

I N S T I T U T O D E L M A R D E L P E R U
BOLETIN

VOLUMEN 2

NUMERO 1

**POBLACIONES DE FITOPLANCTON,
NUTRIENTES Y FOTOSINTESIS EN
AGUAS COSTERAS PERUANAS**

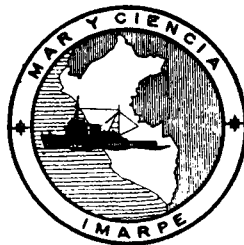
(Versión en castellano pág. 4)

**PHYTOPLANKTON POPULATIONS,
NUTRIENTS AND PHOTOSYNTHESIS IN
PERUVIAN COASTAL WATERS**

(English version page 37)

Por — By

J.D.H. STRICKLAND, R.W. EPPLEY y BLANCA ROJAS DE MENDIOLA



CALLAO, PERU

1969

POBLACIONES DE FITOPLANCTON, NUTRIENTES Y FOTOSINTESIS EN AGUAS COSTERAS PERUANAS

por

J. D. H. STRICKLAND*, R. W. EPPLEY* y B. ROJAS DE MENDIOLA**
(Tablas 1-9 — Figuras 1-9)

C O N T E N I D O

1. Resumen	4
2. Introducción	4
3. Metodología	5
4. Resultados	6
5. Discusión	8
6. Agradecimiento	12
7. Referencias	13
Tablas	15

PHYTOPLANKTON POPULATIONS, NUTRIENTS AND PHOTOSYNTHESIS IN PERUVIAN COASTAL WATERS

by

J. D. H. STRICKLAND, R. W. EPPLEY and BLANCA ROJAS DE MENDIOLA
(Tables 1-9 — Figures 1-9)

C O N T E N T S

1. Abstract	37
2. Introduction	37
3. Methodology	38
4. Results	39
5. Discussion	41
6. Acknowledgements	45

* Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, California.

** Instituto del Mar del Perú.

POBLACIONES DE FITOPLANCTON, NUTRIENTES Y FOTOSINTESIS EN AGUAS COSTERAS PERUANAS

J. D. H. Strickland, R. W. Eppley y Blanca Rojas de Mendiola.

1. RESUMEN

Se presentan los resultados de producción primaria, nutrientes y fitoplancton en áreas seleccionadas en la corriente del Perú. Se encontraron 2 condiciones diferentes, una, de aguas que contenían abundancia de nutrientes con activo crecimiento de fitoplancton y relativamente bajo "standing stock" (aguas azules) y otra con grandes existencias de fitoplancton (aguas marrones). La población planctónica en las aguas azules era menos diversa y el tamaño celular promedio demasiado pequeño como para ser utilizado como alimento por la anchoveta. Se discuten las razones que motivan la existencia de aguas altamente fértiles con bajo "standing stock".

La producción primaria en áreas cerca de la costa supera los 200 g.C/m²/año.

2. INTRODUCCION

Las aguas costeras del Perú y norte de Chile son conocidas por su fertilidad lo que le permite sostener grandes poblaciones de peces, pero solo recientemente se ha estudiado la ecología del fitoplancton aplicando diversos métodos en forma simultánea tales como, medida de la fotosíntesis, composición espeiológica y determinación de nutrientes.

Durante un crucero realizado en Marzo y Abril de 1966 se observaron 2 condiciones diferentes. Una caracterizada por altas concentraciones de nutrientes en aguas superficiales y sub-superficiales (a menudo la concentración de nitratos excedió los 10 $\mu\text{g at./l}$) y con reducida cantidad de fitoplancton (concentración de clorófila *a* inferior a 2 $\mu\text{g/l}$). Este tipo de agua se denominará "agua azul" aun cuando no se refiere realmente al color azul del agua del mar abierto. La otra de bajo contenido de nutrientes en superficie, de color marrón y elevada producción de fitoplancton (concentración de clorófila *a* superior a 5 $\mu\text{g/l}$, a menudo más de 10 $\mu\text{g/l}$). Sin duda existieron condiciones intermedias, pero no fueron encontradas.

Nosotros atribuimos estos resultados a intensos y periódicos afloramientos de agua seguidos por una subsecuente proliferación del plancton en estas aguas ricas en nutrientes, manteniéndose las poblaciones fitoplanctónicas por afloramientos posteriores. Se tratará de comprobar esta hipótesis en un próximo crucero a realizarse en 1969.

A continuación ofrecemos una breve información sobre lo hallado en aguas de bajo y alto contenido de plancton, con el fin de ilustrar, la com-

posición del fitoplancton, la tasa de producción primaria y la condición de nutrientes, considerando algunas estaciones seleccionadas.

Mar afuera se encontró agua azul donde la concentración de nutrientes en superficie, aunque no tan alta como aquella encontrada a pocas millas de la costa, era aun suficiente para sostener grandes existencias de fitoplancton dentro de la zona eufótica. Sin embargo, las concentraciones de clorófila *a* raramente excedían de 1 $\mu\text{g}/\text{l}$, una condición que recuerda las características del mar abierto de la región noreste del Océano Pacífico (cf. McAllister *et al.* 1960). Una pequeña mancha de "agua marrón" se encontró en el medio de esta agua azul, cuya composición planetónica contrastaba con aquella de las aguas circundantes, presentándose una situación tan extraña, que pensamos que el estudio de este hecho debe ser de interés.

El presente trabajo fué realizado en un crucero exploratorio a bordo del B.A.P. Unanue. Los resultados han sido publicados como informe de datos preliminares (U. de California, 1967) los que requieren una posterior edición. Con el objeto de obtener los datos para esta publicación se han revisado y repetido algunos recuentos de fitoplancton.

3. METODOLOGIA

Los métodos de análisis químicos empleados fueron sustancialmente los mismos descritos por Strickland y Parson (1968) incluyendo los métodos para el autoanalizador R, de los cuales se ha dado una breve información (Armstrong *et al.*, 1967).

La determinación de pigmentos se realizó por medio del método de la extracción acetónica y lecturas en el fluorómetro (Holm-Hansen *et al.*, 1965) o por fluorescencia *in vivo* (Lorensen, 1966). La necesidad de una frecuente estandarización de este último método (Strickland, 1968) no fue totalmente considerada en esta oportunidad por lo tanto los resultados de la fluorescencia *in vivo* sólo se han usado para indicar la profundidad y la estructura general de las capas de agua que contenían clorófila.

Las muestras para el análisis de fitoplancton, pigmentos y medición de fotosíntesis fueron obtenidas del mismo lote de botellas Van-Dorn. Las muestras empleadas para la determinación de nutrientes, temperatura y salinidad y la de los valores obtenidos en el autoanalizador R fueron tomadas separadamente y, debido al rápido desplazamiento del barco en estas aguas, no todas pueden ser exactamente inter-comparables.

La producción primaria fue medida en BOD de 300 ml. o en botellas Pyrex de 250 ml., usando la técnica del carbón radioactivo y un contador geiger estandarizado junto a un electrómetro Dynacon (ref. Strickland and Parson, 1968). Las muestras fueron incubadas con luz natural en una incubadora de cubierta durante medio día, las botellas fueron colocadas en

un tubo plástico y protegidas con cubiertas de densidad neutra. La radiación superficial fué medida con un piroheliómetro Eppley de 10 uniones. Las profundidades con fracciones conocidas de iluminación superficial fueron estimadas asumiendo que la profundidad del 1% de iluminación superficial era tres veces la profundidad Secchi.

Las muestras de plancton para recuento fueron preservadas en formalina neutralizada (4 ml. de una solución al 30% por 100 ml. de muestra). El recuento se hizo empleando un microscopio invertido Zeiss utilizando cilindros de sedimentación de 10 ó 20 ml. Los organismos de mayor tamaño en las muestras sedimentadas fueron identificados y contados con aumento 63 X, mientras que los más pequeños se identificaron y contaron en 100 campos escogidos al azar de la misma muestra, con aumento de 400 X.

Cuando en la muestra se observó menos de tres especímenes, las especies no fueron consideradas en los cálculos. Para lograr los cálculos de volumen se midieron 20 ejemplares de cada especie. A menos que el volumen celular de una especie variara en un factor mayor de dos, entre una muestra y otra se usó el mismo volumen para todos los cálculos. Si el volumen de una especie que constituía una fracción considerable del volumen total de plancton era muy variable, se consideró el promedio de varias medidas hechas en todas las profundidades de una estación.

En aguas pobres en plancton la técnica descrita condujo a una baja estimación del volumen formado por unas pocas células de especies de mayor tamaño, con la correspondiente falta de exactitud en la estimación del volumen celular total. Se ensayó recuentos en muestras frescas sedimentadas, pero los resultados del volumen celular en las estaciones 2 y 15 fueron inciertos y probablemente algo bajos.

4. RESULTADOS

Se calculó el total de carbón del fitoplancton en la zona eufótica del volumen celular total y de la relación carbón-volumen dada por Mullin *et al.* (1966). La probable desviación alrededor de esta relación, además de la incertidumbre del recuento hacen que el valor de F sea sólo aproximado (la relación entre el carbón celular y clorofila *a*). Los valores para F se dan en las tablas 1 — 5.

Por medio de la evaluación de α en la ecuación siguiente se obtuvo una idea de la diversidad de especies

$$S = \alpha \ln \left(\frac{N}{\alpha} + 1 \right)$$

Donde S representa el número de especies y N el número de células en

10 ml. de muestra sedimentada (ver Fisher 1943). En todos los casos se han utilizado taxones y no especies para S y la expresión es aplicable para el correcto reconocimiento y enumeración de estos taxones y especies. El área del cilindro de sedimentación que es examinado y cualquier destrucción de las especies por el fijador empleado también afectan los valores de α los cuales por lo tanto, son muy aproximados. Sin embargo, para determinaciones realizadas por el mismo operador, grandes diferencias en los valores de α , entre estaciones, indicarían un cambio significativo en la estructura de las comunidades. Los valores para α se dan en la table 6.

En el presente trabajo se ha empleado el concepto de dominancia de Hulbert (1963), pero a diferencia de éste, "dominancia" se expresa como **porcentaje en volumen del volumen total celular** (no como en Hulbert, porcentaje en número del número total celular) de las dos especies que contribuyen al mayor volumen del plancton a cualquier profundidad. También se ha mostrado el volumen celular individual de los organismos dominantes. Esto le da al lector una idea de la distribución del tamaño del material plactónico más abundante como un alimento potencial para zooplancters o para la anchoveta.

Generalmente los mismos organismos fueron dominantes en todas las profundidades, pero hubieron excepciones por las que mas de dos especies pueden ser mencionadas para toda la zona eufótica (ref. Tablas 1 — 5). En todos los casos la primera especie anotada fue el contribuyente más importante de la biomasa. Se proporcionan los datos en forma gráfica y tabular para las estaciones 2, 14, 15, 16 y 17 cuya ubicación se muestra en la Figura 1. La Figura 2 da la ubicación de la estación 2 (profundidad de 2,000 m.) y de algunas otras estaciones de productividad en mayor detalle (estaciones 1, 5, 6 y 12). Las líneas entrecortadas muestran la ruta seguida por el barco cuando se hacían continuos registros de las propiedades superficiales. El área en estudio fue un área de intenso afloramiento con concentraciones de nitratos en superficie que a menudo excedían de 20 $\mu\text{g-at N/l}$.

Las características de las aguas superficiales de la zona costera han sido ya descritas (Armstrong *et al*, 1967). Al final del recorrido la concentración de nutrientes en superficie disminuyó y las concentraciones de clorófila *a* excedieron de 5 $\mu\text{g/l}$. En total se estudiaron 13 estaciones en el área de afloramiento.

En la estación 15 (profundidad 2,400 m.) "mar afuera", el afloramiento no fue tan intenso aunque sus aguas eran aún fértiles. La Figura 3, muestra con más detalle la ubicación de las estaciones 16 y 17, las que se realizaron el mismo día y a diferencia de las otras, en aguas poco profundas. (Estaciones similares a la N° 2 se realizaron en Punta Atico, en aguas de poca profundidad como la estación 17, lo que muestra que la profundidad no fue un factor decisivo en las diferencias encontradas entre las estaciones 2 y 17, como se verá más adelante). La estación 32 se realizó después de más de dos semanas. Como el fosfato no fue un factor limitante no ha sido

considerado en este trabajo. Estuvo presente en las aguas superficiales en concentraciones mayores que $1.3 \mu\text{g at/l}$ en las estaciones 2, 16 y 17 y superiores a $0.5 \mu\text{g at/l}$ en la estación 15. Aún en la estación 14 hubo $0.26 \mu\text{g at/l}$. Las concentraciones de oxígeno en la zona eufótica, aún en las áreas de alta producción, presentaron valores inferiores a la saturación debido a la surgencia de aguas pobres en oxígeno. Las vitaminas no fueron valoradas en las estaciones 14, 16 y 17 donde había gran cantidad de fitoplancton. Sin embargo el agua marrón de la estación 32 tenía $0.4 \mu\text{g/l}$ de vitamina B₁₂ en superficie, mientras que en general en la zona eufótica de la estación 2, los valores fueron de $2 \text{ m}\mu\text{g/l}$. Las concentraciones de tiamina y biotina en las aguas superficiales de las estaciones 2 y 32 fueron casi las mismas, alrededor de 30 y $10 \mu\text{g/l}$ respectivamente.

El cálculo del valor de δ_t mostró que había una considerable estabilidad en las aguas superficiales de todas las estaciones. Difícilmente podría determinarse el grado de mezcla de las aguas en las noches nubladas y con vientos de fuerza 1 y 2 (escala Beaufort) que fueron las comunmente encontradas.

5. DISCUSION

La estación 2 se podría considerar como la representativa de las estaciones de intenso afloramiento, como lo testifican la concentración de nutrientes y el perfil de las temperaturas que se muestran en la Fig. 4. Un afloramiento aún más intenso se observó muy cerca de la costa en las aguas poco profundas de la Bahía de Pisco (estaciones 16 y 17) pero allí el perfil de los nutrientes cerca de la superficie estuvo grandemente influenciado por los grandes crecimientos de fitoplancton (Fig. 5 y 6).

La estación 15 se consideraría como típica de las condiciones que se encuentran mar afuera. Allí la concentración de nutrientes a 50 metros fué casi tan alta como en las de la zona costera, pero el afloramiento fué menos intenso y las concentraciones de nutrientes en superficie fueron más bajas aunque en cantidad suficiente como para mantener una gran producción de fitoplancton en la zona eufótica (Ver Fig. 7).

Con excepción de la estación 14 donde los nutrientes en superficie estuvieron completamente ausentes indicando aguas agotadas (Fig. 8), los perfiles de productividad fueron los correspondientes a un gran crecimiento (Fig. 9). La tasa de producción en la zona eufótica, obtenida por la integración de estos perfiles, fué muy alta en las "aguas marrones" (estaciones 14, 16 y 17). Las tasas superficiales bajas en la estación 16 pueden haber sido espurias. Las curvas dadas por la bomba y el fluorómetro indican que en los primeros 5 metros de esta estación la clorófila tuvo un valor uniforme, de modo que una sola muestra (3 metros) se usó para la incubación a diferentes intensidades de luz; sin embargo, esta muestra ha podido

estar sujeta a inhibición superficial, en cuyo caso la productividad debajo de un metro cuadrado en la estación 16 habría sido casi la misma que en la estación 17, es decir, más de 4 gr. de carbón producido debajo de un metro cuadrado por día. Esta tasa se encuentra entre las más altas de producción natural registradas en el mundo, aunque no tan alta como la que recientemente ha dado Ryther *et al* (1966) para el mar de Arabia durante el período de afloramiento. Los valores dados aquí están en general de acuerdo con los encontrados frente a Perú y más o menos al mismo tiempo por Ryther y colegas (Texas A y M, 1966).

No obstante el más bajo "standing-stock" de fitoplancton, por unidad de área en las aguas azules, tales como las encontradas en las estaciones 2 y 15, la tasa de producción fue aún mayor que un cuarto de aquellas encontradas en las aguas marrones. Como hay poco cambio en el régimen de luz en estas latitudes durante todo el año y como los afloramientos para la mayor parte del año se puede esperar que sean tan intensos o más que los encontrados en Marzo, (Soc. Nacional, 1965) la productividad anual cerca de las costas de Perú debe ser muy grande. Aun, si para calcular la productividad anual tomásemos los valores más bajos encontrados por nosotros durante este crucero, encontraríamos alrededor de 200 g C/m². Sospechamos que el promedio anual es considerablemente mayor que este, digamos 500 g C/m². Una medición sistemática de los perfiles de producción dentro y fuera de las aguas marrones durante todo un año ayudaría a corroborar esta estimación.

Es interesante comparar (tabla 7) los valores de producción diaria obtenidos por integración gráfica con aquellos calculados de los standards de correlación de Rodhe entre fotosíntesis y luz (Rodhe, 1965). Los valores posteriores fueron calculados de la tasa máxima de fotosíntesis observados y el tipo de atenuación de luz estimada de las profundidades Secchi.

En nuestra primera comparación la intensidad de luz saturante para la fotosíntesis (I_k) se supuso que era un 10% de la intensidad superficial y en la segunda comparación fueron usados valores I_k determinados experimentalmente. De la concordancia observada entre los métodos parecería que la respuesta a la luz, atenuada por el incubador de cubierta, era comparable a aquella esperada de los valores *in situ*. El uso del disco Secchi para calcular la atenuación de la luz también parece ser aceptable en comunidades donde las plantas y sus respuestas fisiológicas a la luz son distribuidas más o menos uniformemente con la profundidad. La intensidad de luz saturante para la fotosíntesis (I_k) fué medida en las estaciones 1, 5 y 12 incubando simultáneamente, muestras tomadas de cuatro diferentes profundidades, a intensidad de luz 6 en la incubadora de cubierta. Los valores de I_k no variaron con la profundidad de donde el plancton fué tomado, excepto en la estación 1. La determinación de la producción diaria por la correlación de Rodhe fue también pésima para esta estación. La tasa de fotosíntesis por unidad de clorófila a una luz saturada varió con la profundidad en todas las estaciones indicando algún grado de estratificación de respuesta fisiológica

del fitoplancton a la luz (Tabla 8). La tasa de fotosíntesis y el valor para I_k fueron los más bajos en la estación 12, pero no estamos seguros de la razón, ya que los nutrientes no fueron medidos.

La existencia de aguas marrones en áreas de intenso afloramiento no es de sorprender. Pero fué muy notorio observar que en extensas áreas donde la concentración de nutrientes en la superficie era alta, la cantidad de fitoplancton era comparativamente pequeña. Este hecho fué similar a lo encontrado en el Océano Pacífico Norte por McAllister *et al* (1960), Anderson (1964) y en La Jolla, California durante gran parte del año (Strickland y colegas, no publicado). La más extraordinaria yuxtaposición fué encontrada en la estación 15, donde una mancha aislada de agua marrón (estación 14) con márgenes bien definidos estaba rodeada por aguas azules y se la podía ver a simple vista. Una comparación de los perfiles mostrados en las figuras 7 y 8 revelan poca diferencia en las aguas excepto en la comprensible disminución de nitratos y silicatos en las aguas superficiales de la estación 14 y consecuentemente marcadas gradientes subsuperficiales.

Podemos pensar en cinco posibles razones del por qué, la población planctónica no alcanzó proporciones mayores en zonas como la de la estación 2.

1) Inestabilidad general del agua debido a que la profundidad de la capa de mezcla excedió el valor crítico. Esto ha sido sugerido por Coblentz-Mishke (1957) como una explicación a la baja producción en las regiones boreales del Pacífico Norte.

2) Condiciones desfavorables para el crecimiento del plancton debido a la falta de nutrientes o a un inhibidor presente en las aguas de reciente afloramiento.

3) Los organismos se hunden rápidamente más allá de la zona eufótica.

4) Las aguas suben demasiado rápido, como para permitir un florecer del plancton en el lugar del afloramiento. Esto ha sido sugerido por Beklemishev (1958) como una razón de la falta de crecimiento de fitoplancton en las regiones de divergencia del Océano Antártico.

5) La tasa de pastoreo de las células vegetales excede la tasa de su crecimiento.

La primera de las cinco posibilidades ha sido descartada debido a que las aguas cerca de la superficie, en todas las regiones estudiadas, mostraron considerable estabilidad y en la región no se presentan vientos de gran velocidad.

La segunda hipótesis enunciada también debe ser desechada debido a que todos los análisis verificados demostraron que no sólo la presencia de nutrientes comunes al plancton y los factores de crecimiento (vitaminas)

estuvieron en gran exceso, sino que la tasa neta de crecimiento por medición directa se halló que era muy alta. Conociendo la tasa neta de fotosíntesis en la zona eufótica y la cantidad total de clorófila *a* es posible calcular el "doubling time" natural de un crecimiento (en días) a partir de un supuesto valor de *F*. Los valores para *F* son dados en la tabla 9, el valor de *F* encontrado por conteo celular (Ver tablas 1 — 5) y el valor promedio de *F* de 40 obtenido por Lorenzen en aguas peruanas aproximadamente en la misma época (Lorenzen 1968). Con excepción de las estaciones 12 y 14, el "doubling rate" natural de crecimiento no excedió mucho de un día lo que evidencia una producción vigorosa.

Si la tercera de las sugerencias anotadas fuera válida, con esta rápida tasa de división celular, el plancton habría tenido que hundirse con una rapidez que excede lo que razonablemente se espera, especialmente con las células de pequeño tamaño encontradas en las estaciones 2 y 15 (ref. e.g. Smayda and Boleyn, 1966 a and b; Eppley *et al*, 1968).

Es difícil desechar la hipótesis 4 sin seguir el curso de una porción de agua aflorada por varios días. El barco estuvo en las vecindades de la estación 2 por casi 5 días sin encontrar ningún marcado incremento en el contenido de clorófila *a* en las aguas superficiales. Sin embargo con profundidades eufóticas siempre mayores que 20 metros y con "doubling rate" natural de crecimiento de una vez por día, los movimientos verticales habrían tenido que ser muy grandes (excediendo 2.5 metros por día) si sólo el afloramiento detuviera el crecimiento del plancton.

Queda sólo la hipótesis número cinco, la cual explica la persistente baja de existencia de fitoplancton debido a un mayor pastoreo del plancton. Esto también ha sido sugerido como operante en el Océano Pacífico Noreste (McAllister, *et al*, 1960).

En áreas de intenso afloramiento de la costa peruana, la dilución por el movimiento vertical de las aguas subsuperficiales (casi libres de fitoplancton) puede aumentar el efecto del pastoreo como un mecanismo para equilibrar el aumento natural del número de células. Es urgente la necesidad de un método para medir directamente la velocidad local del afloramiento en áreas donde éste es muy intenso.

El contraste entre la flora en aguas azules y marrones fue tan notorio como la diferencia en la tasa de producción. A pesar de las aproximaciones hechas para calcular los valores α (tabla 6) está claro que la población planctónica en aguas azules era mucho menos diversa que las halladas en agua marrón y predominaban especies de mucho más pequeño volumen celular.

En las estaciones 2 y 15 la población planctónica estaba compuesta predominantemente de cocolitofóridos y mánadas; un aspecto similar se encontró en todas las otras estaciones tomadas en aguas azules. El número de es-

tos taxones no disminuyó grandemente en áreas de aguas marrones (c.f. Hulburt, 1962) aunque solo algunas se contaron en la estación 17.

En el plancton de las aguas marrones predominaban las grandes diatomeas y la diversidad de ellas era mucho mayor, especialmente en la estación 14. En esta estación y aún más notoriamente en la estación 17, el volumen del plancton fué dado por una sola especie (*Rhizosolenia delicatula* en la estación 14 y *Schroderella delicatula* en la estación 17). Es interesante anotar que en la estación 16, dentro de la Bahía de Pisco, la *Schroderella delicatula* era todavía una especie importante, pero la masa total del volumen celular estuvo dividida entre esta especie, dos otras diatomeas y un dinoflagelado.

Con excepción de dos *Nitzchias*, una *Ropería* y dos dinoflagejalos, ninguna de las muchas especies encontradas en gran número en la estación 14 se encontraron en la estación 15 situada a unos cien metros más allá de la estación 14. Aunque esta situación no es incompatible con la teoría de que en esta mancha se rompió un modelo de pastoreo, permitiendo que las células planetónicas más grandes aumentasen en número en comparación con las de las aguas de los alrededores, no nos dice nada acerca de como esto pudo haber ocurrido.

Dos semanas más tarde después de haber estado en las estaciones 16 y 17 la misma área fué visitada nuevamente y se encontró una enorme zona de "agua marrón" alrededor de la estación 32 (Fig. 3). *Schroderella delicatula* todavía estaba presente pero ya no era dominante, siendo la mayor parte del volumen celular formado por una especie de *Ropería* y otra de *Gymnodinium*. Si se piensa en una corta cadena alimenticia como un argumento para explicar la abundancia de anchovetas en las aguas peruanas, se asume que ella debe ir tras o alimentarse principalmente en manchas de agua marrón, ya que en otras zonas la existencia de células planetónicas con un diámetro mayor de 5 micras es escasa. Se debería buscar una correlación entre la incidencia de anchoveta y aguas marrones. Si los peces se alimentan activamente en aguas azules se podría anticipar que su principal alimento es el zooplancton.

6. AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer a nuestros colegas y ayudantes del Instituto del Mar del Perú y del Instituto Scripps de Oceanografía por la ayuda en la obtención de los datos que aquí presentamos, y en especial al Ing. Oscar Guillén por su ayuda en los análisis de nutrientes; Dr. A. F. Carlucci por los análisis de vitaminas; Sr. G. V. Segura por su ayuda en el trabajo de Productividad y a las Srtas. Ruth Calienes y Noemí Ochoa por su colaboración con la Taxonomía y recuento.

7. REFERENCIAS

7. REFERENCES

- ANDERSON, G. C., 1964. The seasonal and geographical distribution of primary productivity off the Washington and Oregon Coasts. *Limnol. and Oceanogr.* 9: 284-302.
- ARMSTRONG, F. A. J., C. R. STEARNS and J. D. H. STRICKLAND, 1967. The measurement of upwelling and subsequent biological processes by means of the Technicon Autoanalyser R and associated equipment. *Deep-Sea Res.*, 14: 381-389.
- BEKLEMISHEV, C. V., 1958. The dependence of the phytoplankton distribution on the hidrological conditions in the Indian sector of the Antarctic. *Doklady. Acad. Sci. SSSR*, 119: 694-697.
- COBLENTZ-MISHKE, O. I., 1957. On phytoplankton production in the western north Pacific ocean in Spring, 1955. *Doklady Acad. Sci. SSSR.*, 116: 1029-1031.
- EPPLEY, R. W., R. W. HOLMES and J. D. H. STRICKLAND, 1968. Sinking rates of marine phytoplankton measured with a fluorometer. *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, (In Press).
- FISHER, R. A., 1934. The relationship between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Animal Ecol.*, 12: 42-58.
- HOLM-HANSEN, O., C. J. LORENZEN, R. W. HOLMES, and J. D. H. STRICKLAND 1965. Fluoremetric determination of chlorophyll. *J. Cons. Int. Expl. Mer.*, 30: 3-15.
- HULBURT, E. M., 1962. A note on the horizontal distribution of phytoplankton in the open sea. *Deep-Sea Res.*, 9: 72-74.
- 1963. The diversity of phytoplanktonic populations in oceanic, coastal and estuarine regions. *J. Mar. Res.*, 21: 81-93.
- LORENTZEN, C. J., 1966. A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentrations. *Deep-Sea Res.*, 13: 223-227.
- 1968. Carbon-chlorophyll relationships in an upwelling area. *Limnol. and Oceanogr.* (In Press).
- MCALLISTER, C. D., T. R. PARSONS, and J. D. H. STRICKLAND, 1960. Primary productivity at Station "P" in the North-east Pacific Ocean. *J. Cons. Int. Expl. Mer.*, 25: 240-259.

- MULLIN, M. M., P. R. SLOAN and R. W. EPPLEY, 1966. Relationship between carbon content, cell volume and area in phytoplankton. *Limnol. and Oceanogr.* 11: 307-311.
- RODHE, W. 1965. Standard correlations between pelagic photosynthesis and light. *Men. Inst. Ital. Idrobiol.*, 18: (Suppl) 365-381.
- RYTHER, J. H., J. R. HALL, A. K. PEASE, A. BAKUM and M. M. JONES, 1966. Primary organic production in relation to chemistry and hydrography of the western Indian ocean. *Limnol. and Oceanogr.*, 11: 371-380.
- SMAYDA, T. J. and B. J. BOLEYN, 1966a. Experimental observations on the flotation of marine diatoms. II. *Skeletonema costatum* and *Rhizosolenia setigera*. *Limnol. and Oceanogr.*, 11: 18-34.
- 1966b. Experimental observations on the flotation of marine diatoms. III. *Bacteriastrium hyalinum* and *Chaetoceros lauderi*. *Limnol. and Oceanogr.*, 11: 35-43.
- SOCIEDAD NACIONAL DE PESQUERÍA, 1965. Atlas del Instituto del Mar del Perú. Lima.
- STRICKLAND, J. D. H. 1968. Continuous measurement of *in vivo* chlorophyll; a precautionary note. *Deep-Sea Res.*, (In Press).
- , and T. R. PARSONS 1968. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada* (In Press).
- TEXAS A and M UNIVERSITY, 1966. Report of Cruise 15 of R. V. Anton Brunn. Preliminary Publication. Special report, 5.
- UNIVERSITY OF CALIFORNIA, San Diego, Institute of Marine Resources 1967. Research on the marine food-chain. Progress report January 1966-December 1966. Part. III. Data record and comments. Cruise FCG. 66/1. Unpublished manuscript of work under contract to U. S. Atomic Energy Commission.

TABLA 1

ESTACION 2

15 Marzo 1966	16°27' S, 73°57' W	Profundidad eufótica, 21 m.
Clorófila a, 36 mg/m ²	Producción, 1300 mg C/m ² /día	F (de la cuenta de células) \sim 37

TABLE 1

STATION 2

15 March 1966	16°27' S, 73°57' W	Euphotic depth, 21 m.
Chlorophyll a, 36 mg/m ² .	Production, 1300 mg C/m ² /day	F (from cell counts) \sim 37

Especies dominantes:

Dominant species: *Coccolithus huxleyi* (a), 110 μ^3 ; *Monad* (c), 900 μ^3 .

Especies observadas:

Species seen:

Diatomeas:

Diatoms: *Actinocyclus oetnarius* var. *crasus*; *Actinocyclus* sp.; *Actinocyclus oetnarius*; *Chaetoceros* sp.; *Coccinodiscus excentricus*; *Coccinodiscus radiatus*; *Coccinodiscus centralis*; *Cyclotella* sp.; *Cyclotella striata*; *Fragilariopsis* sp.; *Navicula* sp.; *Nitzschia delicatissima* curva (a) (b) (c); *Nitzschia americana*; *Nitzschia closterium* (a) (b); *Nitzschia pacifica* (a) (b); *Nitzschia seriata*; *Planktoniella sol*; *Pseudoeunotia doliolus*; *Roperia tessellata*; *Thalassionema bacillaris*, *Thalassionema nitzschioides*.

Dinoflagelados:

Dinoflagellates: *Ceratium furca*; *Dinophysis tripos*; *Diplopsalis lenticula*; *Exuviaella* sp.; *Gymnodinium* sp.: (a) b) (c) (d).

Cocolitofóridos:

Coccolithophorids: *Anthosphaera* sp.; *Coccolithus huxleyi* (a) (b) (c) (d); *Ophiaster hydroideus*; *Pontosphaera nana*; *Syracosphaera inermis*.

Otros:

Others: *Chilomonas marina*; *Dictyoeha fibula* (a) (b); *Distephanus speculum*; *Eutreptiella* sp.; *Monads* (a) (b) (c); *Phaeocystis* sp. (a).

TABLA 2

ESTACION 14

20 marzo 1966	14°56' S, 76°21' W	Profundidad eufótica, 12, m.
Clorófila a, 153 mg/m ² .	Producción, 2000 mg C/m ² /día	F (de la cuenta de células) \sim 29.

TABLE 2

STATION 14

20 March 1966	14°56'S, 76°21'W	Euphotic depth, 12 m.
Chlorophyll a, 153 mg/m ² .	Production, 2000 mg C/m ² /day	F (from cell counts) \sim 29.

Especies dominantes:

Dominant species: Rhizosolenia delicatula, 2000 μ^3 ; Rhizosolenia fragilissima, 6000 μ^3 ; Gymnodinium sp., 135,000 μ^3 ; Podosira sp., 10,000 μ^3 ; Chaetoceros debilis 16,000 μ^3 .

Especies observadas:

Diatomeas:

Diatoms: Actinocyclus sp.; Actinocyclus octonarius, Actinocyclus curvatus; Amphora sp.; Asterionella japonica; Asteromphalus heptaetis; Auricula sp.; Biddulphia longieruris; Cerataulina bergonii; Chaetoceros sp.; Chaetoceros curvisetus; Chaetoceros brevis; Chaetoceros diversus; Chaetoceros debilis; Chaetoceros decipiens; Chaetoceros constrictus; Chaetoceros convolutus; Chaetoceros didymus; Chaetoceros lorenzianus; Chaetoceros socialis; Chaetoceros affinis; Chaetoceros laciniosus; Chaetoceros pelagicus; Coscinodiscus centralis; Coscinosira polychorda; Dactyliosolen mediterraneus; Eucampia cornuta; Eucampia zoodiacus; Fragilaria sp.; Navicula sp.; Nitzschia closterium (a) (b) (c); Nitzschia delicatissima (a) (b) (c); Nitzschia prolongatoides; Nitzschia sp.; Nitzschia pacifica (b) (c) (e); Nitzschia pungens; Nitzschia delicatissima curva; Nitzschia longissima; Planktoniella sol; Rhizosolenia sp.; Rhizosolenia delicatula; Rhizosolenia fragilissima; Rhizosolenia setigera; Roperia tessellata; Schröderella delicatula; Skeletonema costatum (a) (b) (c); Thalassiosira sp.; Thalassiosira aestivalis; Thalassiosira subtilis; Thalassionema bacillaris; Thalassionema nitzschioides.

Dinoflagelados:

Dinoflagellates: Dinophysis acuminata; Diplopsalis lenticula; Exuviaella sp.; Gymnodinium sp. (a) (b) (c) (d) (e); Peridinium sp.; Peridinium brochii; Peridinium minutum; Peridinium oceanicum; Peridinium pellucidum; Peridinium peruvianum.

TABLA 2 (Continuación)

TABLE 2 (cont'd)

Cocolitofóridos:

Coccolithophorids: *Calyptosphaera* sp.; *Coccolithus huxleyi* (a) (b) (c) (d);
Ophiaster hydroideus; *Ophiaster* sp.; *Pontosphaera* sp.; *Pontosphaera nana*; *Pontosphaera inermis*; *Syracosphaera* sp.

Otros:

Others: *Chromulina* sp.; *Dietyocha fibula* (a) (b); *Distephanus speculum*;
Chilomonas marina (a); *Eutreptia* (a) (b); *Monads* (a) (b) (c);
Phaeocystis sp.; *Phaeocystis pouchetii*.

TABLA 3
ESTACION 15

20 Marzo 1966 Clorófila a, 25 mg/m ² .	14°56' S, 76°21' W Producción No se hizo	Profundidad eufótica, 33 m. F (de la cuenta de células) \sim 16.
--	---	---

TABLE 3
STATION 15

20 March 1966 Chlorophyll a, 25 mg/m ² .	14°56' S, 76°21' W Production: Not done.	Euphotic depth, 33 m. F (from cell counts) \sim 16.
--	---	--

Especies dominantes:

Dominant species: *Coccolithus huxleyi* (b), 180 μ^3 ; *Monad* (c), 900 μ^3 *Phaeocystis pouchetii**, 14,000 μ^3 ; *Monad* (a), 65 μ^3 .

Especies observadas**Species seen:****Diatomeas:**

Diatoms: *Nitzschia pacifica*; *Nitzschia delicatissima* (b); *Roperia tessellata*.

Dinoflagelados:

Dinoflagellates: *Exuviaella* sp.; *Gymnodinium* sp. (e); *Mesophorus* sp.; *Oxytoxum* sp. *Peridinium* sp.; *Prorocentrum gracile*.

Cocolitofóridos:

Coccolithophorids: *Anthosphaera robusta*; *Calciosolenia* sp. (a) *Coccolithus huxleyi* (a) (b) (d); *Corisphaera dentata*; *Corisphaera gracilis*; *Halopappus* sp.; *Ophiaster hydroideus*; *Ophiaster* sp.; *Pontosphaera nana*; *Pontosphaera* sp.; *Rhabdosphaera styliifer*; *Syracosphaera cornus*.

Otros:

Others: *Chilomonas marina*; *Monads* (a) (b) (c); *Phaeocystis pouchetti*.

* Dominante en volumen sólo cuando se considera el volumen de toda la colonia. Las células que lo constituyen tenían un volumen de cerca de 150 μ^3 .

* Dominant by volume only when considering the volume of the whole colony. Constituent cells had a volume of about 150 μ^3 .

TABLA 4

ESTACION 16

21 Marzo 1966 13°40' S, 70°18' W Profundidad eufótica, 5 m.
 Clorófila a, 95.5 mg/m². Producción, 2200 mg C/m²/día. F (de la cuenta de células) \sim 29.

TABLE 4

STATION 16

21 March 1966 13°40' S, 70°18' W Euphotic depth, 5 m.
 Chlorophyll a, 95.5 mg/m². Production, 2200 mg C/m²/day. F (from cell counts) \sim 29.

Especies dominantes:

Dominant species: *Schröderella delicatula*, 10,000 μ^3 ; *Chaetoceros affinis*, 2000 μ^3 .

Especies observadas:**Species seen:****Diatomeas:**

Diatoms: *Actinoocyclus* sp.; *Actinoocyclus curvatus*; *Asterionella japonica*; *Cerataulina bergonii*; *Chaetoceros* sp.; *Chaetoceros affinis*; *Chaetoceros compressus*; *Chaetoceros constrictus*; *Chaetoceros lorenzianus*; *Chaetoceros debilis*; *Chaetoceros pelagicus*; *Chaetoceros socialis*; *Eucampia zodiacus*; *Gyrosigma* sp.; *Leptocylindrus danicus*; *Nitzschia closterium* (a) (b); *Nitzschia pacifica* (c); *Nitzschia delicatissima* (b); *Nitzschia pungens*; *Nitzschia* sp.; *Podosira* sp.; *Rhizosolenia delicatula*; *Rhizosolenia fragilissima*; *Roperia* sp.; *Roperia tessellata*; *Schröderella delicatula*; *Skeletonema costatum* (a) (b) (c); *Thalassiosira aestivalis*; *Thalassiosira subtilis*; *Talassionema nitzschioides*.

Dinoflagelados:

Dinoflagellates: *Ceratium* sp.; *Ceratium furca*; *Ceratium tripos*; *Dinophysis acuminata*; *Dinophysis tripos*; *Dinophysis caudata*; *Diplopsalis lenticula*; *Exuviaella* sp.; *Gonyaulax spinifera*; *Gymnodinium* sp. (e) (d) (e); *Peridinium* sp.; *Peridinium divergens*; *Peridinium peruvianum*; *Prorocentrum gracile*; *Prorocentrum micans*.

Cocolitofóridos:

Coccolithophorids: *Coccolithus huxleyii* (a) (b) (c) (d); *Pontosphaera* sp.

Otros:

Others: *Dietyocha fibula* (b); *Distephanus speculum*; *Eutreptia* sp.; *Monads* (a) (b) (c); *Phaeocystis* sp.

TABLA 5

ESTACION 17

21 Marzo 1966 13°46' S, 76°31'W Profundidad eufótica, 18 m.
 Clorófila a, 140 mg/m². Producción, 4100 mg C/m²/día. F (de la cuenta de células) \sim 29.

TABLE 5

STATION 17

21 March 1966 13°46' S, 76°31'W Euphotic depth, 18 m.
 Chlorophyll a, 140 mg/m². Production, 4100 mg C/m²/day. F (from cell counts) \sim 29.

Especies dominantes:

Dominant species: *Schröderella delicatula*, 9500 μ^3 ; *Skeletonema costatum*, 400 μ^3 ; *Chaetoceros lorenzianus*, 15,000 μ^3 ; *Roperia tessellata*, 50,000 μ^3 ; *Chaetoceros socialis*, 300 μ^3 .

Especies observadas:**Species seen:****Diatomeas:**

Diatoms: *Actinocyclus* sp.; *Amphora* sp.; *Asterionella japonica*; *Bacteriastrium delicatulum*; *Biddulphia longicruris*; *Biddulphia aurita*; *Cerataulina bergonii*; *Coscinodiscus centralis*; *Coscinodiscus* sp.; *Chaetoceros socialis*; *Chaetoceros curvisetus*; *Chaetoceros vanhureki*; *Chaetoceros didymus*; *Chaetoceros debilis*; *Chaetoceros lorenzianus*; *Chaetoceros costatus*; *Chaetoceros affinis*; *Chaetoceros compressus*; *Eucampia cornuta*; *Eucampia zoodiacus*; *Grammatophora angulosa*; *Lauderia borealis*; *Navicula* sp.; *Nitzschia* sp.; *Nitzschia closterium* (a) (b) (c); *Nitzschia delicatissima* (a) (b); *Nitzschia pacifica* (b) (c); *Nitzschia pungens*; *Pleurosigma* sp.; *Podosira* sp.; *Pseudoeunotia doliolus*; *Rhizosolenia* sp.; *Rhizosolenia delicatula*; *Roperia tessellata*; *Schröderella delicatula*; *Skeletonema costatum* (a) (b); *Thalassiosira* sp.; *Thalassiosira aestivalis*; *Thalassiosira subtilis*; *Thalassionema nitzschioides*.

Dinoflagelados:

Dinoflagellates: *Ceratium furca*; *Dinophysis acuminata*; *Diplopsalis lenticula*; *Exuviaella* sp.; *Gymnodinium* sp. (a) (b) (c) (d); *Peridinium divergens*; *Peridinium minutum*; *Peridinium pellucidum*; *Peridinium peruvianum*; *Prorocentrum gracile*.

TABLA 5 (Continuación)

TABLE 5 (cont'd)

Coccolitofóridos:

Coccolithophorids: *Coccolithus huxleyi* (a) (b) (c) (d); *Ophiaster hydroid-eus*; *Pontosphaera nana*; *Pontosphaera inermis*; *Umbellosphaera tenuis*.

Otros:

Others: *Chilomonas marina*; *Chromulina* sp.; *Dictyocha fibula* (b); *Distephanus speculum*; *Eutreptia* sp.; *Eutreptiella* sp.; *Monads* (a) (b) (c); *Phaeocystis* sp. (a) (b).

TABLA 6

Estación	Profundidad (m)	Promedio I ly/min.	Vol. celular total $\mu^3/l \times 10^{-6}$	Núm. total de células $N^{\circ}/l \times 10^{-5}$	Tasa fotosintética mg C/mg Cl. a/hr.	α	Porcentaje de dominancia en volumen
TABLE 6							
Station	Depth (m)	Average I ly/min.	Total cell vol $\mu^3/l \times 10^{-6}$	Total cell Number Number/l $\times 10^{-5}$	Photosynthetic rate mg C/mg chl a/hr	α	% Dominance by volume
2	1	0.27	311	19.5	2.9	1.8	56
	3.5	0.095	487	34	4.4	1.7	49
	8	0.050	208	18.5	3.6	2.2	69
	11	0.022	271	25.5	3.6	1.4	62
	18	0.013	500	36.0	1.0	1.8	58
14	0.5	0.21	4,400	25.0	1.7	7.1	74
	3	0.075	4,600	24.2	1.1	7.4	91
	5	0.043	5,600	33.0	0.85	7.0	75
	7	0.018	5,000	33.0	1.1	6.0	76
	9	0.0095	3,000	22.0	1.3	5.6	76
	10	0.004	6,000	35.0	0.65	6.8	70

TABLA 6 (Continuación)

Estación	Prfundidad (m)	Promedio I ly/min.	Vol. celular total $\mu^3/l \times 10^{-6}$	Núm. total de células $N^{\circ}/l \times 10^{-5}$	Tasa fotosintética mg C/mg chl a/hr	α	Porcentaje de dominancia en volumen
TABLE 6 (Continued)							
Station	Depth (m)	Average I ly/min.	Total cell vol $\mu^3/l \times 10^{-6}$	Total cell Number $Number/l \times 10^{-5}$	Photosynthetic rate mg C/mg Cl. a/hr.	α	% Dominance by volume
15	0.5	—.—	100	5.5	—.—	0.8	77
	5	—.—	73	4.0	—.—	0.5	89
	10	—.—	142	6.8	—.—	1.2	63
	15	—.—	132	5.4	—.—	1.2	58
	20	—.—	69	8.3	—.—	0.9	79
16	2.9	0.012	—.—	—.—	3.1	—.—	—.—
	3.0	—.—	3,100	26.7	—.—	5.0	42
	5.0	—.—	3,147	38.1	—.—	5.0	63
17	0.5	0.24	2,160	3.95	4.8	2.9	97
	5	0.087	1,925	3.9	3.2	3.8	81
	7	0.050	2,153	6.7	2.6	4.4	84
	11	0.020	3,730	5.1	2.0	3.1	87.5
	13	0.011	3,829	19.0	2.1	5.2	84
	17	0.005	1,860	5.7	0.57	4.3	77

TABLA 7Comparación de los estimados de producción diaria ($\text{mgC}/\text{m}^2/\text{día}$)

Estación	Por integración gráfica	Asumiendo de la Correlación de Rhode:	
		Fotosíntesis máxima por profundidda a 10% de luz	Fotosíntesis máxima por profundidad a una intensidad de luz saturante

TABLE 7Comparison of daily production estimates ($\text{mgC}/\text{m}^2/\text{day}$)

Station	By Graphic Integration	From Rodhe's Correlations assuming:	
		P_{max} x depth of 10% light	P_{max} x depth at I_k
1	560	600	900
2	1,300	850	—
5	1,700	1,500	2,000
6	720	540	—
12	250	190	310
14	2,000	1,400	—
16	2,200	1,500	—
17	4,100	3,800	—

TABLA 8

Estación	Prof. de muestra (m)	I_k (Como porcentaje de Luz superficial)	Tasa de fotosíntesis a una luz de saturación (gC/g Cl.a/hora)
----------	-------------------------	--	---

TABLE 8

Stación	Depth of Sample (m)	I_k (As Percent of Surface Light)	Rate of Photosynthesis at Light Saturation (gC/g Chl.a/hour)
1	0	10—30	7.4
	10	6	2.2
	20	6	1.0
	30	6	1.0
5	1	7	7.6
	5	7	7.2
	20	6	2.4
12	1	less than 3	1.5
	6	less than 1.5	1.5
	10	less than 1.5	0.90
	20	less than 3	0.35

TABLA 9

Existencia de fitoplancton "doubling times" (días)*

Estación	Asumiendo F = 40	F. de los volúmenes celulares
----------	---------------------	----------------------------------

TABLE 9

Phytoplankton stock "doubling times" (days)*

Station	Assuming F = 40	F from Cell Volumes
---------	--------------------	---------------------

1	1.3	—.—
2	1.1	1.0
5	0.8	—.—
6	1.7	—.—
12	2.9	—.—
14	2.4	1.9
16	1.5	1.2
17	1.3	1.0

* Calculado como 1/k, donde:

$$k = \frac{3.32}{1} [\log (\text{conc. Cl.a} \times F + \text{producción diaria}) - \log (\text{conc. Cl.a} \times F)]$$

Ambos términos concentración y producción son para toda la zona eufótica.

* Calculated as 1/k, where:

$$k = \frac{3.32}{1} [\log (\text{conc. chl. a} \times F + \text{daily production}) - \log (\text{conc. chl. a} \times F)]$$

Both concentration and production terms are for the entire euphotic zone.

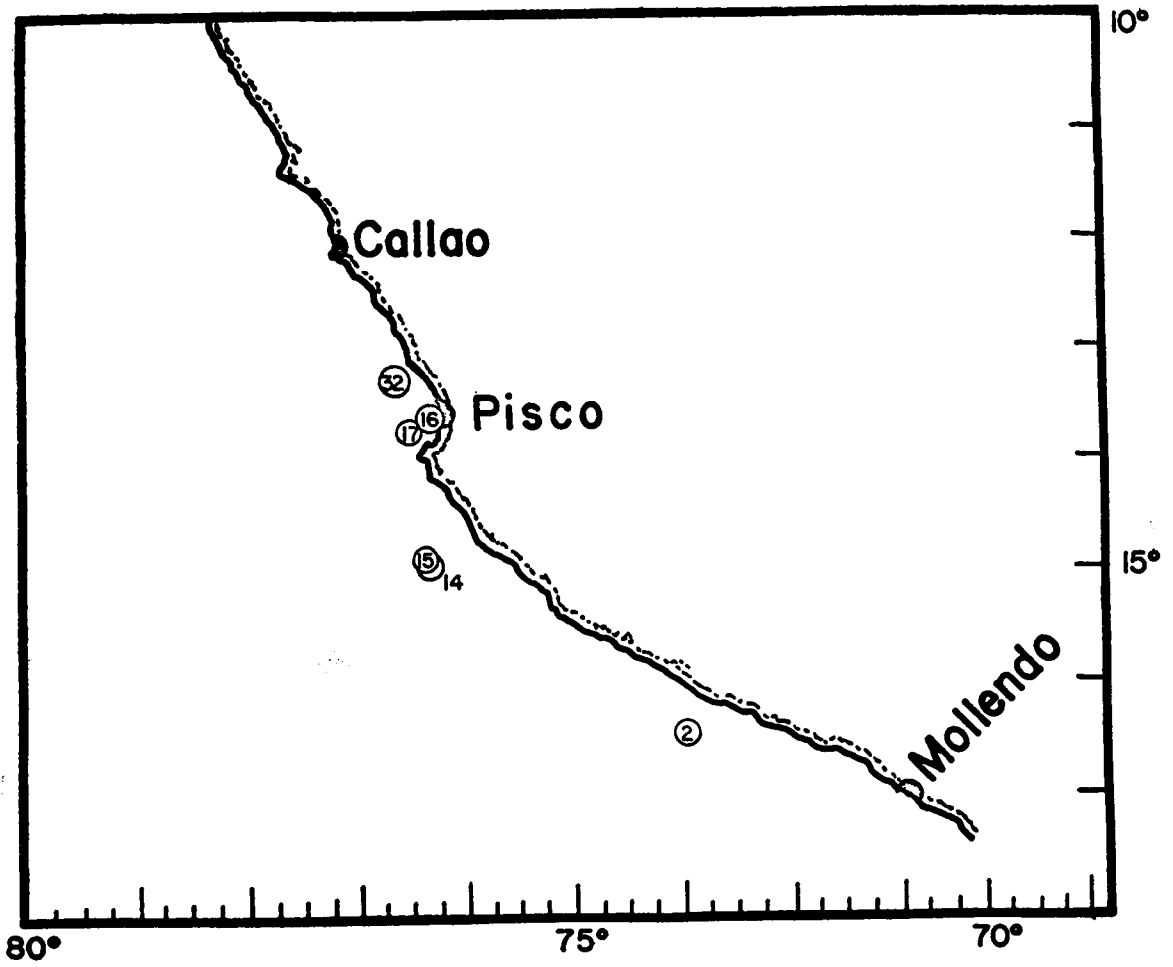


Fig. Nº 1 Posición de las estaciones.
Fig. Nº 1 Location of stations.

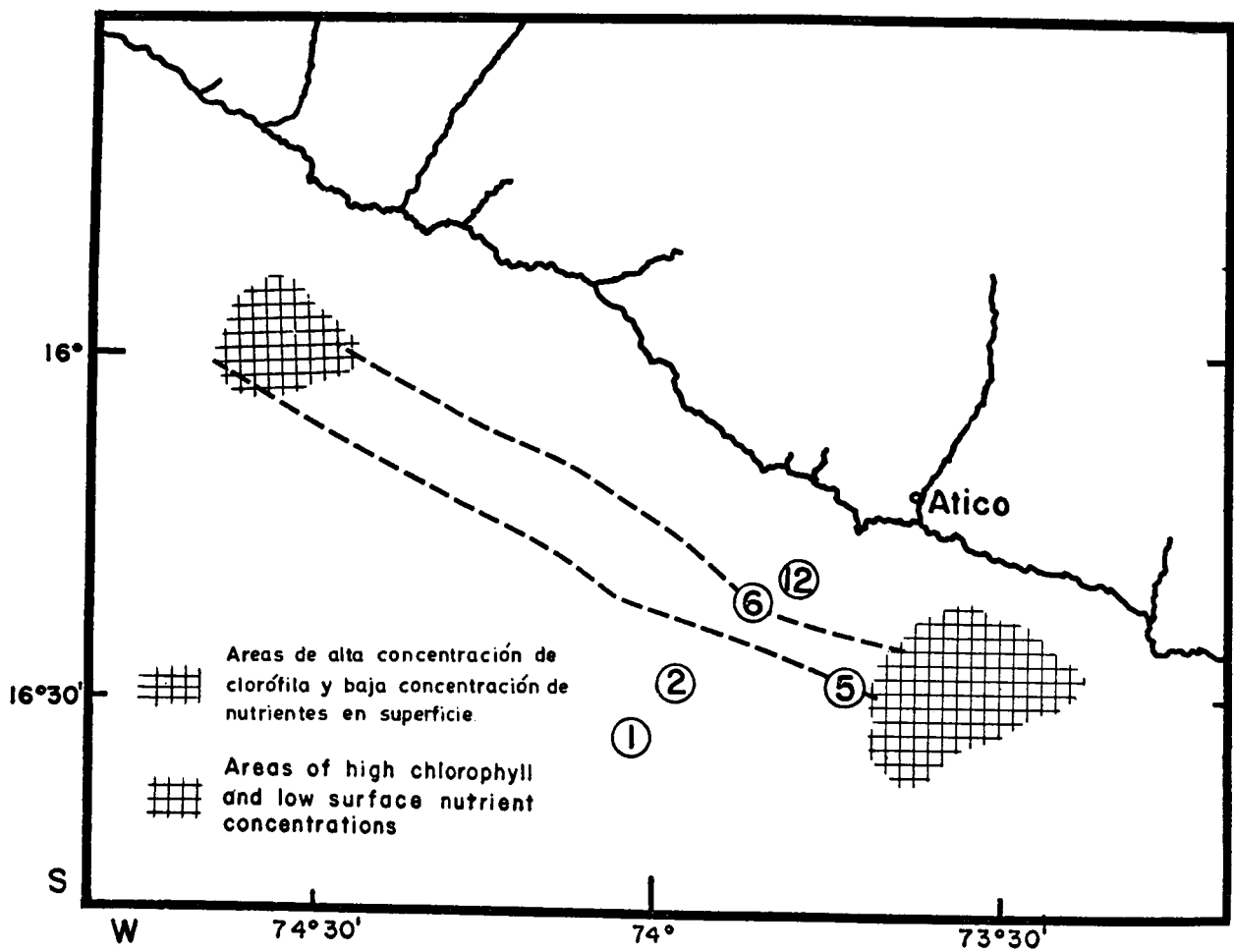


Fig. Nº 2 Area de estudio afuera de Punta Atico.

Fig. Nº 2 Area of study off Punta Atico.

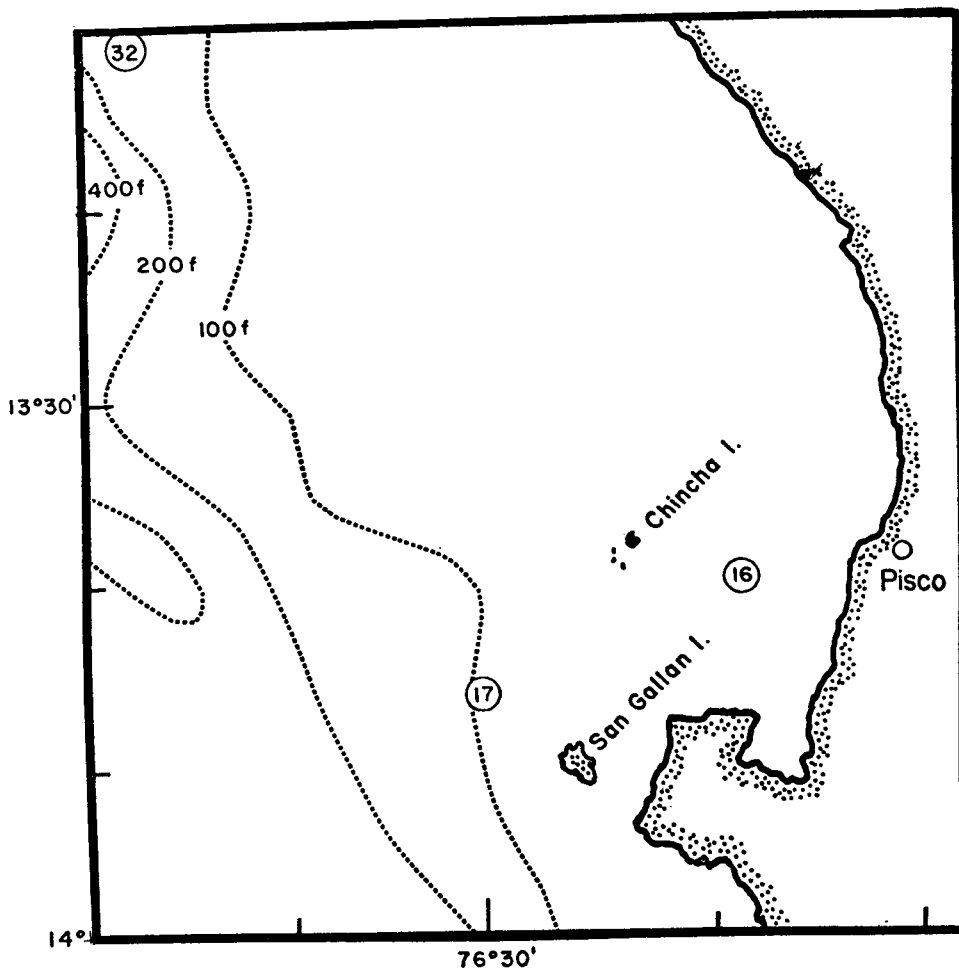


Fig. Nº 3 Detalles de las estaciones en la Bahía de Pisco.
Fig. Nº 3 Details of stations near Pisco Bay.

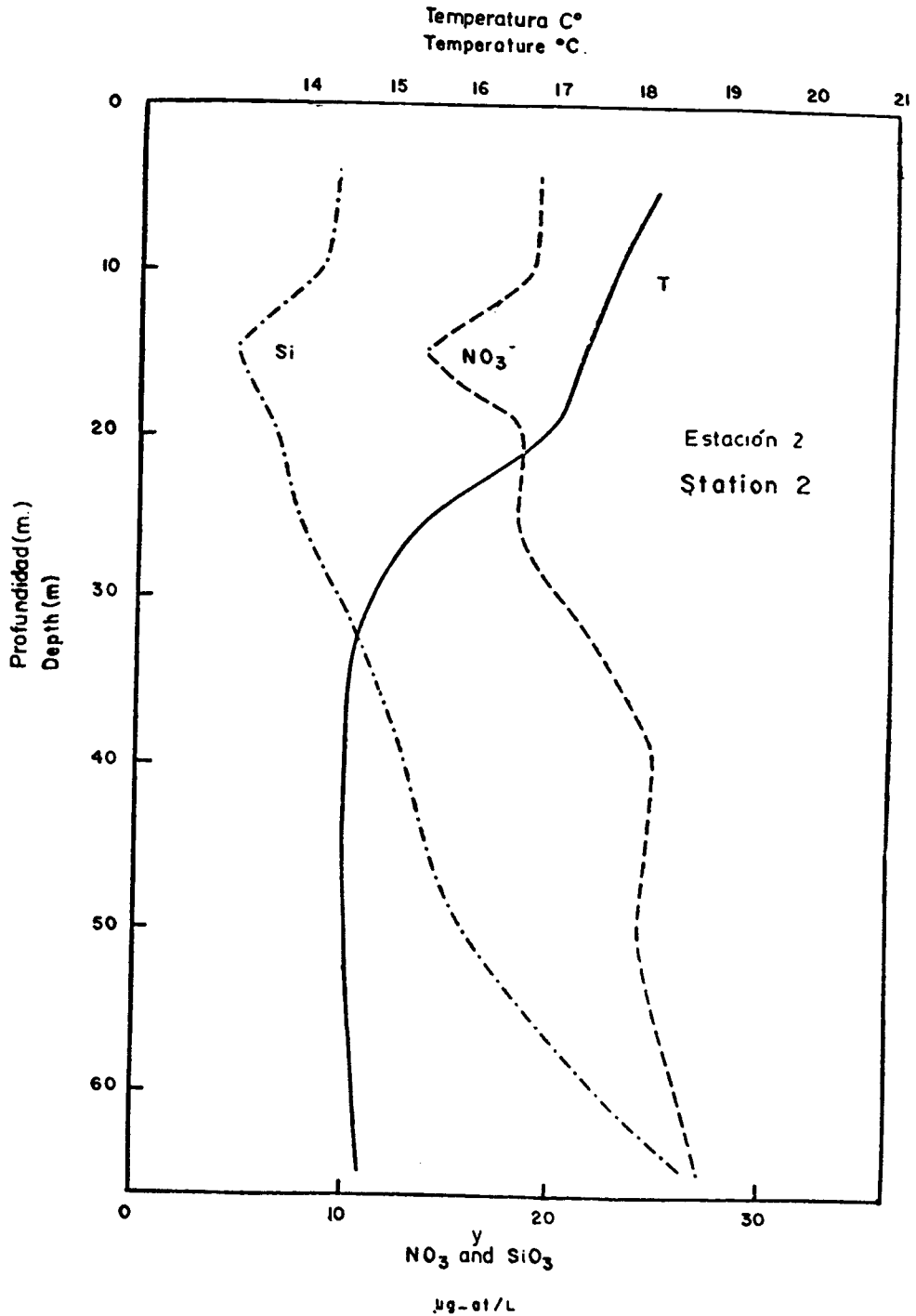


Fig. Nº 4 Perfiles de Nutrientes en la estación 2.
 Fig. Nº 4 Nutrient profiles at Station 2.

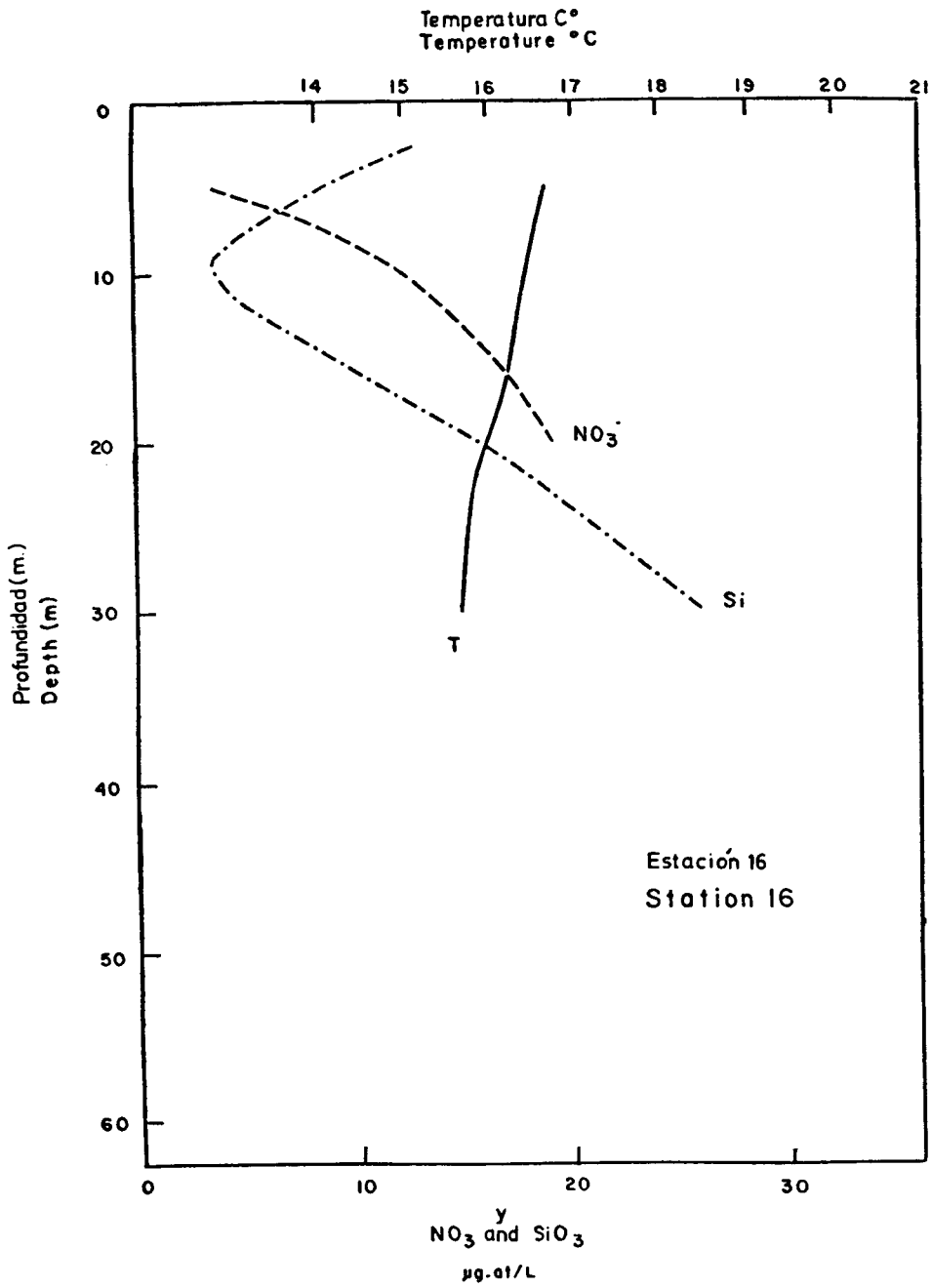


Fig. Nº 5 Perfiles de Nutrientes en la estación 16.
Fig. Nº 5 Nutrient profiles at Station 16.

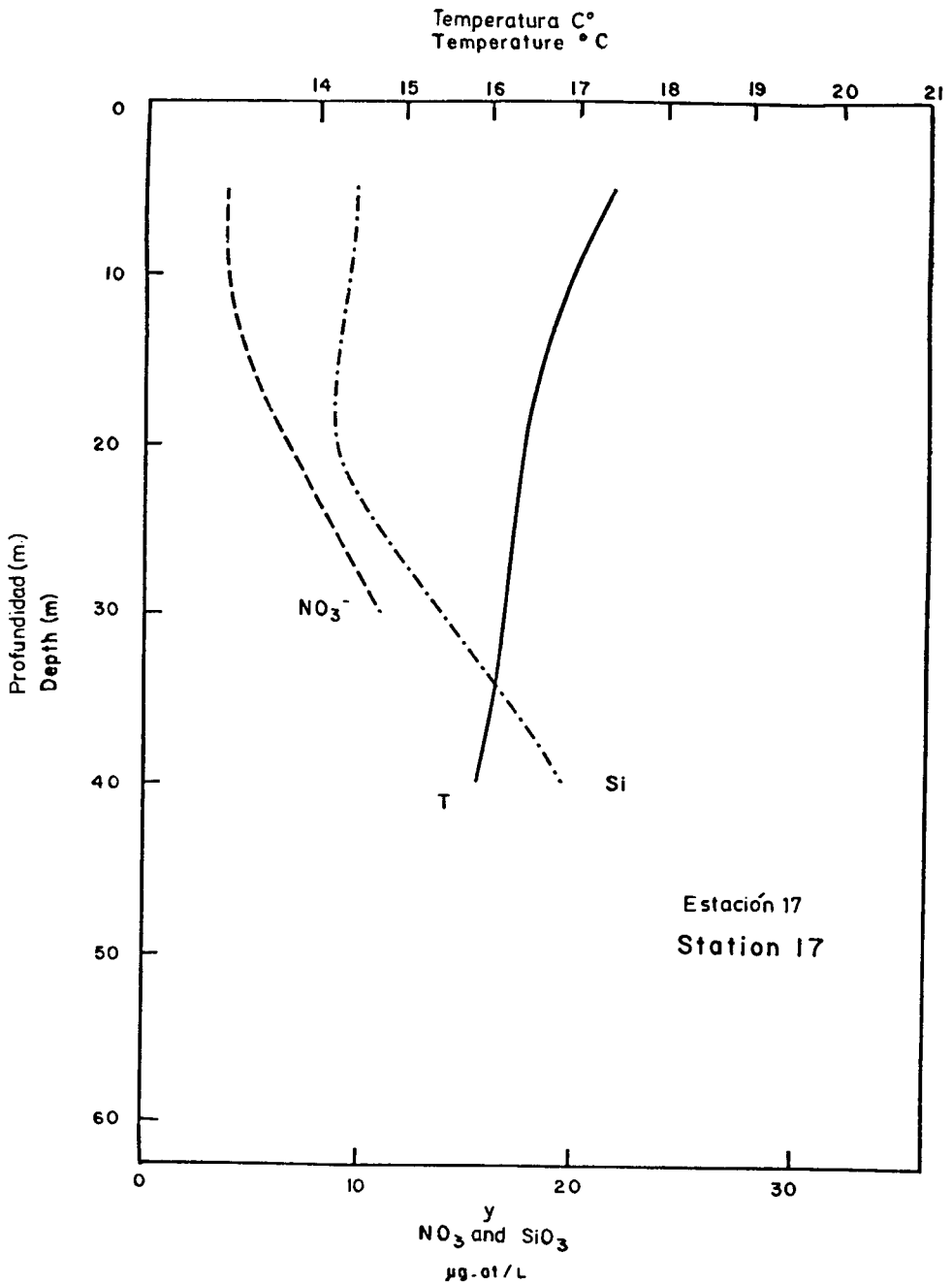


Fig. Nº 6 Perfiles de Nutrientes en la estación 17.

Fig. Nº 6 Nutrient profiles at Station 17.

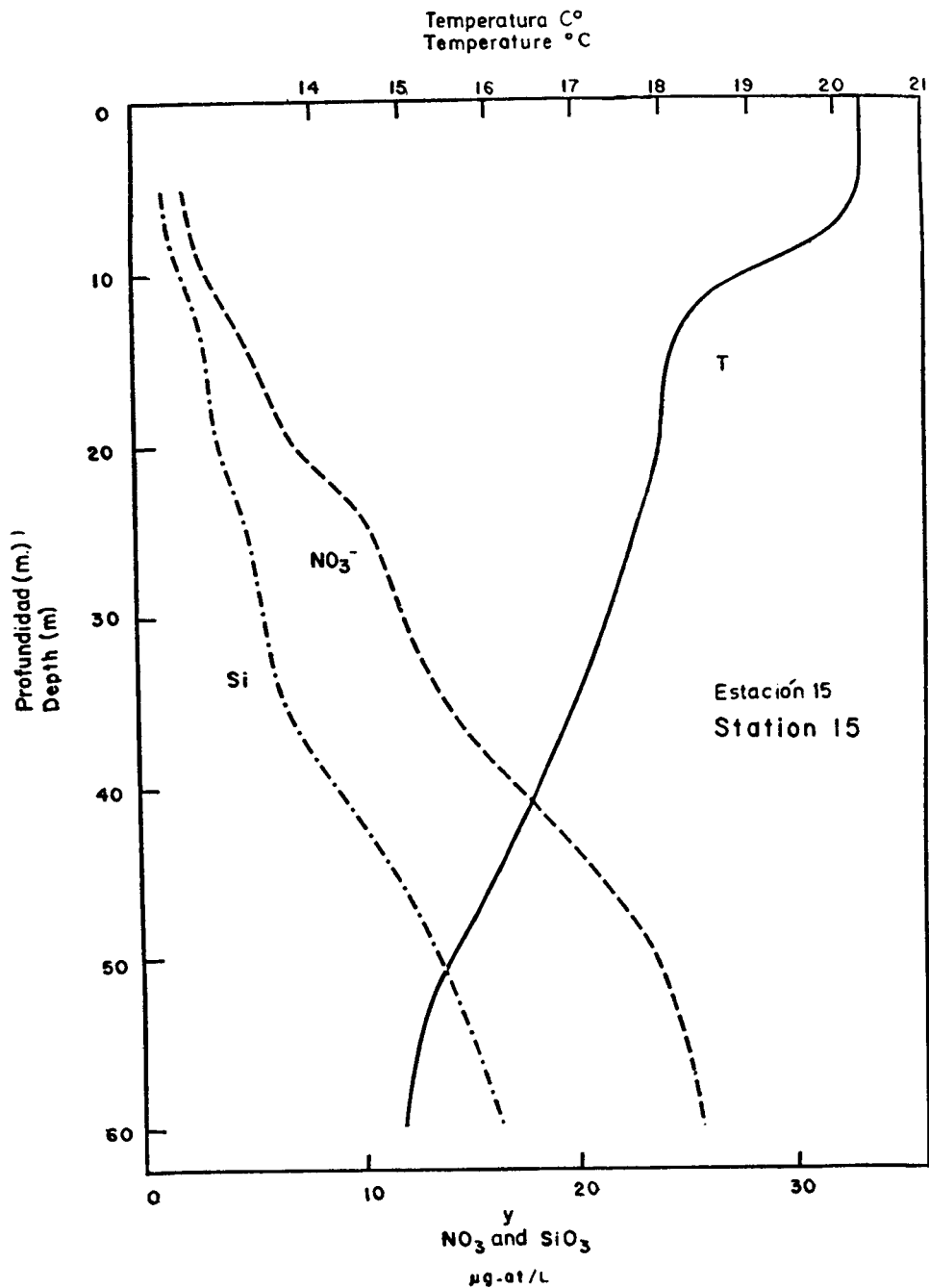


Fig. 7 Perfiles de Nutrientes en la estación 15.
Fig. Nº 7 Nutrient profiles at Station 15.

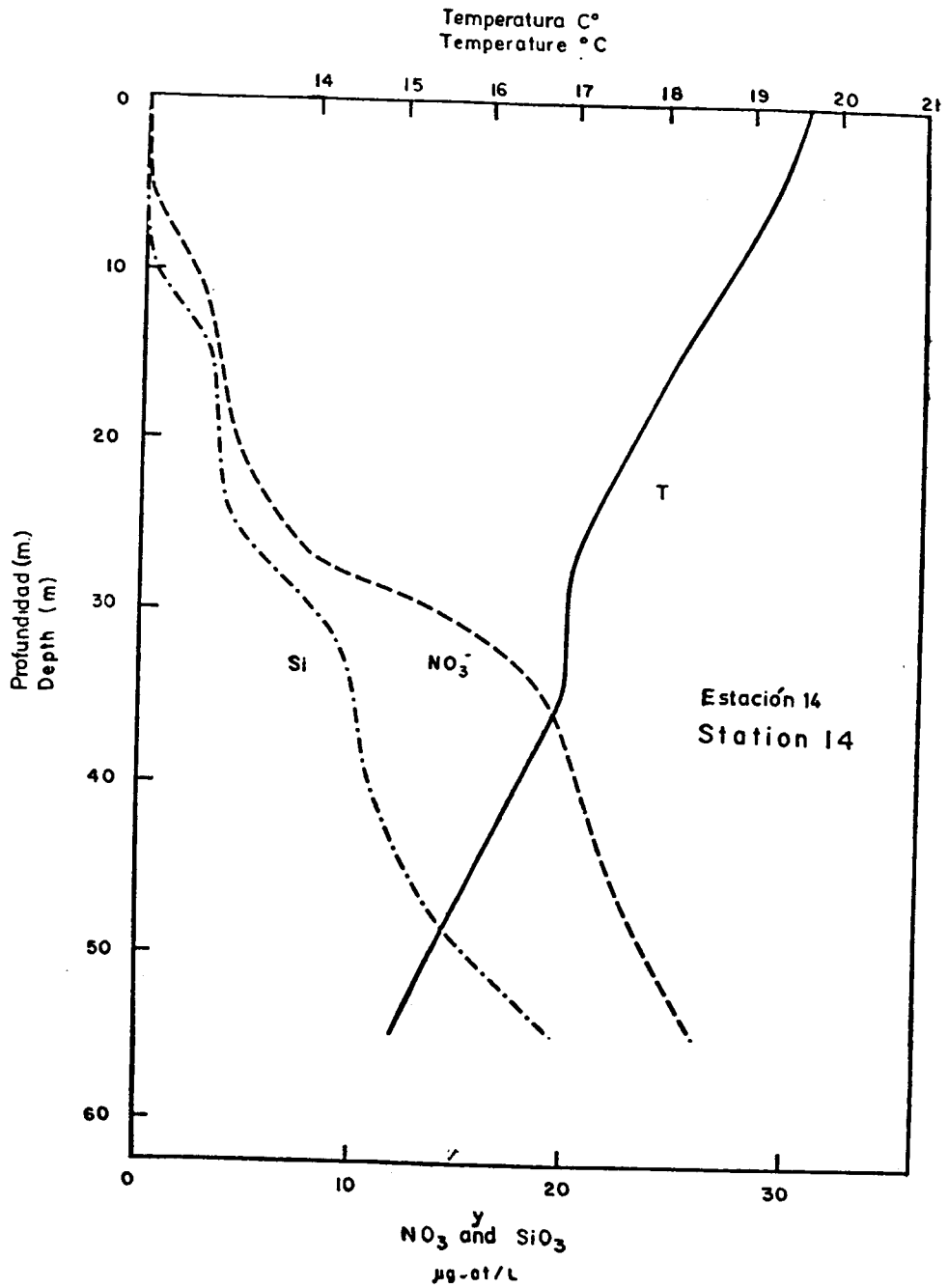


Fig. 8 Perfiles de Nutrientes en la estación 14.
 Fig. Nº 8 Nutrient profiles at Station 14.

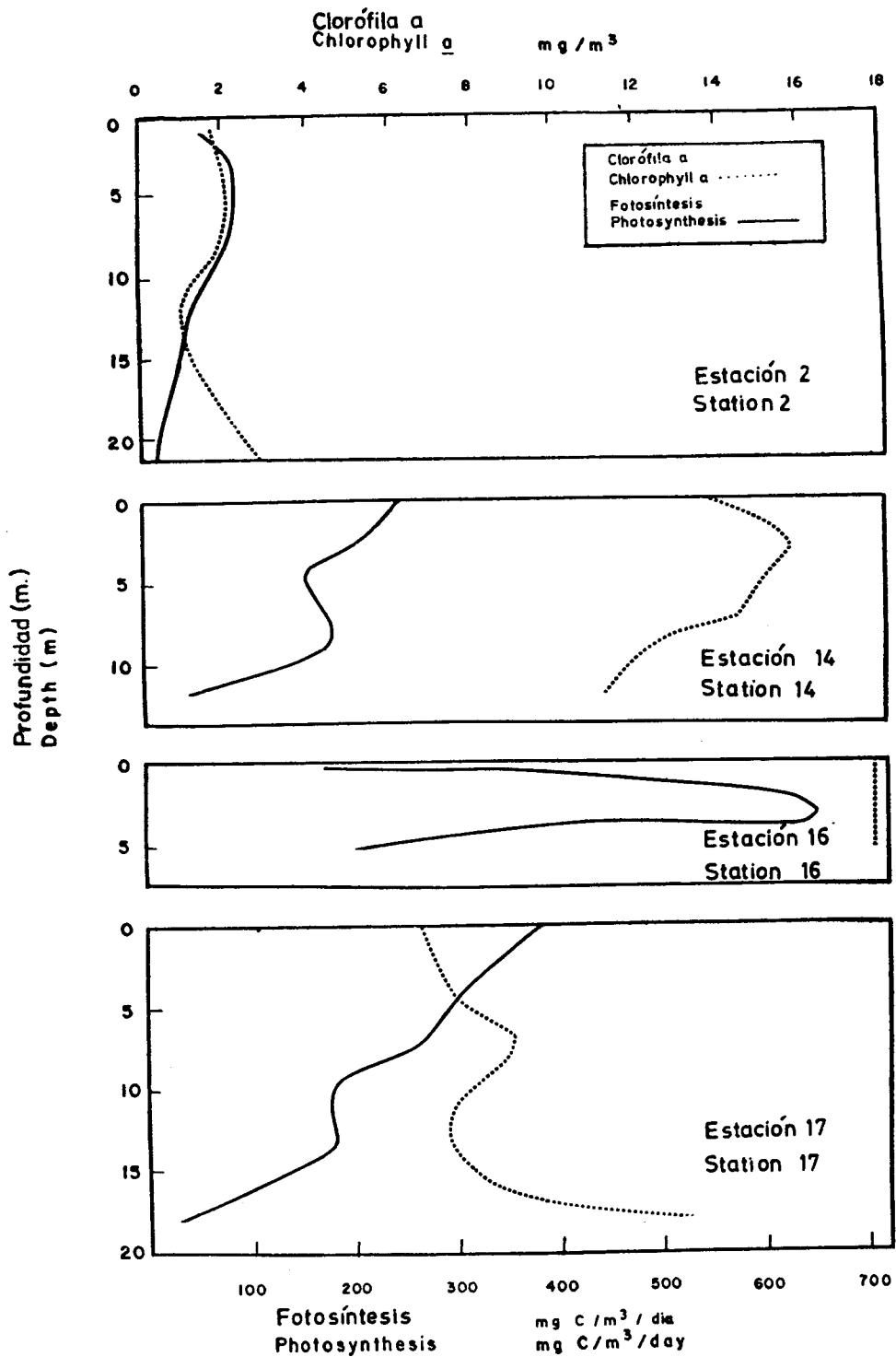


Fig. Nº 9 Perfiles de Clorófila a y tasa fotosintética para las estaciones 2, 14, 16, y 17.
 Fig. Nº 9 Profiles of chlorophyll a and photosynthetic rates for stations, 2, 14, 16, and 17.

PHYTOPLANKTON POPULATIONS, NUTRIENTS AND PHOTOSYNTHESIS IN PERUVIAN COASTAL WATERS

By

J. D. H. STRICKLAND, R. W. EPPLEY and
BLANCA ROJAS DE MENDIOLA

1. ABSTRACT

Details are given of primary production, nutrients and the phytoplankton crop at selected stations in the Peru current. Two conditions were commonly encountered. In one the water contained abundant nutrients and an actively growing plant population of relatively low standing stock (blue water) and in the other the stock of phytoplankton was high (brown water). The blue water population had a relatively low diversity and the average cell size and number were too small for the phytoplankton to be a likely food for anchovetta. The reasons for the existence of highly fertile water with low standing stocks are discussed. The primary production of the near-shore area is well in excess of 200 g C/m²/year.

2. INTRODUCTION

The coastal waters off northern Chile and off Peru are known to be fertile and support large fish populations but only recently has the phytoplankton ecology been studied by a multidisciplinary approach measuring photosynthesis, species composition and nutrients simultaneously.

Two distinct conditions were observed near the coast during a cruise made in March-April 1966. In one the concentrations of surface and near-surface nutrients were high (nitrate concentrations often exceeding 10 μg at/l but there was relatively little phytoplankton in the water (chlorophyll *a* concentrations less than 2 μg /l). This will be called blue water, although it was not really the color of blue open-ocean water. At the other extreme the water contained less nutrient at the surface and was brown with phytoplankton present in bloom proportions (chlorophyll *a* concentrations exceeding 5 μg /l, often more than 10 μg /l). Intermediate conditions undoubtedly existed but were not encountered.

We believe this pattern results from periodic strong upwelling followed by a subsequent blooming of this nutrient-rich water; the plant populations then being sustained by further upwelling. A second expedition is planned in 1969 to check this hypothesis. In the meantime we give here a brief account of a few stations selected from the plankton-poor and plankton-rich waters to illustrate the plant assemblages, primary production rates and nutrient conditions encountered.

Further out to sea blue water was encountered where the concentrations of surface nutrients, although not as high as found within a few miles of the coast, were still sufficient to sustain large phytoplankton crops within the euphotic zone. Chlorophyll *a* concentrations, however, rarely exceeded 1 $\mu\text{g}/\text{l}$, a condition reminiscent of the open northeast Pacific Ocean (cf. McAllister *et al.*, 1960). A small patch of "brown water" was found in the midst of this blue water. The contrast between the plankton assemblages in this patch and the surrounding water was so striking that we think documentation of the situation may be of interest.

The work described here was done on an exploratory cruise made on the B.A.P. Unanue. Results have already been published as a preliminary data record (U. of California, 1967) but that record requires further editing. This has been done and some repeat counts have been undertaken to obtain the data reported in the present communication.

3. METHODOLOGY

Methods of chemical analyses were substantially the same as described by Strickland and Parsons (1968), including the methods for the Autoanalyzer^R, a brief account of which has already been given (Armstrong *et al.*, 1967). Plant pigments were determined after extraction, by fluorometry (Holm-Hansen *et al.*, 1965) or by *in vivo* fluorescence (Lorenzen, 1966). The necessity for frequent standardization of the latter method (Strickland 1968) was not fully appreciated at the time so that results of *in vivo* fluorescence have only been used to indicate the depth and general structure of chlorophyll-containing layers.

Samples for floristic analysis, pigments and photosynthesis measurements were taken from the same cast of Van-Dorn bottles. Hydrographic casts for the determination of plant nutrients, temperature and salinity, and profiles made by the Autoanalyzer^R pump and hose, were taken separately and, because of the rapid drift of the ship in these waters, may not all be exactly inter-comparable.

Primary production was measured in 300-ml BOD or in 250-ml pyrex bottles, using the radiocarbon technique and a geiger counter standardized against a Dynacon electrometer (ref. Strickland and Parsons, 1968). Samples were incubated in natural light in a deck-incubator for half a day with the bottles placed in a hollow plastic tube with wrap-around neutral density screens. Surface radiation was measured by an Eppley ten-junction pyrhelio-meter. The depths with known fractions of surface illumination were estimated by assuming that the depth of 1 percent surface illumination was three times the Secchi-depth.

Plankton samples for counting and taxonomy were preserved by neutral formaldehyde (4 ml of a 30 percent solution per 100 ml of sample). Samples

were counted using a Zeiss inverted microscope in 10 or 20-ml Zeiss settling cylinders. The larger organisms in settled samples were identified and counted at 63X while the smaller organisms were identified and counted in 100 random fields of the same sample at a magnification of 400X. If less than three specimens were observed in the settled sample the species were not used for any calculations. About twenty cells of each species were measured to permit volume calculations. Unless the cell volume of a species changed by a factor greater than two from sample to sample the same volume was used for all calculations. If the volume of a species which contributed a large fraction of the total plankton cell volume was widely variable then an average was taken of many measurements made at all depths at a station.

In plankton-poor waters the above technique led to an under estimate of the volume contributed by a few cells of very large species, with corresponding poor precision in the total cell volume estimates. Where possible recounting of the fresh settled sample was attempted but results for cell volumes in stations 2 and 15 (below) have considerable uncertainty and are probably somewhat low.

4. RESULTS

The total plant carbon in the euphotic zone was calculated from the total cell volume and the carbon-volume relationship given by Mullin *et al.* (1966). The probable scatter around this relationship, added to the uncertainties associated with counting, make the value for F (the ratio of cell carbon to cell chlorophyll *a*) only very approximate. Values for F are given in Tables 1-5.

An idea of species diversity has been obtained by the evaluation of α in the equation:

$$S = \alpha \ln \left(\frac{N}{\alpha} + 1 \right)$$

Where S is the number of species and N the number of cells in 10 ml of settled sample (see Fisher 1943). Taxa, rather than, in all cases, species have been used for S and the expression is sensitive to the correct recognition and enumeration of these taxa and species. The area of the settling cylinder which is scanned and any differential destruction of species by the preservative also effects results for α which are, therefore, only very approximate. For determinations by the same operator, however, large changes of α between stations should be indicative of significant changes in community structure. Values for α are given in Table 6.

We have borrowed the concept of dominance from Hulbert (1963) except that, in the present report, 'dominance' is given as the **percent by volume**

of the total cell volume (not percent by number of total cell number as with Hulbert) of the two species contributing the greatest plant volume at any depth. We have also shown the individual cell volumes of the dominant organisms. This gives the reader an idea of the size distribution of the plant material most abundant as a potential food for zooplankters or anchoveta. Generally the same organisms were dominant at all depths but there were exceptions, which accounts for the fact that more than two species may be listed for the entire euphotic zone (ref. Tables 1-5). In all cases the species first listed was the most important biomass contributor.

Data are reported in graphical and tabular form for stations 2, 14, 15, 16, and 17, located as shown in Figure 1. Figure 2 gives the locations of station 2 (depth 2000 meters) and some other productivity stations (1, 5, 6 and 12) in greater detail. The dotted line shows the track taken by the ship when making continuous recordings of surface properties. The area was one of intense upwelling with surface nitrate concentrations often exceeding 20 $\mu\text{g-at N/l}$. Details of the surface properties taken on the inshore run have already been reported (Armstrong *et al.*, 1967). At either end of the traverse the concentration of surface nutrients decreased and chlorophyll *a* concentrations exceeded 5 $\mu\text{g/l}$. Altogether thirteen stations were studied in the general area of upwelling.

Further seaward at station 15 (depth 2400 m) upwelling was not so intense although the station was still in fertile water.

Figure 3 gives the location of stations 16 and 17 in greater detail. There were occupied the same day and differed from the others in being in shallow water. (Stations similar to station 2 were occupied off Punta Atico in water as shallow as that at station 17 so that depth was not apparently a deciding factor in the differences found between stations 2 and 17, see later). Station 32 was occupied more than two weeks later.

Phosphate has not been reported as it was never limiting. It was present at surface concentrations greater than 1.3 $\mu\text{g at/l}$ at stations 2, 16, and 17 and greater than 0.5 $\mu\text{g at/l}$ at station 15. There was even 0.26 $\mu\text{g at/l}$ at station 14. Euphotic zone oxygen concentrations were all undersaturated, even in areas of high production, due to the upwelling of oxygen depleted water. Vitamins were not estimated at stations 14, 16 and 17 where there was heavy phytoplankton crops. The brown water at station 32, however, had 0.4 $\text{m}\mu\text{g/l}$ vitamin B_{12} at the surface, compared with euphotic zone values of 2 $\text{m}\mu\text{g/l}$ in the general location of station 2. The thiamin and biotin concentrations in the surface waters at stations 2 and 32 were about the same, around 30 and 10 $\text{m}\mu\text{g/l}$ respectively.

A calculation of σ_t values showed that there was considerable stability in surface waters at all stations. It is difficult to see how much mixing could have occurred as nights were overcast and only force 1 or force 2 winds were ever encountered.

5. DISCUSSION

Station 2 is representative of several which were investigated in water where there was intense upwelling, as witnessed by the nutrient and temperature profiles shown in Figure 4. Even more intense upwelling occurred nearer to the coast in the shallow waters of Pisco Bay (stations 16 and 17) but there nutrient profiles near the surface were greatly influenced by large growing phytoplankton crops (Figures 5 and 6).

Station 15 is more typical of conditions found further out to sea. There the nutrient concentrations at 50 meters were nearly as high as at the coast but upwelling was less intense and surface nutrient concentrations were lower, although still capable of sustaining a large phytoplankton crop in the euphotic zone (see Figure 7).

Except for station 14, where surface nutrients were completely absent indicating spent water (Figure 8), productivity profiles were those to be expected for healthy crops (Figure 9). Production rates in the euphotic zone, obtained by integration of these profiles, were very high where "brown water" was found (stations 14, 16 and 17). The low surface rates at Station 16 may have been an artifact. The profiling pump and fluorometer had indicated that the first five meters of water at this station were very nearly uniform with respect to chlorophyll so only one sample (from 3 m) was used for incubation at various light intensities. This sample may have been subjected to surface inhibition, however, and if this were the case the productivity beneath a square meter at station 16 would have been nearly the same as at station 17, namely over 4 grams of carbon produced beneath a square meter per day. This rate ranks amongst the highest natural production rates reported in the world, although not as high as that given recently by Ryther *et al.* (1966) for the Arabian Sea during an upwelling period. Values reported here are in general agreement with those found off Peru at about the same time by Ryther and colleagues (Texas A. and M., 1966).

Despite the much lower standing stock of phytoplankton, the rates of production per unit area in blue waters, such as found at stations 2 and 15, were still more than a quarter of those found in the areas of brown water. As there is little change in light regime throughout the year at these latitudes and as the upwelling for much of the year can be expected to be as intense or more intense than that encountered in March (Sociedad Nacional, 1965), the annual productivity near the coast of Peru must be very great. Even if we take the lowest values found by us during this cruise to be applicable throughout the entire year, the annual productivity would be about 200 g C/m². We suspect that the annual average is considerably greater than this, say 500 g C/m². A systematic measurement of production profiles in and out of 'brown water' patches throughout the year would be desirable in order to sharpen this estimate.

It is interesting to compare (Table 7) the daily production values ob-

tained by graphic integration with those calculated from Rodhe's standard correlations between photosynthesis and light (Rodhe, 1965). The latter values were calculated from the maximum observed rates of photosynthesis and the pattern of light attenuation as estimated from secchi depths.

In our first comparison the saturating light intensity for photosynthesis (I_k) was assumed to be 10 percent of surface intensity and in the second comparison experimentally determined I_k values were used.

From the agreement observed among the methods it would appear that the response to light, as attenuated by the deck incubator, was comparable to that to be expected from *in situ* values. Use of the secchi disc to calculate light attenuation also seems acceptable in communities such as these where the plants and their physiological responses to light are fairly uniformly distributed with depth. The saturating light intensity for photosynthesis (I_k) was measured at stations 1, 5 and 12 by simultaneously incubating samples taken from four different depths at six light intensities in the deck incubators. I_k values did not vary with the depth from which the plankton were taken except at station 1. Estimation of daily production by Rodhe's correlation was also worst for this station. The light saturated rate of photosynthesis per unit chlorophyll varied with depth at all stations, indicating some degree of stratification of physiological response of the phytoplankton to light (Table 8). The rate of photosynthesis and the value for I_k were lowest at station 12, but we are not certain of the reason, as nutrients were not measured.

The production of brown water in areas of such intense upwelling is not surprising. What is remarkable is that there were large areas where the concentration of surface nutrients was high and yet the phytoplankton crops were comparatively small. The conditions are not dissimilar to those found in the north Pacific Ocean by McAllister *et al.* (1960), Anderson (1964) and off La Jolla, California during much of the year (Strickland and colleagues, unpublished work). The most extraordinary juxtaposition was that encountered at station 15 where an isolated patch of brown water (station 14) was surrounded by blue water with edges sharp enough to be easily visible to the eye. A comparison of the profiles shown Figures 7 and 8 reveals little difference in the waters except for the expected depletion of nitrate and silicate at the surface at station 14 with, consequentially, sharper sub-surface-gradients.

We can think of five possible reasons why the plant population did not reach bloom proportions at locations such as station 2.

- (1) General instability of the water with the mixed-layer depth exceeding a critical value. This has been suggested by Coblentz-Mishke (1957) as the explanation for low production in boreal regions of the north Pacific.

- (2) Poor growth conditions due to a lack of nutrients or to an inhibitor present in recently upwelled water.
- (3) Plant cells sink rapidly from out of the euphotic zone.
- (4) The water rises too rapidly for the crop to bloom at the point of upwelling. This has been suggested by Beklemishev (1958) as preventing phytoplankton flowering in regions of divergence in the Antarctic Ocean.
- (5) The rate of grazing of plant cells exceeds their growth rate.

The first of the above suggestions can be dismissed because the near-surface waters at all stations studied had considerable stability and the region is one of low average wind velocity.

The second hypothesis is also easily disproved. Not only did the various analyses show that all common plant nutrients and growth factors (vitamins) were present in great excess but the net rate of growth was found by direct measurement to be very high. Knowing the net rate of photosynthesis in the euphotic zone and the total amount of chlorophyll *a* it is possible to calculate the natural doubling time of the crop (in days) from an assumed value of *F*. Values are given in Table 9 for the values of *F* found by cell counts (see Tables 1-5) and for an average *F* value of 40 obtained by Lorenzen at nearly the same time in Peruvian waters (Lorenzen, 1968). Except at stations 12 and 14, the natural doubling rates did not much exceed one day, evidence of vigorous growth.

If the third of the above suggestions were valid then, with these fast cell division rates, the plankton would have had to sink at velocities far exceeding those that could reasonably be expected, especially with the small size of cell found at stations 2 and 15 (ref. e.g. Smayda and Boleyn, 1966 a and b; Eppley *et al.*, 1968).

It is difficult to disprove hypothesis 4 without following a parcel of upwelled water for several days. The ship was in the general vicinity of station 2 for nearly five days without encountering any marked increase in the chlorophyll *a* content of surface waters. However, with euphotic depths always greater than twenty meters and natural cell doubling rates of once a day vertical movements would have had to have been very large (exceeding 2.5 meters a day) if upwelling alone were to keep plant populations from increasing.

One is left with suggestion number five, above, namely a control by grazing, to explain the persistence of low phytoplankton standing stocks. This has already been suggested as operating in the northeast Pacific Ocean (McAllister *et al.*, 1960).

In areas of intense upwelling off the Peruvian coast dilution by the vertical movement of subsurface water (nearly free from phytoplankton) may augment the effect of grazing as a mechanism for balancing a natural increase of cell numbers. We badly need a method for measuring, directly, the local velocity of upwelling in intense upwelling areas.

The contrast between the flora in blue and brown waters was as striking as the difference in production rates. Despite the approximations made in calculating α values (Table 6) it is clear that plankton populations in blue water are much less diverse than those in brown water and are dominated by species of much smaller cell volume.

At stations 2 and 15 the crop was composed predominantly of coccolithophores and monads and a similar picture was found at all other stations taken in blue water. The numbers of these taxa did not decrease greatly in areas of brown water (c.f. Hulburt, 1962), although only a few were counted at station 17.

The crop in brown waters was dominated by large diatoms and the diversity, especially at station 14, was much greater. At station 14 and, even more noticeably at station 17, the plant volume was dominated by a single species (*Rhizosolenia delicatula* at station 14 and *Schroederella delicatula* at station 17). It is interesting to note that at station 16, within Pisco Bay, *Schroederella delicatula* was still an important species but that there the bulk of total cell volume was divided between this species, two other diatoms and a dinoflagellate.

Except for two *Nitzschias*, a *Roperia*, and two dinoflagellates none of the many species found in large numbers at station 14 were seen at all a few hundred meters away at station 15. Although this is not inconsistent with the theory that a grazing pattern broke down in this patch, allowing the larger plant cells to increase in number compared with that in the surrounding water, it says nothing about how this could have occurred.

Two weeks after taking stations 16 and 17 the same general area was revisited and a huge area of 'brown water' was found around station 32 (Figure 3). *Schroederella delicatula*, was still present but was no longer dominant, most of the cell volume being made up by a species of *Roperia* and a species of *Gymnodinium*.

If a short food-chain is used as an argument to explain the abundance of anchoveta in Peruvian waters, it follows that the fish must seek out or feed mainly in brown water patches as, elsewhere, the abundance of plankton cells with a diameter greater than five microns appears to be very low. A correlation should be sought between the occurrence of anchoveta and brown water patches. If the fish are feeding actively in blue water one would anticipate that the food would be zooplankton.

6. ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank our many colleagues and assistants in the Instituto del Mar del Perú and the Scripps Institute of Oceanography who helped obtain the data discussed in this report, in particular Ing. O. Guillen for help with nutrient analyses, Dr. A. F. Carlucci for vitamin analyses, Sr. G. V. Segura for help with the productivity work and Ruth Calienes and Noemi Ochoa for assistance with the taxonomy and counting.