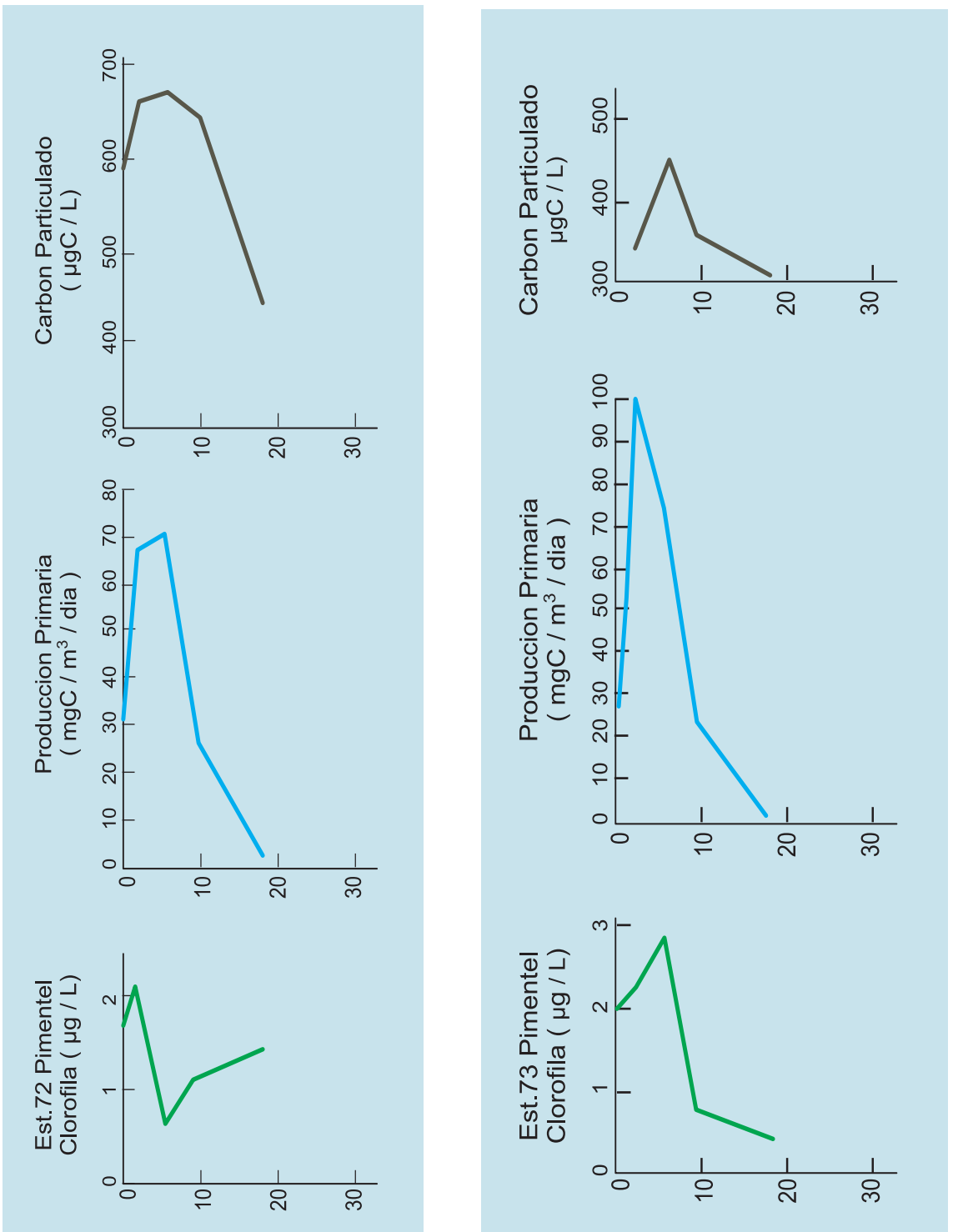


Figura 160.- Perfiles de clorofila (µg/L), producción primaria (mgC/m3/d) y carbón orgánico particulado (µgC/L) en Pimentel (7°S), Est. 72,73 Cr. SNP-1 7405-06. Proy. OEA/IMARPE. Calienes y Aquino, 1986

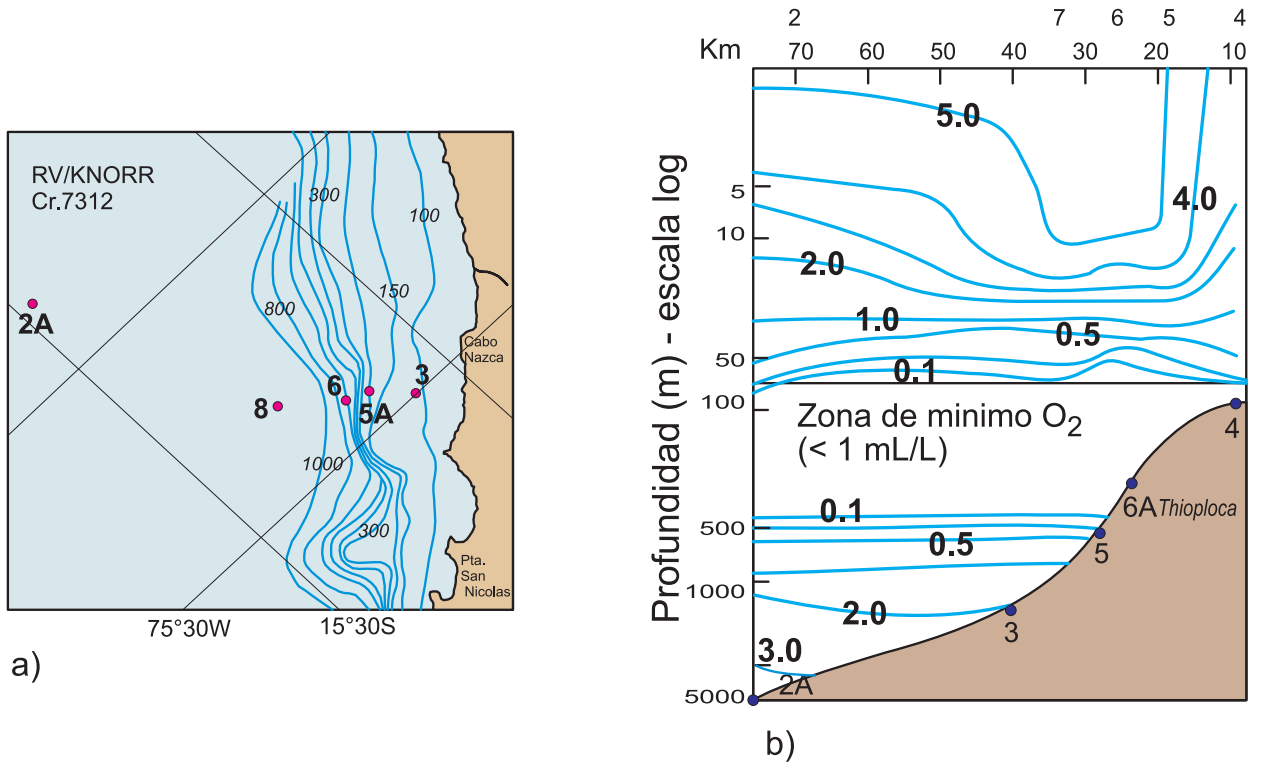


Figura 161.- Estudio de sedimentos, a) ubicación de estaciones Cr. R/V Knorr 73-2, b) distribución de carbón orgánico. Henrrichs y Farrington, 1984

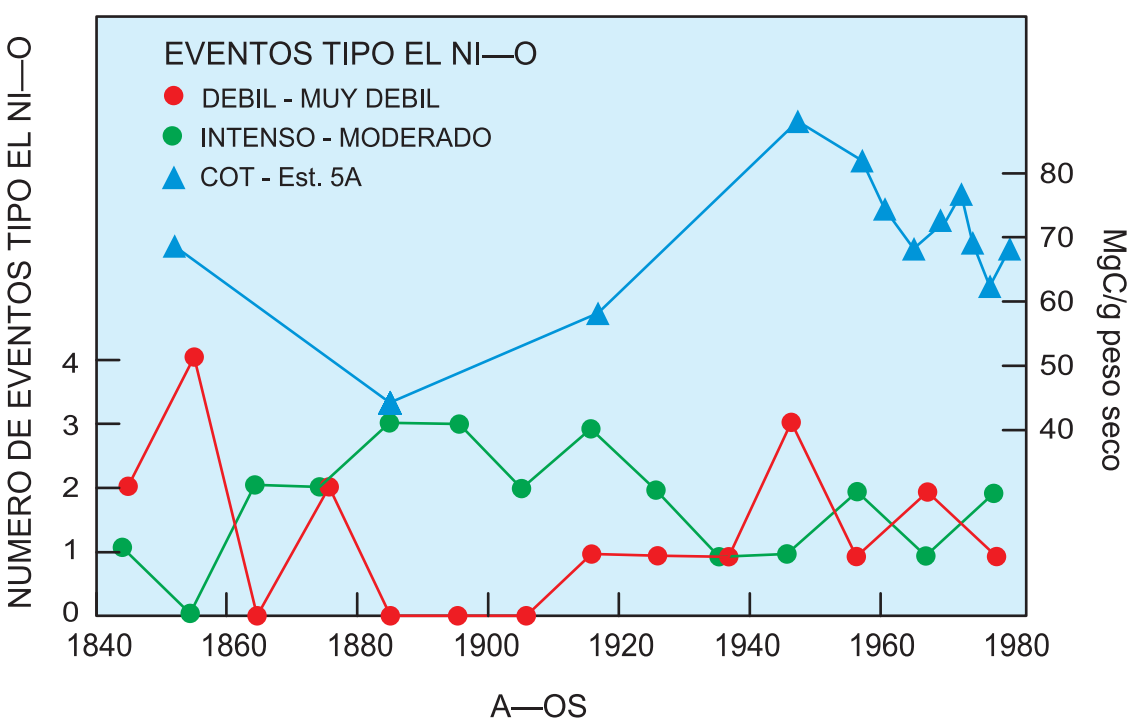


Figura 162.- Distribución de carbón orgánico (mgC/g peso seco), Est. 5- A RV Knorr en relación con el periodo de tiempo y eventos El Niño (1840-1980). Henrichs y Farrington (1984).

en los sedimentos de Perú (15°S) (Fig. 161 a, b) tuvo un rango de 0,8 a 10% y de 0,1 a 1% en peso seco. Para cores (muestreos) de 90 y 268 m, las tasas de acumulación de sedimentos superficiales fueron de 0,6 y 1,1 cm/año y, las tasas de acumulación de carbono orgánico fueron de 40 y 70 gC/m^2/año. Las tasas de remineralización en sedimentos calculados de perfiles de dióxido de carbono disuelto variaron de 0,6 a 20 gC/m^2/año (Henrichs y Farrington 1984). Multiplicando el promedio del flujo de materia orgánica particulada (carbón) que pasa a través de la capa de 50 m por 365 días, o sea 250 mgC/m^2/año durante las estaciones de afloramiento (1977-1978), se obtuvo un flujo anual de 91gC/m^2/año. Una gran proporción de carbono orgánico que pasa a través de la capa de 50 m (50-80%) se acumula en los sedimentos superficiales y una proporción mayor, podría alcanzar la interfase sedimentos-agua (Henrichs y Farrington 1984).

La distribución de carbono orgánico y nitrógeno total desde la zona mínima de oxígeno indican que han habido variaciones en la tasa de acumulación de materia orgánica en el transcurso del tiempo, estas variaciones pueden relacionarse en parte a la frecuencia e intensidad de los eventos El Niño.

En observaciones para la misma área, se encontraron bacterias del género *Thioploca* en sedimentos superficiales, en la interfase de sedimentos en agua pobremente oxigenada y con intensa actividad heterotrófica (incremento de amonio, dióxido de carbono total y de crecimiento en sulfato). No obstante, no se pueden correlacionar esas características de sedimentos con la ocurrencia de *Thioploca* debido a que se conoce muy poco sobre las condiciones necesarias para el crecimiento de esa bacteria. Su distribución en esa área sugiere que es un microorganismo heterotrófico, anaeróbico facultativo. La abundancia de filamentos de *Thioploca* lleva a considerar que estos organismos fueron importantes en el ciclo de carbón, nitrógeno y sulfuro en ese ambiente.

Los géneros *Thioploca y Beggiotoa* están relacionadas (familia Beggiatoceae); se han encontrado gránulos intracelulares de sulfuro en *Thioploca* (Gallardo 1978), sugiriendo que dichos géneros pueden oxidar S^2 a S^0 eficientemente en la presencia oxígeno y nitrato (Jorgensen y Revsbech 1983), pero su naturaleza quimio autotrófica no se ha demostrado en forma concluyente.

Quinn et al. (1978) compiló datos de EN para el periodo 1880-1920; la información del contenido de COT (Est. 5 A) se relacionó con el tiempo comparando con la frecuencia (intervalo de 10 años) e intensidad de los eventos tipo EN (Fig. 162).

Debajo de la capa eufótica o eutrófica en el mar, la vida depende de la materia orgánica que es trasladada al fondo por sedimentación o por las migraciones verticales de los animales entre las superficies y las aguas profundas. Aunque la mayor parte de los nutrientes químicos absorbidos en la capa eufótica completan el ciclo en esa capa, la porción que se hunde como materia orgánica tiende a disminuir los nutrientes en las capas superficiales. Por otro lado, la descomposición de la materia orgánica en la profundidad enriquece la zona heterotrófica con productos de descomposición que se acumulan fuera del alcance de la resíntesis autotrófica.

REFERENCIAS

Carbono Orgánico

Barber RT. 1967. The distribution of dissolved organic carbon in the Peru Current System of the Pacific Ocean. Ph. D. Thesis, Stanford University Palo Alto, California, 132 pp.

Calienes R, Aquino R. 1986. Carbón orgánico particulado, clorofila y fotosíntesis en el área de afloramiento entre Pimentel y Chimbote (07°-09°S). Bol. Inst. Mar Perú / OEA, Vol. 10 (8): 285-305.

Delgado C, Gomero R. 1988. Textura, carbón orgánico y carbohidratos de sedimentos del margen continental peruano. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. Extraordinario/GTZ: 1-10.

Delgado C, Salzwedell H, Flores L, Carbajal G. 1987. Sedimentos superficiales del margen continental peruano: Un mapa textural. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. 11 (6): 181-190.

Eppley RW, Peterson B. 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. Nature 282: 667–680.

Gallardo VA. 1978. Large benthic microbial communities in sulphide biota under Peru- Chile Sub-surface countercurrent. Nature, 268: 331-332.

Harrison GE, Platt T. 1981. Primary production and nutrient fluxes off the northern coast of Peru: A Summary. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. Extraordinario / ICANE: 15–21.

Henrichs S, Farrington J. 1984. Peru upwelling region sediments near 15°S. 1. Remineralization and accumulation of organic matter 29 (1): 1-19.

Hobson LA. 1971. Relationships between particulate organic carbon and micro-organisms in upwelling areas of southwest Africa. Inv. Pesq. 35:195-208.

Hobson LA, Menzel DW, Barber RT. 1973. Primary productivity and sizes of pools of organic carbon in the mixer layer of the ocean. Mar. Biol. 19:298-306.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

Jorgensen BB, Revsbech NP. 1993. Colorless sulfur bacteria, *Beggiota* spp. and *Thiovulum* spp. In: O2H2S microgradients. Appli. Environ. Microbiol. 45: 1261-1270.

Lorenzen CJ. 1963. Diurnal variation in photosynthetic activity of natural phytoplankton populations. Limnol. Oceanogr., 8: 56-62.

Menzel DW. 1966. Bubbling of sea water and the production of organic particles: a re-evaluation. Deep-Sea Res. 13:963-966.

Menzel DW. 1967. Particulate organic carbon in the deep sea. Deep-Sea Res. 14:229-238.

Menzel DW, Spaeth JP. 1962. Occurrence of ammonia in Sargasso Sea waters and in rain water at Bermuda. Limnol. Oceanogr. 7: 159-162.

Menzel DW, Goering JJ. 1966. The distribution of organic detritus in the ocean. Limnol. Oceanogr. 11:333-337.

Menzel DW, Hulburt E, Ryther JH. 1963. The effects of enriching Sargasso Sea water on the production and species composition of the phytoplankton. Deep-Sea Res., 10: 209-219.

Nakajima K, Nichizawa S. 1972. Exponential decrease in particulate carbon concentration in a limited depth interval in the surface layer of the Bearing Sea. In: Biological Oceanography of northern North Pacific Ocean, Takenouti AT. (ed.): 495 – 505. Idenitsu Shoten Pub. Co., Tokio.

Pocklington R. 1981. Organic matter in upwelling of northern Peru, November 1977. Bol. Inst. Mar Peru, Vol. Extraordinario / ICANE: 7-14.

Quinn WH, Zopf DO, Short KS, Kuo Yang RTW. 1978. Historical trends and statistics of the Southern Oscillation, El Niño and Indonesian droughts. Fish. Bull., 76 (3): 663-668.

Redfield A. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. Amer. Sci. 46: 205-221.

Ryther JH, Menzel DW. 1965. On the production composition and distribution of organic matter in the western Arabian Sea. Deep-Sea Res. 12: 199-209.

Ryther JH, Menzel D. Hulburt E, Lorenzen C, Corwin N. 1970. Production and utilization of organic matter in the Peru Coastal Current. Contribution N° 2402 from Woods Hole Oceanographic Institution.

Strickland JDH (ed.). 1970. The ecology of the plankton off La Jolla, California in the period April through September 1967. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif.17: 1-103.

Yentsch CS. 1962. Measurement of visible light absorption by particulate matter in the ocean. Limnology and Oceanography. 7:207-217.

20. CADENAS ALIMENTARIAS

El ecosistema está formado por el conjunto de organismos asociados a las características de un determinado hábitat o área con características físicas y químicas particulares.

En ecosistemas marinos los productores primarios están representados por el fitoplancton o algas unicelulares que contienen clorofila; gran parte del consumo primario lo realizan pequeños herbívoros del zooplancton, anchoveta y larvas de los organismos mayores.

La energía es necesaria para todos los organismos vivos por requerirse para muchas reacciones bioquímicas. En los ecosistemas más complejos, todos los organismos están interrelacionados entre sí por el proceso de obtención de alimentos o energía. Por lo tanto, en ecología es básico el estudio de las relaciones de energía de un ecosistema y en hidroquímica el interés se centra en las transferencias de energía relacionada con los procesos químicos.

20.1 Interrelaciones de energía en el ecosistema

Las cadenas alimentarias consisten en explicaciones conceptuales, que tratan de simplificar en forma teórica un sistema natural complejo a dimensiones simples. Las cadenas alimentarias constituyen ordenamientos lineales mostrando transferencia de energía y material orgánico a través de varios niveles tróficos de organismos. Cada nivel está compuesto de organismos que obtienen su energía en forma similar; el tamaño de cada individuo generalmente incrementa en la secuencia de cada nivel trófico, pero el periodo del ciclo de vida se vuelve más grande progresivamente: fitoplancton (horas o días), zooplancton (semanas o meses), peces (en años) y mamíferos marinos (muchos años).

Los estimados de producción primaria son relativamente fáciles de obtener, pero debido al tiempo de generación del zooplancton y de los peces y a la imposibilidad de seguir a las poblaciones de estos animales en el mar, es mucho más difícil obtener estimados de producción secundaria y terciaria. Para estudios ecológicos, los aspectos importantes son la función y especialmente la ubicación del organismo entre los niveles tróficos que constituyen la cadena alimentaria (flujo de energía); los autótrofos o productores primarios ocupan el primer nivel.

El primer nivel en la cadena alimentaria es el fitoplancton, pero siguiendo la secuencia trófica debería incluirse al detritus y a bacterias, desde que este material forma parte del alimento del zooplancton herbívoro y omnívoro en el nivel secundario de producción, la cual puede ser transferida a niveles superiores dependiendo de la longitud de la cadena. En el mar, los desechos orgánicos de los procesos vitales que se realizan en la capa superficial se hunden continuamente hacia mayores profundidades, una parte es interceptada, otra se descompone y otra baja hacia el fondo donde las especies bentónicas reciben su alimento. En los ecosistemas más sencillos se conoce que el flujo de la energía alimenticia avanza a través de detritus; las interacciones no son bien conocidas, pero ellos requieren del detritus para conservar su estabilidad.

La energía química aprovechable en los procesos vitales inicia una cadena a través de los alimentos en la cual un nivel sigue al otro. Muchos organismos mueren sin ser consumidos inmediatamente, pero se desplazan y desintegran, por acción de bacterias. Toda la materia orgánica no viva de un ecosistema o detritus va disminuyendo a través de la cadena. Para comprender el funcionamiento de un ecosistema se necesita conocer el flujo de esa energía a través de la red alimentaria; el principal interés es la producción total del tejido orgánico y el consumo total que puede medirse como respiración. Otra importante variable que se relaciona con las características entre producción y respiración es la biomasa o masa total de materia orgánica que tiene un ecosistema en un momento determinado; la biomasa en cada nivel trófico es también de suma importancia.

Hay un gran número de factores ambientales en la ocurrencia y productividad de los organismos que caracterizan un área. Estos factores como luz, temperatura, salinidad, densidad, mezcla y nutrientes en el ambiente marino peruano han sido discutidos separadamente en las secciones anteriores y ellos deben ser incluidos junto con todas las interrelaciones tróficas de la cadena alimentaria. Sin embargo, es imposible incluir todos los componentes de variabilidad, por lo tanto, una descripción de la cadena marina tiene que ser analizada dentro de sus principales componentes, tratando de hacerla menos complicada y considerando que en la analogía, los predadores y presas están conectados a los niveles tróficos más altos por enlaces sucesivos.

20.2 Eficiencia ecológica

Es un factor significante para determinar la cantidad de alimento que es transferido de un nivel primario al siguiente nivel trófico. Es definida como la cantidad de energía extraída de un nivel trófico, y dividida por la cantidad de energía suministrada a ese nivel (Parsons y Takahashi 1973). Se ha estimado el 20% de eficiencia para la transferencia de plantas a herbívoro, Slobodkin (1961) indicó un valor alrededor del 10% y Schaeffer (1965) consideró un rango de 10, 15 y 20% para las áreas oceánica, costera y de afloramiento. Asimismo, se ha considerado el 10% como factor de eficiencia ecológica en los niveles más altos y en la producción de peces, significando que hay pérdida de energía entre los niveles tróficos de 80-90%. En la

transferencia de energía de cada nivel trófico, hay una pérdida debido a las demandas metabólicas y a conversión de energía química a calor.

Variaciones en la organización trófica de ecosistemas.- Los ambientes turbulentos con nutrientes altos de ecosistemas pelágicos favorecen el crecimiento de grandes cadenas de diatomeas que son consumidas directamente por herbívoros grandes; las cadenas cortas incrementan los stocks en niveles superiores favoreciendo el potencial de pesquerías comerciales (Ryther 1969). Las áreas con bajos nutrientes y baja turbulencia (pérdidas por hundimiento), son características de fitoplancton pequeño y bacterias planctónicas, deben pasar varios niveles tróficos antes de que la producción primaria esté disponible para los stocks de peces, así que los océanos tropicales tienen cerca de la mitad de la producción primaria anual de una área templada rica.

La estabilidad ambiental también puede contribuir a la complejidad de las cadenas alimentarias oceánicas en relación a las de afloramiento; la escasa amplitud de la variación anual podría permitir un balance de la relación: especies-extinción, favoreciendo más especies supervivientes. En ambientes más inciertos, la tasa de extinción puede ser mayor cambiando el balance a una baja diversidad. Por otra parte, un ambiente inestable puede causar también la extinción de una especie a un nivel trófico dado, ocasionando fluctuaciones en otros niveles (Landry 1977).

En áreas de afloramiento de Perú se conoce que algunos peces como la anchoveta adulta pueden alimentarse directamente del fitoplancton. Se asume que el número total de niveles tróficos o pasos en la cadena alimentaria en este ambiente es de 1½ niveles tróficos, considerando que hay evidencia de anchovetas juveniles que se alimentan de zooplancton, pero los adultos son predominantemente herbívoros (Ryther 1969). En estudios de alimentación al norte (Chimbote) y al sur (Mollendo) se obtuvo información sobre preferencia alimenticia de acuerdo a la latitud, ocurriendo fitoplancton en el norte y zooplancton en el sur (Rojas de Mendiola 1971). Por otra parte, en observaciones durante un año (nov. 1973–set. 1974) en el área 15°S, se encontró predominancia de zooplancton durante el invierno y fitoplancton durante el verano (contenido estomacal) (Tabla 20) sugiriéndose que posiblemente esta característica se debe al número y tamaño de branquiespinas o está en relación a una fase de su ciclo vital.

Tabla 20.- Comparación del alimento de anchoveta en diferentes estaciones del año (Rojas de Mendiola 1971)

Especies	Primavera 1973 (4)	Verano 1974 (3)	Otoño 1974 (3)	Invierno 1974 (3)
Fitoplancton				
Biddulphia longicruris		xx		
Coscinodiscus perforatus	xxx	x	x	
Chaetoceros sp.		xx		
Lithodesmium undulatum		xxx		
Nitzschia pungens	x	x		
Schröderella delicatula		xxx		
Thalassionema nitzschioides			xxx	
Thalassiosira decipiens	xxx	x	x	
Thalassiosira subtilis		xx		
Dinoflagelados		xx	x	
Zooplancton				
Acartia tonsa				xx
Calanus australis	x		x	xx
Centropages brachiatus	xx		x	xxx
Corycaeus dubius				xx
Oncaea confiera				xx
Paracalanus parvus				xx
Restos de copépodos	xx		xx	xxx
Euphausia mucronata	x			xxx
Nyctiphenes simplex	x			xxx
Huevos de *Euphausidos*	xxx			

( ) Número de muestras

En las cadenas alimenticias el primer factor es el tamaño de los organismos. En un criterio básico sobre uso potencial para el hombre, se ha señalado que conforme el tamaño de las células es más grande al inicio de la cadena alimentaria, menor será el número de niveles tróficos que se requieren para transferir la materia orgánica al nivel trófico útil para el hombre. Entre el nanoplancton y el zooplancton carnívoro se encuentra un grupo de microzooplancton herbívoro cuya significancia ecológica es de gran interés: radiolarios, foraminíferos, tintínidos, larvas, nauplius que pueden ocurrir de 10 a 100/m^3 y constituyen los herbívoros primarios.

En un estudio en que se analizó un gran número de estómagos de anchoveta entre 1996 y 2003, se encontró mayores abundancias numéricas de fitoplancton (99%). Sin embargo, el contenido de carbón de los ítem-presa indicó que el zooplancton fue el más importante componente de la dieta alimentaria, los eufáusidos contribuyeron con 67,5% del carbón de la dieta seguidos por copépodos (26,3%), sugiriendo que la anchoveta se alimenta de fitoplancton en estadios juveniles pero requiere del zooplancton en el estado adulto para obtener calorías, 98% de la dieta de carbón proporcionarían los organismos zooplanctívoros (Espinoza y Bertrand 2008). Este aspecto fue sugerido originalmente por Menzel (1960), al puntualizar que el fitoplancton contiene más nitrógeno siendo mejor alimento que el zooplancton, pero siendo improbable que un consumidor fitófago pueda subsistir con ese alimento, por lo que es necesario el consumo de material animal para asegurar su crecimiento. Podría ser preferencia estacional o de acuerdo a las necesidades fisiológicas. Rojas de Mendiola (1971) sugirió el cambio de alimentación de fitoplancton a zooplancton de norte a sur, encontrando mayor densidad de zooplancton en invierno. Ryther (1969) y Cushing (1971) consideraron en la cadena alimentaria pelágica 1½ nivel, en el caso de alimentarse la anchoveta de fitoplancton y zooplancton en diferentes etapas de su ciclo vital.

Hay evidencia sobre el número de pasos o niveles que en la cadena alimentaria puede determinar parcialmente la biomasa del nivel superior por el tamaño individual de los productores primarios. El número de niveles varía de 6 en mar abierto, 4 en plataformas continentales y 3 en áreas de afloramiento. En estas últimas podrían ser 2 si los peces fueran predominantemente herbívoros, 1 ½ representa un valor promedio para el número de niveles (Ryther 1969). Para un área dada el número de niveles puede estar acompañado con un estimado cuantitativo de la producción primaria para predecir los stocks de producción secundaria (P) en cualquier nivel trófico de acuerdo a la siguiente ecuación:

$P = BE^n$

B = Producción primaria anual
E = Eficiencia ecológica
n = Número de niveles (niveles tróficos – 1)

La mayor dificultad en aplicar la ecuación es la precisión de los valores usados para la eficiencia ecológica y número de niveles.

El material orgánico e inorgánico se distribuye a través de la cadena alimentaria y la remineralización de materia orgánica asegura el ciclo de producción. Sin embargo, el pasaje de energía de compuestos orgánicos a compuestos inorgánicos y el regreso de los compuestos orgánicos a la cadena, representan una redistribución de energía, la cual es cíclica. En la dinámica de la cadena alimentaria todas las pérdidas pueden reunirse en el parámetro "eficiencia ecológica".

20.3 Relación entre producción primaria y anchoveta

Debido a la importancia de la anchoveta en el ecosistema de afloramiento, el Instituto de Investigación de Recursos Marinos (IIRM), actual Instituto del Mar del Perú (IMARPE), inició en 1960 un programa para el estudio de la especie, los primeros resultados fueron básicamente sobre biología pesquera (Jordán y Chirinos 1965), estudios sobre la relación ambiente-recurso no se realizaron inicialmente por ser necesaria la obtención de suficientes datos físicos, químicos y de producción primaria, que el IMARPE vino acumulando con el fin de establecer correlaciones entre cambios de esas variables del ambiente marino y el grado de concentración, dispersión y ausencia de cardúmenes de anchoveta en diferentes áreas de la costa.

Una contribución al ambiente de la especie consistió en un seguimiento de ecotrazos acústicos para detectar la anchoveta en la capa de 0-50 m, con obtención de información sobre nutrientes, fitoplancton, clorofila y producción primaria en el área Pacasmayo-Chicama (Guillén et al. 1969). El área es conocida por la gran concentración de anchoveta; la producción primaria total en el área de afloramiento se estimó como 360 gC/m^2/año. El área tuvo el flujo predominante superficial afectado por presencia de 3 masas de agua, originando su irregularidad del sur hacia el norte, y favoreciendo posteriormente la concentración de cardúmenes; las irregularidades de ese flujo estuvieron asociadas con formación de pequeños remolinos y dispersión de cardúmenes.

Las concentraciones más densas de ecotrazos de anchoveta en la investigación, se encontraron entre 7 y 18 m, coincidiendo con la máxima concentración de clorofila, producción primaria, índice de productividad

y declinación de nutrientes. La distribución de concentraciones de anchoveta indicó que la especie se ubicó en el límite de encuentro o frente entre Aguas Ecuatoriales Superficiales, Aguas Subtropicales y Aguas de la Corriente Costera de Perú. La figura 163 A, muestra características de esas variables y la ubicación de ecotrazos en la columna de agua. Las especies dominantes del fitoplancton en la zona eufótica fueron *Ch etoceros curv setus* y *Acty ociclus octonarius* con 86% del volumen total del plancton (Fig. 163 B). El porcentaje de dominancia por volumen (Strickland et al. 1969), también se muestra en la misma figura, la cual da una idea de distribución de especies de fitoplancton más abundantes, como potencial alimento para el zooplancton, anchoveta y otros consumidores.

Otro ejemplo de la relación ambiente-producción primaria/recursos pelágicos se obtuvo en 1986, cuando el IMARPE realizó un crucero para evaluación de esos recursos cubriendo un área de 150 mn de la costa (BIC/SNP-1 8604-05), obteniéndose estimados de las biomasas de anchoveta, sardina, jurel, caballa, características biológicas y poblacionales de los recursos en relación a las condiciones oceanográficas (Calienes y Aquino 1986). La distribución de anchoveta está asociada con los gradientes de temperatura (Jordán 1971) y en el área de Pimentel-Chimbote se distribuyó dentro de las aguas costeras, donde se encontraron las máximas concentraciones de clorofila, en los bordes del afloramiento (otoño) y la mayor densidad de anchoveta. En las distribuciones de nutrientes los valores fueron altos cerca de la costa, decreciendo a lo largo o fuera de ella. La sardina prefirió aguas más cálidas entre el límite de aguas costeras y las oceánicas subtropicales.

En las áreas de afloramiento el agua fría llega hasta muy cerca de la costa y se mueve fuera de ella en una pluma. La estructura de plumas ocurre en todas las áreas de afloramiento y esa heterogeneidad ambiental puede ser una clave en el desarrollo de cadena alimentaria corta en el área San Juan (sur de 15°S): diatomeas-clupéidos (Walsh y Dugdale 1972). La distribución de especies pelágicas se ha observado en asociación con gradientes de temperatura, indicando que este tipo de peces herbívoros usa la pluma de agua fría en áreas de afloramiento para ubicarse, alimentarse y permanecer con los blooms de fitoplancton contenidos en el área de agua aflorada. La anchoveta peruana habita preferentemente en las aguas frías (ACF) y de mezcla: Costeras/Subtropicales (MCS) y otras masas de agua frías y productivas (Swartzman et al. 2008). Aparentemente el rango de distribución está relacionado al tamaño del hábitat favorable (determinado por una escala grande de forzante oceánico y tamaño de stocks de peces). Para sardina, la interrelación con ASS es débil y variable. Las dos especies son vecinas ecológicas pero no análogas ecológicamente. Las diferencias dependen de su relación con la masa de agua y su capacidad de migración muestra ligera preferencia por las ASS. La anchoveta se asocia con aguas costeras frías, debido a que en ellas domina el zooplancton que frecuentemente ingieren. La sardina puede encontrar condiciones de alimento en áreas con abundantes agregaciones dispersas de zooplancton pequeño, filtrable que puede predominar en ASS y aguas de mezcla Costera Subtropical (MCS) y Ecuatorial Subtropical Costera (MESC) (Swartzman et al. 2008).

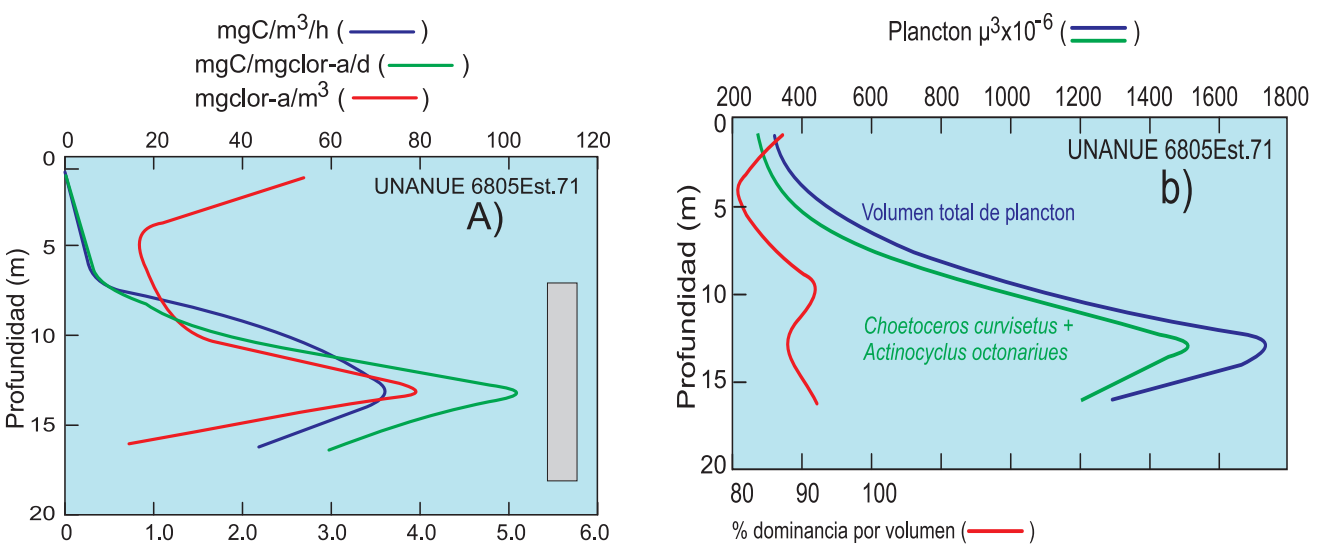


Figura 163.- A) Relación entre producción primaria (mgC/m³/h), índice de productividad (mgC/mgCor-a/d) y ecotrazos de anchoveta. b) Volumen total del plancton (µ3 x10-6) y especies dominantes. Est. 71, Cr. BAP Unanue 6805, 20-31 mayo 1968. Guillén, Calienes e Izaguirre, 1969

Una relación gráfica de ambiente/recurso similar, se obtuvo en la distribución de las dos especies, la anchoveta muy costera y la sardina en el límite de aguas costeras y oceánicas (Calienes y Aquino 1986). Asimismo, existen antecedentes sobre áreas de desove de ambas especies distribuidas dentro de las 100 mn en zonas donde no hay co-ocurrencia espacial, pero si son áreas colindantes (Fig. 121) (Santander y Sandoval de Castillo 1981).

Es posible que los dos tipos de aguas señalados como "aguas azules" y "aguas marrones" (Strikland et al. 1969) estén estrechamente relacionados a los observados por Barber et al. (1971), quienes sugirieron que si se piensa en una cadena trófica corta como hipótesis para explicar la abundancia de anchoveta en aguas peruanas, se asume que la especie debe alimentarse principalmente en las "aguas marrones" (Strickland et al. 1969) desde que en otras zonas es escasa la existencia de células planctónicas con diámetro >5 micras. Asimismo, se sugirió buscar una correlación entre la incidencia de anchoveta y las "aguas marrones" atribuidas a intensos y periódicos afloramientos seguidos por una proliferación del fitoplancton que se mantienen por afloramientos posteriores. Si los peces se alimentan en "aguas azules" se podría anticipar que su principal alimento es el zooplancton Barber et al. (1971).

Un ecosistema natural es estable cuando los procesos biológicos como la natalidad, mortalidad, crecimiento y deterioro, absorción de nutrientes y la eliminación de desechos se encuentran en equilibrio. En dichos procesos los materiales y el flujo de energía pasan por un ciclo. Cuando se agota cualquier material se altera todo el sistema. La ecología de los sistemas naturales estudia la dinámica de la energía, componentes físicos, químicos y la acción del hombre y de los organismos vivos en el medio.

20.4 Producción primaria y potencial productivo trófico

Hay diversos criterios para la evaluación del potencial productivo que podría obtenerse del océano, se hacen estimaciones directas sobre poblaciones cosechables, así como de las tasas de transferencia a través de la cadena alimentaria sobre las que se basan las estimaciones indirectas. La eficiencia de crecimiento o utilización del alimento, ha sido estudiada por varios investigadores (Slobodkin 1961, Schaeffer 1965, Ryther 1969, Cushing 1971, Barber y Chavez 1985, Chavez y Barber 1985).

Una de las formas usadas para estimar el potencial productivo del océano está basada en la dinámica de la cadena alimentaria a partir de producción primaria; usando porcentajes tentativos de eficiencia entre diferentes niveles tróficos. Dentro del programa de estudio de producción primaria y ambiente en el área de 7°S-9°S (Pimentel-Chimbote) del Proyecto OEA/MARPE 1971-85, se calculó la biomasa del segundo y tercer nivel trófico para esa área, siguiendo a Schaeffer (1965), Ryther (1969) y Cushing (1971), iniciadores de los estudios sobre estimación de stocks de peces en base a producción primaria promedio en el área de afloramiento de 4°S-18°S (Guillén et al. 1977, Guillén y Calienes 1981).

20.4.1 Cálculo de producción primaria, secundaria y terciaria

El área entre 7°S y 9°S se caracteriza por una plataforma continental delimitada por la isobata de 100 brazas con mayor amplitud frente a Chimbote (65 mn). La plataforma más ancha a lo largo de la costa peruana se halla entre 7°S-10°S, donde se ubica la gran pesquería de anchoveta. El estudio abarcó las estaciones de invierno y primavera de 1972-otoño 1973, cuando se encontraban condiciones oceanográficas de EN 1972-1973.

Producción Primaria

- Área de afloramiento: $2{,}5\times10^{10}$ m^2
- Producción primaria promedio: 350 gC/m^2/año. Se obtiene una productividad total de $8{,}75\times10^{6}$ tC/año.
- Considerando a la anchoveta como principal herbívoro (80%), asumiendo una eficiencia del 10% y como peso de los herbívoros 10 veces su contenido de carbón, se tiene una producción de anchoveta: 7×10^{6} tC/año.

Producción Secundaria

- Promedio de zooplancton: 800 mL/1000 m^3
- Profundidad: 10 m
- Se tiene una producción total de $0{,}6\times10^{6}$ tC/año en el área.
- Eficiencia $E = \dfrac{7}{0{,}6} = 12\%$

Producción Terciaria

- Producción primaria de 7×10^{6} tC/año
- 1% de producción primaria de 7×10^{4} tC/año
- Producción secundaria $0{,}6\times10^{6}$ tC/año
- 10% de producción secundaria 6×10^{4} tC/año
- Promedio $\dfrac{7+6{,}10^{4}}{2} = \dfrac{13}{2} = 6{,}5\times10^{4}$ tC/año

La producción terciaria obtenida fue de $1,2x10^6$ t de peso húmedo. El resultado estaría dentro de los valores calculados para los stocks de peces de consumo (Mejía et al. 1974).

Los resultados sobre el potencial productivo de peces cuantificaron tentativamente la riqueza de esa importante área, pero tuvieron mayor importancia por mostrar la diversidad de implicaciones al establecer relaciones entre las variables bióticas y abióticas del ambiente, que induce a considerar la necesidad de centralizar la atención en problemas específicos que ayuden a una mejor comprensión de la estructura de la cadena alimentaria. En la Tabla 21 se compara la información usada para la estimación de stocks de peces del afloramiento costero en una extensa área, 4°S-18°S (Ryther 1969, Cushing 1971, Chavez y Barber 1985) y para el área Pimentel-Chimbote, 7°S- 9°S (Guillén et al. 1977, Guillén y Calienes 1981).

La eficiencia de utilización de producción primaria en términos de carbono-anchoveta estaría disminuida al faltar el fitoplancton en la cadena alimenticia de aguas peruanas (Beers et al. 1971). En relación a esto, se debe puntualizar que en el año 1972 durante el desarrollo de El Niño la producción primaria fue 1/3 de lo normalmente encontrado en el área (Guillén y Calienes 1981), lo que tuvo relación con la baja biomasa de anchoveta calculada por métodos de evaluación del stock (Valdivia 1976).

Para la correlación entre nutrientes, clorofila y carbono usando tasas oxidativas de C: N: P de 106:16:1 por átomos (Fleming 1940) y aplicadas por Redfield et al. (1963) en el área 7°S-9°S, en la capa de 0-25 m y dentro de los 100 km de la costa, se obtuvieron valores para C:Si:P de 11:9:1 y de 13:9:1 fuera de los 100 km, que indicarían a los silicatos como nutrientes limitantes para la producción primaria (Guillén et al. 1977).

20.4.2 Producción Secundaria

Es posible obtener estimados de producción primaria en diferentes áreas marinas usando incubación *in situ* y análisis de laboratorio; también se pueden conseguir estadísticas de pesca de peces comerciales en el otro extremo de las cadenas alimentarias. Sin embargo, la información de la producción secundaria en los niveles tróficos intermedios y la de predadores superiores no comerciales (tenóforos, medusas) es más difícil de obtener. La producción secundaria puede ser estimada en base a datos de campo, estudios experimentales y modelos.

1. **Estudios en ambientes naturales.-** La producción de una población de zooplancton es definida como la cantidad total de nueva biomasa producida en una unidad de tiempo, sin considerar si sobrevive hasta el final del periodo.

$$B = N.w$$

Donde:

N = Número de individuos en la población

B = Biomasa

w = Peso medio de un individuo

La producción total (Pt) durante un intervalo de tiempo (t_1 a t_2) puede resumirse como:

$$P_t = (N_1 - N_2)\frac{\bar{w}_1 + \bar{w}_2}{2} + (B_2 - B_1)$$

Pt cambia con el tiempo para cualquier población debido a que el zooplancton crece a diferentes tasas durante su ciclo de vida. Los números 1 y 2 indican valores obtenidos en tiempos 1 y 2 respectivamente y B_2-B_1 representan el incremento de biomasa durante cierto tiempo.

Tabla 21.- Estimado de producción de peces en base a producción primaria y a la extensión del afloramiento (Adaptación de Chavez y Barber, 1985)

Información	Ryther (1969)	Cushing (1971)	Chávez y Barber (1985)	Guillén y Calienes (1981)
Área	4-18°S	4-18°S	4-18°S	07-09°S
Área (m^2)	$6,0 \times 10^{10}$	$47,9 \times 10^{10}$	$18,2 \times 10^{10}$	$2,5 \times 10^{10}$
gC/ m^2 x año	300	235	1234	402
g/C x año	$1,8 \times 10^{13}$	$1,1 \times 10^{14}$	$2,2 \times 10^{14}$	1×10^{7}
Producción de anchoveta (t)	21,6	20,15	22,5	8

Lo ideal sería seguir los cambios en número de individuos y crecimiento por un período y bajo condiciones naturales; sin embargo, estas condiciones no son factibles en el mar. Es imposible mostrar la misma masa de agua por un tiempo suficientemente largo para obtener medidas de crecimiento; usualmente lo que puede lograrse es tratar de seguir cambios en los 200 números y pesos de los distintos estadios de vida de las especies abundantes, como los copépodos que tienen clases de edad identificables y son frecuentemente seleccionados para medidas de producción.

2. **Estudios experimentales**.- Debido a la dimensión de los océanos y al constante movimiento de las aguas es necesario estudiar algunos procesos bioceanográficos en condiciones experimentales:

– Experimentos a escala de laboratorio con estudios de organismos individuales en volúmenes pequeños de agua.

– Experimentos cerrados de ecosistemas realizados en grandes contenedores de agua natural, a fin de conocer y examinar la interacción de varios niveles tróficos y su respuesta a perturbaciones.

3. **Modelamiento.-** Modelos de simulaciones computarizadas en los que se incluyen procesos biológicos e interacciones ecológicas y la influencia de parámetros físicos y químicos que ocurren en el mar.

20.4.3 Subsistema microbiano

La regeneración de nutrientes en el mar es una parte vital de interacción entre diferentes niveles tróficos bajos y altos, que depende de la actividad de bacterias y de protozoos planctónicos actuando en un subsistema o circuito microbiano acoplado a la clásica cadena alimenticia formada por fitoplancton-zooplancton y peces (Fig. 164). El detritus, formado por los productos de excreción de fitoplancton, zooplancton, necton y de estructuras de organismos, es descompuesto por bacterias y protozoos que utilizan el detritus rico en energía para el crecimiento. Las bacterias solo pueden utilizar los materiales orgánicos solubles liberados por procesos fisiológicos, en este caso las bacterias convierten eficientemente los nutrientes disueltos en biomasa particulada. La producción de bacterias resultante es consumida por protozoos y algunos organismos (Lalli y Parsons 1993).

El número de bacterias en la zona eufótica de océanos en generalmente alrededor de $5x10^6$ mL^{-1} y en aguas profundas de los océanos, el número alcanza a 10^8 mL^{-1}. Su concentración es controlada por el consumo o prefación del nanoplancton, especialmente varios protozoos y también algunas larvas del macrozooplancton son capaces de capturar bacterias. Los organismos filtradores como copépodos y eufáusidos no se alimentan directamente de bacterias porque sus apéndices filtradoras son inadecuadas (muy gruesas), para retener pequeñas partículas.

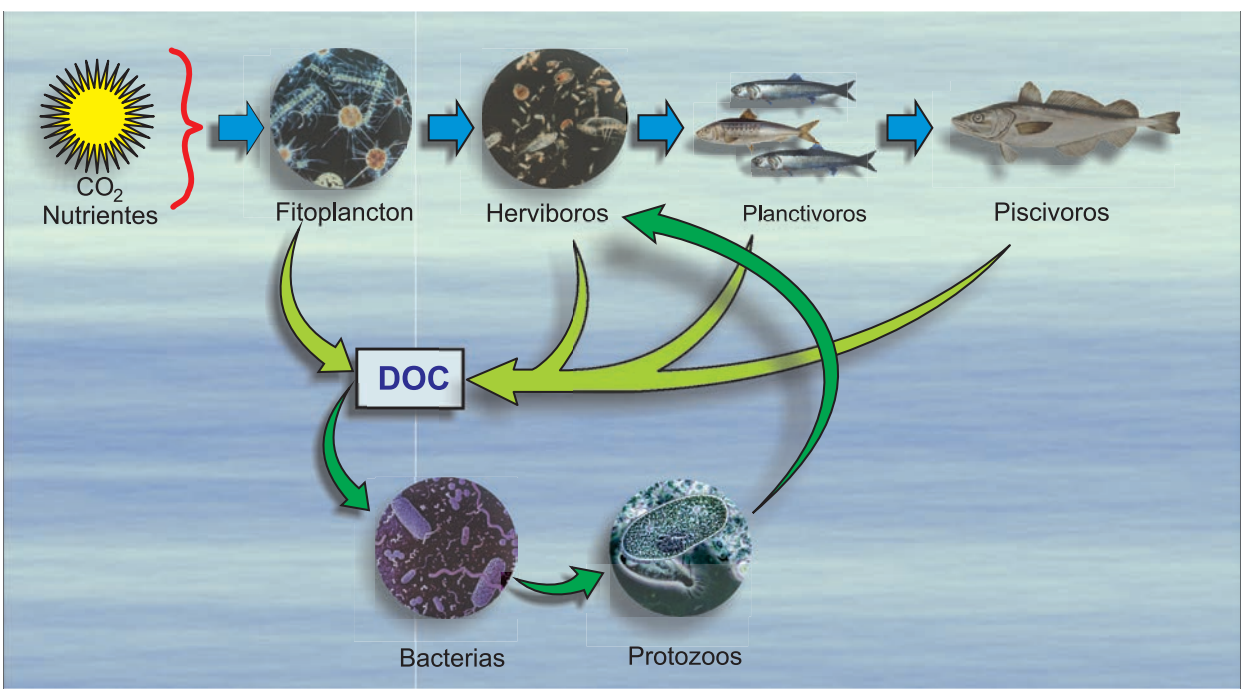


Figura 164.- Esquema sobre acoplamiento del grazing a la cadena alimentaria pelágica: a) fitoplancton - peces piscívoros y b) subsistema microbiano: bacterias y protozoos. COD como producto metabólico es usado por bacterias heterotróficas. Lalli y parsons, 1993

La actividad de bacterias está ligada a las cadenas alimenticias y los cambios en biomasa de fitoplancton están estrechamente relacionados en tiempo y espacio con cambios en actividad de bacterias. La figura 165 muestra que al incrementar la clorofila de 0,5 a 100 µg/L, la densidad de bacterias se incrementa de 10^6 mL^{-1} a $3x10^7$ mL^{-1}. La relación entre incremento del fitoplancton e incremento microbiano, es menor a muy bajas concentraciones de clorofila (<0,5 $\mu g/L^{-1}$), donde las bacterias son más numerosas de lo esperado, lo cual indicaría que en aguas oligotróficas, las bacterias constituyen la biomasa dominante y su abundancia es independiente de la pequeña cantidad de fitoplancton. En aguas donde las concentraciones de nutrientes son muy bajas y limitantes, puede haber una competencia por esos elementos entre bacterias y fitoplancton. En esas circunstancias, la predación de los protozoos sobre las bacterias podría influir en el resultado de la competencia.

Al final de un bloom de fitoplancton cuando las células entran en etapa de envejecimiento hay una acumulación de fito-detritus y un incremento de metabolitos disueltos. Precisamente en ese momento, las bacterias pueden usar esa fuente de energía y multiplicarse grandemente; el mayor número de bacterias ocurre en la picnoclina donde se acumula el fito-detritus con el hundimiento. Allí, la descomposición realizada por ellas contribuye a formar la zona de mínima de oxígeno en aguas estables.

Se estima que las bacterias usando el fito-detritus o metabolitos orgánicos disueltos para su crecimiento, utilizan hasta 50% o más del carbón fijado en la fotosíntesis. Entre el nanoplancton, los zooflagelados heterótrofos son muy voraces en el consumo de bacterias y están usualmente presentes en concentraciones de 10^3 mL^{-1}, cuando el número de bacterias comienza a incrementar, los zooflagelados responden consumiendo más bacterias. El zooplancton pequeño que realiza esta alimentación es importante en transferir la producción de bacterias a niveles más altos, a su vez, el grupo constituye una fuente de alimento para organismos grandes especialmente crustáceos filtradores.

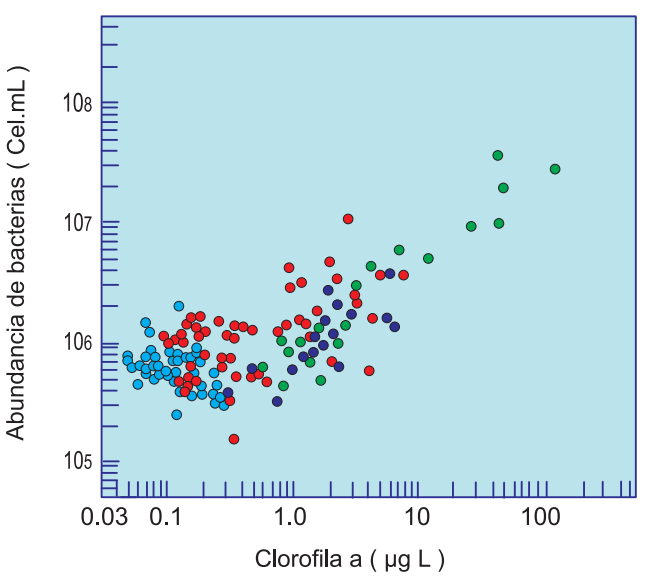


Figura 165.- Características entre concentraciones de clorofila (µg/L) y bacterias (cel.mL) en la zona eufótica. Datos: Giro del Pacífico norte (o), bahía de Southern California (●). Lalli y Parsons, 1993

Los estudios de la actividad microbiana son relativamente nuevos en oceanografía biológica, debido a su pequeño tamaño y a dificultades asociadas con la colección de material, preservación e identificación. Sin embargo, hay necesidad de conocer el impacto de este ciclo sobre la producción primaria en términos de la competencia de nutrientes, su reciclamiento y sobre la producción secundaria, como un enlace entre la producción bacterial y su consumo por niveles tróficos superiores (Lalli y Parsons 1993).

REFERENCIAS*

Cadenas Alimentarias

Barber RT, Chavez FP. 1985. La productividad de las aguas frente a las costas del Perú. CPPS. Boletín ERFEN. 15:13.

Barber RT, Chavez FP, Kogelschate JE. 1985. Biological effects of El Niño. In Ciencia, Tecnología y Agresión Ambiental: El Fenómeno El Niño. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Lima-Perú. 399-438.

Barber RT, Dugdale R, Mc Isaac J, Smith RL. 1971. Variaciones en el crecimiento del fitoplancton asociadas con la procedencia y el condicionamiento del agua aflorada. Inv. Pesq. 35 (1): 171-193.

Beers IR, Stevenson MK, Eppley RV. Brooker ER. 1991. Composición, distribución del fitoplancton en la región de afloramiento de las costas peruanas. Investigación Pesquera. 35 (1):43-59.

Chavez FP, Barber RT. 1985. La productividad de las aguas frente a la costa del Perú. CPPS. Boletín ERFEN 15:9-13.

Cushing DH. 1971. Upwelling and the production of fish. Adv. Mar. Biol.9: 255-334.

Espinoza P, Bertrand A. 2008. Revisiting Peruvian anchovy (*Eng aulis ring ns*), trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. Progress in Oceanography Vol. 79 (2-4): 215-227.

Fleming R. 1940. The composition of plankton and units for reporting populations and production. Proc. 6th Pacific Sci. C 535-540.Conr. Pacific Csi. Ass. Vancouver 3: 535 –540.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

Guillén O, Calienes R. 1981c. Upwelling of Chimbote. In: Coastal Upwelling, Richards F. (ed.): 312-326. American Geophysical Union, Was. DC., USA.

Guillén O, Calienes R, Izaguirre de rondán R. 1969. Contribución al estudio del ambiente de la anchoveta (*Eng aulis ring ns* J.). Bol. Inst. Mar Perú, Vol. 2 (2): 49-76.

Guillén O, Calienes R, Izaguirre de Rondán R. 1977. Medio Ambiente y Producción Primaria frente al área Pimentel- Chimbote. Bol. Inst. Mar Perú. 3: 107- 159.

Jordán R, Chirinos de Vildoso A. 1965. La anchoveta (*Eng aulis ring ns* J.). Conocimiento actual sobre su biología, ecología y pesquería. Inst. Mar Perú, Inf. 6: 3-48.

Lalli M, Parsons TR. 1993. Biological Oceanography. An Introduction. Pergamon Press Inc. NJ, USA, 301 pp.

Landry MR. 1977. A review of important concepts in the trophic organization of pelagic ecosystems. Helgol Wiss Meeresunters 30:8–17

Mattisen O, Thorner R, Trumble R, Blackburn M. 1978. Food consumption of pelagic fish in an upwelling area. Reprinted from Upwelling Ecosystems. Springer-Verlag, Heidelberg, in German, 1978 pp: 111-123.

Mejía JM, Egli P, Leclere A.1974. Evaluating multireservoir opertaing rule. Water resources Research, Vol. 10, N° 6.

Parsons TR, Takahashi M. 1973. Biological Oceanographic Processes. Pergamon Press, NY.186 pp.

Redfield A, Ketchum B, Richards F. 1963. The influence of organisms on the composition of sea water. The Sea 2, Hill MN (ed.): 26-27. Willey, NY.

Rojas de Mendiola B. 1971. Some observations on the feeding of the Peruvian anchoveta *Eng aulis ring ns* J. in two regions of the Peruvian coastal. In: Fertility of the Sea, Costlow J. (ed.), Vol. 1: 417-440.

Rojas de Mendiola B. 1978. El alimento de la anchoveta *Eng aulis ring ns* J. en un área de afloramiento (San Juan). Inf. Inst. Mar Perú, N° 49: 1-16.

Ryther JH. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. Science, 166:72-76.

Shaeffer M.1965. The potential harvest of the sea. Trans Amer. Fish. Soc. 94: 123-128.

Santander H, Sandoval de Castillo O. 1981. El ictioplancton en el área norte del Perú en noviembre de 1973. Pp: 234-243. In LM Dukie and JE Valdivia (eds.) Investigación cooperativa de la anchoveta y su ecosistema (ICANE) entre Perú y Canadá. Bol Inst Mar Perú-Callao. Volumen Extraordinario (with English abstract).

Slobodkin L. 1961. Growth and regulation of animal populations. Holt Rinchart and Windston, NY, 184 pp.

Strickland JDH, Eppley RW, Rojas de Mendiola B. 1969. Poblaciones de fitoplancton, nutrientes y fotosíntesis en aguas costeras peruanas.Bol. Inst. Mar Perú Vol. 2 (1): 4-45, 1969.

Swartzman G, Bertran A, Gutierrez M, Bertrand S, Vasquez L. 2008. The relationship of anchovy and sardina to water masses in the Peruvian Humboldt Current System from 1983-2005. Progress in Oceanography 79: 228-237.

Valdivia J. 1976. Aspectos biológicos del Fenómeno El Niño 1972-73. Parte II: La población de la anchoveta. 80-93.In Reunión de trabajo sobre el fenómeno conocido como El Niño. FAO. Informes de Pesca 185. Roma.

Walsh JJ, Dugdale RW. 1972. Nutrient submodels of phytoplankton production in the sea. In: Nutrient in Natural Waters, Allen HE. and Kramer JR. (eds.). John Wiley & Sons, Inc.

21. EL NIÑO

21.1 Características Generales

El Niño es el nombre que se ha dado a una serie de cambios en la atmósfera y océano que se extienden en el Pacífico desde Australia y Asia (lado occidental) hasta Sudamérica (lado oriental) del Pacífico sur. El Niño se refiere principalmente a la presencia de aguas superficiales cálidas que fluyen hacia el sur a lo largo de la costa del Ecuador y norte del Perú. Las alteraciones fueron relacionadas con la intensificación de una corriente cálida proveniente del Golfo de Guayaquil (Eguiguren 1894). El término El Niño, actualmente se aplica a eventos interanuales de aguas anormalmente calientes, nivel del mar alto, termoclina profundizada y gran incremento de lluvias que se extienden en la mayor parte del Pacifico tropical Este.

El fenómeno El Niño es conocido por siglos, un recuento histórico desde 1891 cuando ocurrieron alteraciones climáticas en el norte de Perú, indica que el nombre fue dado inicialmente por pescadores de Paita que observaban esas anomalías cerca de Navidad (Chirinos de Vildoso 1984). Asimismo, se relacionó las alteraciones con la intensificación de una corriente cálida proveniente del Golfo de Guayaquil hacia la costa peruana (Schott 1925).

El desarrollo histórico de la teoría sobre dinámica de la onda de El Niño, fue revisada describiendo una simulación numérica de una onda ecuatorial Kelvin dirigida al borde Este Enfield (1981). Antes de los años 60, se pensó que los efectos de EN fueron limitados a la región de Sudamérica, especialmente Perú, asumiéndose que el fenómeno resultaba del debilitamiento de vientos sureste.

Las características promedio de la circulación ecuatorial y sus alteraciones en el Pacífico controlan gran parte de variabilidad interanual de patrones del clima, no solo en el Pacífico tropical, sino también en latitudes templadas; el fenómeno es llamado ENSO o ENOS (El Niño/Oscilación del Sur), considerando el acoplamiento océano-atmosfera y relajación de los vientos, trade winds ecuatoriales (Bjerknes 1966). Se caracteriza por un cambio en los vientos y un calentamiento anormal del mar en macroescala, fuera de la costa de Sudamérica, con lluvias a lo largo de las costas áridas de Perú. La consecuencia final es el daño en el ecosistema de afloramiento, especialmente en las pesquerías y su repercusión económica (O'Brien et al. 1981).

El debilitamiento de vientos ocurre al oeste de 140°W, la relajación no podía tener lugar en todo el recorrido hasta Sudamérica, Wyrtki (1975) propuso una relajación ecuatorial media que se propaga hacia el este en la forma de una onda downwelling Kelvin, profundizando la estructura térmica y elevando el nivel del mar. Esa hipótesis se conoce como teoría de onda dinámica de EN. El modelo de la profundización de la termoclina en el borde Este del Pacífico sur representa el intenso calentamiento del evento; la respuesta en el ecuador es propagada hacia el polo por una onda Kelvin atrapada en la costa, generándose un flujo hacia el polo, el cual es capaz de trasladar agua ecuatorial cálida a lo largo de las costas de Ecuador y Perú. Subsecuentemente, hay una separación del flujo hacia el polo desde la costa (Hulburt et al. 1976) debido a la propagación de una onda interna Rossby hacia el oeste.

Una nueva teoría, mostró que El Niño no se debe al debilitamiento de los vientos del sureste sobre las aguas de Perú, sino que vientos sureste excesivamente fuertes se presentan dos años antes en el Pacífico Central e intensifican el giro subtropical en el Pacífico sur fortaleciendo la Corriente Ecuatorial del Sur, incrementando el nivel del mar y acumulando agua en el lado oeste del Pacífico ecuatorial (Wyrtki 1975). Tan pronto como la fuerza del viento se relaja en el Pacífico Central, el agua acumulada fluye hacia el lado Este, generando la invasión de agua caliente y la profundización de la termoclina frente a Ecuador y Perú.

Por lo tanto, una condición para la aparición de EN es el gran debilitamiento de los vientos alisios sureste, del cual depende el grado o intensidad del evento. Consecuentemente, la celda de alta presión (H) del Pacífico sur se debilita y se reduce apreciablemente.

Analizando la interrelación entre las anomalías térmicas y la Oscilación del Sur, se encontró que su frecuencia varía y ocurre con intensidad variable (Bjernes 1966). El índice de la Oscilación del Sur expresa la diferencia entre la presión atmosférica de la Isla de Pascua en Chile y la ciudad Darwin en Australia. En la Isla de Pascua se encuentra el centro del Anticiclón del Sur, que es el principal sistema de altas presiones y tiene grandes variaciones interanuales. En condiciones normales cuando la diferencia de presiones es alta, los vientos alisios del Anticiclón del Pacífico se intensifican hacia Indonesia que es un área de baja presión (Baja Indonesia) y donde existe el agua más cálida del globo con gran variación estacional. Dichos vientos originan la Corriente Ecuatorial Sur que transporta agua de Este a oeste, acumulando calor por la radiación solar en su recorrido hacia el oeste y originando desequilibrio en ambos lados del Pacífico; este efecto no ocurre solo en la superficie sino que la acumulación del agua caliente eleva el nivel del mar en el lado occidental u oeste, donde la termoclina y la capa de mezcla son

profundas. En el lado opuesto del Pacífico Este son menos profundas y el nivel del mar es más bajo.

La mayoría de teorías sobre el origen de El Niño señala que es resultado de vientos anómalos en el Pacífico occidental tropical. La zona de aguas cálidas se iría ampliando, originando una migración del área de baja presión-Indonesia hacia el Este (Chavez 1987). Los vientos anómalos que soplan al oeste del sistema de baja presión en Indonesia, crearían ondas que modifican la estructura del océano Pacífico, hundiendo la termoclina y nutriclina en el Pacífico oriental tropical. El Niño representa una descarga de la energía hacia el Este y hacia los polos. La redistribución del agua que ocurre durante el evento procede de oeste a Este en la zona ecuatorial y desde allí hasta las costas de América del Sur.

21.1.1 Eventos oceanográficos durante El Niño

Para comprender el fenómeno El Niño (EN) debe conocerse los diferentes procesos oceánico-atmosféricos en macroescala, es decir en todo el océano Pacífico. En base a esto se ha reunido información sobre las características analizadas en diferentes aspectos (Cane 1983, Rasmusson y Wallace 1983, Barber y Chavez 1983).

En la distribución del ciclo anual de la Temperatura Superficial del Mar (TSM) del Pacífico ecuatorial tropical, el lado oeste (Australia) es caliente y el Este (Sudamérica) es frío, esto refleja la distribución del contenido de calor en el océano. Hay una variación anual pequeña en la región oeste de la línea de fecha (180°) que es la mayor piscina de agua caliente de los océanos. La mayor variabilidad en el Pacífico tropical ocurre entre Sudamérica y los 140°W, entre las latitudes de 3°N a 15°S. Esta región también es la más fría que el promedio para los trópicos, la mayor parte del flujo de esta agua relativamente fría es traída desde el sur por el sistema de la Corriente del Perú. El mayor flujo hacia el oeste es a través de la Corriente Ecuatorial Sur derivada en esa dirección por los vientos dominantes. El afloramiento costero y el ecuatorial son fuentes de temperatura fría en la región. El agua que fluye a través de esa región es calentada fuertemente por la atmósfera, incrementando su temperatura en varios grados en su recorrido hacia el Pacífico oeste.

21.1.2 Ciclo de TSM en el Pacifico Tropical Este

La región descrita anteriormente es calentada a través del año y las variaciones de temperatura son principalmente consecuencia de la dinámica de la amplitud o dimensión de la cuenca del océano más que de procesos termodinámicos locales. Las variaciones del flujo del calor superficial constituyen una respuesta a cambios en la TSM (Cane 1983). En la dinámica de la TSM del Pacífico ecuatorial los vientos SE, se relajan y causan que el flujo de la Corriente Peruana y la Corriente Ecuatorial Sur sean lentos; desde que el calentamiento superficial no decrece, las aguas superficiales se vuelven más calientes. El debilitamiento de los vientos también reduce el afloramiento ecuatorial y costero, disminuyendo la fuente de agua fría. Estos procesos locales son reforzados por influencia lejana, las aguas al oeste son siempre calientes y su advección hacia el Este lleva a ese lado un calentamiento.

Durante un año normal la única vez que hay fuerte flujo hacia el Este a lo largo del ecuador y Este de las Islas Galápagos, es durante enero-marzo y en abril, cuando ocurre el calentamiento. Varios estudios indican que estos cambios son la respuesta del océano al debilitamiento de los vientos Este a lo largo del ecuador en octubre-diciembre y enero –marzo, especialmente los vientos del Pacífico central y oeste.

21.1.3 Características típicas del fenómeno El Niño

A diferencia de los océanos Indico y Atlántico, la variabilidad interanual en el Pacífico tropical es tan grande como la anual. En muchos aspectos esta variabilidad es de naturaleza bimodal tomando una forma en los años de El Niño y otra en los años de no-Niño o La Niña. Todos los eventos cálidos son diferentes, pero no hace mucho ha surgido una imagen o definición teórica de las relaciones entre la Oscilación del Sur y El Niño, considerando algunas características comunes en base al análisis de registros de varios eventos climáticos como patrones de presión, temperatura del aire, lluvias y temperatura superficial del mar en trópicos y subtrópicos (Rasmusson y Wallace 1983, Cane 1983). Se han determinado características canónicas, típicas del evento, basándose en que muchos aspectos de El Niño están unidos estrechamente al ciclo anual de temperatura, con lo que se sumariza el conocimiento sobre el fenómeno.

21.1.3.1 Condiciones preliminares

Los vientos Este son más fuertes que el promedio en el Pacífico ecuatorial oeste por lo menos dieciocho meses antes de un evento intenso de EN y, tienden a mover el agua del Pacífico Este hacia el lado oeste, consecuentemente, el nivel del mar es anormalmente alto en el oeste y bajo en el Este. Al mismo tiempo, la termoclina en el oeste es más profunda que el promedio. En resumen El Niño, es el resultado de la respuesta del Océano Pacífico ecuatorial a la fuerza atmosférica causada por los vientos (O'Brien et al. 1981). Los modelos que existen han sido capaces de predecir algunos aspectos del ENSO con un año de anticipación (Enfield 2001).

Inicio

El Niño se origina en los trópicos del Pacífico oeste a mucha distancia de la costa de Sudamérica. Ahí se encuentran piscinas profundas del agua más caliente de los océanos del mundo y la profundidad de la capa de mezcla es de 50 a 100 m, con temperaturas de 29 °C cubriendo un área muy grande. Cada cierto tiempo los vientos sureste reducen su fuerza y la piscina caliente comienza a moverse lentamente hacia el Este, a lo largo del ecuador a 1000 km/mes. En un tiempo, generalmente de 12 a 18 meses, los vientos recobran su fuerza, la piscina caliente en el Pacífico oeste es restablecida y el proceso está listo para comenzar nuevamente.

Los eventos ENSO no son idénticos, ni su ocurrencia es estrictamente periódica. El traslado hacia el Este de la piscina caliente varía y también el tiempo antes de retirarse hacia el oeste. La intensidad del ENSO definida por la temperatura superficial a lo largo del ecuador varía considerablemente.

El inicio de EN es la forma de respuesta del océano ecuatorial a un debilitamiento persistente a gran escala de los vientos del oeste. El océano se relaja originando una nueva configuración, en la cual la termoclina del oeste y capa de mezcla son más superficiales.

En el periodo de octubre-diciembre del año anterior a El Niño, se nota una anomalía térmica positiva extendiéndose a través del Pacífico sur entre los 15°S y 30°S con proyección hacia el norte a través del ecuador cerca de la línea de cambio de fecha (180°). En setiembre u octubre los Alisios comienzan a disminuir a lo largo del ecuador, al oeste de la línea de fecha y en respuesta el nivel del mar comienza a relajarse.

21.1.3.2 Desarrollo

Los eventos de El Niño usualmente coinciden con el calentamiento anual costero, interactuando con las condiciones medias, al traer aguas superficiales calientes y profundizando la termoclina. El calentamiento de la costa de Sudamérica comienza en diciembre o enero, incrementando de enero a junio. Las aguas que se desplazan con El Niño en la costa peruana, presentan la forma de una lengua cálida de 34,8-32 ups (salinidades propias de la región tropical), pegada a la costa en su avance hacia el sur o sureste, afectando el afloramiento costero y alterando el ambiente marino (Zuta 1973). Dentro de la lengua se desplazan especies biológicas de la zona ecuatorial y tropical.

En los primeros meses es difícil distinguir entre el calentamiento estacional normal y las condiciones de un evento anómalo. Los picos anómalos son en abril, mayo o junio, al mismo tiempo el nivel del mar se incrementa en una franja estrecha a lo largo de la costa de Sudamérica y la termoclina se profundiza. También hay evidencia de que ocurre un fuerte flujo hacia el sur en la costa y las anomalías de TSM en el ecuador (180°) persisten a través de ese período. Al mismo tiempo hay anomalías de vientos oeste a lo largo del ecuador desde los 100°W hasta 170°E (Cane 1983).

Durante seis meses más o menos después del pico de TSM en la costa, la anomalía se extiende al noroeste (NW) y luego hacia el oeste a lo largo del ecuador hasta que se une con la anomalía del Pacífico central (Fig. 179). El agua caliente entonces abarca un cuarto del globo y para el período octubre-diciembre, la TSM en la costa está solo ligeramente sobre lo normal aunque las isotermas más frías todavía están significativamente más profundas que lo normal. Los cambios del viento oeste asociados con El Niño reducen la fuerza de la Corriente Ecuatorial Sur hacía el oeste y el nivel del mar declina en el oeste e incrementa en el Este del Pacífico.

21.1.3.3 Fase madura

En las características canónicas de EN hay otro calentamiento que ocurre en la costa al comenzar diciembre, con un pico al inicio del siguiente año; sin embargo, esta vez la TSM decrece bruscamente volviéndose más fría que lo normal en marzo. Las anomalías positivas de temperatura permanecen en el Pacífico central y Este en la primera parte del año, desapareciendo conforme las aguas frías se extienden desde la costa de Sudamérica hacia el oeste, alcanzando hasta los 140°W en junio y posteriormente hasta la línea de fecha. Durante ese periodo los vientos recuperan su patrón normal (Fig. 166).

21.1.4 Marco teórico

Una teoría completa sobre El Niño implica que los cambios de TSM influyen en la circulación atmosférica y causan el acoplamiento de dos vías: la atmósfera y el océano. Por lo tanto, se requiere comprender la respuesta del océano a los factores meteorológicos.

En el marco teórico se consideran primero los procesos adiabáticos que alteran la estructura térmica del océano (Cane 1983). Muchos cambios parecen ocurrir siguiendo la teoría basada en las variaciones del viento que indica el rol especial de la onda ecuatorial, por lo que la respuesta adiabática del océano puede ser analizada como la suma de ondas libres y forzadas. En las escalas de espacio y tiempo de los eventos de El Niño, son importantes solo dos tipos de movimientos**:** ondas ecuatoriales Kelvin y ondas Rossby. El principal balance dinámico en el océano fuera del ecuador es el geostrófico entre la fuerza Coriolis y el de gradientes de presión; este balance es característico de las ondas Rossby. En resumen, las ondas Kelvin y Rossby son los agentes de reajuste a las anomalías de la intensidad del viento, cuando la termoclina en el Pacifico Este desciende y la del oeste asciende (Enfield 2001).

Las características especiales de movimientos ecuatoriales son esenciales para el fenómeno El Niño. Un cambio en el viento genera una respuesta más fuerte en el ecuador que en otra parte del océano. Mientras las ondas Rossby son generadas por el viento y se propagan al oeste, están confinadas ecuatorialmente, son tres veces más lentas que las ondas Kelvin y su velocidad decrece con el cuadrado de latitud; las ondas Kelvin llevan energía hacia el Este, son muy rápidas y pueden cruzar el Pacífico en menos de tres meses.

En las bajas latitudes, el océano responde rápidamente a oscilaciones intraestacionales en el campo de viento, por lo cual, el proceso dinámico de equilibrio es reducido por una serie de ondas Kelvin y Rossby. Aunque cada onda Kelvin se propaga rápidamente a través de la cuenca oceánica, el proceso de relajación requiere más tiempo con múltiples eventos de ondas hasta alcanzar un nuevo equilibrio, cuando se dice que el evento alcanza la "fase madura" estableciendo el estado o condición para volver a la recuperación de la fase normal o a la fase de condiciones frías (La Niña).

El proceso de relajación y su constituyente, las ondas Kelvin, continúan a lo largo del borde Este en ambos hemisferios (norte y sur). En efecto, ellas voltean en la costa de Ecuador y continúan hacía el polo como ondas costeras. La amplitud de la onda Kelvin es determinada por su valor inicial en el lado oeste del Pacífico, más la cantidad añadida por la fuerza del viento conforme se propaga a lo largo del ecuador. La primera causa del incremento en el nivel del mar en años de El Niño son vientos oeste anómalos (al oeste de la línea de fecha). Después, el segundo pico en el año es debido al colapso masivo de los vientos, al Este de la línea de fecha.

21.2 Ocurrencias de El Niño en el periodo 1965 - 1998

La intensidad de los eventos ha sido clasificada por diferentes investigadores Zuta y Calienes (1990), Zuta y Otiniano (1999) quienes describieron la secuencia de las ocurrencias del fenómeno de El Niño para 5 décadas (Tabla 22). Se han presentado dos eventos El Niño por década, con características diferentes y ciertas típicas o comunes. En base al análisis de las anomalías positivas y negativas respecto al patrón anual de temperatura superficial recopiladas para años cálidos y fríos, se describió su variabilidad en espacio y tiempo para los períodos 1955-1987 (Zuta y Calienes 1990) y 1998-2000 (Tabla 23) (Zuta y Otiniano 1999).

Tabla 22.- Secuencias de eventos de El Niño en las Décadas del 50-90 (Zuta y Calienes, 1990)

Década	El Niño	Categoría
Década del 50	El Niño 1953	Niño Débil (ND)
	El Niño 1957-1958	Niño Intenso (NI)
Década del ´60	El Niño 1965-1966	Niño Moderado (NM)
	El Niño 1969	Niño Débil (ND)
Década del 70	El Niño 1972-1973	Niño Intenso (NI)
	El Niño 1976-1977	Niño Moderado (NM)
Década del 80	El Niño 1982-1983	Niño Extraordinario (NE)
	El Niño 1986-1987	Niño Moderado (NM)
Década del 90	El Niño 1991-1993	Niño Moderado Prolongado (NMP)
	El Niño 1997-1998	Niño Excepcional (NE)

Tabla 23.- Relación de períodos fríos y eventos de El Niño (Zuta y Otiniano 1999)

Periodo pre-Niño	Caracterñisticas térmicas	Periodo El Niño
1964	1 año frío	1965 - 1966 (NM)
1967 - 1968 -	2 años fríos	1969 (ND)
1970 - 1971 -	2 años fríos	1972 - 1973 (NI)
1974 - 1975 -	2 años fríos	1976 - 1977 (NM)
1978 - 1981 -	4 años quasi normales	1982 - 1983 (NE)
1984 - 1985 -	2 años fríos	1986 - 1987 (NM)
1988 - 1990 -	3 años fríos [1]	1991 - 1993 (NMP)
1994 [2]	Condiciones peculiares	Post - Niño
1995 - 1996 -	2 años fríos moderados	1997 - 1998 (NE)

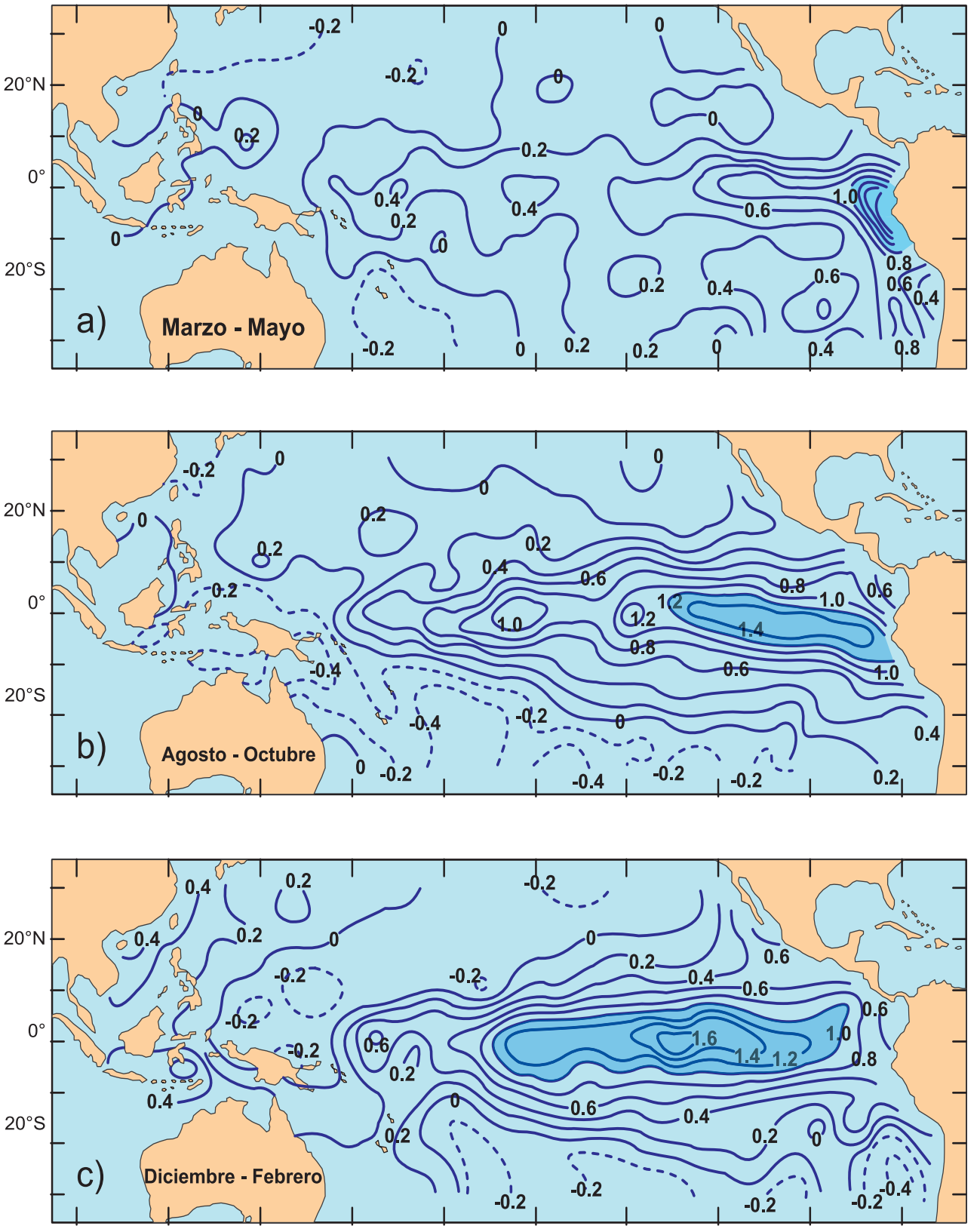


Figura 166.- Características canónicas de El Niño. Anomalías de temperatura superficial del mar (intervalo de 0,2 °C). a) promedio marzo-mayo durante El Niño, b) promedio para los siguientes meses, agosto-octubre, c) promedio diciembre –febrero. Cane, 1983

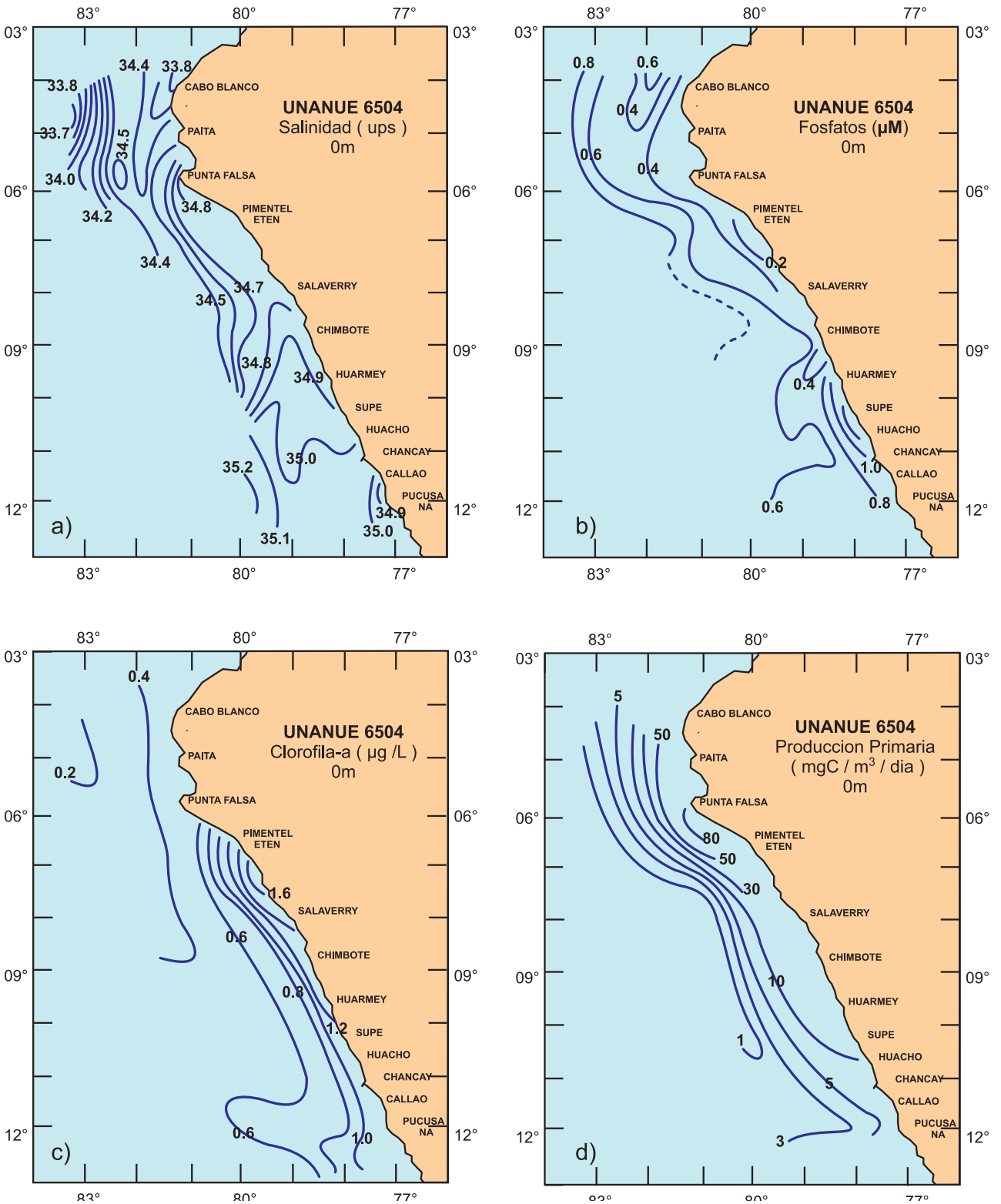


Figura 167.- El Niño 1965. Distribución superficial salinidad, fosfatos, clorofila-a, producción primaria, BAP Unanue 6504.
Guillén y Calienes, 1981b

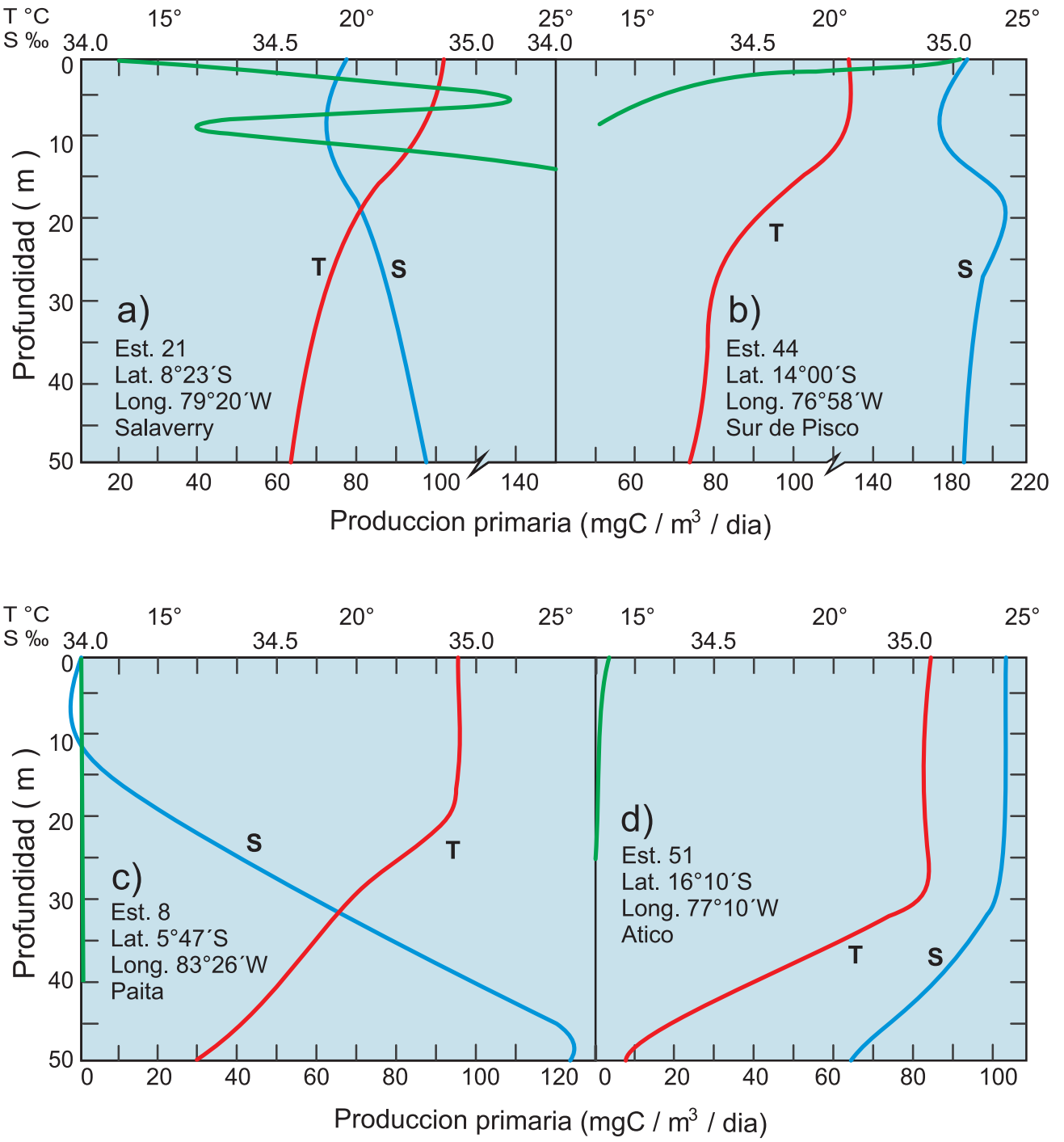


Figura 168.- El Niño 1965. Perfiles de temperatura, salinidad y producción primaria (0-50m), a) áreas de alta productividad: Salaverry (Est. 21), b) sur de Pisco (Est. 44), c) AES, Paita (Est. 8), d) ASS, Atico (Est. 51) BAP Unanue 6504. Guillén y Calienes, (1981 b)

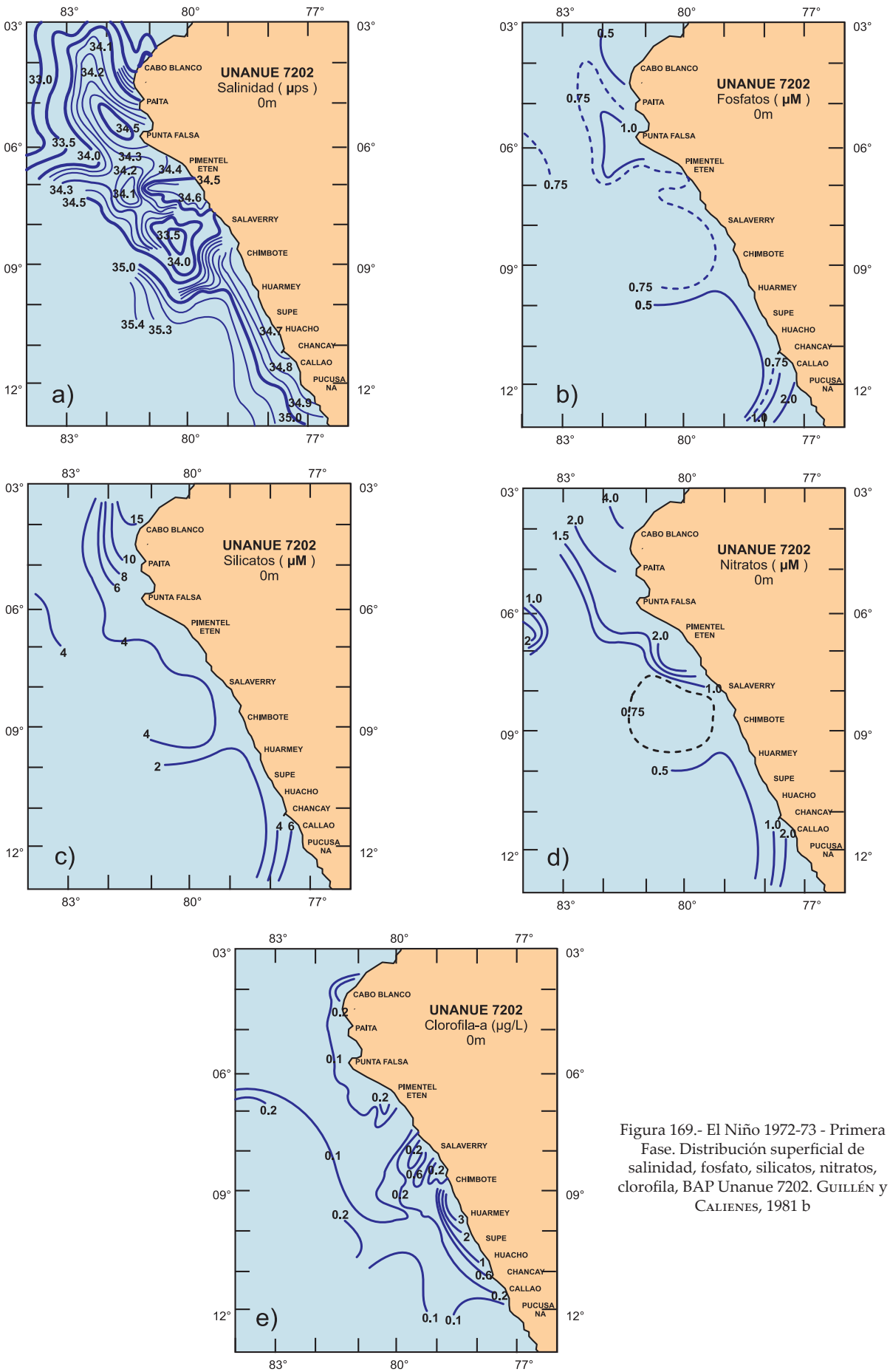


Figura 169.- El Niño 1972-73 - Primera Fase. Distribución superficial de salinidad, fosfato, silicatos, nitratos, clorofila, BAP Unanue 7202. Guillén y Calienes, 1981 b

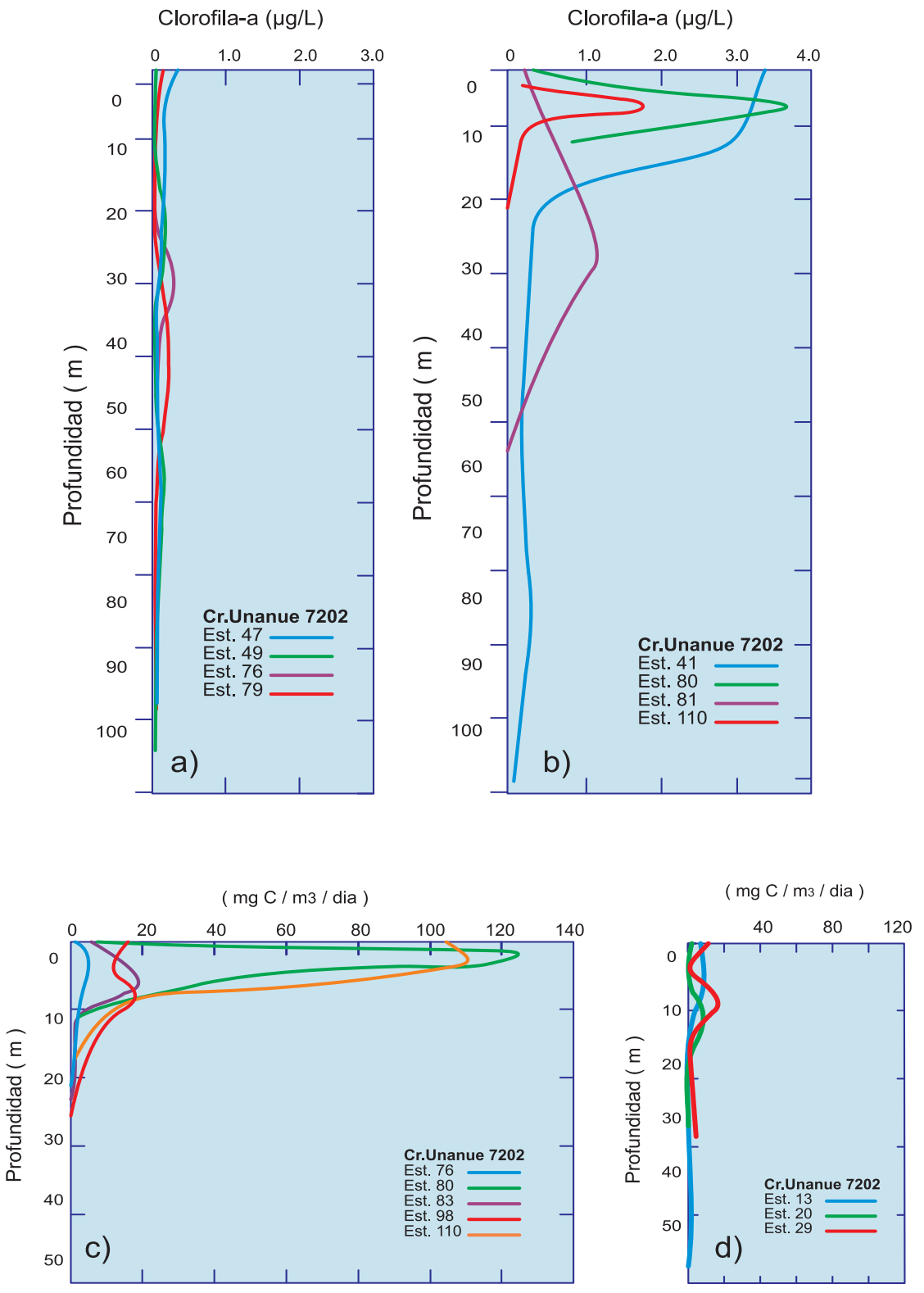


Figura 170.- El Niño 1972-73 - Primera Fase. Distribución vertical de clorofila (µg/L), a) lejos de la costa, b) estaciones costeras, c) producción primaria (mgC/m^3/d) en estaciones costeras, Pimentel (Est. 80), Chimbote (Est. 110), d) lejos de la costa (Est. 13, 20, 29). Guillén y Calienes, 1981 b

Se recopiló las principales características físicas y biológicas (clorofila, producción primaria y fitoplancton) durante los eventos de El Niño ocurridos en 1965, 1972-73 y 1976 (Guillén y Calienes 1981) y adicionalmente, para los eventos posteriores hasta 1998 las que se describirán brevemente.

21.3 El Niño 1965

Apareció con mayor intensidad frente a la costa peruana durante marzo y abril. Al inicio de ese período la lengua de aguas cálidas, Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES), llegó hasta Callao con espesor de aproximadamente 30 m, temperaturas de 24-27 °C y salinidades <34,8 ups en la superficie del mar (Fig. 167 a-d). En abril continuaron las condiciones anómalas y un retiro de las AES hasta 10°S, los nutrientes se caracterizaron por bajas concentraciones de fosfatos <1M; la clorofila varió solo de 0,2 a 1,0 μg/L y la producción primaria fue <1,0 mgC/m^3/d en el área ocupada por las AES (Guillén 1971).

Las aguas costeras frías (<20 °C y 34,8-35,1 ups) estuvieron confinadas a una banda muy costera desde Punta Falsa (6°S), donde se observaron mayores valores de clorofila (1,6 μg/L) y productividad de 80 mgC/m^3/d. La producción total integrada en la columna de agua para la zona eufótica fue más alta en Salaverry y sur de Pisco (Est. 21,44) 1,56 gC/m^2/d, aunque más baja que el promedio del área (Fig. 168 a,b).

Las concentraciones más bajas de las variables correspondieron a las AES, al sur de Paita (Est.8) y ASS al sur de Atico (Est. 51) (Fig. 168 c, d). Las figuras 168 a-d muestran las características de temperatura, salinidad en profundidad de las estaciones mencionadas.

21.4 El Niño 1969

Se considera como un evento débil con anomalías de TSM >4°C, lamentablemente no hay información disponible para describir las características de ese evento.

21.5 El Niño 1972-73

Los eventos de 1957-58 y 1972-73 presentaron dos picos principales de anomalías uno en cada verano, acercándose a condiciones normales en invierno, con cambios bruscos al inicio y fin del evento.

21.5.1 Primera Fase

Las aguas de la región ecuatorial principalmente del Golfo de Panamá tuvieron dos desplazamientos anormales hacia el sur, el primer avance de aguas tropicales (<34,5 ups) en febrero-marzo 1972, alejado de la costa alcanzó hasta 14°S (Pisco) y el segundo en diciembre, muy costero llegó hasta 12°S (Callao) Zuta et al. (1976) (Fig. 169 a-e). En el periodo intermedio hubo un retiro de esas aguas y siguió una intensa incursión de ASS hacia la costa, con las mayores anomalías térmicas. La duración del evento fue de 13 meses, febrero 1972 hasta febrero 1973. La franja costera al sur de 14°S se mantuvo sin mayores alteraciones, las que ocurrieron principalmente entre 7°S-14°S y 17°S-18°S. En febrero y marzo 1972, hubo un buen desarrollo del afloramiento. El Niño 1972 es catalogado de gran intensidad y su magnitud es comparable a la de los eventos 1925-26 y 1957-1958.

En un análisis teórico de EN 1972-73 basado en las características observadas (Zuta 1973), se elaboró un esquema de posible circulación, en el cual Reid (1959) asume que la Extensión Sur de la Corriente Cromwell y la Contracorriente Ecuatorial Sur se unen en un solo flujo: Corriente Peruana Subsuperficial (Perú-Chile Undercurrent) aproximadamente a 6°S (Zuta y Guillén 1970). Lejos de la costa, gran parte de aguas de El Niño se integra a la Corriente Peruana, pero hay indicios de que al culminar la fase inicial y final del evento, parte de las aguas cálidas ecuatoriales retornan al norte a través de un flujo muy costero que vendría a ser parte de la Corriente Costera Peruana (Zuta et al. 1976).

En el verano de 1972 (Cr. BAP/UNANUE 7202-03), las características químicas estuvieron muy alteradas, fosfatos con valores 0,50-0,75 μM, silicatos 2-4 μM, nitratos 0,75-1,0 μM, excepto en el área norte (Fig. 169 b-d). La biomasa de fitoplancton medida en términos de clorofila en la franja más costera, 9°S-11°S fue <l,0 μg/L con máximo entre Chimbote-Huarmey >3,0 μg/L (Fig. 169 e). La distribución vertical de clorofila fue aún más baja y homogénea con la profundidad lejos de la costa (Fig. 170 a,b). En 1972 el contenido en la zona eufótica en Chimbote fue 48 mg/m^2 y promedio 7,4 mg/m^2, menor que el promedio del área (Guillén et al. 1969, Guillén e Izaguirre de Rondán 1973, Guillén et al. 1973).

Las ASS tuvieron las concentraciones más bajas, el promedio de producción primaria superficial fue de 29 mgC/m^3/d, con los valores más altos cerca de la costa. (Fig. 170 a, b). La producción total en la zona eufótica 0,39 gC/m^2/d, tres veces menor que el promedio del área (6°S-9°S). Las concentraciones más altas de producción primaria fueron de 125 mgC/m^3/d en Pimentel y 118 mgC/m^3/d en Chimbote (Est. 80-110) (Fig. 170 c) y lejos de la costa en invierno estuvo muy reducida (Fig. 170 d). En la segunda fase de El Niño 1972, las concentraciones de clorofila variaron entre 0,0- 0,3 μg/L, menores que el patrón de primavera.

En condiciones normales el fitoplancton tiene mayor abundancia en la región norte y central (entre 6°S y 15°S) y el zooplancton es más abundante en el sur.

Durante El Niño 1972-73 se apreció pobreza en el fitoplancton de esas áreas, contrastando con el predominio de zooplancton (Chirinos de Vildoso 1976).

Entre las especies fitoplanctónicas no comunes para la costa peruana se puede mencionar las diatomeas: *Skeletonema costatum* f. *tropicum* y gran número de especies de dinoflagelados: *Ceratium paradoxides, C. gravidum, C. trichoceros. C. azoricum, C. hexacanthum* f. *contortum, C. lunula, C. furca* var. *eugrammum, C. declinatum, C. breve, C. teres, C. carriense, C. massilensii, C. aristinum, C. candelabrum* f. *curvatulum, C. gibberum, Pyrocystis robusta, Peridinium elegans* y especies del género Ornithocerus (Chirinos de Vildoso 1976). Una revisión detallada en relación a masas de agua se puede encontrar en Rojas de Mendiola et al. (1981).

Dentro del zooplancton se identificaron especies de copépodos *Eucalanus attenuatus*, *Temora discaudata*, *T. stylifera*, *Pleuromamma abdominalis*, *P. gracilis*, *Centropages furcatus*, *Lucicutia flavicornis* (Chirinos de Vildoso 1976).

Después del retroceso de las aguas cálidas ecuatoriales, siguió fuerte penetración de Aguas Subtropicales Superficiales (ASS) y posteriormente, un ligero enfriamiento en invierno (Cr.BAP/UNANUE 7207), cuando las anomalías variaron entre 2-3 °C. La distribución de nutrientes con altos contenidos costeros entre Punta Aguja y Pimentel (fosfatos >1,5 μM, nitratos >15 μM y silicatos >30 μM), aunque inferiores a las medias estacionales. En la distribución horizontal de oxígeno de septiembre (Cr. Mesyatsev 7209), las menores concentraciones correspondieron a las áreas de afloramiento 3-4 mL/L y en la distribución vertical se encontraron valores mayores que los normales debajo de 50 m de profundidad en Pimentel y Chimbote, como influencia de la Corriente Submarina Ecuatorial o Corriente Cromwell.

En primavera (octubre-noviembre), las concentraciones de nutrientes continuaron incrementando (Cr. Mesyatsev 7210-11), fosfatos 0,18-2,18 μM, silicatos 4,7-29,6 μM y la clorofila de 0,5-3,0 μg/L; el oxígeno varió de 1 a 5 mL/L

21.5.2 Segunda Fase

En la segunda fase de EN 1972 (diciembre), las anomalías positivas fueron de 6 °C sobre el promedio, las Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) se extendieron hasta 10°S como dos lenguas de baja salinidad dirigidas hacia el sur (33,8 a 34,8 ups), una a la longitud de 82°W (<34,4ups) y la otra al oeste de la longitud 83°W (>34,5 ups). En la primera (Cr. BAP UNANUE 7211- 12), la distribución de nutrientes con valores bajos de fosfatos (<1,0 μM) y silicatos (<8 μM). Las concentraciones de clorofila variaron entre 0,0-0,3 μg/L, menores que el promedio de primavera (Fig. 171 a-d). Dentro del fitoplancton se señaló la presencia de *Peridinium elegans, C. lunula* y *C.a zoricum*.

El calentamiento de EN 1972-73 inició su debilitamiento en el verano de 1973 (marzo) y en abril ocurrió un enfriamiento a lo largo de la costa, al sur de los 4°S las ASS se acercaron a la costa frente a Pimentel-Salaverry.

21.6 El Niño 1976-77

La distribución de nutrientes en años de EN sugiere que el flujo procedente de la región ecuatorial ingresa del noroeste con características algo diferentes del flujo costero hacia el sur. Los estudios de productividad a lo largo de la costa de Perú indican que el periodo de mayor producción es a mediados de verano y comienzos de otoño (febrero a abril), por lo cual, las anomalías serían mayores en ese período. El evento EN 1975 no afectó a la costa peruana desde que el crecimiento del fitoplancton fue comparativamente normal, aunque confinado a una franja más angosta (Cowles et al. 1977).

Las condiciones oceanográficas en 1975 frente a Perú insinuaban que 1976 sería un año frío, sin indicios de posible ocurrencia de calentamiento anormal brusco como se detectó a fines de enero, cuando los vientos SE fueron muy débiles, casi ausentes. A inicios de febrero de 1976 (Op. Eureka XXXV, 27-29 de enero; Op. EBC-CEN-1, 7-10 de febrero), las anomalías fueron de 3 a 5 °C en la superficie del mar y el calentamiento fue breve. Gran parte del área de 6-9°S estuvo cubierta por agua de origen ecuatorial (Fig. 172) en forma de dos bolsones entre Punta Falsa y Pimentel (<33,8ups), otro menor frente a Salaverry-Chimbote (34,8 ups). Los bolsones de baja salinidad se formaron aparentemente, al dividirse la lengua de agua ecuatorial por el restablecimiento de vientos SE. Las aguas subtropicales se ubicaron con mayor fuerza al sur de 9°S (Zuta et al. 1976).

El calentamiento de EN de 1976 se presentó en enero y febrero al norte de 15°S, está condición declinó en el siguiente mes, pero ocurrió nueva anomalía en otoño y a comienzos del invierno, con mayor desviación térmica entre junio y agosto asociada con las Aguas Subtropicales Superficiales (ASS) en gran parte de la costa, especialmente en julio (Fig. 173 a). La concentración predominante de clorofila fue <0,5 μg/L (0,0-2,8 μg/L), la máxima se encontró entre Supe y Callao junto con valores altos de nutrientes, fosfatos >2,0 μM y >15 μM de nitratos (Fig. 173 b-d). Pimentel fue otra área con concentraciones regulares de clorofila, pero los nutrientes fueron inferiores (fosfatos >1 μM, nitratos 9 μM y silicatos <5 μM). En general, en la región de 4°S a 12°S, los nutrientes fueron más bajos que el promedio mensual debido a la influencia de esa masa de agua, ASS (Guillén y Calienes 1981).

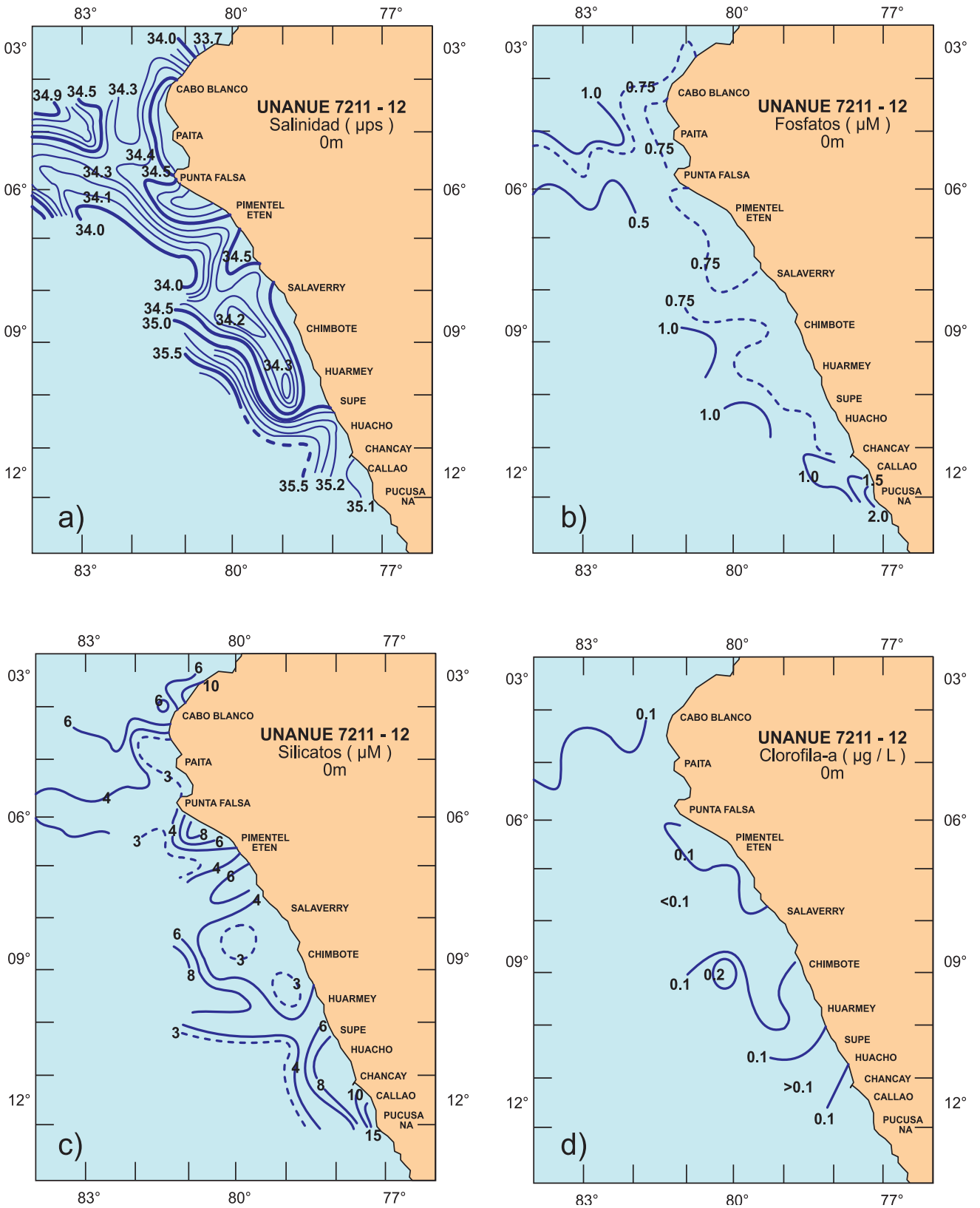


Figura 171.- El Niño 1972-73 - Segunda Fase. Distribución superficial de salinidad, fosfatos, silicatos, clorofila. BAP/Unanue 7211-12. Guillén y Calienes, 1981 b

Las especies de fitoplancton reportadas dentro de las 20 mn fueron: *Asterionella japonica, Chaetoceros socialis, Lithodesmium undulatus, Thalassiosira rotula*. Fuera de las 30 mn, entre Paita y Pta. Aguja (Op. Eureka XXXVI) se presentaron especies de diatomeas oceánicas no comunes en aguas peruanas, predominando *Eucampia cornuta, Thalassiothrix delicatula, Planktoniella sol* y también dinoflagelados de aguas cálidas: *Ceratium gibberum* f.s. *disper, C. azoricum, C. candelabrum, C. kofoidii, Gymnodinium splendens.*

Las condiciones de las aguas frente a la costa peruana mostraban calentamiento más pronunciado al norte de 14°S por la intromisión de aguas de origen subtropical. El afloramiento fue más desarrollado entre San Juan-Atico; otras áreas con afloramiento fueron: Pimentel, Chicama, Chimbote, Callao. En Chimbote predominaron las especies *Thalassiosira rotula, Schroederella delicatula* y *Coscinodiscus perforatus* dentro de las 30 mn (19 °C-35,1 ups).

Las condiciones de la costa peruana durante la segunda mitad del año 1976 se pueden sumarizar a través de las distribuciones de clorofila y nutrientes, las cuales tuvieron un cambio brusco en relación al verano. En invierno (agosto-setiembre), se incrementó la biomasa y nutrientes del fitoplancton que se distribuyeron en las áreas de afloramiento Pimentel-Salaverry y San Juan, con tendencia a la normalidad pero muy diferente a los patrones normales.

En primavera (octubre-diciembre) se recuperaron las concentraciones de nutrientes en una banda costera angosta, pero aún con distribución promedio menor al normal aunque menos significante que en el período julio-setiembre. En octubre se registraron valores altos de clorofila, 11 µg/L (Callao), 23 µg/L (Chicama). Las altas concentraciones continuaron en noviembre 8 µg/L (Callao y Huarmey) y 6 µg/L (Chimbote). En el área entre 12°S y 18°S las concentraciones fueron menores de 1 µg/L, pero algunas concentraciones altas se hallaron aisladas y próximas a la costa como en Pucusana (>10 µg/L), Mollendo (13 µg/L). Al finalizar el año (diciembre) el promedio de clorofila para ciertas áreas de la costa fue mayor que la media mensual, Paita >11 µg/L y Pimentel >5 µg/L (Guillén y Calienes 1981).

21.7 El Niño 1982-83

En junio 1982 comenzó el desarrollo de EN 1982-83 en el Pacífico ecuatorial (Rasmusson y Wallace 1983), dando lugar al hundimiento de las isotermas y cambio en la concentración de nutrientes (Leetmaa 1983, Barber et al. 1983). Una revisión de la secuencia de anomalías térmicas y propiedades químicas en la costa peruana durante EN 1982-83 se resume aquí para describir ese evento (Guillén et al. 1985).

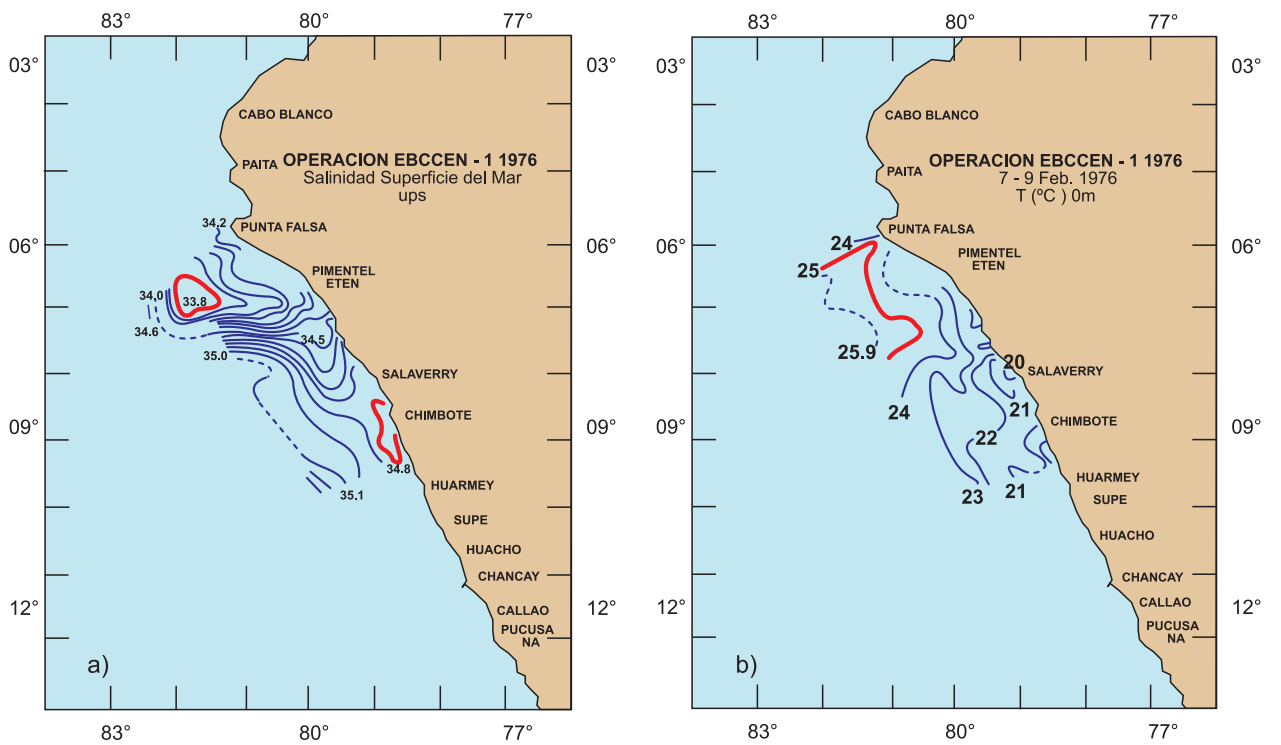


Figura 172.- El Niño 1976. Características superficiales del mar a) salinidad (ups) b) temperatura (°C) con anomalías en verano (AES). Operación EBCCEN-1, 7-10 febrero 1976. Zuta, 1976

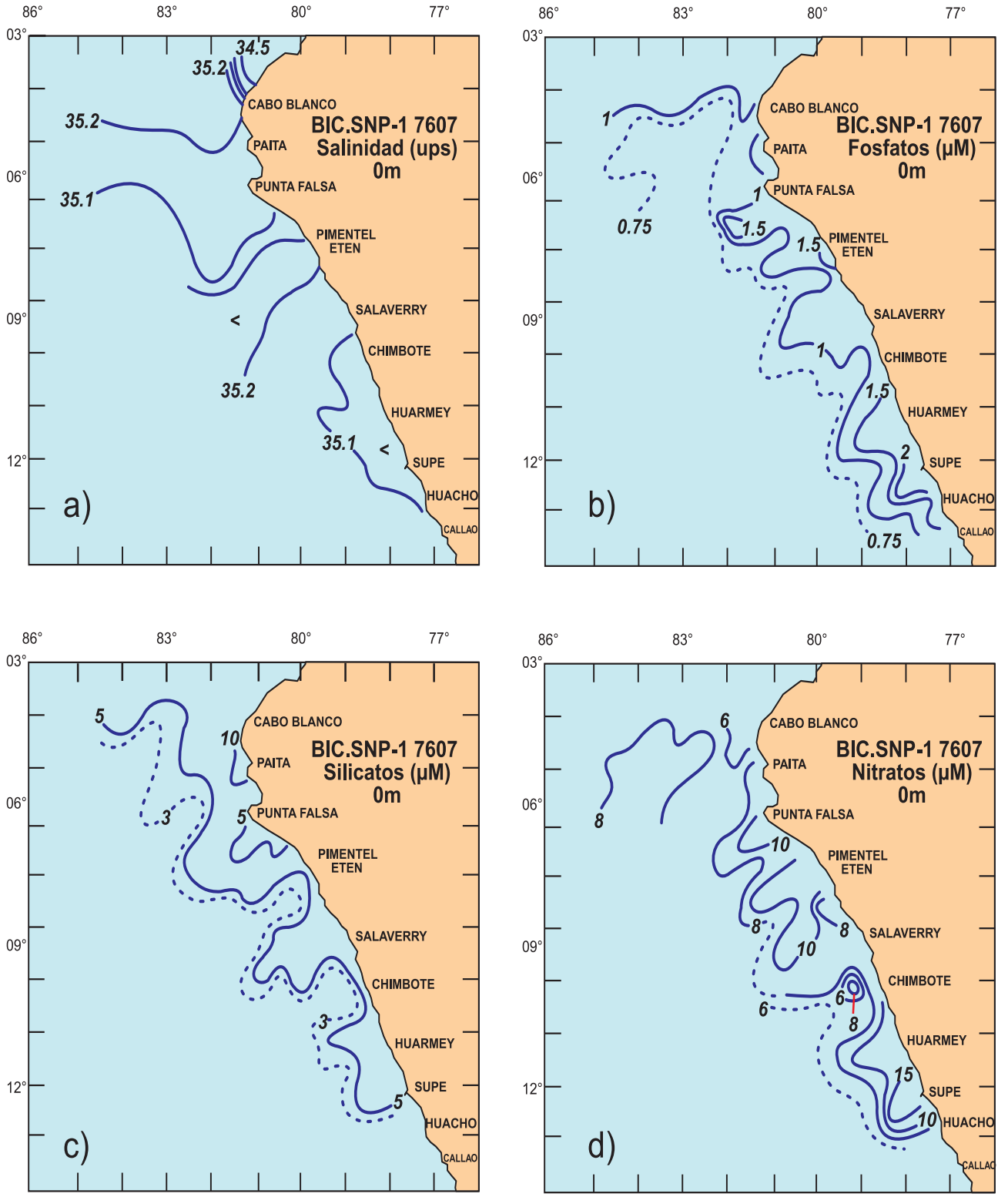


Figura 173.- El Niño 1976. Distribución superficial de salinidad, fosfatos, silicatos, nitratos durante la anomalía de invierno (ASS), Cr. BIC SNP-1 7607. Guillén y Calienes, 1981 b

21.7.1 Características Físicas

Las cartas de temperatura media mensual del Pacífico sur oriental (Miller 1982) mostraron las primeras anomalías positivas lejos de la costa (abril de 1982), insinuando el desarrollo de EN; fueron más marcadas en junio extendiéndose frente a toda la costa en agosto. El calentamiento generalizado se inició en setiembre, al igual que en 1940 (Zuta y Farfán 1983).

En setiembre de 1982, anomalías positivas de 2 a 3 °C predominaron cerca de la costa debido a la aproximación de las Aguas Subtropicales Superficiales (ASS) y en noviembre-diciembre de ese año, el calentamiento en la superficie del mar alcanzó 4-6 °C a lo largo de la costa observándose profundización de la termoclina (Lagos y Soldi 1983). En el verano del siguiente año (marzo 1983) las anomalías >4 °C a 7 °C a lo largo de la costa continuaron incrementando de 5 a 10 °C. El máximo pico en abril–mayo ocurrió al norte de los 15°S, mientras que en el sur disminuían las desviaciones positivas.

En resumen, las anomalías de temperatura superficial y nivel del mar ocurrieron en setiembre 1982 y julio 1983, con una atenuación en febrero-marzo 1983. Una aparente recuperación de las condiciones normales ocurrió en la segunda mitad (setiembre) de 1983, pero persistieron anomalías positivas hasta abril 1984 (6°S-14°S). Aguas de baja salinidad avanzaron desde el Golfo de Panamá hacia el sur durante la segunda mitad de 1982 y comienzos de febrero de 1983, permaneciendo al norte de 9°S hasta mayo 1983 (Zuta y García 1983). La propagación de aguas muy cálidas hacia el sur se caracterizó por dos lenguas proyectándose hasta los 14°S, una cerca de la costa con muy bajos valores de salinidad debido a la descarga de los ríos Guayas y Tumbes que incrementaron su volumen. La otra lengua tuvo su eje a 200-240 mn fuera de la costa, siendo más pronunciada frente a Chimbote (Zuta et al. 1983). Simultáneamente se presentó una intromisión de aguas de alta salinidad del oeste al sur de 10°S, durante diciembre 1982-octubre 1983 (Zuta 1983).

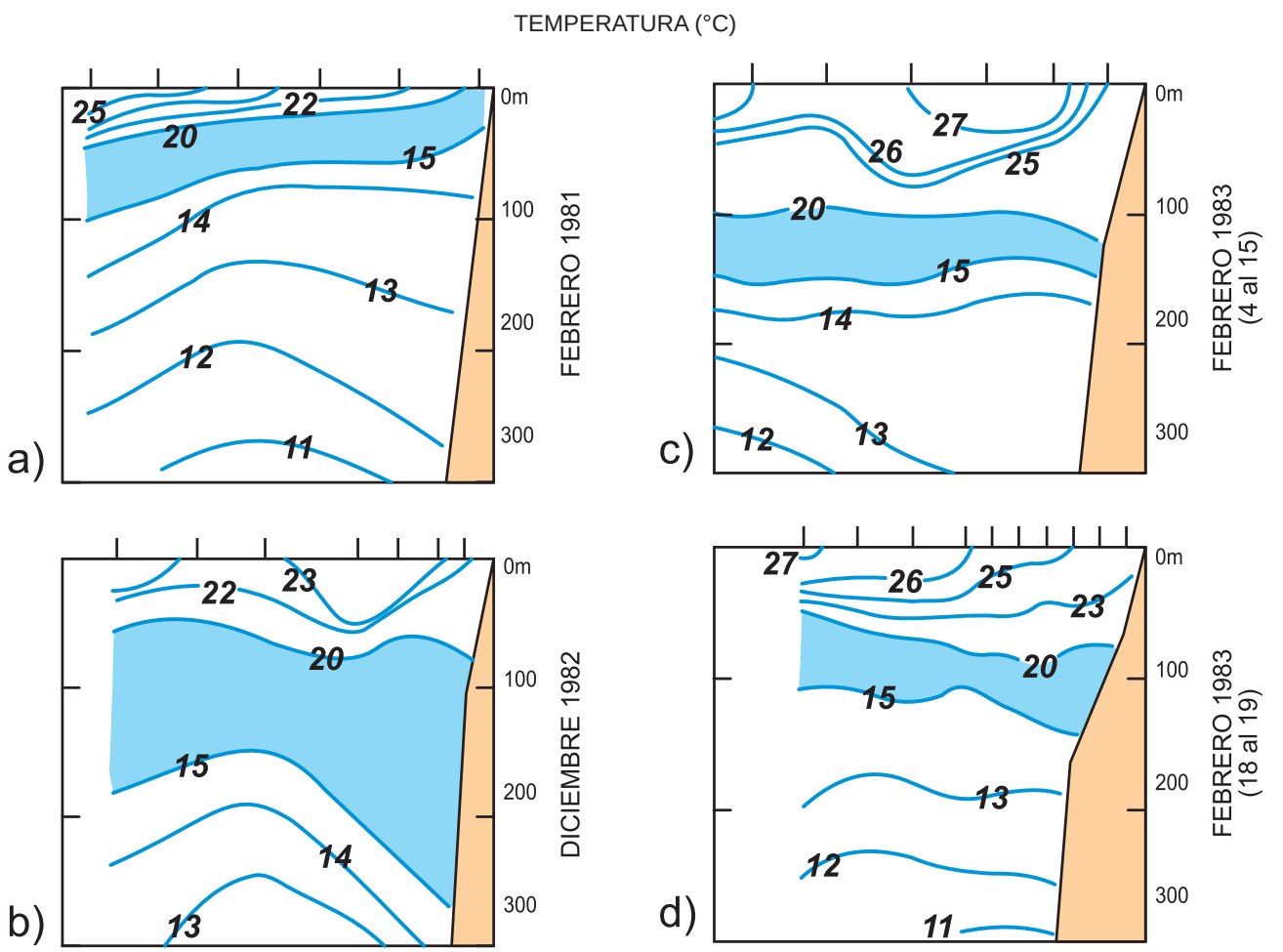


Figura 174.- El Niño 1982-83. Secuencia de distribución de temperatura (°C) 0-100 m frente a Callao, a) febrero 1981, b) diciembre 1982, c) febrero 4-5 1983, d) febrero 18-19 1983. Guillén et al., 1985

El calentamiento de superficie se extendió a varios cientos de metros de profundidad debido a la profundización de la termoclina y a la advección de aguas cálidas hacia la costa y hacia el sur; la termoclina ascendió en febrero de 1983, permaneciendo al norte de 9°S hasta mayo 1983. Los cambios en la distribución vertical de temperatura muestran la intensidad del evento siguiendo la variación de la profundidad de la isoterma de 15 °C y de la capa de 15 °C a 20 °C (Fig. 174 a-d). En condiciones normales la isoterma de 15 °C se halla sobre los 100 m, la mayor profundización de la capa mencionada fue en diciembre 1982, la termoclina ascendió en febrero del siguiente año (Guillén et al. 1985).

También se reportaron cambios en la dirección y fuerza de las corrientes superficiales y subsuperficiales durante el evento; los flujos superficiales tuvieron una situación inestable en verano y otoño 1983. Al Este de 95°W hubieron flujos hacia el sur (enero) y hacia el Este a lo largo del ecuador (abril-mayo), periodo de mayor calentamiento. La Corriente Ecuatorial Sur retornó al flujo normal con fuerte intensidad hacia el Este en agosto-setiembre 1983 (Zuta y Guillén 1983). En los estudios de flujos subsuperficiales de los proyectos Eastern Boundary Undercurrents (EBUC) y Equatorial Pacific Ocean Climate Studies (EPOCS), midiendo corrientes a 10°S y 100 m de profundidad, se mostró incremento en el flujo hacia el polo con una aceleración mayor que en octubre 1982, lo cual fue asociado con la propagación de una onda Kelvin trasladándose a 200-240 km/día. Como el flujo incrementó, también la temperatura aumentó al mismo nivel, indicando que el calentamiento subsuperficial fue el resultado de la advección por la corriente hacia el polo, anormalmente fuerte (Smith 1983, 1984).

El primer pico de la temperatura superficial fue al norte en abril-junio de 1982 y entre enero-febrero de 1983 al sur de los 14°S. La declinación generalizada de las anomalías de toda el área frente a la costa ocurrió en junio-agosto 1983 indicando el final de la primera fase del evento (Zuta 1983, Guillén et al. 1985).

21.7.2 Características Químicas

En la distribución de oxígeno disuelto (Fig. 175 a-d) se observa similitud con la de temperatura, con grandes cambios frente a Callao en febrero 1983 en relación al año promedio 1981, la oxiclina fue más profunda (Fig. 175 c). La capa correspondiente de 1-3 mL/L tuvo un mayor espesor a comienzos de febrero (4-5 feb.) debido a la intensificación de la Contracorriente Subsuperficial Peruana que fluye hacia el sur. En la figura 175 d se observa tendencia al retorno de condiciones normales (18-19 febrero) (Guillén et al. 1985).

El afloramiento costero proviene de los 75 a l00 m (Zuta y Guillén 1970) llevando agua de tres orígenes: Corriente Subsuperficial Peruana que fluye hacia el sur, Aguas Ecuatoriales de la Extensión de la Corriente Cromwell y Aguas Temperadas de la Subantártica. Durante EN el afloramiento continúa pero las aguas subsuperficiales que afloran son calientes y pobres en nutrientes. En la distribución vertical de fosfatos (Fig. 176), se comparan características de un año normal, un año frío 1967 y El Niño de 1982-83, con grandes cambios en este último y valores inferiores a EN de 1972-73. En años normales (1981) las isolíneas de 1,0 y 1,5 μM de fosfatos se encuentran en superficie cerca de la costa procedente de 20 y 30 m. En años fríos (1967), llegan a la superficie valores de 2 y 2,5 μM y, en años de EN la distribución de esos valores se encuentra a mayor profundidad (Guillén et al. 1985). Las características de distribución de temperatura y salinidad superficial se comparan para verano en un año normal y de condiciones anómalas 1983 (Zuta et al. 1984) (Fig. 177).

21.7.3 Clorofila y Fitoplancton

En la distribución de clorofila superficial, para los mismos periodos que los nutrientes, se aprecia que en noviembre de 1982 las concentraciones fueron muy bajas al sur de 14°S <l μg/L (Fig. 178 a). En pleno desarrollo de EN (enero-febrero 1983) con el avance de Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) al norte de 14°S (Fig. 178 b) la concentración de clorofila fue bastante pobre (<0,3 μg/L), pero muy cerca de la costa se encontraron concentraciones más altas que en diciembre de 1982, debido a un mayor aporte de nutrientes, especialmente silicatos procedentes de los ríos de la costa (río Guayas, Ecuador). En marzo de 1983, la distribución de clorofila mostró cambios en el sur, hallándose valores >30 μg/L debido a la intensificación del afloramiento de otoño en San Juan (Fig. 178 c).

En abril-mayo 1983 continuaron los bajos valores de clorofila al norte de los 14°S excepto frente a Supe-Callao (>3 μg/L), evidenciando la iniciación del afloramiento. La distribución vertical de clorofila fue muy inferior al promedio mostrando incremento en la segunda mitad de febrero 1983, con tendencia a la normalidad (Fig. 179 b). En setiembre-octubre 1983 aún se tuvo anomalías positivas (1 °C a 3 °C), lo que podría considerarse el inicio del desarrollo de un segundo pico aunque el índice de Oscilación del Sur se había normalizado, desapareciendo también las anomalías de los vientos en la zona tropical (Guillén et al. 1985).

El desarrollo de EN 1982-83 estudiado por Barber y Chavez (1983) con observaciones de Paita (5°S-82°W) y en línea ecuatorial desde los 85°W (Fig. 180) mostró que El Niño alcanzó las Islas Galápagos en agosto de 1982 y la costa de Perú en setiembre de ese año. En el área de Paita (sección 5°S-85°W) la termoclina y nutriclina tuvieron una depresión notable en noviembre

diciembre de 1982. Las mayores concentraciones de clorofila >1µg/L se distribuyeron solo dentro de los 30 km de la costa, después de la recuperación en noviembre de 1983, el área de alta clorofila se extendió a 150 km de la costa, similar a los años 1977 (mayo) y 1984 (abril), años cuando no ocurrieron anomalías térmicas y la clorofila alcanzó hasta 400 km.

En el desarrollo EN de 1982 -83 se registraron dos profundizaciones de la termoclina, una forzada por los vientos del Pacífico Occidental y la segunda por vientos del Pacífico Oriental. La recuperación de las condiciones en base a la temperatura fue en junio de 1983. La distribución de temperatura y clorofila en el **inicio, desarrollo y pico** de EN 1982-83 se aprecia en la figura 181 a, b y se compara con años cuando no hubo anomalías: noviembre 1983, abril 1984 y mayo 1977 (Barber y Chávez 1983).

Las máximas anomalías físicas y biológicas en aguas peruanas ocurrieron en mayo de 1983, con el máximo pico entre abril y mayo al norte y en enero-febrero al sur de los 14°S. La abundancia, distribución y composición del fitoplancton durante el evento fueron muy diferentes a las de años normales. Se ha descrito que el fitoplancton en años normales está constituido principalmente por diatomeas distribuidas a lo largo de la costa, la mayoría de éstas alcanzan hasta las 60 mn fuera de la costa con predominancia de *Schroederella delicatula, Talassionema nitzchioides, Th. bacillaris, Nitzschia pungens, Thalassiosira decipiens, Asterionella japonica,* varias especies de Chaetoceros **c**omo *Ch. debilis, Ch. decipiens* que caracterizan aguas de la Corriente Costera Peruana junto con los dinoflagelados: *Ceratium furca, Protoperidium obtusum* entre otros. El fitoplancton fuera de la costa está representado por dinoflagelados. En épocas de EN la distribución de las diatomeas alcanzan solo 10 mn y los dinoflagelados de aguas calientes se acercan más a la costa, generalmente hasta l0 mn de la misma (Rojas de Mendiola et al. 1985).

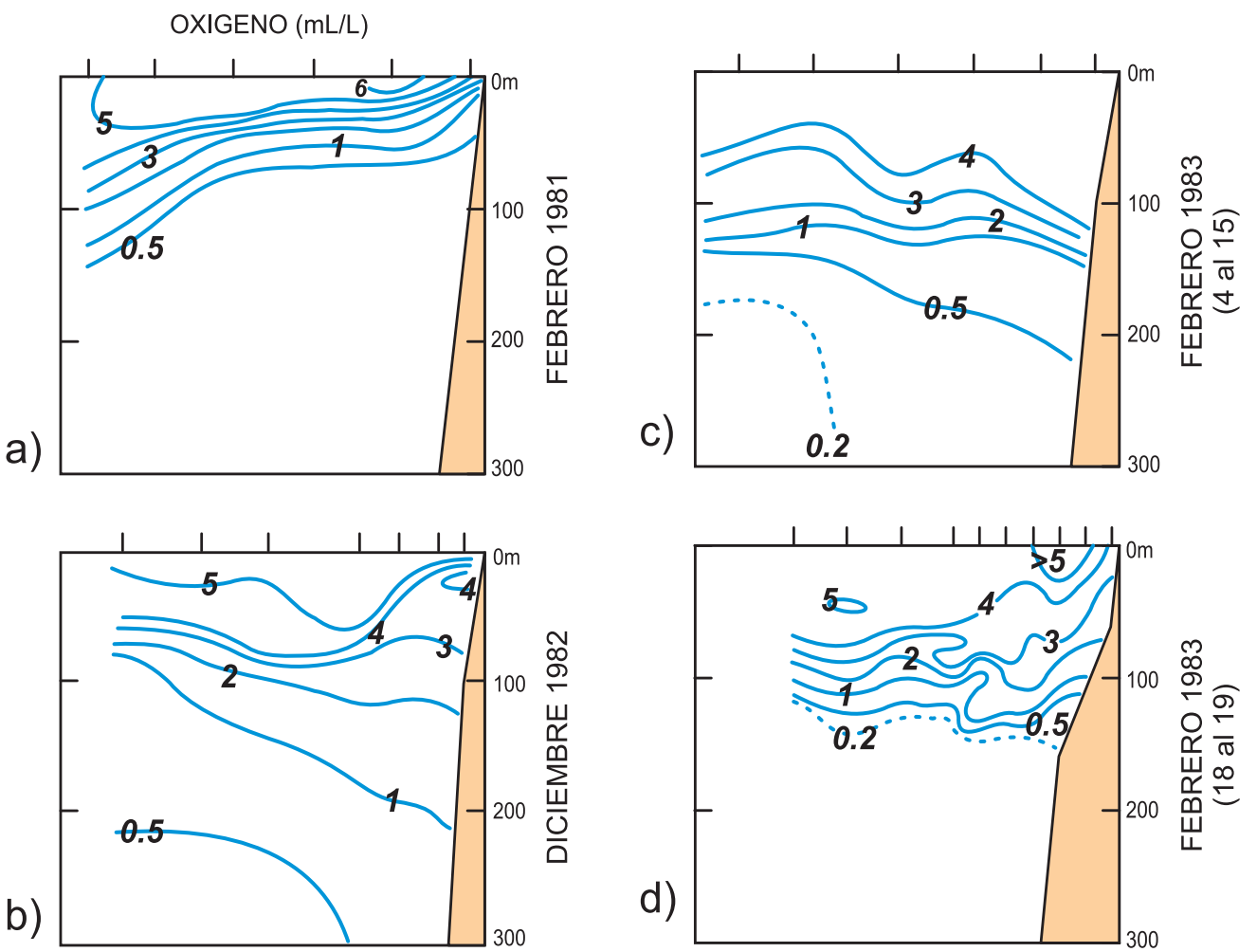


Figura 175.- El Niño 1982-83. Secuencia de variación vertical de oxígeno (mL/L) 0-100 m frente a Callao, a) febrero 1981, b) diciembre 1982, c) febrero 4-5 1983, d) febrero 18-19 1983. Guillén et al., 1985

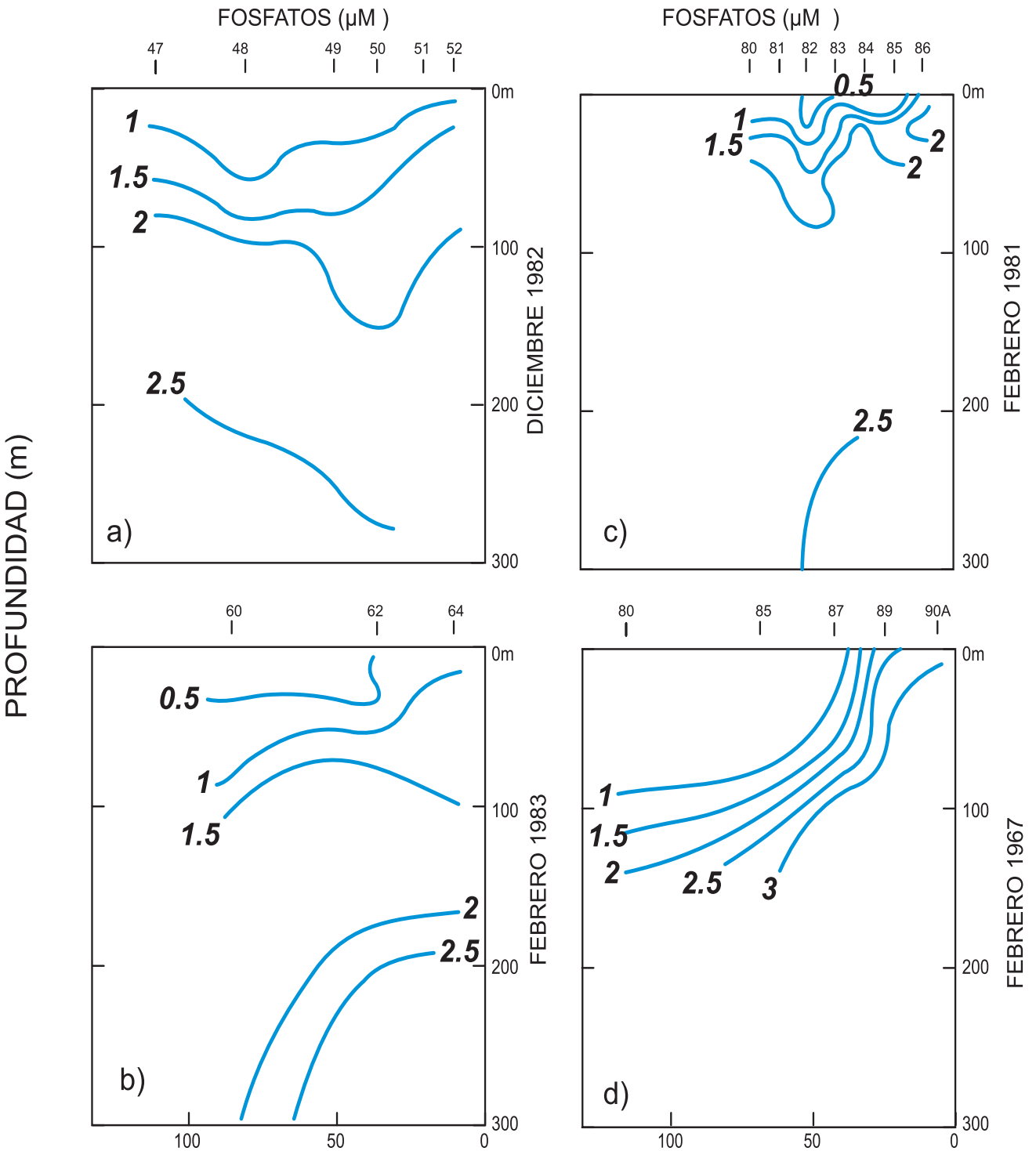


Figura 176.- El Niño 1982-83. Distribución vertical de fosfatos (µM), 0-300 frente a Callao. a) diciembre 1982, b) febrero 1983, c) febrero 1981 condiciones promedio, 1967 año frío. Guillén et al., 1985

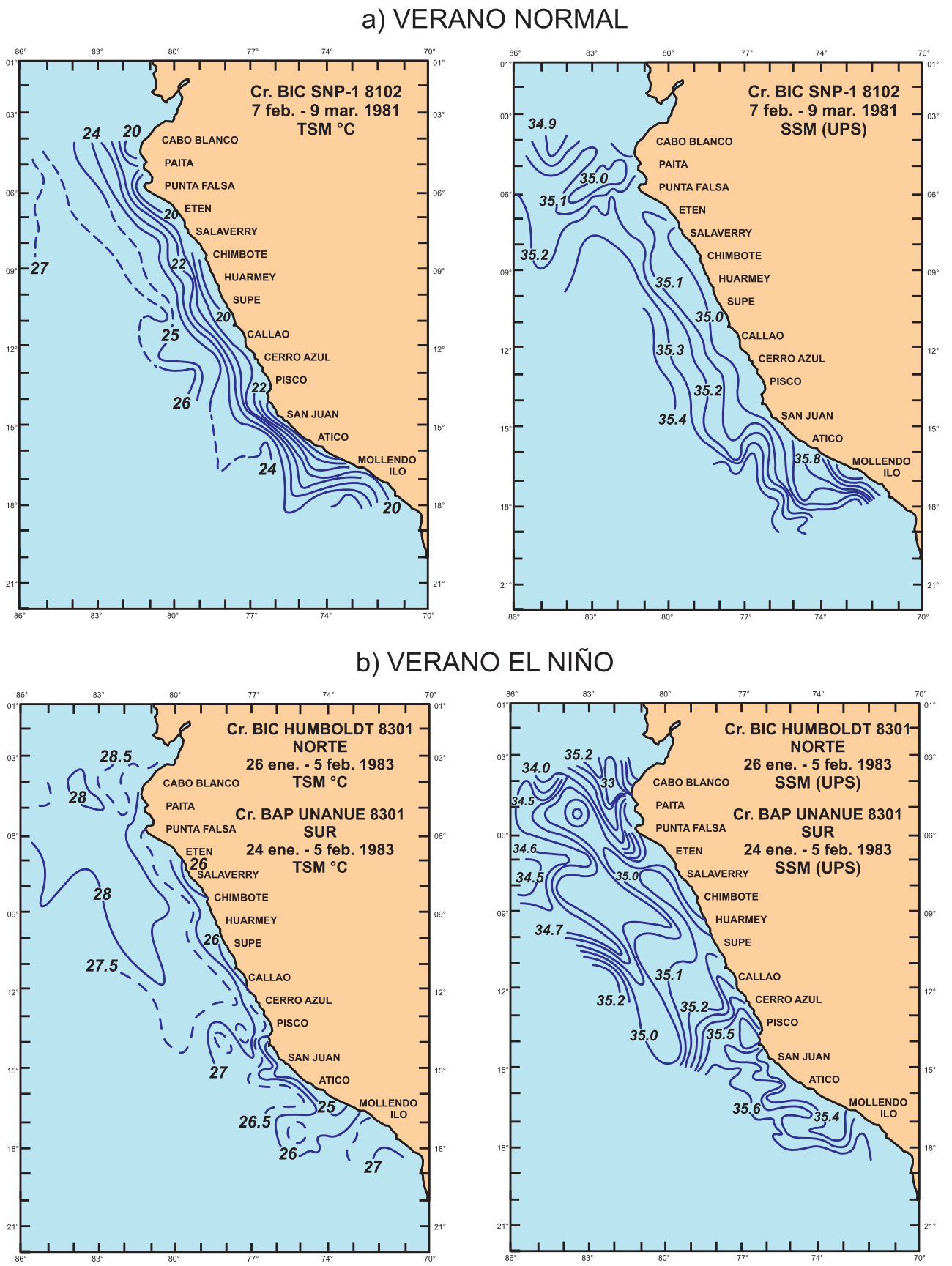


Figura 177.- El Niño 1982-83. Características de temperatura (°C) y salinidad (ups) en la superficie del mar en un año normal a) verano Cr. 8102, b) verano de El Niño 1983, Cr. 8301. Zuta et al., 1984

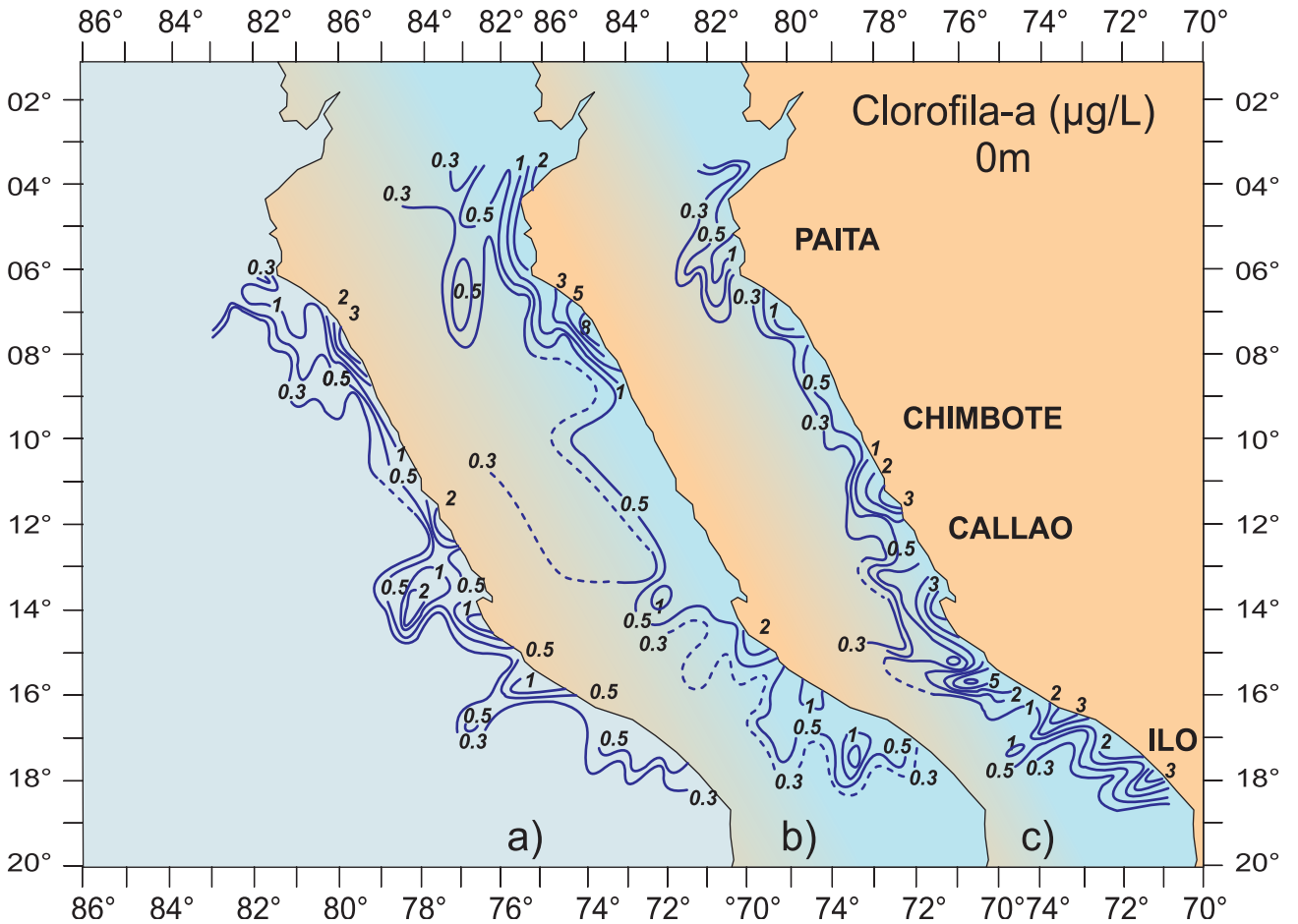


Figura 178.- El Niño 1982-83. Distribución de clorofila (µg/L) en la superficie del mar, a) noviembre-diciembre 1982, b) enero-febrero 1983, c) marzo- abril 1983. Guillén et al., 1985

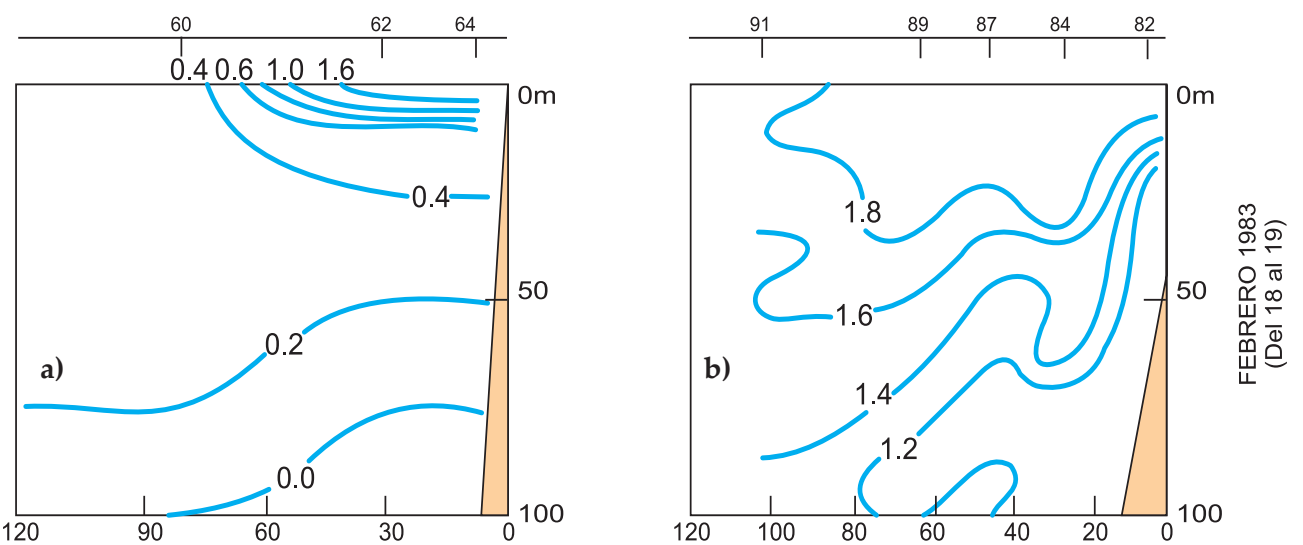


Figura 179 .- El Niño 1982-83. Distribución vertical de clorofila (µg/L), a) 4-5 febrero 1983, b) 18-19 febrero 1983, tendencia a condiciones normales. Guillén et al., 1985

El fitoplancton frecuentemente tiene volúmenes de biomasa (colectada con red estándar de fitoplancton de 73 μ) mayores de 3 mL/m^3 dentro de las 60 mn o 0,5 mL/m^3 fuera de ella. Durante EN 1982-83, el fitoplancton fue muy pobre, con volúmenes <0,1 mL/m^3 durante el periodo de mayor intensidad. Las diatomeas se encontraron muy pegadas a la costa y los dinoflagelados de aguas oceánicas ocuparon áreas neríticas. Una comparación de volúmenes de plancton, temperatura y salinidad 1980 con EN 1982 muestra las diferencia de condiciones normales y anómalas Rojas de Mendiola et al. (1985) (Fig. 182 a-c).

En el desarrollo del evento se ausentaron las especies propias de la Corriente Peruana Costera como *Chaetoceros decipiens* y *Ch. debilis* ocurriendo muy cerca de la costa y solo en bajas concentraciones. En cambio, se observaron *Ch. atlanticus, Ch concavicornis* de aguas calientes (ASS). Otras especies como *N. pungens, Th. bacillaris, Th. nitzchioides, Thalassiosira decipiens* también típicas de aguas peruanas, disminuyeron en cantidad, siendo reemplazadas por *Hemiaulus membranacea, Rhizosolenia acuminata, Rh. alata* f. *indica* presentes sólo en eventos de EN. También se presentaron *Ceratium carnegiei, C. geniculatum, C. minutum, Gonyaulax polyedra, G. pacifica, G. diegensis*; mayor abundancia de *Noctiluca miliaris, Pyrocistis fusiformis* y predominancia de *Protoperidinium murrayi* y *P. diabolus*; así como registro de nuevas especies de *Oxytoxum: O. gigas, O. elegans.* Cambio que se presentó asociado con la presencia de Aguas Subtropicales Superficiales (ASS) en noviembre-diciembre de 1982. Las especies *Ceratium breve, Amphisolenia bidentata* y *A. lemermani* relacionadas a las Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES), se aproximaron a la costa por el norte y fuera de las 60 mn (ERFEN 1983, Rojas de Mendiola et al. 1985).

21.8 El Niño 1986-87

21.8.1 Características Físicas

Las series de tiempo de temperatura superficial del mar en la estación costera de Chicama, registraron valores normales en primavera de 1986. Sin embargo, el debilitamiento de los vientos causó un desplazamiento de aguas calientes hacia el Este del Pacífico en noviembre de ese año. El calentamiento se inició en enero de 1987 con el máximo pico en febrero-marzo (3,7 °C); en abril fue >2 °C debido a la presencia de AES y ASS. El segundo pico, de menor intensidad ocurrió en octubre-noviembre, disminuyendo en los siguientes meses. Las anomalías térmicas fueron similares a las de 1969 e inferiores a 1957-58, 1972-73 y 1982-83, eventos intensos (Zuta 1987).

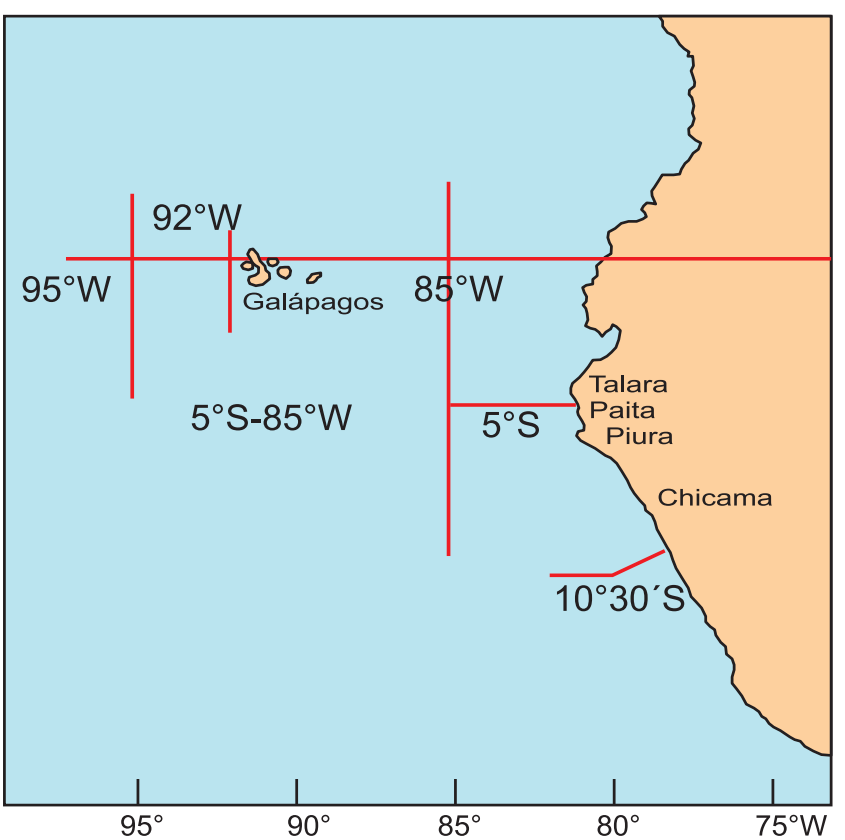


Figura 180.- El Niño 1982-83. Ubicación de transectos en el Pacífico ecuatorial y norte de Perú, Paita (5°04´S - 81°15´ W). Barber y Chavez, 1985

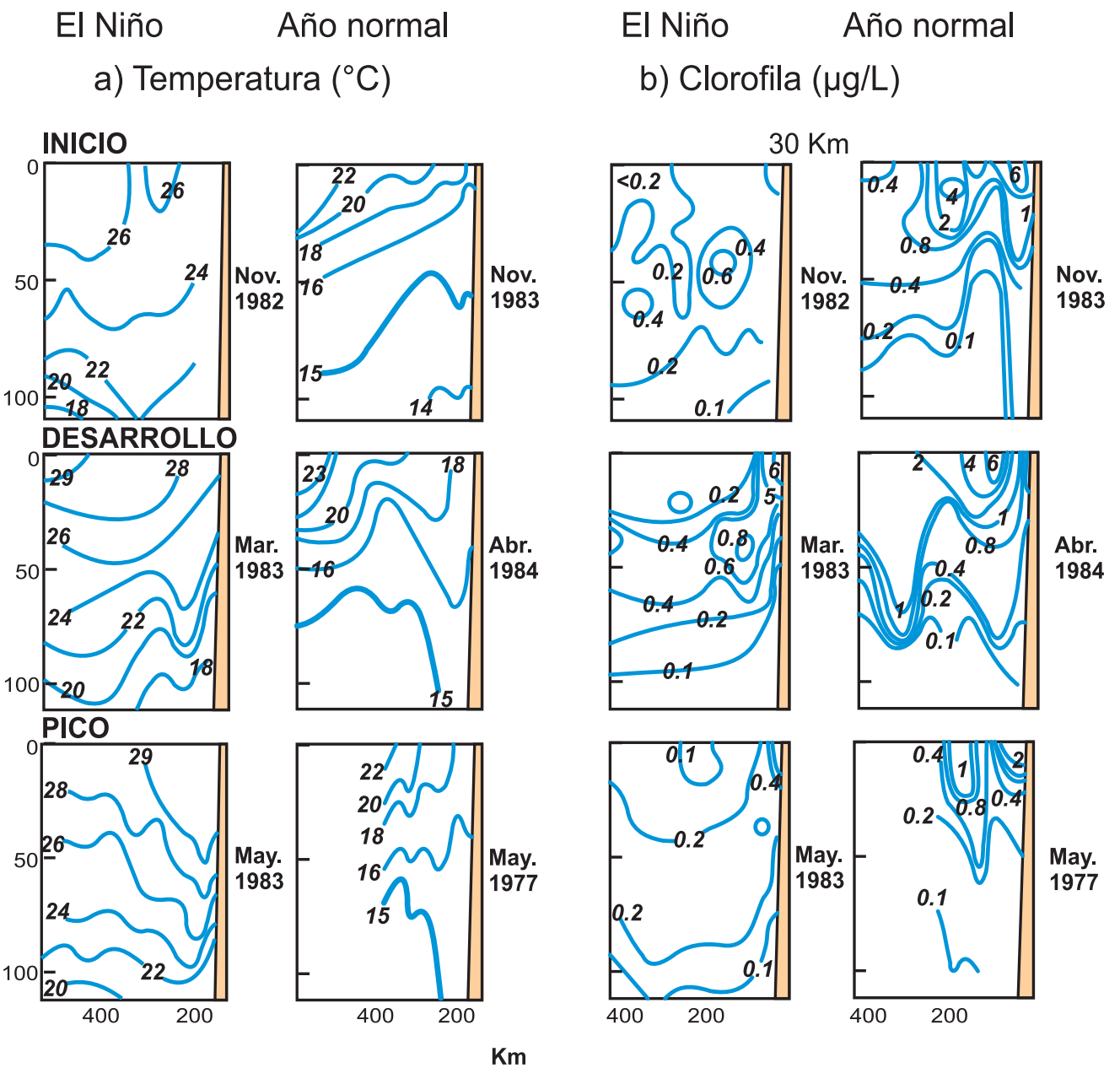


Figura 181.- El Niño 1982-83. Secuencia en el inicio (noviembre 1982), desarrollo (marzo 1983) y pico (mayo 1983) en el transecto 05°S-85°W y comparación de condiciones en periodos sin anomalías (noviembre 1983, abril 1984, mayo 1977). a) Perfiles de temperatura (°C), b) clorofila (µg/L). Barber y Chavez, 1983

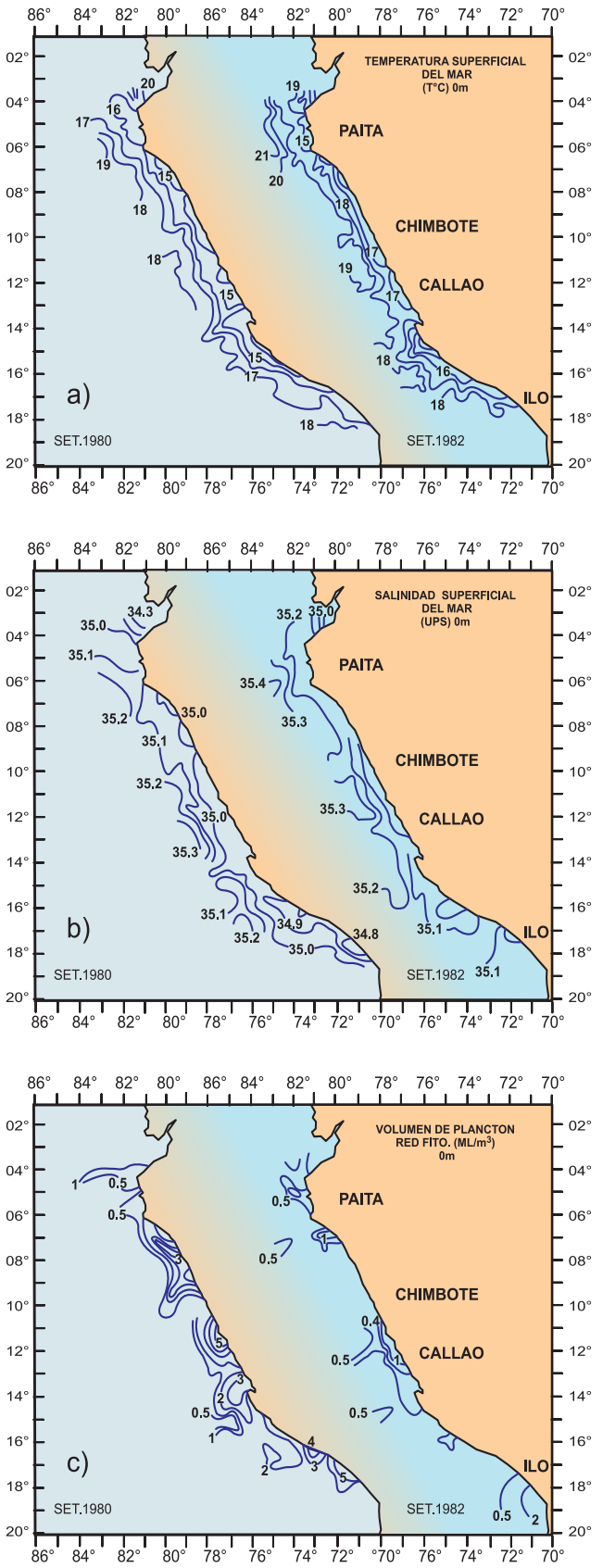


Figura 182.- El Niño 1982-83. Relación de temperatura (°C), salinidad (ups) y volumen de plancton en setiembre 1980 (Op. Eureka XLIV) y setiembre 1982 (Op. Eureka XLVIII). Rojas de Mendiola et al., 1983

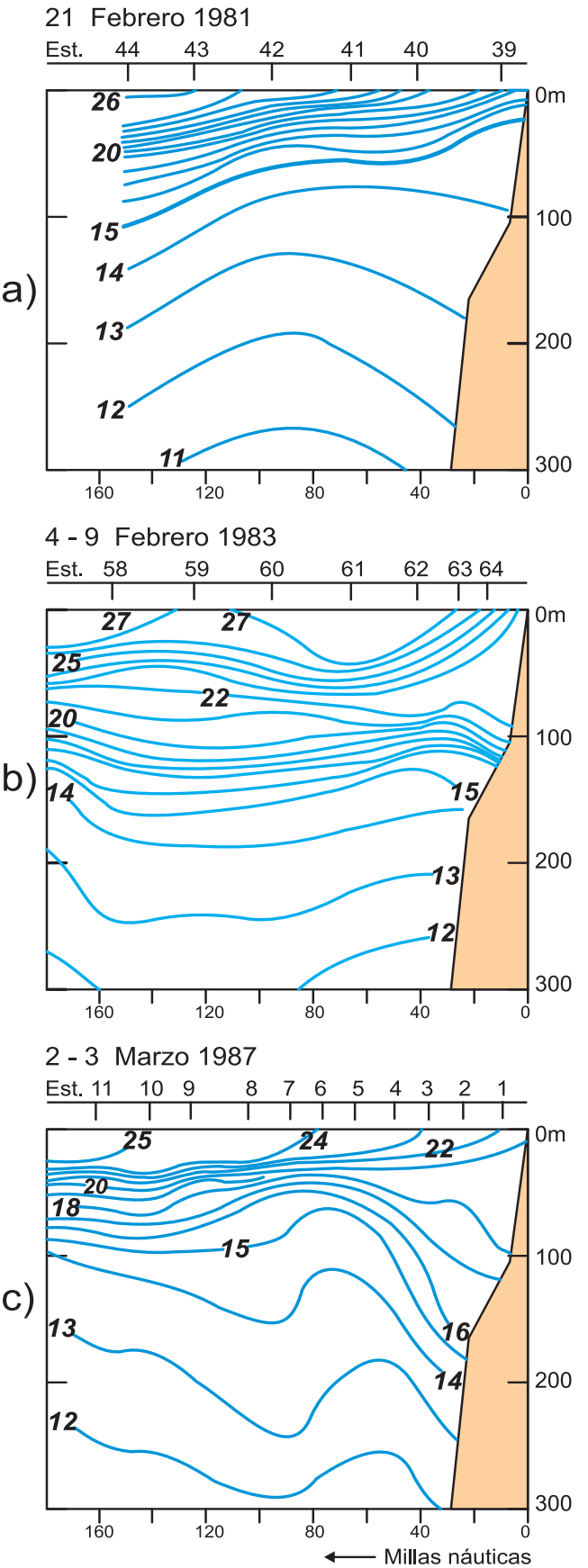


Figura 183.- El Niño 1986-87. Comparación de estructura térmica en verano (0-300 m), a) 21 febrero 1981, b) 4-9 febrero 1983, c) 2-3 marzo 1987. Rivera, 1988

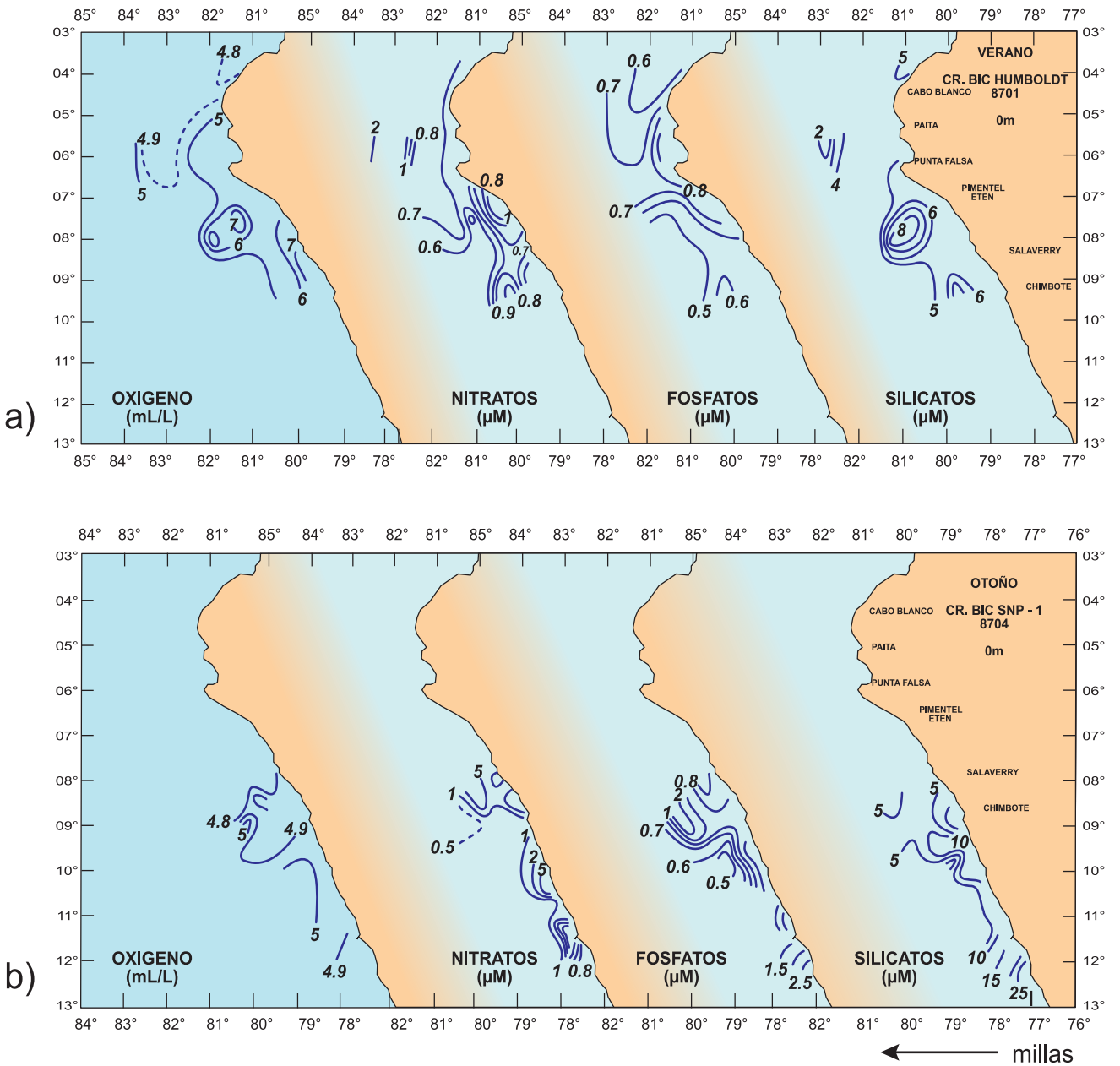


Figura 184.- El Niño 1986-87. Características estacionales de oxígeno disuelto (mL/L) nutrientes: nitrato, fosfatos y silicatos (µM), 0-100 m, a) Verano 8701, b) Otoño Cr. 8704. Guillén et al. 1988

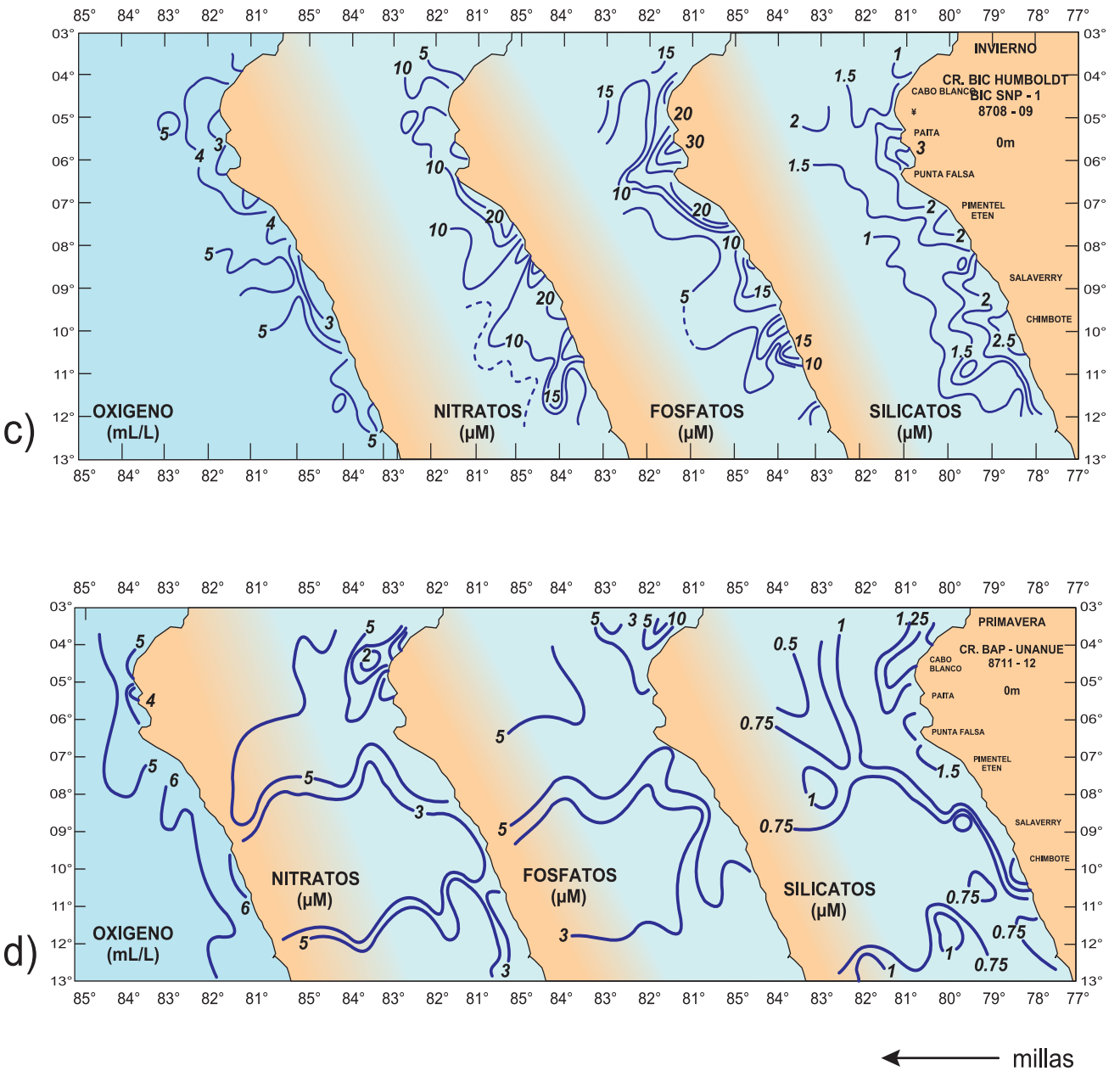


Figura 184.- El Niño 1986-87. Características estacionales de oxígeno disuelto (mL/L) nutrientes: nitrato, fosfatos y silicatos (µM), 0-100 m, c) Invierno, Cr. 8708- 09, d) Primavera Cr. 8711-12. Guillén et al., 1988

La isoterma de 15 °C se encontró a 100 m de profundidad frente a Callao en marzo, alrededor de 100 mn de la costa y más profunda (150 m), cerca de la costa. La termoclina se halló a mayores profundidades que en 1981 (condiciones promedio) en verano, con menor intensidad que en El Niño 1982-1983 (Fig. 183 a-c).

En el año normal 1981, dicha isoterma se ubicó sobre 50 m de profundidad, (Fig. 183 a) (Rivera 1988). Las anomalías del verano 1987, se debieron al desarrollo de una lengua de aguas cálidas (>25 °C) en dirección al SE llegando hasta Callao (12°S). Las áreas de Sechura (5°30´S) y Pimentel (6°40´S) mostraron mayor intensidad en el flujo del norte. En febrero-marzo, la lengua se fue atenuando con la intensificación de la Corriente Costera y del afloramiento en el área sur.

21.8.2 Características Químicas y Clorofila-a

21.8.2.1 Distribución estacional

a. Verano

Las características estacionales de oxígeno, nutrientes y clorofila a lo largo de la costa peruana (Figs. 184 a-d y 185 a,d) para verano 1987 (Cr.BIC/Humboldt 8701, Prof. Mendeleyev 8702-03) corresponden a tres flujos de agua: Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES), Aguas Subtropicales Superficiales (ASS) y Aguas Costeras Frías (ACF). Las aguas ecuatoriales avanzaron hacia el sur hasta los 8°30´S, las aguas oceánicas del oeste tuvieron una fuerte penetración frente al área Chicama-Chimbote y las aguas de afloramiento (ACF) se presentaron en áreas muy reducidas pegadas a la costa. En profundidad de 100 m, el oxígeno y nutrientes muestran esas características (Fig. 186 a-d). Ese proceso tuvo mayor desarrollo frente al área de Pimentel, en general con nutrientes muy bajos (Fig. 187). La distribución estacional para otoño, invierno y primavera se indica en la Tabla 24 (Guillén et al. 1989). Otra área de afloramiento con similares características fue Salaverry en otoño, EN 1987 (Fig. 188).

b. Otoño

Las condiciones oceanográficas en otoño (abril 1987) tuvieron cambios en relación al verano, predominando ASS en el área 3°30´S-12°S con mayor aproximación frente Salaverry–Chimbote, causado por el retroceso de las aguas ecuatoriales y el mayor flujo de aguas del oeste hacia la costa (Cr. SNP-1 8704). La distribución de nutrientes y clorofila-a en esa masa de agua tuvo características que se resumen en la Tabla 24, Fig. 184 b.

c. Invierno

El afloramiento se intensificó en invierno (agosto-setiembre, BIC/SNP-1 8708-09), abarcando gran parte de la costa. Los nutrientes en la superficie del mar alcanzaron concentraciones próximas al promedio y el oxígeno, como es característico, tuvo los menores valores en esos centros (Fig. 184 c). Al sur de Chimbote predominaron las ASS con fosfatos menores de 1 μM, <5 μM de nitratos y silicatos, concentración muy baja de clorofila, 0,10 μg/L mientras que el oxígeno fue mayor a 5 mL/L.

d. Primavera

En primavera de 1987 (Cr. BAP/UNANUE 8711) Aguas Ecuatoriales Superficiales se hallaron al norte de Punta Falsa, Aguas Subtropicales Superficiales predominaron al sur de Pimentel y como resultado, los nutrientes decrecieron en la superficie del mar asociados a la reducción del afloramiento (Guillén et al. 1989) (Fig. 184 d).

Las características de la distribución de temperatura, oxígeno y nutrientes en las secciones de Pimentel y Salaverry durante el pico de la anomalía, se comparan con El Niño 1982-1983 y las condiciones promedio de 1981 (Figs. 187, 188).

Tabla 24.- Características químicas y de clorófila-a durante El Niño 1986-87 (Guillén et al. 1989)

	Área Pimentel			Área Salaverry - Chimbote	Punta Falsa	Pimentel	Huarmey	Salaverry
	AES	ASS	ACF	ASS	ACF	ACF	ACF	ACF
	Verano			Otoño	Invierno			
Oxígeno disuelto (mL/L)	4.7 - 5.0	>5.0	>5.0	>5.0	<3.0	<3.0	<3.0	<3.0
Fosfatos (μM)	0.5 - 0.7	<0.5	<0.7	0.5	3.0	2.0	2.5	2.0
Nitratos (μM)	0.7 - 0.8	<0.5	1.5	<1.0	20.0	20.0	20.0	20.0
Silicatos (μM)	4.0 - 5.0	<5.0	5.0	<5.0	20.0	20.0	15.0	15.0
Clorófila-a (μg/L)	0.1	<0.5	>2.0	<0.5	>2.0			

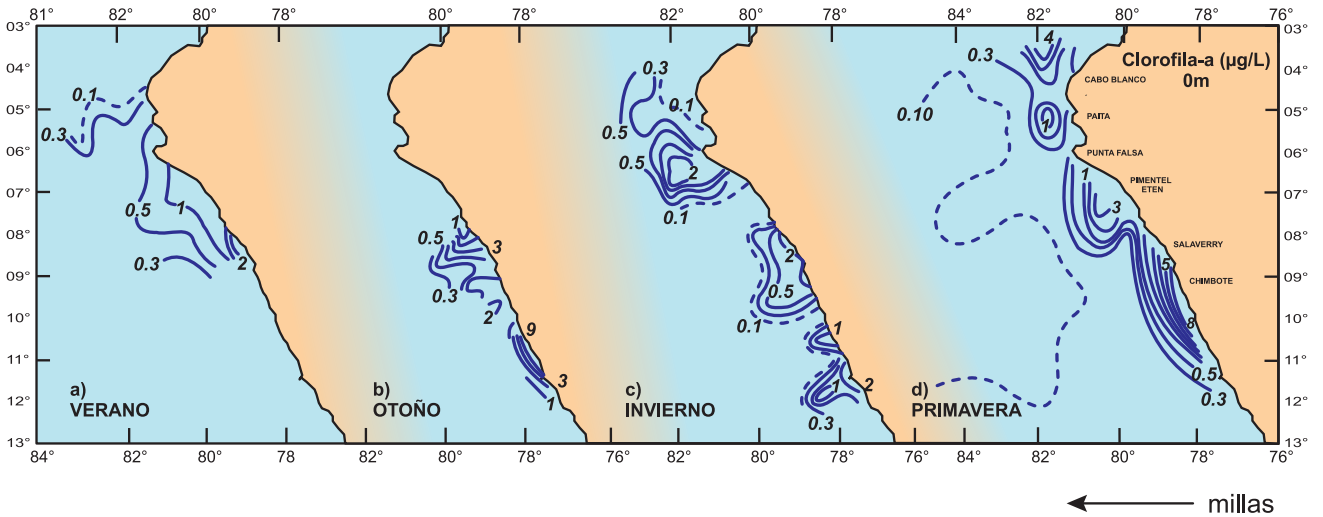


Figura 185.- El Niño 1986-87. Distribución estacional de clorofila-a (µg/L) en la superficie del mar, a) verano (8701), b) otoño (8704), c) invierno (8708-09), d) primavera (8711-12). Guillén et al., 1989

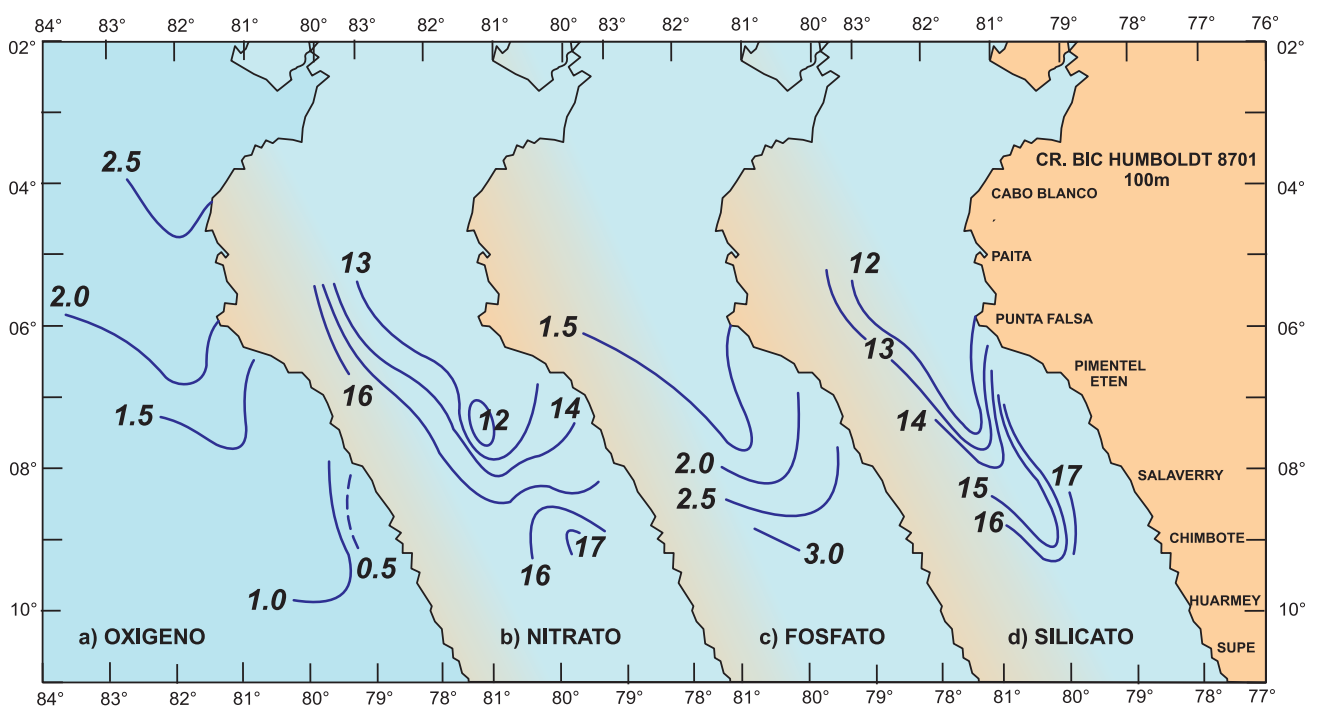


Figura 186.- Distribución horizontal a 100 m de a) oxígeno (mL/L), b) nitratos, c) fosfatos, d) silicatos (µM), Guillén et al., 1988

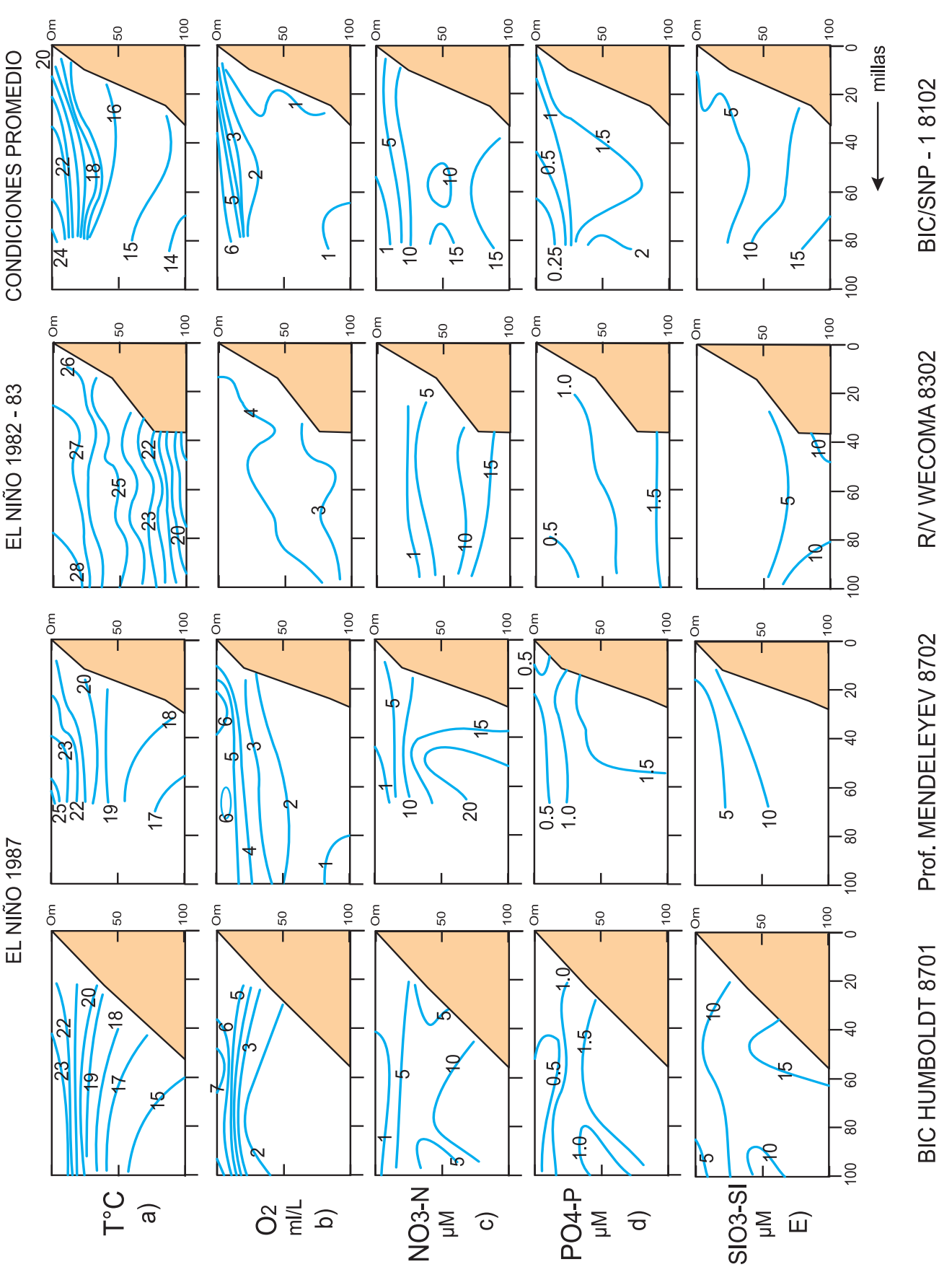


Figura 187.- El Niño 1986-87. Sección Pimentel (06°40´S) distribución vertical (0-100 m) de temperatura, oxígeno disuelto y nutrientes: nitratos, fosfatos, silicatos. Comparación de EN 1987, EN 1982-83 y condiciones promedio 1981. Guillén et al., 1989

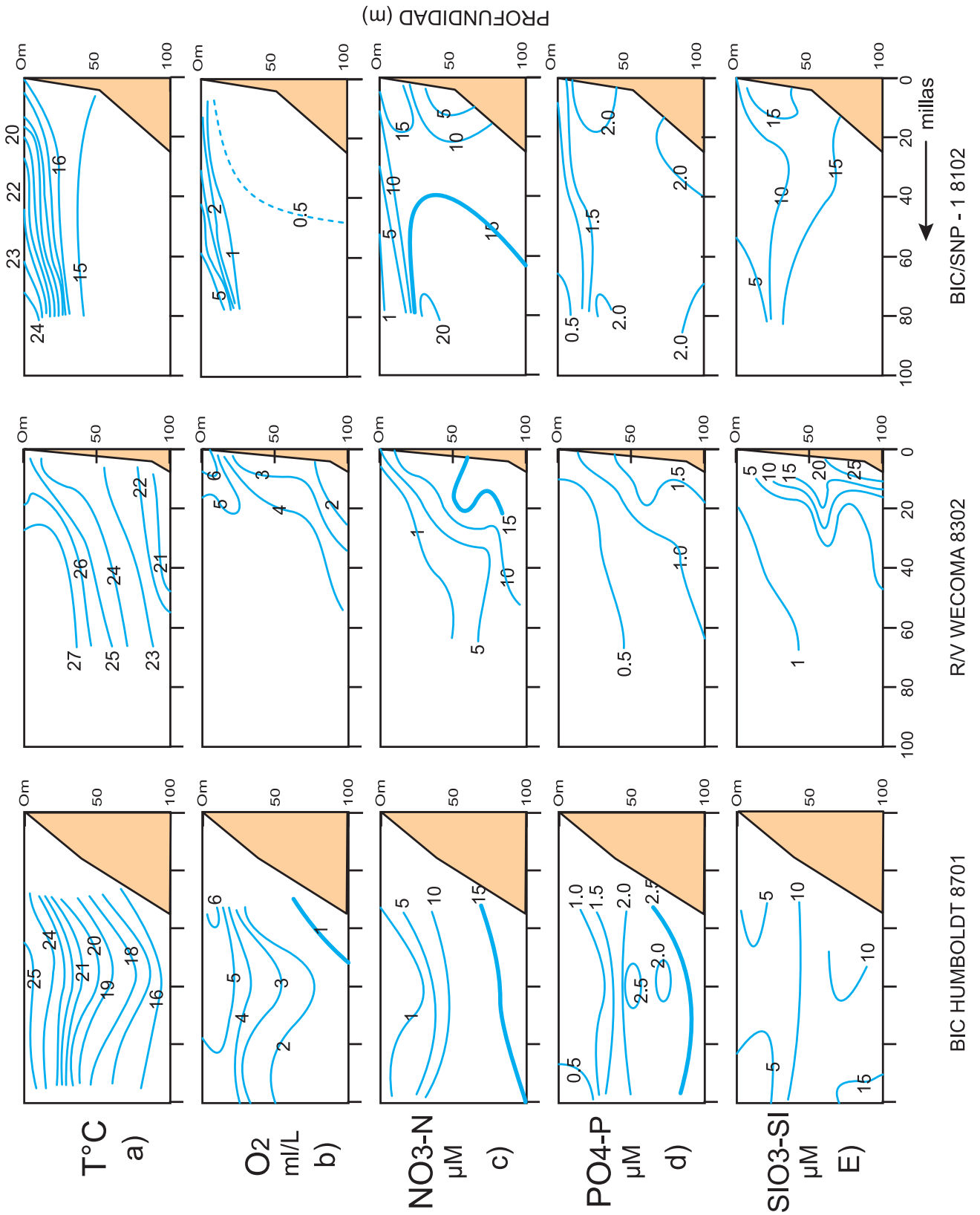


Figura 188.- El Niño 1986-87. Sección Salaverry (08° 15´S). Distribución vertical (0-100m) y comparación de EN 1987, EN 1982-83 y condiciones promedio 1981 (08°15´S) de temperatura (°C), oxígeno disuelto (mL/L) y nutrientes: nitratos, fosfatos, silicatos (µM). Guillén et al., 1989

La máxima intensidad de El Niño 1987 se registró en febrero de ese año, fue de intensidad moderada y de corta duración. La oxiclina se halló a mayor profundidad debido al transporte de agua de la Corriente Cromwell hasta la latitud de 9°S. El afloramiento frente a Chicama se mantuvo casi constante aún durante el pico de mayor anomalía.

En 1987 se observó a 100 m un cambio en la distribución y concentración de variables físico–químicas en relación a los años normales; el flujo de la Corriente Cromwell se extendió en forma de una lengua frente a Salaverry con valores mayores de 1 mL de oxígeno disuelto, >15 µg-at/L de nitratos y silicatos y 2,5 µ-g-at/L de fosfatos. Las concentraciones de clorofila fueron altas en Chimbote (>8 µg/L) y en Huarmey (>6 µg/L), pero muy costeras debido a la penetración de aguas oceánicas.

21.9 El Niño 1991-93

21.9.1 Resumen

Las alteraciones en las anomalías océano-atmosféricas del Pacífico central indicaban desde 1989 que la ocurrencia de un evento EN estaba próxima; su posible desarrollo sería en el cambio estacional de primavera (setiembre-noviembre 1991) y en verano-otoño (marzo-mayo 1992), períodos favorables para las anomalías de los eventos cálidos (Zuta y Otiniano 1994).

El Niño de 1991-93 se ha calificado como El Niño Moderado y Prolongado. El pico de anomalías de Temperatura Superficial del Mar (ATSM), se presentó frente a la costa peruana en febrero-mayo 1992, especialmente en marzo con anomalías térmicas de 3-5 °C sobre el promedio, asociado a Aguas Tropicales Superficiales (ATS) del Golfo de Panamá (Zuta y Otiniano 1994).

La declinación brusca de la TSM ocurrió en junio 1992, siguiendo valores negativos en las anomalías que se intensificaron en invierno (agosto-setiembre 1992), aparentemente significaba el final del evento EN o retorno a las condiciones normales a fines de 1992. Sin embargo, en 1993 siguió un nuevo calentamiento anómalo que ha sido denominado como reactivación del ENSO. Las ATS se desplazaron nuevamente sobre la costa peruana (enero-abril 1993), aunque con menor intensidad que en diciembre 1991 y abril 1992. A partir de agosto 1993 se observó la declinación del evento. Las mayores anomalías positivas de temperatura ocurrieron en mayo-junio de 1993 al norte de los 12°S. El calentamiento de 1993 se puede considerar como el segundo pico de EN 1991-93, más moderado que el primero (febrero-mayo 1992).

21.9.2 Desarrollo del evento

a. 1991

El plan mensual de operaciones MOPAS-Monitoreo Oceanográfico Pesquero en Áreas Seleccionadas se realizó con el apoyo del proyecto IMARPE/Fondo FICITEPE e IMARPE/Comunidad Económica Europea (CEE), en el área de Paita dentro de las 70 mn de la costa (Talara y Sechura). Las operaciones MOPAS-Paita (Fig. 189) permitieron seguir la evolución de las condiciones bio-oceanográficas de EN 1991-93 las cuales se describen a partir de primavera del año 1991 cuando se observaron las primeras alteraciones.

Primavera 1991.- En la operación MOPAS Paita 9110, se observó una pequeña área de bajas salinidades (<34,8 ups), encontrándose mezcla de aguas oceánicas y aguas costeras frías y en menor grado con aguas ecuatoriales. Los nutrientes aún tuvieron buenas concentraciones (fosfatos 0,8-2,7 µM, silicatos 4-12 µM y nitratos 6-13 µM). Entre los indicadores biológicos del fitoplancton el dinoflagelado *C. brev* de AES se presentó con otras especies al norte de Paita y entre los del zooplancton *Centropages furcatus* se distribuyó en toda el área (IMARPE 1991a).

La significancia de las condiciones descritas fue incierta debido a la época estacional de cambios, el calentamiento era anómalo pero no se habían registrado características como el hundimiento de la termoclina o salinidades bajas ligadas a la amplitud de las ondas

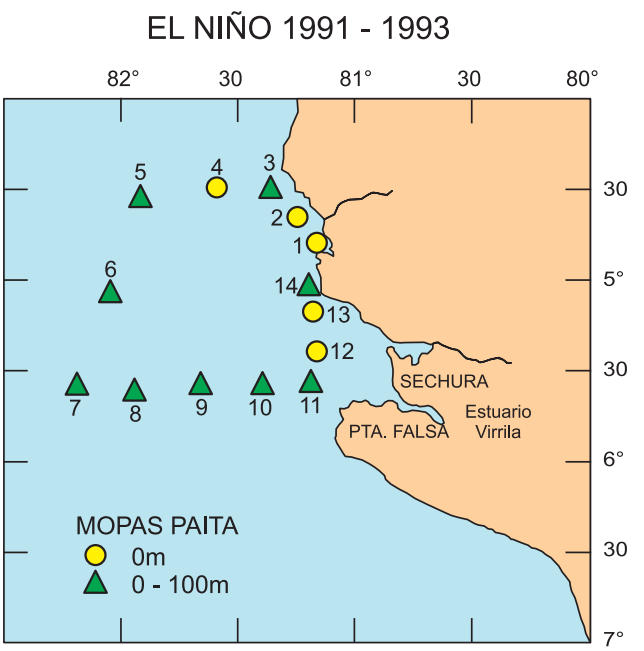


Figura 189.- El Niño 1991-93. Ubicación de estaciones del Plan MOPAS Paita - Monitoreo Oceanográfico Pesquero en áreas seleccionadas. Zuta, 1985

Kelvin que anteceden a un evento EN. Posteriormente, en noviembre (MOPAS-Paita 9111), las características en la superficie del mar tuvieron salinidades entre 34,15 34,6 ups de AES (Fig. 190 a, b). En la estructura termo-halina correspondieron a un inicio de condiciones anómalas, AES en la capa de 0-60 m, siendo más pronunciada en Sechura (40-100 m) (Fig. 191 a,b). Las ACF se encontraban solo dentro de 20-40 mn y debajo de las AES, también se observó intromisión de ASS.

El frente ecuatorial se desplazó hasta alrededor de 6°S y las anomalías térmicas al norte de esa latitud fueron 2,7-4,2 °C, salinidades predominantes <3,5 ups. Respecto a los nutrientes y clorofila en la superficie del mar, las concentraciones fueron moderadas, excepto fosfatos 1-4 μM; el máximo correspondió a la desembocadura de ríos (silicatos 5-10 μM, y nitratos de 2-11 μM).

En esa área se encontraron indicadores de AES pertenecientes al fitoplancton: *C. breve, O. steinii, C. trichoceros, C. masssilience* y al zooplancton: *Rh calanus nasutus*, *R. cornutus* y las especies *Calocalanus p v* y *Acartia danae* propias de ASS (IMARPE 1991 b).

El área de Paita se caracteriza por cambios bruscos en corto tiempo, esto se observó en diciembre 1991 cuando se encontró diferencia en relación a las características del mes anterior, reduciéndose la capa de aguas de baja salinidad a 10 m en relación a noviembre (60 m). La distribución de AES se encontraba al norte de los 5°S, ACF estuvieron en gran parte del área de Paita con altos nutrientes y clorofila y ASS fuera de las 60 mn de la costa, predominando aguas oceánicas. Las principales características de las masas de agua frente a la costa peruana a fines de 1991 fueron:

a. En Paita ocurrieron variaciones a causa de las AES (10 m) y las ASS estuvieron fuera de las 50 mn, su influencia fue fluctuante; las ACF se encontraban muy cerca de la costa
b. En Chimbote el calentamiento fue incrementando desde setiembre de 1991
c. + 3,9°C debido al avance de ASS
d. El frente ecuatorial al norte de los 5°S estuvo muy cerca de la costa
e. El incremento de las anomalías en las estaciones costeras fue mayor que en diciembre de 1986, indicando desarrollo del ENSO en aguas peruanas. Desde octubre a diciembre las anomalías se proyectaron lo largo de la costa.

b. 1992

Características oceanográficas y biológicas.- El seguimiento de las características oceanográficas y biológicas de EN 1991-93 se hizo en observaciones de las operaciones MOPAS-Paita dentro de las 60 mn costeras, realizadas en el periodo enero-agosto 1992. Se muestra su evolución en la secuencia de distribución vertical y estacional de temperatura en las áreas de Talara y Sechura (4°45´S-5°45´S) (Fig. 192 a-g).

Verano

En enero (MOPAS Paita 9201), las AES ampliaron su distribución en profundidad respecto a diciembre de 1991, la estructura termo-halina de Paita mostró aguas cálidas hasta 40 m de profundidad, debajo de las cuales se encontraban las aguas costeras frías (>34,9 ups). Las ASS tuvieron variaciones en profundidad dentro del área en los últimos meses de 1991. Las isotermas de 18 y 19 °C se localizaron a 100 m en las secciones de Talara y Sechura, evidenciando el inicio del hundimiento (Fig. 192 a). Anomalías positivas mayores que en diciembre 1991 indicaron el incremento del calentamiento y evolución de EN aunque el frente ecuatorial se había replegado al norte de Paita.

En la superficie del mar el rango de salinidad fue 34,7-34,9 ups (Fig. 193 a). Las concentraciones de nutrientes en superficie fueron moderadas, fosfatos <2 μM, silicatos de 8 μM y nitratos <15 μM, incrementando con la profundidad y hacia el sur, al igual que la salinidad (Fig. 192 a, 193 a). La biomasa de fitoplancton fue pobre <0,2 μg/L fuera de 20 mn y más cerca de la costa varió entre 0,5-3,0 μg/L con el máximo al norte de la desembocadura del río Chira, la densidad del fitoplancton fue <1,0 N° cel x1000/50 mL (Fig. 193 b, c); en la distribución vertical fue también muy pobre, <1,0 μg/L (Fig. 194 a, b).

Los indicadores biológicos de masas de agua de fitoplancton fueron *Ceratium breve*, *Ornithocercus steinii* de AES y otros dinoflagelados de aguas cálidas; las especies del zooplancton fueron el copépodo *Centropages furcatus* que se distribuyó en toda el área y *Calacalano pavo* que se registró sólo en dos estaciones (IMARPE 1992a).

En febrero (MOPAS Paita 9202), los rangos de temperatura y salinidad en la columna de agua indicaron predominancia de AES y ASS en el área y aguas de mezcla con aguas costeras; en la superficie la salinidad varió entre 34,8-35 ups (Fig. 195 a). Las anomalías térmicas menores que en enero (Cr. 9201) se explican por la gran variabilidad de las condiciones oceanográficas del área y por el replegamiento del frente ecuatorial en Paita. El calentamiento se notó en la capa de 0–l00 m con temperaturas de 22 °C a l00 m y gradiente de 22-26 °C (Fig. 192 b). La presencia del frente ecuatorial se manifestó sólo en Talara (0-20 m).

Los nutrientes en la superficie del mar, al igual que en la columna de agua, tuvieron características similares a los monitoreos anteriores con valores altos de fosfatos (1,2-2,9 μM); en cambio los silicatos fueron bajos (<3-5 μM) y también los nitratos (0,75-5,73 μM). La clorofila varió entre 1,6 y 4,8 μg/L en la superficie (Fig. 195 b, c) y, en relación a la concentración de fitoplancton, ambas variables tuvieron un incremento respecto al mes anterior, pero su distribución vertical fue pobre (Fig. 196 a, b).

En el fitoplancton las especies indicadoras de AES, *C. breve* y *O. steinii*, se encontraron en la mayoría de estaciones y dentro del zooplancton los copépodos propios de la misma masa de agua *Centropages furcatus*, *Rhincalanus nasutus* y *R. cornutus* se distribuyeron en toda el área (IMARPE 1992b).

Otra fuente de información de verano con mayor cobertura (Cr. BIC/SNP-9201-02), indicó la influencia de Aguas Ecuatoriales Superficiales en enero y febrero originando la profundización de la termoclina, isoterma de 20 °C a 150 m en Paita y Punta Falsa, sobre 100 m en Chimbote y a 50 m en Callao. En las dos últimas áreas el ingreso de aguas oceánicas (ASS) con bajo contenido de nutrientes redujo el afloramiento, siendo casi nulo en Chimbote, en cambio ocurrió con mayor intensidad a 230 mn frente a Pisco y Pta. Doña María. El pico máximo de anomalías de EN 1991-93 fue en marzo 1992, la intensidad del flujo del norte se apreció en Paita, Punta Falsa (Fig. 204 a, b), Chimbote y Callao (Fig. 205 a, b) (BIC/SNP-1 9201-02). El rango de clorofila-a fue de 0,20-15,53 μg/L con máximos en Pta. Doña María (15,53 μg/L), Callao (9,25 μg/L) y Atico (10,0 μg/L). Las ASS predominaron al sur de Atico con baja clorofila (0,5 μg/L), esta distribución correspondió al patrón estacional de verano en esa área. Las concentraciones altas propias de verano y posiblemente con presencia de especies fitoplanctónicas de aguas cálidas fueron mayores de 1 μg/L hasta 80 mn de la costa, con núcleos costeros entre 2 y >15 μg/L, las máximas concentraciones se ubicaron en Pta. Doña María (15,53 μg/L), Callao (>9 μg/L) y Atico (10 μg/L).

Las características de estructura térmica y halina descritas para Sechura (MOPAS Paita 9202), mostraron diferencias días después del monitoreo en relación al crucero de verano. El gradiente de temperatura fue menor y los valores de salinidad mucho mayores, no correspondieron a las aguas ecuatoriales en Sechura, posiblemente por su ubicación mas costera y aparentemente debido a variaciones de corto tiempo características del área.

Otoño

En abril 1992 (MOPAS-Paita 9204), la estructura térmica tuvo fuerte estratificación en Talara y Sechura con un gradiente térmico en la columna de agua de 17-20 °C, apreciándose el inicio del ascenso de la isoterma de 20 °C en relación a los meses anteriores (Fig. 192 c). Sin embargo, las anomalías térmicas en superficie fueron más altas que en operaciones MOPAS-Paita 9103 y 9202.

La distribución superficial de nutrientes tuvo concentraciones altas, fosfatos 1,35-2,73 μM; silicatos 2,33-20 μM y nitratos 1,0-10,5 μM. La clorofila varió entre 0,15 y 3,08 μg/L (Fig. 199 a,b) y en profundidad fue más pobre en Sechura (Figs. 200 a, b). Los indicadores de fitoplancton presentes fueron *Ceratium breve* de AES frente a Sechura y en el zooplancton *Centropages furcatus* estuvo en toda el área y *Rhincalanus cornutus* se encontró fuera de las 50 mn (IMARPE 1992 c).

En mayo 1992 (MOPAS-Paita 9205), AES estuvieron frente a Talara y ASS predominaron en gran parte del área. En la estructura térmica hubo buena estratificación (16-23 °C) (Fig. 192 d), iniciándose una recuperación de las condiciones después de la profundización de la termoclina. La isoterma de 20 °C se ubicó en su posición normal en la columna de agua, sobre los 30 m. Durante el pico del evento (febrero), la misma isoterma se profundizó hasta 120 m en Sechura (Fig. 192 b). Los nutrientes en la superficie del mar tuvieron concentraciones moderadas, fosfatos 1,0-2,0 μM, nitratos 3-10 μM y silicatos de 3-12 μgM, las más altas se ubicaron frente al río Chira y a Sechura. En Talara en la capa de 0-20 m, el rango de fosfatos fue 1,5-2 μM, silicatos 5-10 μM y nitratos 10-20 μg-at/L. En Sechura la concentración de silicatos varió de 10-20 μg-at/L y los nitratos de 5-20 μg-at/L.

La distribución superficial de clorofila tuvo buenas concentraciones frente a Paita y Sechura 1,0-3,0 μg/L muy cerca de la costa y en la distribución vertical fueron menores de 1 μg/L en Talara y 0,10-3 μg/L en Sechura (Figs. 201 a-b, 202 a,b). Las diatomeas fueron dominantes y las especies indicadoras de masas de agua: *C. breve* de AES estuvo presente en cuatro estaciones (23 °C). En el zooplancton *Centropages furcatus, Rhincalanus nasutus, Rh. cornutus* de AES estuvieron presentes en toda el área (IMARPE 1992 d).

En junio 1992 (MOPAS-Paita 9206), las anomalías térmicas fueron menores que en mayo, alrededor de 1 °C, indicando recuperación de las condiciones oceanográficas. En la estructura térmica se aprecia el proceso de afloramiento en Talara y Sechura con gradiente de 17-19 °C, continuando el ascenso hacia su ubicación normal (Fig. 192 e).

El régimen hidroquímico en la superficie del mar fue similar al mes anterior, concentraciones de afloramiento: 1,5-2,0 μM en fosfatos, 3-10 μM silicatos y 8-16 μM nitratos. Asimismo, en la columna de agua, los fosfatos tuvieron un rango de 1,5-2 μM, silicatos 10-15 μM y nitratos 10-20 μM. Las concentraciones superficiales de clorofila variaron entre 0,05 y 5 μg/L y 0,1-9,0 μg/L en la columna de agua (Figs. 201, 202) indicando condiciones normales. La isoterma de 15 °C se encontró ascendiendo (Fig. 192 f, g).

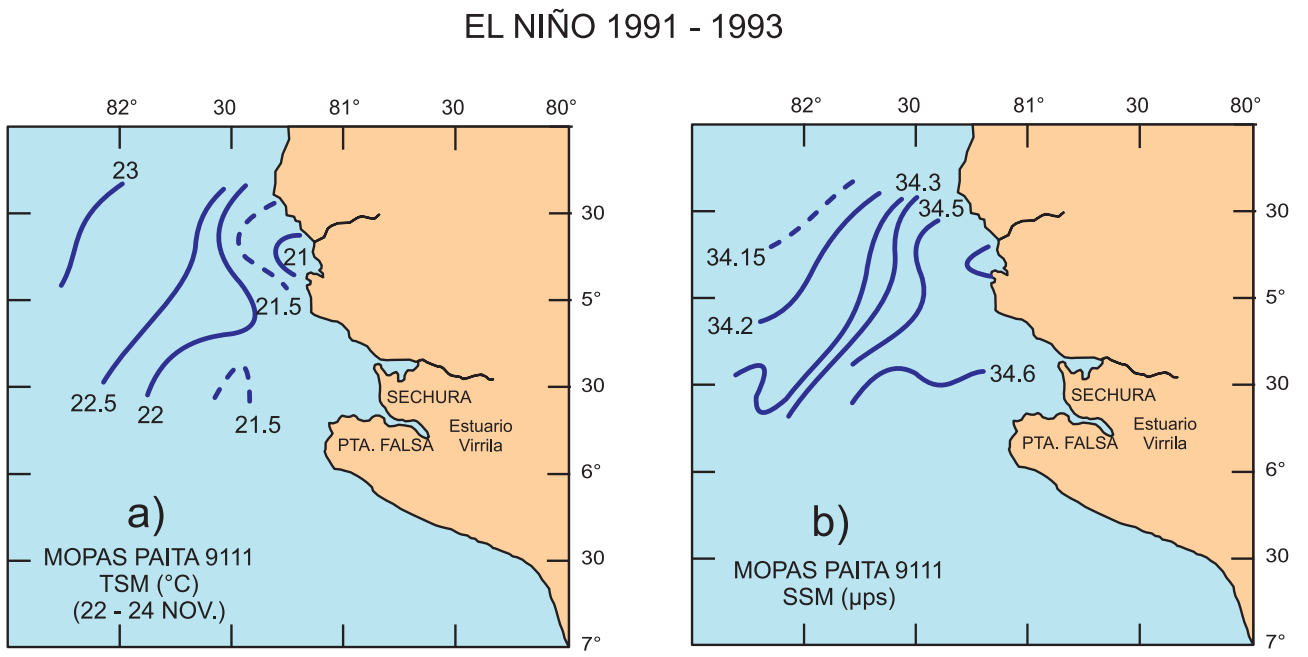


Figura 190.- El Niño 1991-93. Distribución superficial de temperatura (°C), salinidad (ups). MOPAS-Paita 9111. IMARPE/DGIO (1991 b)

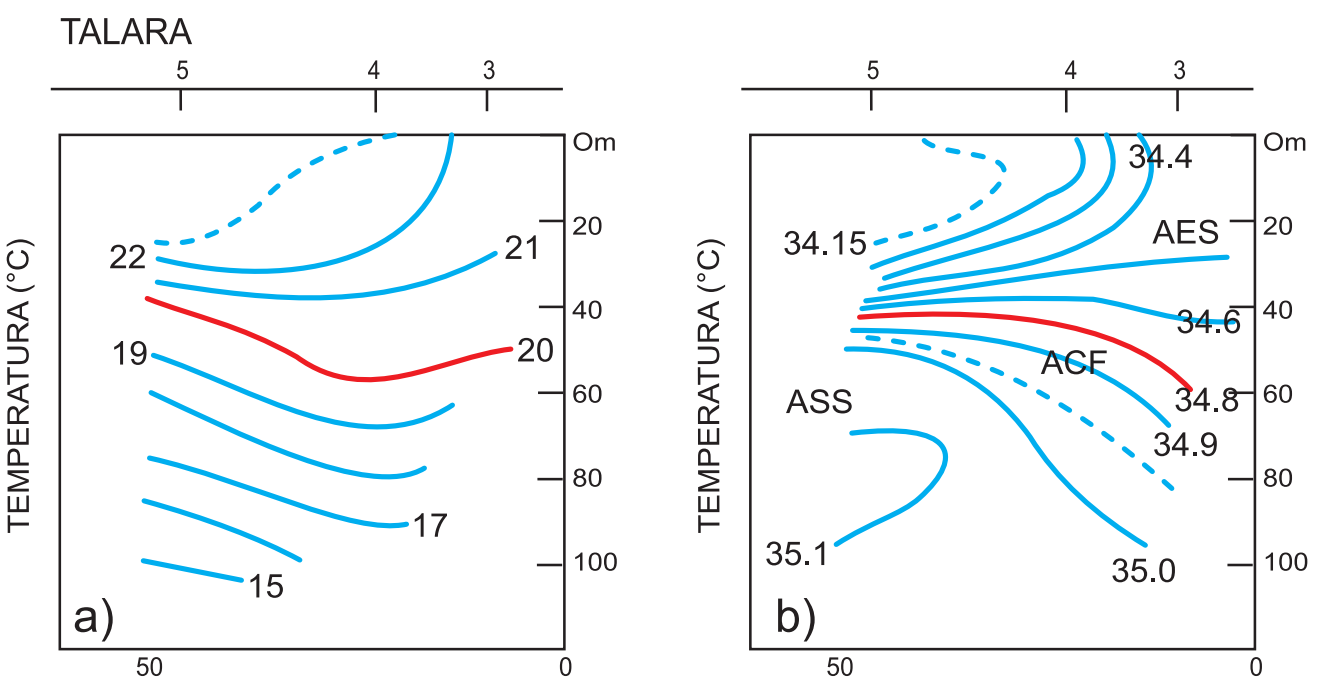


Figura 191.- El Niño 1991-93. Estructura térmica y halina secciones MOPAS-Paita 9111 (0-100 m) a fines de 1991, a) Talara, b) Sechura, 0-100m. IMARPE/DGIO (1991 b)

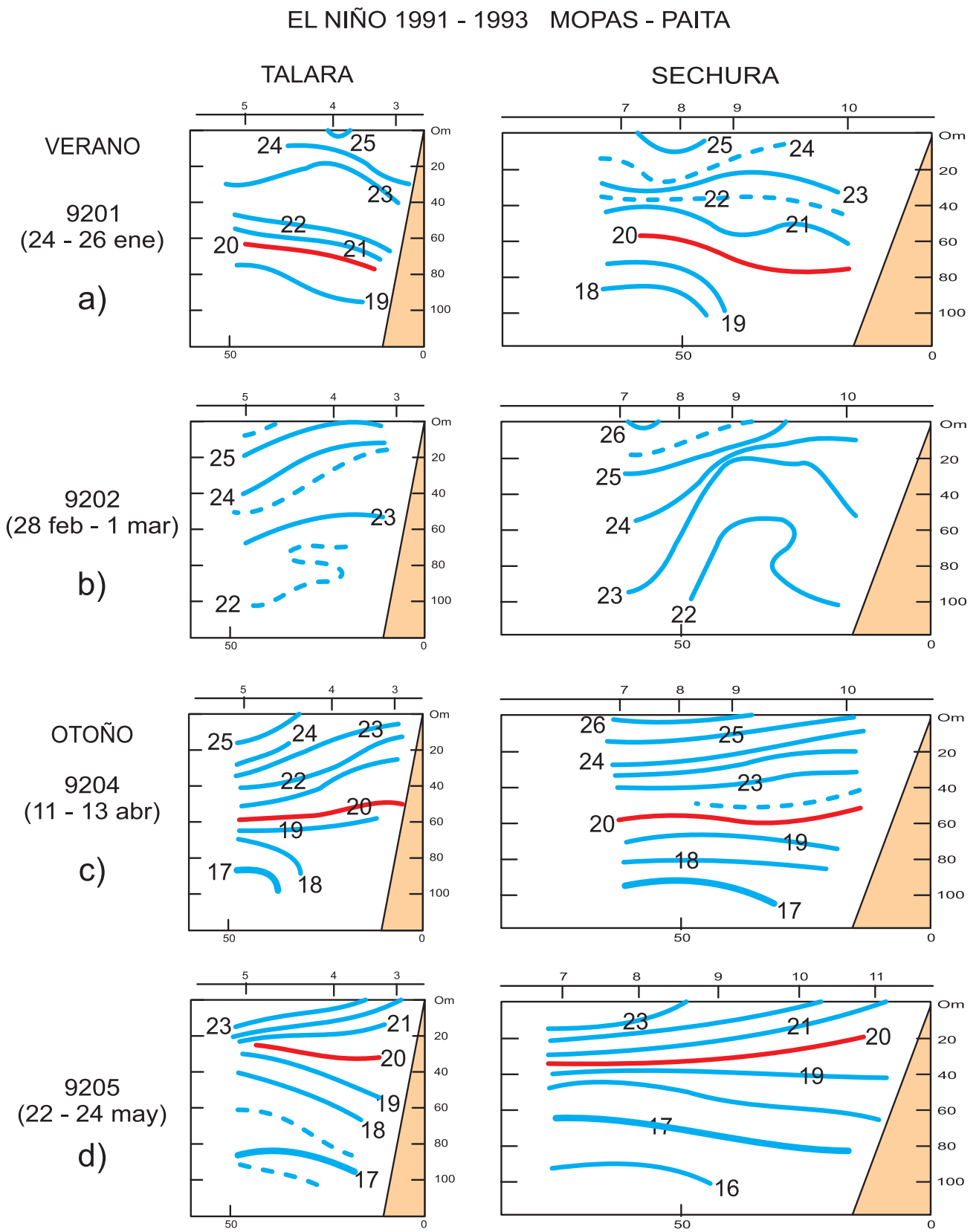


Figura 192.- El Niño 1991-93. Secuencia de cambios en la termoclina, secciones Talara y Sechura 0-100 m, enero-agosto 1992, MOPAS-Paita. Verano a) 9201 (24-26 enero), b) 9202 (28 febrero-1 marzo), otoño c) 9204 (11-13 abril), d) 9205 (22-24 mayo). Calienes, 1993

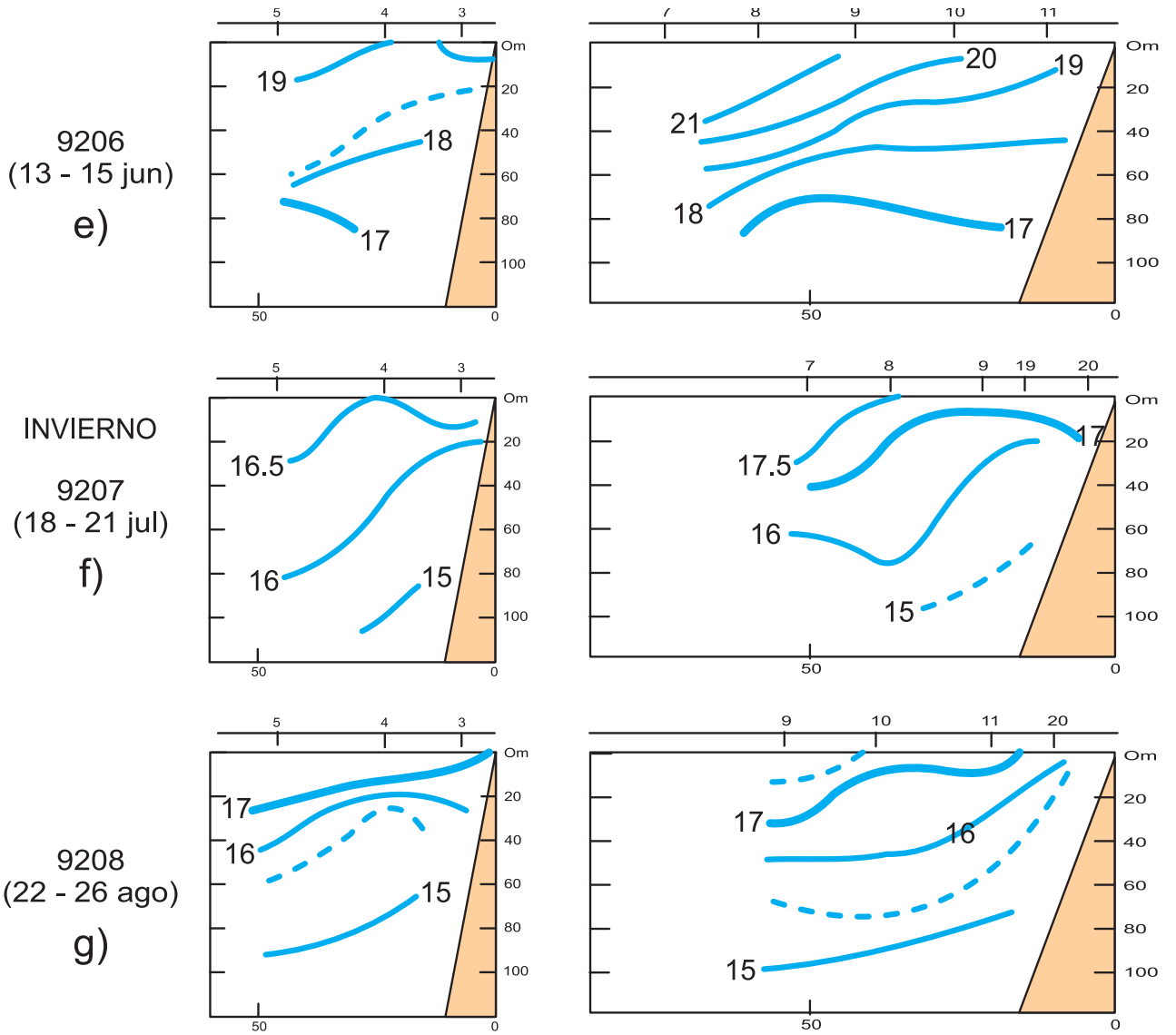


Figura 192.- El Niño 1991-93. Secuencia de cambios en la termoclina, secciones Talara y Sechura 0-100 m, enero-agosto 1992, MOPAS-Paita. Verano e) 9206 (13-15 junio), invierno f) 9207 (18-21 julio), g) 9208 (22-26 agosto). Calienes, 1993

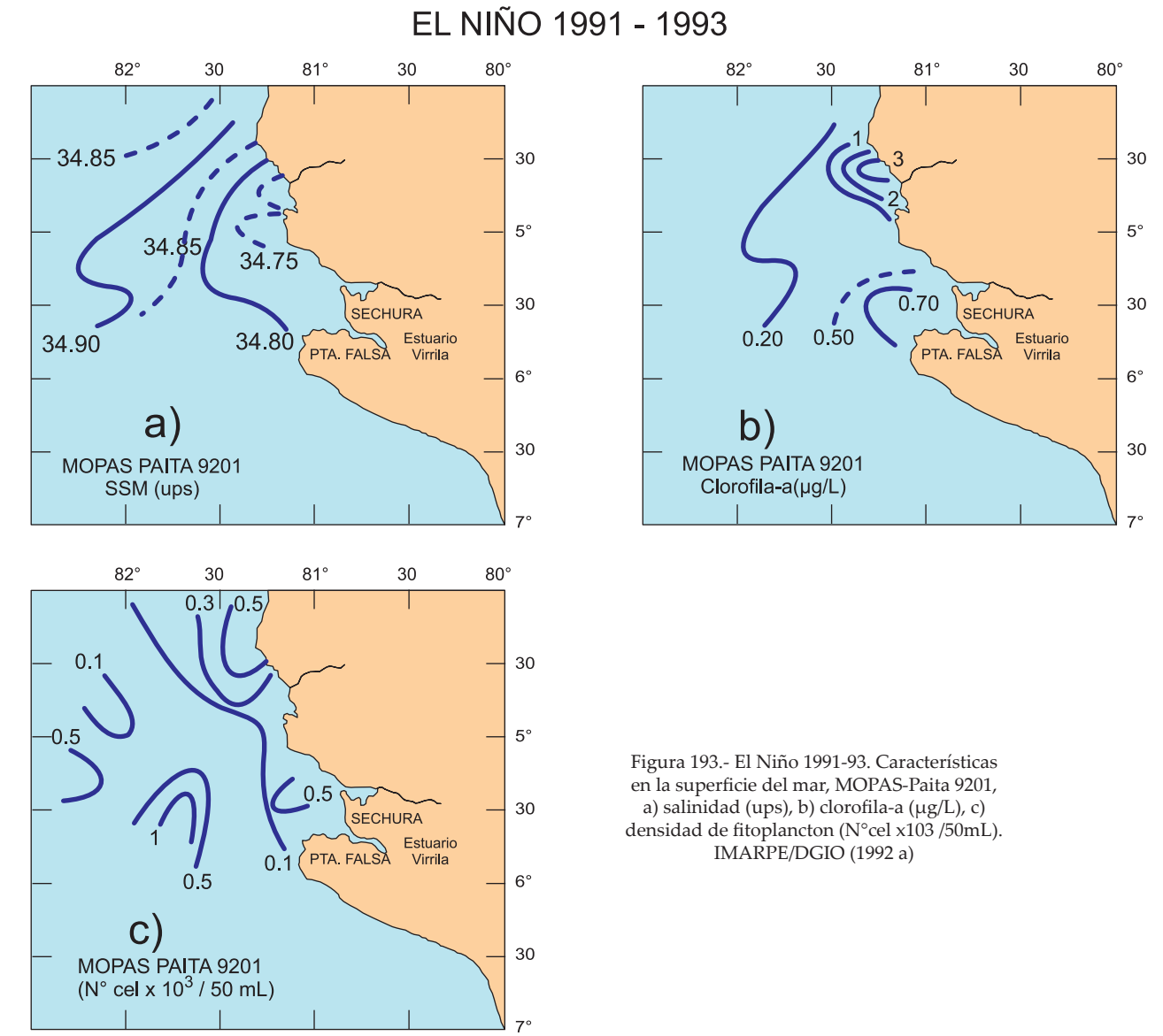


Figura 193.- El Niño 1991-93. Características en la superficie del mar, MOPAS-Paita 9201, a) salinidad (ups), b) clorofila-a (µg/L), c) densidad de fitoplancton (N°cel x103 /50mL). IMARPE/DGIO (1992 a)

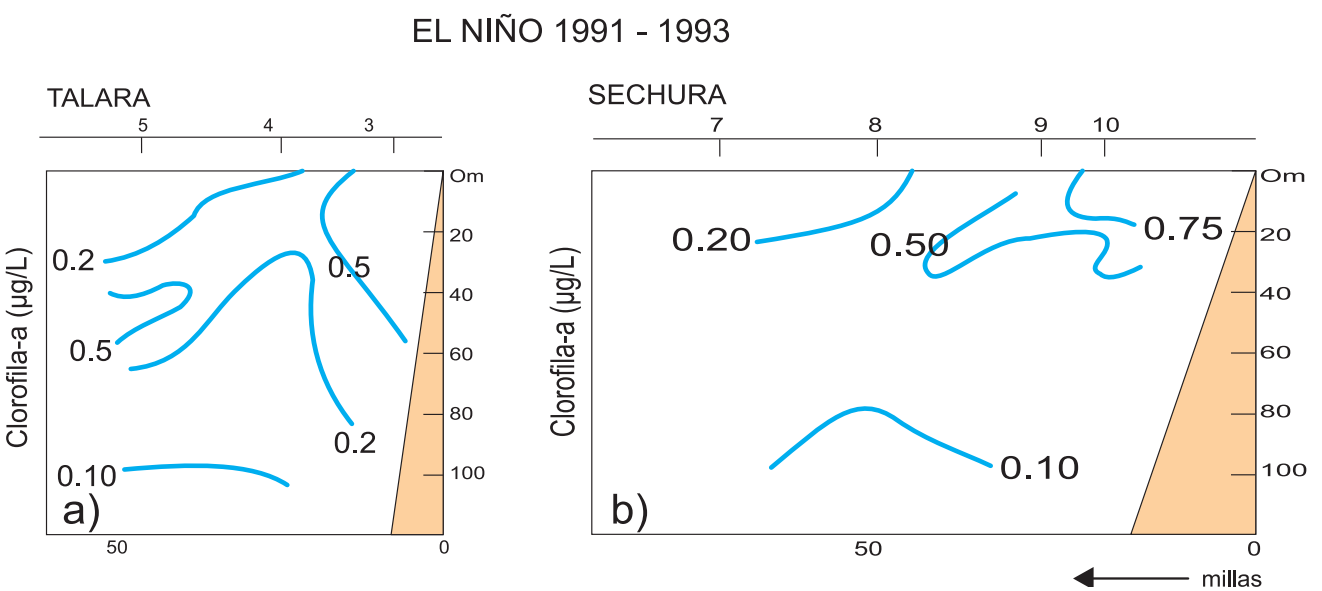


Figura 194.- El Niño 1991-93. Distribución vertical de clorofila-a (µg/L), a) sección Talara, b) sección Sechura, 0-100m. MOPAS-Paita 9201. IMARPE/DGIO 1992 a

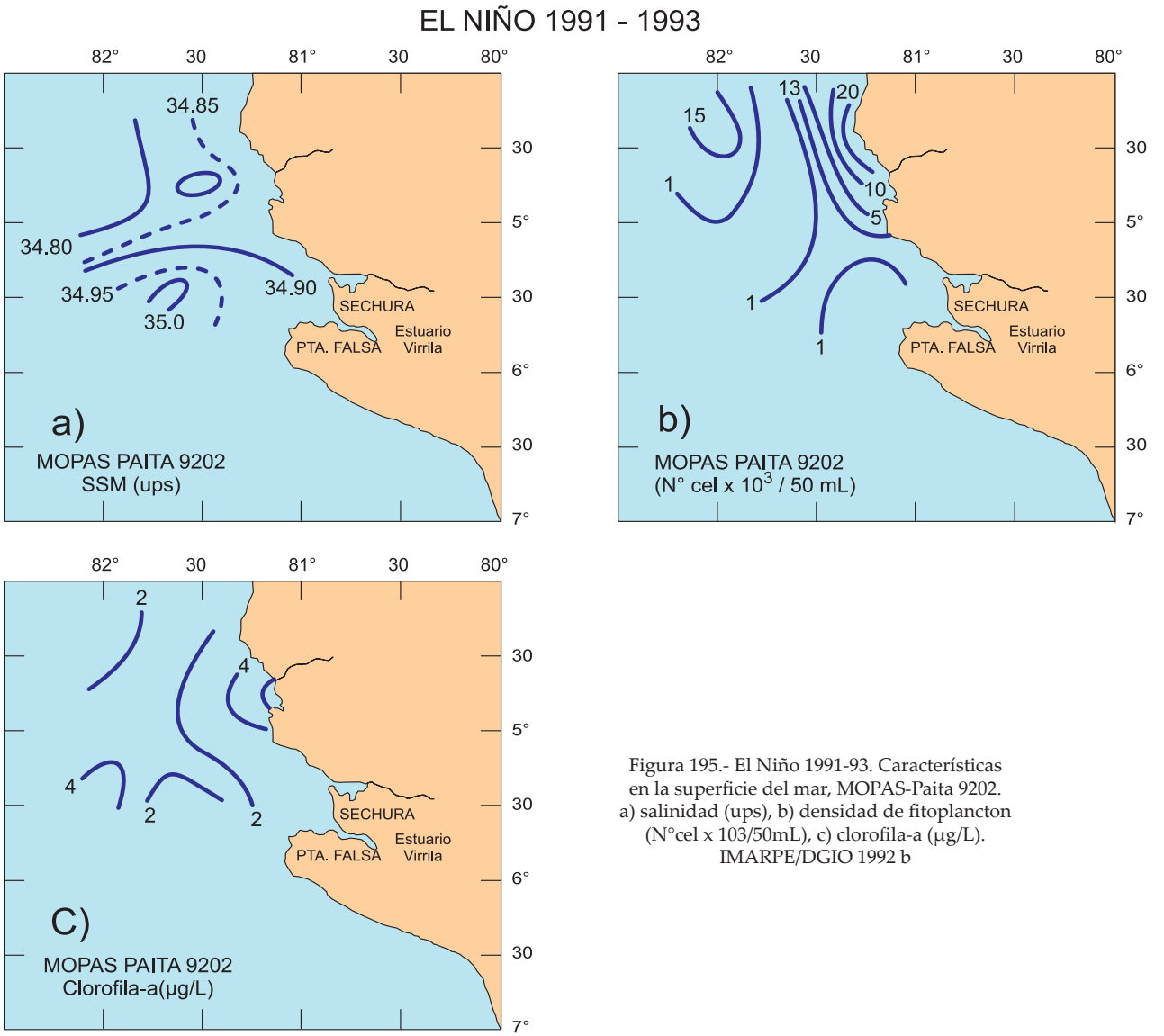


Figura 195.- El Niño 1991-93. Características en la superficie del mar, MOPAS-Paita 9202. a) salinidad (ups), b) densidad de fitoplancton (N°cel x 103/50mL), c) clorofila-a (µg/L). IMARPE/DGIO 1992 b

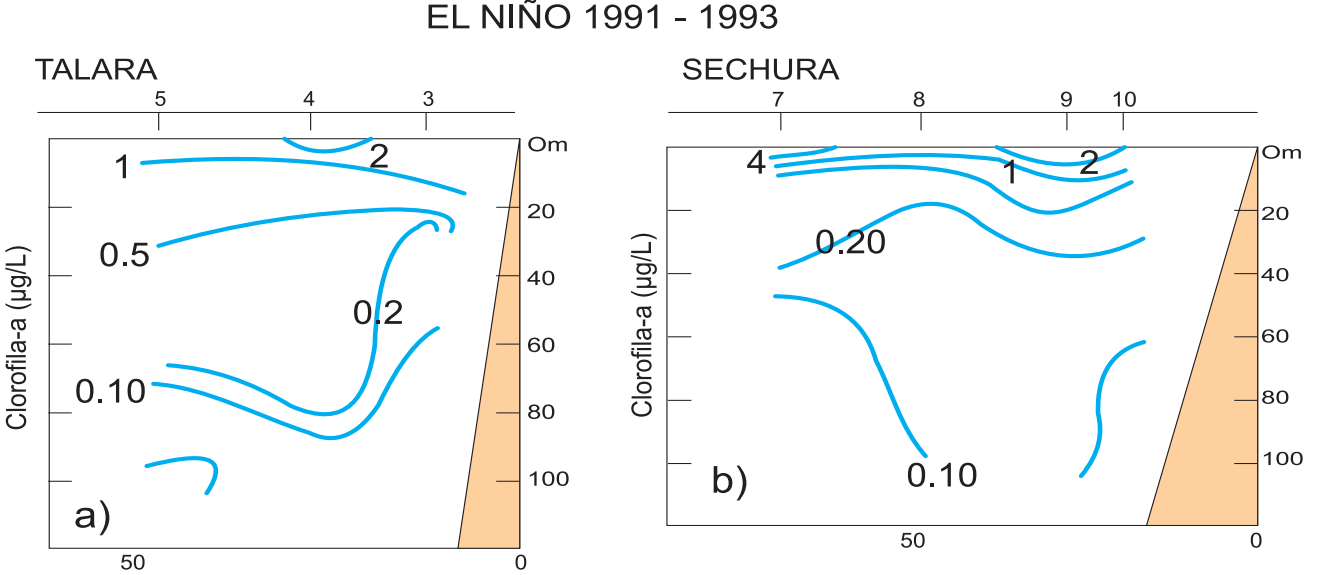


Figura 196.- El Niño 1991-93. Distribución vertical de clorofila-a (µg/L), a) sección Talara, b) sección Sechura, 0-100m. MOPAS-Paita 9202. IMARPE/DGIO 1992 b

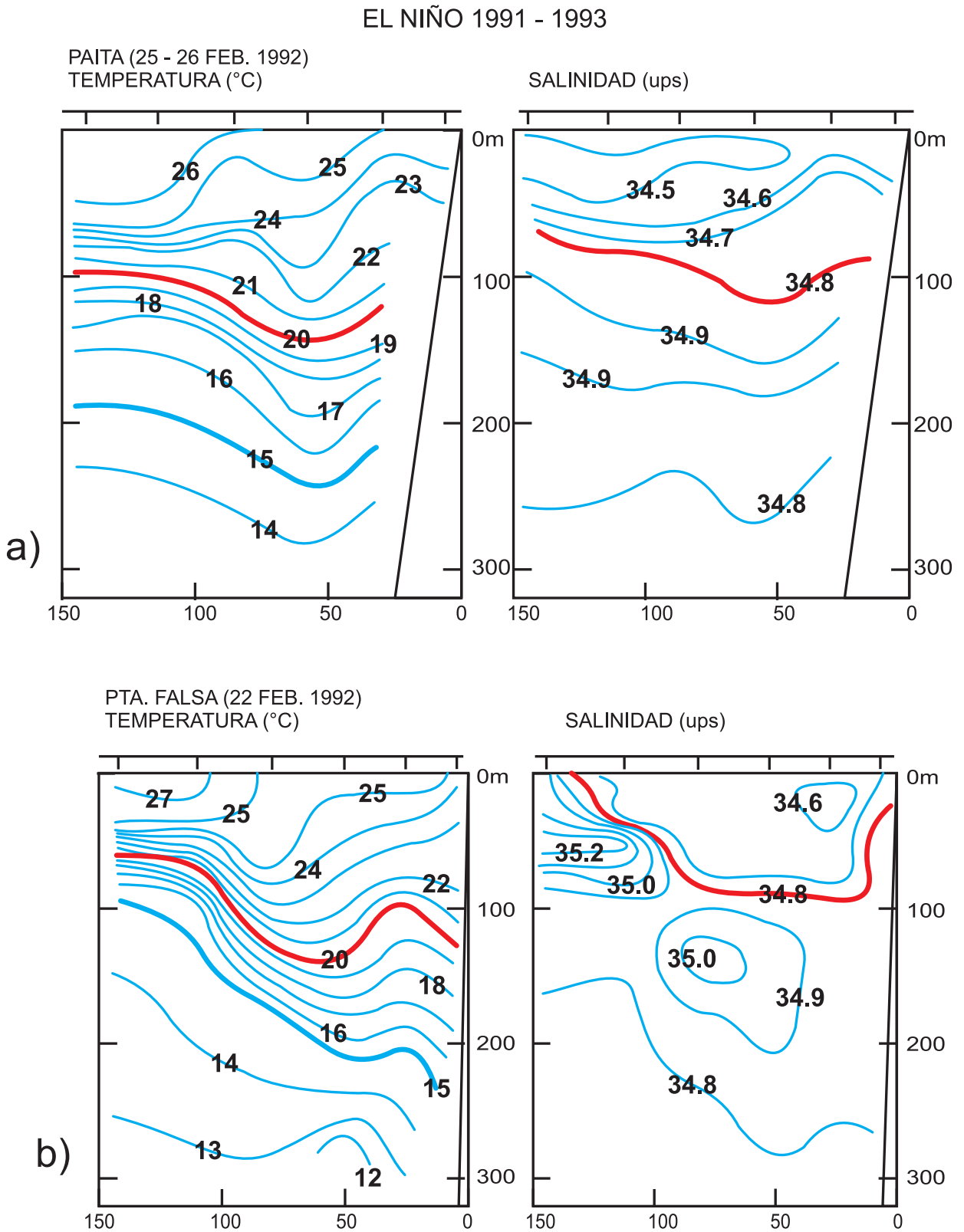


Figura 197.- El Niño 1991-93. Características de la estructura termohalina (°C, ups), secciones 0-300 m, Cr. BIC/SNP-1 9201-02, a) Paita (25-26 febrero), b) Punta Falsa (22 febrero). IMARPE/DGIO, 1992 b

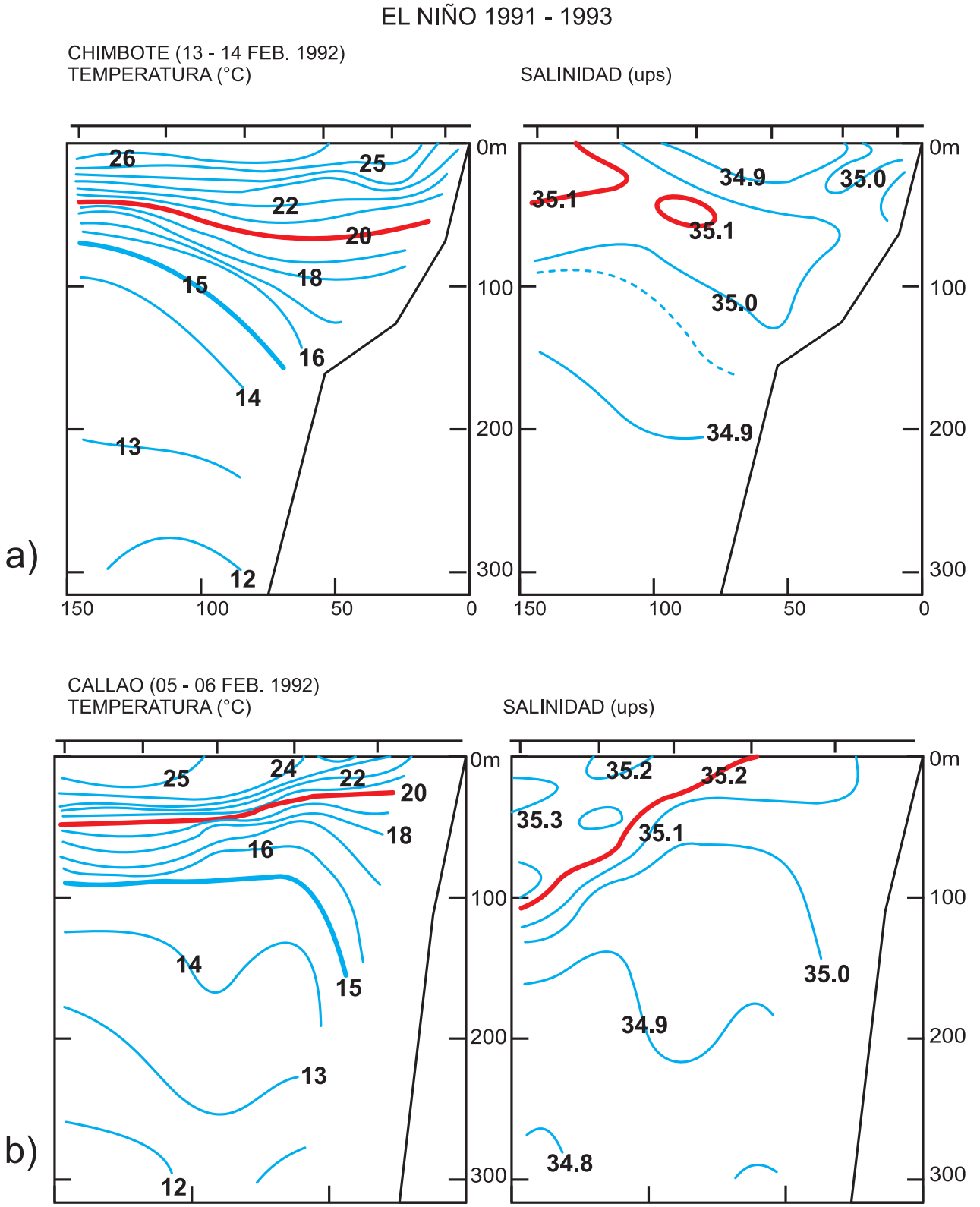


Figura 198.- El Niño 1991-93. Características de la estructura termohalina (°C), (ups), secciones 0-300 m. BIC/SNP-1 9201-02, a) Chimbote (13-14 febrero), b) Callao (5-6 febrero). CALIENES (1992), IMARPE/DGIO, 1992 b

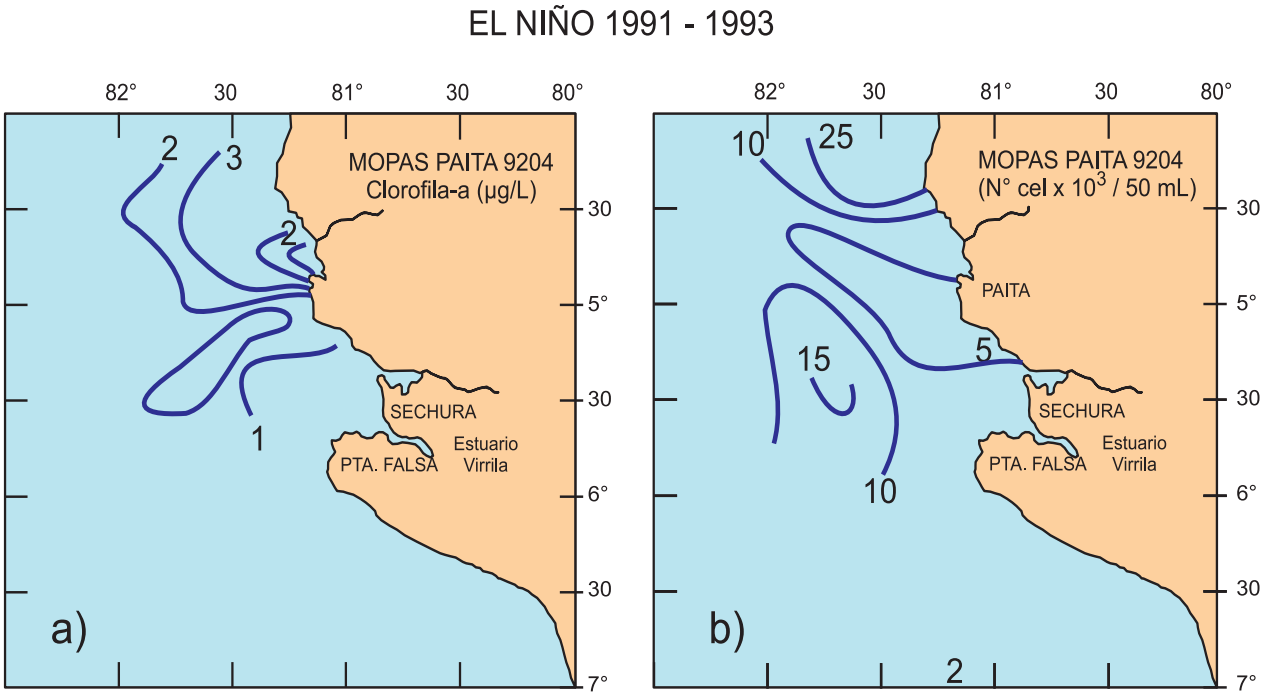


Figura 199.- El Niño 1991-93. Distribución superficial, a) clorofila-a (µg/L), b) densidad de fitoplancton (N°cel x 103 /50mL), MOPAS-Paita 9204. IMARPE/DGIO, 1992 c

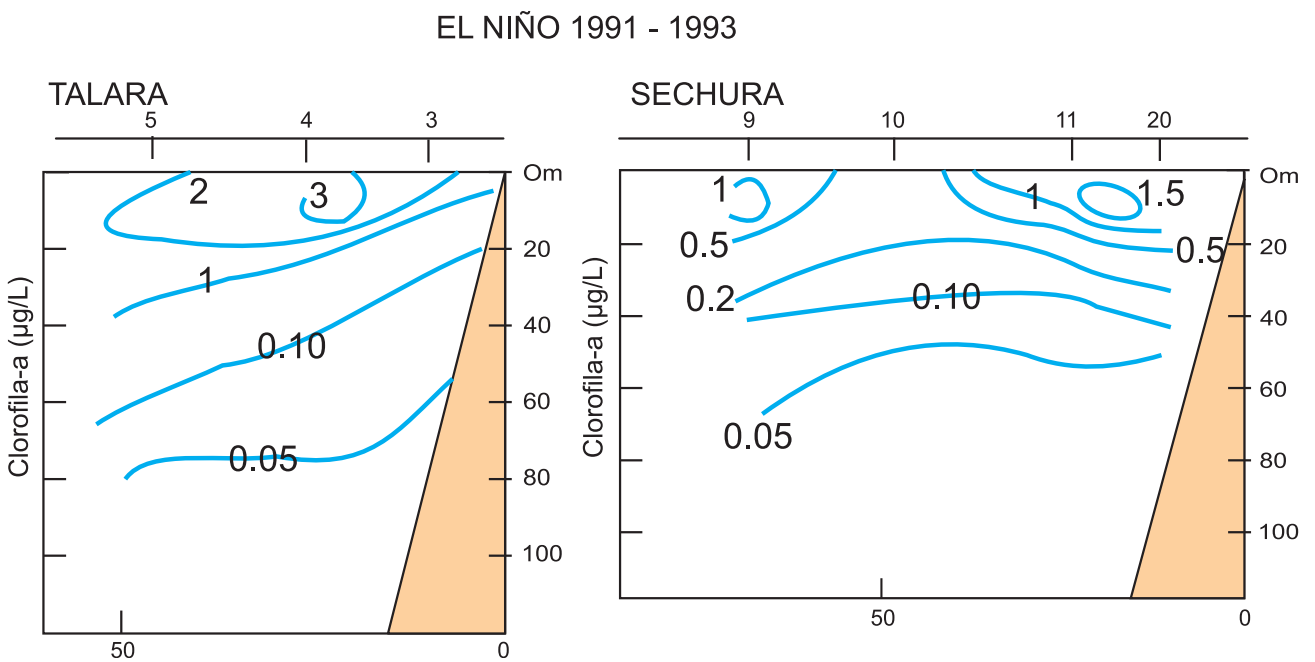


Figura 200.- El Niño 1991-93. Distribución vertical de clorofila-a (µg/L) secciones 0-100 m MOPAS-Paita 9204, a) Talara, b) Sechura. IMARPE/DGIO, 1992 c

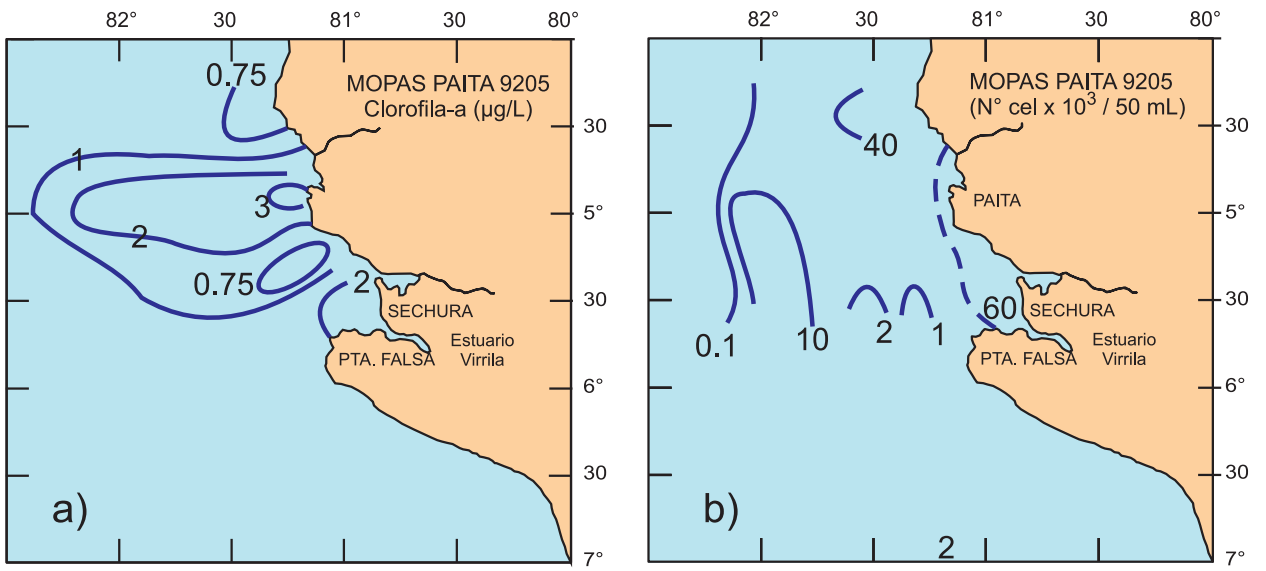


Figura 201.- El Niño 1991-93. Distribución superficial: a) clorofila-a (µg/L), b) densidad de fitoplancton (N°cel x 103/50mL), MOPAS-Paita 9205. IMARPE/DGIO, 1992 d

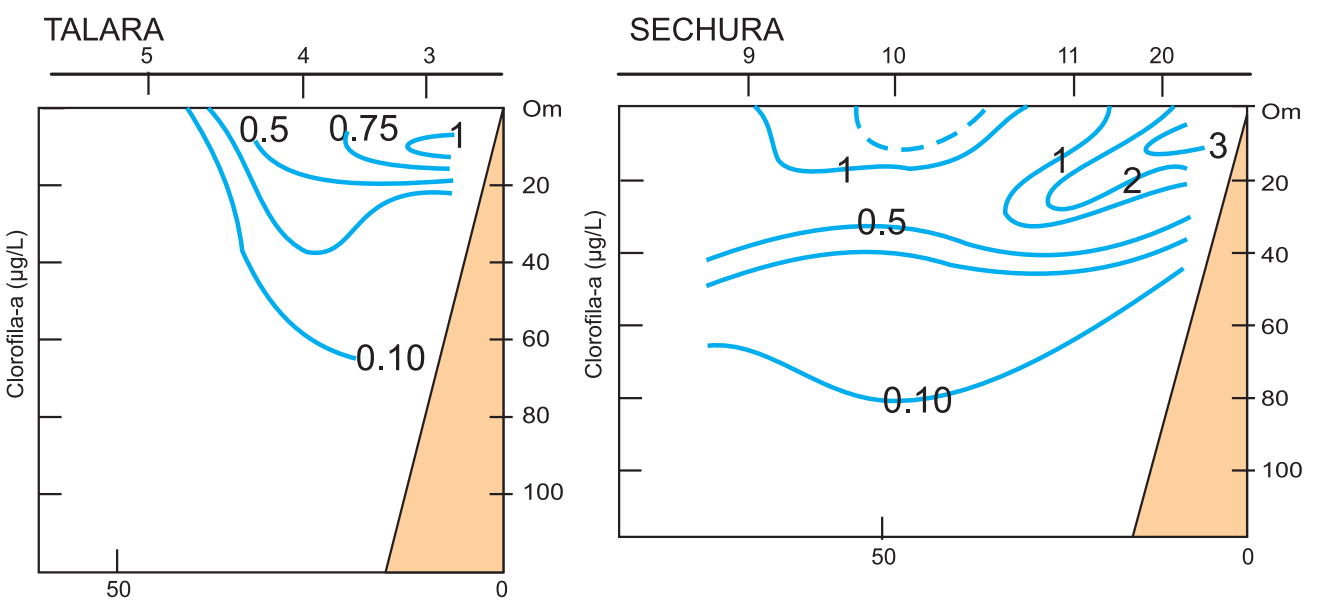


Figura 202.- El Niño 1991-93. Distribución vertical de clorofila-a (µg/L), 0-100 m. secciones Talara y Sechura. MOPAS-Paita 9205. IMARPE/DGIO, 1992 d

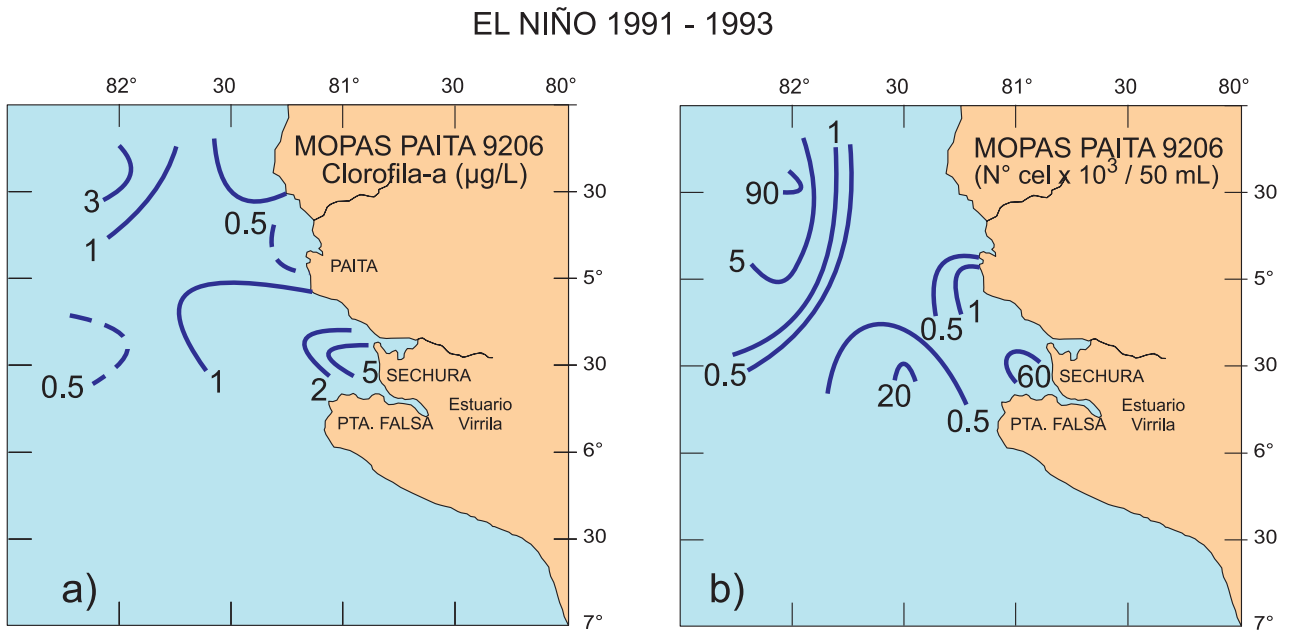


Figura 203.- El Niño 1991-93. Distribución en la superficie del mar: a) clorofila-a (µg/L), b) densidad de fitoplancton (N°cel x 103 /50mL), MOPAS-Paita 9206. IMARPE/DGIO, 1992 e

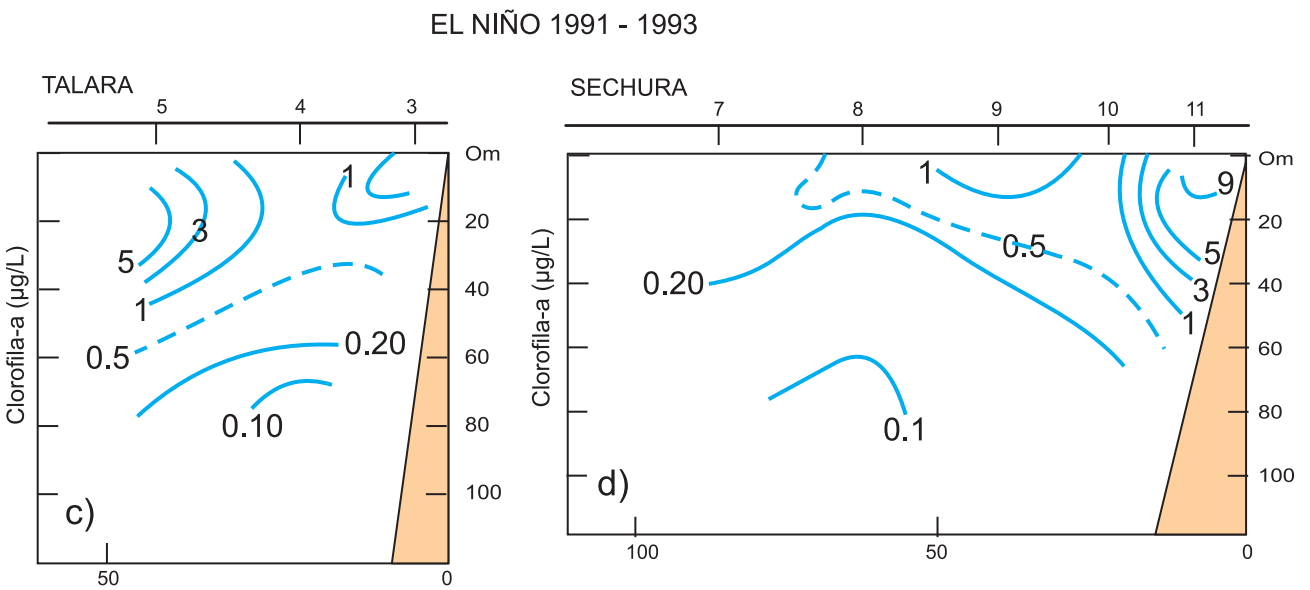


Figura 204.- El Niño 1991-93. Distribución vertical de clorofila-a (µg/L) 0-100 m. sección Talara y Sechura. MOPAS-Paita 9206. IMARPE/DGIO 1992 e

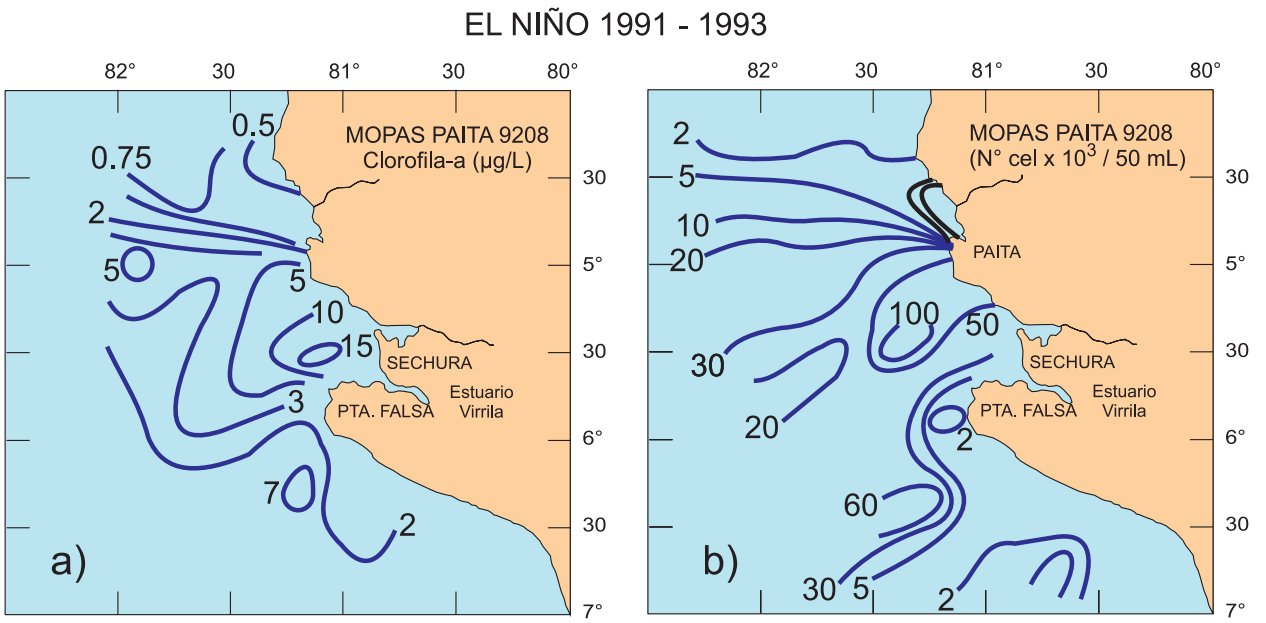


Figura 205.- El Niño 1991-93. Distribución en la superficie del mar, a) clorofila-a , b) densidad de fitoplancton , MOPAS-Paita 9208. IMARPE/DGIO, 1992

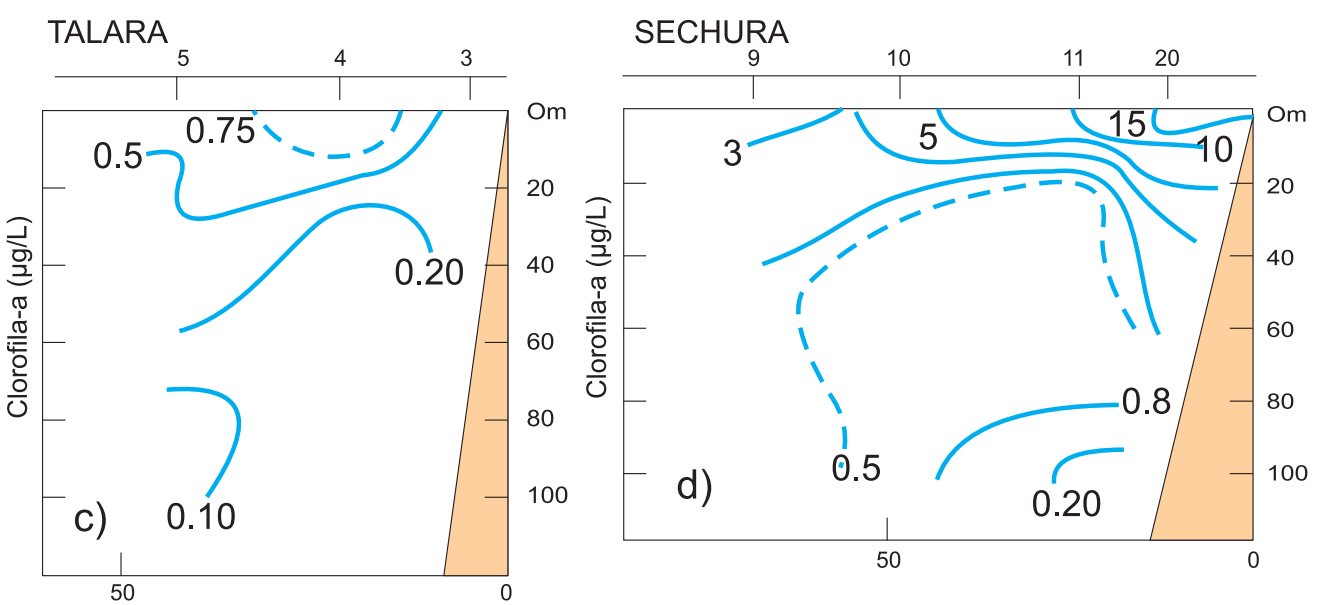


Figura 206.- El Niño 1991-93. Distribución vertical de clorofila-a (µg/L), secciones Talara y Sechura 0-100 m. MOPAS-Paita 9208. IMARPE/DGIO, 1992

En 1992, El Niño afectó la distribución de nutrientes en verano (febrero-marzo) y en otoño (abril) en Talara y Sechura; en mayo se notaba aún la ubicación anómala de la termoclina aunque se había iniciado el ascenso de las isotermas (17 °C). Continuó gradualmente la recuperación de condiciones normales en la estructura térmica (9205, 9206), alcanzándose la normalización en invierno, según el ascenso de las isolíneas de las diferentes variables (MOPAS 9207, 9208) (Fig. 192 f, g). Igualmente, las condiciones de concentración de clorofila mostraron la gradual recuperación de condiciones, >5 µg/L en superficie y >9µg/L en fondo (Figs. 203a- 204 a, b). En la operación MOPAS 9208 los valores dominantes fueron >2 µg/L alcanzando hasta 15 µg/L en superficie y en la capa de 10 m, los volúmenes de plancton se incrementaron notablemente (Figs. 205 a,b y 206 b).

Una importante transgresión de Aguas Tropicales Superficiales (ATS) ocurrió entre enero-abril de 1993, pero menos intensa que la de diciembre 1991-abril 1992. Las anomalías de temperatura tuvieron mayor efecto entre los 8°S y 11°S y a partir de agosto comenzó la declinación de esas características (Zuta y Otiniano 1999). Lamentablemente, no se cuenta con información química y biológica del período correspondiente a la reactivación de EN 1991-92 que ocurrió en mayo-junio de 1993.

21.10 El Niño 1997-98

21.10.1 Resumen

El periodo frío del anti–Niño o anti-ENSO se extendió hasta enero-febrero de 1997. El Niño de 1997-98 estuvo definido frente a la costa peruana en marzo- mayo de 1997 y terminó en abril-junio de 1998. El evento fue seguido por un período moderadamente frío desde agosto de 1998 (Zuta y Otiniano 1999, Sánchez et al. 2000) (Fig. 207 a,b). El comienzo de la normalización en las condiciones hidroquímicas ocurrió en otoño 1998. Las anomalías positivas de estaciones costeras mostraron dos picos, el primero moderado fue a mediados de agosto 1997 (6 °C), el segundo más intenso en enero 1998 (9 °C), lo que se aprecia en la composición de la media mensual de TSM y anomalías de estaciones costeras para el periodo octubre 1996 a julio 1998 (Fig. 207 a, b). Entre ambos picos la declinación principal fue en octubre 1997 a lo largo de la banda costera; en el periodo de calentamiento el área más afectada estuvo entre 7°S y 12°S.

Las alteraciones químicas más intensas fueron observadas entre diciembre de 1997-febrero de 1998, cuando muy bajas concentraciones de nutrientes se extendieron hasta el sur de Callao (0,15-1,1 µM de nitratos). Aparentemente, las condiciones químicas en la columna de agua fueron más intensas en 1997-98 que en EN 1982-83, desde que la oxiclina y nutriclina se encontraron a mayores profundidades.

En Paita, la oxiclina tuvo mayor hundimiento en invierno 1997 (Cr. 9706-07), durante el desarrollo de EN, y en primavera (Cr. 9711-12), durante el segundo pico de anomalías, cuando concentraciones de 1 mL/L de oxígeno se encontraron más profundas al norte del Callao (Paita). En febrero de 1998 (Cr. 9802-03), esta condición se atenuó. El efecto fue menos intenso en el área de Callao, excepto en diciembre de 1997, cuando ocurrió una profundización mayor de la oxiclina y nutriclina alcanzando 200 m dentro de 200 mn de la costa. La nutriclina estuvo a 50 m cuando comenzaron las alteraciones en otoño (abril) de 1997. En invierno (Cr. 9709-10) la capa pobre de nutrientes se hizo más superficial, encontrándose nuevamente a 50 m en Paita y a 80 m en Chimbote. En el período más intenso del evento, diciembre 1997, las concentraciones de nitratos <5 µM se encontraron a l00 m en casi toda la costa excepto en el extremo sur, Ilo.

21.10.2 Desarrollo

Primera Fase–verano/otoño

En los cruceros 9702-03 y 9704 se encontró una fuerte intromisión de aguas ecuatoriales y aguas tropicales hasta los 12°S y un avance de aguas subtropicales superficiales al sur de 15°S (Vásquez 1997, Morón y Marquina 1997).

En el inicio de otoño (Cr. BIC Humboldt 9704 del 16 junio-17 julio), se detectaron las anomalías de temperatura (6 °C) al norte de Pimentel; las primeras alteraciones químicas de EN ocurrieron con el desplazamiento de aguas ecuatoriales, las cuales al mezclarse con las aguas costeras produjeron una distribución irregular del oxígeno con altos valores entre 5-7 mL/L (Fig. 208 a-e). Las concentraciones de nitratos <5 µM estuvieron fuera de las 20 mn y en la banda costera no se observaron cambios (Fig. 209 a-e).

Al ocurrir el evento frente a la costa peruana, se reportaron especies indicadoras de masas de agua ecuatoriales como *Ceratium breve* y *Ornithocercus steinii* (Delgado y Villanueva 1998) y dentro del zooplancton el copépodo *Centropages furcatus* y *Sagitta regularis* (Girón 1998).

Otoño–invierno

El oxígeno aunque no es una propiedad conservativa, al analizar su distribución junto con las de otras variables ayuda en la identificación de masas de agua a través de su seguimiento.

AI final del otoño y comienzos del invierno (Cr. BIC Humboldt 9706-07), anomalías de temperatura superficial alcanzaron 6 °C entre 10°S y 16°S. Las condiciones hidroquímicas fueron diferentes a las de comienzo de otoño (abril); la distribución de oxígeno fue más homogénea, valores < 5mL/L (4,8-4,9 mL/L)

correspondieron en general a AES (<34,8 ups) extendidas al sur de 12°S y las concentraciones >5 mL/L correspondieron a ASS (>35,1 ups) al sur de Callao (Fig. 208 b). Esta relación de concentraciones de oxígeno no fue muy precisa en indicar el límite o frontera entre ambas masas de aguas comparadas con la salinidad; no obstante, ayudaron en gran parte a definir su distribución.

Concentraciones de 5 μM de nitratos que usualmente se extienden hasta 150 mn en otoño, bordeando las aguas muy costeras (Calienes y Guillén 1981, Calienes et al. 1985) fueron discontinuas a lo largo de la costa (Fig. 209 b).

Segunda Fase - invierno

Al final del invierno (Cr. 9709-10) la atenuación de las condiciones cálidas frente a la costa peruana se reflejó en una limitada recuperación de distribución normal de oxígeno y nutrientes. El oxígeno, al sur de Paita, mostró mezcla de aguas costeras y predominantemente ASS (Gutiérrez et al. 1998), mientras las AES estuvieron al norte de esa área. Valores de 5 mL/L estuvieron relacionados a salinidades de 35,2 ups y valores <4 mL/L delimitaron áreas de afloramiento con buenas concentraciones de nitratos (10-15 μg-at/L) en la franja costera (Fig. 208 c, 209 c).

Primavera

La evolución de características químicas del evento en primavera 1997 (9711-12) indicó un nuevo avance de AES hasta 12°S en el ambiente marino peruano, esa masa de agua con 4,8-4,9 mL/L de oxígeno contrastó claramente con ASS >5 mL/L, en forma más definida que el crucero anterior a comienzos de invierno (Fig. 208 d).

La distribución de nutrientes fue interrumpida una vez más, teniendo muy bajas concentraciones de nitratos 0,15 a 1,1 μM por AES al norte del Callao (Fig. 209 d). Probablemente los valores de nitratos fueron más bajos en enero del 1998, lo cual se deduce según promedios mensuales de temperatura superficial y sus anomalías en estaciones costeras que fueron más altas en el segundo pico, diciembre de 1997 a enero de 1998, pero no se cuenta con información química para ese último mes.

Las alteraciones químicas fueron más intensas entre diciembre de 1997 y febrero de 1998, cuando las concentraciones más bajas de nitratos se extendieron hasta el sur de Callao (9802-03). En ese mes el oxígeno tuvo valores <5 mL/L en la mayor parte del área estudiada (3°30′S-15°S), no solo en aguas ecuatoriales sino también en las subtropicales con las que formaron un frente entre 8°S-10°S, Salaverry-Chimbote (Fig. 208 e, 209 e).

La profundidad estacional de oxígeno en las secciones de Paita y Callao, 0-300 m durante EN 1997-98 se muestra en la figura 210 a, b. A fines del invierno (1997) el pico de anomalías térmicas declinó, el fitoplancton incrementó en volúmenes y especies típicas del afloramiento distribuidas dentro de 30 mn. Las especies de aguas cálidas se encontraron entre Punta Falsa y Paita y especies comunes de zooplancton *Acartia danae, A. negligens y Calocalanus pavo* se distribuyeron entre 5°S y 17°S. También se encontraron *Mecynocera clausi*, Paita-Callao, *Ishnocalanus plumulosus* de ASS (Cr. 9702-04), (Ayón et al. 1999) (Fig. 211 a, b). *Oncaea conifera y M. clausi* han sido consideradas como especies relacionadas a ASS o aguas de mezcla (ASS/ACF). Las especies *Centropages furcatus* y *Rhincalanus nasutus* de AES se encontraron entre Paita y Chicama y de Chimbote a Pisco. Además, las especies como *Sagitta inflata, S. regularis* y *S. pacifica* permanecieron en aguas de mezcla durante la declinación del evento cálido (Girón 1998).

Las especies características de aguas calientes tienen un valor indicador de masas de agua al comienzo de las anomalías, cuando ingresan las aguas cálidas frente a la costa peruana, pero posteriormente su presencia no representa una respuesta clara a las condiciones ambientales. La variación vertical de nitratos a lo largo de la costa peruana evidencia la magnitud del efecto de El Niño 1997-98 (Fig. 212).

La intensidad del evento 1982-1983 y el Niño 1997-1998 es comparable en magnitud y en la extensión de sus impactos para el periodo después de 1950. Se considera que fueron intensificados por el fuerte calentamiento de las diferentes décadas (Enfield 2001).

Basándose solo en los índices de Temperatura Superficial del Mar y el índice de Oscilación del Sur en Ecuador, es difícil distinguir entre los dos eventos, los cuales son comparables en magnitud y duración (Enfield 2001). Por otro lado, analizando datos subsuperficiales en el ecuador se diría que en la respuesta del océano de 1997-98, el calentamiento fue algo más intenso y más extenso zonalmente. Sin embargo, las observaciones del programa Tropical Atmósfera-Océano (TAO) fueron mucho mejores para 1997-98; la falta de información satelital y boyas TAO en 1982-83, hace difícil comparar con precisión los dos eventos (Enfield 2001)

En general los modelos que existen han sido capaces de predecir algunos aspectos del ENSO con un año de anticipación; para El Niño 1997-1998, los modelos dinámicos y estadísticos fallaron en predecir el calentamiento ecuatorial antes de su inicio en relación al clima, las predicciones no fueron dadas a tiempo para guiar exitosamente la vigilancia del clima atmosférico.

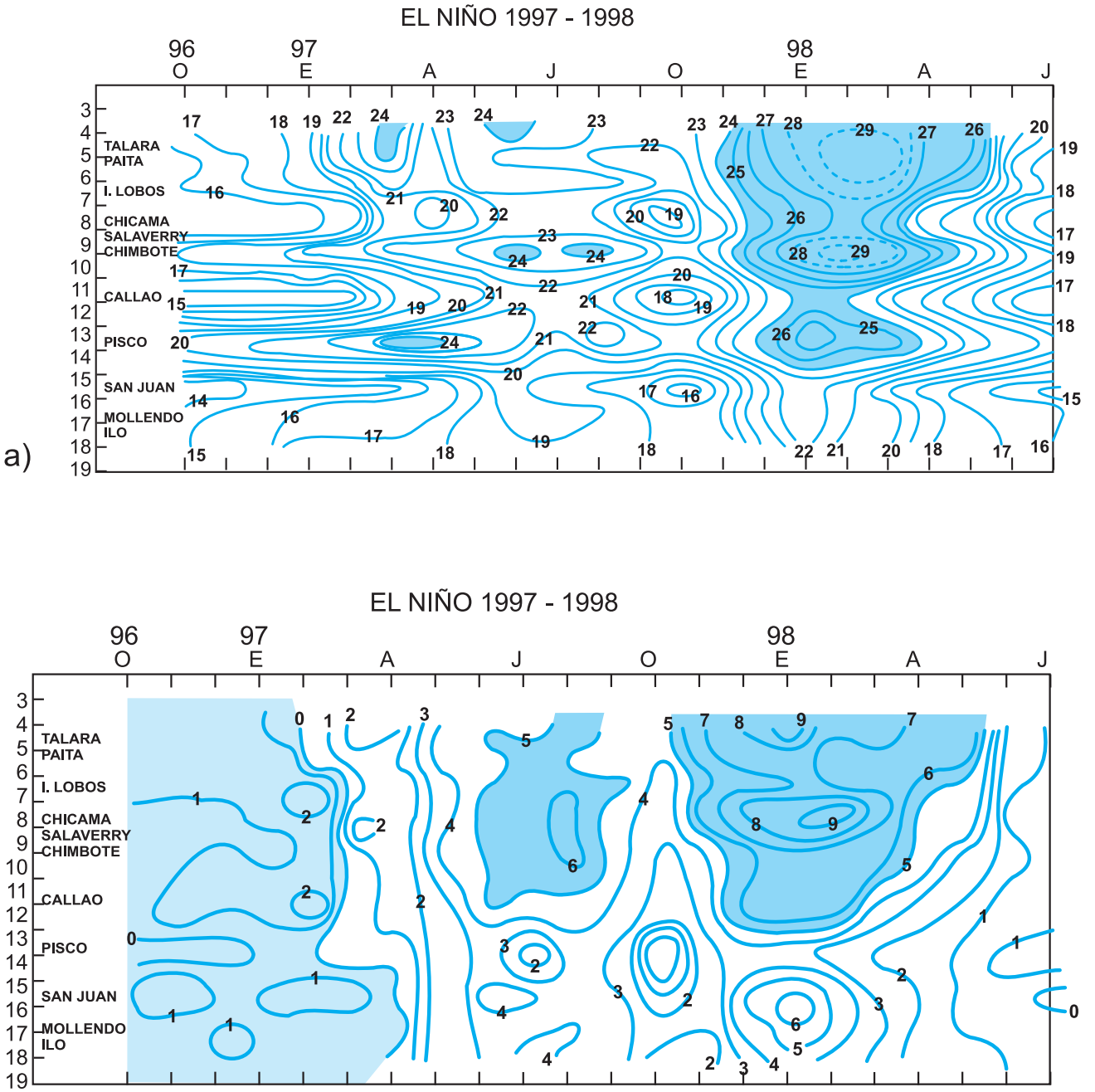


Figura 207.- El Niño 1997-98. a) Composición de la media mensual de temperatura superficial TSM, (°C) para el periodo octubre 1996- julio 1998 de estaciones costeras del Perú, b) anomalías de TSM para el mismo periodo. Sánchez, Calienes, Zuta, 2000

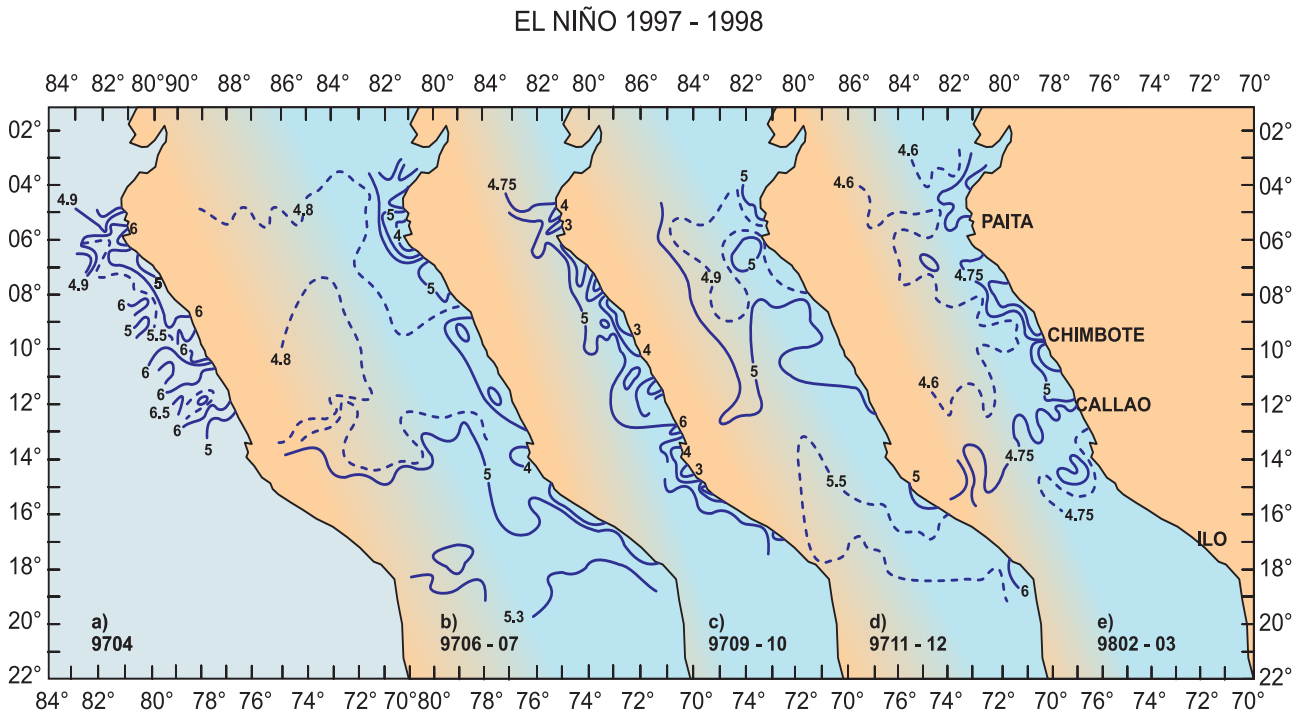


Figura 208.- EL Niño 1997-98. Distribución estacional de oxígeno disuelto (mL/L) en la superficie del mar frente a la costa peruana, abril 1997- marzo 1998. Sánchez et al., 2000

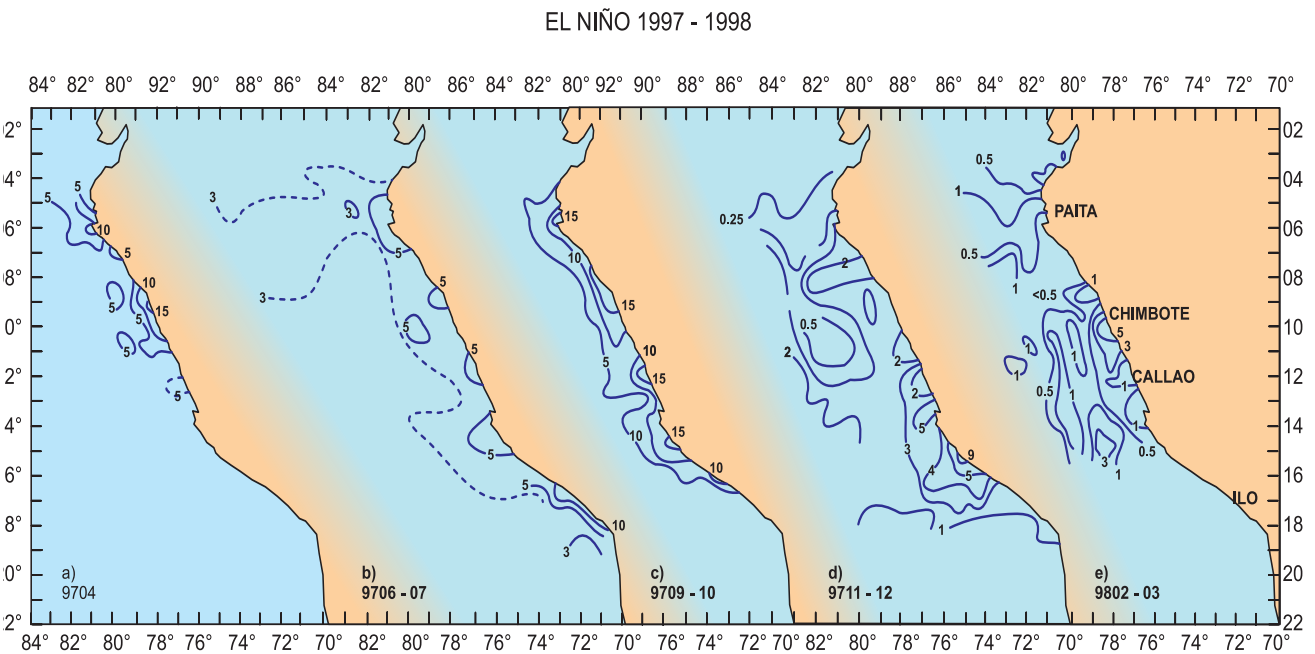


Figura 209.- El Niño 1997-98. Distribución estacional de nitrato (μM) en la superficie del mar frente a la costa peruana, abril 1977-marzo 1998. Sánchez et al., 2000

ISSN 0458-7766

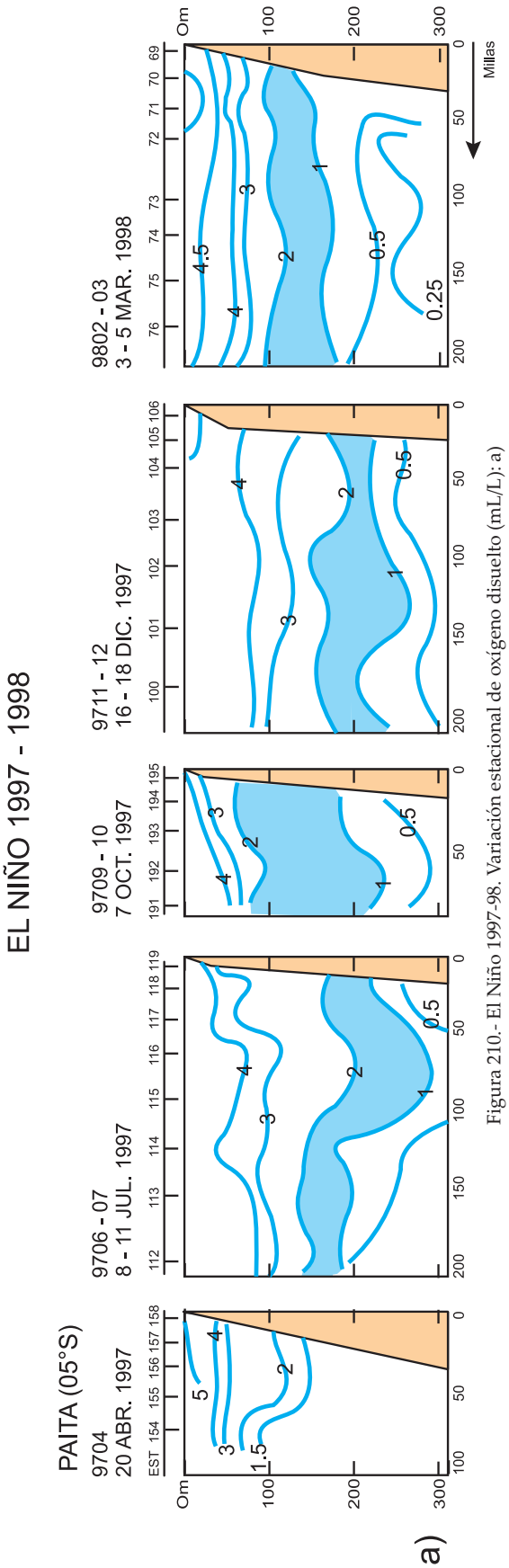


Figura 210.- El Niño 1997-98. Variación estacional de oxígeno disuelto (mL/L): a) Paita (05°S), b) Callao (12°S), cruceros 9704, 9706-07, 9709-10, 9711-12, 9802-03, (abril 1997-marzo 1998). Sánchez et al., 2000

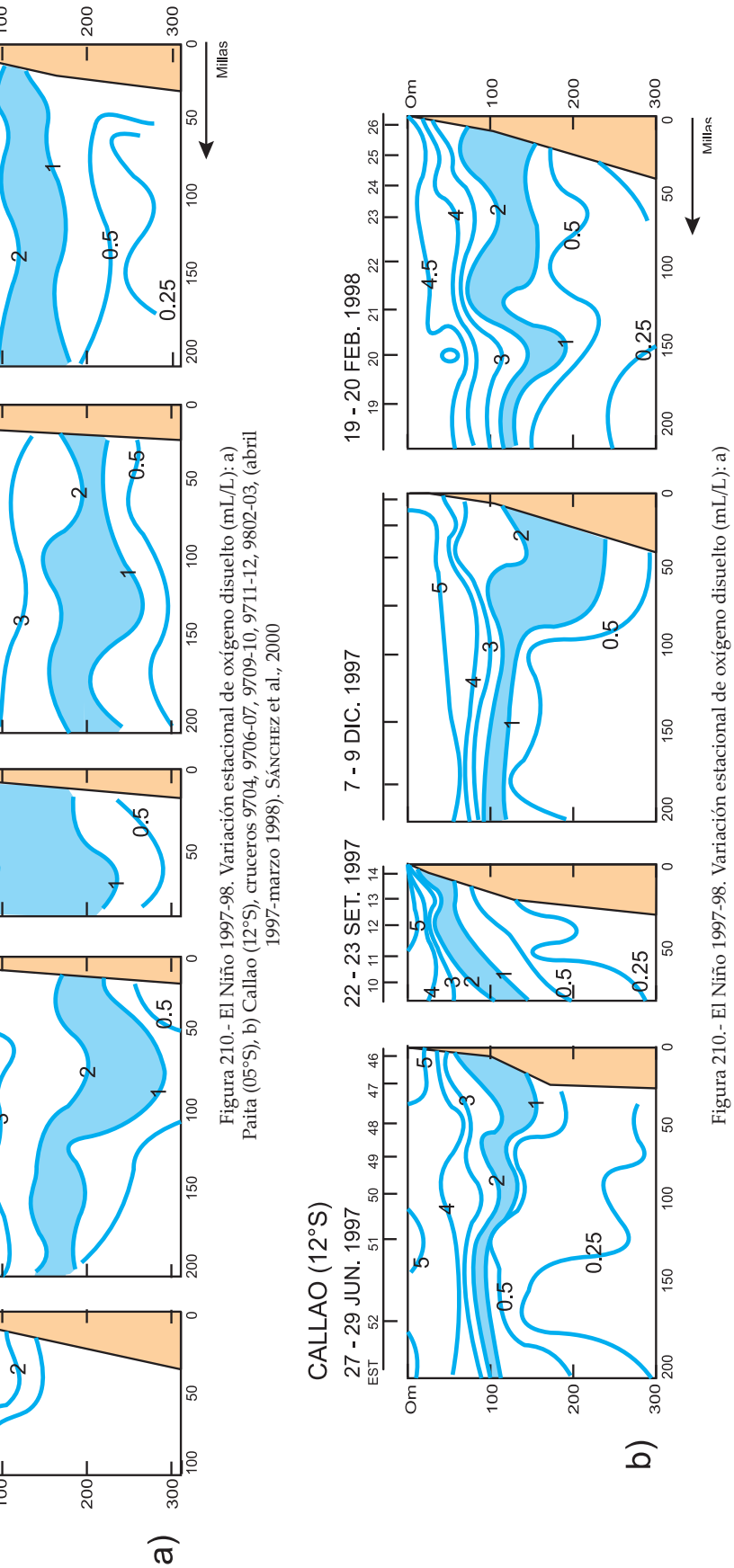


Figura 210.- El Niño 1997-98. Variación estacional de oxígeno disuelto (mL/L): a) Paita (05°S), b) Callao (12°S), cruceros 9704, 9706-07, 9709-10, 9711-12, 9802-03, (abril 1997-marzo 1998). Sánchez et al., 2000

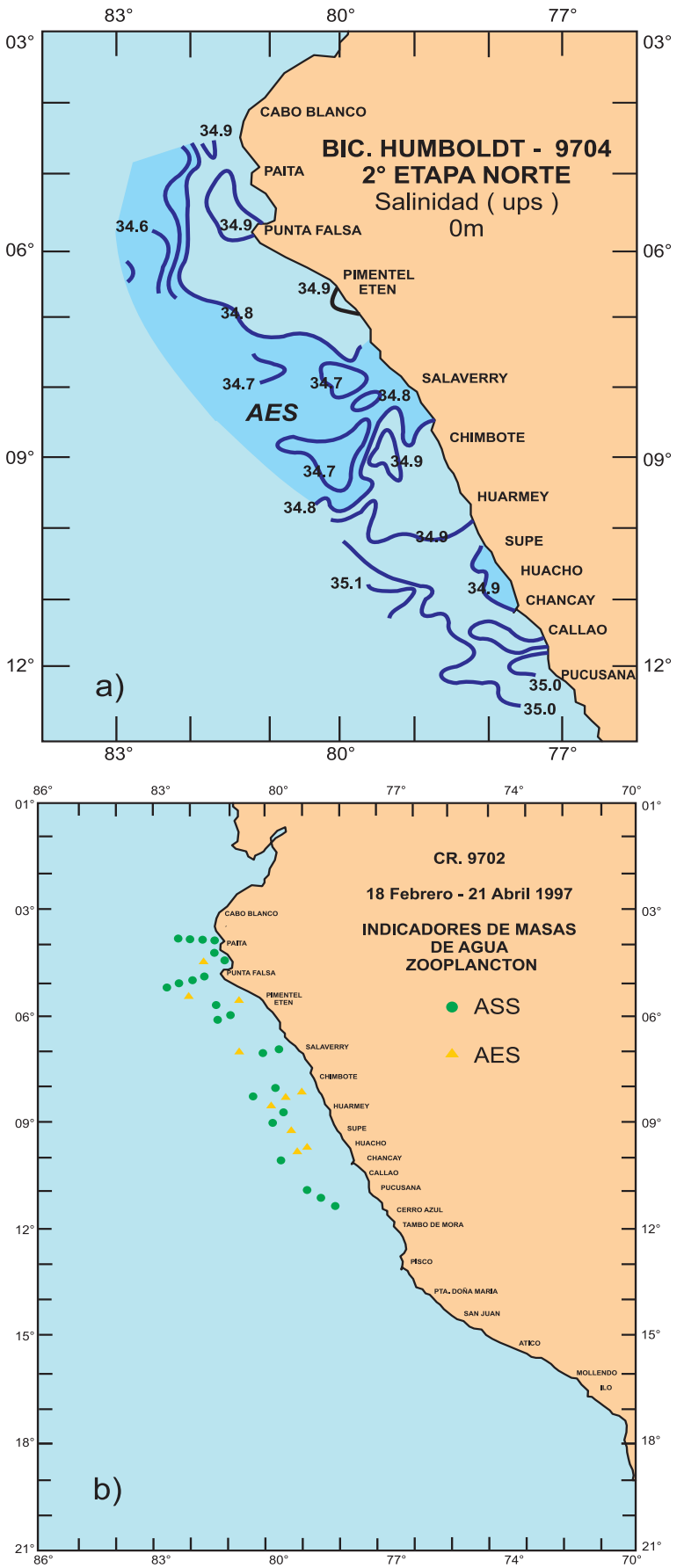


Figura 211.- El Niño 1997-98. a) Salinidad superficial del mar (ups) en abril 1997 (AES), Cr. BIC Humboldt 9704, 2nd Parte, norte, b) Indicadores de masas de agua del zooplancton. AES, ASS. Ayón et al., 1999

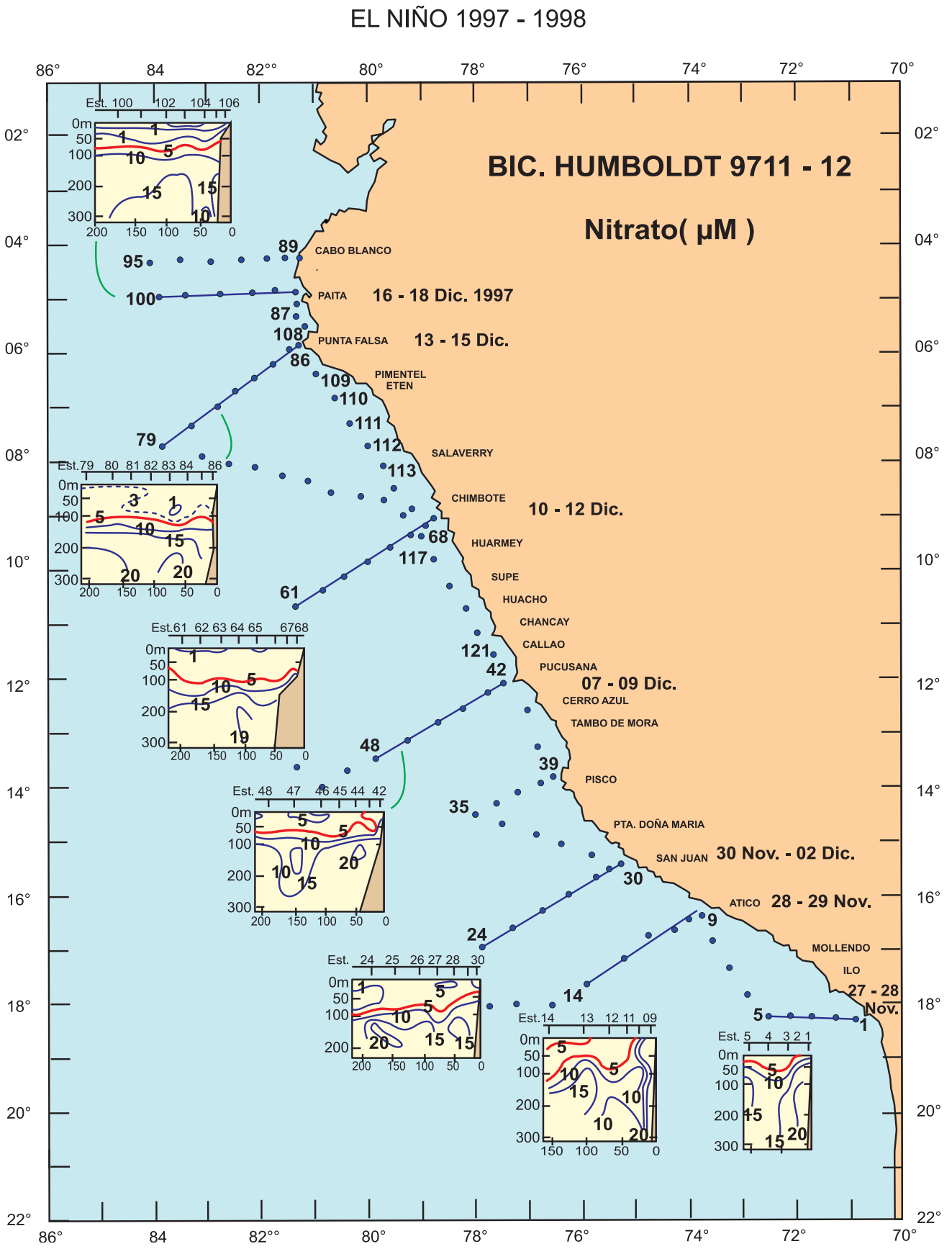


Figura 212.- El Niño 1997-98. Perfiles de nitrato (µM) en siete áreas frente a la costa peruana (27 noviembre-18 diciembre 1997, Cr. 9711-12. Sánchez et al., 2000

REFERENCIAS*

El Niño

Ayón P. 1999. Volúmenes de zooplancton e ictioplancton frente a la costa peruana en verano e inicios de otoño 1999. Crucero BIC José Olaya B. 9902-03, de Tumbes a Tacna. Inf. Inst. Mar Perú. 147: 59-70.

Barber RT, Chavez FP. 1983. Biological consequences of El Niño. Science 222: 1203-1210.

Barber RT, Zuta S, Kogelschatz J, Chavez F. 1983. Temperature and nutrient conditions in the eastern equatorial Pacific. October 1982. Tropical Ocean-Athmospheric Newsletter. 16:15-16.

Bjerknes J. 1966. Survey of El Niño 1957-58 in its relation Tropical to Pacific meteorology. Bulletin Inter American Tropical Tuna Comm. 12(2):1-62.

Calienes R, Guillén O. 1981. Masas de agua y producción primaria en el Perú. Bol. Inst. Mar Perú (Vol. Extraordinario ICANE): 155-163.

Calienes R, Guillén O, Lostaunau N. 1985. Variabilidad espacio-temporal de clorofila, producción primaria y nutrientes frente a la costa peruana. Bol. Inst. Mar Perú (10): 6-12.CANE MA. 1983. Oceanographic events during El Niño. Science, Vol. 22 (4629): 1189-1195.

Chavez F.1987. El Niño y la Oscilación del Sur. En: Investigación y Ciencia. No 128. 19H7. P 46-55.

Chavez FP, Barber RT, Kogelschatz J, Thyer V, Cai B. 1984. El Niño and primary production: potential effects on atmospheric carbon dioxide and fish production. Tropical ocean-atmosphere newsletter 28: 1-2.

Chirinos de Vildoso A.1976. Aspectos biológicos del fenómeno El Niño. Parte I. Distribución de la fauna. Actas de la Reunión de Trabajo sobre el fenómeno conocido como El Niño, Guayaquil, Ecuador. FAO Informes de Pesca, N° 185.

Chirinos de Vildoso A. 1984. El Niño: eventos desde 1891 hasta 1958 con énfasis en la bibliografía peruana. Com. Perm. Pacífico Sur 15: 292-363.

Cowles TJ, Barber RT, Guillén O. 1977. Biological consequences of the 1975 El Niño. Science 195: 285-287.

Delgado E, Villanueva P. 1998. La comunidad fitoplanctónica en el litoral peruano durante marzo a mayo 1998. Crucero BIC Humboldt 9803-05 de Tumbes a Tacna. Inf. Inst. Mar Perú. 135: 114-120

Eguiguren DV. 1894. Las lluvias en Piura. Bol. Soc. Geogr. Lima, Tomo IV.

Enfield DB. 2001. Evolution and historical perspective of the 1997-1998 El Niño Southern Oscillation events. Bull of Marine Science 69 (1): 7-25.

ERFEN. 1983. Informe del Programa Biológico. Reunión Estudio Regional del fenómeno El Niño (ERFEN) CC-III: 16-19, Cali Colombia, 1983.

Girón M. 1998. Zooplancton e ictioplancton durante el crucero BIC Humboldt 9709-10, de Matarani a Paita. Inf. Inst. Mar Perú. 130: 70-77. Febrero 1998.

Guillén O. 1971. El Niño phenomenon in 1965 and its relation with the productivity in coastal Peruvian waters. In: Fertility of the Sea. COSTLOW J. (ed.), Vol. 1: 157-185. Gordon and Breach Science Publishers, NY.

Guillén O, Izaguirre de Rondán R. 1973.- Nutrients in the Peru coastal current. In Fraser (ed.) Oceanography of the South Pacific 1972. National commission for UNESCO. Wellington. New Zealand. 397-418 pp.

Guillén O, Calienes R. 1981a. Productividad y afloramiento frente a las aguas costeras Peruanas. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. Extraordinario/ICANE: 130-143.

Guillén O, Calienes R. 1981b. Biological Productivity and El Niño. In: Resources Management and Environmental Uncertainty, Lessons from Coastal Upwelling Fisheries, Glantz M, and THOMPSON D. (eds.): 255-282. Willey-Interscience Publication. John Willey & Sons NY. Perú, Vol. Extraordinario / GTZ, Arntz W, Landa A, Tarazona J. (eds.): 11-21.

Guillén O, Calienes R, Izaguirre de Rondán R. 1969. Contribución al estudio del ambiente de la anchoveta (*Eng aulis ring ns* J.). Bol. Inst. Mar Perú, Vol.2 (2): 49-76.

Guillén O, Rojas de Mendiola B, Izaguirre de Rondán R. 1973. Primary productivity and phytoplankton in the coastal Peruvian waters. Oceanography of the South Pacific. 1972. Comp. R Fraser. New Zealand National Commission for UNESCO. Wellington. 387-395.

Guillén O, Lostaunau N, Jacinto M. 1985. Características de El Fenómeno El Niño 1982-1983. En W Arntz, A. Landa, J. Tarazona (eds.), El Niño y su impacto en la fauna marina. Bol. Inst Mar, Perú-Callao. 11-20.

Guillén O, Cárcamo EA, Calienes R. 1989. Oxígeno disuelto, nutrientes y clorofila frente a la costa peruana durante el Niño 1987. Pacífico Sur (Número Especial): 83-94.

Gutiérrez M, Vásquez L, Castillo R, Dioses T, Mori J, Perea M. 1998. Distribución, concentración y biomasa de los principales recursos pelágicos a finales del invierno e inicios de primavera 1997. Crucero BIC Humboldt 9709-10, de Matarani a Paita. Inf. Inst. Mar Perú. 130: 13–44

Hulburt HE, Kindle JC, O'Brein JJ. 1976. A numerical simulation on the onset of El Niño. J. Phys Oceanogr. 6: 621-631.

IMARPE 1977. Eureka XXXVI. Inf. Especial Nº 185. Instituto Mar Perú: 20 pp.

IMARPE 1991a. MOPAS-Paita 9110. Informativo Oceanográfico Nº 40. Dirección General de Investigaciones Oceanográficas: 20 pp.

IMARPE 1991b. MOPAS-Paita 9111. Informativo Oceanográfico Nº 41. Dirección General de Investigaciones Oceanográficas: 19 pp.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

IMARPE 1992a. MOPAS-Paita 9201. Informativo Oceanográfico Nº 42. Dirección General de Investigaciones Oceanográficas: 21 pp.

IMARPE 1992b. MOPAS-Paita 9202. Informativo Oceanográfico Nº 43. Dirección General de Investigaciones Oceanográficas: 22 pp.

IMARPE 1992c. MOPAS-Paita 9204. Informativo Oceanográfico Nº 44. Dirección General de Investigaciones Oceanográficas: 23 pp.

IMARPE 1992d. MOPAS-Paita 9205. Informativo Oceanográfico Nº 46. Dirección General de Investigaciones Oceanográficas: 22 pp.

IMARPE 1992e. MOPAS-Paita 9206. Informativo Oceanográfico Nº 48. Dirección General de Investigaciones Oceanográficas: 21 pp.

Lagos P, Soldi H. 1983. Onset of 1982-83 El Niño along the coast of Peru. Trop. Ocean- Atmos. Newsl. 21: 30-31.

Leetmaa A. 1983. The 1982 El Niño as at 85°W. Trop. Ocean - Atmos. Newsl.16, 15.

O´Brien JJ, Busalacchi A, Kindle J. 1981. Ocean models of El Niño. In: Resources Management and Environmental Uncertainty: Lessons from Coastal Upwelling Fisheries, GLANTZ M, AND THOMPSON D. (eds.), VOL. 11: 159-212. Wiley Interscience.

Miller DL. 1982. México's Caribbean fishery: Recent change and currente issues. Ph D. Thesis. University of Wisconsin. Milwaukee. 251 pp.

Morón O, Marquina R. 1997. Aspectos oceanográficos del mar peruano desde Callao a Paita. Crucero BIC Humboldt 9704. Inf. Inst. Mar Perú. 127: 31-39.

Rasmusson E, Wallace JM. 1983. El Niño Meteorological aspects of the El Niño/Southern Oscillation, Science, 22 (4629): 1195-1202.

Reid JJ Jr. 1959. Evidence of South Equatorial Countercurrent in the Pacific Ocean. Nature, Lond. 1841: 209-210.

Rivera T. 1988. Temperaturas del mar frente al Perú durante Enero – Marzo de 1987. Volumen Extraordinario. Bol. Inst. Mar Perú. 11-15 pp. En Salzwedel H y Landa A. Recursos y dinámica del ecosistema del afloramiento peruano, Memorias del 2do Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar (COLACMAR).

Rojas de Mendiola B, Ochoa N, Gómez O. 1981. Los dinoflagelados como indicadores biológicos de masas de agua. Fenómeno El Niño 1972. Mem. Seminario sobre Indicadores biológicos del plancton. Instituto del Mar del Perú. UNESCO: 54-73.

Rojas de Mendiola B, Ochoa N, Gómez O. 1985. Efectos del fenómeno El Niño sobre el fitoplancton. Bol. Inst. Mar Perú. Vol. Extraordinario. 33-40 pp.

Sánchez G, Calienes R, Zuta S. 2000. The 1997-98 El Niño and its effects on the coastal marine ecosystem of Peru. CALCOFI Report, N° 41.

Shott G. 1925.Oceanografía física. Traducción por José Sacristá Casanovas. Barcelona. E Labor. 184 pp+xvi láminas.

Smith RL. 1983. Perú coastal currents during El Niño: 1976 and 1982. Science 221: 1397-1399.

Smith RL. 1984. Coastal currents off Perú during El Niño of 1982-83. Prenatal to senescent conditions. Trop. Ocean-Atmos. Nwsl. 28:7-8.

Vásquez L. 1997. Crucero de evaluación del stock de merluza en otoño de 1997 BIC Humboldt 9705-06, Callao a Puerto Pizarro. Informe de la componente oceanográfica. Inf. Inst. Mar Perú. 128:56-69.

Wyrtki W. 1975. Fluctuations of the dynamics topography in the Pacific Ocean. J. Phys. Oceanogr. 5:450-459.

Zuta S. 1973. El fenómeno El Niño 1972-73. Rev. Asoc. Of. Gen. ADOGEN, N° 35: 29-44.

Zuta S. 1987. Plan de vigilancia de las condiciones oceanográficas y los recursos vivos del mar (octubre 1987- mayo 1988). Informe Interno, Dirección de Investigaciones Oceanográficas, IMARPE.

Zuta S, Guillén O. 1970. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. Bol. Inst. Mar Perú, Vol. 2 (5): 157-324.

Zuta S, Farfán M. 1983. Evolution of sea surface warming off Peru during the mayor El Niño event of 1982-83. Trop. Ocean Atmos. Newls. 21: 25-26.

Zuta S, García A. 1983. Some aspects related with the El Niño studies on the Southeast Pacific. El Niño phenomenon and the long term ocean monitoring within ERFEN/ Program. Bol. ERFEN, 12: 3-15.

Zuta S, Guillén O. 1983. Cambios en las condiciones oceanográficas frente al Perú entre el verano de 1981 y el verano de 1983. Bol. ERFEN 5: 6-8.

Zuta S, Calienes R. 1990. El Fenómeno ENSO y las Características Predominantes de 1989. Perú Pesquero, Año 1 (3): 26-29. Abril 1990.

Zuta S, Otiniano J. 1999. Avances del Proyecto ECCIP: Estudio de los cambios climáticos y su impacto en el Perú. Rev. Inv. Física 2:1-40. Facultad Ciencias Físicas, UNMSM.

Zuta S, Farfán M, Morón O. 1984. Características principales del mar frente al Perú durante la evolución del evento El Niño 1982-1983. 141-177 pp. En Rev. Com. Perm. Pacífico sur N° 15, Comisión Permanente del Pacífico Sur, Quito, Ecuador.

Zuta S, Enfield D, Valdivia J, Lagos P, Blandian C. 1976. Aspectos físicos del fenómeno El Niño 1972-73. Reunión de Trabajo sobre el fenómeno conocido como El Niño. Guayaquil, Ecuador. 4-12 de diciembre de 1974. FAO Inf. Pesca. 9185:3-61.

22. PERIODOS FRÍOS, LA NIÑA

La Niña se considera como parte del proceso físico de la Oscilación del Pacífico tropical entre dos estados extremos del ENSO/ENOS: condiciones cálidas (El Niño) y las condiciones frías (La Niña). Las dos fases son determinadas por anomalías de temperaturas del mar y procesos atmosféricos Enfield (2001).

El Niño es la forma ecuatorial de responder a un debilitamiento persistente de gran escala de vientos (trade winds) en dirección hacia el oeste. Normalmente esos vientos sostienen una fuerza de gradiente de presión hacia el Este en el océano, la cual existe debido a más alto o (más bajo) nivel del mar en el Pacífico más caliente o (más frío). Conforme el viento se debilita, el gradiente de presión y la acumulación de agua asociada a la capa superior caliente en el Pacífico oeste no puede sostenerse, el océano se "relaja" a una nueva configuración en la cual, la termoclina oeste es más superficial y la inclinación (up-slope) en la termoclina disminuye. Debido a que en las latitudes bajas el océano responde rápidamente a las fluctuaciones intraestacionales en el campo de viento, el proceso de equilibrio dinámico es comprimido en una serie de ondas Kelvin y Rossby. Aunque cada onda Kelvin se propaga muy rápido a través de la cuenca (2 meses), el proceso de relajación requiere la mayor parte del año de una serie de múltiples ondas hasta alcanzar nuevo equilibrio. Una vez que se alcanza se dice que está en la fase madura, estableciéndose una condición para volver a la recuperación, fase normal, o fría. En resumen, las ondas Kelvin y Rossby son agentes de reajuste a las anomalías de la fuerza del viento, donde la termoclina del Pacífico Este desciende y la del oeste se eleva.

Mientras la investigación internacional y nacional se ha centrado por muchos años sobre El Niño, la información es muy escasa para periodos fríos, La Niña. Está situación está cambiando recientemente, intensificándose el interés en las condiciones de periodos fríos y sus efectos.

Siendo las temperaturas >2 °C indicativos de la presencia de El Niño señaladas por SCOR, Grupo de Trabajo sobre EN, usando un criterio similar Guillén y Calienes (1981) señalaron que las anomalías negativas <2 °C también tienen efectos negativos en la producción primaria. Perú propuso la nominación de La Niña para esos periodos fríos opuestos a EN, Reunión CUEA 1978 (Guillén y Calienes 1981).

22.1 Años Fríos 1964, 1968, 1970-71, 1974-75

Los efectos biológicos de El Niño fueron estudiados por varios autores en diferentes años, mientras el efecto de años muy fríos se consideraron por primera vez al revisar las anomalías de temperatura (Guillén y Calienes 1981). En los años fríos 1964, 1968, 1970-71, 1974-75, (Fig. 213), cuando la intensidad del viento favoreció una distribución más amplia del fitoplancton, extendiéndose fuera de la costa, las tasas fotosintéticas fueron bajas. Desde que la biomasa no estima la producción de un área, debido a que una población densa podría fotosintetizar a bajas tasas, siendo la producción baja y en cambio, el fitoplancton con baja biomasa podría realizar fotosíntesis rápidamente, con división celular de varias veces en un día, siendo así la productividad del área alta, se requiere conocer simultáneamente ambas: densidad de la población o biomasa y la producción primaria neta, si se desea conocer la fertilidad de las masas de agua.

En años fríos, cuando usualmente el desarrollo del fitoplancton es más intenso que lo normal durante el verano y otoño (biomasa), las aguas aun ricas en nutrientes tienen baja producción de fitoplancton, el curso del tiempo es un factor importante tanto en el efecto primario como en la recuperación, debido al cambio directo o shock de temperatura que afecta los procesos enzimáticos de las microalgas además de la inestabilidad en la columna de agua y del rápido hundimiento de los organismos (Guillén y Calienes 1981). En ambientes naturales las bajas temperaturas pueden causar ese efecto debido a cambios en la composición química del fitoplancton (Eppley 1972). La temperatura fija un límite superior sobre la tasa de crecimiento y fotosíntesis, por peso de clorofila se puede predecir el límite conociendo el contenido de carbón y clorofila en las microalgas. En trabajos experimentales las curvas decrecen gradualmente conforme la temperatura decrece del óptimo (Steeman Nielsen y Jørgensen 1968, Jørgensen 1968). Las bajas temperaturas reducen el número de asimilación o índice de productividad (mgCxmgclor/d) que en algunos casos se atribuyen a limitaciones de luz. Los cambios graduales tienen menor efecto que los cambios bruscos de temperatura (Eppley 1972).

Las temperaturas bajas limitarán el proceso de fotosíntesis como efecto primario, posteriormente las algas se adaptarán gradualmente y aunque el ajuste se logre con el tiempo, las comunidades de fitoplancton serán afectadas y/o habrá cambio de especies. La tasa de crecimiento decrece en forma pronunciada con temperaturas bajas. La concentración de enzimas por célula incrementa; las enzimas representan una parte principal de la proteína celular que a su vez constituye gran parte del total de materia orgánica; por lo cual, mucho más materia orgánica tiene que ser producida en orden de incrementar el número de células, siendo la tasa de crecimiento más baja en una microalga. En trabajos experimentales las curvas decrecen gradualmente conforme la temperatura decrece del óptimo, (Steeman Nielsen y Jørgensen 1968, Jørgensen 1968).

ISSN 0458-7766

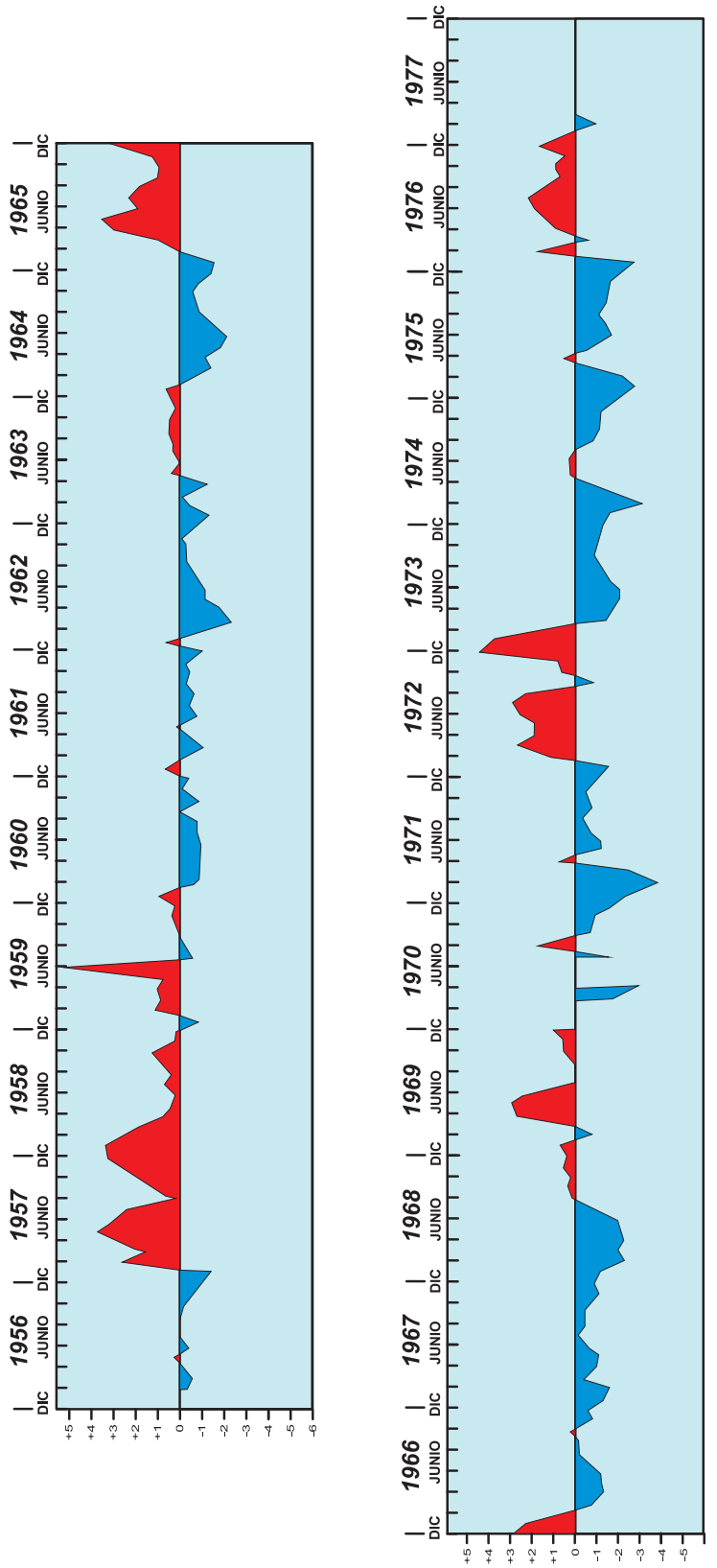


Figura 213.- Variación anual de temperatura superficial (°C) en la estación fija de Chicama, 1956-1977. Guillén y Calienes, 1981

22.2 Año Frío 1995-1996

En 1995, hubieron avances cortos de ATS (85°-90°W) en enero-febrero, con precipitaciones intensas entre enero y marzo. En el resto del año predominaron condiciones *quasi normales* con tendencia al enfriamiento a lo largo de la costa peruana. Los valores negativos significantes (-2 °C) fueron marcados en junio frente a Perú y de agosto a octubre en la banda ecuatorial Zuta y Otiniano (1999).

El enfriamiento de octubre a diciembre de 1995 en la franja costera de Perú, Ecuador y en la banda ecuatorial (al este de 180°) se mantuvo durante gran parte del año 1996, reduciéndose en febrero, marzo y octubre. La transgresión de ATS se produjo en febrero según Miller o en marzo de acuerdo a CDB/NOAA.

En enero de 1996 los modelos de pronósticos anunciaban un episodio frío moderado para la primera mitad o gran parte del año. Las condiciones atmosféricas y oceánicas en el área peruana mostraron temperaturas superficiales moderadamente más bajas de lo normal, se esperaba que esta situación persistiera hasta parte de 1997, aunque se debería estar preparado para un nuevo evento ENSO (Zuta y Otiniano 1999). La lengua del frente ecuatorial fue de gran extensión e intensa en enero, abril a diciembre de 1996 y en enero 1997, siendo más notable en agosto y octubre hasta 140 °W; en setiembre fue más fría a lo largo de la costa peruana.

Las series de tiempo de TSM mostraron anomalías negativas moderadas en Talara y Paita, caracterizando a 1995–1996 como un período frío moderado frente a las costas de Perú y Ecuador.

La serie de tiempo de clorofila-a superficial para observaciones correspondientes al periodo 1995-1996 a lo largo de la costa peruana muestra una distribución bastante homogénea con valores dominantes >2,5 µg/L en verano 1995 (4-12°S), en otoño, invierno y primavera, (junio a diciembre) de ese año se presentaron valores de 5 a >10 µg/L en el área de 6-12°S, con mayor extensión hacia el norte en primavera (4°S). La zona sur (16-18°S) fue más pobre, los valores de 2,5 µg/L ocurrieron solo en enero-marzo y setiembre-diciembre.

En 1996 predominaron valores mayores de 2,5 µg/L de clorofila-a en la mayor parte del año en el área de 6°S-14°S y de 4°S-10°S en primavera. Los valores más bajos para ambos años (1 µg/L) ocurrieron de 4°S-6°S (mayo–julio 1995) y de abril 1995–agosto 1996 en la zona sur 16S-18°S (Fig. 214).

Los volúmenes de plancton en 1995 fluctuaron en verano entre 0,17 y 2,07 mL/m^3, para invierno tuvieron un rango de 0,58-3 mL/m^3, alcanzando a 4mL/m^3 para el área de Pta. Falsa–Salaverry dentro de las 30 mn, con dominancia de *Ch etoceros socialis*. Fuera de 60 mn frente a Pta. Falsa se encontraron las especies *Caducarais radicans Thalassiothrix delicatula* y *Pseudonitzch a delicatissima.* En primavera los volúmenes variaron de 0,1 a 8,13 mL/m^3, IMARPE 1995.

En 1996 los volúmenes promedio de plancton tuvieron un rango normal >3mL/m^3 en verano, reportándose diatomeas neríticas: *Eucampia zoodiacus, Lithodesmium undulatum, Chaetoceros* spp., *Skeletonema costatum, Guinardia delicatula, Detonula confervacea, Coscinodiscus* spp. y el dinoflagelado *Ceratium furca*, especie cosmopolita. En otoño se encontraron volúmenes altos hasta de 15 mL/m^3 dentro de 30 mn entre Pimentel y Chicama con gran diversidad de especies, similar a verano; los volúmenes decrecieron hacia el sur. En invierno, el valor promedio de volumen de plancton fue 1,1 mL/m^3 con un núcleo mayor de 10 mL/m^3 frente a Paita. Diatomeas de afloramiento entre Paita y Pimentel y desde Chimbote a Ilo presentaron especies neríticas y oceánicas. En primavera la distribución fue similar al verano.

Las especies indicadoras de masas de agua AES, ASS tuvieron una distribución normal y las de ACF ampliaron su distribución en verano e invierno por fuera de las 50 mn frente a Chimbote y Pisco y por fuera de las 90 mn frente a Pimentel y Huacho. En primavera, la presencia de indicadores de aguas cálidas fue registrada en el norte hasta Paita, Ilo y Pisco (IMARPE 1996).

22.3 Año Frío 1999–2000

Las condiciones de post- Niño 1998, se continuaron al inicio de 1999 con condiciones moderadas de un periodo frío especialmente al norte de 11°S debido a la influencia de una masa subsuperficial fría y por intensificación del afloramiento al sur de 8°S. Sin embargo, entre febrero y marzo ocurrió un calentamiento superficial frente a la costa norte por efecto del avance de AES y ATS. Por otra parte, en la zona centro y sur las ASS redujeron la extensión de ACF observadas en enero. A fines de marzo se observó el descenso de temperatura con la normalización del ambiente marino y a mediados de otoño, ocurrió una recuperación de las áreas de afloramiento dentro de 60 mn en la costa sur y central bordeadas por las ASS, las que tuvieron mayor aproximación al inicio de invierno (MOPAS 9908) reduciendo las áreas productivas. En agosto, se observaron aguas de 17 °C hasta 90 mn de la costa frente a Chimbote, con mayor cobertura de aguas en setiembre de 16 °C (90 mn) en Paita, Huarmey a Callao y Atico–Ilo (Cr. 9908-09), las anomalías negativas se presentaron en las zonas de afloramiento.

El borde exterior de las ACF alcanzó 100 mn en Paita y, en Pimentel y Callao hasta 70 mn en noviembre; a fines de primavera las condiciones térmicas negativas se apreciaron al norte de Huarmey y sur de Pisco y se encontraron aguas ricas en nutrientes y clorofila.

De enero a agosto de 1999 las concentraciones de clorofila fueron >1µg/L entre las latitudes de 5°S-15°S y en primavera <5µg/L de 4°S-16°S. La serie de tiempo para las observaciones dentro de 60 mn costeras en el periodo 1999–2000 se muestra en la figura 215.

Los volúmenes de plancton para verano y otoño fueron bajos con un rango promedio de 0,68–0,76 mL/m^3, y distribución limitada y conformada por las principales especies de afloramiento: *Chaetoceros* spp. en verano. *Skeletonema costatum, Detonula pumila, Chaetoceros debilis* y *Ch. curvisetus* en otoño. En invierno incrementaron los volúmenes a un promedio de 1,80 mL/m^3, las áreas de mayores concentraciones fueron Chimbote y Chicama, el fitoplancton estuvo constituido por diatomeas neríticas: *Coscinodiscus* spp., *Lithodesmium undulatum, Stephanopyxis turris y Cerataulina pelágica* y de afloramiento costero: *Chaetoceros* spp. En primavera los volúmenes continuaron incrementando con promedio de 5,5 mL/m^3.

Las mayores concentraciones de plancton se encontraron frente a Chimbote, 11 mL/m^3, las principales especies fueron *Ch etoceros* spp. y *Thalassiothrix longissima.* Entre los indicadores biológicos *Protop ridinium obtusum* de ACF se le encontró durante todo el año de Pimentel a Pisco. *Ceratium brev* de AES tuvo distribución normal durante el verano. *Ceratium p aelong m* de ASS tuvo mayor acercamiento en su distribución a la línea costera al sur de San Juan.

En el periodo frío del 2000 se observó un incremento en la distribución del fitoplancton, siendo más amplia fuera de la costa y con variación de especies. Las concentraciones fueron también altas alcanzando volúmenes >3 mL/m^3 (Sánchez 2000). Los volúmenes de plancton incrementaron gradualmente desde

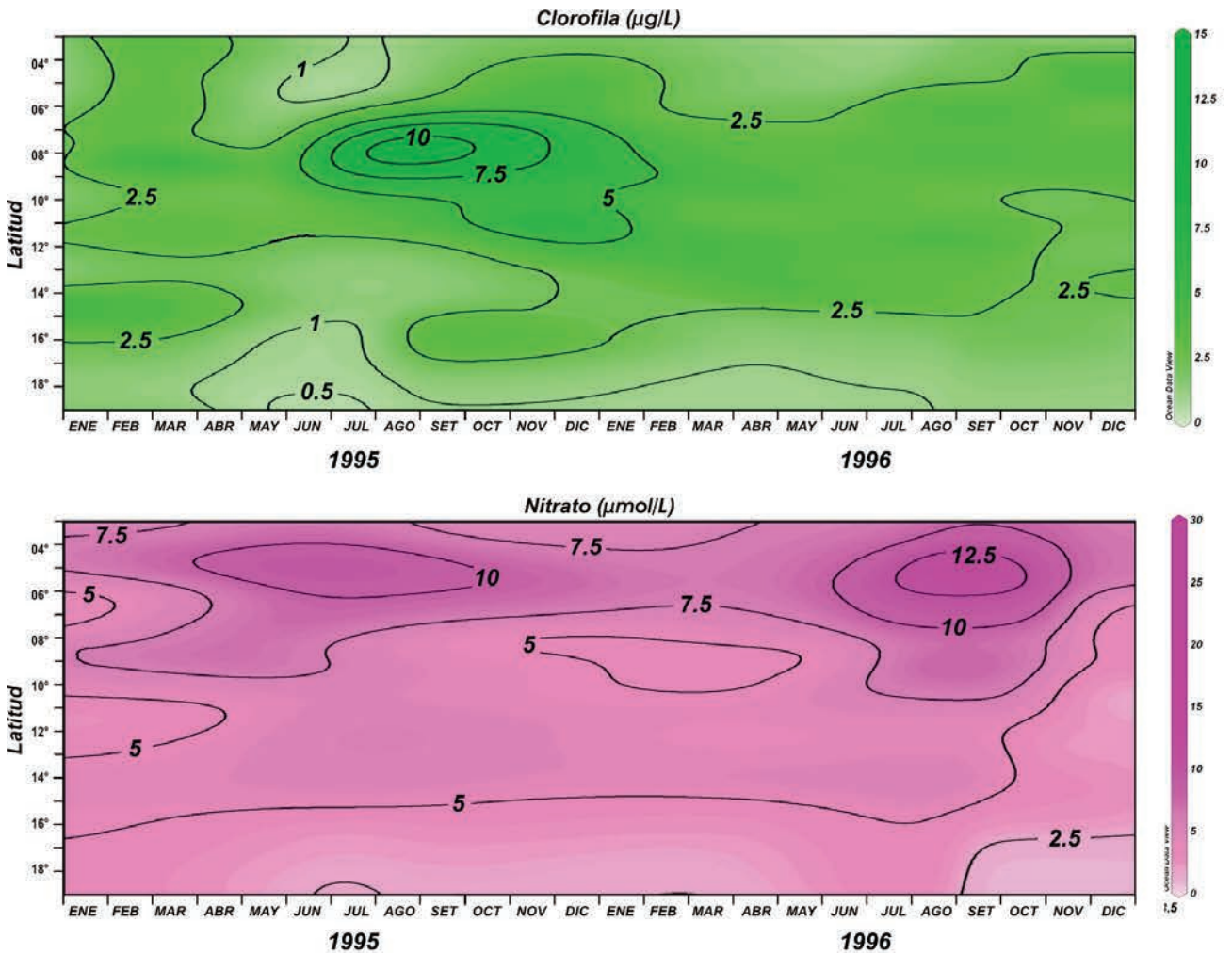


Figura 214.- Serie de tiempo de clorofila-a para el periodo frío 1995-1996

comienzos del año (0,66–0,95 mL/m^3) en verano, otoño y primavera, llegando la distribución hasta las 60 mn y más de 90 mn en invierno. Los indicadores biológicos de masas de agua tuvieron una distribución normal durante todo el año, *Ceratium breve* indicador de AES fue encontrado en verano y otoño, al norte de Paita por fuera de 90 mn. *Protoperidinium obtusum* de ACF tuvo una amplia distribución entre 90 y 120 mn en invierno y otoño respectivamente. *Ceratium praelongum* de ASS solo se registró entre Supe y Huacho a 70 mn de la costa en verano.

En otros niveles tróficos y para analizar cambios en la distribución de las pesquerías peruanas, se categorizó las capturas de recursos pelágicos de acuerdo a 5 grupos de anomalías térmicas: muy frío <-1,2 °C; frío moderado -1,2 a 0,9 °C, normal -0,8 a 0,6 °C, cálido moderado 0,6 a 1,5° C y muy cálido >1,5 °C (Bouchon y Peña 2007). Los resultados mostraron que durante años fríos la anchoveta fue dominante (100% de la pesca total) de la flota de cerco en el mar peruano y según incrementa la temperatura se observa mayor abundancia de sardina, jurel y caballa. En la anchoveta se relacionan las máximas densidades a ≤17 °C, especies oceánicas como jurel y caballa se relacionan con 20 °C. Las condiciones frías alteraron el patrón de distribución, extendiendo sus aéreas fuera de la costa. La anchoveta en periodos normales alcanza 80 mn y puede alcanzar 100 mn con cardúmenes disperso; en periodos fríos alcanza 180 mn. La sardina, jurel y caballa cuya distribución en condiciones normales se encuentra entre las 100 mn, se encontraron hasta 250 mn de la costa.

En la distribución vertical se encontraron los cardúmenes de anchoveta más superficiales, sobre 30 m, en condiciones normales están entre 5 y 60 m.

Otro efecto importante fue que los indicadores del proceso reproductivo (IG) presentaron valores mayores al patrón histórico y el periodo de desove invierno-primavera se prolongó.

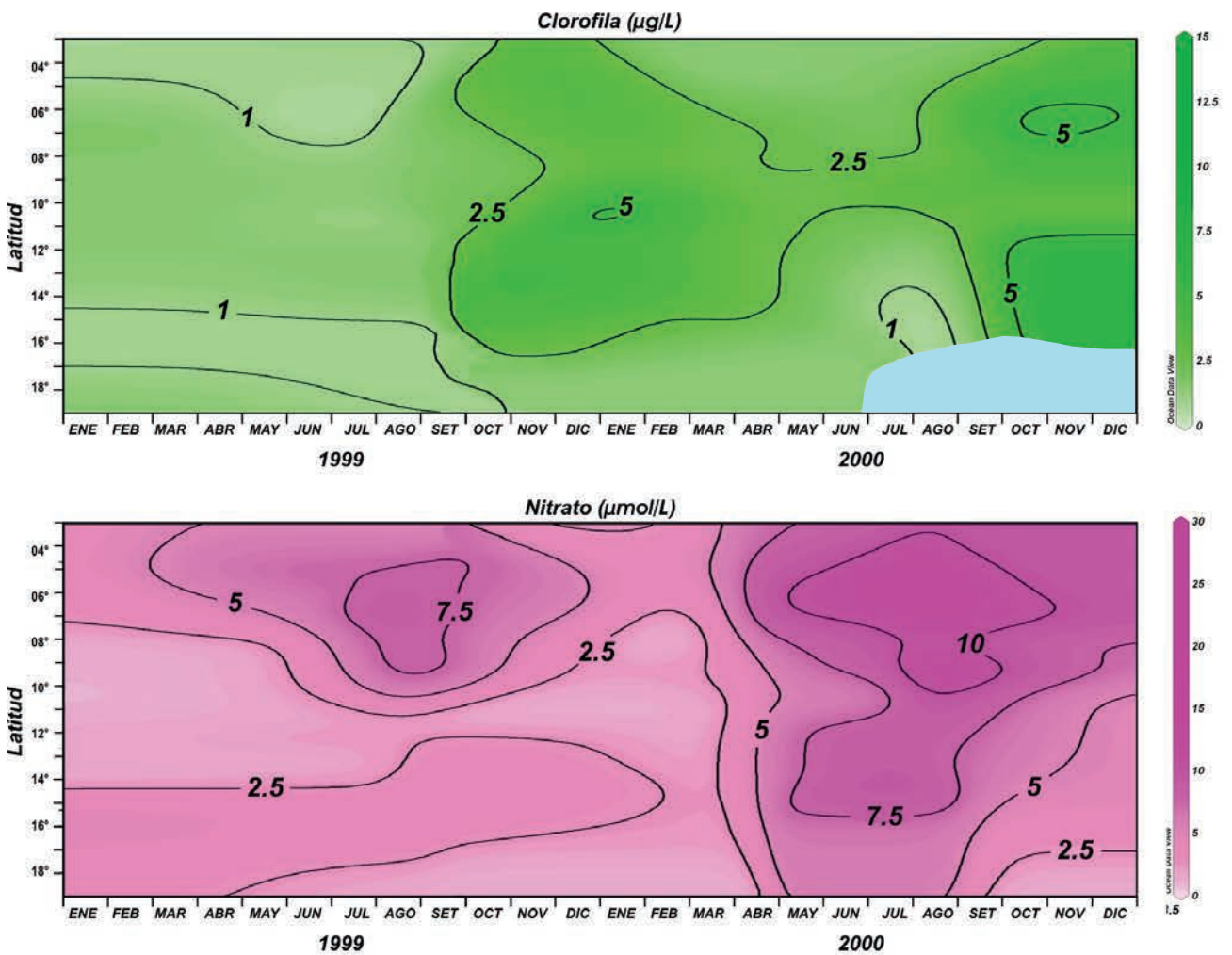


Figura 215.- Serie de tiempo de clorofila-a para el periodo frío 1999-2000

REFERENCIAS*

LA NIÑA

Bouchon M, Peña C. 2007. Impactos de Eventos La Niña en la Pesquería Peruana. Trabajos de Investigación del Comité Técnico de Coordinación en el ENFEN: 11 pp.

Enfield DB. 2001. Evolution and historical perspective of the 1997-1998 El Niño Southern Oscillation events. Bull of Marine Science 69 (1): 7-25.

Eppley RW. 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. Fish. Bull., Vol. 70, N° 4: 1063-1085

Guillén O, Calienes R. 1981. Biological Productivity and El Niño. In: Resource Management and Environmental Uncertainty: Lessons from Coastal Upwelling Fisheries. GLANTZ MH, and Thompson JD. (eds): 255-282.

IMARPE. 1995. Investigaciones Oceanográficas, Memoria Anual: 35-46.

IMARPE. 1996. Investigaciones Oceanográficas, Memoria Anual: 30 - 38.

IMARPE. 1999. Investigaciones Oceanográficas. Memoria Anual: 41- 47.

IMARPE. 2000. Investigaciones Oceanográficas, Memoria Anual: 52 -58.

Jorgensen EG. 1968. The Adaptation of Plankton Algae. II Aspects of temperature adaptation of *Skeletonema costatum*. Physiologia Plantarum, vol. 21: 423- 427.

Sánchez S. 2000. Variación estacional e interanual de la biomasa fitoplanctónica y concentraciones de clorofila frente a la costa peruana durante 1976-2000. Bol. Inst. Mar Perú, 19 (1-2): 29-43.

Steemann Nielsen E, Jorgensen EG. 1968. The Adaptation of Plankton Algae. I General parte. Physiologia Plantarum, Vol. 21: 401-413.

Zuta S, Otiniano J. 1999. Avances del Proyecto ECCIP: Estudio de los Cambios Climáticos y su impacto en el Perú. Rev. Inv. Física, 2: 1 – 40, abril 1999.

* **NOTA DEL EDITOR**, se han respetado las referencias incluidas por la autora.

23. SÍNTESIS

Los estudios en la región de Perú en las primeras décadas fueron dirigidos a los procesos físicos de afloramiento que determinan los patrones biológicos. La producción primaria se estudió dentro de un contexto multidisciplinario a inicios de 1960 con cruceros extranjeros. En la década de 1960-1970, el avance fue lento debido a la escasez de datos, organización de programas, sistematización de muestreos, información y dificultades logísticas. Los mayores avances se lograron en las décadas de los años 1970 y 1980 con gran impulso de proyectos internacionales que permitieron la participación en investigaciones conjuntas.

Rol de la energía

El requerimiento esencial para la vida es el suministro de la energía solar a través del proceso de fotosíntesis. La energía de la luz es transformada en energía química y ésta se libera paso a paso en todos los procesos adicionales de la vida. El ecosistema es controlado por fuerzas externas y la producción primaria ocurre como función de la energía externa (viento) suministrada y degradada en el mismo (Margalef 1978a). El autor basó ese concepto dando gran importancia a la circulación y turbulencia.

La energía en forma de viento deriva la circulación en el océano; el viento y la energía solar controlan la turbulencia, es decir que eventualmente la circulación y turbulencia determinan el carácter cuantitativo y cualitativo del ecosistema marino. Barber y Smith (1981) coincidieron con el concepto de dominancia de circulación y turbulencia, pero señalan como causa al patrón de procesos físicos (topografía, estratificación de macroescala, circulación y los efectos latitudinales) que serían el factor que determina el carácter y riqueza del ecosistema de afloramiento, más que la cantidad de energía que ingresa (fuerza del viento). Es necesario considerar las conexiones entre circulación, ambiente químico, comunidades microbianas y fauna macrobéntica, desde que la advección o energía trae nuevos nutrientes al ecosistema, pero es la regeneración de estos en la circulación de dos capas de flujos opuestos la que mantiene su concentración.

Una perspectiva diferente es considerar que en el ecosistema pelágico, las interrelaciones de sus componentes constituyen el principal factor. Por lo tanto, el intercambio de energía y materia en los diferentes niveles tróficos es el proceso más importante en determinar la naturaleza del afloramiento costero (Vinogradov y Shuskina 1978).

Características físico-químicas

Las variaciones de temperatura y salinidad determinan la densidad, que a su vez influye en los movimientos verticales dentro de la columna de agua con consecuentes cambios físicos y químicos. En el área de Paita la temperatura y densidad tienen patrones similares con mayores variaciones sobre los 150 m donde se desarrolla la termoclina y picnoclina (Zuta et al. 1978). Las isopicnas de 25,8-26,1 se aproximan a la superficie en setiembre, periodo de intenso afloramiento. Las fluctuaciones de temperatura, salinidad y densidad son notables entre 0 y 20 m y menores de 50 a 100 m.

En San Juan el patrón es similar al de Paita, con cambios marcados sobre los 100 m. Las fluctuaciones de isotermas e isopicnas son moderadas en relación a las de Paita y la banda de 25,8-26,1 α_t alcanza la superficie en agosto, mes de intenso afloramiento.

En el afloramiento de Chimbote en años normales, la divergencia de isopicnas ocurre entre 50 y 75 m dentro de 40 mn de la costa. En años anómalos, el afloramiento es menor y la isopicna de 25,8 se encuentra más profunda que en años normales, en años fríos, como 1964, ésta característica fue más superficial.

Las aguas costeras de Perú son conocidas por tener bajas concentraciones subsuperficiales de oxígeno asociadas a altas concentraciones de nitritos (Wooster et al. 1965). Ese patrón fue discutido por Dugdale et al. (1977), concluyendo que es resultado de procesos bioquímicos dentro del flujo de la corriente subsuperficial que causa generación de nitritos, en una secuencia de norte a sur y a partir de reducción de nitrato:

a. al norte de Punta Falsa sobre la plataforma, las concentraciones de nitrato y oxígeno son altas dentro de la columna, las de nitritos son bajas;

b. a 7°S ocurre agotamiento de oxígeno debajo de 30 a 50 m, con nitratos aun altos;

c. a 9°S, la mitad de la capa inferior está agotada en oxígeno, las concentraciones de nitratos decrecen cerca de la costa, mientras las de nitritos incrementan con una desnitrificación completa en el fondo y cerca de la costa;

d. al sur de 10°S casi toda la capa inferior es pobre en oxígeno y ocurre un máximo de nitritos subsuperficial, conforme la desnitrificación ocurre cerca de la costa.

Afloramiento

El concepto principal sobre las regiones de afloramiento es que los movimientos verticales dentro de los ecosistemas de esas áreas son dependientes de procesos oceánicos y atmosféricos de gran escala, los cuales controlan los vientos y la distribución vertical de la densidad y nutrientes. El afloramiento costero

es una respuesta de meso-escala del océano a la fuerza del viento de macro-escala. Considerando que los procesos físicos que determinan la profundidad y las características del ecosistema marino ocurren en diferentes escalas de tiempo y espacio, se distinguen 3 escalas arbitrarias en relación al afloramiento costero (Barber y Smith 1981):

-	La escala de frentes y plumas de 0,1 a 50 km	de horas a unos pocos días.
-	La escala de los eventos del viento de 10 a 1000 km	de horas a unos pocos días.
-	La escala del fenómeno estacional e interanual El Niño de 500 a 5000 km	de meses a años

Los centros de alta presión atmosférica están situados generalmente en latitudes subtropicales del globo y vientos superficiales cerca de esos centros tienden a voltear a la izquierda en el hemisferio sur, así como las aguas superficiales que también son derivadas a la izquierda de la dirección del viento debido a la rotación de la tierra. Ekman (1905) mostró que el efecto de rotación de la tierra sobre los vientos es la derivación de las aguas superficiales produciendo un transporte neto de aguas, llamado posteriormente transporte Ekman. El resultado es una divergencia de aguas superficiales reemplazadas por aguas frías de profundidad o subsuperficiales ricas en nutriente: el afloramiento.

La estructura de la circulación del afloramiento a través de la plataforma consiste de un flujo hacia mar afuera entre 20 y 30 mn, con un flujo hacia la costa principalmente al interior de la plataforma. Los dos flujos no están en completo balance en la escala de tiempo del evento; el proceso del afloramiento es esencialmente tridimensional (Smith 1981). La circulación a lo largo de la costa es dominada por el flujo hacia el polo teniendo sobre la plataforma una corriente hacia el ecuador como una capa delgada de 25–50 m. El afloramiento viene de 50 a 150 m.

Las plumas de afloramiento resultan de la estructura térmica en superficie y del transporte Ekman. La estructura de plumas ocurre en todas las áreas de afloramiento, esa característica ambiental puede ser la clave para el desarrollo en la evolución de las cadenas cortas y productivas: fitoplancton–peces clupéidos que se encuentran es esas áreas. La distribución de nutrientes sigue la distribución de temperatura en la pluma, con valores altos cerca de la costa y bajos lejos de ella, en contraste con la distribución de clorofila que muestra un mínimo cerca de la costa (10 mn) e incrementa conforme el agua se mueve lejos de ella; el crecimiento de fitoplancton origina el agotamiento de nutrientes.

Una descripción del comportamiento o respuesta del afloramiento considera aspectos muy claros (Brink et al.1981):

– El área cerca de la superficie muestra intensa variabilidad temporal en una escala de tiempo diaria y responde rápidamente a las variaciones del viento y al calentamiento superficial.
– Dentro del centro de afloramiento, las variables biológicas y químicas tienen aparentemente una considerable dependencia del ambiente físico.
– Las características físicas y biológicas son tridimensionales y tendrían la mayor parte de su estructura concentrada en la capa superior de la columna de agua, 50 m o menos.

Aunque la "pluma horizontal" es una característica superficial, la ubicación de su origen costero es muy estable y su significancia biológica es efectiva debido a que el fitoplancton generalmente se concentra cerca de la superficie. La productividad del centro de afloramiento en relación a las inmediaciones del área y a las variaciones temporales en el consumo de nutrientes sugiere que hay un mecanismo de concentración biológica relacionado al régimen físico.

En condiciones normales y dentro de la variabilidad del afloramiento se puede señalar que las células de fitoplancton son inicialmente desplazadas (advección) hacia el ecuador y fuera de la costa, conforme se hunden a 10 m/d (Smayda 1970), después de dos días serían localizadas dentro de un área subsuperficial de corrientes hacia la costa y hacia el polo, de esta forma hay una tendencia del fitoplancton para retornar a la región de origen.

Considerando la dispersión turbulenta, el grazing y la variabilidad del flujo en espacio y tiempo, al menos una pequeña parte del fitoplancton regresaría al centro de afloramiento, la cual representaría un inoculo al agua aflorada. Esta idea se basa en la alta clorofila encontrada en la columna de agua (Barber y Smith 1981).

Hay significantes variaciones estacionales en la composición de la fuente u origen del agua aflorada. Durante todas las estaciones del año, el afloramiento a lo largo de la mayor parte de la costa está dominado por aguas de relativamente alta salinidad y ricas en nutrientes llevadas hacia el sur en una corriente submarina en dirección al polo. Sin embargo, cerca de 15°S hay un frente originado por el encuentro de aguas ecuatoriales y aguas subantárticas llevadas hacia ecuador por la Corriente Costera de Perú (Zuta y Guillén 1970, Codispoti 1981).

Para comprender el afloramiento, tener un conocimiento predictivo y ser capaz de relacionar las medidas

de oceanógrafos físicos y de biólogos, se requieren intensificar estudios interdisciplinarios. Las medidas de series de tiempo muestran que ni el viento ni las corrientes son estables; la variabilidad e intermitencia son características predominantes de los procesos de fluidos geofísicos (Smith et al. 1971). No es posible tener una descripción simple y precisa del ambiente físico para los que desarrollan modelos de ecosistemas, es decir un modelo determinante. Es necesario contar con estudios de meso escala e incrementar medidas de densidad para caracterizar la circulación apropiadamente y también que la investigación física, química y biológica sea coordinada (Smith et al. 1971). Algunos avances se relacionan con los siguientes aspectos:

- Las corrientes durante la mayor parte del tiempo en el área de San Juan son hacia el sudeste, en dirección contraria al viento, pero ocurren eventos opuestos con un cambio gradual de la corriente (de varios días) hacia el norte, volviendo luego al sudeste.
- La capa derivada por el viento es aparentemente menor de 25 m, debajo de la cual las principales corrientes y también la ocurrencia de los eventos son esencialmente independientes de la profundidad; los datos de vientos no explican el evento opuesto de las corrientes (Smith et al. 1971). El evento reverso o corriente opuesta puede ser interpretado como un desplazamiento de la corriente submarina fuera de la costa por la intromisión de un flujo del sur.
- Si los eventos opuestos a la dirección de la circulación continúan por cierto tiempo, la advección puede traer al área una masa de agua diferente y el agua de afloramiento tendrá diferentes propiedades a las anteriores afectando la producción biológica.
- Las corrientes principales a lo largo de la costa sobre la plataforma son más fuertes que el flujo a través de la plataforma; el flujo más profundo en la plataforma de Perú es hacia el polo, opuesto al viento (Smith et al. 1971).
- Las fluctuaciones en el nivel del mar y corrientes en escalas intermitentes de 3 a 10 días son causadas por las ondas costeras atrapadas originadas por la onda ecuatorial guía.

Nutrientes

Entre la disponibilidad de nutrientes en el océano se puede señalar que el dióxido de carbono está presente en exceso y los elementos Mg, Ca, K y S se encuentran en cantidades suficientes. Además del dióxido de carbono en el agua, los compuestos que contienen hidrógeno, oxígeno, fósforo, nitrógeno y sílice son importantes en el ciclo biológico de algas unicelulares. Los nutrientes limitantes para el fitoplancton son el nitrato, fosfato silicato, fierro y manganeso.

La alta concentración de nutrientes en aguas peruanas es debida principalmente al afloramiento de agua profunda rica en nutrientes "producción nueva" (Dugdale y Goering 1967) y a su regeneración en la zona eufótica; el crecimiento y mantenimiento de las células de fitoplancton dependen de su disponibilidad. Debido a que los nutrientes son usualmente abundantes al inicio del afloramiento y bajos conforme desarrolla el fitoplancton, para sostener altas tasas de producción primaria, es necesario un suministro adecuado de nutrientes, el cual es una función de procesos como advección, difusión y gradiente vertical de nutrientes.

Es importante la tasa a la cual los nutrientes limitantes son reciclados. El nitrato, fosfato y sílice disuelto generalmente se encuentran debajo de los niveles de la mitad de saturación, (constante K_S**),** requeridos para una tasa de crecimiento máximo. Cada especie de fitoplancton tiene una tasa diferente de crecimiento máximo (μ_{max}) y una concentración específica de K_S para el consumo o asimilación de cada uno de los nutrientes limitantes.

Variación de nutrientes

La cantidad de nutrientes puede variar grandemente en espacio y tiempo a profundidades similares, sugiriendo que procesos de afloramiento aunque son idénticos físicamente pueden diferenciarse en sus efectos biológicos (Codispoti y Friederich 1978). La reducción en la producción biológica resulta de los cambios en las masas de agua (Guillén y Calienes 1981 a). Estos estudios indican que hay una intensidad óptima del afloramiento, en la cual factores como el incremento de profundidad de la capa de mezcla, o el decrecimiento de nutrientes asociado con los cambios de estructura de la masa de agua pueden actuar reduciendo la producción biológica (Calienes y Guillén 1981 a).

La disponibilidad de las formas de nitrógeno puede ser uno de los principales controles de producción orgánica en el mar (Dugdale 1972) y la limitación de silicatos tiene mayor significancia para diatomeas que conforman un grupo taxonómico con altas tasas de crecimiento. Si falta el crecimiento rápido de este grupo, el crecimiento potencial de todo el sistema de afloramiento puede ser muy reducido porque algunas veces este se encuentra rodeado por frentes donde ocurren hundimientos con pérdida de células. Los nutrientes en Perú varían con la distancia de la costa, más que con la velocidad del viento y juegan un rol importante en determinar la eficiencia de la asimilación (Huntsman y Barber 1977).

Los gradientes horizontales de nutrientes en las capas superficiales resultan de las variaciones en el afloramiento, de su utilización por el fitoplancton y de procesos de mezcla y regeneración de nutrientes (Walsh y Dugdale 1971). Las concentraciones son más altas cerca del origen del afloramiento y declinan con la distancia del agua de origen; los sistemas de afloramiento pueden cambiar rápidamente en pocos días y semanas.

Distribución de nutrientes frente a la costa peruana

Las lenguas horizontales y la distribución superficial de temperatura y nutrientes están asociadas a eddies (remolinos) ciclónicos y anticiclónicos que corresponden a la dinámica de la región costera de Perú (Zuta et al. 1978). De acuerdo a la media de la temperatura (1928-1969), los mayores cambios ocurren de verano a invierno (Zuta y Urquizo 1972) y los nutrientes siguen la distribución de la temperatura superficial. El rango de concentración de nutrientes a una temperatura dada muestra límites definidos en las diferentes estaciones del año y su distribución tiene correlación consistente con las características hidrográficas del sistema de circulación de la costa peruana: Aguas Costeras Frías (ACF), Aguas Subtropicales Superficiales (ASS) y Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) y en una escala variable con el fenómeno El Niño (Calienes et al. 1985).

Producción nueva

De acuerdo a Eppley y Peterson (1979), la "producción nueva" (nuevos nutrientes) es cuantitativamente equivalente a la cantidad de materia orgánica que puede fluir o transportarse del total de producción en la zona eufótica sin alterar el sistema, manteniéndose un balance. La producción resultante de la regeneración constituye la "producción remanente" o "producción regenerada" y consiste en el reciclamiento a través de la cadena alimenticia.

La "nueva producción" es definida como la producción primaria asociada con el nitrógeno nuevamente disponible (NO^-_3, N_2). La producción nueva más la producción regenerada (o producción primaria asociada con el nitrógeno reducido) es igual a la producción primaria total.

La advección vertical que transporta aguas ricas a la zona eufótica provee abundantes nutrientes para la producción primaria; sin embargo, los nutrientes reciclados son muy importantes para incrementar la eficiencia de producción del sistema.

Distribución de nutrientes reciclados

Los estudios sobre regeneración de nutrientes sugieren un aspecto muy importante al señalar que el máximo de nutrientes cerca de la costa podría ser el resultado de la regeneración por poblaciones de anchoveta y sardina mientras que fuera de la costa, el máximo de amonio puede ser causado por el zooplancton (Whitledge 1981).

La regeneración tiene lugar en una escala de tiempo y posiblemente en la misma escala espacial que la del ingreso inicial de nutrientes. Observaciones del crucero A. Bruun-15 (1966), mostraron que en una pequeña distancia de 40 km todos los nutrientes aflorados fueron convertidos a fitoplancton en 3,5 días (Ryther et al. 1970). Por lo tanto, la regeneración de nutrientes en un área de afloramiento es un importante proceso que puede extender el efecto del afloramiento a una escala espacio-temporal más grande.

La principal forma de nitrógeno del agua aflorada es el nitrato, que es usado por el fitoplancton para producir más biomasa; generalmente, conforme la nueva agua aflorada entra en la zona eufótica, hay un fuerte flujo advectivo a lo largo de la costa (hacia el ecuador) y otro flujo más pequeño hacia fuera de la costa. Este flujo de nutrientes y fitoplancton da la apariencia de una pluma de clorofila (Walsh y Dugdale 1971).

El borde externo de la pluma de agua aflorada es la región donde la regeneración es importante para mantener el crecimiento del fitoplancton debido a que los nutrientes aflorados se agotan y solo permanecen los regenerados. Eventualmente, ocurren pérdidas de todas las formas de nitrógeno inorgánico en el ecosistema debido a que en cada paso de la cadena trófica se pierde una fracción como resultado de la ineficiencia biológica o pérdida por hundimiento.

Hay una significante variación estacional en la composición del agua de origen del afloramiento en Perú. Los efectos de mezcla y regeneración de nutrientes en el afloramiento de 15°S muestran variabilidad no solamente en relación a densidad, sino a la composición del agua (Friederich y Codispoti 1981).

Condicionamiento del agua de mar

En algunos experimentos de enriquecimiento la mezcla de agua subsuperficial, rica en nutrientes (artificialmente aflorada) con agua superficial que contenía fitoplancton para observar su crecimiento, mostraron que poblaciones naturales crecen pobremente en aguas profundas. La aparente contradicción de alto crecimiento de fitoplancton en el afloramiento natural y muy pobre en aguas artificialmente afloradas, sugiere que aunque luz y nutrientes controlan el desarrollo del fitoplancton, deben existir otras condiciones que también influyen en él. El mismo fitoplancton debe cambiar el ambiente. Estos

cambios en la calidad del agua son conocidos como "condicionamiento biológico o calidad del agua". En algunos casos los compuestos orgánicos implicados en el condicionamiento son las vitaminas u otros factores específicos de crecimiento (Menzel et al. 1963, Barber et al. 1971).

En ambientes naturales ocurren limitaciones en el crecimiento inicial del fitoplancton, que se atenúan con el tiempo conforme las poblaciones comienzan a desarrollarse en el agua. Un incremento en las cantidades orgánicas biogenéticas podría ser uno de los cambios químicos que ocurren en el "condicionamiento biológico del agua". El agua profunda o recién aflorada carece de esos compuestos, es decir no está condicionada y en las aguas superficiales con intenso crecimiento del fitoplancton, sí hay disponibilidad de esos compuestos (Barber y Rhyther 1969).

El concepto de que el área de 15°S no está condicionada por carecer de compuestos orgánicos y las aguas superficiales con crecimiento de fitoplancton sí tienen esos compuestos, se comprobó en la expedición PISCO 1969 (Barber et al. 1971). El principal tipo de agua en el estudio fue agua ecuatorial subsuperficial que fluye desde el ecuador (Wyrtki 1963, Wooster et al. 1965) e ingresa frente a Perú fluyendo hacia el sur debajo de la capa derivada por el viento con dirección norte. En dicha capa ocurrió la más alta productividad conforme el agua se movía hacia el norte (Smith et al. 1971). Ese patrón de movimiento del agua permite que ambos flujos estén en contacto prolongado, la mezcla subsiguiente con el agua subsuperficial determina la acumulación de compuestos orgánicos condicionantes y representa, aparentemente, un mecanismo por el cual las aguas de afloramiento son condicionadas (Barber et al. 1971).

En agua recién aflorada el crecimiento es inicialmente limitado, pero no por los nutrientes, las trazas de metales o vitaminas, sino por la falta de ciertas sustancias quelatoras. Conforme el agua envejece los organismos la enriquecen gradualmente con compuestos orgánicos, algunos de los cuales pueden ser quelatores efectivos.

Ambiente/recurso

Es posible que los dos tipos de aguas señalados como "aguas azules" y "aguas marrones" (Strikland et al. 1969) estén estrechamente relacionados a lo observado por Barber et al. (1971), quienes sugirieron que si se piensa en una cadena trófica corta como hipótesis para explicar la abundancia de anchoveta en aguas peruanas, se asume que la especie debe alimentarse principalmente en las "**aguas marrones**" con tasas de producción muy altas de diatomeas grandes y mayor diversidad de especies (Strickland et al. 1969), desde que en otras zonas es escasa la existencia de células planctónicas con diámetro >5 micras. Asimismo, se sugirió buscar una correlación entre la incidencia de anchoveta y esas "aguas marrones" atribuidas a intensos y periódicos afloramientos seguidos por una proliferación del fitoplancton que se mantienen por afloramientos posteriores. Si los peces se alimentan en "**aguas azules**" con altos nutrientes y bajo standing stock de fitoplancton, se podría anticipar que su principal alimento es el zooplancton Barber et al. (1971).

Los animales planctónicos tienen limitaciones para mantener las poblaciones desovantes en un hábitat tan dinámico, en constante movimiento como el de la Corriente de Perú; para sostener dichas poblaciones en lugares favorables deben ser capaces de resistir exitosamente a la continua remoción del agua desde zonas adecuadas o depender de algún mecanismo tal como el sistema de dos capas: corriente/contracorriente o de un giro (remolino) que resiembre el área con los productos del desove (Thompson 1981, Paulik 1981). Un tópico interesante de estudio es conocer el mecanismo que usa el fitoplancton y el zooplancton para asegurar las poblaciones y comunidades en la circulación del área de afloramiento.

Mareas rojas

En las aéreas de afloramiento de Perú es común observar áreas con manchas rojizas, dispersas, "mareas rojas" de diferente extensión y también en las plumas de afloramiento (Blasco 1971, Packard et al. 1978, Barber et al. 1977). Las especies más comunes y estudiadas son el dinoflagelado *G. splendens* y el ciliado *Mesodinium rubrum.* El origen de esa condición es la presencia de aguas con estratificación débil (Ryther 1955, Margalef 1956, Rousenfell y Nelson 1966). El uso de la migración vertical es necesario para mantener a los dinoflagelados en ausencia de turbulencia y habilidad para utilizar bajas concentraciones de nutrientes. La distribución puede ser típicamente nerítica y lejos de la costa, pero asociada con aguas afloradas.

Un extenso bloom de la especie *M. rubrum* se observó en el área de 15°S y contribuyó significativamente a la productividad orgánica (Smith y Barber 1979). Mediante medidas de producción primaria con luz saturada en incubaciones cortas (1 hora), debido a la fragilidad del organismo y rápido consumo de nutrientes, se obtuvo un índice de productividad de 16,8 mgC $(mgClor\text{-}a)^{l}h^{-1}$. La máxima fotosíntesis ocurrió al 50% de luz superficial y la tasa de carbón particulado fue 2,187 $mgC/m^3/h$, lo que indica que su contribución a la cadena de alimento sería grande. Su aporte a la productividad en flujos del afloramiento y ecosistemas costeros ha sido seriamente subestimado.

Producción primaria

La distribución de producción primaria tuvo similar tendencia con la de clorofila en la superficie del mar; la interrelación estacional entre zona eufótica y producción primaria indica los más altos valores entre 20 y 30 m. El rango de 0,05-10,5 gC/m²/d (1960-1985) con media de 3 gC/m²/d en la zona eufótica y para 60 mn a lo largo de la costa (Pennigton et al. 2006), es similar al de estudios anteriores (Guillén et al. 1969; Barber y Smith 1981, Harrison et al. 1981), con excepción de frecuentes valores >15 gC/m²/d reportados para el área de Chimbote. Las tasas de producción en la superficie del mar >5gC/m²/d (0,3-15,3 gC/m²/d) con media de 4,3 fueron comunes dentro de los 10 km de la costa, los valores más altos se encontraron dentro de 5 km variables en espacio y tiempo decreciendo con la profundidad de la zona eufótica (Harrison y Platt 1981). Chavez y Barber (1985) encontraron una media de 4,27 gC/m²/d sin considerar los años de El Niño de 3 gC(2/d).

En áreas de afloramiento del norte como Punta Aguja, Paita (Est. 598) del Cr. To 65-1, Baja California se muestra un ejemplo de alta producción primaria >1200 mgC/m³/d (Fig. 131). Así mismo, en el área de Chimbote conocida por su gran pesquería debido a su alta productividad y ancho de la plataforma (Est. 71) del Cr. To 65-1, Baja California, el afloramiento tiene su origen en aguas procedentes de la Corriente Cromwell o Corriente Submarina Ecuatorial, la clorofila fue de 15 μg/L en la superficie y 120 mg/m² en la zona eufótica (Fig. 131). En el área de 6°S-9°S se puede concluir que Chimbote (9°S) se caracteriza por tener una alta biomasa fitoplanctónica >1,0 μg/L en superficie fuera de las 100 mn de la costa, durante todo el año, excepto en junio y octubre cuando es algo más reducida (80 mn); los máximos ocurren a fines de verano y comienzos de otoño (Calienes et al. 1985).

De la revisión y comparación de estudios de ICANE, CUEA y OEA/IMARPE se puede concluir como ha sido puntualizado por algunos investigadores (Chavez y Barber 1987), que un mejor conocimiento teórico del afloramiento contribuirá a una mejor interpretación de los datos de producción primaria.

Índice de productividad

El conocimiento de la biomasa o de producción primaria en corto término da información limitada sobre la intensidad de la productividad o "vitalidad", de una comunidad fitoplanctónica. Una alta concentración de fitoplancton o alta biomasa puede ser fotosintetizada a una tasa baja, o una pequeña población con crecimiento vigoroso puede alcanzar una alta tasa de producción, división celular de varias veces en un día. El zooplancton puede consumir inmediatamente esa producción, manteniendo la biomasa a bajos niveles y permaneciendo la producción alta. Se requiere medir simultáneamente ambas: biomasa y capacidad fotosintética.

El índice de productividad: producción neta por unidad de biomasa, (tasa C/clor-a), a una intensidad estándar de luz (saturación de luz de P_{max}), es un índice directo de la fertilidad de una masa de agua. La tasa de asimilación C_{14}/clor-a varía en las diferentes masas de agua y de mezcla, para aguas costeras peruanas el rango entre 30 y 40 mgC/mgclor-a/d, ha sido señalado como característica de aguas con activo crecimiento de fitoplancton (Lorenzen 1968, Beers et al. 1971, Eppley 1972, Guillén 1973, Calienes y Guillén 1981, Calienes y Aquino 1986).

Grazing

El fitoplancton en la zona eufótica está sujeto a grazing, incrementando la producción primaria diaria; existe una clase de equilibrio entre el fitoplancton y zooplancton. En áreas con intenso grazing el plancton crece más activamente debido a los nutrientes resultantes, el fitoplancton usa con mayor eficiencia el amonio (excreción del zooplancton) como nutriente de más fácil asimilación. Estas observaciones sugieren que la medida de la clorofila y feofitina puede servir para distinguir entre formas de pigmentos activos y detríticos y también para indicar el "turnover rate" de las poblaciones de fitoplancton por los consumidores. En aguas ricas de Perú, el máximo consumo de amonio y nitrato se produce alrededor del mediodía (Goering et al. 1973).

Hundimiento de fitoplancton

El hundimiento o afloramiento por sí solos no evitan el desarrollo del fitoplancton al mover material fuera de la zona eufótica, pero combinados con la turbulencia pueden constituir un factor significante (Eppley et al. 1967). Otro factor o mecanismo de hundimiento, es el continuo afloramiento y la consecuente dispersión o hundimiento de las aguas superficiales.

El hundimiento de fitoplancton es uno de los componentes más importantes en cualquier estudio dinámico (Cushing 1975). Los primeros estudios asumieron un promedio de 3 m/d (Riley 1946, Steele 1958). En la mayoría de masas de agua el promedio del diámetro celular es menor de 30 μm y el promedio de tasa de hundimiento <0,6 m/d; las células pequeñas de aproximadamente 5 μm se hunden a 0,1 m/d (Smayda y Boleyn 1965).

Se observa mucha variación en el crecimiento entre especies a una temperatura dada resultante de las diferencias en el tamaño celular, en la concentración de pigmentos en las células de diferentes especies y de la fluctuación de tasas carbón/clorofila y carbón/célula.

Nitrógeno como nutriente limitante

Gran parte del interés en el ciclo del nitrógeno deriva de la observación general de que el nitrógeno es un factor limitante para el crecimiento de la producción primaria y/o acumulación de biomasa en el océano.

La visión más simple de que el nitrógeno es el nutriente limitante clave está siendo reemplazada por una perspectiva mucho más dinámica relacionada a la variación estacional en aguas costeras y estuarios (Fisher et al. 1992, Dortch y Whitledge 1992)

Nutrientes Productividad y Recursos

La medida básica de la producción primaria es la cantidad de carbono fijado por unidad de superficie y por unidad de tiempo; en la Corriente de Perú se han obtenido valores mayores de 11 y 15 $gC/m^2/d$ (Ryther 1966, Harrison y Platt 1981). La transferencia de esta productividad al siguiente nivel trófico incluye al zooplancton, anchoveta, componentes nectónicos y bénticos del ecosistema de afloramiento. Las áreas de afloramiento son importantes porque suplen del 50% de la pesca o alimento mundial.

El afloramiento es causado por divergencia del flujo superficial que a su vez se origina por el viento, topografía del fondo y varios tipos de ondas internas. Los estudios de diferentes proyectos internacionales en la costa peruana principalmente en el área de 15°S han tenido como objetivo un mejor entendimiento del afloramiento, el cual debe ser suficientemente adecuado para el uso predictivo en el manejo de recursos pesqueros. Los resultados de la investigación han llevado a una mejor descripción de las escalas de circulación espacio-temporal, la distribución de nutrientes y de organismos en las áreas de afloramiento, así como la medida de los procesos físicos, químicos y biológicos que causan y afectan el afloramiento. Las interacciones entre estos procesos se combinan en el ecosistema de afloramiento costero para dar la alta producción biológica.

Una característica del flujo en el afloramiento de Perú que capta la atención de los ecologistas, es que el espesor del flujo superficial (capa) hacia fuera de la costa es menor que el de la zona eufótica, así que el fitoplancton en la subsuperficie del flujo interno es expuesto a bajos pero significantes niveles de luz por varios días, mientras se desplaza hacia la costa, lado interno del afloramiento a través de la plataforma por advección; Barber et al. (1971) describió rápidas tasas de crecimiento iniciales y ausencia de una fase lag en agua recién aflorada y agua subsuperficial como característica de Perú en 1969.

La contribución del nuevo nitrógeno dentro de la zona eufótica resulta no sólo en incremento de producción primaria, sino también en actividad acelerada de los organismos heterotróficos, responsables de la remineralización (Eppley 1979, Whitledge 1980, Rowe 1980).

En modelos de simulación de interacción de nutrientes-fitoplancton-zooplancton como resultado de ineficiencias biológicas o pérdidas por hundimiento, se incluye el consumo de amonio como parte de la interrelación nutriente-fitoplancton (Dugdale y Whitledge 1970, Walsh y Dugdale 1971, Walsh 1975, 1977). Si el amonio es omitido y el crecimiento del fitoplancton es simulado usando solamente nitrato, la biomasa del fitoplancton nunca alcanzaría las concentraciones observadas; el crecimiento es mejorado con el consumo de amonio aún en áreas con pequeñas concentraciones.

24. GLOSARIO

Abiótico: Factor ecológico que no proviene de los organismos vivos

Adenosina difosfato (ADP): Compuesto usado en la producción de ATP a través de una serie cíclica de reacciones enzimáticas

Adenosina trifosfato (ATP): Compuesto formado por ADP+P→ ATP, usado en la asimilación de dióxido de carbono

Adiabático: Proceso que ocurre sin intercambiar calor con el medio circundante

Advección: Transporte horizontal del agua por efecto del viento

Aminoácidos: Unidad estructural básica de las proteínas que contiene un grupo carboxilo y un grupo amino

Anaeróbico: Organismos que viven en ausencia de oxígeno

Anticiclón: Circulación de vientos alrededor de una región central de alta presión atmosférica, se mueven en sentido contrario a las agujas del reloj en el Hemisferio Sur

Atenuación de luz: Disminución de la intensidad de luz en el océano por efecto de absorción y dispersión en la columna de agua

Autótrofo: Organismo que toma directamente el C, O, H y N del ambiente para sintetizar los compuestos orgánicos que necesita para construir su protoplasma y para obtener energía. Los típicos autótrofos son los vegetales verdes que tienen clorofila y en la red trófica son llamados productores primarios, que sirven de alimento a los consumidores. Opuesto a heterótrofo. En el mar y otros cuerpos de agua constituyen el fitoplancton, conformado por algas, ciertas bacterias y protozoos

Balance geoquímico: El balance entre el ingreso de diferentes elementos al océano a través de ríos y atmósfera y su salida (sedimentos)

Biomasa: Sinónimo de peso vivo o húmedo multiplicado por el turnover rate

Biótico: Factor ecológico que proviene de los organismos vivos o que forma parte de ellos

Biotopo: Área geográfica donde se desarrolla una comunidad biótica (llamada bioma). Contiene el hábitat, es decir, cada área ocupada por una especie en particular

Bloom: Concentración densa de fitoplancton de una o muchas especies que se desarrolla en respuesta a condiciones óptimas de crecimiento

Cadena alimentaria: Definición teórica que describe las relaciones de alimentación entre niveles tróficos de una comunidad

Capa de mezcla: Capa superficial de agua (5-200 m) donde las propiedades son homogéneas (isotérmica) debido a la mezcla causada por el viento

Capa eufótica: Capa superficial del océano en la cual la tasa neta de fotosíntesis es positiva, su profundidad es controlada por la penetración de la radiación solar y las propiedades ópticas del agua

Carbono orgánico disuelto: La concentración de carbón orgánico disuelto en el agua de mar que pasa a través de filtros de 0,45 μm. El rango de concentración es de 25-200 μm

Circulación Ekman: Movimiento del agua superficial en un ángulo desde la dirección del viento como resultado del efecto Coriolis

Circulación termohalina: Movimientos de las masas de agua controlados por las diferencias de densidad, causadas a su vez por la temperatura y salinidad

Clorinidad: Gramos de iones de cloro por mil gramos de agua de mar

Coccolito o cocolito: Pequeña placa calcárea embebida en la pared celular de los cocolitofóridos

Coeficiente de extinción: La tasa o proporción entre la intensidad de luz a una profundidad dada y su intensidad en la superficie del mar

Conducción: Transferencia de calor entre dos medios por diferencia de temperatura en un sistema o medio

Convergencia subtropical: Región semipermanente de presión alta a 35° de latitud en ambos hemisferios

Desnitrificación: Conversión de NO_3 a N_2O, el proceso ocurre principalmente debido al uso de nitrato para el desarrollo de bacterias en aguas anóxicas

Detritus: Materia inerte de origen orgánico, suspendida en un cuerpo de agua

Difusión: Transferencia de sustancias en un gradiente de altas a bajas concentraciones

Ecosistema: Conjunto de organismos de diferentes niveles tróficos relacionado a un determinado patrón de características ambientales

Eficiencia de asimilación: Fracción de alimento ingerido que es absorbido y usado en el metabolismo

Eficiencia ecológica: Cantidad de energía extraída de un nivel trófico dividida por la cantidad de energía suministrada a ese nivel

Elementos traza: Elementos cuya concentración varía de 0,05- 50 μm

Energía radiante: Energía producida por la luz solar medida en cal.cm^2.min

Epífitas: Plantas que crecen sobre la superficie de otras plantas

Epipelágica (o): Capa superficial de un cuerpo de agua: En el mar comprende de 0-150 m de profundidad

Estación oceanográfica: Ubicación de una embarcación en el mar, donde se colectan muestras de agua de mar superficial o en la columna de agua (estación hidrográfica)

Eutrófica: Área o hábitat con altas concentraciones de nutrientes

Fijación: Hacer estable a un elemento en condición o consistencia reduciendo la fluidez o volatilidad a un estado más permanente

Fijación de nitrógeno: Conversión del nitrógeno atmosférico (N_2) en un compuesto utilizable como nitrato (NO_3) por bacterias especializadas (cianobacterias)

Fitoplancton: Subdivisión del plancton que comprende organismos con actividad fotosintética

Flujo geostrófico: Movimiento de agua en los océanos como respuesta combinada al efecto Coriolis y a la fuerza gravitacional creada por una superficie irregular

Fluorescencia: La emisión de radiación electromagnética del espectro de luz visible de una molécula durante la exposición a radiación externa - Propiedad de algunas moléculas orgánicas de absorber luz a una longitud de onda y emitirla a otra longitud más grande

Foto inhibición: La reducción de fotosíntesis por la fuerte intensidad de luz

Fotosíntesis bruta: La cantidad total de producción fotosintética antes de substraer pérdidas por respiración - La cantidad total de tejido orgánico (o de carbón) fijado en la fotosíntesis

Fotosíntesis neta: La cantidad de producción fotosintética substrayendo pérdidas por respiración

Frente: Una discontinuidad en el océano que separa corrientes o masas de agua en cualquier combinación de propiedades

Giro: Sistema circular de las principales corrientes superficiales en los océanos, originadas por los vientos

Grazing: Alimentación o consumo de organismos fitoplanctónicos especialmente por el zooplancton y peces herbívoros

Hábitat: Espacio geográfico donde vive una especie dentro del área de un biotopo

Haloclina: Profundidad de la zona dentro de la cual la salinidad cambia intensamente

Heterótrofo: Organismo capaz de utilizar solo materiales orgánicos como fuente de alimento, requiriendo un compuesto orgánico complejo de carbón

Iluminación óptima: Intensidad de luz apropiada para el fitoplancton, es igual a 0,1 Iy/min

Índice de Productividad: Producción primaria neta por unidad de biomasa fitoplanctónica a una intensidad estándar de luz, es un índice directo de la fertilidad de una masa de agua y su fitoplancton endémico

Isoterma: Líneas que conectan profundidades o áreas de temperatura similar en el océano

Masa de agua: Volumen de agua dentro de un **c**uerpo de agua que mantiene su identidad y puede ser caracterizada por propiedades como temperatura y salinidad

Materia orgánica disuelta: Moléculas disueltas derivadas de la degradación de organismos muertos o del metabolismo de los organismos

Material orgánico particulado: Es la mezcla de fitoplancton y zooplancton vivo y muerto**,** bacterias y productos de degradación de organismos

Microplancton: Organismos planctónicos que comprenden un rango de tamaño entre 50-500 micras

Monzón: Viento estacional del océano Índico y sur de Asia con dirección de suroeste en verano y del noreste en invierno

Nanoplancton: Organismos cuyos tamaños varían de 2-20 micras, incluyen los Cocolitofóridos

Necton: Grupo constituido por organismos con suficiente movilidad para mantener su distribución contra la circulación del agua

Nitrificación: La oxidación de NH_3 a NO_3, el proceso conduce al NO_2 como estado intermedio, la reacción tiene lugar en la columna de agua o en los sedimentos a través de bacterias

Nivel trófico: La posición o nivel de un organismo o especie en la cadena alimentaria

Nutrientes orgánicos: Compuestos que contienen carbono. Pueden ser ternarios (con C, O, H, como los carbohidratos y los lípidos) o cuaternarios (como las proteínas). Son primariamente sintetizados por los organismos autótrofos o productores; y son alimentos consumidos por los heterótrofos o consumidores

Oxidación: Pérdida de un electrón por átomo o molécula

Pellets: Agregaciones compactas que resultan de la digestión de los organismos

Perfil: Ploteo resultante de una variable física o química en función de la profundidad

Picnoclina: Capa del océano donde la densidad incrementa rápidamente evitando la mezcla vertical debido a cambios en la temperatura o salinidad

Plancton: Conjunto de organismos suspendidos en el agua sin movilidad propia o muy limitada por lo cual no puede mantener su distribución contra los efectos de la circulación local y son arrastrados por ella

Plataforma continental: Extensión del continente en el océano desde la línea costera hasta el rompimiento o borde, con inclinación suave a una profundidad de 100-200 m

Producción primaria: Tasa de carbón inorgánico fijado fotosintéticamente por unidad de tiempo, por unidad de volumen o unidad de área de superficie. Es el resultado del crecimiento de los organismos debido a la fotosíntesis - La cantidad de material orgánico sintetizado de substancias inorgánicas por unidad de volumen de agua o unidad de área. En el ambiente marino, se refiere a la biomasa del fitoplancton, como resultado de su metabolismo y reproducción debido a la disponibilidad de nutrientes

Producción primaria bruta: Cantidad total de tejido orgánico (o de carbón) fijado por la fotosíntesis

Producción primaria neta: La porción de la producción primaria bruta que es incorporada dentro del cuerpo de los productores primarios y aparece como crecimiento

Producción secundaria: Producción del segundo o tercer nivel trófico que se alimenta de fitoplancton

Producción terciaria: Material vivo que comprende a los consumidores secundarios (o carnívoros, que se alimentan de los herbívoros) por unidad de área o volumen por unidad de tiempo

Productor primario: Organismo capaz de usar la energía derivada de la luz o una sustancia química para elaborar compuestos orgánicos a partir de nutrientes inorgánicos. Son los autótrofos y, por excelencia, las plantas verdes; en el mar es el fitoplancton

Productor secundario: Organismo heterótrofo que se alimenta de los autótrofos. Llamado también herbívoro o consumidor primario, y que servirá de alimento a los heterótrofos carnívoros o consumidores secundarios, llamado también productor terciario

Profundidad crítica: La profundidad a la cual las microalgas pueden ser mezcladas y en donde la fotosíntesis total de la columna de agua es igual a la respiración total de los productores primarios - Profundidad a la cual la producción fotosintética total tiene lugar en la columna de agua (desde la superficie a dicha profundidad), es balanceada por las pérdidas totales de respiración del fitoplancton dentro de la misma capa - La intensidad de la mezcla o turbulencia que regula directamente el crecimiento de las poblaciones fitoplanctónicas y evita que la producción neta incremente cuando la mezcla excede un valor crítico (Sverdrup 1953)

Profundidad de capa de mezcla: Profundidad del agua a la cual la energía del viento la mezcla uniformemente

Profundidad de compensación: Profundidad a la cual la cantidad de fotosíntesis iguala la cantidad de respiración (AOU=0) - Profundidad de la zona eufótica conocida también como profundidad de compensación, la intensidad de luz a esa profundidad es la intensidad de luz de compensación

Q_{10}: Representa el incremento de la tasa metabólica con un incremento de 10 °C de temperatura

Quelación: Combinación de compuestos orgánicos disueltos con efectos químicos específicos y de metales traza para formar complejos orgánicos-metálicos

Quimiosíntesis: Fijación de carbono a partir de CO_2 en compuestos orgánicos usando energía derivada de la oxidación de compuestos inorgánicos como amonio, metano y sulfuro

Reacciones Redox: Reacciones que comprenden oxidación y reducción (pérdida y ganancia de electrones)

Respiración: El proceso por el cual la energía requerida para los procesos metabólicos es obtenida por oxidación de los compuestos orgánicos fotosintetizados

Tasa de Nitrógeno: Fósforo: Interrelación o comparación de los niveles de N a P (en átomos) en el océano (N: P = 15 a 16)

Tasa de renovación, Turnover rate: Tasa de renovación de nutrientes

Tasa fotosintética: Tasa de conversión del CO_2 disuelto o ión bicarbonato a producto fotosintético

Tasa Redfield: La tasa o proporción del contenido de N:O:C:P en el fitoplancton es relativamente constante. El modelo Redfield asume que la tasa es

la misma proporción requerida para el crecimiento de las algas en el ambiente y luego liberada a solución cuando mueren

Temperatura potencial: Temperatura de agua de mar corregida por efectos de presión, la aplicación de presión al agua de mar (profundidad) causa incremento de temperatura

Termoclina: Profundidad de la columna de agua, en la cual la temperatura cambia fuertemente, originando un gradiente

Trade – winds: Vientos casi constantes que dominan la mayor parte de los trópicos y subtrópicos a través del globo con dirección noreste en el hemisferio norte y sureste en el hemisferio sur

Trópicos: Región de la superficie terrestre entre 23°27'N y 23°27'S, los trópicos de Capricornio y Cancer son los límites norte y sur, respectivamente

Turnover: Renovación de nutrientes

Sección. Una parte o fracción fina de agua mostrando los contornos de una propiedad física o química en función de la profundidad. Está formada por la combinación de varios perfiles de estaciones próximas

Sigma-t: Es el término usado para expresar la densidad de un área a una temperatura (t) y salinidad (S) y a presión atmosférica, se le define como σ_T = (P - 1) 1000 donde σ_t es la densidad a temperatura t - Parámetro que expresa la densidad de agua de mar α_t =1 menos densidad del agua a temperatura t y presión de 1 atmosfera

Standing stock: Biomasa o peso de plancton o necton por unidad de volumen o área de agua a un tiempo dado. Últimamente se llama simplemente biomasa de plancton o de necton

Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT): Zona próxima al Ecuador que rodea la tierra es un área de vientos débiles entre los dos sistemas de vientos noreste y sureste. Se caracteriza por movimientos ascendentes, fuertes lluvias y se encuentra generalmente entre 3°N - 10°N. Se le considera como el Ecuador climático

Zona fótica o eufótica: Capa en la que penetra la luz permitiendo la fotosíntesis

Zona subtropical: Área entre 40°S y 20°S

Zooplancton: Organismos heterótrofos que forman parte de plancton. Comprende protozoos, larvas de crustáceos, moluscos, equinodermos, anélidos, peces y, también adultos de algún micro crustáceo y de celentéreos. A los huevos y larvas de peces se les denomina también ictioplancton

25. RELACION DE TABLAS

1. Media Mensual Multianual de Vientos frente a la Costa Peruana (m/s).
2. Densidad a 0 y 100 m en diferentes aéreas de afloramiento para la estación de invierno (Guillén y Calienes 1981 a).
3. Características promedio de afloramiento en la superficie del mar por áreas. (Guillén y Calienes 1981 a).
4. Concentración horizontal promedio por capas ($\delta_{t\ -}$ cl/t) de nutrientes y salinidad por áreas, (Guillén 1973).
5. Variación mensual de la Isoterma 14°C (Chavéz et al. 1989).
6. Estimado de regeneración de amonio para el ecosistema de afloramiento. Whitledge (1981).
7. Flujos de Nitrógeno en el Océano (Capone 2000).
8. Efectos de enriquecimiento de agua profunda en parámetros fotosintéticos del fitoplancton superficial. Proy. ICANE, Harrison et al. (1981).
9. Estimados de crecimiento específico de fitoplancton en la zona eufótica para diferentes regiones (Adaptada de Eppley 1972).
10. Constante 1/2 de saturación (K_S) para asimilación de nitrato y amonio en cultivos de fitoplancton a 18°C. K_S (µM). Eppley et al.(969).
11. Distribución horizontal de Clorofila-a en diferentes profundidades (Guillén y de Rondán, 1973).
12. Variación estacional de Clorofila-a en zona eufótica (Guillén y de Rondán 1973).
13. Características físico - químicas y biológicas en estaciones seleccionadas para diferentes masas de agua (Calienes y Guillén, 1981a).
14. Coeficientes de extinción en metros para diferentes intervalos de porcentajes de luz superficial (Calienes y Guillén, 1981a).
15. Factores de acidificación (Fo/Fa), para tasa de clorofila/feofitina (Holm - Hansen et al. 1965).
16. Porcentaje del total de energía solar incidente a varias profundidades y para diferentes tipos de aguas de mar (Rymont, 1963).
17. Variación estacional de diferentes parámetros en el área de 04°-18° S en superficie y en zona eufótica (1964-1978). Guillén y Calienes (1981).
18. Clorofila-a (µg/L), fotosíntesis (mgC/m_3/d) e Indice de Productividad (mgC/mgClor-a/d) por áreas en la zona eufótica (Guillén 1973).
19. Tasas del contenido de carbón celular y carbón/clorofila-a en cultivos de fitoplancton a diferentes temperaturas (Eppley 1972).
20. Comparación del alimento de la anchoveta en diferentes estaciones del año (Rojas de Mendiola 1971).
21. Estimado de producción de peces en base a producción primaria y a la extensión del afloramiento (Adaptación de Chávez Y Barber 1985)
22. Secuencia de eventos de El Niño en la Décadas del 50-90 (Zuta Y Calienes 1990).
23. Relación de períodos fríos y eventos de El Niño (Zuta Y Otiniano 1999).
24. Características químicas (µM) y de clorófila-a (µg/L) durante el Niño 1987 (Guillén et al. 1989).

26. RELACION DE FIGURAS

1. Estimación de la fotosíntesis total integrada debajo de un metro cuadrado de superficie del mar. Bresta, 1975
2. Esquema de los principales sistemas globales de presión atmosférica y de áreas de afloramiento. Thompson, 1981
3. Anticiclón del Pacífico, flujos de corrientes superficiales y vientos. Zuta (no publicado)
4. Distribución de vientos en el Pacífico sudeste. Strub et al., 1998
5. Zona climáticas marinas. Sumich, 1976
6. Características de la plataforma continental frente a la costa peruana. Zuta y Guillén, 1970
7. Carta sinóptica de temperatura superficial (TSM) en la costa norte y central (arriba) y en el área sur (abajo) de la costa peruana. Op. Eureka 29, 28-30 mayo 1974. Zuta et al. 1978
8. Características de TSM promedio (1928-1969) en febrero. Zuta y Urquizo, 1970
9. Características de TSM promedio (1928-1969) en abril. Zuta y Urquizo, 1972
10. Características de TSM promedio (1928-1969) en setiembre. Zuta y Urquizo, 1970
11. Características de TSM promedio (1928-1969) en noviembre. Zuta y Urquizo, 1970
12. Frente ecuatorial estacional en litoral norte del Perú
13. Esquema de estructura térmica en aguas costeras. Zuta y Guillén, 1970
14. Cambios estacionales de estructura térmica promedio en dos áreas, 0-400 m, a) Callao, b) Paita. Zuta, 1988
15. Características de salinidad (ups) en las principales masas de agua frente a Perú. Wyrtki, 1967
16. Salinidad promedio en la superficie del mar, verano. Zuta y Guillén, 1970
17. Salinidad promedio en la superficie del mar, invierno. Zuta y Guillén,1970
18. Distribución vertical de salinidad (ups) en secciones 0-1000 m: a) Cabo Blanco, b) Chimbote. Zuta y Guillén, 1970
18. Distribución vertical de salinidad (ups) en secciones 0-1000 m: c) Mal Paso, d) Ilo. Zuta y Guillén (1970
19. Esquema de interrelación de características de temperatura y densidad en la columna de agua de mar de 35 ups de salinidad. Sumich, 1976
20. Distribución mensual media 0-200 m, a) temperatura (°C), b) salinidad (ups), c) densidad (αt), d) oxígeno disuelto (mL/L), área costera de Paita. Zuta et al., 1978
21. Secciones verticales 0-300 m, a) temperatura (°C), b) salinidad (ups), c) densidad (αt), d) oxígeno disuelto (mL/L) en otoño. Área costera de Paita (Cr. Mesyatsev 7305) 9-10 junio 1973. Zuta et al., 1978
22. Secciones verticales 0-300 m, a) temperatura, b) salinidad, c) densidad, d) oxígeno disuelto en invierno, área costera de Paita. Cr. BAP/Bondy 6308, 19-20 agosto 1963. Zuta et al., 1978
23. Distribución mensual media 0-200 m, a) temperatura (°C), b) salinidad (ups), c) densidad (αt) d) oxígeno disuelto (mL/L). Área costera de San Juan. Zuta et al., 1978
24. Secciones verticales 0-300 m, a) temperatura, b) salinidad, c) densidad , d) oxígeno disuelto en otoño, área costera de San Juan, (Cr.BAP Unanue 6705) 2-3 junio 1967. Zuta et al., 1978
25. Secciones verticales 0-300 m, a) temperatura (°C), b) salinidad (ups), c) densidad (αt), d) oxígeno disuelto (mL/L) en invierno, área costera San Juan, 13-14 setiembre 1968. Zuta et al., 1978
26. Secciones verticales 0-300 m, a) temperatura (°C), b) salinidad (ups), d) densidad, (αt), e) oxígeno disuelto (mL/L), área costera San Juan en primavera, (BAP/ Unanue 6611) 24, 25 noviembre 1966. Zuta et al., 1978
27. Distribución mensual promedio 0-100m, a) temperatura (°C), b) salinidad (ups), c) densidad (αt), d) oxígeno disuelto (mL/L), e) fosfato (μM), área costera de Chimbote. Guillén y Calienes, 1981c
28. Distribución estacional de densidad (αt) en Chimbote en 1966, año de condiciones promedio, a) verano, b) invierno, c) otoño, d) años fríos. Guillén y Calienes, 1981c
29. Distribución estacional de densidad en Chimbote durante periodos de El Niño, a) verano 1972, b) otoño 1965, c) invierno 1976, d) año frío 1964. Guillén y Calienes, 1981 c
30. Oxígeno disuelto promedio en la superficie del mar (mL/L), verano. Zuta y Guillén, 1970
31. Oxígeno disuelto promedio en la superficie del mar (mL/L), invierno. Zuta y Guillén, 1970
32. Diagrama de características de distribución vertical de oxígeno en la columna de agua del Pacífico tropical Este
33. Sección vertical de oxígeno disuelto (mL/L), Chimbote, 0-1000 m. Zuta y Guillén, 1970
34. Sección vertical de oxígeno disuelto (mL/L) a 100 mn frente a la costa peruana. Zuta y Guillén, 1970
35. Izquierda) Esquema sobre distribución de nutrientes, oxígeno disuelto y materia orgánica en la zona eufótica. Derecha) oxidación (N, P, Si), concentraciones resultantes de la oxidación debajo de la zona eufótica
36. Zona de mínima de oxígeno disuelto (mL/L) promedio en Paita
37. Zona de mínima de oxígeno disuelto (mL/L) promedio en Chimbote
38. Zona de mínima de oxígeno disuelto (mL/L) promedio en Callao
39. Zona de mínima de oxígeno disuelto (mL/L) promedio en San Juan

40. Características del efecto Coriolis en aguas del océano: deflexión del agua a la derecha en el hemisferio norte y a la izquierda en el hemisferio sur; en el ecuador no ocurre el efecto porque es proporcional al seno de la latitud. Levinton (1982)
41. Interrelación de corrientes superficiales del océano y patrón global de vientos. Levinton (1982)
42. Distribución anómala de nitritos por efecto de ondas costeras al sur de 15°S, mayo 1977. Codispoti et al. (1981)
43. Circulación termo-halina de agua profunda en los océanos Atlántico y Antártico. Sumich (1976)
44. Corrientes del Pacífico sur, O´Brien et al. (1981)

44b. Sistema ecuatorial de corrientes. Fosbergh y Joseph, 1964

45. Secciones transversales de a) temperatura (°C), b) salinidad (ups), c) oxígeno disuelto (mL/L), d) fosfatos (μM) y e) velocidad (cm/s) de la Corriente Submarina Ecuatorial, Corriente Cromwell a 140°W en el Pacífico. Lukas, 1986
46. Sección transversal de concentración media de oxígeno disuelto (mL/L) a 95°W, Corriente Cromwell. Lukas, 1986
47. Concentraciones de oxígeno disuelto a 100 m (mL/L) en sección transversal, Pacífico ecuatorial y Pacífico sureste, Corriente Cromwell. Lukas, 1986
48. Velocidad (cm/s) media de la corriente geostrófica meridional en secciones zonales a 4°S y 6°S. Lukas, 1986
49. Distribución de estaciones hidrográficas (>500 m) para estudio de secciones zonales. Lukas, 1986
50. Secciones con distribución vertical de salinidad ups (0-500 m) a 4°S y 6°S
51. Sistema de Corrientes en el Pacífico norte y sur. O´Brien (1981)
52. Corrientes en el Pacífico sureste en invierno y verano: Corriente Costera del Perú (CCP), Corriente Oceánica Peruana; Contracorriente Peruana CCCP; Perú Undercurrent (PUC). Strub et al., 1998
53. Flujo de la Corriente Peruana Subsuperficial formando un frente con las Aguas Templadas Subantárticas en base a distribución de salinidad en la superficie de δt 200 cl/ton (Cr. BAP/Unanue 6702) 5 febrero-3 marzo 1967. Zuta y Guillén, 1970
54. Topografía de la isoterma de 13 °C (Cr. 6708) 24-25 agosto 1967. Zuta y Guillén, 1970
55. Carta sinóptica de temperatura superficial del mar (°C), frente y gradientes térmicos, 26-28 febrero 1974. Z uta et al., 1978
56. Esquema sobre circulación del afloramiento. Richman y Smith (1981)
57. Oxígeno disuelto (mL/L), nitrato, silicato (μM) y clorofila-a (μg/L) en función de temperatura (°C) en la capa de 0-25 m, San Juan 12-30 marzo 1977. Brink et al., 1981
58. Tasa de asimilación de silicato vs. tasa de asimilación de nitrato (h-1). Brink et al., 1981
59. Distribución promedio de secciones, nutrientes y clorofila-a, Línea C-CUEA, San Juan 5 marzo-6 mayo 1977. Brink et al. (1981)
60. Circulación esquemática de dos celdas en periodos de vientos débiles a través de la plataforma (5°S) – ESACAN. Fahrbach et al., 1981
61. Perfiles de nitrato (μM) en seis regiones de océanos, áreas eutróficas y oligotróficas. Walsh, 1974
62. Distribución superficial promedio de fosfatos (μM). Calienes, 2006
63. Distribución superficial promedio de silicatos (μM).
64. Distribución superficial promedio de nitratos (μM).
65. Distribución superficial promedio de nitritos (μM).
66. Variación de nitratos, fosfatos y silicatos en zona eufótica (mg-at/m^2), por latitud dentro de 60 mn de la costa. Guillén e Izaguirre, 1973
67. Distribución vertical de concentraciones promedio de nutrientes por áreas latitudinales, 0-1000 m. Guillén e Izaguirre, 1973
68. Ubicación de estaciones del programa Experimento sobre Transformaciones de Nitrógeno en la zona de mínima de Oxígeno de Perú.
69. Distribución de nitrito (μM), A) línea de 10°S, B) sección paralela a la costa. Codispoti et al., 1986
70. Variación latitudinal de silicato, fosfato, nitrato (μM) en superficie de cl/t =160 (26,4 αt) y tasa de asimilación N: P. Guillén e Izaguirre, 1973
71. Relación entre tasas de nutrientes N:P, Si:P, Si:N para superficies de 60 a 260 cl/t (25,4-27,5 αt) de la Corriente Costera Peruana. Guillén e Izaguirre, 1973
72. Interrelación entre concentraciones de nitrato y fosfato (izquierda) y nitrato y silicato (derecha) en Chimbote, ICANE. Harrison et al., 1981
73. Representación conceptual del modelo de nuevo N, producción nueva. Dugdale y Goering (1967), Capone (2000)
74. Variación mensual de nueva producción (mgC/m^2/d), 1953-1984. Chavez et al., 1989
75. Serie de tiempo de profundidad anual de la isoterma de 14 °C. Chavez et al. 1989
76. Serie de tiempo de concentración de nitrato a 60 m. (μM). Chavez et al., 1989
77. Serie de tiempo de producción nueva (gC/m^2/d), 1953-1984. Chavez et al., 1989
78. Serie de tiempo del índice de afloramiento (m^3/seg/m de costa). Chavez et al., 1989
79. Serie de tiempo de concentraciones de nitrato en aguas superficiales peruanas (zonas costera y oceánica), 4°-14°S. Mendo et al., 1989
80. Flujos de nitrato por unidad de área frente a Perú, arriba) zona costera, abajo) zona oceánica. Mendo et al., 1989

81. Estimados de producción primaria: relación entre valores observados (C14) y pronosticados. Mendo et al., 1989

82. Regeneración de nutrientes. Concentraciones de amonio, nitrógeno total y % de nitrógeno regenerado sobre la plataforma en dos áreas de la costa peruana Huarmey (10°S) y San Juan (15°S). Whitledge, 1981

83. Pluma de afloramiento, a) concentración de nitrato (μM), b) clorofila (μg/L) en el área de 15°S, abril- mayo 1969. Walsh et al. (1971), Whitledge (1981)

84. Formas de nitrógeno y vías de transformación en el océano, a diferentes profundidades de la columna de agua, NITROP-85. Friederich et al., 1985

85. Perfiles de N2O (ng at. N/L), amonio, nitrito y nitrato (μM) en un área de afloramiento costero de Perú, marzo 1976. Hahn, 1981

86. Ubicación de estaciones de Líneas A, B, C, y D-A de CUEA-JOINT-II. Desnitrificación en San Juan, 1976. Dugdale et al., 1976

87. Perfiles de temperatura (°C) y nutrientes (μM) en el proceso de desnitrificación Est. 5, CUEA-JOINT II. Dugdale et al., 1977

88. Distribución de oxígeno disuelto, nitrito, nitrato, déficit de nitrato, amonio en el afloramiento de San Juan, CUEA, 1977. Codispoti, 1983

89. Nitrato versus latitud dentro de 200 km frente a la costa peruana. Codispoti y Packard (1980), Codispoti (1983)

90. Perfiles de nitrato, nitrito, amonio (μM), Est. 16 de máximo nitrito fuera de la costa. NITROP- 85. C odispoti et al., 1986

91. Consumo y regeneración de nutrientes: diagrama de circulación de fósforo, nitrógeno y sílice en un ecosistema de afloramiento. Dugdale, 1972

92. Ciclo oceánico de nitrógeno, estimados en megatones por año. Fogg, 1978

93. Perfiles de concentración promedio de sílice particulado (SiP) en Perú, condiciones de vientos intensos (>5m/s) y vientos débiles (<5m/s). Nelson et al., 1981

94. Perfiles de tasas de asimilación promedio por el fitoplancton en el sistema de afloramiento, y en condiciones de vientos intensos y débiles. San Juan marzo-abril 1977. Nelson et al., 1981

95. Perfiles de tasas específicas promedio de ácido silicílico (Vh4 SiO4) y carbón (C) en profundidades correspondientes a diferentes porcentajes de luz superficial (Barber et al., 1981) con vientos intensos y débiles. San Juan marzo-abril 1977. Nelson et al., 1981

96. Circulación bioquímica: patrón de circulación de sílice disuelto en los océanos del mundo. Zika, 1985

97. Dinoflagelados a)Desmophyceae y b) Dinophyceae Lalli y Parsons, 1993

98. Especies del fitoplancton. Lalli y Parsons (1993), Cupp (1943)

99. Algunos componentes del fitoplancton de aguas peruanas. Acosta (1966), Zárate (1997)

100. Consumo de nutrientes como una función de la concentración de nutrientes de acuerdo a la hipérbola Michaelis- Menten, aplicada a limitación de nutrientes. Dugdale, 1967

101. Tasa de crecimiento específico en función de intensidad de luz: *C. huxleyi, S. costatum, D. brightwelli, D. tertiolecta* a 20-21°C. Eppley et al., 1969

102. Tasas de crecimiento específico vs. concentración de nitrato y amonio en función a dos intensidades de luz 1/20 de radiación solar en superficie para A, C y 1/5 para B, D. Eppley et al., 1969

103. Tasa de crecimiento (d/d) *de Asterionella japonica* en función a la concentración de nitrato (s); el modelo se ajusta por un ploteo de s vs. μ y otro ploteo para s/μ versus μ (relación de línea recta). (Ks es estimada en 1,5, ploteando la concentración de nitrato/tasa de crecimiento como función de concentración de nitrato). Levinton, 1982 adaptada de Eppley y Thomas, 1969

104. Representación teórica de diferencias entre asimilación de nutrientes esperada para un clon de fitoplancton costero con altos niveles de nutrientes y un oceánico adaptado a bajos niveles. Levinton, 1982

105. Tasas de crecimiento (d/d) en función de la intensidad de luz promedio en San Juan (Est. 2-17, BAP/Unanue 6602-04) IMARPE-/IRM. Strickland et al., 1967

106. Ubicación de estaciones (Cr. BAP/Unanue 6602-04), Perfiles de clorofila-a (μL) y tasa fotosintética (mgC/m^3/d), estaciones de 2,14 "aguas azules"; estaciones 16,17 "aguas marrones". Strickland et al., 1967, 1969

107. Especies comunes de mareas rojas en la costa peruana a) *G.s þ endens*, b) *M. rubrum*

108. Perfiles de a) densidad (αt), oxígeno (% saturación), b) silicato (μM) y c) ubicación de *M. rubrum,* (Est. 598-600, Cr. A. Bruun). Ryther, 1967

109. Distribución geográfica de *Thalassiosira antárctica*

110. Interrelación con T-S. Smayda (1958)

111. Distribución de *Planktoniella sol* en relación con T-S. Smayda (1958)

112. Distribución de *Planktoniella sol* en intrusiones de agua oceánica en la Corriente de Benguela. Hart (1953)

113. Distribución de fitoplancton dominante en el recorrido de la Expedición del RPS "William Scoresby", *P. sol,* oceánica, 18 mayo-1 agosto (1931). Gunther (1936)

114. Indicadores biológicos de masas de agua, ACF: *Protoþ ridinium obtusum* cruceros: febrero-marzo 1982, noviembre-diciembre 1982, enero-febrero 1983, marzo-mayo 1983. Ochoa et al., 1985

115. Indicadores biológicos de masa de agua, AES: *Ceratium breþ* , cruceros: febrero–marzo 1982, noviembre-diciembre 1982, enero-febrero 1983, marzo-mayo 1983. Ochoa et al. (1985)

116. Indicadores biológicos de masas de agua del zooplancton: Quetognatos, *Sagitta* sp. Sandoval de Castillo (1984), Sumich (1976)

117. Indicadores biológicos de masas de agua del zooplancton: Sifonóforos: a) distribución de *Muggicea atlantica* en primavera, b) interrelación con su hábitat T-S. Veliz, 1980

118. Indicadores biológicos de masas de agua del zooplancton: Sifonóforos a) distribución de *Bassia bassensis* en verano, b) características de su hábitat T-S. Veliz (1980)

119. Indicadores biológicos de masas de agua del zooplancton: Sifonóforos, distribución de *Diphyopsis mitra* en: a) otoño, b) invierno, c) características del rango de T-S de *D. mitra* y *Lensia h tsp r*. Veliz (1980)

120. Indicadores biológicos de masas de agua del zooplancton: Sifonóforos, a) distribución de *Ch lop s ap ndiculata*, b) interrelación de T-S con la especie. Veliz (1980)

121. Indicadores biológicos del ictioplancton: áreas de desove anchoveta y sardina. Santander y Sandoval de Castillo, 1981

122. Distribución de clorofila-a en la superficie del mar (µg/L), a) verano, b) invierno. Calienes, 2006

123. Distribución de clorofila-a a 100 m (µg/L) de profundidad. Guillén e Izaguirre (1973)

124. Masas de agua y clorofila: ubicación de estaciones seleccionadas Cr. A. Bruun-15, 16, 17 y CSS Baffin 77-030. Calienes, 1981 a

125. Masas de agua y clorofila. Características de temperatura (°C), salinidad (ups), oxígeno disuelto (mL/L), nutrientes (µM), clorofila (µg/L) y fotosíntesis (mgC/m3/d). a) Aguas Ecuatoriales Superficiales, Pto. Pizarro (Est. 623), b) Aguas Subtropicales Superficiales, sur de Ilo (Est. 668). Calienes y Guillén, 1981ª

126. Características de las masas de agua y clorofila en Aguas Costeras Fías, a) afloramiento de Pta. Aguja, Paita (Est. 598), b) afloramiento de Chimbote (Est. 71). Calienes y Guillén (1981 a)

127. Características de las masas de agua y clorofila en Aguas Costeras Frías, a) afloramiento de San Juan (Est. 573), b) San Juan (Est. 587). Calienes y Guillén (1981 a).

128. Características de las masas de agua y clorofila en Aguas de Mezcla, a) Callao (Est. 657), b) Chimbote (Est. 75). Calienes y Guillén, 1981 a

129. Masas de agua, clorofila, producción primaria en relación con T-S: AES, ASS, ACF y AM (Aguas de Mezcla) en la zona eufótica. Calienes y Guillén, 1981

130. Interrelación entre coeficientes de extinción (k) y clorofila en la zona eufótica de diferentes masas de agua. Calienes y Guillén, 1981

131. Distribución vertical de clorofila, feopigmentos (mg/m^3), nutrientes (µM) y densidad (sigma-t) en la Est. 59, Cr.To 65-1, Baja California. Lorenzen, 1967

132. Ciclo simplificado de nitrógeno incluyendo el rol del grazing y feopigmentos. Lorenzen (1967)

133. Tasa de ingestión de fitoplancton por el copépodo *Calanus pacificus* en función de la concentración de *Thalassiosira fluvialitis*. Frost (1972), Levinton, 1982

134. Clorofila y feopigmentos: Ubicación de estaciones de cruceros estacionales 1972-1973, (Cr. 7209, 7210-11, 7212, 7302-03, 7305), 134 a-e. Proyecto OEA/IMARPE. Guillén et al., 1977

135. Distribución vertical, estacional de clorofila-a y feopigmentos (µg/L) en relación a la distancia de la costa, 1972-73. a) Lejos de la costa (Est. 14, 69 y 533), b) estaciones costeras (Est. 233, 73, 521, 525, 527 532), 135 a-f. Guillén et al., 1977

136. Distribución de clorofila-a y feopigmentos (µg/L), 0-100 m en Chimbote, otoño 1973. Proyecto OEA/IMARPE. Guillén et al., 1977

137. Porcentajes de penetración de la luz solar a diferentes profundidades y tipos de agua. Rymont, 1963

138. Variación estacional promedio de profundidad de la zona eufótica (m) en aguas frente a la costa peruana. Guillén y Calienes, 1981 a

139. Relación teórica entre profundidad crítica y profundidad de mezcla. Levinton, 1982

140. Variación estacional promedio de profundidad de la capa de mezcla (m) en aguas peruanas. Guillén y Calienes (1981 a)

141. Interrelación entre zona eufótica y capa de mezcla (m) frente a la costa peruana. Guillén y Calienes (1981 a)

142. Curva Fotosíntesis/Intensidad de luz. Parsons y Takahashi, 1973

143. Actividades en la curva Fotosíntesis/Luz, medida en incubador e in situ. Gargas, 1975

144. Estimación de la fotosíntesis total integrada debajo de un metro cuadrado de superficie del mar. Bresta, 1975

145. Producción primaria estacional promedio en la superficie del mar. Calienes , 2006

146. a) Relación entre máxima tasa específica de producción PmB (mgC/mgClor./h-1) al 50% de luz, y total de la tasa de producción diaria (gC/m^2/d) en la zona eufótica. b) Relación entre producción y zona eufótica en Chimbote, Proyecto ICANE. Harrison y Platt, 1981

147. Distribución del Índice de Productividad promedio (mgC/mgClor-a/d) en la zona eufótica frente a la costa peruana. Guillén, 1973

148. Índice de productividad promedio en la superficie del mar (60 mn) en relación a la temperatura y salinidad, T-S. Guillén y Calienes , 1981 a

149. Variación vertical de producción primaria (mgC/m^3/d), clorofila µg/L), índice de productividad (mgC/mgClor-a/d) y tasas N: Si (por átomos): a) Área 1, ASS, b) Área 2, Afloramiento, San Juan. Guillén, 1973

150. Distribución vertical de producción primaria (mgC/m^3/d), clorofila (µg/L), índice de productividad (mgC/mgClor-a/d) y tasas de N/Si (por átomos): a) Área 3, Mezcla Afloramiento y ASS, b) Área 4, Zona de intensa pesquería. Guillén, 1973

151. Interrelación: Índice de productividad/Tasa N: Si. Guillén, 1973

152. Relación del índice de productividad (mgC/mgClor-a/h-1) con la radiación solar y masas de agua: a) ASS, b) Afloramiento. Guillén, 1973

153. Serie diurna del índice de productividad PB(mgC/mgClor-a/h-1) con luz de saturación (06:00 – 24:00 horas) en Chimbote, Proy. ICANE. Harrison y Platt, 1981

154. Variaciones de tasa de crecimiento específico de microalgas (μ) con la temperatura. Eppley, 1972

155. Curvas de tasas de crecimiento vs temperatura de cinco especies de algas con diferentes óptimos de temperatura. Eppley, 1972

156. Variación en la tasa de crecimiento de poblaciones naturales de fitoplancton con la profundidad en la Corriente del Perú y en el giro central del Pacífico norte. Eppley, 1972

157. Tasa fotosintética (mgC/mgClor-a/d) vs. tasa de crecimiento del fitoplancton (d/d) para varios valores de carbono/clorofila (30-120 g/g). Eppley, 1972

158. Distribución de a) Carbón Orgánico Particulado COP (mg/m^3); b) Nitrógeno Orgánico Particulado NOP (mgN/m^3); c) Tasa C/N en materia particulada de la capa superficial, Chimbote Proy. ICANE, Cr.77-030, octubre-diciembre 1977. Pocklington, 1981

159. Interrelación entre Carbón Orgánico Particulado COP (g/m^3) y clorofila (mg/m^3) en Chimbote, (Est. 71- 222) Proy. ICANE. Harrison y Platt, 1981

160. Perfiles de clorofila (μg/L), producción primaria ($mgC/m^3/d$) y carbón orgánico particulado (μgC/L) en Pimentel (7°S), Est. 72,73 Cr. SNP-1 7405-06. Proy. OEA/IMARPE. Calienes y Aquino, 1986

161. Estudio de sedimentos, a) ubicación de estaciones Cr. R/V Knorr 73-2, b) distribución de carbón orgánico. Henrrichs y Farrington, 1984

162. Distribución de carbón orgánico (mgC/g peso seco), Est. 5- A RV Knorr en relación con el periodo de tiempo y eventos El Niño (1840-1980). Henrichs y Farrington (1984).

163. A) Relación entre producción primaria ($mgC/m^3/h$), índice de productividad (mgC/mgCor-a/d) y ecotrazos de anchoveta. b) Volumen total del plancton (μ^3 x10-6) y especies dominantes. Est. 71, Cr. BAP Unanue 6805, 20-31 mayo 1968. Guillén, Calienes e Izaguirre, 1969

164. Esquema sobre acoplamiento del grazing a la cadena alimentaria pelágica: a) fitoplancton - peces piscívoros y b) subsistema microbiano: bacterias y protozoos. COD como producto metabólico es usado por bacterias heterotróficas. Lalli y parsons, 1993

165. Características entre concentraciones de clorofila (μg/L) y bacterias (cel.mL) en la zona eufótica. Datos: Giro del Pacífico norte (o), bahía de Southern California (•). Lalli y Parsons, 1993

166. Características canónicas de El Niño. Anomalías de temperatura superficial del mar (intervalo de 0,2 °C). a) promedio marzo-mayo durante El Niño, b) promedio para los siguientes meses, agosto-octubre, c) promedio diciembre –febrero. Cane, 1983

167. El Niño 1965. Distribución superficial salinidad, fosfatos, clorofila-a, producción primaria, BAP Unanue 6504. Guillén y Calienes, 1981b

168. El Niño 1965. Perfiles de temperatura, salinidad y producción primaria (0-50m), a) áreas de alta productividad: Salaverry (Est. 21), b) sur de Pisco (Est. 44), c) AES, Paita (Est. 8), d) ASS, Atico (Est. 51) BAP Unanue 6504. Guillén y Calienes, (1981 b)

169. El Niño 1972-73 - Primera Fase. Distribución superficial de salinidad, fosfato, silicatos, nitratos, clorofila, BAP Unanue 7202. Guillén y Calienes, 1981 b

170. El Niño 1972-73 - Primera Fase. Distribución vertical de clorofila (μg/L), a) lejos de la costa, b) estaciones costeras, c) producción primaria (mgC/m3/d) en estaciones costeras, Pimentel (Est. 80), Chimbote (Est. 110), d) lejos de la costa (Est. 13, 20, 29). Guillén y Calienes, 1981 b

171. El Niño 1972-73 - Segunda Fase. Distribución superficial de salinidad, fosfatos, silicatos, clorofila. BAP/Unanue 7211-12. Guillén y Calienes, 1981 b

172. El Niño 1976. Características superficiales del mar a) salinidad (ups) b) temperatura (°C) con anomalías en verano (AES). Operación EBCCEN-1, 7-10 febrero 1976. Zuta, 1976

173. El Niño 1976. Distribución superficial de salinidad, fosfatos, silicatos, nitratos durante la anomalía de invierno (ASS), Cr. BIC SNP-1 7607. Guillén y Calienes, 1981 b

174. El Niño 1982-83. Secuencia de distribución de temperatura (°C) 0-100 m frente a Callao, a) febrero 1981, b) diciembre 1982, c) febrero 4-5 1983, d) febrero 18-19 1983. Guillén et al., 1985

175. El Niño 1982-83. Secuencia de variación vertical de oxígeno (mL/L) 0-100 m frente a Callao, a) febrero 1981, b) diciembre 1982, c) febrero 4-5 1983, d) febrero 18-19 1983. Guillén et al., 1985

176. El Niño 1982-83. Distribución vertical de fosfatos (μM), 0-300 frente a Callao. a) diciembre 1982, b) febrero 1983, c) febrero 1981 condiciones promedio, 1967 año frío. Guillén et al., 1985

177. El Niño 1982-83. Características de temperatura (°C) y salinidad (ups) en la superficie del mar en un año normal a) verano Cr. 8102, b) verano de El Niño 1983, Cr. 8301. Zuta et al., 1984

178. El Niño 1982-83. Distribución de clorofila (μg/L) en la superficie del mar, a) noviembre-diciembre 1982, b) enero-febrero 1983, c) marzo- abril 1983. Guillén et al., 1985

179. El Niño 1982-83. Distribución vertical de clorofila (μg/L), a) 4-5 febrero 1983, b) 18-19 febrero 1983, tendencia a condiciones normales. Guillén et al., 1985

180. El Niño 1982-83. Ubicación de transectos en el Pacífico ecuatorial y norte de Perú, Paita (5°04´S - 81°15´ W). Barber y Chavez, 1985

181. El Niño 1982-83. Secuencia en el inicio (noviembre 1982), desarrollo (marzo 1983) y pico (mayo 1983) en el transecto 05°S-85°W y comparación de condiciones en periodos sin anomalías (noviembre 1983, abril 1984, mayo 1977). a) Perfiles de temperatura (°C), b) clorofila (µg/L). Barber y Chavez, 1983

182. El Niño 1982-83. Relación de temperatura (°C), salinidad (ups) y volumen de plancton en setiembre 1980 (Op. Eureka XLIV) y setiembre 1982 (Op. Eureka XLVIII). Rojas de Mendiola et al., 1983

183. El Niño 1986-87. Comparación de estructura térmica en verano (0-300 m), a) 21 febrero 1981, b) 4-9 febrero 1983, c) 2-3 marzo 1987. Rivera, 1988

184. El Niño 1986-87. Características estacionales de oxígeno disuelto (mL/L) nutrientes: nitrato, fosfatos y silicatos (µM), 0-100 m, a) Verano 8701, b) Otoño Cr. 8704, c) Invierno, Cr. 8708- 09, d) Primavera Cr. 8711-12. Guillén et al., 1988

185. El Niño 1986-87. Distribución estacional de clorofila-a (µg/L) en la superficie del mar, a) verano (8701), b) otoño (8704), c) invierno (8708-09), d) primavera (8711-12). Guillén et al., 1989

186. Distribución horizontal a 100 m de a) oxígeno (mL/L), b) nitratos, c) fosfatos, d) silicatos (µM), Guillén et al., 1988

187. El Niño 1986-87. Sección Pimentel (06°40´S) distribución vertical (0-100 m) de temperatura, oxígeno disuelto y nutrientes: nitratos, fosfatos, silicatos. Comparación de EN 1987, EN 1982-83 y condiciones promedio 1981. Guillén et al., 1989

188. El Niño 1986-87. Sección Salaverry (08° 15´S). Distribución vertical (0-100m) y comparación de EN 1987, EN 1982-83 y condiciones promedio 1981 (08°15´S) de temperatura (°C), oxígeno disuelto (mL/L) y nutrientes: nitratos, fosfatos, silicatos (µM). Guillén et al., 1989

189. El Niño 1991-93. Ubicación de estaciones del Plan MOPAS Paita - Monitoreo Oceanográfico Pesquero en áreas seleccionadas. Zuta, 1985

190. El Niño 1991-93. Distribución superficial de temperatura (°C), salinidad (ups). MOPAS-Paita 9111. IMARPE/DGIO (1991 b)

191. El Niño 1991-93. Estructura térmica y halina secciones MOPAS-Paita 9111 (0-100 m) a fines de 1991, a) Talara, b) Sechura, 0-100m. IMARPE/DGIO (1991 b)

192. El Niño 1991-93. Secuencia de cambios en la termoclina, secciones Talara y Sechura 0-100 m, enero-agosto 1992, MOPAS-Paita. Verano a) 9201 (24-26 enero), b) 9202 (28 febrero-1 marzo), otoño c) 9204 (11-13 abril), d) 9205 (22-24 mayo), e) 9206 (13-15 junio), invierno f) 9207 (18-21 julio), g) 9208 (22-26 agosto). Calienes, 1993

193. El Niño 1991-93. Características en la superficie del mar, MOPAS-Paita 9201, a) salinidad (ups), b) clorofila-a (µg/L), c) densidad de fitoplancton (Nºcel x103 /50mL). IMARPE/DGIO (1992 a)

194. El Niño 1991-93. Distribución vertical de clorofila-a (µg/L), a) sección Talara, b) sección Sechura, 0-100m. MOPAS-Paita 9201. IMARPE/DGIO 1992 a

195. El Niño 1991-93. Características en la superficie del mar, MOPAS-Paita 9202. a) salinidad (ups), b) densidad de fitoplancton (Nºcel x 103/50mL), c) clorofila-a (µg/L). IMARPE/DGIO 1992 b

196. El Niño 1991-93. Distribución vertical de clorofila-a (µg/L), a) sección Talara, b) sección Sechura, 0-100m. MOPAS-Paita 9202. IMARPE/DGIO 1992 b

197. El Niño 1991-93. Características de la estructura termohalina (°C, ups), secciones 0-300 m, Cr. BIC/SNP-1 9201-02, a) Paita (25-26 febrero), b) Punta Falsa (22 febrero). IMARPE/DGIO, 1992 b

198. El Niño 1991-93. Características de la estructura termohalina (°C), (ups), secciones 0-300 m. BIC/SNP-1 9201-02, a) Chimbote (13-14 febrero), b) Callao (5-6 febrero). CALIENES (1992), IMARPE/DGIO, 1992 b

199. El Niño 1991-93. Distribución superficial, a) clorofila-a (µg/L), b) densidad de fitoplancton (N°cel x 103 /50mL), MOPAS-Paita 9204. IMARPE/DGIO, 1992 c

200. El Niño 1991-93. Distribución vertical de clorofila-a (µg/L) secciones 0-100 m MOPAS-Paita 9204, a) Talara, b) Sechura. IMARPE/DGIO, 1992 c

201. El Niño 1991-93. Distribución superficial: a) clorofila-a (µg/L), b) densidad de fitoplancton (Nºcel x 103/50mL), MOPAS-Paita 9205. IMARPE/DGIO, 1992 d

202. El Niño 1991-93. Distribución vertical de clorofila-a (µg/L), 0-100 m. secciones Talara y Sechura. MOPAS-Paita 9205. IMARPE/DGIO, 1992 d

203. El Niño 1991-93. Distribución en la superficie del mar: a) clorofila-a (µg/L), b) densidad de fitoplancton (N°cel x 103 /50mL), MOPAS-Paita 9206. IMARPE/DGIO, 1992 e

204. El Niño 1991-93. Distribución vertical de clorofila-a (µg/L) 0-100 m. sección Talara y Sechura. MOPAS-Paita 9206. IMARPE/DGIO 1992 e

205. El Niño 1991-93. Distribución en la superficie del mar, a) clorofila-a , b) densidad de fitoplancton , MOPAS-Paita 9208. IMARPE/DGIO, 1992

206. El Niño 1991-93. Distribución vertical de clorofila-a (µg/L), secciones Talara y Sechura 0-100 m. MOPAS-Paita 9208. IMARPE/DGIO, 1992

207. El Niño 1997-98. a) Composición de la media mensual de temperatura superficial TSM, (°C) para el periodo octubre 1996- julio 1998 de estaciones costeras del Perú, b) anomalías de TSM para el mismo periodo. Sánchez, Calienes, Zuta, 2000

208. EL Niño 1997-98. Distribución estacional de oxígeno disuelto (mL/L) en la superficie del mar frente a la costa peruana, abril 1997- marzo 1998. Sánchez et al., 2000

209. El Niño 1997-98. Distribución estacional de nitrato (µM) en la superficie del mar frente a la costa peruana, abril 1977-marzo 1998. Sánchez et al., 2000

210. El Niño 1997-98. Variación estacional de oxígeno disuelto (mL/L): a) Paita (05°S), b) Callao (12°S), cruceros 9704, 9706-07, 9709-10, 9711-12, 9802-03, (abril 1997-marzo 1998). Sánchez et al., 2000

211. El Niño 1997-98. a) Salinidad superficial del mar (ups) en abril 1997 (AES), Cr. BIC Humboldt 9704, 2nd Parte, norte, b) Indicadores de masas de agua del zooplancton. AES, ASS. Ayón et al., 1999

212. El Niño 1997-98. Perfiles de nitrato (μM) en siete áreas frente a la costa peruana (27 noviembre-18 diciembre 1997, Cr. 9711-12. Sánchez et al., 2000

213. Variación anual de temperatura superficial (°C) en la estación fija de Chicama, 1956-1977. Guillén y Calienes, 1981

214. Serie de tiempo de clorofila-a para el periodo frío 1995-1996

215. Serie de tiempo de clorofila-a para el periodo frío 1999-2000