

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



TESIS DOCTORAL

**BIOMASA Y ACTIVIDAD METABÓLICA DEL ZOOPLANCTON
EN RELACIÓN CON UN EFECTO DE MASA DE ISLA
EN AGUAS DE GRAN CANARIA**

M^a MILAGROSA GÓMEZ CABRERA

Las Palmas de Gran Canaria, Abril de 1991

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA



TESIS DOCTORAL

**"BIOMASA Y ACTIVIDAD METABOLICA DEL ZOOPLANCTON
EN RELACION CON UN EFECTO DE MASA DE ISLA
EN AGUAS DE GRAN CANARIA".**

Tesis Doctoral presentada por Dña. M^a M. Gómez Cabrera.
Dirigida por el Dr. D. Santiago Hernández León.

El Director,

El Doctorando,

Las Palmas, a 23 de Abril de 1991.

A SANTIAGO TORRES

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar en primer lugar mi más sincera gratitud al Dr. D. Santiago Hernández León, director de este trabajo, por su inestimable ayuda y su constante apoyo infundiéndome los ánimos necesarios.

Al Dr. D. Javier Arístegui Ruiz, por sus valiosos y especialmente útiles, comentarios y sugerencias.

A mis compañeros del grupo de trabajo en Oceanografía, por su manifiesta solidaridad y su sincera expresión de ánimos. Asimismo al Dr. D. Alonso Hernández Guerra, por su ayuda en la realización de este trabajo.

Mi especial agradecimiento a Santiago Torres Curbelo, por su apoyo y ayuda en todo momento, estímulo imprescindible para la finalización del presente trabajo.

INDICE

INTRODUCCION	1
MATERIAL Y METODOS	10
2.1 CAMPAÑAS Y ESTACIONES	10
2.2 TOMA DE MUESTRAS Y CONSERVACION DE LAS MISMAS	17
2.3 MEDIDA DE LA ACTIVIDAD DE LAS ENZIMAS DEL	
SISTEMA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES	18
2.4 BIOMASA PROTEICA	29
2.5 CULTIVOS DE <u>Artemia salina</u>	31
2.6 INCUBACIONES	31
2.7 MEDIDA DE LA RESPIRACION	33
2.8 RECuentOS TAXONOMICOS	34
RESULTADOS	36
3. OPTIMIZACION DEL MEDODO DEL SISTEMA DE	
TRANSPORTE DE ELECTRONES (ETS)	36
3.1 ESTABILIDAD DE LA ACTIVIDAD EN MUESTRAS	
CONSERVADAS EN NITROGENO LIQUIDO	38
3.2 ESTABILIDAD DEL HOMOGENEIZADO EN MUESTRAS	
CONSERVADAS EN BAÑO DE HIELO (0-4°C)	43
3.3 EFICACIA DEL FILTRO DE FIBRA DE VIDRIO EN	
LA EXTRACCION ENZIMATICA	48

3.4 VALOR DEL ENSAYO ETS EN EL EXTRACTO CRUDO O CENTRIFUGADO	54
4. ACTIVIDAD DE LAS ENZIMAS QUE COMPONEN EL SISTEMA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES (ETS) . .	59
5. REALACIONES ENTRE RESPIRACION Y ACTIVIDAD DEL ETS	66
5.1 INCUBACIONES CON <u>Artemia salina</u>	72
5.2 INCUBACIONES CON ORGANISMOS CAPTURADOS EN EL MAR	79
6. ESTUDIO DE LA ZONA DE CIZALLAMIENTO DEL CAMPO DE VIENTOS: PROGRAMA VENEGUERA	98
6.1 REGIMEN DE VIENTOS	100
6.2 BIOMASA PROTEICA	102
6.3 ACTIVIDAD DEL SISTEMA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES	106
6.4 RECUENTOS TAXONOMICOS	115
7. ESTUDIO DE LA DISTRIBUCION VERTICAL DEL ZOOPLANCTON EN UN AREA SITUADA SOBRE EL TALUD: PROGRAMA VENEXP	128
7.1 REGIMEN DE VIENTOS	129
7.2 BIOMASA PROTEICA	130
7.3 SISTEMA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES . . .	136
7.4 RECUENTOS TAXONOMICOS	142
8. ESTUDIO DE UNA ZONA DE PLATAFORMA EN EL AREA DE BARLOVENTO DE LA ISLA: PROGRAMA TALIARTE . .	150
8.1 REGIMEN DE VIENTOS	150

8.2 BIOMASA PROTEICA	152
8.3 ACTIVIDAD DEL SISTEMA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES	154
8.4 RECuentOS TAXONOMICOS	157
9. ESTUDIO DE LAS DISTRIBUCIONES DE BIOMASA Y ACTIVIDAD ETS EN EL ZOOPLANCTON ALREDEDOR DE GRAN CANARIA: PROGRAMA EMIAC	165
9.1 RADIAL EMIAC 8905	168
9.2 RADIAL EMIAC 9002	176
9.3 CAMPAÑA EMIAC 9006	183
DISCUSION	203
CONCLUSIONES	213
BIBLIOGRAFIA	216

INTRODUCCION

Las Islas Canarias están situadas en el paso de la rama descendente del sistema de la Corriente del Golfo conocida como Corriente de Canarias, que fluye en dirección S-SW y transporta aguas relativamente frías procedentes de latitudes más septentrionales (MASCAREÑO Y MOLINA, 1970; MASCAREÑO, 1972; MOLINA, 1973, 1976, 1981; MOLINA Y LAATZEN, 1986a).

Estas aguas han sido consideradas como aguas oligotróficas (DE LEON Y BRAUN, 1973; BRAUN, 1980; BRAUN Y DE LEON, 1974; BRAUN Y REAL, 1984; REAL et al., 1981; BRAUN et al., 1976, 1981a, 1986). En ellas, y durante la mayor parte del año, la producción es baja salvo a finales de invierno y principio de primavera, donde se producen máximos relativos debidos a la mezcla vertical en la columna de agua. La termoclina estacional se desarrolla entre 50 y 100 metros de profundidad, limitando el aporte de nutrientes a las capas más superficiales. En estas condiciones el fitoplancton ve limitado su crecimiento, prevaleciendo las formas adaptadas a situaciones con limitación de nutrientes (BRAUN Y REAL, 1981; BRAUN et al., 1985). Cuando se rompe esta estructura estratificada de la columna de agua, con la consiguiente mezcla vertical, se produce un enriquecimiento de las aguas superficiales mejor iluminadas, y por tanto, un aumento en la producción primaria que influirá en los restantes niveles de

la cadena trófica. Sin embargo, este enriquecimiento tiene una corta duración, ya que los nutrientes se agotan rápidamente volviendo de nuevo a condiciones de oligotrofia.

La influencia de la isla de Gran Canaria en la productividad y biomasa zooplanctónica de sus aguas circundantes fue descrita por HERNANDEZ-LEON (1986) como un "efecto de masa de isla". Este fenómeno a gran escala es el resultado de la interacción entre la presencia de las islas en el paso de la corriente de Canarias y de los vientos dominantes en el área. Como consecuencia se produce una elevación de la biomasa planctónica alrededor de dichas islas, a sotavento e íntimamente ligadas al contorno físico de ellas.

La presencia de los sistemas insulares generan perturbaciones de tipo hidrológico que son origen de determinados procesos productivos. Sin embargo, los mecanismos causativos de este fenómeno son variables y no siempre obvios. Un primer mecanismo es la formación de sistemas de remolinos en el área de sotavento de las islas (SETTE, 1955; EMERY, 1972; HOGG, 1978; WOLANSKI et al., 1984), capaces de producir ascensos de aguas ricas en nutrientes a las capas más iluminadas, cercanas a la superficie oceánica. Otros procesos descritos son los afloramientos en la estela de la isla (MOORE, 1949; GRINDLEY & DAVID, 1985); el incremento en la amplitud de ondas de

marea (SANDER et al., 1973; SANDER, 1981; SIMPSON et al., 1982); los procesos de mezcla vertical en los canales interinsulares o sobre la plataforma (UDO & ISHINO, 1958; TOWNSEND et al., 1983), que hacen que los nutrientes regenerados por el bentos puedan ser puestos a disposición del fitoplancton en la columna de agua (JANNASCH et al., 1971; PAMATMAT, 1973; HARTWING, 1974; DAVIES, 1975; ROWE et al., 1975; NIXON et al., 1976; ROWE & SMITH, 1977; SMITH et al., 1978) y los aportes de aguas terrígenas (HARDY & GUNTHER, 1935; HARGRAVES, 1970). El resultado general de estos fenómenos es un enriquecimiento costero de fitoplancton que da origen a un gradiente positivo de biomasa zooplanctónica desde el océano hacia la costa.

Numerosos autores han intentado desde hace décadas explicar la naturaleza de este efecto. La primera descripción en donde se acuña dicho fenómeno con el nombre de "efecto de masa de isla" fue realizada por DOTY & OGURY (1956). Encuentran una relación entre el enriquecimiento planctónico a sotavento de Hawai y la presencia de la isla, estableciendo que este efecto consiste en una elevación de la biomasa planctónica alrededor o en zonas próximas a ella. Otros autores han encontrado también evidencias de una elevación de la biomasa planctónica en Hawai (MC GARY, 1955; YOUNT, 1958 como abundancia de sálpidos; GILMARTIN & REVELANTE, 1974); en Barbados (EMERY, 1972; SANDER et al., 1973; SANDER, 1981); en Bermudas (MOORE, 1949); en las islas de Palau y Jap en el

Pacífico central (TOKIOTA, 1942); en las islas Marquesas en Pacífico central (JONES, 1962). Sin embargo, otros no observan indicios o evidencias concluyentes de un enriquecimiento debido a este efecto (KING & HIDA, 1954 en Hawai; KING & HIDA, 1957a en Hawai; KING & HIDA, 1957b en la isla de Palmira en el Pacífico central; HOLMES & BLACKBURN, 1960 en las islas de Clarion, Clipperton y Cocos en el Pacífico Este; BENNET & SHAEFER, 1960 en la isla de Revilla Gigedo en el Pacífico central; BOURRET et al., 1979 en el atolón de Mururoa en el Pacífico; DANDONNEAU & CHARDY, 1985 en el Archipiélago de Tuamutu en el Pacífico sur).

No obstante, las evidencias de este efecto tienen lugar de forma desigual. Así, algunos autores encuentran el efecto como un aumento de biomasa fitoplanctónica (TOWNSEND et al., 1983, en las islas Monhegan en el Golfo de Maine; DANDONNEAU & CHARPY, 1985, en las islas de Vanuatu, Fidji, Tonga y Samoa en el Pacífico sur); como un incremento en la concentración de nutrientes (HARDY, 1928 en la isla de Georgia del sur en el Antártico); o como un aumento de larvas de peces (LOBEL & ROBINSON, 1986 en Hawai). Otros observan un aumento de la biomasa de zooplancton, pero no un aumento de la clorofila a (LE BORGNE, 1985 en la isla de Maré en el Pacífico sur).

El paso de la corriente produce en su choque con las islas una serie de perturbaciones en la estructura física

de la columna de agua. Entre ellas, se han descrito procesos de mezcla vertical por rotura del sistema de dos capas delimitadas por la termoclina y por el choque de ondas internas, además de procesos de formación de remolinos o sistemas de remolinos. En este sentido, HEYWOOD *et al.*, (1990) presentan los resultados de un estudio experimental sobre el flujo alrededor de islas oceánicas, donde la influencia de la marea y la fricción con el fondo son menos importantes. De experimentos teóricos obtienen, con un número de Reynolds bajo (aprox. 1), que el flujo de la corriente rodea a la isla y no tiene lugar la formación de remolinos o efectos de sombra. Un incremento en el número de Reynolds (1-70) produce la formación de remolinos inmediatamente detrás del obstáculo. Estos remolinos, atrapados, forman parejas con giros de rotación opuestos. Un valor elevado del número de Reynolds (>70) genera un sistema de remolinos a sotavento de la isla, que se van desprendiendo y alejando hasta disiparse progresivamente. En el muestreo que realizaron sobre las pequeñas islas oceánicas de Aldabra y Cosmoledo en el Indico, los resultados teóricos coincidieron con los hallados en el muestreo. Una corriente con velocidad moderada permite la aparición de remolinos atrapados a sotavento de la isla, mientras que con corrientes de baja velocidad no se observa formación de remolinos detrás de las islas. De esta manera para una isla oceánica situada en una región con corrientes moderadas o fuertes el efecto de masa de isla supone una importante contribución a la productividad y potencial

pesquero del área. Por último, GRINDLEY & DAVID (1985) hacen notar la acción del viento como un factor causativo en la aparición de afloramientos a sotavento de las islas.

Los productores secundarios juegan un papel importante como amplificadores de determinados procesos físicos dada su mayor permanencia en el medio. Por ello, nos propusimos el estudio de los fenómenos de enriquecimiento alrededor de Gran Canaria, motivados por la presencia de un efecto de masa de isla, mediante el análisis de la biomasa y actividad metabólica del zooplancton. La localización espacial y temporal de los máximos de biomasa y de actividad metabólica del zooplancton, así como la descripción de los procesos que los originan constituye el principal objetivo del presente trabajo.

Primeramente abordamos el estudio de los fenómenos de enriquecimiento costero relacionados con los procesos de mezcla vertical sobre la plataforma, en los bordes de la isla. Estas son zonas donde el viento se acelera al chocar con el sistema insular. De esta manera estudiamos la influencia de la acción del viento en los procesos de formación de las estelas y su efecto en los fenómenos de acumulación de biomasa y núcleos de actividad metabólica del zooplancton entre áreas batidas por el viento y áreas de calma. Dichas estelas son producidas por el calentamiento superficial de la masa de agua al abrigo de los vientos

Alisios. Asimismo estudiamos la distribución vertical del mesozooplancton como paso fundamental en el conocimiento del funcionamiento de esta comunidad, en una estación situada en el borde del talúd y dentro de la estela de la isla.

Por otra parte, estudiamos la presencia de sistemas de remolinos a sotavento de la isla como factores de enriquecimiento de tipo oceánico que no habían sido descritos con anterioridad mediante medidas "in situ". La descripción de un sistema de remolinos a sotavento de Gran Canaria supone un importante avance en el conocimiento de los procesos de enriquecimiento originados como consecuencia de un efecto de masa de isla.

Como índice de la actividad metabólica de la comunidad zooplanctónica hemos utilizado la medida de la actividad de las moléculas que regulan la fisiología: las enzimas. La observación instantánea de los sistemas enzimáticos en un organismo nos procura una imagen fisiológica de los ecosistemas (HERNANDEZ-LEON, 1986).

Dado que la respiración es un claro índice de la actividad fisiológica de una población, el conocimiento del consumo de oxígeno es esencial para conocer y estudiar los procesos implicados en la producción secundaria y en la transferencia de energía debida al zooplancton en los ecosistemas marinos. La respiración determina la

potencialidad de producción neta así como su eficiencia (MARGALEF, 1982). En este sentido, utilizamos la técnica bioquímica basada en el estudio de las enzimas que controlan la respiración celular a través de la actividad del Sistema de Transporte de Electrones (ETS) de mitocondrias y microsomas como índice de la potencialidad respiratoria de la comunidad zooplanctónica en aguas de Canarias.

La crítica más importante a este método es la de ser sólo un índice y no un parámetro cuantitativo, por lo que se hace necesario la calibración mediante incubaciones en condiciones óptimas y obteniendo su relación con los índices bioquímicos (BAMSTED, 1979, 1980; BIDIGARE et al., 1982; KING y PACKARD, 1975; IKEDA et al., 1980, 1981; FINLAY et al., 1983; HERNANDEZ-LEON, 1986). Con este propósito realizamos numerosos ensayos encaminados hacia el estudio del cociente R/ETS durante el ciclo de vida de los organismos, para lo cual utilizamos Artemia salina en cultivos controlados, además de incubaciones de zooplancton en las diversas campañas efectuadas. Debido a la variabilidad observada, se estudió la influencia del gradiente de temperatura y de la talla de los animales en las variaciones de este cociente.

Por último, y dado que en una campaña oceanográfica es esencial que la información producida en los diferentes muestreos pueda estar disponible a la mayor brevedad posible,

reduciendo al mínimo el tiempo empleado en la obtención de los resultados, se han realizado también una serie de ensayos con el objeto de optimizar el método del sistema de transporte de electrones.

MATERIAL Y METODOS

2.1 CAMPAÑAS Y ESTACIONES

Este trabajo es el resultado de un conjunto de campañas oceanográficas realizadas entre Octubre de 1986 y Junio de 1990, donde se incluyen diferentes muestreos alrededor de la isla de Gran Canaria.

Entre Noviembre de 1986 y Mayo de 1987, incluido en el proyecto de investigación "Estudio ecológico del litoral de Veneguera y áreas adyacentes (costa oeste de Gran Canaria)" subvencionado por la Concejería de Educación y Ciencia del Gobierno Autónomo de Canarias, se llevó a cabo el programa "Veneguera". Este muestreo fue realizado con periodicidad mensual, a bordo del pesquero artesanal "Juan Ramón" y del buque oceanográfico "Islas Canarias" (Febrero 1987). Se eligió la zona suroeste de Gran Canaria, situada entre los $28^{\circ}46'N$, $15^{\circ}42'W$ y $28^{\circ}01'N$, $15^{\circ}49'W$, por ser esta una zona óptima para observar el efecto de masa de isla, y en especial la zona de cizallamiento del campo de vientos. Fueron realizadas siete estaciones (figura 1), distribuidas en la zona de calma (estaciones 1 y 7), la zona de turbulencia (estaciones 3 y 4) y la zona de cizallamiento del campo de vientos (estaciones 2, 5 y 6), configurando dos radiales paralelas a la costa. La radial 1, con profundidades entre 40-50 m, comprende las estaciones 1, 2, 3 y 7 mientras

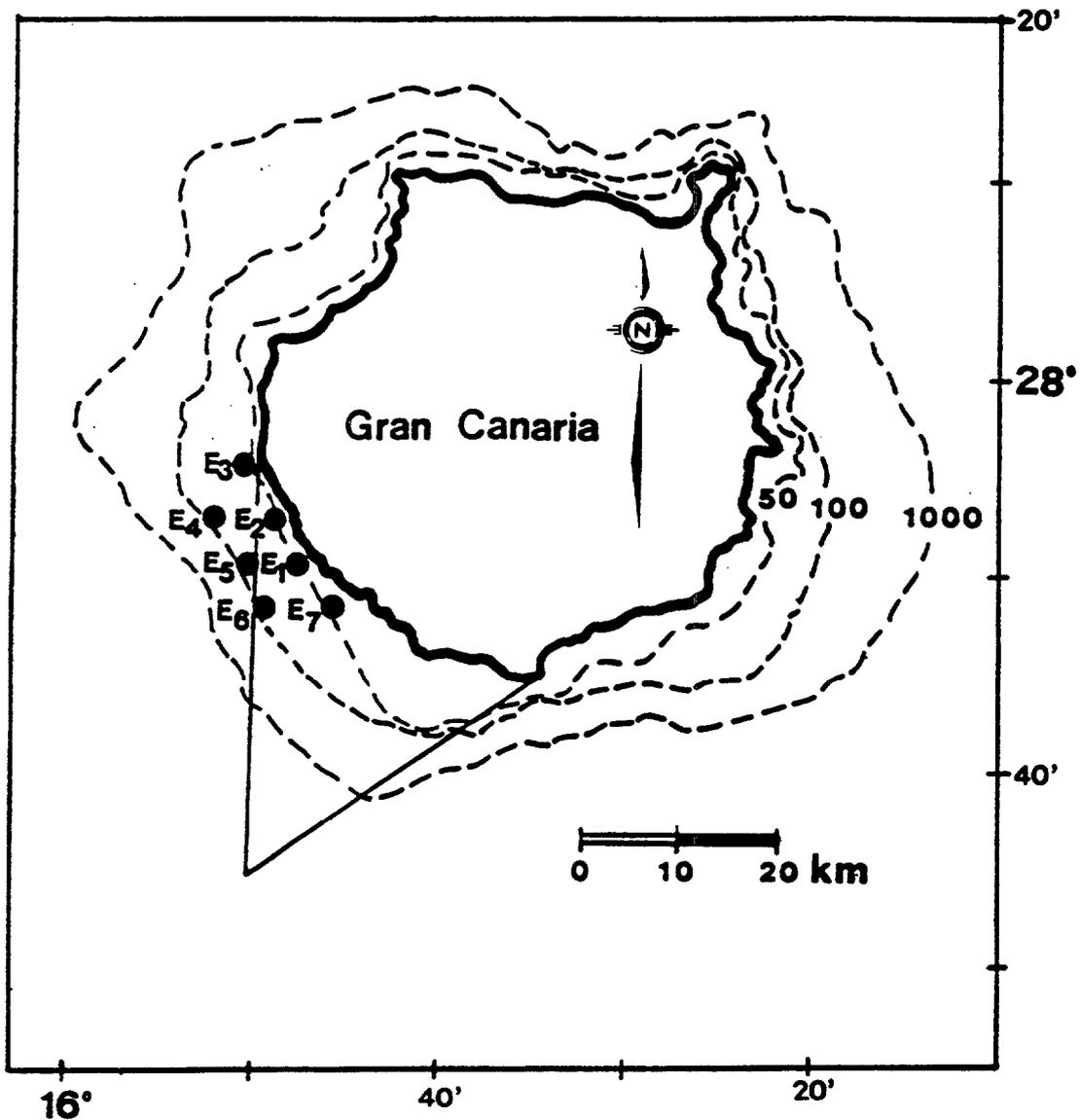


Figura 1.- Los vientos Alisios juegan un importante papel en el desarrollo de una estela de aguas cálidas y en calma al sur de la isla. Las estaciones muestreadas durante el programa "Veneguera" se distribuyeron a ambos lados de la estela y en la zona de cizallamiento del campo de vientos.

que la radial 2 (estaciones 4, 5 y 6) alcanzaba profundidades de 80-90 m.

El programa que denominamos "Venexp" se realizó también dentro del proyecto de investigación anteriormente citado y fue desarrollado entre Noviembre de 1987 y Junio de 1988 a bordo del pesquero artesanal "Juan Ramón". En esta ocasión el muestreo fue realizado en una estación situada a tres millas frente a la costa de Veneguera (suroeste de Gran Canaria), en el borde del talúd (125-150 m) y en el área de calma a sotavento de la isla (figura 2). En dicha estación se llevó a cabo un estudio de la distribución vertical de la comunidad zooplanctónica con una resolución de 25 m.

Durante el período comprendido entre Noviembre de 1988 y Junio de 1989 se efectuó el programa denominado "Taliarte", en donde se muestreó una estación costera (fondo de 50 m) situada al este de la isla (bahía de Melenara) y encuadrada en una zona situada en el área de barlovento de la isla (figura 3). En esta zona el efecto de turbulencia producido por los vientos Alisios es de importancia. Para la realización de este estudio se utilizó la pequeña embarcación de la Facultad de Ciencias del Mar, con la que se realizaron muestreos quincenales o semanales durante los meses de Febrero y Marzo de 1989.

Dentro del proyecto denominado "Efecto de Masa de

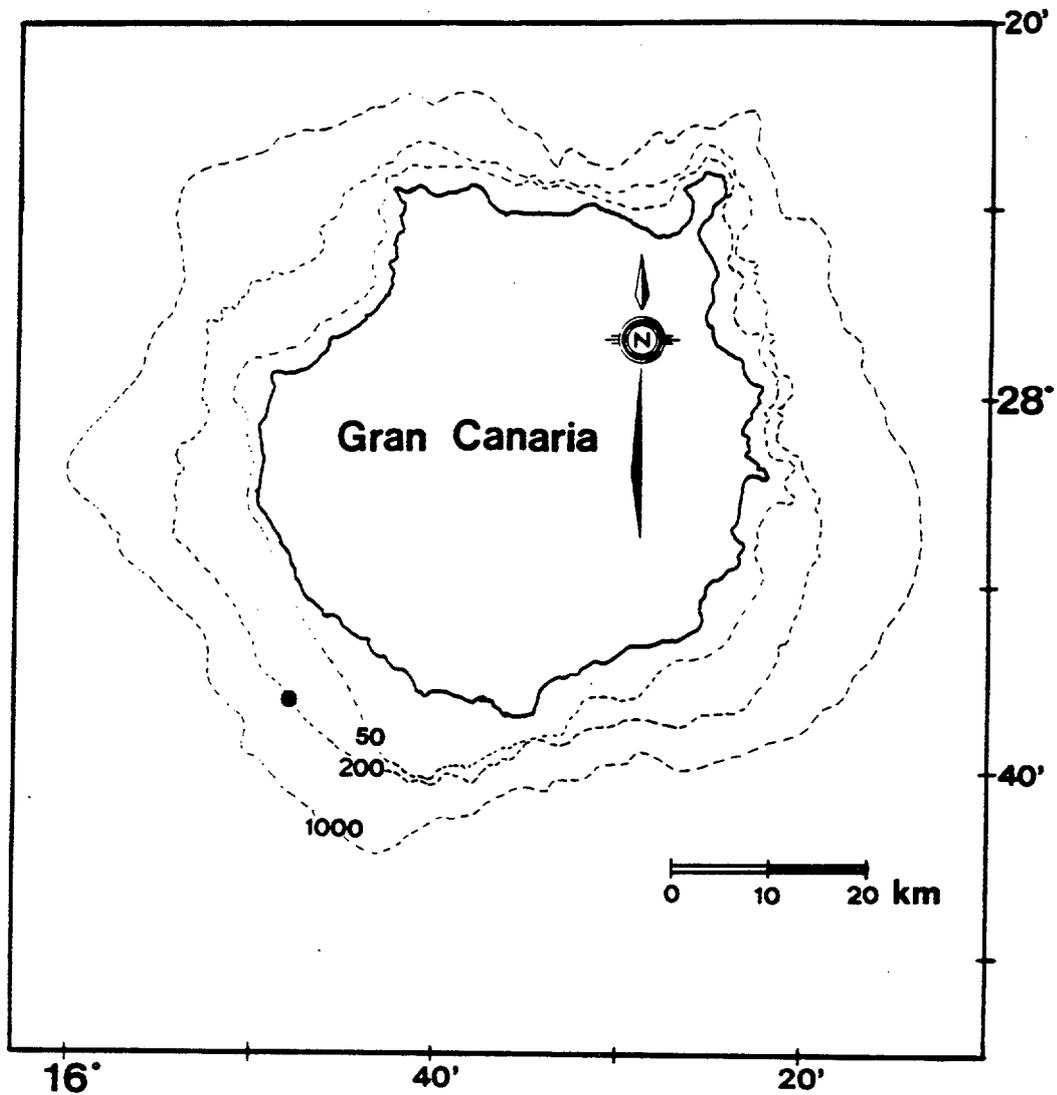


Figura 2.- Posición de la estación muestreada durante el programa "Venexp". Se encuentra incluida en una zona típicamente de calma y en el borde del talud.

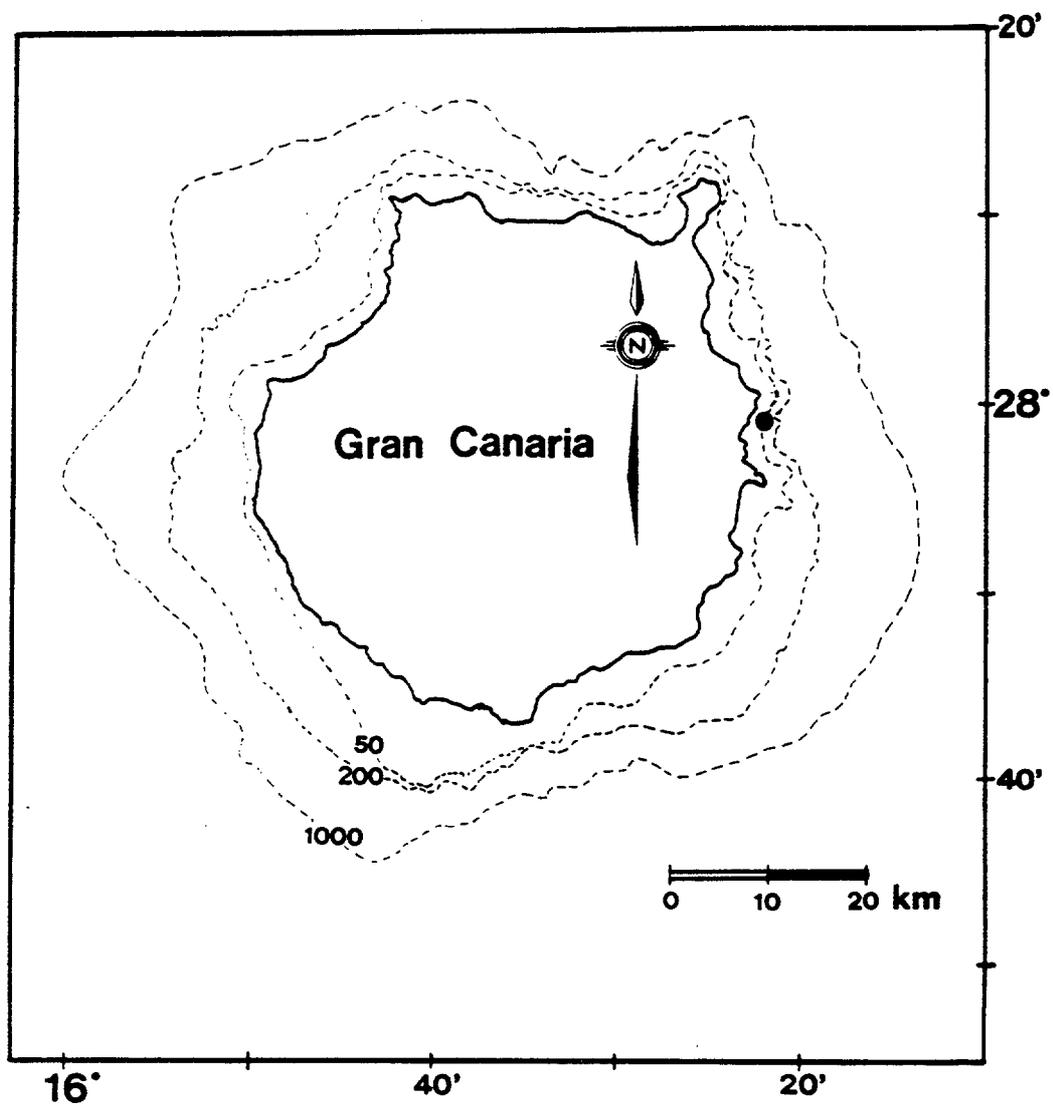


Figura 3.- Posición de la estación muestreada durante el programa "Taliarte". Dicha estación se encuentra en una zona típicamente influenciada por la acción del viento.

Isla en el Archipiélago Canario" (EMIAC), subvencionado por la Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología del Ministerio de Educación y Ciencia, se han llevado a cabo tres campañas. Dos de ellas, en Mayo de 1987 y Febrero de 1990, a bordo de una patrullera de la Armada entre los $27^{\circ}47'N$, $15^{\circ}51'W$ y los $27^{\circ}39'N$, $16^{\circ}21'W$, configurando una radial desde la costa hasta la isóbata de 3000 m (figuras 4 y 5). Entre el 5 y el 17 de Junio 1990 se realizó la campaña EMIAC 9006 ($28^{\circ}20' N$, $17^{\circ}30' W$ y $27^{\circ}10' N$, $15^{\circ}00' W$) a bordo del B/O "García del Cid" (figura 6). El objetivo de estas campañas fue el estudio de los fenómenos oceanográficos debidos a la influencia de la isla, así como la formación de remolinos al sur de la misma y el efecto que producen en la biomasa y actividad del sistema de transporte de electrones en el micro y mesozooplancton.

Por último, y gracias a una invitación por parte de miembros del Instituto de Investigaciones Marinas de Rostock (Alemania), se llevaron a cabo dos campañas oceanográficas a bordo del B/O "Alexander Von Humboldt". La primera de ellas, denominada ATLEX'89, tuvo lugar del 28 Agosto al 24 de Septiembre 1989 en el Atlántico Central, en el paralelo $21^{\circ}N$ y entre 15 y $48^{\circ}W$. La segunda, denominada BALTEX'90, fue llevada a cabo en el mar Báltico ($50-60^{\circ}N$ y $11-26^{\circ}E$), entre el 7 y el 27 de Mayo 1990. De los datos de estos cruceros, realizados por miembros de nuestro equipo de investigación, incluimos únicamente en este trabajo aquellos resultados de

MAPA DE ESTACIONES

EMIAC 8905
5 MAYO

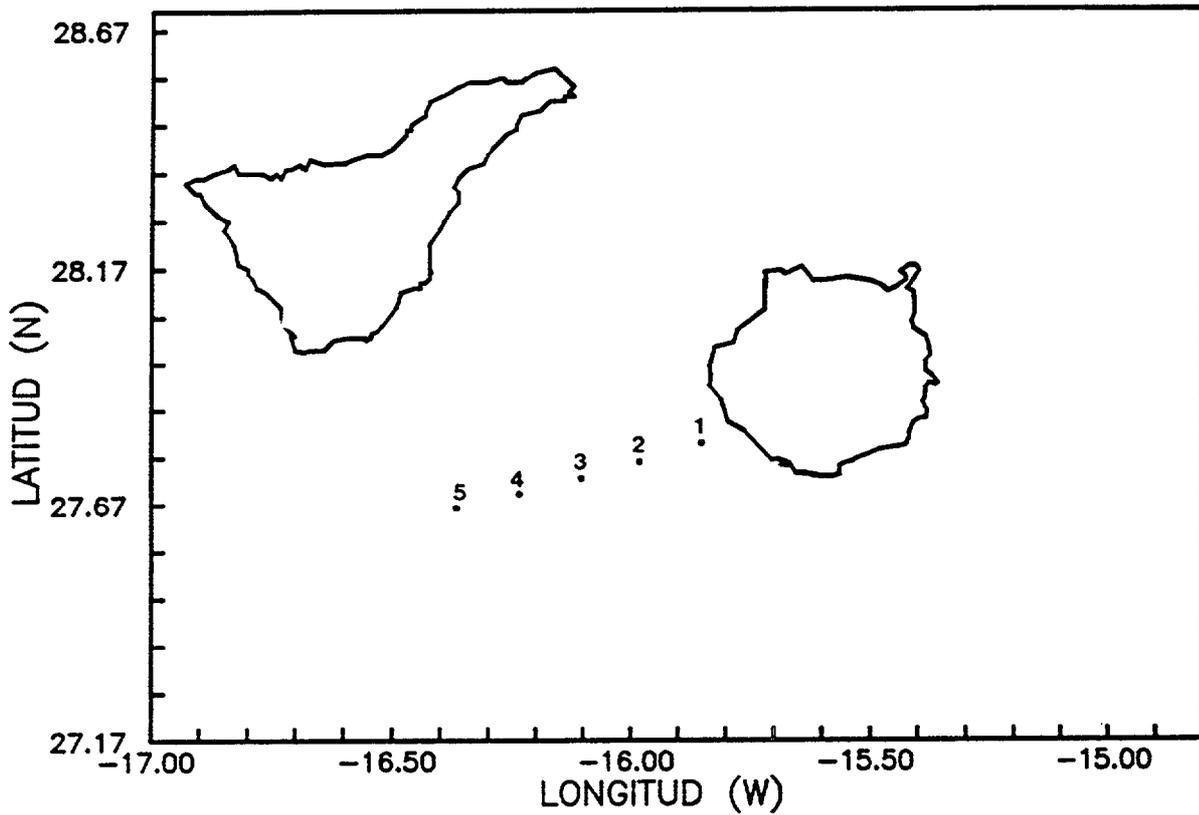


Figura 4.- Situación de las estaciones en la radial "EMIAC 8905".

MAPA DE ESTACIONES

EMIAC 9002

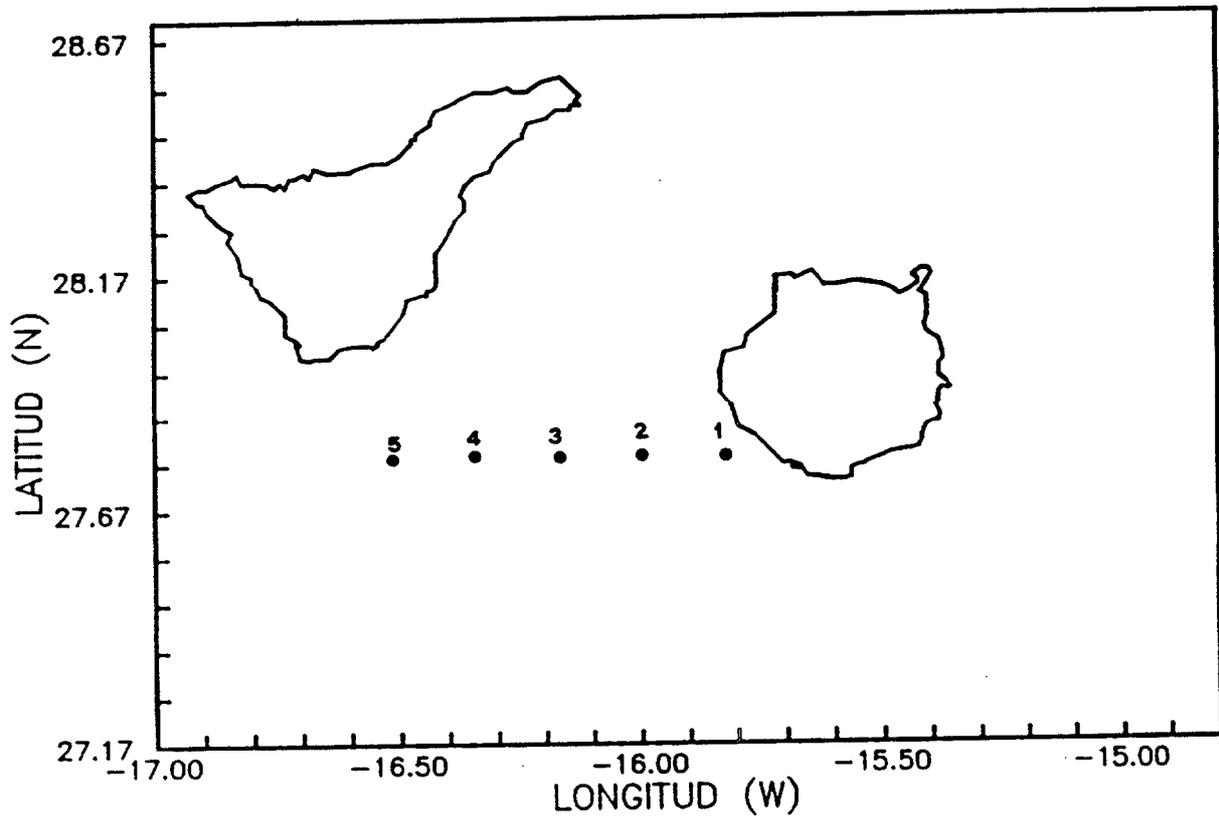


Figura 5.- Situación de las estaciones en la radial

EMIAC 9002

MAPA DE ESTACIONES

EMIAC 9006

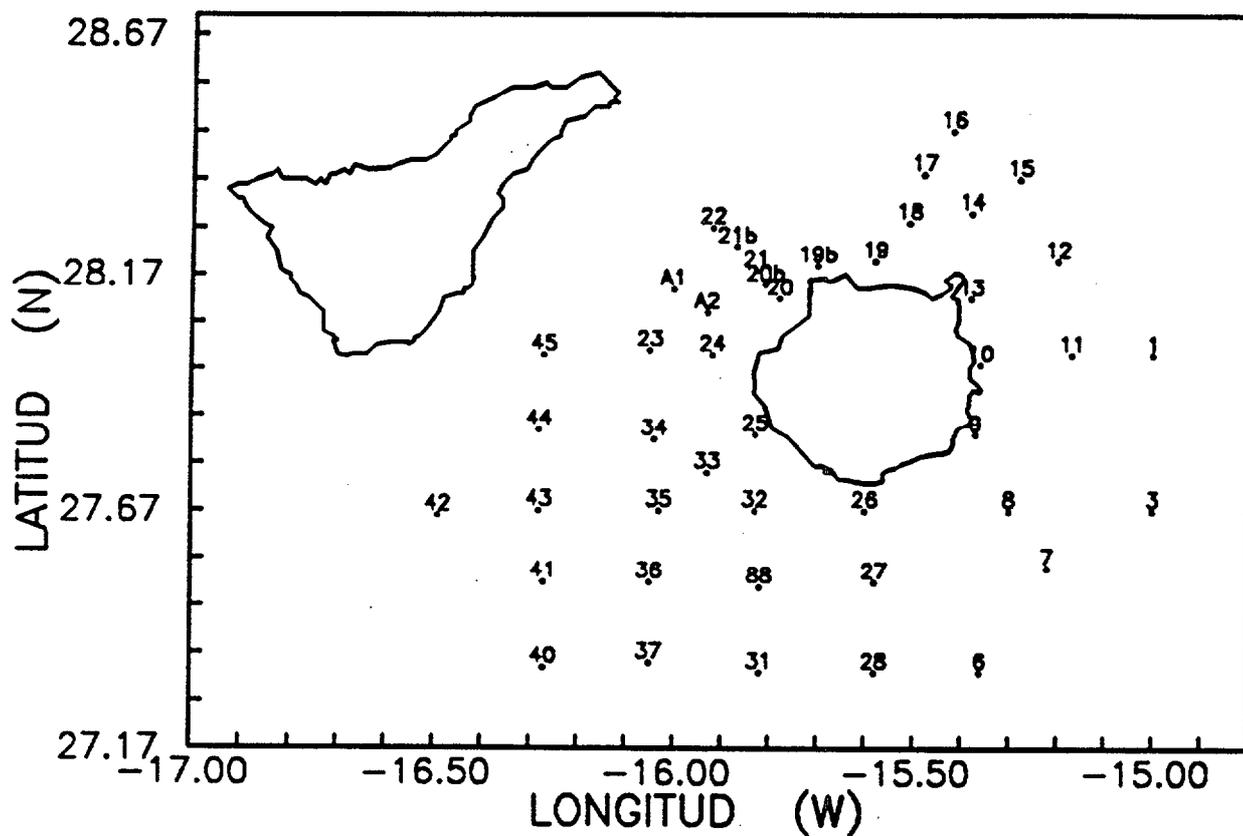


Figura 6.- Area de muestreo realizada durante la campaña "EMIAC 9006".

las experiencias destinadas a determinar la relación entre la medida de la respiración, hallada por el método clásico, y la actividad del sistema de transporte de electrones.

2.2 TOMA DE MUESTRAS Y CONSERVACION DE LAS MISMAS

Para la toma de muestras de zooplancton se utilizaron redes WP-2 de los tipos doble y triple, versiones de la red WP-2 estándar (UNESCO, 1968), aconsejada para evaluaciones de biomasa en pescas de tipo vertical. La ventaja que ofrecen estas redes adosadas es la posibilidad de obtener, en una misma pesca vertical, muestras de zooplancton muy similares. Por otra parte, las bridas están dispuestas de tal manera que no producen turbulencias en la boca de la red. La utilización de una u otra red se llevó a cabo en función del número de replicados requeridos. Asimismo, para la obtención de ejemplares vivos destinados a la realización de experiencias de incubación, se utilizó la red WP-2 estándar provista de un colector de gran capacidad. La luz de malla utilizada en las redes fue de $200\mu\text{m}$ (Nylon Nyltal XXX), salvo para la campaña EMIAC 9006, en la que se utilizaron redes de $100\mu\text{m}$ del mismo material. El volumen de agua filtrado por la red se obtuvo teniendo en cuenta una eficiencia del 94% calculada para esta red (UNESCO, 1968), el área de la boca de la red (0.25 m^2) y el espacio recorrido.

Para efectuar la maniobra de pesca, la red fue bajada verticalmente hasta la profundidad deseada e izada posteriormente a velocidad constante. Una vez en superficie la red fue lavada, procurando que todos los organismos pasaran al colector. En la realización de pescas fraccionadas se empleó un mecanismo de liberación de la embocadura de la red, con lo cual las redes quedaban estranguladas, impidiendo la filtración. El contenido de los colectores fue filtrado utilizando un paño de la misma o inferior luz de malla a la empleada en la red. En la campaña EMIAC 9006 la muestra se hizo pasar por diferentes tamices, fraccionando en las siguientes clases de tallas: 100-200 μm , 200-500 μm , 500-1000 μm y $> 1000 \mu\text{m}$. El material retenido fue procesado de distinta manera en función de su posterior aplicación. Las muestras utilizadas para recuentos taxonómicos se fijaron en formol al 4% y las muestras destinadas para la determinación de biomasa proteica y para el análisis de la actividad del sistema de transporte de electrones (ETS), fueron congeladas inmediatamente en nitrógeno líquido (-196°C) para preservar la actividad enzimática.

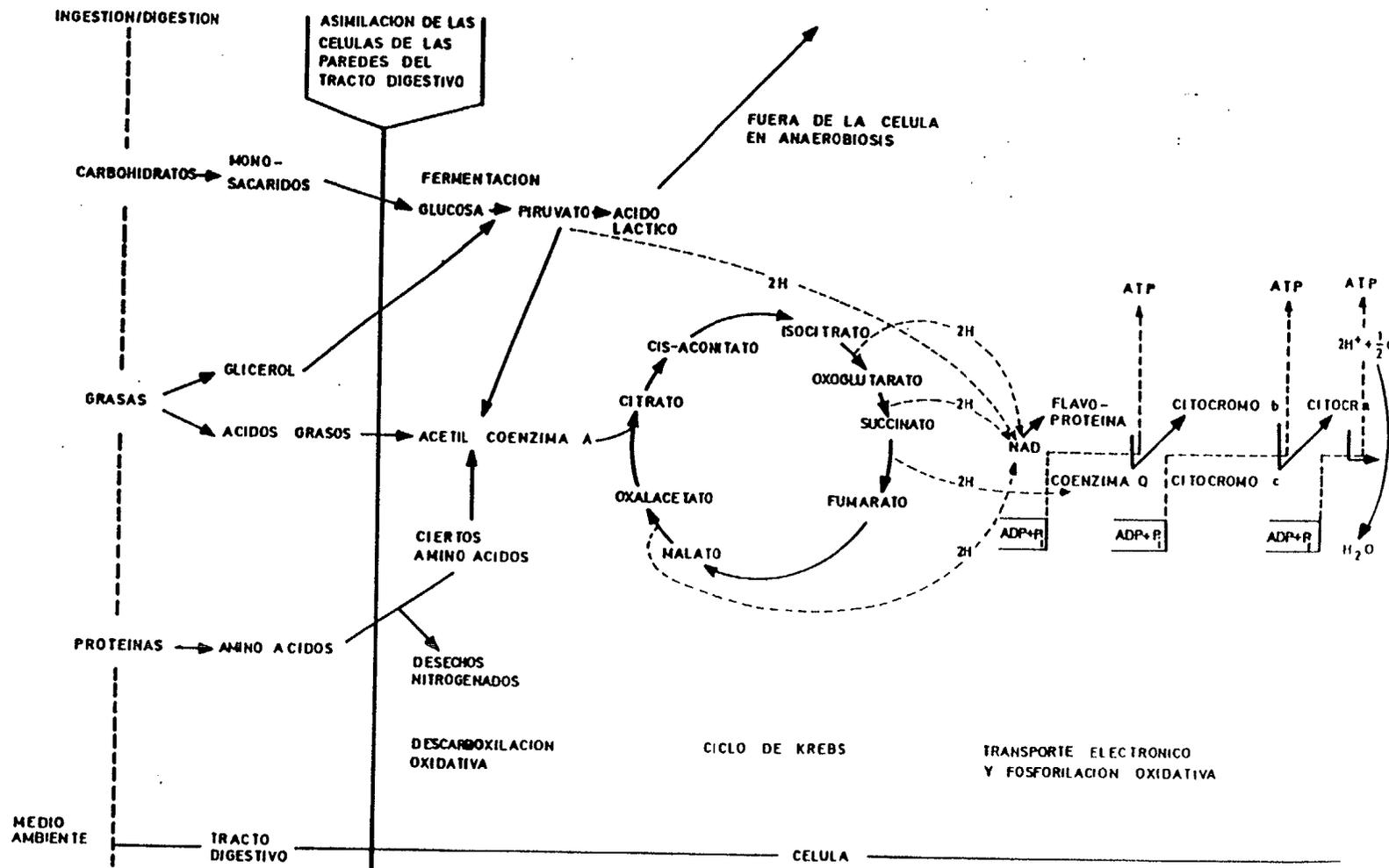
2.3 MEDIDA DE LA ACTIVIDAD DE LAS ENZIMAS DEL SISTEMA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES

La respiración es un proceso fundamental para el mantenimiento de la vida celular: los seres vivos toman energía del exterior en forma de lípidos, proteínas y

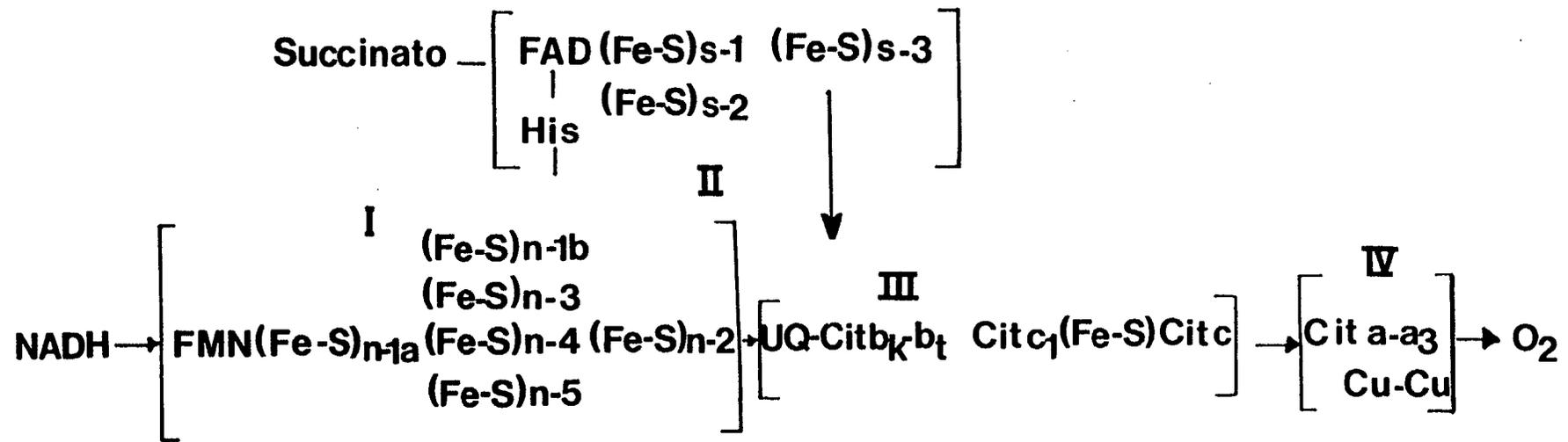
carbohidratos, procediendo a la oxidación de estos sustratos en lo que se denomina Metabolismo Energético.

El propósito de la fosforilación oxidativa es generar energía en forma de Adenosín Trifosfato (ATP), siendo por tanto fundamental para todos los aspectos de la vida celular en los organismos aeróbicos, ya que es su principal fuente de energía útil. Este proceso, responsable del 90% del oxígeno consumido, está basado en el flujo de los pares de electrones derivados de los intermediarios del ciclo del ácido tricarbóxico. Dichos electrones circulan a lo largo de una cadena constituida por cuatro complejos enzimáticos de transporte de electrones, con niveles de energía sucesivamente inferiores. Además existe un quinto complejo, la ATPasa mitocondrial, encargada exclusivamente de la fosforilación del ADP y que produce tres moléculas de ATP por cada par de electrones que pasan a través de la cadena (esquema 1). Estos complejos enzimáticos se encuentran en la membrana interna mitocondrial y no actúan de manera lineal como una cadena, sino que se encuentran en una distribución de tipo "random" (PACKARD, 1985), es decir, ambos sustratos pueden combinarse con la enzima para actuar en primer lugar. Existe también otro sistema de transporte electrónico, de menor importancia y no ligado a una fosforilación oxidativa, en los microsomas.

La organización de los cuatro complejos se describe



ESQUEMA 1.- Organigrama respiratorio. Tomado de HERNANDEZ-LEON, 1986.



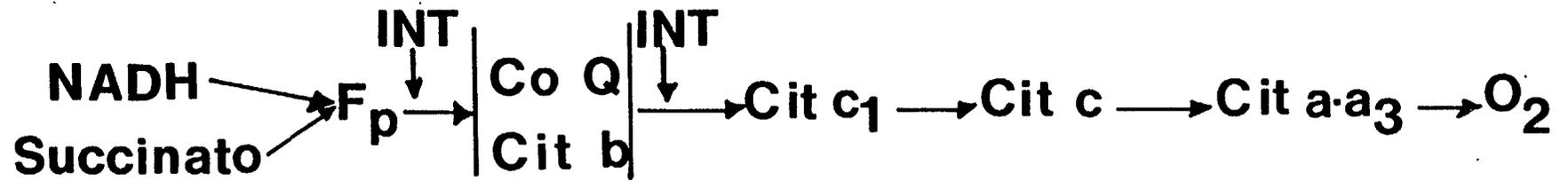
ESQUEMA 2.- Modelo de flujo de electrones entre los donantes electrónicos y el receptor final (oxígeno) en la cadena respiratoria mitocondrial. El esquema muestra la organización del Sistema de Transporte de Electrones en cuatro complejos enzimáticos. Según CHANCE, 1977.

mejor como un sistema multienzimático que como una cadena (PACKARD, 1985). El primer complejo está formado por NADH oxidasa, flavin mononucleótido (FMN) y proteínas de hierro y azufre, y en donde se transfieren los electrones desde el NADH hasta la ubiquinona. El segundo está compuesto por succinato deshidrogenasa (SDH), flavín-adenín dinucleotido (FAD) y proteínas de hierro y azufre, que transfieren los electrones desde el succinato a la ubiquinona. El tercer complejo esta integrado por los citocromos b y c, y proteínas de hierro y azufre, siendo éste él que transfiere los electrones desde la ubiquinona al citocromo c. El cuarto complejo consiste en la citocromo c oxidasa, que transfiere los electrones desde el citocromo c al oxígeno molecular, último aceptor electrónico de la respiración (esquema 2). Como resultado de estos procesos se conserva gran parte de la energía libre de los electrones en forma de energía del enlace fosfato del ATP (LEHNINGER, 1972), además de producirse carbono para la biosíntesis de material celular y las formas reducidas NADH y NADPH para el mantenimiento del metabolismo celular.

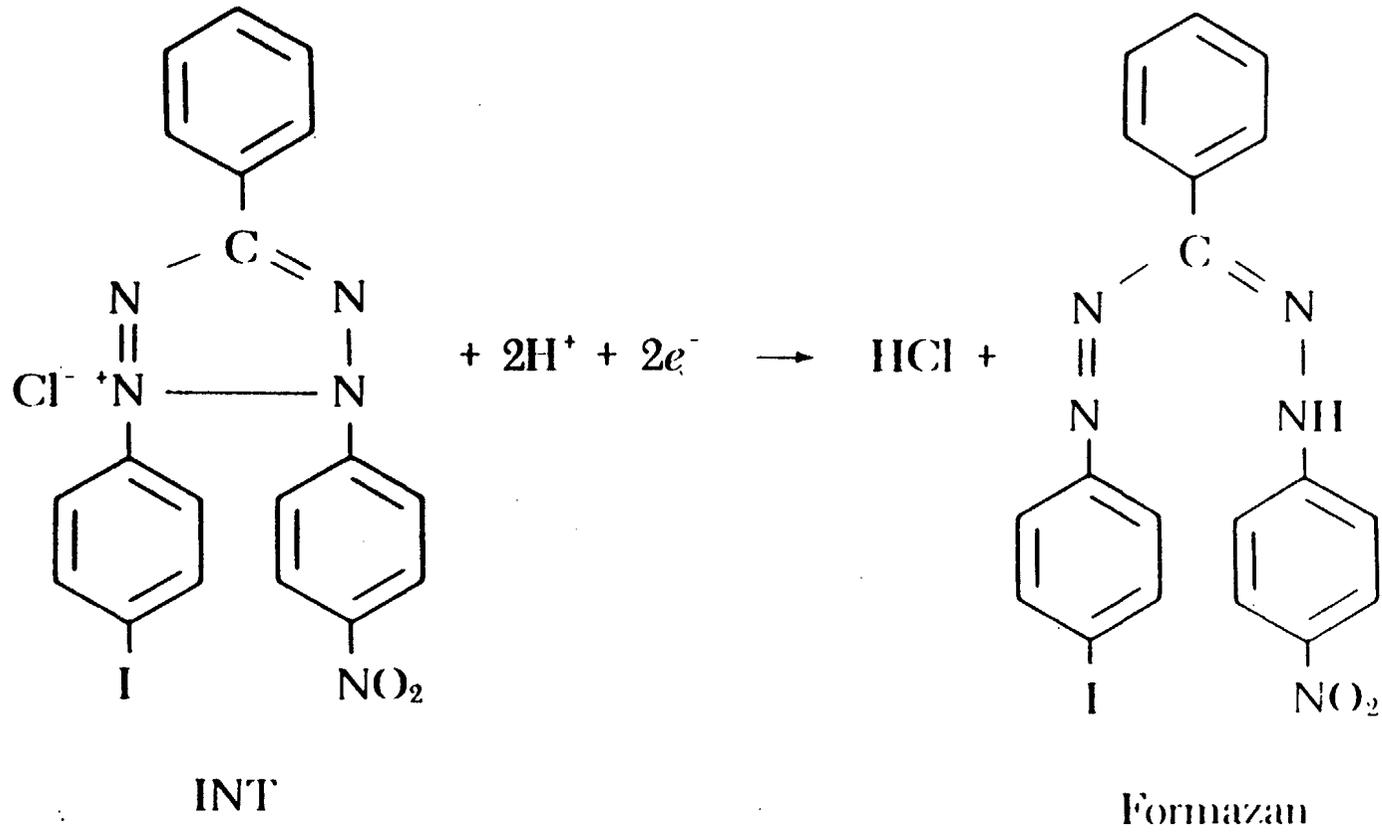
El ETS ha sido aplicado a diferentes tipos de organismos y comunidades: ciliados (FINLAY et al., 1983); fitoplancton (KENNER & AHMED, 1975; PACKARD, 1971, 1985; PACKARD & WILLIAMS, 1981; PACKARD et al., 1983; SPAN, 1986); bacterias (CRISTENSEN et al., 1980); organismos del sedimento (OLANCZUCK-NEYMAN & VOSJAN, 1977; CRISTENSEN & PACKARD,

1977; PAMATMAT et al., 1981; VOSJAN, 1982d; BROBERG, 1985); zooplancton (PACKARD et al., 1974; KING & PACKARD, 1975; OWENS & KING, 1975; BAMSTED, 1979, 1980; IKEDA & SKJOLDAL, 1980; IKEDA & FAY, 1981; BIDIGARE et al., 1982; KING, 1984; HERNANDEZ-LEON, 1986, 1987, 1988a y b; ARISTEGUI et al., 1989).

Este método fue descrito de forma preliminar por CURL & SANDBERG (1961), quienes sólo estudiaron la actividad enzimática debida a la succinato deshidrogenasa (SDH). En la pasada década el ensayo fue mejorado progresivamente. PACKARD et al. (1971) incorporó al medio los sustratos NADH, NADPH (como sustrato para la cadena de transporte electrónico no fosforilante de los microsomas) y Succinato, así como seleccionó un sustrato apropiado como aceptor final de electrones, la sal de tetrazolium 2- (4 - iodofenil) - 3 - (4 - nitrofenil) - 5 - cloruro de feniltetrazolium (INT) cuyo lugar de actuación se representa en el esquema 3. Este compuesto se reduce al tomar dos electrones, formando un compuesto coloreado (formazan). Por lo tanto, estequiométricamente dos moles de formazan son equivalentes a un mol de oxígeno consumido (esquema 4). OWENS y KING (1975) realizaron una nueva mejora al emplear Triton X-100, el cual facilita la solubilidad de las enzimas de la cadena respiratoria y favorece la reducción del INT. KENNER & AHMED (1975) y PACKARD & WILLIAMS (1981) realizaron ensayos sobre el tiempo óptimo necesario para la reducción del INT y su



ESQUEMA 3.- Lugares potenciales de actuación del INT en la cadena respiratoria. Según PACKARD, 1985.



ESQUEMA 4.- Reducción del INT al compuesto coloreado formazan. Según PACKARD, 1985.

determinación espectrofotométrica. Para la unificación de las diferentes versiones del método y la comparación entre resultados, CRISTENSEN & PACKARD (1979), propusieron un factor de interconversión.

El método descrito a continuación está basado en el propuesto por PACKARD (1969) y modificado por KENNER & AHMED (1975). Se realizó el homogeneizado de la muestra en teflón-cristal a 1500 r.p.m. con 3 ml de tampón de homogeneizado, durante 2 minutos en un baño de hielo. Se impidió durante el proceso de homogeneizado la formación de burbujas para evitar una pérdida de actividad enzimática (PACKARD, 1971). El tampón de homogeneizado utilizado contenía 75 μM MgSO_4 , 0.2% (v/v) de Tritón X-100 (Sigma Che. Co.), 0.15% (p/v) de polyvinyl pyrrolidone (PVP), 50 mM de tampón fosfato sódico pH 8.0 y 2 mM de NaCN en agua bidestilada MILLI-Q. El cianuro actúa como un inhibidor del transporte de electrones en su última fase, desde el citocromo a_3 al oxígeno (CAMERINO & KING, 1966), evitando de esta manera una pérdida de electrones hacia el proceso de reducción del oxígeno.

Después de leer el volumen total de homogeneizado, la muestra fue mantenida en baño de hielo (0-4°C). El ensayo se efectuó en 3 ml de solución sustrato conteniendo 0.2% (v/v) de Tritón X-100, 50 mM de tampón fosfato sódico pH 8.0, 0.133 M de succinato disódico, 0.835 mM de nicotín-adenín-dinucleótido reducido (NADH) y 0.24 mM de nicotín-adenín-

dinucleótido fosfato reducido (NADPH). Una alícuota del homogeneizado fue introducida en el medio que contiene los sustratos, añadiéndole una solución de INT 4 mM. Inmediatamente fue incubada en oscuridad a 18°C durante 20 minutos. Transcurrido este tiempo la reacción de reducción del INT fue detenida con una solución "Quench" conteniendo una parte de ácido fosfórico 0.1 M y otra de formaldehído al 36%. Normalmente se han utilizado los siguientes volúmenes: 1 ml de muestra, con un factor de dilución dependiente de la biomasa existente, 3 ml de solución sustrato, 1 ml de solución INT y 1 ml de solución "Quench", resultando un volumen final de 6 ml.

De igual manera, se realizó un ensayo blanco para cada muestra, en el cual el homogeneizado fue puesto en presencia de INT en una solución de tampón fosfato 0.1 M. Además se efectuó un blanco de reactivos (sin extracto de homogeneizado) para comprobar su influencia en el valor final de absorbancia (reducción no enzimática del INT).

Una vez parada la reacción, la muestra fue centrifugada en frío (0-4°C) durante 10 minutos a 4000 r.p.m., determinando el volumen final del ensayo y del blanco. La absorbancia fue medida en un espectrofotómetro PERKIN-ELMER modelo 551S en cubetas de un centímetro de paso, a 490 nm, utilizando la longitud de onda de 750 nm como línea base.

El cálculo de actividades se realizó empleando la fórmula: $ETS = 60 \cdot H \cdot AS \cdot COD / INT / T / L / F$ donde $COD = (AOD \cdot AS - BOD \cdot BS - FOD \cdot FS) / AS$, siendo H el volumen de homogeneizado, AS el volumen del ensayo, BS el volumen del blanco, FS el volumen del filtro después de centrifugar, OD la diferencia de absorbancia entre la lectura a 490 nm y a 750 nm, AOD la absorbancia del ensayo, BOD la del blanco, FOD la de los reactivos solos, T el tiempo de incubación en minutos, F el volumen del homogeneizado utilizado en el ensayo (en ml), L el paso de la cubeta del espectrofotómetro (1 cm); 60 convierte los minutos en horas e INT es el valor encontrado en la estandarización del INT. Los resultados del ETS vendrán expresados como $\mu l O_2 \cdot l^{-1} \cdot h^{-1}$.

El INT se estandarizó haciendo series de diluciones en las que se utilizó NADH como sustrato, añadiendo a la solución de INT otro aceptor artificial de electrones, el metasulfato de fenazina (PMS) además de Tritón X-100 (NACHLAS et al., 1960). Los diferentes ensayos de cada serie de dilución se incubaron a temperatura ambiente durante un minuto, al término del cual la reacción se paró con tampón ftalato 0.05 M. El color producido fue medido con un espectrofotómetro en cubetas de un centímetro de paso. La pendiente de la recta resultante en la representación de absorbancias frente a concentraciones fue utilizada para el cálculo del factor de estandarización.

Para la corrección de actividades a temperatura "in situ" se utilizó la ecuación de Arrhenius que describe la influencia de la temperatura sobre la velocidad de las reacciones químicas. De esta manera, ETS "in situ" = ETS "inc" * EXP (((15000*((1/(273+T"inc")) - (1/(373+ T "in situ")))))/1.9872) donde ETS "inc" es el resultado del ensayo ETS realizado en el laboratorio a la temperatura de incubación (T"inc"), 15000 es la energía de activación en cal·mol⁻¹ (PACKARD et al., 1975), 1.9872 es la constante de los gases en cal·mol⁻¹, y T "in situ" es la temperatura a la cual se encontraba la muestra en el medio natural.

Se han ensayado una serie de modificaciones en el método descrito con el objeto de optimizar determinados procedimientos. Dichas modificaciones serán expuestas en el capítulo 3 de resultados.

2.4 BIOMASA PROTEICA

La biomasa de zooplancton expresada como contenido en proteínas se determinó según el método de LOWRY et al., (1951). Una alícuota del homogeneizado de la muestra fue centrifugada a 4000 r.p.m. durante 10 minutos a una temperatura entre 0-4°C. Del sobrenadante, fue preparada una dilución en agua bidestilada. A 0.5 ml de esta dilución se le añadió un mililitro del reactivo Lowry dejando llevar a temperatura ambiente. Después de 10 minutos fue adicionado un

mililitro del reactivo Folin (en dilución 1:3). Se dejó transcurrir la reacción a temperatura ambiente durante 40 minutos, pasando a leer la absorbancia a 500 nm en un espectrofotómetro con cubetas de un centímetro de paso de luz. En cada determinación se realizó una recta de calibración (con valores comprendidos entre 0.05 y 0.5 mg proteínas. ml^{-1}), utilizando albumina bovina (BSA) como estandar.

Para la determinación de muestras con poca biomasa proteica, el método anterior no resultó ser lo suficientemente sensible, por lo que se empleó la modificación del mismo dada por PETERSON (1977, 1983). Dicha modificación se fundamenta en los mismos principios que el método Lowry, incluyendo además un detergente (Lauril sulfato) que evita los problemas debidos a sustancias que producen turbidez como es el caso del Tritón X-100 empleado en el homogeneizado de las muestras. La sensibilidad de esta versión modificada oscila entre 25 y 100 μg proteínas. ml^{-1} .

2.5 CULTIVOS DE Artemia salina

Para la realización de estos cultivos se utilizaron quistes procedentes de Metaframe (San Francisco Bay Division Newark, California, USA) que fueron incubados en peceras a temperatura constante (25°C) a razón de 200.000 nauplios en 20 litros de agua de mar filtrada y esterilizada. El agua fue renovada diariamente y se suministró como alimento el alga Nanoclorosis sp. a razón de 5000 células por individuo y día. Además se realizaron diversas experiencias utilizando como alimento levadura de pan y levadura de cerveza, aunque en estos casos el índice de mortalidad fue superior al de los individuos alimentados con Nanoclorosis sp.

2.6 INCUBACIONES

Se realizaron diferentes experiencias de incubaciones destinadas a determinar la relación existente entre la medida de la respiración obtenida por el método clásico y la encontrada a través del análisis del sistema de transporte de electrones. Para ello se efectuaron dos tipos de experiencias: (1) incubaciones con Artemia salina, durante un período de 15 días, recogiendo muestras de 500 individuos por triplicado; (2) incubaciones con muestras de zooplancton colectadas directamente en el mar. El material colectado fue mantenido en un recipiente con agua de mar filtrada, durante

un corto período de tiempo. Seguidamente los individuos más activos fueron separados sin ningún criterio de selección de especies, salvo la eliminación de los carnívoros evidentes. En los experimentos realizados durante las campañas ATLEX'89, BALTEX'90 y EMIAC 9006, se realizaron además fraccionamientos por tallas, seleccionando individuos de 100-200 μm , 200-500 μm y 500-1000 μm .

Los organismos seleccionados, fueron transferidos por sifonamiento a recipientes de vidrio de aproximadamente un litro de capacidad y con tapa esmerilada (bell-jars); a su vez se realizaron también experimentos control conteniendo tan sólo agua de mar filtrada. Trás un período de incubación entre 6 y 24 horas, en oscuridad y a temperatura controlada y similar a la del medio, los organismos fueron separados y congelados en nitrógeno líquido (-196°C) para el ensayo ETS y de biomasa como proteínas. Sobre la muestra de agua resultante de la incubación se determinó el contenido de oxígeno utilizando el método Winkler. La diferencia de oxígeno entre los controles y los frascos del experimento proporcionó los valores de respiración.

2.7 MEDIDA DE LA RESPIRACION

Para la medida de la respiración se determinó la concentración de oxígeno según la versión del método Winkler descrita en PARSONS et al. (1984), que básicamente consiste en añadir a la muestra una solución de manganeso divalente seguido de una fuerte alcalinización.

El oxígeno disuelto, rápidamente oxida a una cantidad equivalente de manganeso. Cuando la reacción se acidifica en presencia de iones de iodo, el precipitado de hidróxido de manganeso se dispersa y la cantidad de iones iodo, equivalentes a la cantidad original de oxígeno disuelto en agua, se libera. Este iodo liberado es valorado con una solución estandarizada de tiosulfato, utilizando almidón para facilitar la detección de punto final. Los resultados obtenidos son expresados como $\mu\text{l O}_2 \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$.

Para obtener mayor sensibilidad en esta metodología, la detección de la cantidad de iodo liberado se adaptó al análisis espectrofotométrico. Sin embargo esta modificación no dió muy buenos resultados, dado que la longitud de onda en la que absorbe el iodo se encuentra en el rango de luz ultravioleta (287.5 nm). Posteriormente se intentó aumentar la precisión utilizando una multipipeta de tipo Eppendorf para dispensar el tiosulfato sódico, lo cual nos permitió dosificar volúmenes de $10\mu\text{l}$.

Por último se puso a punto la técnica recomendada por BRYAN, RILEY & WILLIAMS (1976), valorando el contenido total de las botellas, para impedir así la volatización del iodo. Esta tecnología introduce la utilización de una microbureta digital con capacidad de dispensar 0.1 μ l de tiosulfato y de un detector de punto final de valoración por fotometría, conectado a un ordenador IBM PS/2, incrementando considerablemente la precisión del método.

2.8 RECUENTOS TAXONOMICOS

Para el conteo de organismos se subdividió la muestra en pequeñas alícuotas que luego fueron contadas e identificadas bajo un microscopio estereoscópico.

Se ensayó el tipo de subdivisor más apropiado para el tamaño de las muestras obtenidas. Para ello se utilizó la pipeta Stempel, que toma una alícuota de 5 ml del total y el subdivisor Folsom que consiste en ir dividiendo sucesivamente la muestra en dos hasta llegar a un nivel adecuado para su conteo. En nuestro caso se observó que en la subdivisión mediante el Folsom, el nivel 4 resultaba óptimo, lo que representaba 1/16 parte del total de la muestra. Como conclusión de esta experiencia se observó que la pipeta Stempel subestima la abundancia de los individuos de mayor talla con una diferencia de aproximadamente entre el 15 y el

17%, por lo que para las muestras obtenidas resultaba más exacto el subdivisor Folsom.

Las cuatro alícuotas representantes de la 1/16 parte de total fueron contadas y clasificadas en grandes grupos. Los resultados obtenidos fueron expresados como número de animales por metro cúbico y como porcentaje con respecto a la población total.

RESULTADOS

3. OPTIMIZACION DEL MEDODO DEL SISTEMA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES (ETS)

La enorme cantidad de muestras que se generan en una campaña oceanográfica y la poca disponibilidad de tiempo y espacio a bordo, hacen que sea de gran importancia el poder simplificar el método y reducir al mínimo el tiempo empleado, a fin de poder realizar el ensayo casi en "tiempo real". En la actualidad el ensayo del ETS consume demasiado tiempo para ser llevado a cabo a bordo de un barco oceanográfico. Cuando las estaciones se suceden en cortos períodos de tiempo, realizar dicho ensayo se vuelve impracticable. En este sentido fueron realizadas una serie de experiencias con el objeto de encontrar el tiempo máximo de permanencia, sin pérdida significativa de actividad, de una muestra conservada en nitrógeno líquido. De esta manera las muestras quedarían almacenadas hasta llegar al laboratorio, en caso de no poder ser analizadas durante la campaña. Por otro lado, se comprobó la posibilidad de realizar varios homogeneizados y almacenarlos en baño de hielo para posteriormente ser analizados simultáneamente. Este procedimiento nos facilitaría el ahorro de tiempo, indispensable dada la gran cantidad de muestras que se generan.

Asimismo, se llevaron a cabo diversos ensayos basados en la mejora de la extracción enzimática y en la posible eliminación del filtro de fibra de vidrio utilizado en el segundo homogeneizado de la muestra. De esta manera se evitarían los problemas de turbidez en el ensayo de proteínas, ocasionados en muestras con poca biomasa.

También se diseñaron experiencias sobre la influencia de la centrifugación previa o posterior al ensayo, lo cual permitiría la posibilidad de automatizar en el futuro el método. La profundización en el conocimiento de los mecanismos de actuación de los complejos enzimáticos implicados en los procesos de respiración celular, es otro de los objetivos de este estudio. Ello nos ayudará a comprender los mecanismos de actuación enzimática, importante en la optimización del método.

3.1 ESTABILIDAD DE LA ACTIVIDAD EN MUESTRAS CONSERVADAS EN NITROGENO LIQUIDO

El nitrógeno líquido se caracteriza por tener un poder de congelación rápido, debido a la baja temperatura a la que se encuentra (-196°C). Con el objeto de poder almacenar las muestras hasta ser analizadas en el laboratorio, se estudió la eficacia de la congelación en nitrógeno líquido sobre la actividad enzimática. Para ello se diseñó el siguiente experimento: a partir de una muestra tomada en el mar, se obtuvieron diez fracciones que fueron congeladas inmediatamente en nitrógeno líquido. El ensayo ETS se realizó los días 1, 5, 10, 15, 20, 30, 45 y 60 después de la fecha de congelación. Dicha experiencia fue llevada a cabo por triplicado, con muestras de diferente procedencia. Una posible fuente de error puede suponerse de la división de la muestra original debido a la posible diferencia taxonómica en las submuestras. En este sentido se consideró que la pesca de zooplancton era homogénea.

Tomando como 100% de actividad la encontrada en el ensayo realizado el día 1, observamos que los valores medios oscilaron en torno al 100% con un margen de error de algo más del 10%, aunque en algunos casos la desviación estándar es considerable (figura 7).

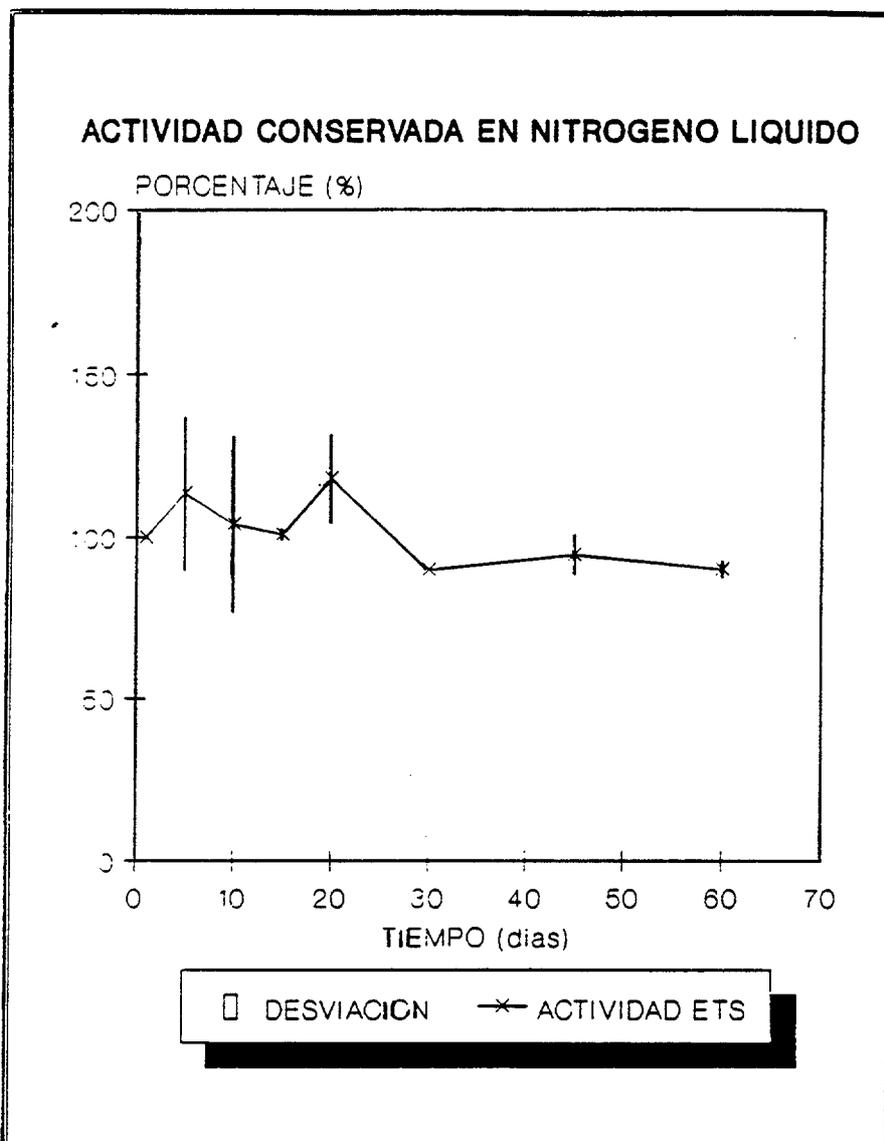


Figura 7.- Variación de la actividad enzimática (en porcentaje) de muestras conservadas en nitrógeno líquido durante 60 días.

TABLA I.

Actividad enzimática del Sistema de Transporte de Electrones en muestras conservadas en nitrógeno líquido (-196°C).

Tiempo (días)	SERIE 1	SERIE 2	SERIE 3
1	25.68	57.70	37.70
5	31.99	75.61	32.68
10	30.18	70.96	27.44
15	25.95	57.55	38.20
20	21.63	59.95	44.96
30	-	-	23.34
45	-	57.08	34.05
60	22.68	-	34.69
MEDIA	26.35 ± 4.07	63.14 ± 8.05	34.13 ± 6.65
C.V. (%)	15.44	12.76	19.48

Al realizar un test paramétrico de análisis de la varianza, para muestras independientes, se encuentra que estadísticamente no existe diferencia a lo largo del tiempo en la actividad enzimática, con un nivel de significación de 0.78%. De esta manera suponiendo que realmente la actividad se mantiene constante, se obtiene que la media del coeficiente de variación de los tres ensayos es de $15.88\% \pm 3.39$ (tabla I). Este valor refleja pues, el error cometido en el ensayo dada la gran sensibilidad del método, o bien a la posible diferencia taxonómica en las submuestras. La inclusión de organismos de meroplancton en el ensayo, debe motivar altos coeficientes de variación. Estos organismos son fases de desarrollo de grandes organismos, por tanto con alto crecimiento y alto metabolismo.

AHMED et al., (1976) realizan una serie de experiencias similares, encontrando que para muestras de Skeletonema costatum, congeladas rápidamente a -60°C no ocurre pérdida en la actividad enzimática, al menos durante 13 meses. Si la misma muestra era congelada a -190°C no se encontró pérdida de actividad alguna al cabo de los 7 días en los que se realizó el ensayo. Por otra parte, los mismos autores encuentran que para muestras de Calanus pacificus congeladas a -190°C no se observó cambio apreciable en la actividad, durante un período de 7 días. Sin embargo, si lo que se congelaba era el homogeneizado de la muestra, se observó una pérdida de actividad de más del 40% en 24 horas.

En nuestro trabajo hemos desechado la realización de este último procedimiento pues para nuestros propósitos no mejora la optimización del ensayo ETS.

Por otra parte IKEDA (1989) en dos especies de peces (Gobiidae sp. y Pomacentrus popeii) no encuentra pérdida medible en la actividad ETS en muestras conservadas a -20 °C durante 36 días.

El nitrógeno líquido parece ser un buen método para conservar y preservar la actividad enzimática de una muestra al menos durante un período de tiempo de dos meses. Probablemente tampoco habrían cambios en un periodo de tiempo más largo, aunque sería necesario realizar una experiencia en este sentido. Las muestras por tanto, podrían ser almacenadas y transportadas fácilmente para ser posteriormente analizadas en el laboratorio.

3.2 ESTABILIDAD DEL HOMOGENEIZADO EN MUESTRAS CONSERVADAS EN BAÑO DE HIELO (0-4°C)

Con el propósito de disminuir el tiempo empleado en el ensayo y analizar fácilmente un mayor número de muestras, se llevaron a cabo estudios sobre la estabilidad de la actividad en el homogeneizado mantenido en baño de hielo. De esta manera, una vez homogeneizadas las muestras, se realizaría el ensayo simultáneamente con todas ellas.

Para ello, el homogeneizado fue conservado en baño de hielo, renovando el hielo escarchado a fin de mantener constante la temperatura entre 0-4°C. De dicho homogeneizado fueron extraídas una serie de alícuotas para la realización de ensayos a los 10, 20, 30, 60 y 90 minutos después de realizar la homogeneización de las muestras.

Se repitió este ensayo ocho veces y se observó que los valores medios oscilaron aproximadamente un 2% en torno al 100% aunque las desviaciones estandar encontradas fueron superiores al 13% (figura 8).

Al realizar el análisis de la varianza para muestras independientes, encontramos que con un nivel de significación de 0.996%, no existe diferencia en la actividad enzimática; se mantiene estable durante los 90 minutos que dura el ensayo. Aplicando el test de

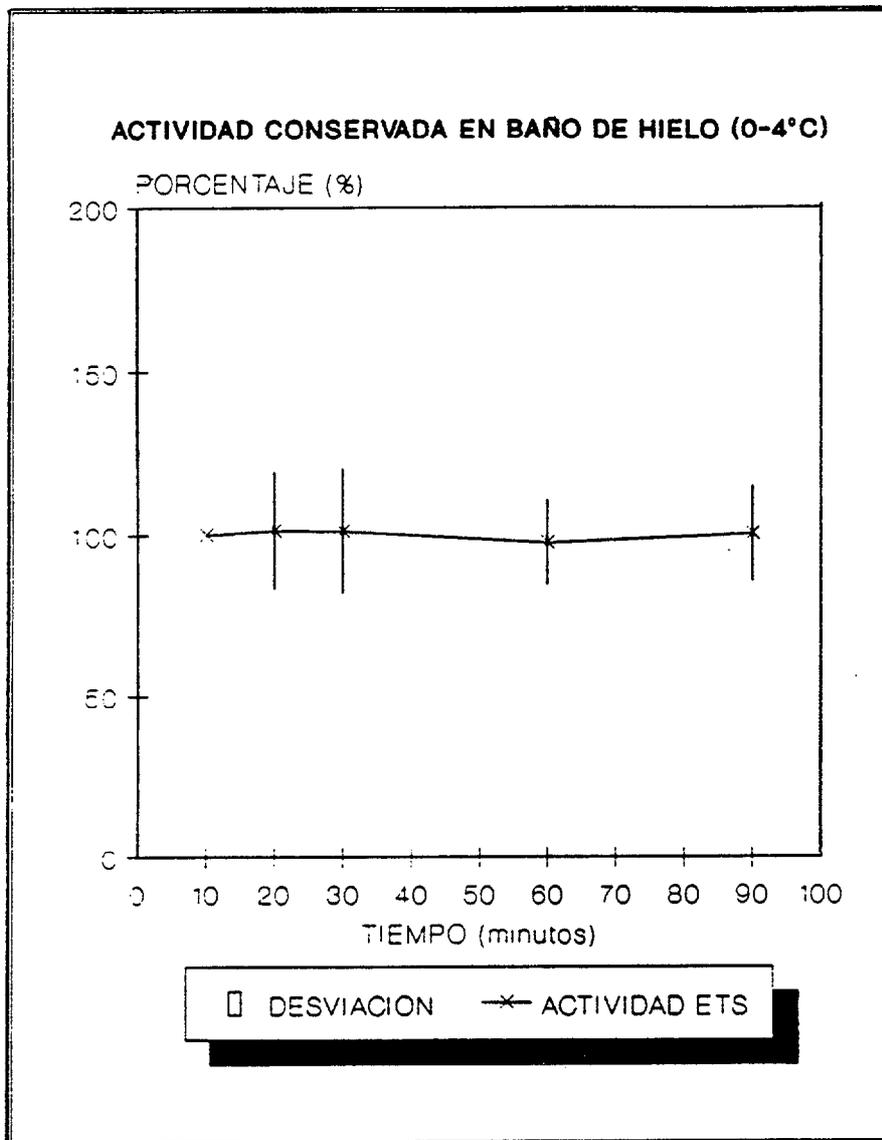


Figura 8.- Variación de la actividad enzimática (en porcentaje) del homogeneizado conservado en baño de hielo (0-4°C) durante un tiempo máximo de 90 minutos.

Kruskal-Wallis (SIEGEL, 1972) se obtiene también al mismo resultado con un nivel de significación de 0.991%.

La media del coeficiente de variación, para los distintos ensayos, es aproximadamente de un 10%, lo que parece volver a indicar que este valor se debe al error cometido en el método (Tabla II).

Diversos autores sin embargo, encuentran una disminución considerable en la actividad al cabo de muy poco tiempo: FINLAY *et al.* (1983), para ensayos con Tetrahymena pyriformis observan una pérdida de más del 50% de actividad, después de someter la muestra a un baño de hielo en oscuridad durante cuatro horas, lo que representaría una pérdida del 12.5% de actividad a la hora; SPAN (1986) realiza esta experiencia con tres especies de algas fitoplánctónicas de agua dulce y encuentra que a partir de los treinta minutos la estabilidad en baño de hielo desciende rápidamente por debajo del 80%; siendo Stephanodiscus hantzchii la más conservativa de todas, con una pérdida de algo más del 20% a la hora. Por otra parte, BAMSTEDT (1980) en estudios realizados con Acartia tonsa, observa una pérdida de actividad del 50% en muestras conservadas durante 30 horas en baño de hielo, con lo que habría una pérdida del 1.6% a la hora, lo cual se asemeja más a los valores encontrados en el presente trabajo (inferiores al 0.02% a la hora) para muestras de

TABLA II.

Actividad del ETS específico ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg proteina}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) en muestras conservadas en baño de hielo ($0-4^\circ\text{C}$) durante un período de 90 minutos.

Tiempo (minutos)	EXPERIENCIAS							
	1	2	3	4	5	6	7	8
10	25.55	31.87	21.92	57.55	57.08	36.76	42.95	23.30
20	24.70	-	28.17	52.45	60.44	42.42	40.46	25.60
30	28.59	20.46	27.54	52.67	65.94	37.73	38.24	25.00
60	21.29	31.86	20.56	57.84	63.61	41.06	41.59	25.20
90	23.04	29.73	25.23	66.12	61.48	-	32.90	-
MEDIA	24.63	28.47	24.68	57.33	61.71	39.49	39.23	24.80
D.E.	2.75	5.46	3.36	5.55	3.34	2.68	3.94	1.00
C.V. (%)	11.16	19.16	13.63	9.68	5.41	6.80	10.03	4.00

mesozooplancton. Todos estos datos nos llevan a pensar, que la actividad en muestras de zooplancton (con mayor concentración de enzimas) se ve preservada durante más tiempo en un baño de hielo, que la actividad de muestras fitoplanctónicas, debido probablemente a la menor biomasa y por tanto, menor concentración enzimática.

3.3 EFICACIA DEL FILTRO DE FIBRA DE VIDRIO EN LA EXTRACCION ENZIMATICA

La metodología utilizada para la obtención del extracto enzimático en zooplancton esta basada en la realización de dos homogeneizados. La explicación de este hecho obedece a que la utilización de un filtro de fibra de vidrio en el homogeneizado, para facilitar la disrupción de la membrana mitocondrial (método utilizado por OWENS & KING, 1975), presenta un gran inconveniente si se utiliza con toda la muestra. En efecto, en la realización del ensayo para la determinación de proteínas solubles (LOWRY *et al.*, 1951), un filtro de fibra de vidrio produce gran turbidez en la lectura de absorbancia en el espectrofotómetro. Por ello normalmente se realiza un primer homogeneizado con toda la muestra y de aquí se toma una alícuota, que es homogeneizada de nuevo con un filtro de fibra de vidrio, para la realización del ensayo ETS. Con el excedente del primer homogeneizado, se obtienen los valores de proteínas, evitándose así los efectos de turbidez.

El problema se presenta cuando la cantidad de muestra no es suficiente para la realización de dos homogeneizados, como en el caso de las experiencias de incubación, con pocos individuos, donde se pretende conocer la relación Respiración/ETS (R/ETS), dificultándose la obtención de los valores de proteínas. Por este motivo, se

planteó la realización simultánea de dos ensayos a partir de una misma muestra, uno con la presencia de un filtro de fibra de vidrio Whatman GF/C en el homogeneizado (ensayo CF) y otro sin dicho filtro (ensayo SF), a fin de poder prescindir del filtro, si no resultaba ser necesario.

Considerando que se obtiene el 100% de actividad cuando se realiza un segundo homogeneizado utilizando un filtro, se obtiene un valor medio de 102.85% con una desviación estandar de 10.75% (figura 9), lo que supondría una mayor actividad para el ensayo realizado sin filtro. Para estudiar el grado de significación de estos valores, se utilizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov (SIEGEL, 1972), encontrándose que no hay diferencia en las proporciones de error en la presencia o ausencia de un filtro de fibra de vidrio. Por tanto el 10% encontrado en la desviación estandar se debe al error cometido en la metodología del ensayo, como comentábamos anteriormente.

En definitiva y para muestras de mesozooplancton, la homogeneización con un filtro de fibra de vidrio, no parece ser algo de todo punto necesario para la obtención de un buen extracto enzimático, debido a la propia naturaleza de la muestra. Así es, el principal componente del zooplancton son los crustáceos. HERNANDEZ-LEON (1988c), encuentra una abundancia de crustáceos del 89.7% en aguas del Archipiélago Canario. Por otra parte en el presente

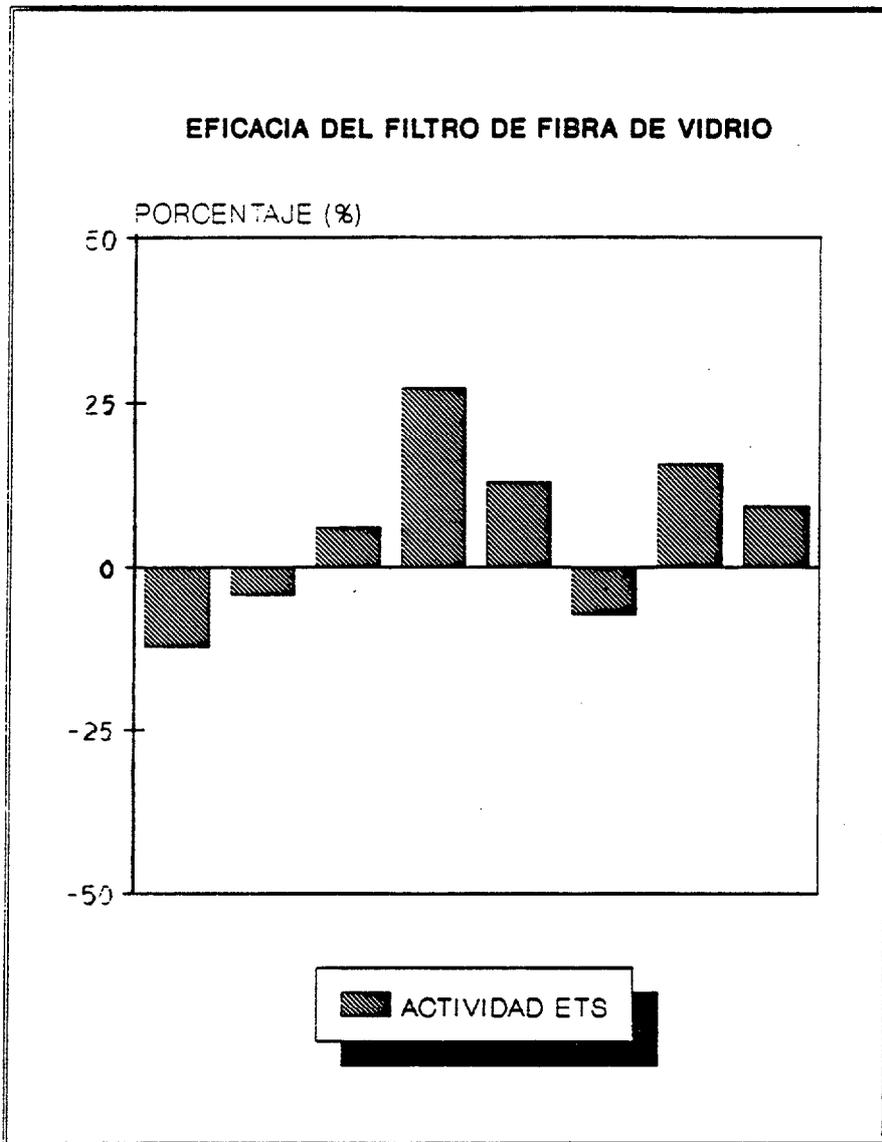


Figura 9.- Eficacia del filtro de fibra de vidrio en la disrupción de la muestra. Tomamos como 100% la actividad encontrada utilizando un filtro de fibra de vidrio en el homogeneizado.

trabajo se obtienen valores de abundancia de incluso el 95% para las mismas aguas. El caparazón quitinoso de estos organismos, debe actuar en el mismo sentido que lo hace un filtro de fibra de vidrio para la obtención de una buena extracción enzimática. De esta manera si se suprime el filtro de fibra de vidrio, se solucionarían los problemas anteriormente planteados, cuando el volumen de muestra es pequeño.

No obstante para la realización de este ensayo con organismos del tipo de los taliáceos, quetognatos y cnidarios, así como para muestras de fitoplancton, este argumento no es válido, por lo que la utilización de un filtro de fibra de vidrio es importante para poder obtener un óptimo homogeneizado.

En la comparación entre los sistemas de homogeneización, para comprobar su eficacia en la extracción enzimática, se utilizó un homogeneizador mecánico teflón-cristal B.BRAUN que alcanza 1500 r.p.m. y un homogeneizador ultrarrápido con capacidad para alcanzar 30.000 r.p.m., tipo Polytron PT 3000 de KINEMATICA. Ambos homogeneizados se realizaron dentro de un baño de hielo. Considerando que se obtiene el 100% de actividad utilizando el homogeneizador mecánico, los resultados muestran una eficacia en valores medios de $94.71\% \pm 5.55$, siendo por tanto ligeramente superior, la actividad obtenida en muestras

homogeneizadas con el sistema Polytron (figura 10). Utilizando la prueba de Kolmogorov-Smirnov, se obtiene que estos valores de error no son significativos, y por tanto no existe diferencia significativa entre ambos sistemas de homogeneización.

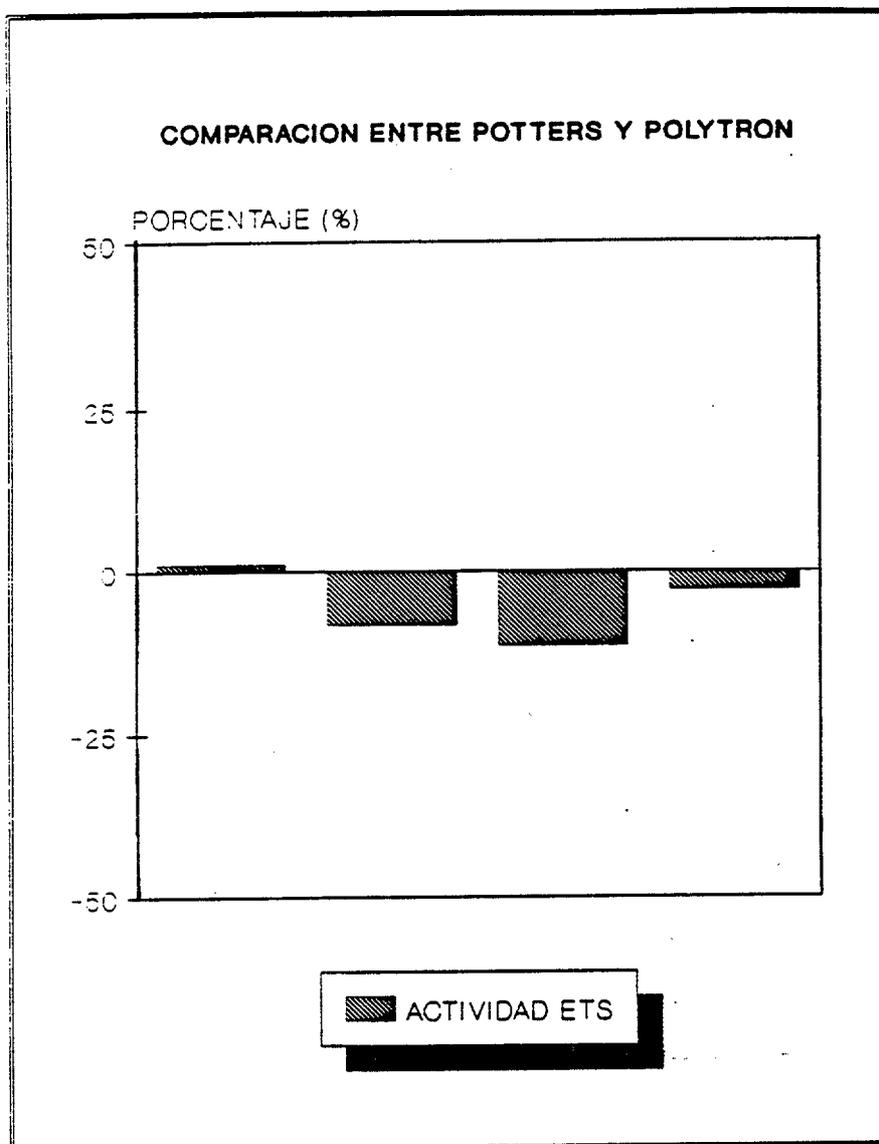


Figura 10.- Eficacia en la extracción enzimática de los sistemas de homogeneización Potters y Polytron. Tomamos como 100% de actividad, la encontrada cuando utilizamos el sistema Polytron.

3.4 VALOR DEL ENSAYO ETS EN EL EXTRACTO CRUDO O CENTRIFUGADO

Para evitar problemas de turbidez en la lectura de absorbancia al espectrofotómetro, normalmente la muestra es centrifugada una vez finalizado el ensayo: una alícuota del homogeneizado crudo, es puesto en presencia de INT y de los sustratos apropiados, transcurrida la incubación y parada la reacción con el reactivo "Quench", la muestra es centrifugada. Este protocolo es recomendado por PACKARD et al., (1983) y SPAN (1986) para fitoplancton, por considerar que con centrifugación previa disminuye la actividad, ya que grandes trozos de membrana mitocondrial ricos en contenido enzimático, podrían quedar sedimentados.

Con el objeto de simplificar el ensayo, se comprueba el efecto de la centrifugación previa, utilizando en este caso, una alícuota del sobrenadante para la realización del ensayo ETS.

En nuestras experiencias se obtiene un valor medio de 99.20% con una desviación estándar de 13.49%, donde parece haber una disminución no significativa de la actividad enzimática en las experiencias realizadas con centrifugado previo (figura 11). Al analizar estadísticamente estos datos (prueba de Kolmogorov-Smirnov) se encuentra que no existe diferencia significativa entre la centrifugación previa o posterior al ensayo, lo que corrobora lo encontrado por

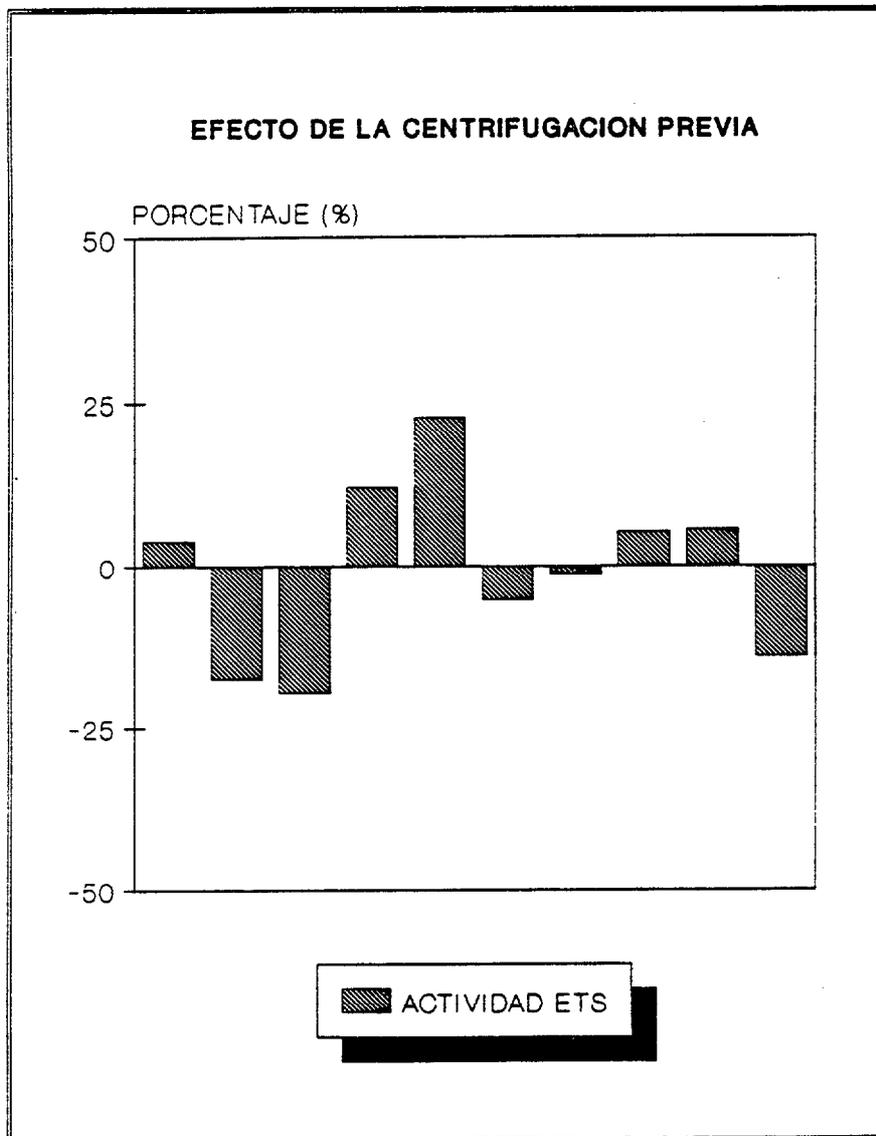


Figura 11.- Efecto de la centrifugación previa al ensayo en la actividad enzimática. Tomamos como 100% de actividad, la encontrada cuando se realizó la centrifugación posterior al ensayo.

PACKARD (1972) para muestras de mesozooplancton.

Los valores de desviación estándar (13.49%) son del mismo rango que los encontrados con anterioridad, y creemos que son debidos al propio error del método.

En definitiva, de todos los resultados obtenidos en este capítulo, es de destacar que se observa un error en la metodología de aproximadamente un 10%. Esto es debido en primer lugar, a la gran sensibilidad del método, unido a la utilización de material de laboratorio poco preciso, así como a diversos factores de carácter humano tales como: extracción de muestra, pipeteo, diluciones, lectura de volúmenes finales, etc. A todo esto habría que añadir los errores cometidos en la realización del ensayo de proteínas.

Valores similares, encuentran CHRISTENSEN & PACKARD (1977), en replicados de muestras de sedimento, observando un error de aproximadamente un 8%. IKEDA (1989) encuentra un error bastante inferior, aproximadamente de 2.3% en el ETS, mientras que observa un error en la metodología del ensayo de proteínas de 9.3%. Para evitar en la medida de lo posible este error y poder así comparar valores de diversas muestras, PACKARD (1985), propone un método mecanizado, que además de disminuir el error, permite la realización de 12 ensayos en el período de tiempo de una hora.

En función de que la actividad del extracto crudo o centrifugado no sean significativamente diferentes, unido a la no utilización de un filtro de fibra de vidrio, proponemos la automatización del método, aplicando el ensayo en un autoanalizador. De esta forma los errores desaparecerían como tales, ya que serían de la misma magnitud en todos los ensayos. Se estandarizaría el error.

La gran ventaja que este hecho presenta, es la posibilidad de analizar un mayor número de muestras (aproximadamente 20 a la hora), siendo factible instalar el autoanalizador en el barco oceanográfico, y por tanto poder realizar el ensayo a bordo en tiempo "casi real", lo que nos aportaría un gran número de resultados, así como la posibilidad de muestrear de forma más dirigida.

En un trabajo reciente HERNANDEZ-LEON (sometido), propone la estimación de la producción zooplanctónica utilizando la actividad de la enzima Aspartato transcarbamilasa (ATC), como índice de crecimiento. La realización del ensayo ETS, previamente calibrado con los índices R/ETS, conjuntamente con la actividad de esta enzima y mediante la utilización de un autoanalizador, permitiría obtener valores de producción secundaria en tiempo "casi real". Esto supondría un importante avance, puesto que en la actualidad no ha sido resuelto el problema de la producción secundaria en los océanos. Además permitiría obtener de una

manera rápida, abundante información sobre la distribución de la producción secundaria y su relación con los fenómenos físicos.

4. ACTIVIDAD DE LAS ENZIMAS QUE COMPONEN EL SISTEMA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES.

El ETS está constituido por un complejo enzimático formado por tres tipos de enzimas principalmente. Estas son NADH deshidrogenasa (EC.1.6.99.3), NADPH deshidrogenasa (EC.1.6.99.6) y Succinato deshidrogenasa (EC.1.6.99.1). La actividad de cada una de ellas es medida simultáneamente con la adición de los tres sustratos en el medio de ensayo del ETS. Sin embargo, desde el punto de vista bioquímico parece ser más correcto determinar las actividades de cada una de las enzimas independientemente, para lo cual introducimos en la reacción el sustrato correspondiente a la actividad de la enzima que se desea medir y omitimos aquellos que no sean específicos.

Los resultados de estos ensayos se muestran en la figura 12. Como puede apreciarse, en general es la actividad total (ETS) la que muestra valores mayores, al ser la que engloba la medida de la actividad de las tres enzimas. La actividad NADH deshidrogenasa sigue en importancia, con un valor medio de $71.24\% \pm 20.59$ respecto al ETS, si bien en algunos casos supera el valor de éste. SPAN (1986) en la diatomea Stephanodiscus hantzschii y KENNER y AHMED (1975) en Skeletonema costatum, encuentran que en condiciones no limitantes de nitrógeno, la actividad de la NADH-dh puede ser mayor del 70% de la actividad total del ensayo.

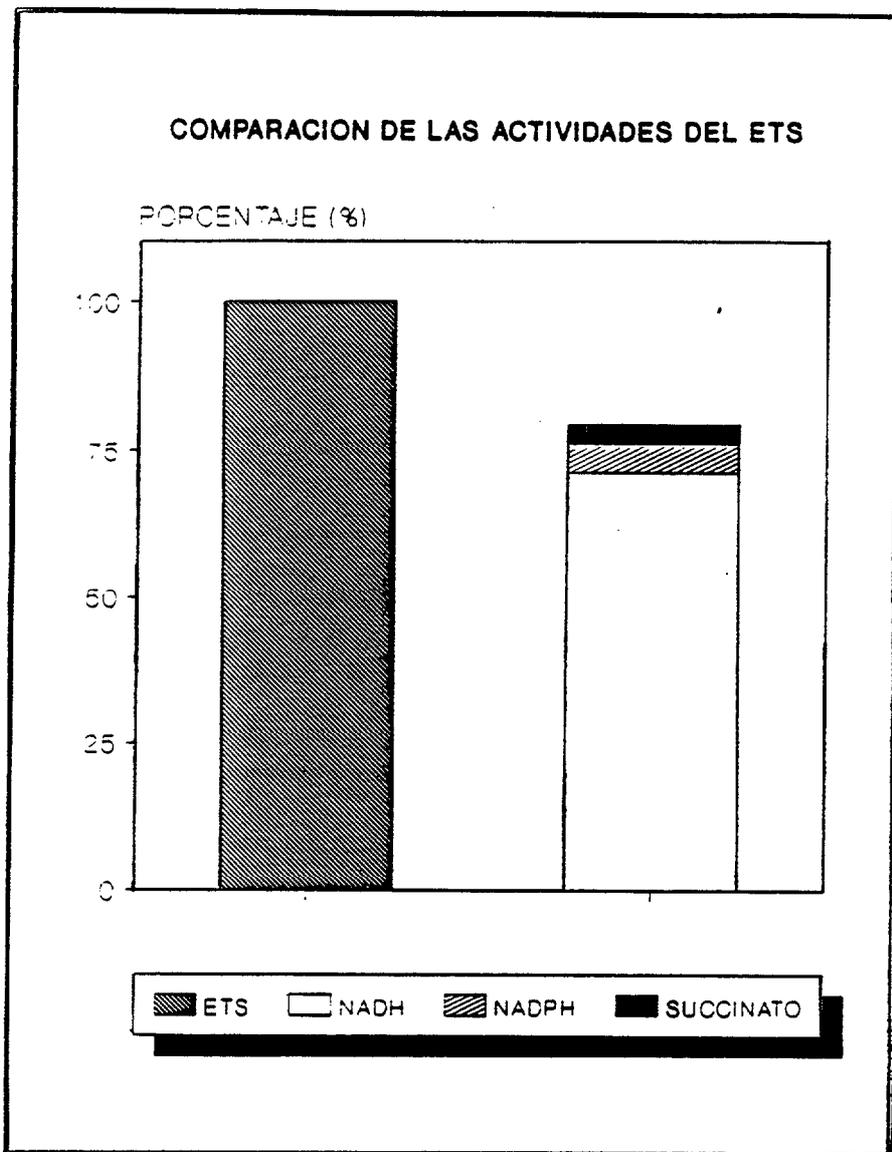


Figura 12.- Comparación entre la actividad total del sistema de transporte de electrones y la suma de actividades de las diferentes enzimas que lo componen, en un total de 36 determinaciones conjuntas.

Las otras dos enzimas presentan valores medios bastante inferiores. La actividad NADPH-dh representa un 4.99%, siendo en este caso la desviación estándar elevada (4.62%). Este valor es ligeramente inferior al encontrado por OWENS & KING (1975) en muestras de Calanus pacificus (13.05%) y bastante menor que los encontrados, para muestras de fitoplancton y ciliados, por SPAN (1986) con valores de 48.4% y FINLAY et al. (1983) con un 57%. RHEE (1978) para cultivos de Scenedesmus quadricauda, con bajo contenido proteico y con pequeños valores de respiración microsomal, encuentra que la actividad de la NADPH-dh disminuye considerablemente. Así mismo, BINDER (1982), encuentra para Synechococcus lividus que el NADPH es el principal sustrato para la respiración en cianobacterias (sistema de transporte de electrones microsomal) y que esta actividad es dependiente de las condiciones limitantes de nitrógeno en el medio.

La Succinato-dh es relativamente baja en la mayoría de los casos, presentando un valor medio de $3.25\% \pm 1.40$, siendo el valor encontrado por OWENS & KING (1975) de 16.50. Por esta razón OWENS y KING (op cit.), sugieren la desaparición de este sustrato en el ensayo. Sin embargo, posteriormente FINLAY et al. (1983) y SPAN (1986) comprueban que la presencia de Succinato en el ensayo impide la inhibición de la NADH-dh, debido a que ambas enzimas son las principales donantes de electrones y no actúan de manera lineal. Ello explicaría los altos valores encontrados para la

actividad conjunta de las enzimas NADH-dh y Succinato-dh, que llegan a alcanzar el 74.89% de la actividad total.

La actividad NADPH deshidrogenasa, y en particular la Succinato deshidrogenasa, se encuentran en el rango de valores afectados por el error del método, por lo que pudieran haber sido sobre o subestimadas. Para evitar en lo posible estos problemas, habría que utilizar mayor cantidad de muestra en estos ensayos, para detectar actividad en relación a los ensayos ETS y NADH-dh. Dichas actividades no son aditivas: La suma de las actividades NADH-dh, NADPH-dh y Succinato-dh no son iguales a la actividad del ETS (figura 12). En valores medios, es ligeramente inferior (79.48%), aunque existen varios casos en que superan a la actividad total del ETS llegando a alcanzar valores de 118.57% (Tabla III). Diversos autores encuentran resultados similares: OWENS & KING (1975) para Calanus pacificus, encuentran una suma de actividades de 147.96%, KENNER & AHMED (1975) en Skeletonema costatum, dan valores de 125%, FINLAY et al., en Tetrahymena pyriformis de 129% y SPAN (1986) para diversas algas fitoplanctónicas encuentra un valor medio de 122.75%.

Por otro lado, realizamos diferentes ensayos de la actividad de las tres enzimas en las siguientes combinaciones: NADH-dh + NADPH-dh, NADH-dh + Succinato-dh y NADPH-dh + Succinato-dh.

TABLA III.

Importancia relativa de los tres sustratos del sistema de transporte de electrones (NADH, NADPH y Succinato) y sus combinaciones (en porcentaje). Tomamos el 100% de actividad a la medida de la actividad ETS por el método estándar (los tres sustratos combinados).

ETS	NADH	NADPH	Succ.	N + NP	N + Succ.	NP + Succ
100	104.97	-	-	-	-	-
100	101.91	3.07	-	-	-	-
100	73.96	-	-	-	-	-
100	96.67	-	-	-	-	-
100	89.69	-	-	-	-	-
100	87.35	2.86	-	-	-	-
100	81.56	-	-	-	-	-
100	75.49	-	-	-	-	-
100	62.91	-	-	-	-	-
100	90.72	-	-	-	-	-
100	15.39	-	-	-	-	-
100	66.65	-	-	-	-	-
100	70.62	5.75	-	-	-	-
100	51.09	2.96	3.05	-	-	-
100	98.03	20.54	-	-	-	-
100	48.98	-	-	-	-	-
100	51.27	8.56	5.06	-	-	-
100	62.09	3.57	-	-	-	-
100	86.84	0.44	-	-	-	-
100	82.19	3.45	-	-	-	-
100	95.96	4.73	-	-	-	-
100	70.85	2.29	-	-	-	-
100	82.01	-	-	-	-	-
100	73.02	6.35	-	-	-	-
100	67.34	6.52	-	-	-	-
100	107.58	7.43	-	-	-	-
100	38.13	-	-	-	-	-
100	59.40	-	-	-	-	-
100	68.17	-	-	-	-	-
100	70.85	-	-	-	-	-
100	67.57	2.77	1.97	93.38	89.82	12.77
100	57.35	0.03	1.98	82.19	78.22	6.37
100	66.03	-	1.88	91.42	84.64	6.48
100	52.49	-	2.53	89.31	84.84	5.76
100	48.41	-	4.89	102.33	68.59	6.37
100	41.08	3.58	4.69	96.61	43.25	4.66
MEDIA						
100%	71.24%	4.99%	3.25%	92.54%	74.89%	7.07%
Desviación estándar						
	20.59	4.62	1.40	6.81	17.14	2.88

En este caso, los resultados obtenidos evidencian que la actividad NADH-dh juega un papel decisivo en la actividad del ETS (figura 13), de tal manera que su actividad combinada con otras enzimas genera altos valores (NADH-dh + NADPH-dh = $92,54\% \pm 6.81$; NADH-dh + Succ-dh = $74.89\% \pm 17.14$). Por el contrario, la ausencia del sustrato específico para la actuación de esta enzima hace que se obtengan valores muy bajos de actividad (Succ-dh + NADPH-dh = $7,07\% \pm 2.88$). Es de destacar que este último valor es bastante inferior al encontrado por OWENS & KING (1975) con un 29.50%. FINLAY et al. (1983), sugieren que el Succinato podría actuar compitiendo con la actividad NADPH-dh, desviando los electrones hacia la cadena respiratoria mitocondrial, lo que podría ser la explicación de los valores obtenidos.

En definitiva, encontramos que las actividades de las tres enzimas no son aditivas, así el ensayo conjunto con los tres sustratos no es del mismo rango que la suma de los ensayos separados de cada enzima, pudiendo ser la suma de actividades superior o inferior al valor total del ensayo ETS. La contribución de los diferentes sustratos en la actividad total ETS, revela posibles consecuencias en el estado fisiológico, así como en las características específicas de cada grupo (SPAN, 1986).

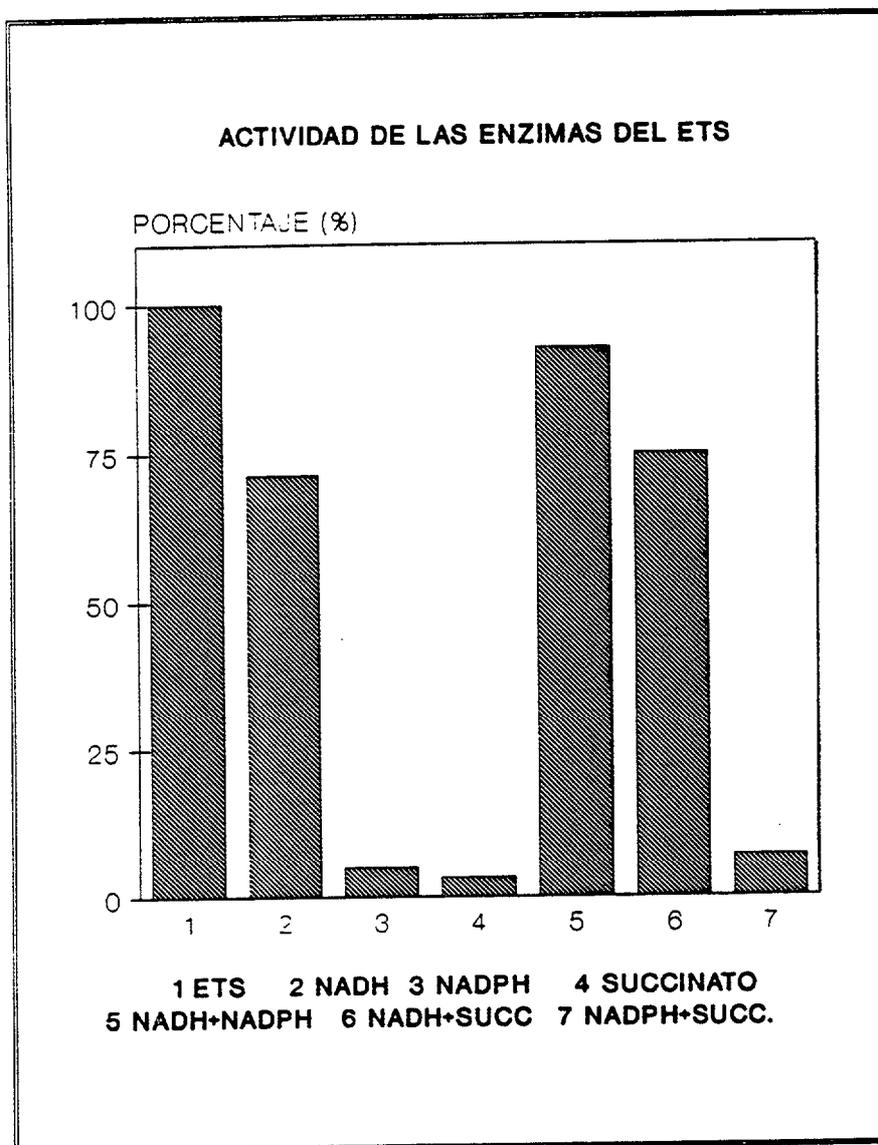


Figura 13.- Actividades por separado y combinadas de las diferentes enzimas que componen el sistema de transporte de electrones (en porcentaje).

5. RELACIONES ENTRE RESPIRACION Y ACTIVIDAD DEL ETS

La actividad del sistema de transporte de electrones, representa la potencialidad máxima de respiración y por tanto, el cociente respiración/ETS refleja la fracción de la capacidad respiratoria utilizada por los organismos. En condiciones estacionarias, cabría esperar que una célula respirase aproximadamente la mitad de su capacidad (PACKARD et al., 1975).

Esta hipótesis se basa en asumir los siguientes hechos: (1) que la cinética de Michaelis-Menten puede ser aplicada a la química respiratoria, y (2) que la concentración de los reguladores respiratorios se mantiene cercana a la constante de Michaelis, (CLELAND, 1967; RICARD, 1980). Bajo esas condiciones, una célula podría ejercer un control eficiente de la respiración con sólo ligeros cambios en la concentración de los reguladores respiratorios. Por todo ello cabría esperar una relación R/ETS de aproximadamente 0.5, exceptuando los casos en que los organismos estén sometidos a situaciones de éstress o de inanición.

Es pues necesario realizar buenas correlaciones entre respiración y actividad ETS, que permitan convertir las medidas de ETS a datos de consumo "in situ" de oxígeno, posibilitando así la obtención de un número de datos mayor,

que los generados mediante métodos convencionales.

El cociente R/ETS ha sido estudiado en diferentes organismos (bacterias, ciliados, fitoplancton, zooplancton, etc.). Abordaremos aquí los trabajos realizados sobre la comunidad zooplanctónica, principal objeto de nuestro estudio (tabla IV). Debido a las diferencias metodológicas encontradas en la bibliografía, hemos expresado todos los resultados según el método propuesto por KENNER & AHMED (1975), utilizando los factores de interconversión dados en CHRISTENSEN & PACKARD (1979).

Las primeras referencias encontradas en la literatura sobre la relación R/ETS son los experimentos llevados a cabo por OWENS & KING (1975), quienes encuentran una relación muy constante (0.46 ± 0.06) en 48 experiencias con Calanus pacificus adultos.

En la misma línea, KING & PACKARD (1975), realizan un estudio para 15 especies de cinco filos distintos y observan que la relación R/ETS es independiente de la talla de los organismos. Así por ejemplo, Calanus pacificus en estado de nauplio, con 1 μg de peso tiene una relación R/ETS de 0.59 ± 0.19 muy similar al valor de 0.53 ± 0.06 encontrado para el decápodo Pleurocondes planipes con un peso medio de 432 mg de peso seco, casi medio millón de veces más grande. El valor medio de R/ETS es de 0.50 ± 0.17 (n=146) y el

Variaciones en el cociente R/ETS encontrados en la literatura.
 * Desviaciones estándar no proporcionadas por los autores.

ORGANISMO	R/ETS	REFERENCIA
Calanoides carinatus	0.65 ± 0.19 (n=13)	PACKARD <u>et al.</u> (1974)
Calanus pacificus (np.1)	0.59 ± 0.19 (n=2)	KING & PACKARD (1975)
Calanus pacificus (np.2)	0.74 ± 0.07 (n=2)	KING & PACKARD (1975)
Calanus pacificus (adul)	0.46 ± 0.06 (n=48)	OWENS & KING (1975)
Acartia tonsa	0.47 ± 0.08 (n=13)	BAMSTEDT (1980)
Acartia australis	0.16 ± 0.02 (n=4)	IKEDA & SKJOLDAL (1980)
Calanus helgolandicus	— 0.19 ± 0.02 (n=10)	HIRCHE (1983)
Calanus finmarchicus		
Ceriodaphnia dubia	0.88 * (n=7)	JAMES (1987)
Euchaeta norvegica	0.77 ± 0.19 (n=6)	SKJOLDAL <u>et al.</u> (1984)
"Zooplankton total"	0.50 ± 0.17 (n=146)	KING & PACKARD (1975)
"Zooplankton Antartico"	0.57 ± 0.26 (n=12)	IKEDA & HING FAY (1981)
"Zooplankton total"	0.38 ± 0.05 (n=12)	BIDIGARE <u>et al.</u> (1982)
"Zooplankton total"	0.26 * (n=13)	SKJOLDAL & IKEDA (1984)
"Zooplankton total"	2.34 ± 0.76 (n=5)	ALCARAZ & PACKARD (1989)
"Copépodos"	0.71 ± 0.40 (n=6)	KING & PACKARD (1975)
"Copépodos"	1.39 ± 0.66 (n=84)	BAMSTEDT (1979)
Programa Taliarte	0.71 ± 0.30 (n=61)	Presente trabajo
Campaña ATLEX'89	0.34 ± 0.11 (n=11)	" "
Campaña BALTEX'90	0.61 ± 0.40 (n=32)	" "
Campaña EMIAC 9006	0.62 ± 0.21 (n=12)	" "
Artemia salina	0.22 ± 0.11 (n=48)	" "

coeficiente de correlación de ambos parámetros es de 0.989. Asimismo correlacionan R/ETS con la talla de los individuos y la temperatura de incubación y obtienen una ecuación con bondad de ajuste de 0.511, que apenas reduce la desviación estándar de los datos.

Por otra parte, FINLAY et al. (1983), estudian la relación R/ETS en el ciliado Tetrahymena pyriformis y observan que los resultados que obtienen (0.25 ± 0.02) pertenecen a la misma recta de regresión encontrada por KING & PACKARD (1975), así como en la misma que CHRISTENSEN et al. (1980) encontraron para bacterias (1.10 ± 0.24).

Otros autores encuentran también valores constantes para la relación R/ETS. Así, BIDIGARE et al. (1982), encuentran una relación R/ETS de 0.38 ± 0.05 , en 12 experimentos con zooplancton del Golfo de Méjico. HIRCHE (1983) en experiencias con Calanus helgolandicus y Calanus finmarchicus observa un valor de R/ETS de 0.19 ± 0.02 (n=10), y SKJOLDAL et al. (1984), encuentran una relación R/ETS de 0.77 ± 0.19 (n=6) en el copépodo carnívoro Euchaeta norvegica que permanece relativamente constante a lo largo de las 30 horas que dura el experimento. Sin embargo BAMSTEDT (1979) no observa las regularidades en el cociente R/ETS descritas anteriormente. Estudia la variación estacional del cociente R/ETS en un fiordo del oeste de Suecia para 23 especies de 6 filos. Observa que esta relación no es

constante a lo largo del ciclo anual y además varía según la biomasa (expresada como peso seco) de las especies. El coeficiente medio de variación encontrado fue del 47%.

En un trabajo posterior BAMSTEDT (1980), encuentra que frente a los cambios ambientales, la actividad del complejo enzimático asociada a la síntesis y degradación de las enzimas involucradas en los procesos de respiración, responde más lentamente que la tasa de respiración. Por tanto la predicción del consumo de oxígeno a través de la medida de la actividad ETS sería menos precisa, aunque por otra parte un método con una respuesta retardada podría ser de gran valor para la estimación de la actividad metabólica "in situ", disminuyendo así los problemas de estrés debidos a la captura. Observa una relación R/ETS en experimentos con Acartia tonsa de 0.47 ± 0.08 (n=13) a 20°C.

Diversos autores han realizado numerosos estudios sobre el efecto de la temperatura en la actividad ETS. Así PACKARD, DEVOL & KING (1975) observan que los organismos marinos han desarrollado mecanismos adaptativos capaces de incrementar la eficiencia metabólica a bajas temperaturas y disminuirla conforme aumenta la temperatura. A bajas temperaturas la disminución de la actividad catabólica podría ser compensada por el incremento de la efectividad en la actividad enzimática, a través de un incremento en la afinidad del sustrato enzimático (descenso de la constante de

Michaelis, Km) o con un descenso de la energía libre de activación.

En este sentido IKEDA & SKJOLDAL (1980) realizan un trabajo donde estudian el efecto de las condiciones de laboratorio en las actividades fisiológicas y componentes bioquímicos de dos organismos planctónicos. Observan para el copépodo Acartia australis una relación R/ETS de 0.16 ± 0.02 (n=4) y para el decápodo Acetes sibogae australis de 0.30 ± 0.05 (n=6) a 25°C. Por otra parte IKEDA & HING FAY (1981), estudian las tasas de respiración de organismos capturados en el océano Antártico. Encuentran una relación R/ETS de 0.57 ± 0.26 (n=10) a -0.5°C. Asimismo encuentran que el rango de respiración y la talla de los organismos están en función de la temperatura del habitat. De tal manera que a temperaturas altas la talla es menor y la respiración de los individuos es mayor.

En un estudio reciente de una zona caracterizada por un frente térmico en el Mediterraneo, ALCARAZ & PACKARD (1989), observan una considerable variación en la relación R/ETS dando como valor medio 2.34 ± 0.76 (n=5). Concluyen que existe la necesidad de identificar los factores que influyen en esta variabilidad, para poder hacer así un uso más efectivo del ETS como estimación de la actividad metabólica en los ecosistemas pelágicos.

5.1 INCUBACIONES CON Artemia salina

Se realizaron dos experiencias, con el objeto de determinar la evolución temporal de la relación R/ETS, utilizando Artemia salina en cultivos controlados. Durante un período máximo de 15 días, se recogieron diariamente muestras por triplicado de 500 individuos, que fueron incubados durante 6 horas en agua de mar filtrada y mantenidos en la oscuridad. El principal problema que se encontró, fue mantener vivo el cultivo más allá del décimo día de vida de estos organismos. Después de varios intentos comprobamos que al quinto día ocurre una drástica mortandad que elimina las tres cuartas partes de la población. Este hecho parece estar relacionado con un cambio en el metabolismo de estos organismos (AMAT, 1980, 1985).

La evolución temporal de la respiración específica, mostró su valor máximo el primer día de vida y fue disminuyendo progresivamente a lo largo de su ciclo vital. Mientras que para la actividad específica del ETS, fue el segundo día el que presentó los valores más altos. A partir de este máximo ocurrió un descenso hasta que el quinto día se alcanzó un valor mínimo en ambas experiencias (figura 14). Posteriormente la actividad tendió a estabilizarse, en valores bajos. Estos resultados parecen coincidir con los de ALAYSE-DANET (1980), quien realizó una experiencia parecida con la actividad específica de la enzima Aspartato

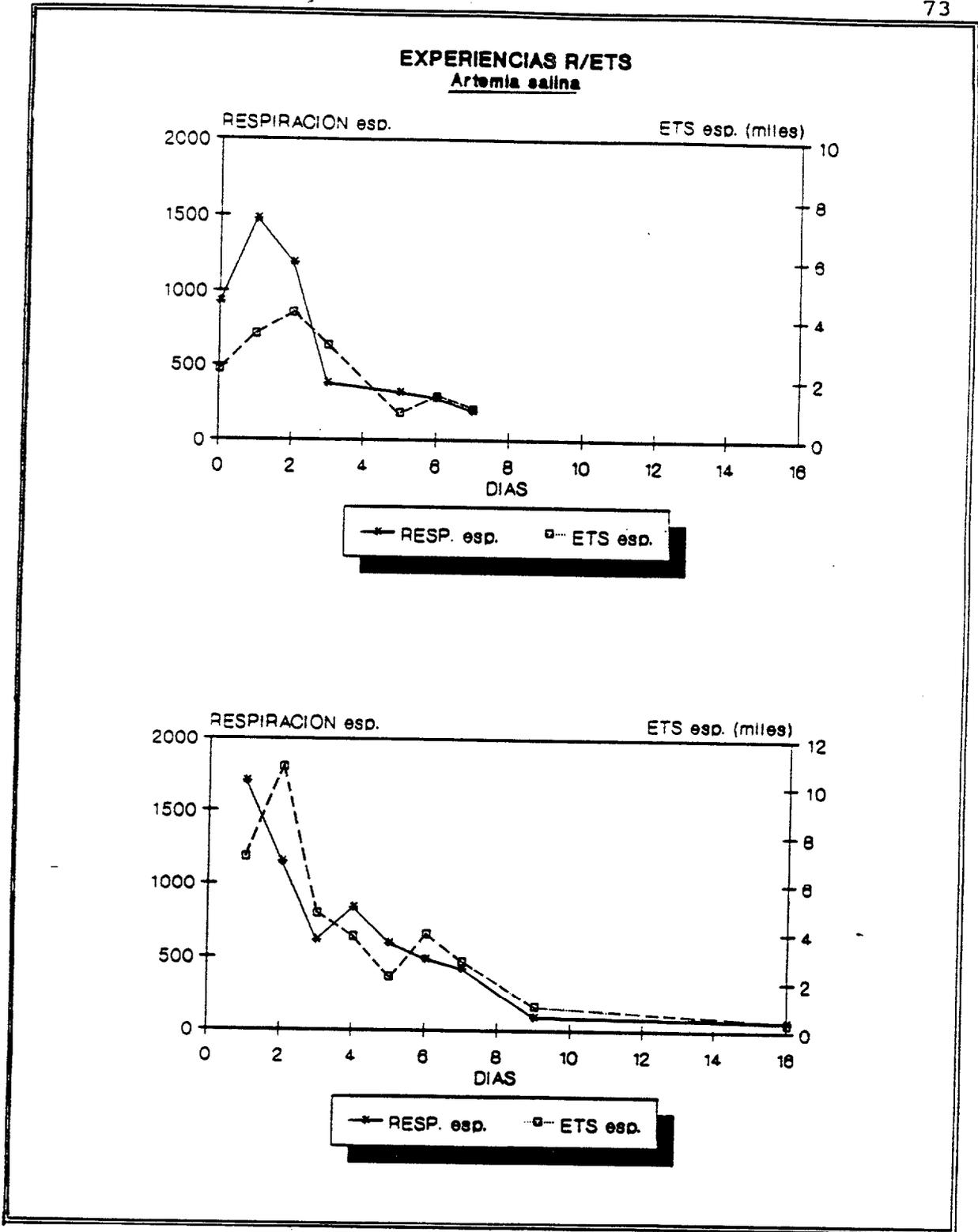


Figura 14.- Evolución temporal de la respiración y ETS específicos ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$), durante los 16 primeros días de vida en Artemia salina.

transcarbamilasa (ATC).

Al comparar ambas gráficas parece existir entre respiración y ETS un desfase de aproximadamente un día o día y medio. Diversos autores (PACKARD, 1971, 1979, 1986; BAMSTEDT, 1980, etc.), han encontrado que el mecanismo enzimático que regula la respiración no se pone en marcha simultáneamente con el proceso inmediato de la respiración. Para comprobar si efectivamente este período de tiempo se correspondía con el desfase antes mencionado, se procedió a enfrenar la respiración con el ETS del día siguiente (ambos en valores específicos), obteniendo la recta de regresión: $R = 0.14 \text{ ETS} + 316.02$, con una bondad de ajuste de $r = 0.81$ (figura 15). Por contra, la recta de regresión que relaciona respiración y ETS del mismo día es: $R = 0.13 \text{ ETS} + 284.44$, con una bondad de ajuste de $r = 0.68$. Estos índices de correlación parecen confirmar la hipótesis anterior.

La evolución del cociente R/ETS mostró una tendencia muy similar en ambas experiencias (figura 16), con un descenso hacia el tercer día y un aumento en el quinto día debido al fuerte descenso que presentó la actividad ETS. En los siguientes días el cociente R/ETS volvió a descender. Estas oscilaciones pueden ser debidas a la existencia de un desfase entre la respiración y la actividad ETS. En la figura 17 se representa la evolución de la respiración en relación a la actividad ETS del día siguiente. En ella se observa una

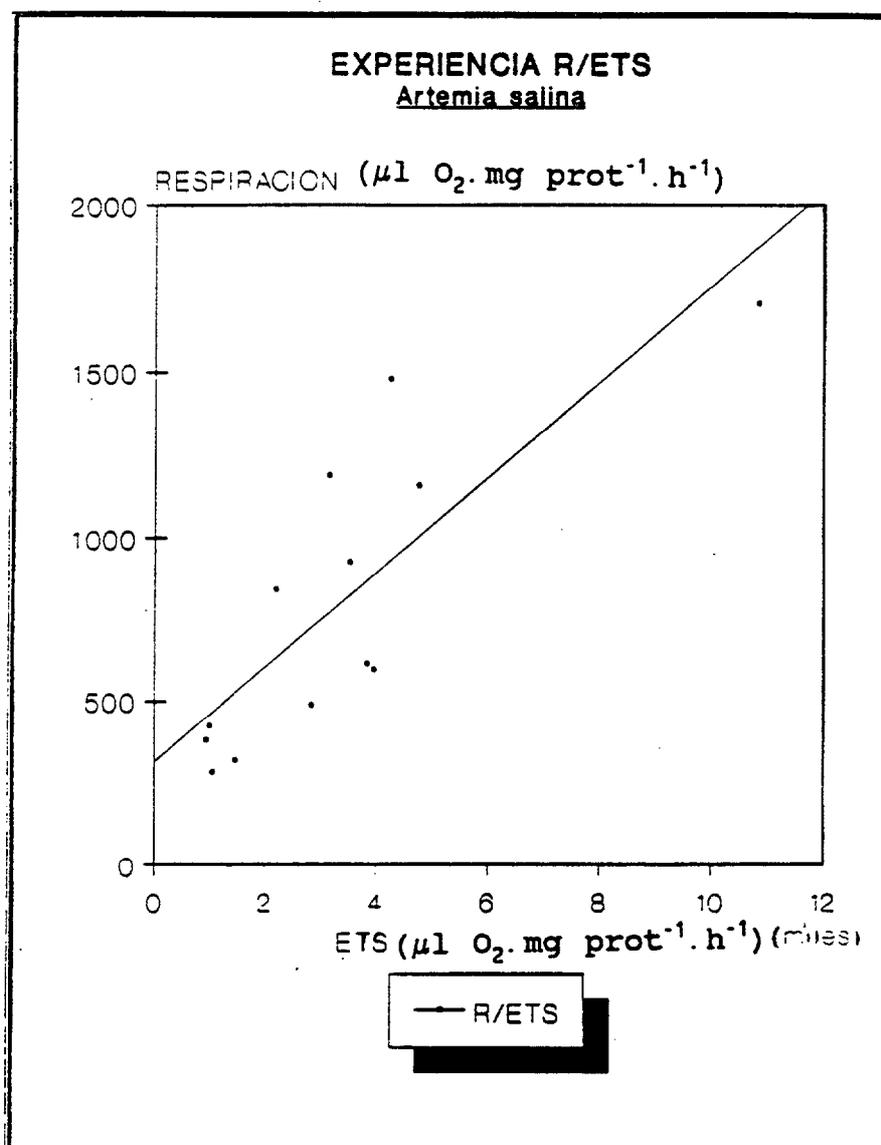


Figura 15.- Relación existente entre respiración y ETS específicos ($\mu\text{l O}_2\text{.mg prot}^{-1}\text{.h}^{-1}$), durante los primeros 16 días de vida de Artemia salina. Se enfrentaron los valores de respiración con los de ETS encontrados al día siguiente. La ecuación resultante es: $R = 0.14 \text{ ETS} + 316.02$ ($r = 0.81$).

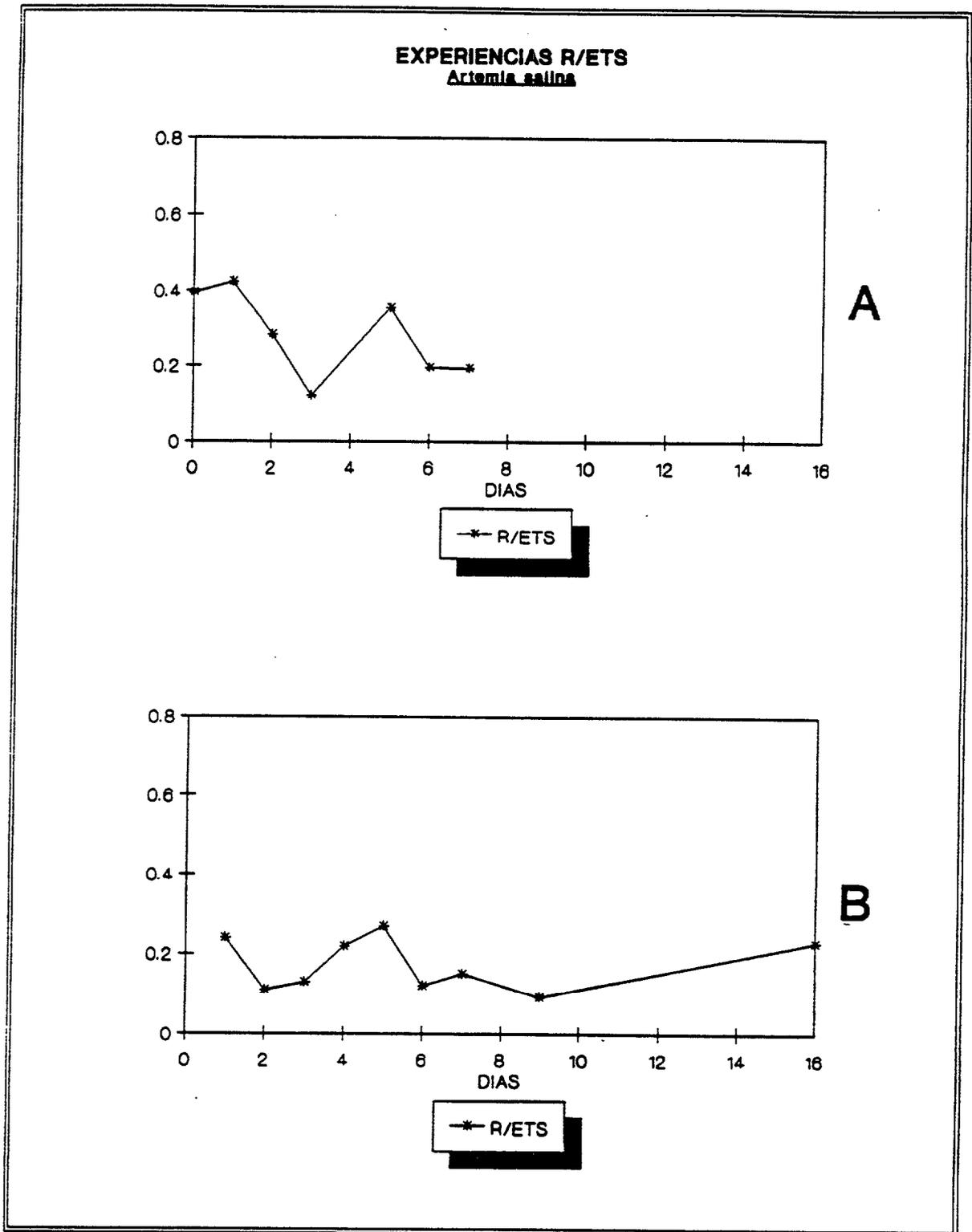


Figura 16.- Evolución temporal del cociente R/ETS en las dos experiencias realizadas.

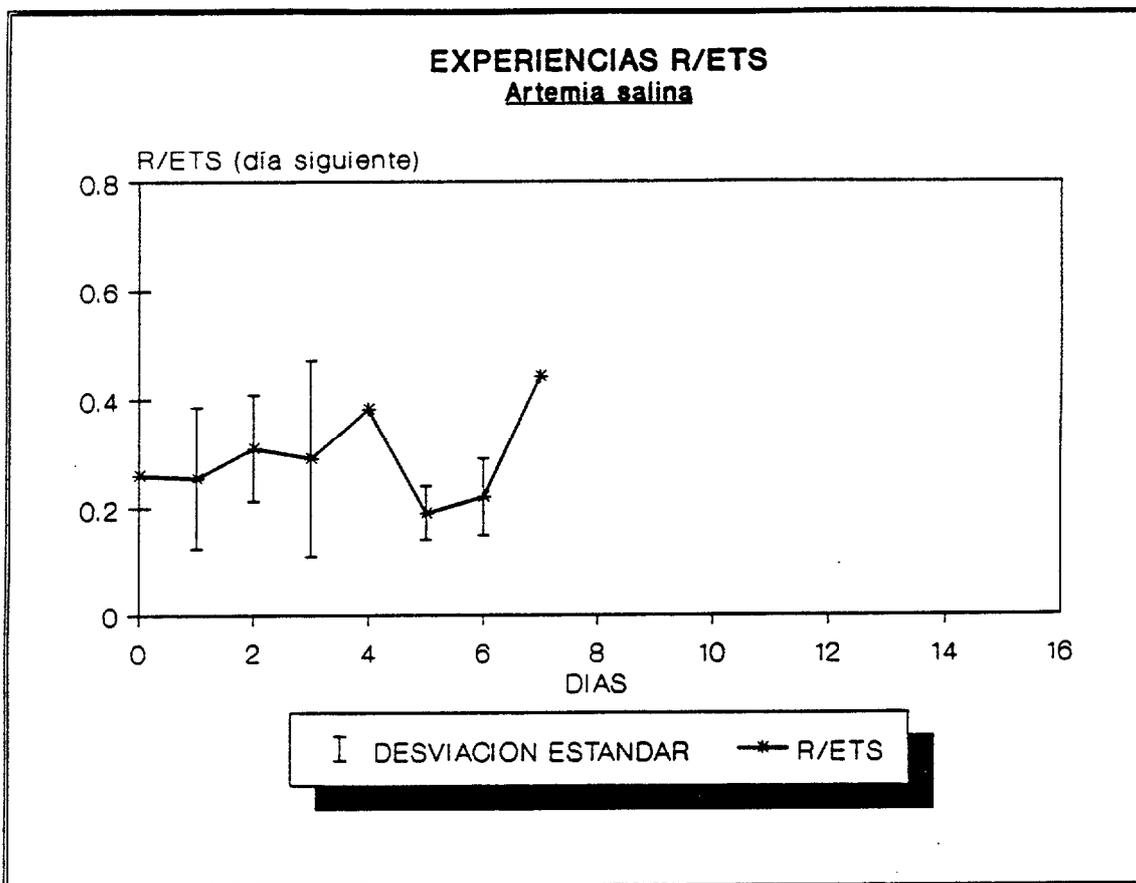


Figura 17.- Evolución temporal del cociente R/ETS resultante de enfrentar los valores de respiración específica con el ETS específico del día siguiente.

mayor estabilidad de este cociente siendo el valor medio 0.28 ± 0.11 (n=39). Se observa que el cociente R/ETS es ahora más estable durante los primeros días, en los cuales existe el desfase descrito. En días posteriores el R/ETS no es tan estable, probablemente debido a que ese desfase no existe.

5.2 INCUBACIONES CON ORGANISMOS CAPTURADOS EN EL MAR

Un importante problema planteado en el estudio de las incubaciones es el tiempo transcurrido entre la captura de los organismos y la medida de los parámetros a estudiar. La primera observación sobre este hecho fue señalada por MARSHALL et al. (1935), quien observa una rápida disminución de la respiración en incubaciones realizadas con Calanus finmarchicus. Desde entonces diferentes trabajos han confirmado este fenómeno (IKEDA, 1970, 1974, 1977; SKJOLDAL & BAMSTEDT, 1977; ROGER, 1978; IKEDA & SKJOLDAL, 1980; BAMSTEDT, 1980; FINLAY et al., 1983; SKJOLDAL et al., 1984).

IKEDA (1977) encuentra que el descenso en los rangos de respiración ocurren en organismos sometidos a condiciones de inanición. Observa que los organismos incubados en presencia de alimento mostraron un rango de respiración constante, o incluso aumentaba ligeramente. Concluye que la inanición parece ser el principal responsable del descenso observado en la respiración.

Por otra parte SKJOLDAL & BAMSTEDT (1977) sugieren que es el estrés debido a la captura el factor que principalmente afecta a la disminución de los rangos de respiración, basándose en los bajos valores de carga energética (ATP) observados en Euchaeta norvegica y Meganyctiphanes norvegica recién capturados.

En un trabajo posterior, IKEDA & SKJOLDAL (1980) observan una gran estabilidad en la concentración de adenilatos durante los experimentos. Concluyen que la escasez de alimento y la aclimatación a las nuevas condiciones de alimentación son los principales responsables del descenso en los rangos metabólicos, siendo éstos más importantes que el estrés de captura. Recomiendan la utilización de métodos de captura más suaves y una adecuada alimentación como requisitos fundamentales para las determinaciones de rangos fisiológicos válidos.

BAMSTEDT (1980), realizando diferentes incubaciones con Acartia tonsa en condiciones de alimentación y de inanición, observa una disminución en los rangos de respiración y ETS en los dos experimentos, aunque con una pendiente mayor en los organismos sometidos a limitación de alimento. Asimismo encuentra que el descenso en la respiración es más rápido (50% en 15 horas) que el observado en el ETS (40% en 25 horas). SKJOLDAL et al. (1984) encuentran un descenso de hasta un 40% en los rangos de respiración y ETS durante las 10 primeras horas de incubación. No obstante observan que la relación R/ETS permanece constante durante las 30 horas del experimento.

Teniendo en cuenta las recomendaciones encontradas en la literatura, se llevaron a cabo en este sentido diversas experiencias en distintas áreas geográficas y con diferentes

poblaciones sometidas a distintas condiciones ambientales.

Las áreas de estudio donde se realizaron incubaciones incluyen una zona costera al este de Gran Canaria (programa Taliarte); el Atlántico Central (Campaña ATLEX'89); el Mar Báltico (Campaña BALTEX'90) y una zona oceánica al suroeste de Gran Canaria (Campaña EMIAC 9006).

El material colectado fue mantenido en un recipiente con agua de mar filtrada. Los experimentos se llevaron a cabo en oscuridad y a temperatura controlada, similar a la del medio. La duración de las incubaciones en el programa Taliarte estuvo comprendida entre 20 y 24 horas, tiempo necesario para obtener diferencias de oxígeno apreciables entre los controles y los experimentos. Posteriormente, y gracias a la utilización del método recomendado por BRYAN, RILEY & WILLIAMS (1976), de mayor sensibilidad en la valoración del oxígeno, se pudo reducir el período de incubación entre 3 y 8 horas. De esta manera tratamos de reducir el efecto debido a la inanición.

En la zona costera situada al este de la isla de Gran Canaria (bahía de Melenara), se realizó un seguimiento estacional de la evolución del cociente R/ETS. Los resultados obtenidos mostraron una variación en este cociente entre 0.5 y 1.1, encontrándose valores próximos a 1 en los meses de Enero, Febrero y Marzo, y cercanos a 0.5 para el resto del

período de estudio (figura 18). Estos resultados son del mismo rango a los encontrados por BAMSTEDT (1979).

Al representar en un diagrama tridimensional el cociente R/ETS, la biomasa individual y la temperatura del medio para este programa, se observó una tendencia de aumento del cociente R/ETS para las biomasas individuales menores y a menor temperatura (figura 19). Estos dos factores parecen ser los principales responsables de la gran variabilidad de este cociente. En la figura 20 se observa que los mayores valores de R/ETS se obtienen para las temperaturas más bajas, aunque la desviación estándar para estos datos es considerablemente mayor, que a temperaturas más altas.

Los resultados obtenidos para el cociente R/ETS en la campaña ATLEX'89 variaron entre 0.2 para la fracción 200-500 μm , y 0.52 en $>1000 \mu\text{m}$ (figura 21). Dado que la temperatura del medio apenas sufre variaciones ($28 \pm 0.5 \text{ }^\circ\text{C}$) y que el número de experimentos fue reducido, los resultados no presentaron grandes oscilaciones.

En la campaña BALTEX'90 el rango de temperatura fue mayor, oscilando entre 9.1 y 17.2 $^\circ\text{C}$. El cociente R/ETS varió entre 0.12 para la fracción 200-500 μm y 1.84 en 100-200 μm . Al enfrentar R/ETS con la temperatura parece observarse una relación inversa entre ambos parámetros, siendo más acentuada la pendiente de la curva para la clase de talla de 100-200 μm

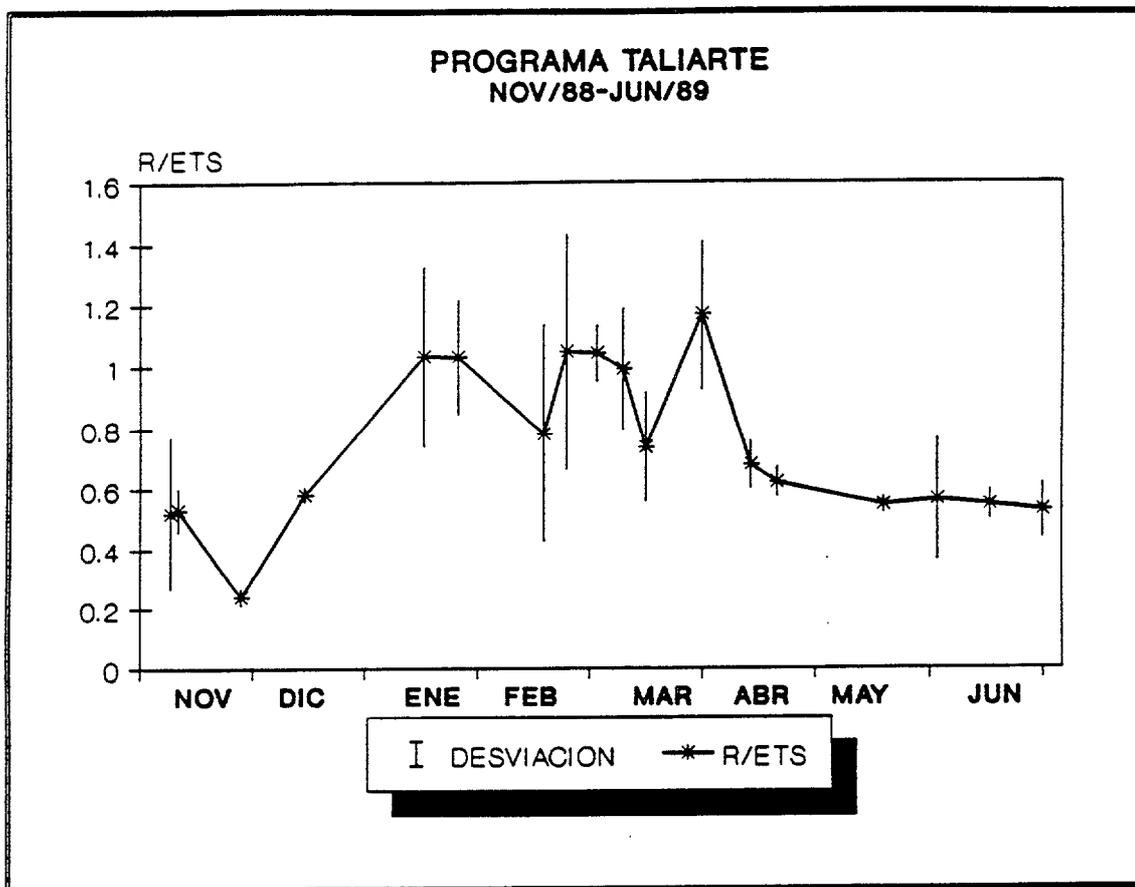


Figura 18.- Evolución temporal del cociente R/ETS durante el programa "Taliarte".

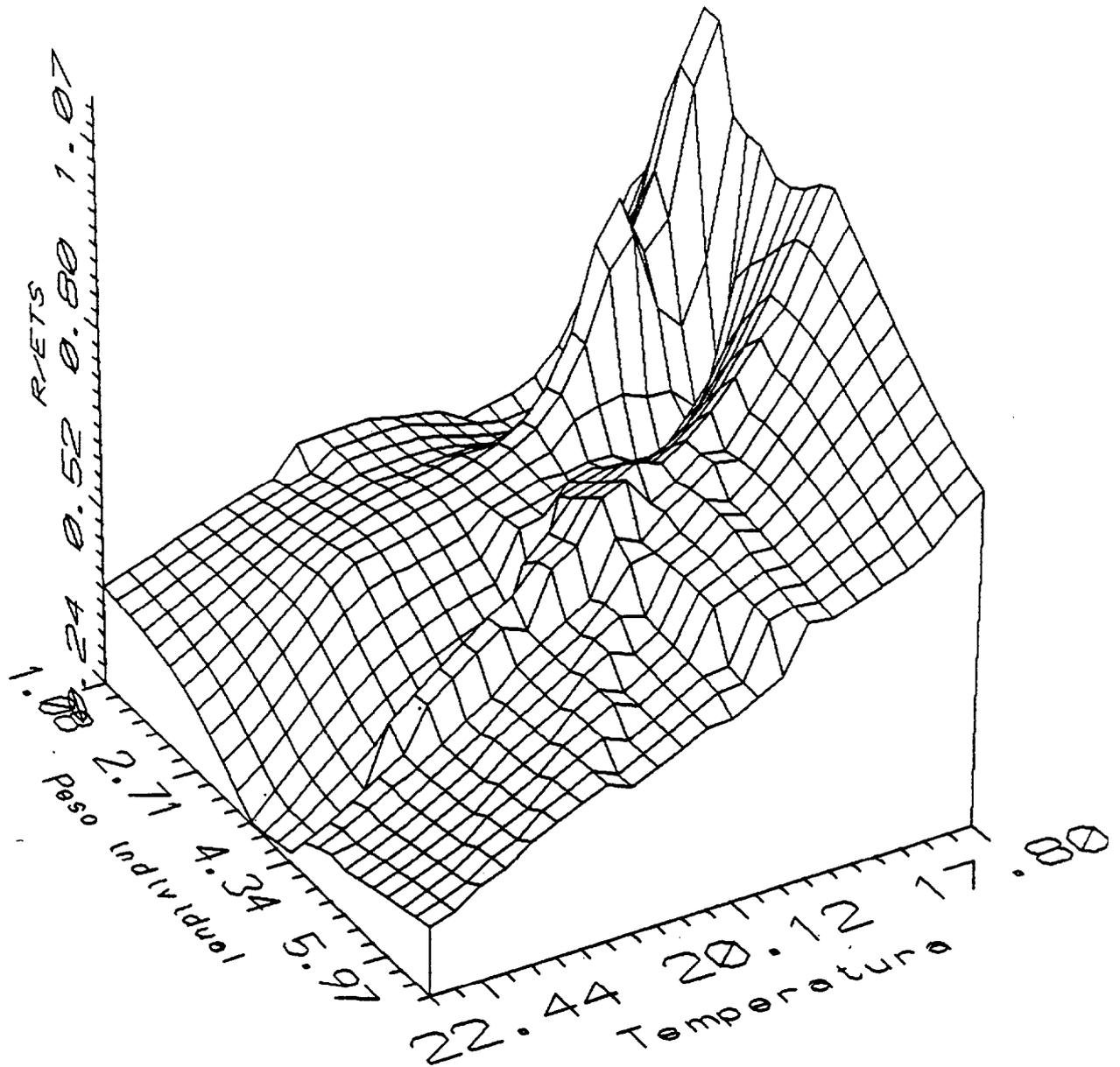


Figura 19.- Diagrama tridimensional resultante de enfrentar el cociente R/ETS con la biomasa individual y la temperatura del medio para el programa "Taliarte".

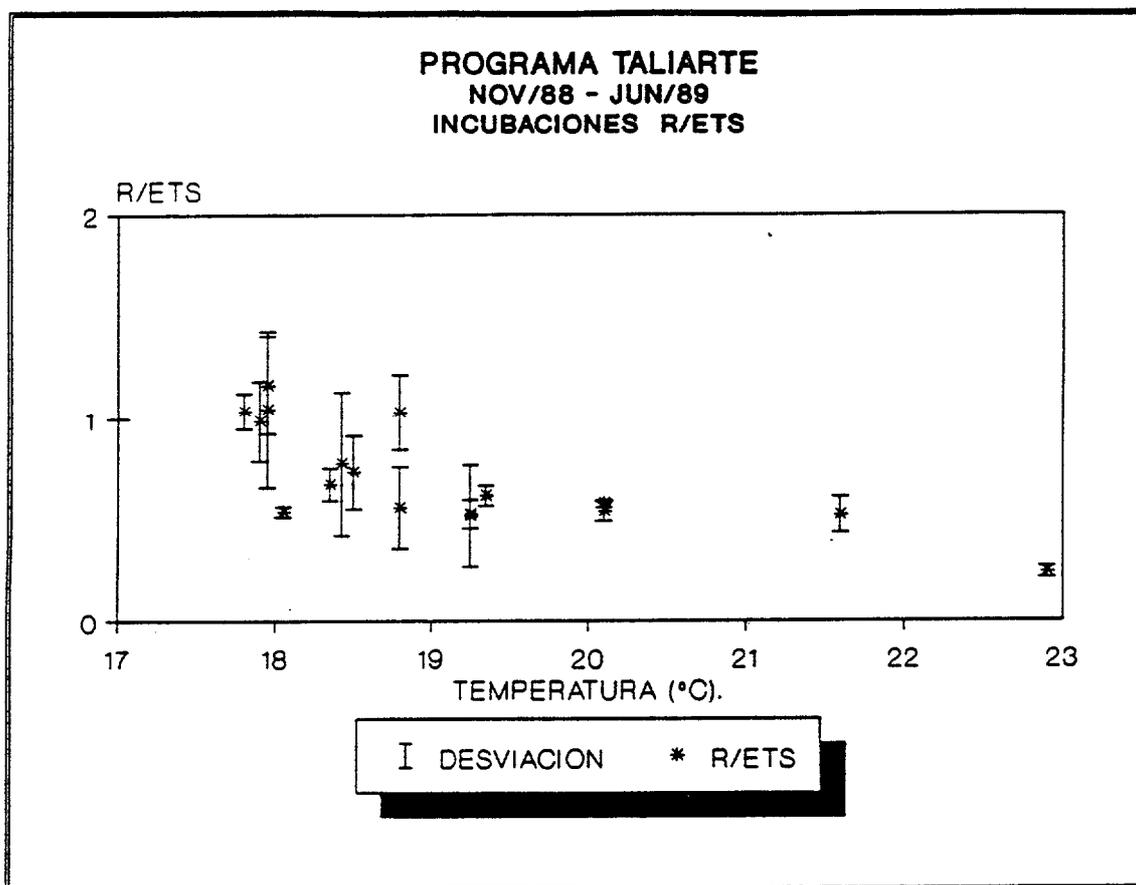


Figura 20.- Variaciones del cociente R/ETS en función de la temperatura del medio en el programa "Taliarte".

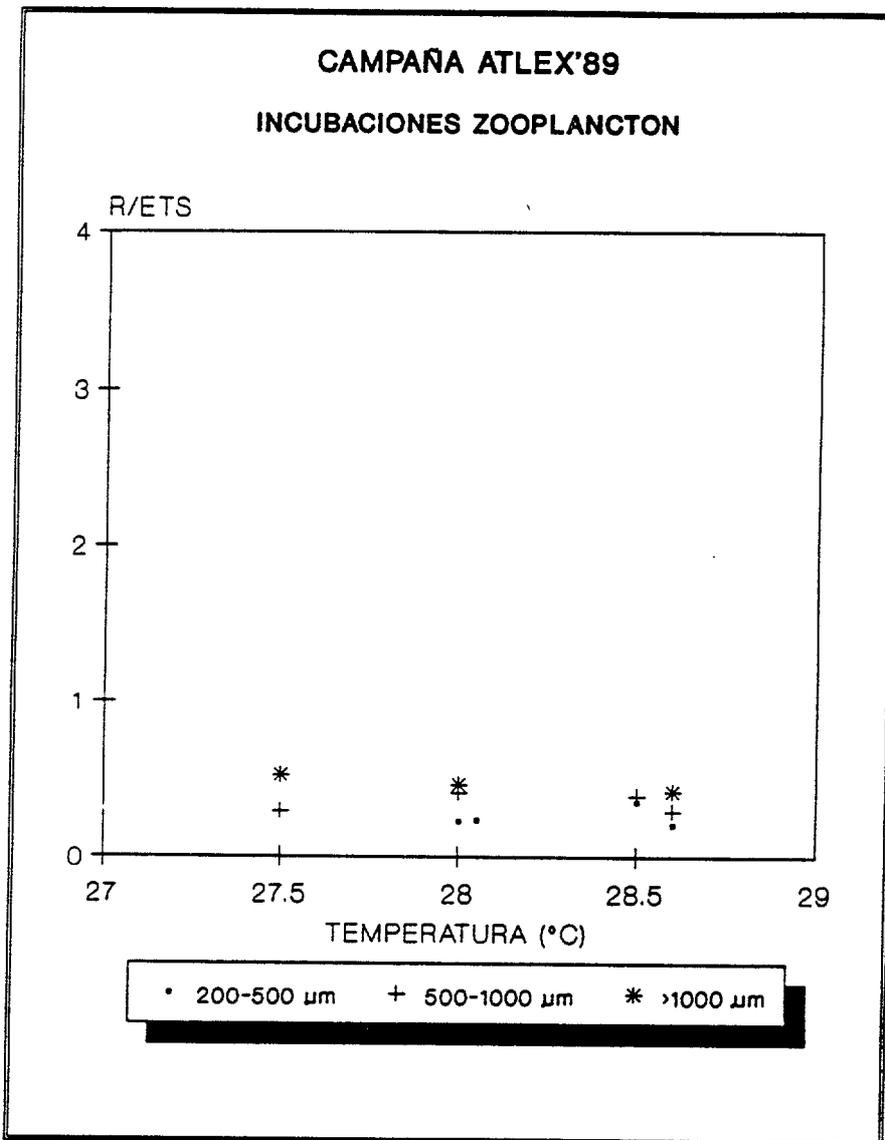


Figura 21.- Variaciones del cociente R/ETS en función de la temperatura del medio en la campaña "ATLEX'89".

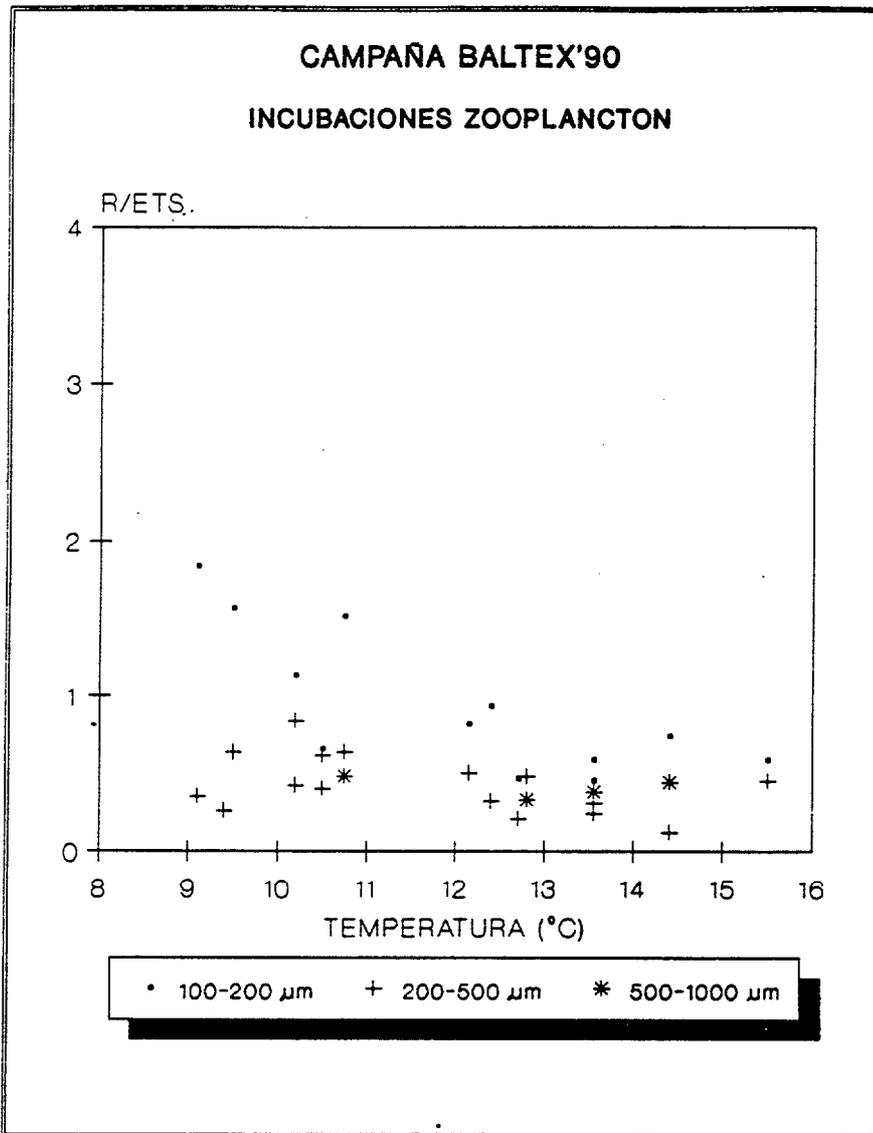


Figura 22.- Variaciones del cociente R/ETS en función de la temperatura del medio en la campaña "BALTEX'90".

(figura 22).

En la campaña EMIAC 9006 la temperatura osciló entre 20.6 y 25.6°C. El valor máximo de R/ETS encontrado fue de 3.49 para los individuos de la fracción 100-200 μm y el valor mínimo (0.49) correspondió a los organismos mayores de 500 μm . Asimismo, al representar R/ETS frente a temperatura se observa una disminución del cociente a medida que aumenta la temperatura, siendo la pendiente de los organismos menores la más pronunciada (figura 23).

Comparando los resultados obtenidos en los distintos experimentos, se observa que la pendiente en la representación de R/ETS frente a la temperatura varía considerablemente. Este hecho probablemente está relacionado con las diferentes condiciones para cada ecosistema. Por otro lado el cociente R/ETS experimenta grandes variaciones en función de la talla de los organismos. De esta manera, los individuos de menor talla presentan un coeficiente de variación mayor (tabla V). Con el objeto de confrontar todos los resultados se realizó una transformación de los datos. Para ello se separaron por tallas y se normalizaron al expresar la temperatura como porcentaje de variación para las diferentes áreas de muestreo. De esta manera los resultados de R/ETS fueron agrupados en intervalos de 20% en el porcentaje de variación de la temperatura. Para el caso más extremo dicho intervalo representó una diferencia de 1.28°C

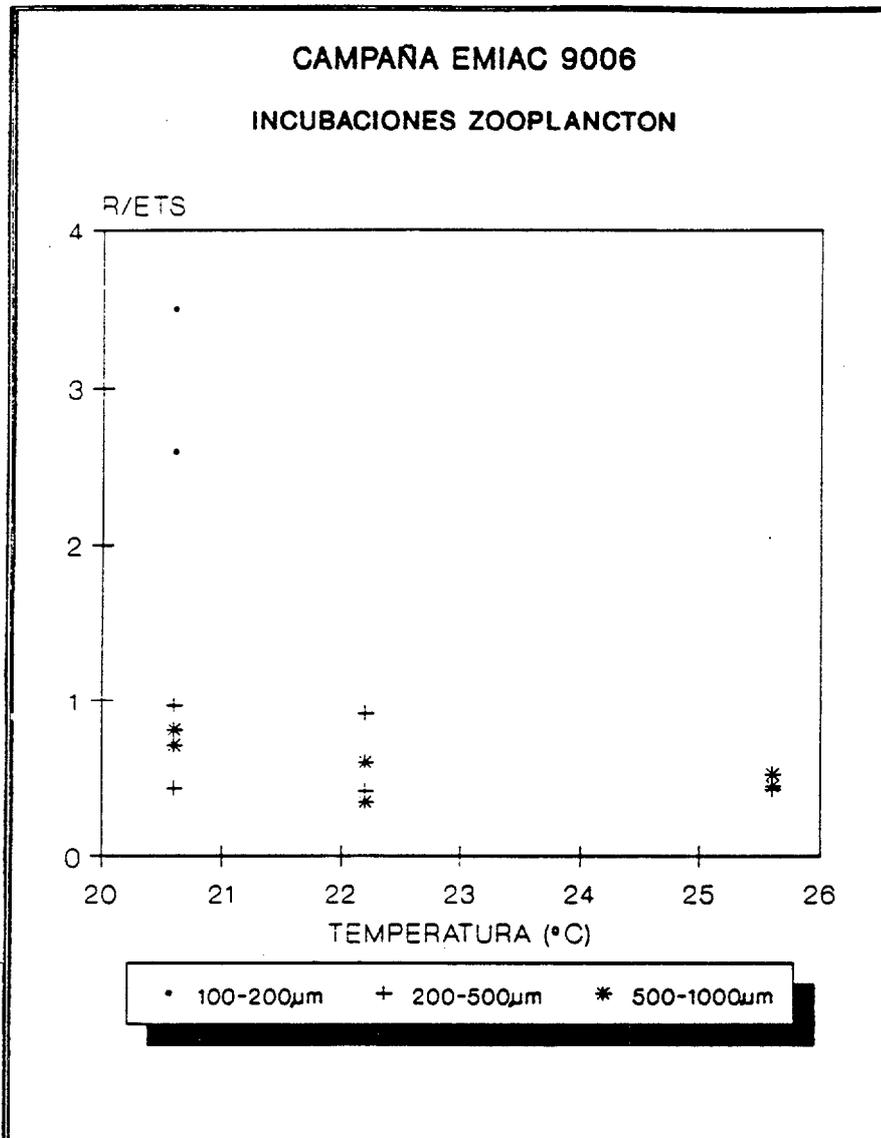


Figura 23.- Variaciones del cociente R/ETS en función de la temperatura del medio en la campaña "EMIAC 9006".

TABLA V.

Variación en el cociente R/ETS en relación a la talla.

CAMPAÑA	100-200 μm .	200-500 μm .	500-1000 μm .
ATLEX'89	--	0.25 \pm 0.07 (n=4)	0.35 \pm 0.06 (n=4)
BALTEX'90	0.94 \pm 0.47 (n=12)	0.42 \pm 0.19 (n=16)	0.40 \pm 0.06 (n=4)
EMAC 9006	3.05 \pm 0.64 (n=2)	0.63 \pm 0.28 (n=5)	0.58 \pm 0.17 (n=6)
TOTAL	1.24 \pm 0.89 (n=14)	0.44 \pm 0.22 (n=25)	0.46 \pm 0.14 (n=14)
CV (%)	71.77	50.0	30.41

(campaña "BALTEX'90"), y para la variación mínima, de 0.22°C (campaña "ATLEX'89").

La fracción 100-200 μm mostró las mayores variaciones en el cociente R/ETS, con un coeficiente de variación de 71.77% (figura 24). A temperaturas más bajas se observaron los valores más altos de R/ETS, aunque en estos intervalos los datos se distribuyen con mayor dispersión. Esta debe estar relacionada probablemente con el desfase existente entre respiración y actividad ETS en organismos juveniles. Como pudo apreciarse en los experimentos realizados con Artemia salina este desfase se hace más patente en los primeros días del ciclo de vida. Dado que la fracción 100-200 μm está constituida fundamentalmente por fases juveniles de crustáceos (mayoritariamente nauplios de copépodos) suponemos que este hecho es un factor que contribuye en gran medida a la variabilidad observada para esta fracción, en el rango bajo de temperatura. Sin duda es la temperatura la que determina en mayor medida la variación del cociente R/ETS.

En las siguientes fracciones, 200-500 y 500-1000 μm , el coeficiente de variación disminuyó, siendo la fracción de 500-1000 μm (30.41%), la de menor coeficiente de variación (figuras 25 y 26). Para estas fracciones el efecto del desfase existente entre respiración y ETS sería de menor importancia que el experimentado en la fracción 100-200 μm ,

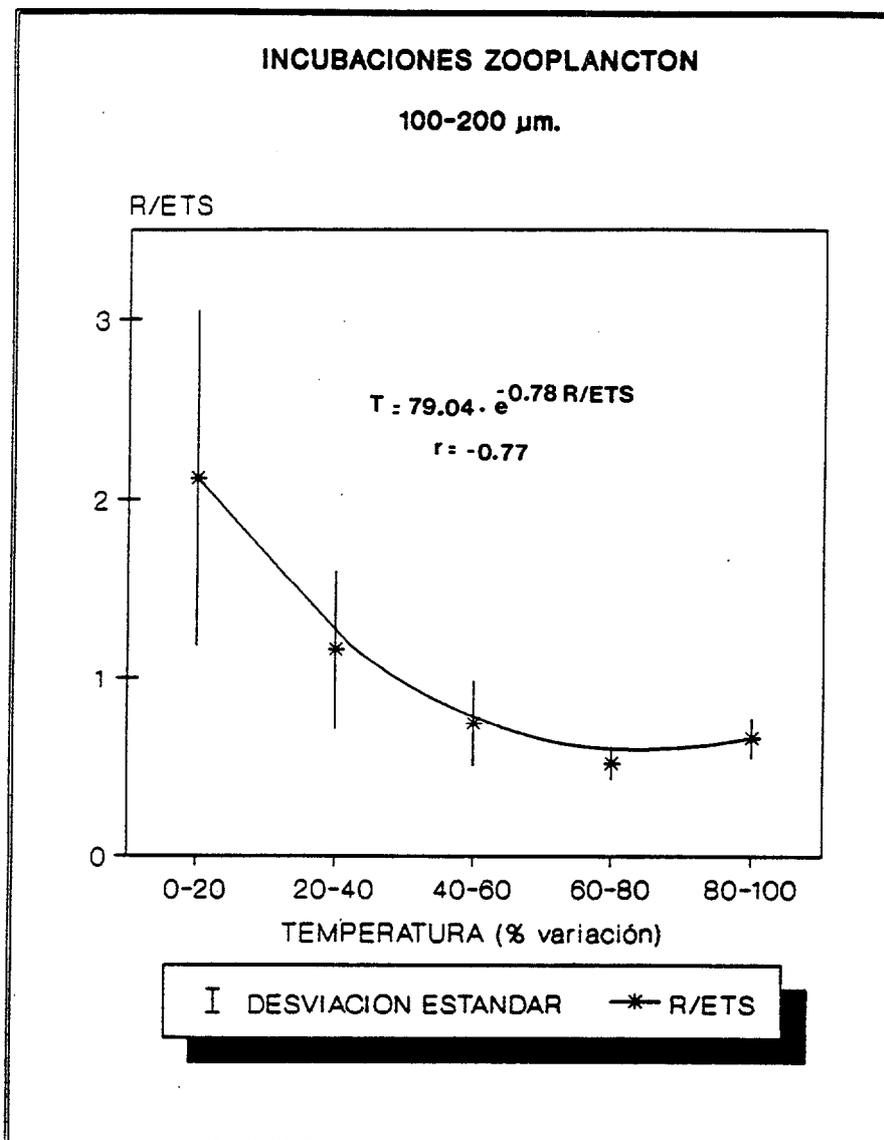


Figura 24.- Variaciones del cociente R/ETS frente a la temperatura observados en la fracción de 100-200 μm . La temperatura se expresó en porcentaje de variación, agrupando los datos en intervalos de 20 unidades. El coeficiente de variación encontrado fue del 72%.

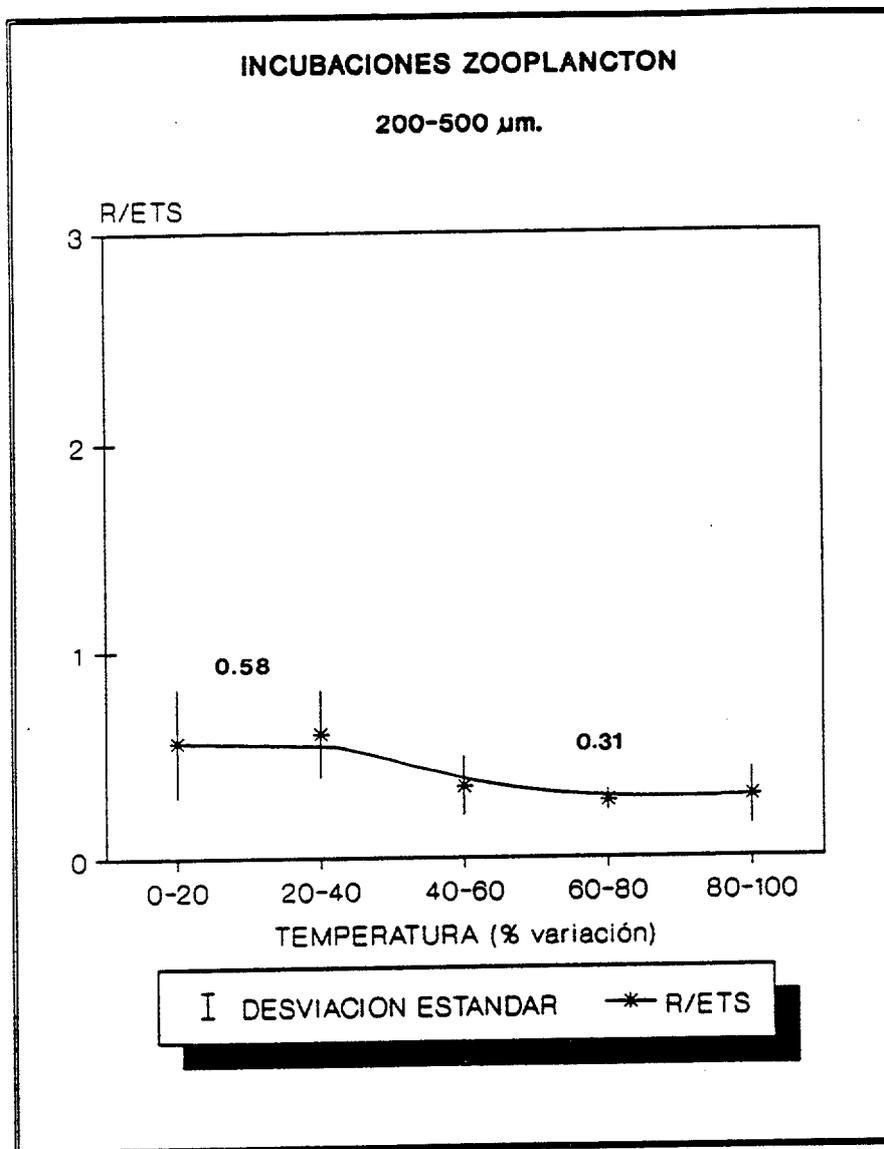


Figura 25.- Variaciones del cociente R/ETS frente a la temperatura observados en la fracción de 200-500 $\mu\text{m.}$ La temperatura se expresó en porcentaje de variación, agrupando los datos en intervalos de 20 unidades. El coeficiente de variación encontrado fue del 50%.

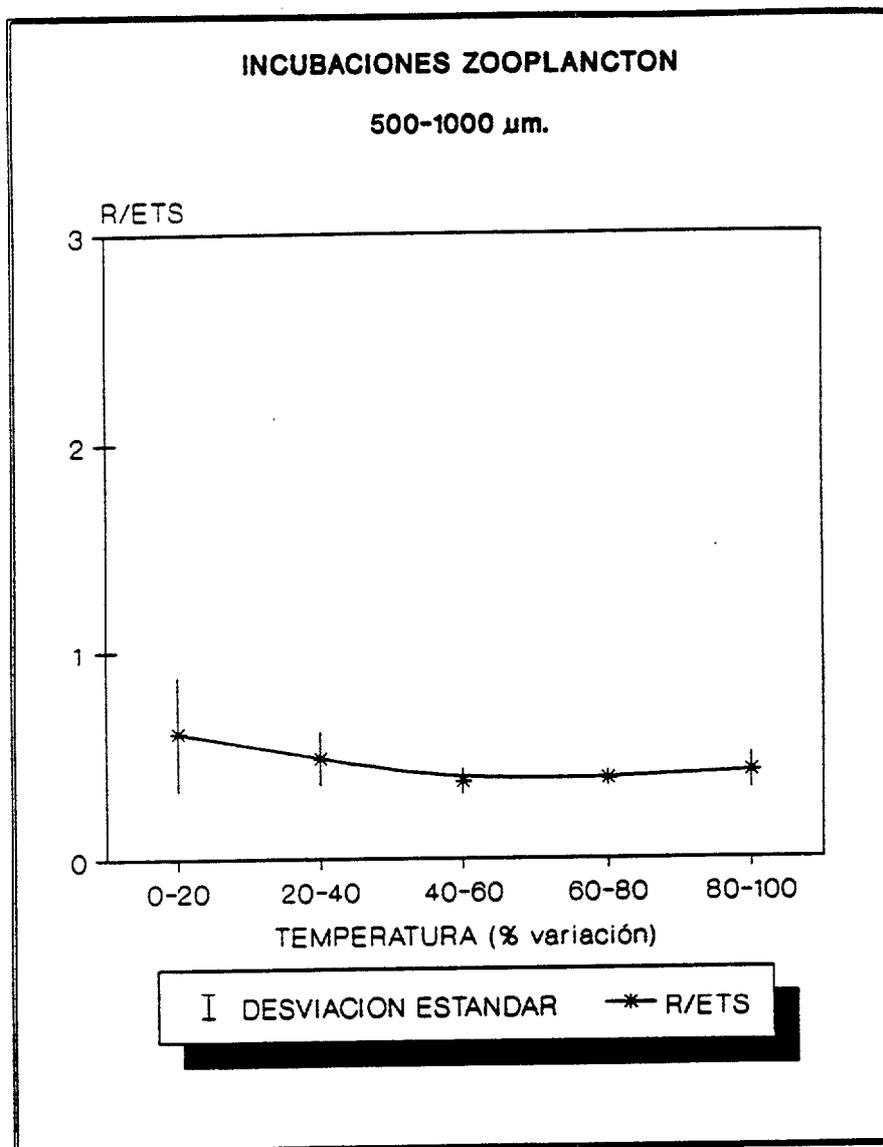


Figura 26.- Variaciones del cociente R/ETS frente a la temperatura observados en la fracción de 500-1000 μm . La temperatura se expresó en porcentaje de variación, agrupando los datos en intervalos de 20 unidades. El coeficiente de variación encontrado fue del 30%.

y la variabilidad de los resultados podría ser debida al menos en parte, al error cometido en la metodología empleada, así como a la temperatura. En efecto, como se observó en el capítulo 3 el error cometido en la metodología (ensayo ETS y biomasa protéica) se estima que es de un 10%. Asimismo hay que destacar que los valores medios para estas dos últimas fracciones se acercan al valor de 0.5 postulado por PACKARD et al. (1975).

Aplicando el test estadístico de análisis de la varianza para muestras independientes (ADEVA I), se obtuvo que para la fracción 100-200 μm , la temperatura explica el 61.38% de la variación en este cociente, con un nivel de significación de 96%. Para la fracción 200-500 μm y con un nivel de significación de 95% se obtuvo que la influencia de la temperatura en las variaciones R/ETS es bastante inferior (36.73%). Sin embargo, para la fracción 500-1000 μm resultó que la temperatura no tiene una influencia significativa en las variaciones del R/ETS. Por tanto, la fracción más pequeña es la que en mayor grado se vió influenciada por las variaciones de temperatura, disminuyendo esta influencia al aumentar la talla.

En lo que respecta a las incubaciones del programa Taliarte (figura 27) y aplicando el mismo test estadístico, se observó con un nivel de significación de 99.99% que la variación del R/ETS es explicada en un 44% por la influencia

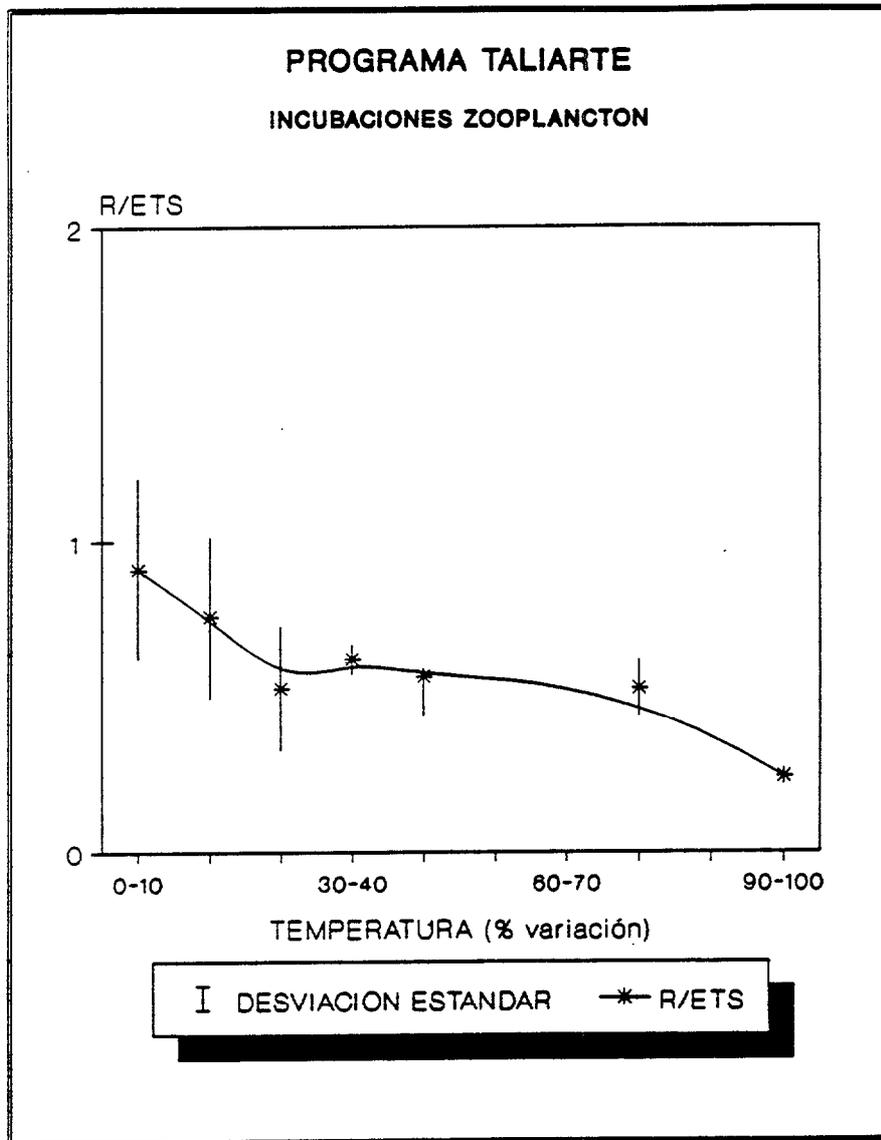


Figura 27.- Variaciones del cociente R/ETS frente a la temperatura observados en el programa "Taliarte". La temperatura se expresó en porcentaje de variación, agrupando los datos en intervalos de 10 unidades. El coeficiente de variación encontrado fue del 42%.

de la temperatura, y un 38% en función de la biomasa individual. En la figura 27 se observa, para muestras de plancton sin fraccionar, el modelo general que hemos estudiado en otras campañas. En efecto, se diferencian tres situaciones. Una primera de alto cociente R/ETS a bajas temperaturas, seguida, para temperaturas intermedias, de un rango de valores R/ETS cercanos al valor de 0.5 dados por PACKARD y colaboradores y congruente con el valor teórico de dicho cociente. Por último, valores bajos del cociente R/ETS a las temperaturas más altas, lo cual es consistente con el bajo valor medio de R/ETS (0.35 ± 0.06) en la campaña ATLEX'89 (temperatura media de 28 °C).

Podemos por tanto concluir que: (1) el cociente R/ETS tiende al valor 0.5 teórico lo cual coincide con los trabajos de PACKARD y colaboradores; (2) el cociente R/ETS es independiente de la talla, cuando la temperatura no influye sobre dicho cociente, tal y como argumentaban KING & PACKARD (1975) y (3) la temperatura influye sobre el cociente R/ETS, elevándolo a las temperaturas más bajas para el ecosistema en estudio. Esta fuente de variabilidad es mucho más acusada en las tallas menores. Por otra parte este cociente también parece disminuir a temperaturas altas.

6. ESTUDIO DE LA ZONA DE CIZALLAMIENTO DEL CAMPO DE VIENTOS: PROGRAMA VENEGUERA

Los estudios realizados por HERNANDEZ-LEON (1986, 1987, 1988a y b), ponen de manifiesto un efecto de masa de isla que se caracteriza por la presencia de núcleos de biomasa en las áreas de cizallamiento del viento, al sureste y suroeste de las Islas Canarias. Por ello se propuso realizar un estudio detallado de este efecto en la isla de Gran Canaria, comparando la biomasa y el sistema de transporte de electrones del mesozooplancton. Se realizaron siete estaciones (figura 1), distribuidas en zonas de turbulencia (fuera del abrigo de la isla), estaciones 3 y 4, zona de calma, (estaciones 1 y 7), y en el área de cizallamiento del campo de vientos (estaciones 2, 5 y 6). Este estudio comprendió el objetivo principal del programa Veneguera, que fue realizado entre Noviembre de 1986 y Mayo de 1987.

La temperatura del agua durante el período de estudio se mantuvo cálida en las estaciones situadas en la estela de la isla, aún en los meses de invierno, mientras que en las estaciones fuera del abrigo de la misma se produjo un enfriamiento en toda la columna de agua. De esta manera en Febrero se alcanzó hasta 1°C de diferencia entre las estaciones 1 y 3 (figura 28).

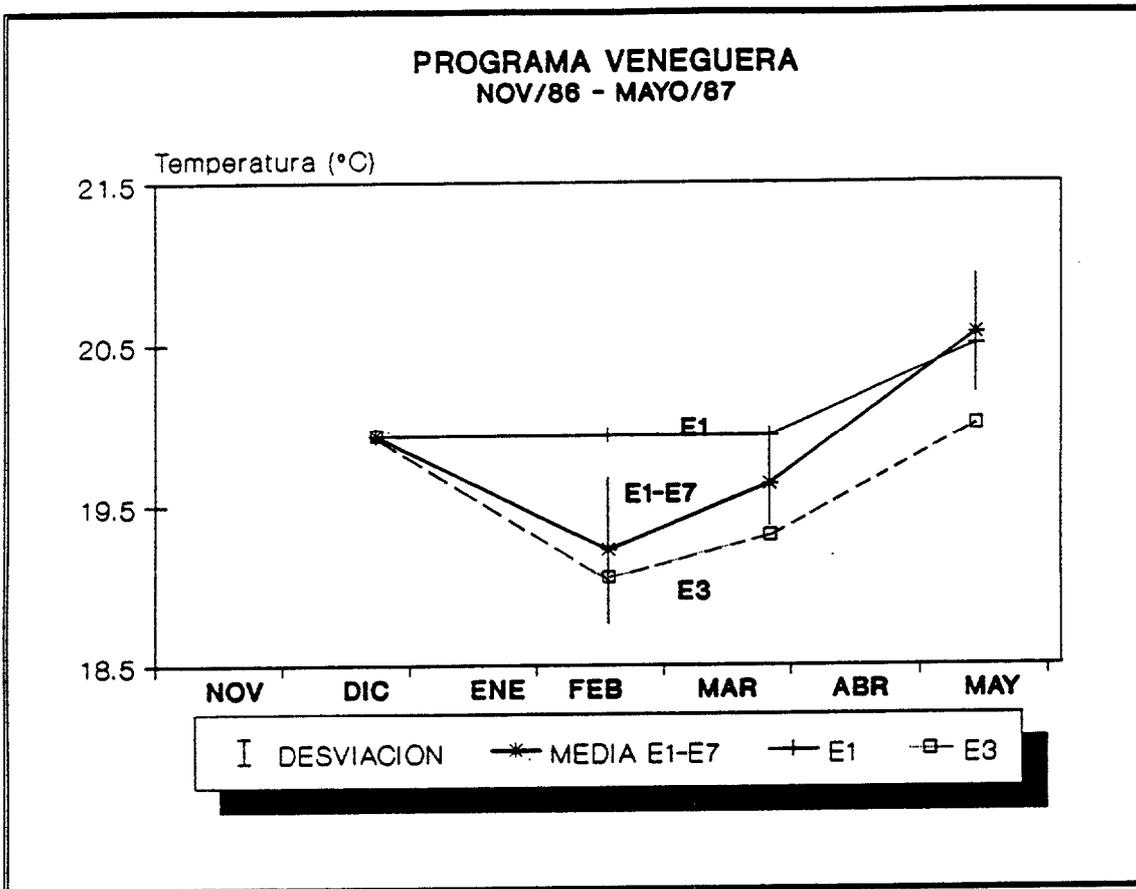


Figura 28.- Evolución de la temperatura superficial del agua durante el programa "Veneguera".

6.1 REGIMEN DE VIENTOS

Con el propósito de estudiar la influencia del viento sobre los fenómenos costeros de acumulación de biomasa zooplactónica descritos por HERNANDEZ-LEON (1988a), se tomaron datos de la estación metereológica del Aeropuerto de Gran Canaria dada su buena posición para el registro de la velocidad y dirección de los vientos Alisios. Las Islas Canarias se caracterizan por la predominancia de estos vientos durante la mayor parte del año, alcanzando su mayor intensidad y constancia durante los meses de verano.

Durante el período de muestreo, el régimen de vientos se caracterizó por una gran constancia (N-NE) e intensidades comprendidas entre 0 y $12 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (figura 29). No obstante es a partir de Marzo cuando se registran las mayores intensidades y con predominancia de la componente noreste. En Noviembre se detectan también fuertes pulsos de vientos de dirección N-NE. Desde finales de Noviembre hasta mediados de Marzo, se observan períodos de calma seguidos por pequeños pulsos de vientos de dirección variable, en períodos no superiores a 10 días consecutivos.

RESULTADOS

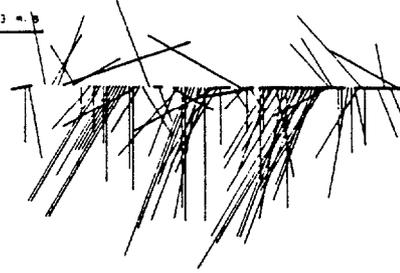
NOVIEMBRE 1986

3 m/s



DICIEMBRE 1986

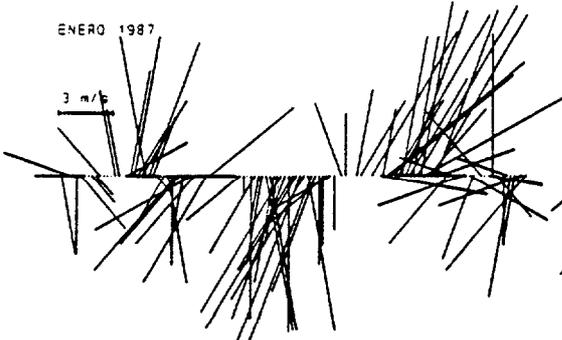
3 m/s



101

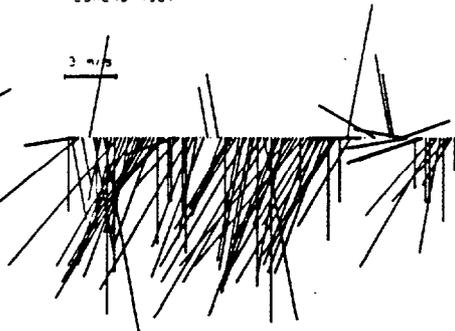
ENERO 1987

3 m/s



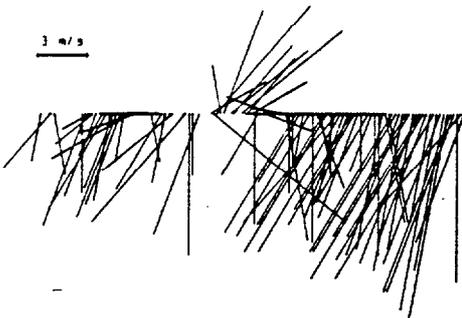
FEBRERO 1987

3 m/s



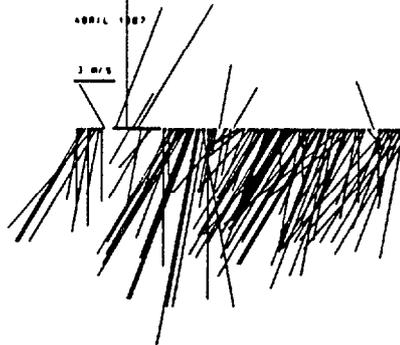
MARZO 1987

3 m/s



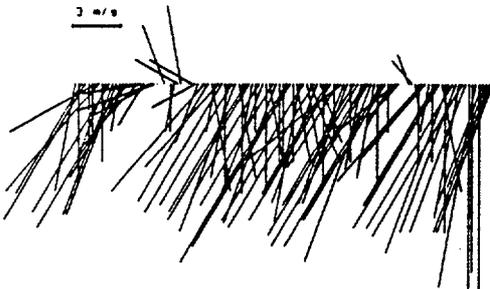
ABRIL 1987

3 m/s



MAYO 1987

3 m/s



JUNIO 1987

3 m/s



Figura 29.- Evolución del regimen de vientos (en diagrama vectorial) desde Noviembre de 1986 a Junio de 1987. Los datos han sido tomados del aeropuerto de Gran Canaria. Se representan cuatro medidas diarias (01, 07, 13 y 18 horas).

6.2 BIOMASA PROTEICA

Los resultados de biomasa como $\text{mg proteínas} \cdot \text{m}^{-3}$ para el área, tomando la media de las siete estaciones, mostraron un aumento progresivo con un máximo primaveral en Marzo con valor medio de $4.31 \pm 1.03 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ (figura 30). La posición temporal de este máximo es un fenómeno típico en aguas del Archipiélago Canario (DE LEON Y BRAUN, 1973; BRAUN, 1980, 1981; HERNANDEZ-LEON *et al.*, 1984; HERNANDEZ-LEON, 1987, 1988a,b y c; ARISTEGUI *et al.*, 1989; FERNANDEZ DE PUELLES *et al.* 1989; GARCIA-RAMOS *et al.*, 1990). Dicho pico de biomasa fue del mismo rango que el observado por HERNANDEZ-LEON (1988a), para un área cercana ($4.69 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$). Por otra parte, hay que destacar que aunque el valor medio en el mes de Noviembre no resultó ser elevado ($2.37 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$) se observó una gran dispersión en la biomasa de las siete estaciones, evidenciado por un valor en la desviación típica de 1.74.

La distribución espacial de biomasa mostró la presencia de diferentes núcleos relacionados con fenómenos de acumulación según el proceso descrito por HERNANDEZ-LEON (1986, 1988a). Dicho fenómeno está relacionado con el efecto de isla, en el cual los valores de biomasa planctónica se elevan alrededor o en determinadas zonas próximas a ella. Este efecto produce un gradiente positivo de biomasa desde el océano hacia la costa, apareciendo acumulaciones en zonas de escasa profundidad sobre la plataforma, y densificaciones en

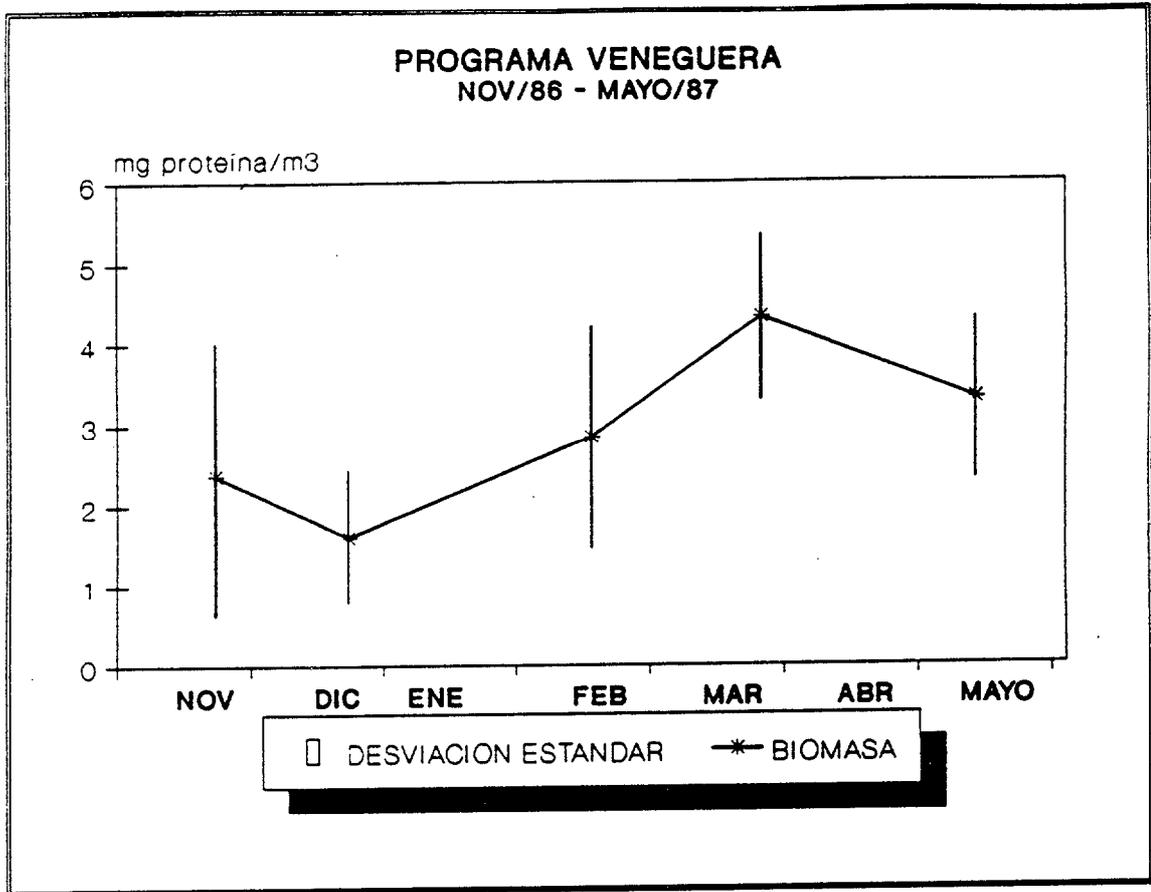


Figura 30.- Evolución temporal de la biomasa proteica (mg prot·m³) durante el programa "Veneguera".

el área de sotavento que se localizan en diferentes estaciones dependiendo de la dirección del viento (figura 31).

En el mes de Noviembre, con vientos de dirección norte e intensidad de $12 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ en los días anteriores al muestreo, apareció un núcleo centrado en la estación 3 con un valor de $5.74 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$. A partir de esta estación se observó un gradiente hacia la estación 2. Las estaciones 4, 5 y 6 presentaron valores de biomasa bastante inferiores.

En Diciembre aparecieron dos pequeños núcleos (E2 y E7), disminuyendo la biomasa a medida que nos alejamos de la costa, donde se obtuvieron valores inferiores a $1 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ en las estaciones 4, 5 y 6.

En Febrero, y a continuación de un pulso de viento de gran intensidad y de componente NNE, se apreciaron acumulaciones considerables en las estaciones 1 y 3. Las estaciones pertenecientes a la Radial 2 continuaron con valores bajos, entre 1 y $2 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$. La aparición de estos fuertes valores de biomasa debieron estar relacionados, por un lado, con la presencia de dicho pulso de viento, y por otro, por ser la época en la cual la mezcla vertical fue importante y la biomasa del zooplancton incrementó su valor debido al aumento de la producción primaria (ARISTEGUI et al., 1989).

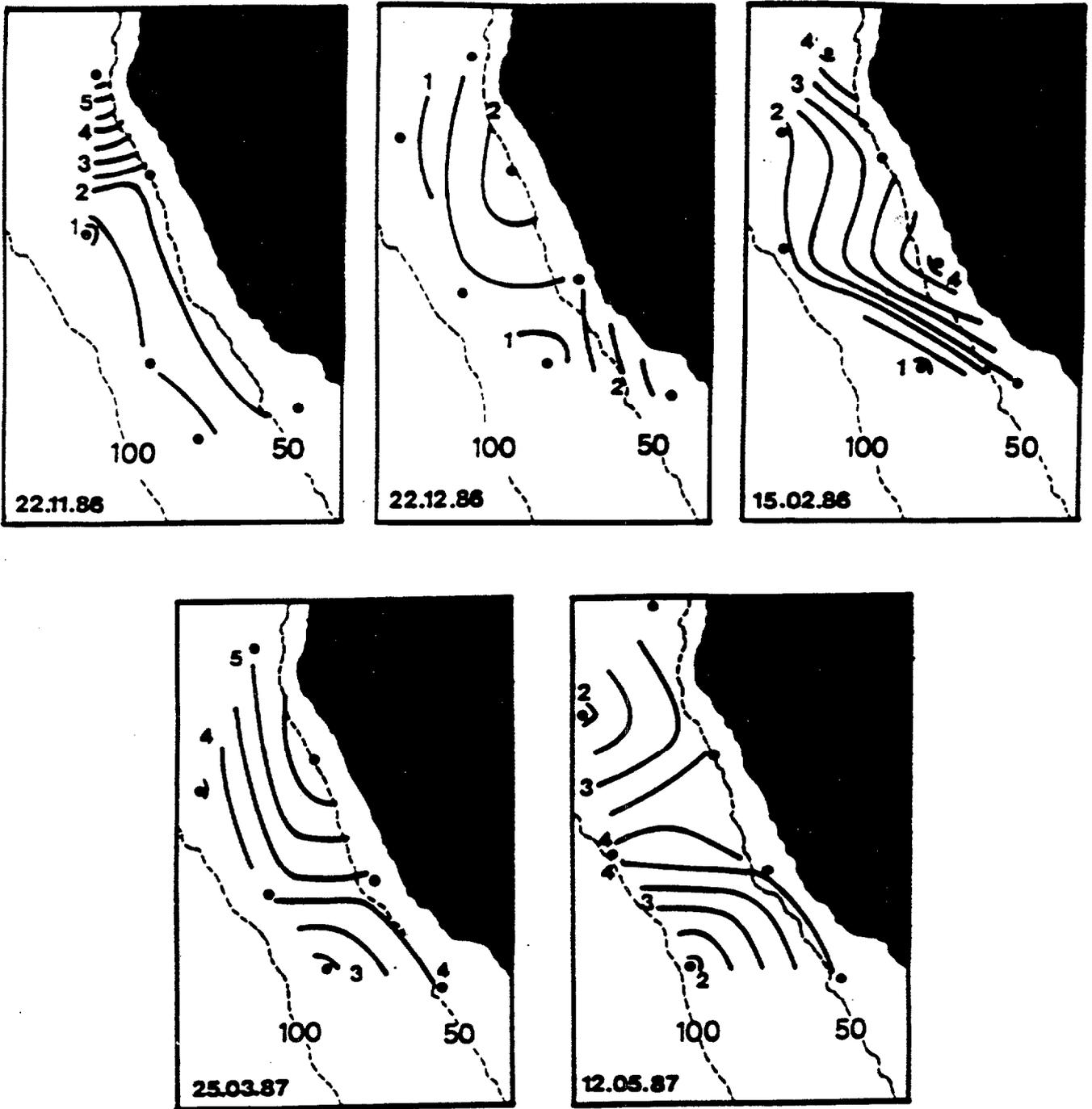


Figura 31.- Evolución espacial de la biomasa proteica ($\text{mg prot}\cdot\text{m}^{-3}$) durante el programa "Veneguera".

La situación encontrada en Diciembre pareció repetirse en Marzo con un núcleo claramente centrado en torno a la estación 2, siendo el viento de dirección NE e intensidad de $10 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. En general los valores de biomasa se incrementaron en todo el área, alcanzando valores cercanos a $3 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ en las estaciones de la Radial 2.

En Mayo se observó un área de acumulación entre las estaciones 1 y 5 que coincidió con el cizallamiento del campo de vientos. A su vez también se pudo apreciar una dispersión de la biomasa a medida que nos acercamos a las estaciones 4 y 6, ambas con valores ligeramente inferiores a $2 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$.

En definitiva se puede observar que las acumulaciones de biomasa se encuentran influenciadas por la dinámica de vientos. En estas zonas de densificación los organismos evitan la dispersión a la vez que procuran mantener la posición en la zona de contacto con el agua turbulenta, potencialmente más productiva.

6.3 ACTIVIDAD DEL SISTEMA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES

La actividad del sistema de transporte de electrones en relación a la unidad de volumen ($\mu\text{l O}_2\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$), esto es, el índice de respiración de la comunidad, contrariamente a lo encontrado por HERNANDEZ-LEON (1987,

1988b) no siguió una evolución similar a la biomasa (figura 32).

En Noviembre se encontró un valor medio relativamente alto ($68.22 \pm 32.76 \mu\text{l O}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$) que descendió considerablemente en Diciembre. En Febrero se produjo la aparición de un máximo ($130.22 \pm 77.78 \mu\text{l O}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$), anterior al máximo de biomasa encontrado en Marzo. Posteriormente, la actividad enzimática fue disminuyendo progresivamente hasta Mayo, en donde presentó un valor muy similar al encontrado en Diciembre.

En cuanto a la evolución de la actividad específica del ETS (figura 33), se observó el valor máximo en el mes de Febrero ($45.43 \pm 16.85 \mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$). Este máximo en la actividad específica precedió al máximo de biomasa de finales de invierno. Este dato refleja que la comunidad mesozooplanctónica, eleva su metabolismo celular durante la época en que comienza a producirse la mezcla vertical en la columna de agua (HERNANDEZ-LEON, 1987, 1988a y b). Este hecho nos permite discernir entre dos procesos productivos diferentes, de una parte la elevación del metabolismo celular como consecuencia de una entrada de energía en la comunidad planctónica y de otra parte la utilización de esta energía para la síntesis de material celular, con el consiguiente aumento de la biomasa. Por tanto producción y biomasa no tienen por que coincidir en el tiempo. En Mayo este parámetro

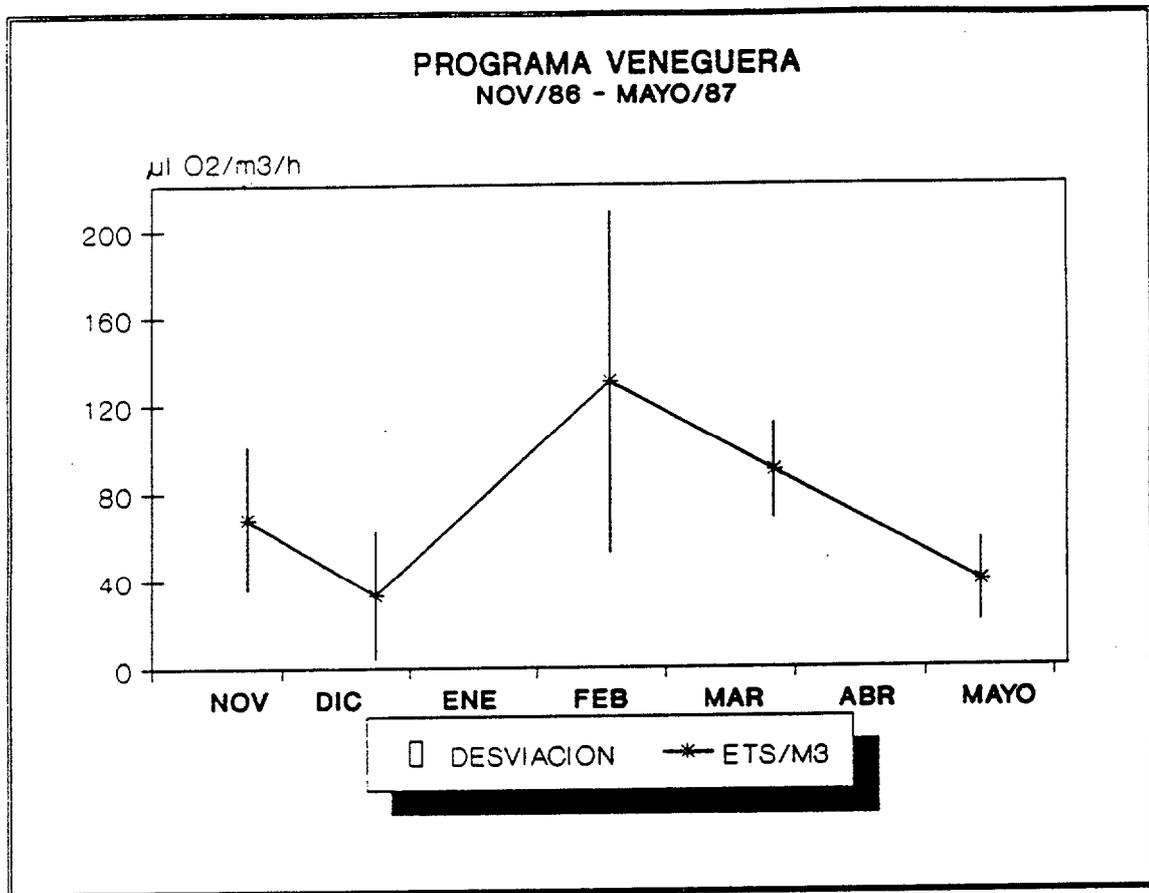


Figura 32.- Evolución temporal de la actividad ETS por unidad de volumen ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{m}^3 \cdot \text{h}^{-1}$) durante el programa "Veneguera".

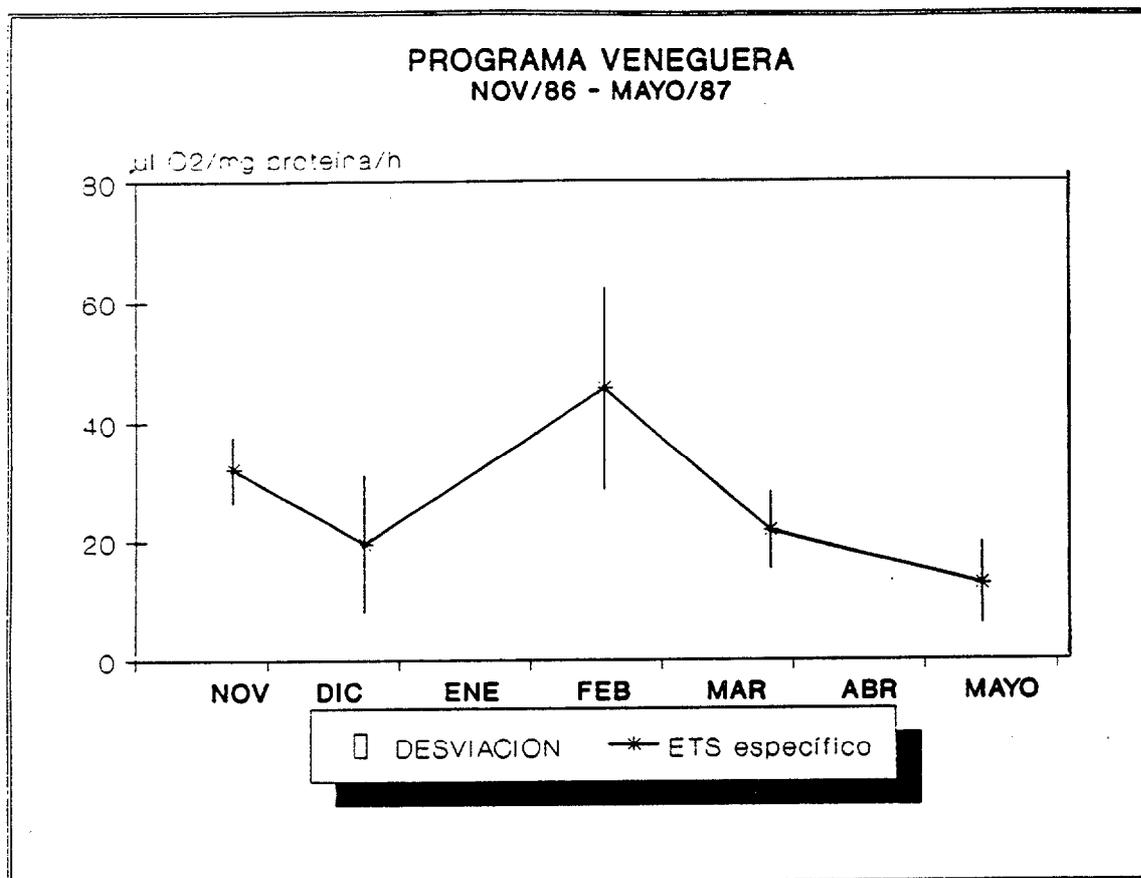


Figura 33.- Evolución temporal de la actividad específica del ETS ($\mu\text{l O}_2\text{mg prot}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) durante el programa "Veneguera".

disminuyó considerablemente presentando los valores mínimos, $12.73 \pm 6.93 \mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$.

Los valores medios anteriormente citados, tanto para el ETS por unidad de volumen como para el ETS específico, fueron considerablemente superiores a los encontrados por HERNANDEZ-LEON (1987, 1988b). Sin embargo, estos valores no son comparables. La estandarización del INT estimada por HERNANDEZ-LEON (op. cit.), muestra valores de 2.09 y 1.97, superiores al utilizado para este trabajo (1.42). Con el propósito de poder comparar los resultados, se volvió a calcular la actividad del ETS, utilizando valores de INT de 2.09 y 1.97. Los resultados obtenidos de esta manera fueron similares a los encontrados por HERNANDEZ-LEON (op. cit.).

Con respecto al estudio de la distribución espacial del sistema de transporte de electrones por unidad de volumen, en general presentó una distribución muy similar a la ofrecida para la biomasa (figura 34).

En Noviembre se observó un núcleo en la estación 3 ($127.41 \mu\text{l O}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$). Este núcleo fue localizado al mes siguiente en la estación 2, aunque con una ligera disminución en la actividad ($94.08 \mu\text{l O}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$) y se observó un gradiente negativo hacia las estaciones 4 y 6.

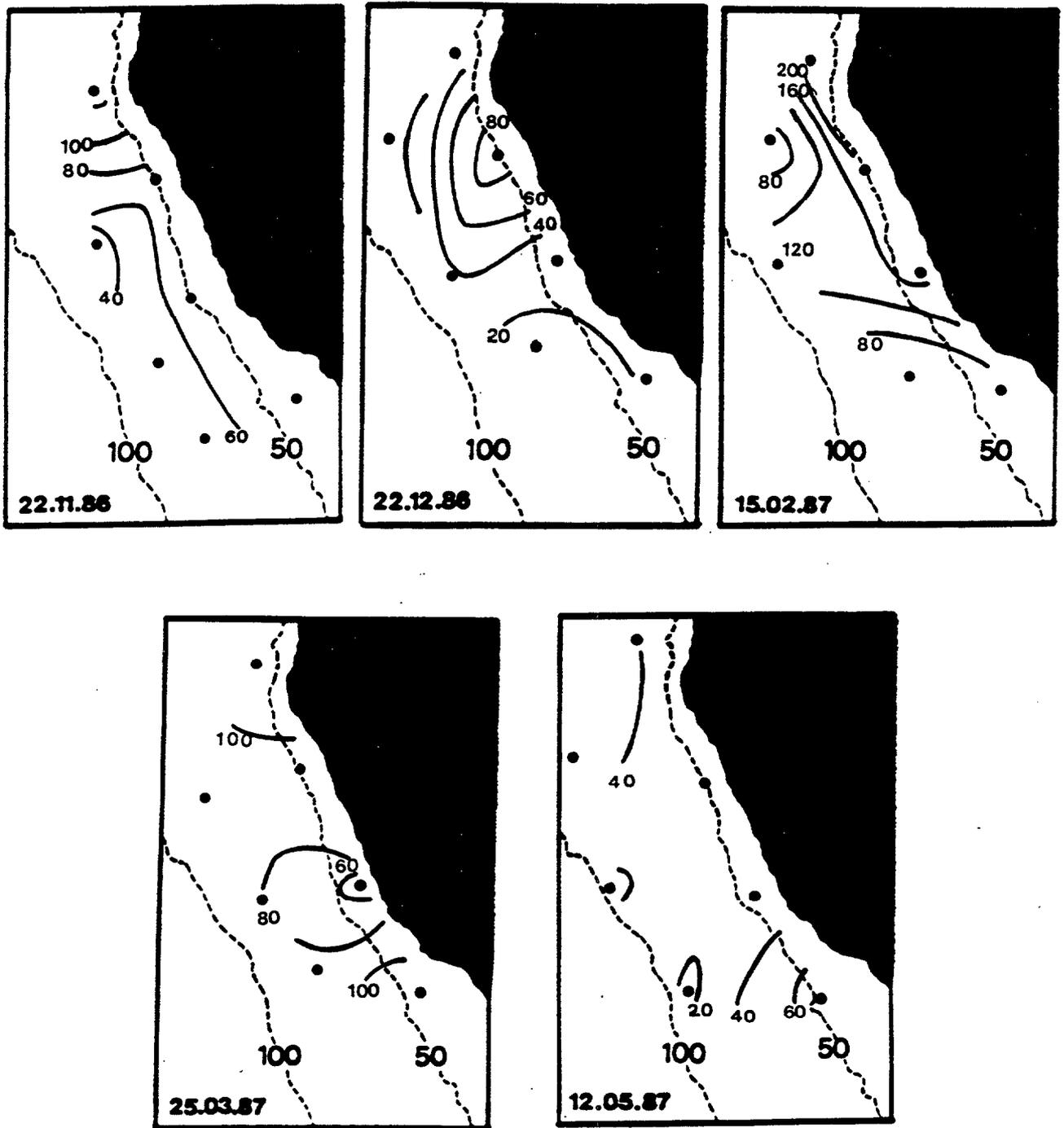


Figura 34.- Evolución espacial de la actividad ETS por unidad de volumen ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$) durante el programa "Veneguera".

En Febrero se alcanzaron los máximos valores del ciclo, formando un núcleo de alta actividad entre las estaciones 1, 2, 3 y 5, siendo la estación 3 la que mayor actividad presentó ($240.24 \mu\text{l O}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$).

En Marzo se distinguieron dos núcleos bastante importantes, uno en la estación 3 ($113.98 \mu\text{l O}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$) y otro alrededor de la estación 7 ($119.24 \mu\text{l O}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$), encontrándose el valor mínimo en la estación 1.

Por último en Mayo, la actividad pareció repartirse de una manera más homogénea entre las estaciones 3, 4 y 5 detectándose un pequeño núcleo rodeando a la estación 7.

La evolución espacial de la actividad específica del ETS (figura 35), mostró en Noviembre una mayor actividad en el área comprendida entre las estaciones 2, 4, 5 y 6, con valores entre 30.99 y $39.09 \mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. En Diciembre este núcleo se encontró en la estación 2, siendo los valores mínimos los encontrados alrededor de las estaciones 6 y 7, distribución muy similar a la encontrada para la biomasa protéica.

En Febrero se observó la mayor actividad específica, encontrándose un núcleo con alta actividad entre las estaciones 2 y 5 (61.38 y $69.88 \mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, respectivamente) que se fue dispersando hacia los extremos

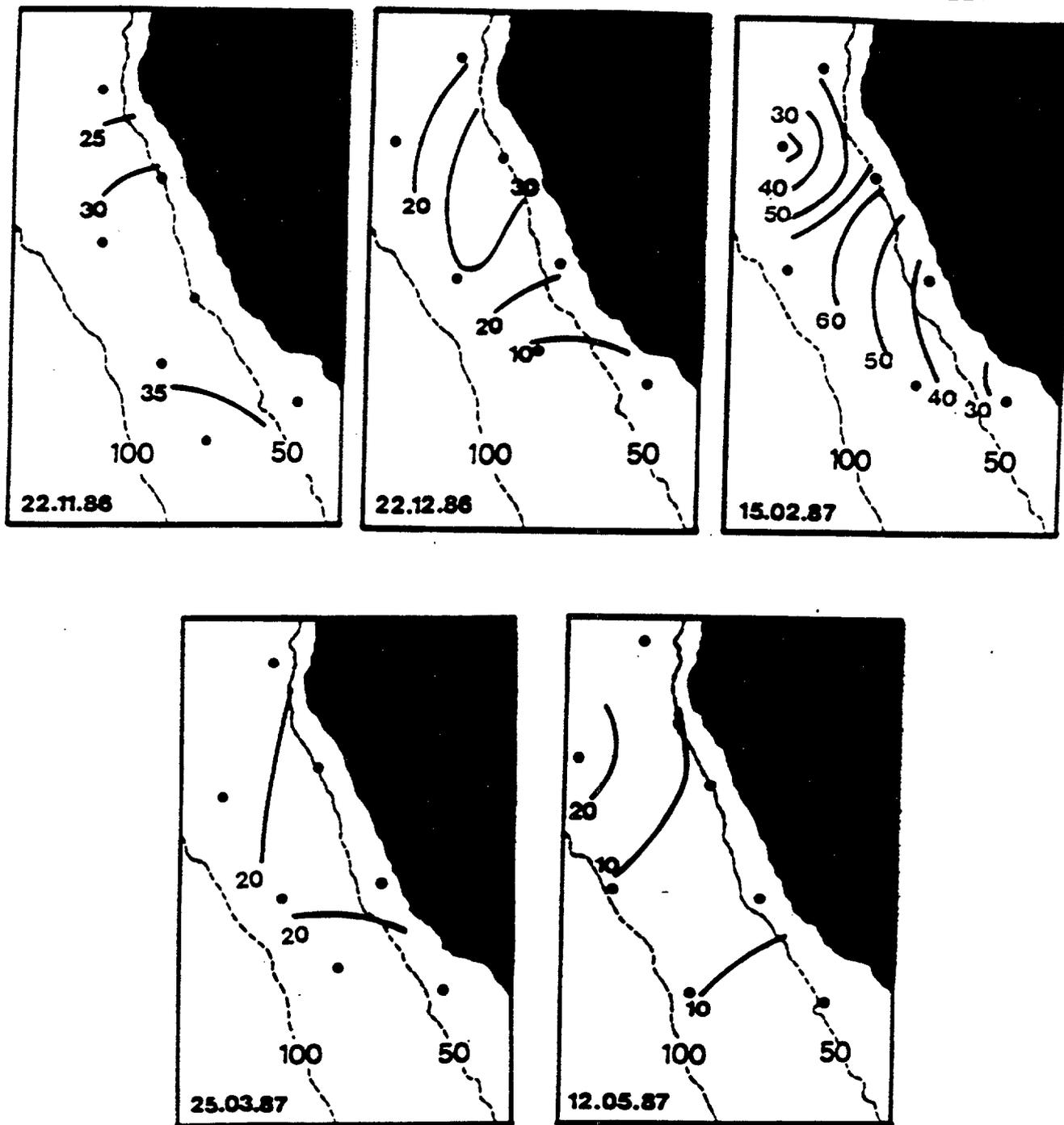


Figura 35.- Evolución espacial de la actividad específica del ETS ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) durante el programa "Veneguera".

(estaciones 4 y 7).

Los valores de máxima actividad en Marzo se concentraron en las estaciones 6 y 7, si bien éstos fueron considerablemente inferiores al mes anterior.

En Mayo la actividad descendió aún más, situándose los valores más altos alrededor de la estación 4 ($25.72 \mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) y los más bajos en el cuadrilátero formado por las estaciones 1, 2, 5 y 6.

En definitiva, los valores de máxima actividad específica se registraron en la zona comprendida entre las estaciones 2, 4, 5 y 6, que a su vez configuraban el área de cizallamiento del campo de vientos. Dependiendo de su dirección (N-NE) serán zonas turbulentas o zonas de calma (figura 1). Es pues en esta zona donde la comunidad mesozooplanctónica se encuentra en fase activa de crecimiento celular. El enriquecimiento del área causado por procesos de mezcla vertical en la columna de agua sobre la plataforma, debidos a la intensa acción del viento, hacen que los nutrientes regenerados en el bentos se encuentren de nuevo disponibles para ser utilizados por el primer eslabón de la cadena trófica, quienes muestran en este área mayores valores de producción (ARISTEGUI et al., 1989).

6.4 RECUEENTOS TAXONOMICOS

Para el estudio taxonómico únicamente se analizaron las muestras pertenecientes a las estaciones 1 y 3, ambas sobre fondos de 50 m. Dicha elección estuvo motivada por el deseo de comparar las diferencias entre una estación representativa de la zona de calma (E1) y una estación donde la turbulencia tiene un marcado efecto sobre la comunidad planctónica (E3).

Para facilitar la interpretación de los resultados, los organismos fueron agrupados y clasificados en los siguientes grupos: grupo 1, copépodos; grupo 2, quetognatos; grupo 3, apendicularios; grupo 4, ostrácodos; grupo 5, cladóceros; grupo 6, huevos (mayoritariamente de invertebrados bentónicos); grupo 7, otros, donde agrupamos a todos aquellos organismos de pequeña representación y cuya presencia en la columna de agua no es siempre detectada. Incluimos aquí pequeños hervíboros (pteropodos, larvas de otros moluscos, larvas de equinodermos), poliquetos, larvas de peces, etc; grupo 8, otros crustáceos, donde se incluyen misidáceos, isópodos y fases larvarias de decápodos y eufausiáceos; grupo 9, gelatinosos, dentro de este grupo incluimos los componentes del denominado "plancton gelatinoso", formado por taliáceos (sálpidos y doliólidos), sifonóforos e hidromedusas.

En las dos estaciones muestreadas y para todo el período de estudio los copépodos fueron el grupo mayoritario, alcanzando en algunos casos el 90% de la comunidad, con un valor medio del 75%. Otros valores citados para el área de Canarias, son los de MINGORANCE (1983) con un valor del 64%, SANTAMARIA (1984) de un 69%, SANTAMARIA et al. (1989) entre 77-81%, FERNANDEZ DE PUELLES (1986) del 76%, HERNANDEZ-LEON (1988a) 85.29% o GARCIA-RAMOS et al. (1990) del 69% de la población. Le siguen en importancia los apendicularios, con valores de hasta el 35%. El resto de los grupos no superó el 10%, aunque la importancia relativa de cada uno de ellos varió en función de la época del año.

El número medio de individuos por metro cúbico fue superior en la estación 3 (1284 ind·m³) en relación a la estación 1 (964 ind·m³), siendo valores muy superiores a los encontrados por otros autores en el Archipiélago Canario (figura 36). BRAUN (1981) cita valores de 253 ind·m³; MINGORANCE (1983) encuentra 420 ind·m³; FERNANDEZ DE PUELLES (1986) ofrece datos de 282 ind·m³; HERNANDEZ-LEON (1988c), de 553 ind·m³; GARCIA-RAMOS et al. (1990) muestra valores de 444 ind·m³ al NE y de 616 ind·m³ al SW de Tenerife. SANTAMARIA et al. (1989) citan valores de 1314 ind·m³ para el NE de Tenerife, siendo similares a los encontrados en el presente trabajo.

La evolución temporal de los distintos grupos así

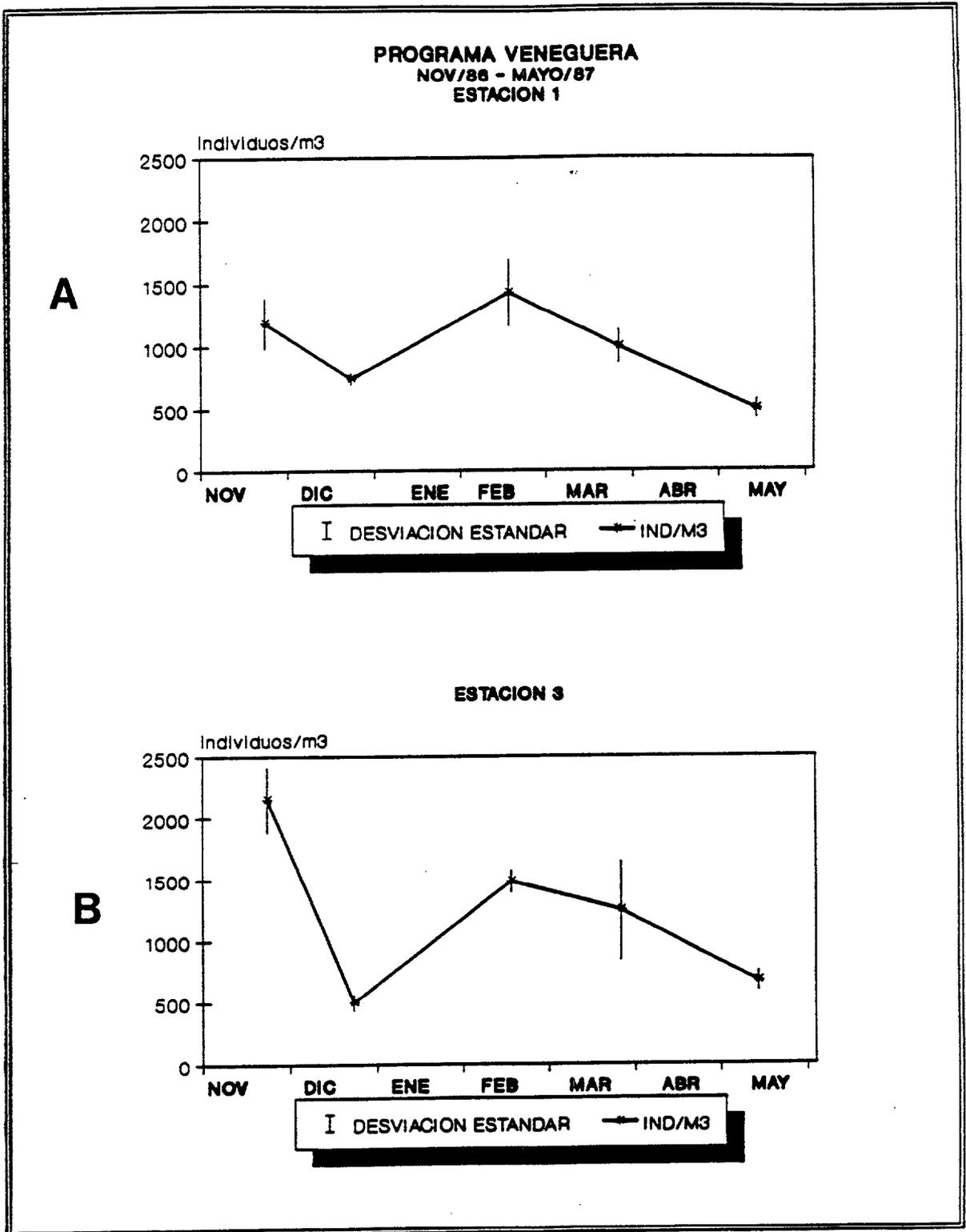


Figura 36.- Evolución del número de total de organismos para las estaciones 1 y 3 (programa "Veneguera"). Las desviaciones estándar son derivadas del contaje de las submuestras.

como sus porcentajes de representación se pueden observar en las figuras 37, 38 y 39.

En Noviembre se observó una cantidad considerable de organismos, sobre todo en la estación 3, después de varios días con viento de dirección N e intensidad de $13 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, siendo el grupo de los copépodos el más abundante. Ambos núcleos se correspondieron con los encontrados en este mes para la biomasa proteica y coincidieron temporalmente con el citado por FERNANDEZ DE PUELLES et al. (1989) para una estación al NE de la isla de Tenerife. Por otra parte es de destacar que el número de apendicularios fue sorprendentemente alto, encontrándose en la estación 3 un valor de $770 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$ (35.84%), mientras que en la estación 1 fue ligeramente inferior aunque representando el mismo porcentaje. Este aumento en el número de apendicularios, que se alimentan de nano y ultraplanton, coincidió con un pequeño pico de fitoplancton observado en el área (ARISTEGUI et al., 1989).

El número de quetognatos fue superior en la estación 3, aunque el porcentaje en ambas estaciones fue el mismo (1.03%). Los ostrácodos tuvieron una representación bastante pequeña $1-2 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$ en ambas estaciones y el número de cladóceros fue ligeramente inferior a $0.1 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$. El grupo 6 (huevos) presentó una representación importante en este mes, con un número de $47 \text{ huevos}\cdot\text{m}^{-3}$ (2.2%) en la estación

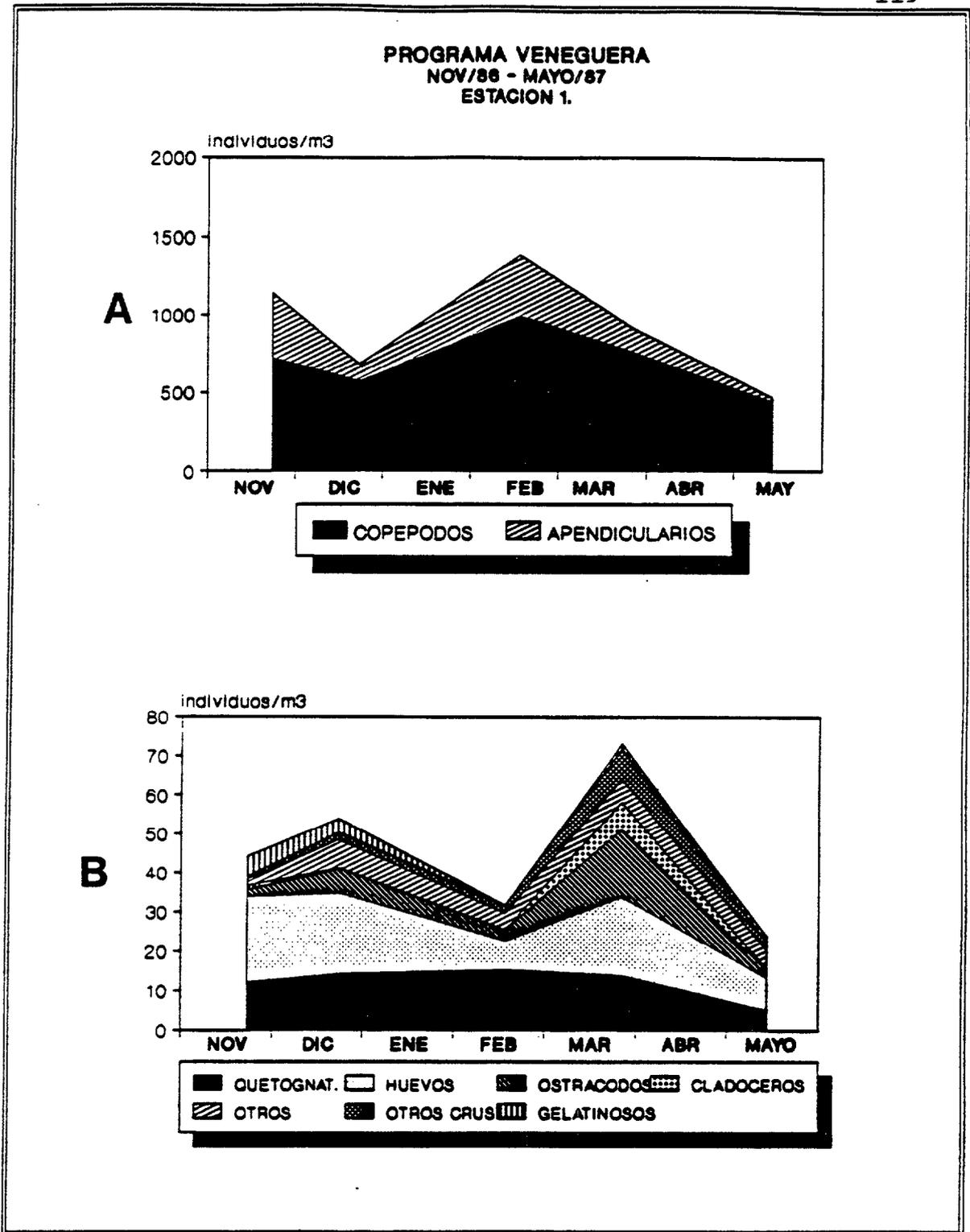


Figura 37.- Densidad de organismos dentro de los distintos grupos considerados para la estación 1: A) copépodos y apendicularios (se han separado del resto por ser más numerosos) y B) quetognatos, ostrácodos, cladóceros, huevos, otros crustáceos, gelatinosos y otros grupos.

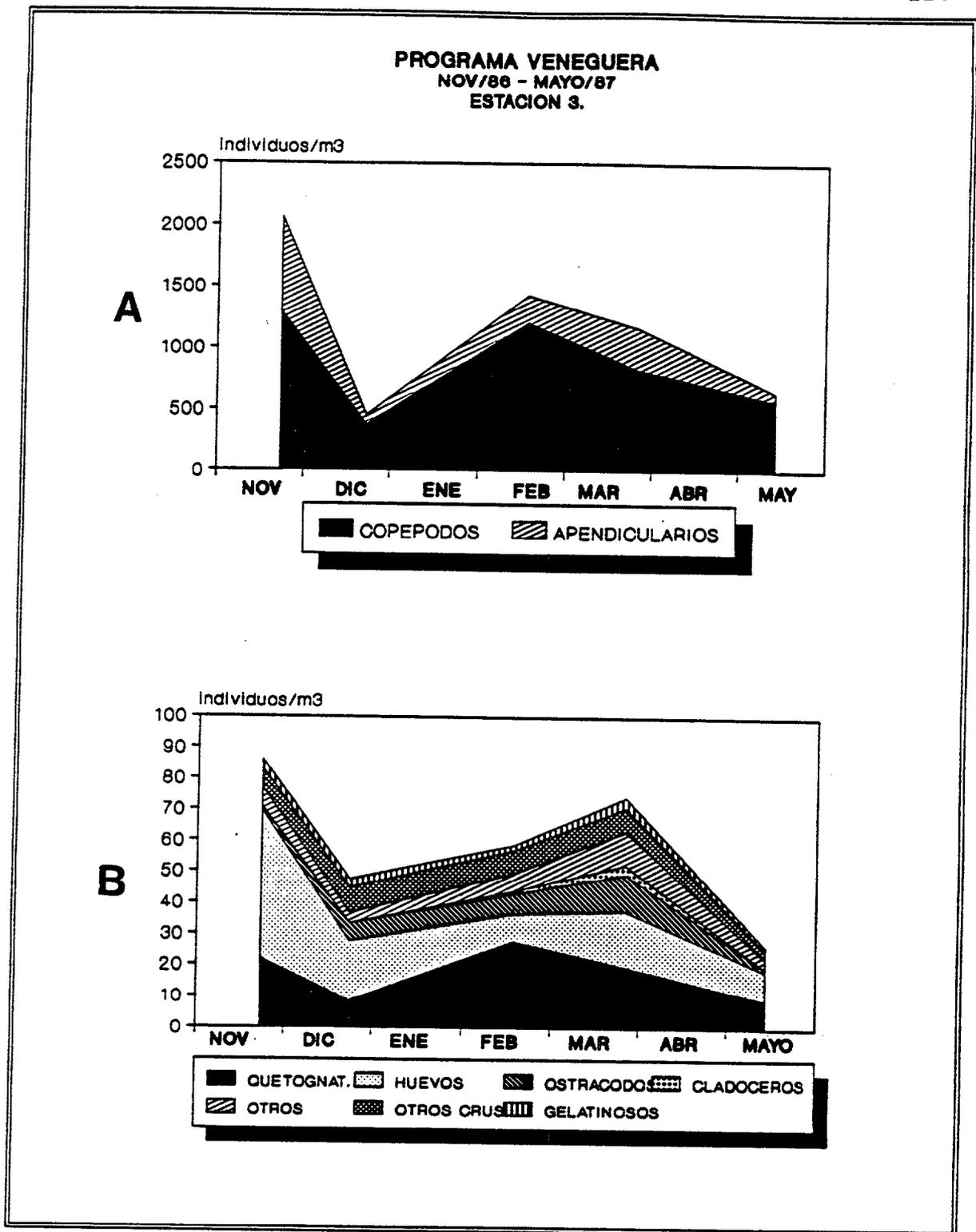


Figura 38.- Densidad de organismos dentro de los distintos grupos considerados para la estación 3: A) copépodos y apendicularios (se han separado del resto por ser más numerosos) y B) quetognatos, ostrácodos, cladóceros,

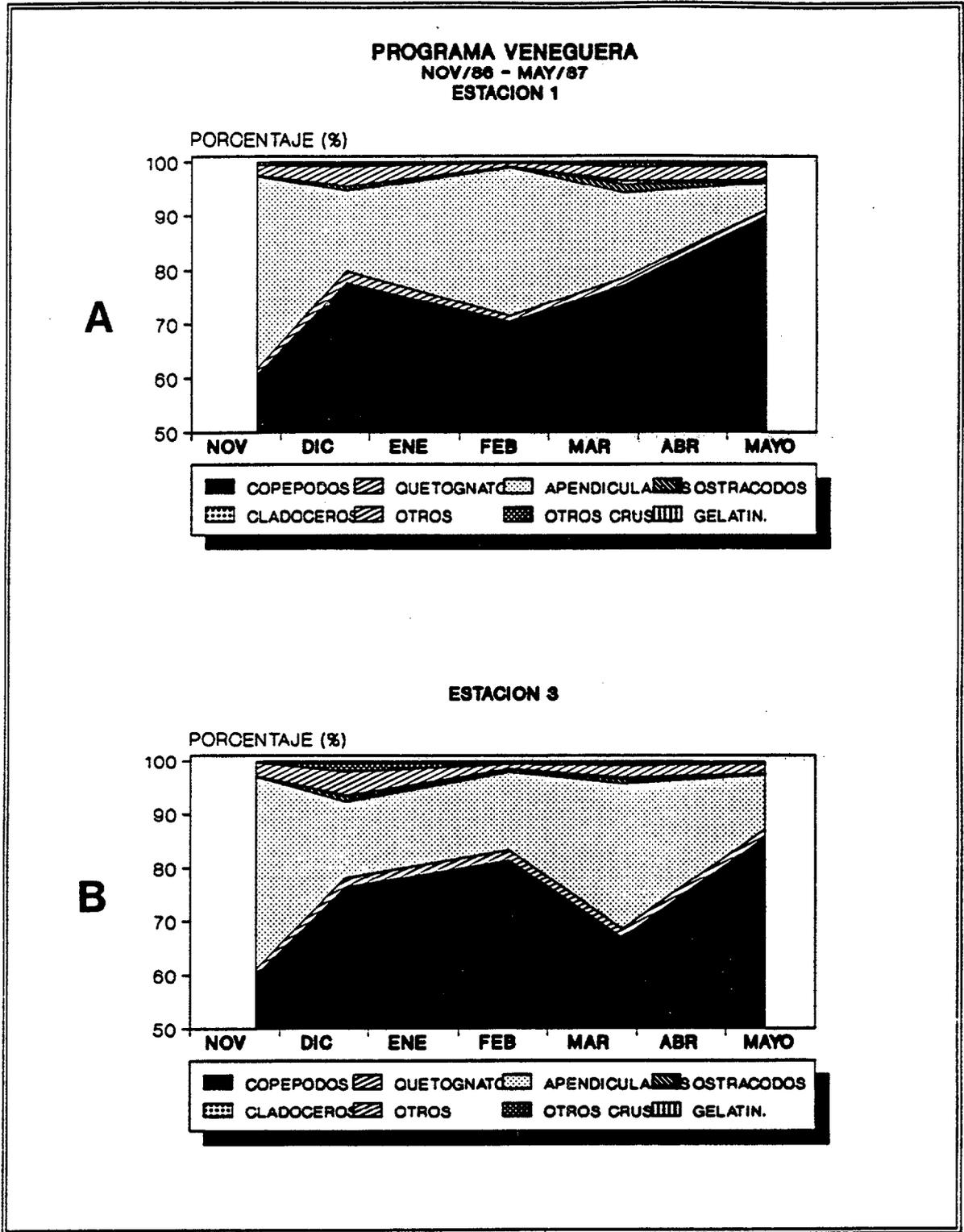


Figura 39.- Evolución en el porcentaje de los principales grupos del mesozooplancton: A) estación 1 y B) estación 3.

3, y 22 huevos·m³ (1.84%) en la estación 1. En cuanto a los grupos 7 y 8, fueron más abundantes en la estación 3 que en la estación 1. Por el contrario, el grupo de los gelatinosos fue más abundante en la estación 1 que en la estación 3.

En general, este mes representó el máximo de biomasa como número de individuos en la estación 3 (figura 38) con respecto a todo el período de muestreo; a su vez también se observó su máximo valor como biomasa proteica. Sin embargo, para la estación 1 el valor máximo se obtuvo en Febrero, correspondiéndose con el máximo de biomasa protéica para todo el ciclo. Cabría destacar que el tamaño de los organismos fue menor en los meses de Noviembre y Febrero, donde se encontraron los valores máximos como número de individuos, mientras que en los meses de Marzo y Mayo, de valores más bajos, aumentó el peso individual considerablemente (figura 40).

En Diciembre el número de animales por m³ disminuyó considerablemente en ambas estaciones, siendo más acusado en la estación 3 (501 ind·m³) respecto de la estación 1 (738 ind·m³). No obstante el porcentaje de representación de copépodos (figura 39) experimentó un ligero aumento. Fue notable también el descenso en los apendicularios. Asimismo fue de destacar la desaparición del grupo cladóceros, observación similar a la encontrada por MINGORANCE (1983). El resto de los grupos estudiados disminuyeron su representación

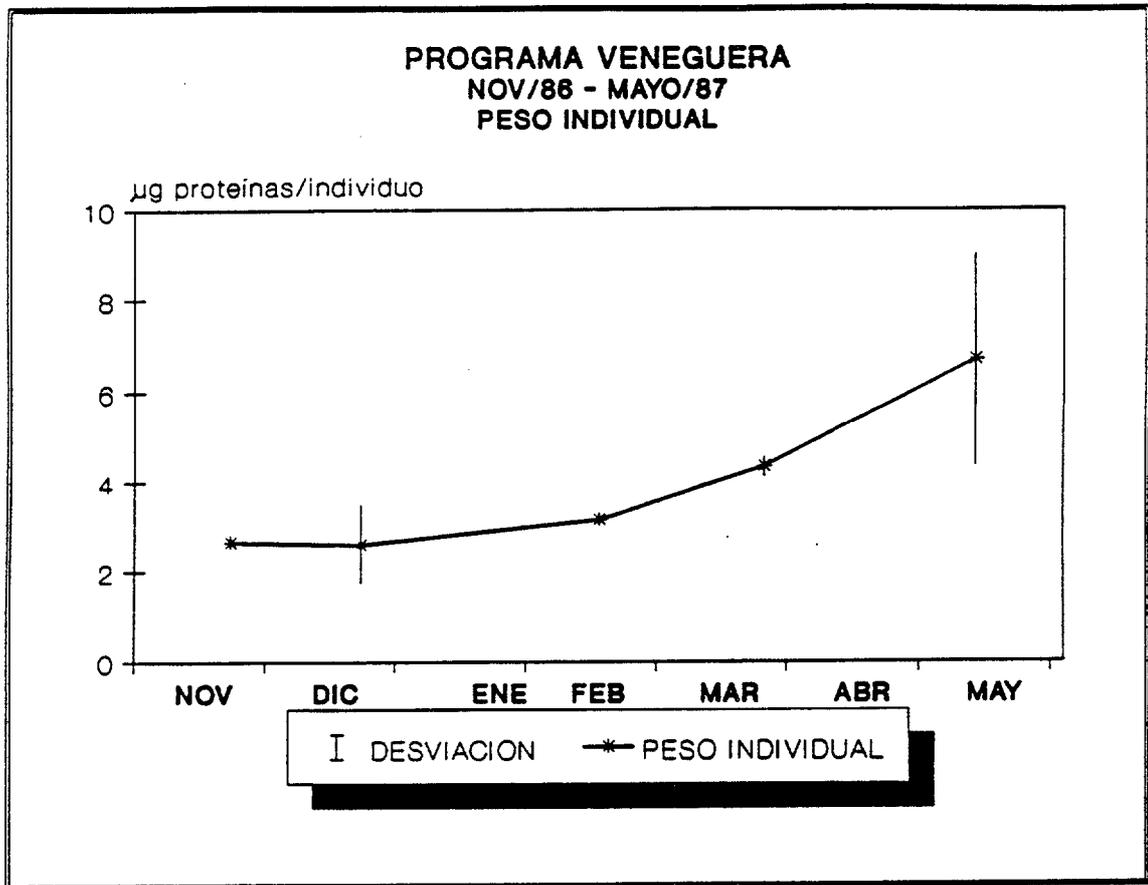


Figura 40.- Evolución de la biomasa individual (μg proteínas) en el área, durante el programa "Veneguera".

como número de individuos, aunque no en sus porcentajes, que se mantuvieron aproximadamente igual.

En el mes de Febrero se observó un máximo en el número de individuos, del mismo rango para ambas estaciones y que precedió al máximo de biomasa como proteínas de Marzo. El número de copépodos también aumentó considerablemente, siendo superiores los valores encontrados en la estación 3. A su vez es la estación 1 la que presentó un mayor número de apendicularios con respecto a la estación 3. El número de huevos descendió en ambas estaciones. Fue de destacar la total ausencia en la estación 1, tanto de cladóceros como de gelatinosos. Asimismo en la estación 3, aunque existió alguna representación de estos organismos, esta no superó el 0.2%. Los grupos 7 y 8 se mantuvieron con valores muy similares al mes de Diciembre.

En el mes de Marzo el número total de organismos disminuyó en ambas estaciones. Los copépodos presentaron también un descenso similar, aunque en porcentajes la estación 1 aumentó mientras que la estación 3 disminuyó. Los apendicularios disminuyeron en la estación 1 y experimentaron un ligero aumento en la estación 3. El número de huevos aumentó ligeramente. Los ostrácodos y cladóceros presentaron un considerable aumento con respecto a los meses anteriores. El resto de los grupos no sufrió cambios considerables.

Por último, en Mayo continuó el descenso en el número total de individuos. Este descenso se vió reflejado en todos los grupos, siendo los copépodos los más representados, si bien en porcentaje este grupo aumentó (E1, 86% y E3, 90%). Los ostrácodos y cladóceros se redujeron considerablemente llegando a desaparecer en la estación 3.

En líneas generales se observó que las oscilaciones en el número total de individuos se vieron influenciadas por los cambios que se produjeron en la población de copépodos. Los apendicularios jugaron también un papel importante, llegando a representar más del 35% del total. Los quetognatos se mantuvieron prácticamente igual durante todo el período de muestreo con valores inferiores al 2%. El resto de los grupos no resultaron muy representativos.

En general se observó un mayor número de individuos en la estación 3 frente a la estación 1. Por otra parte, los individuos de la estación 3 fueron de menor talla y por tanto posibles fases juveniles, mientras que en la estación 1 el tamaño de los individuos fue ligeramente superior (figura 41). Esta apreciación podría ser la causa de las diferencias observadas entre la biomasa expresada como proteínas y como número de individuos en ambas estaciones. Este hecho es coincidente con los resultados de HERNANDEZ-LEON (1988 b, en prensa), quien encuentra mayores actividades de ETS específico en las zonas de turbulencia. Dicho fenómeno debe

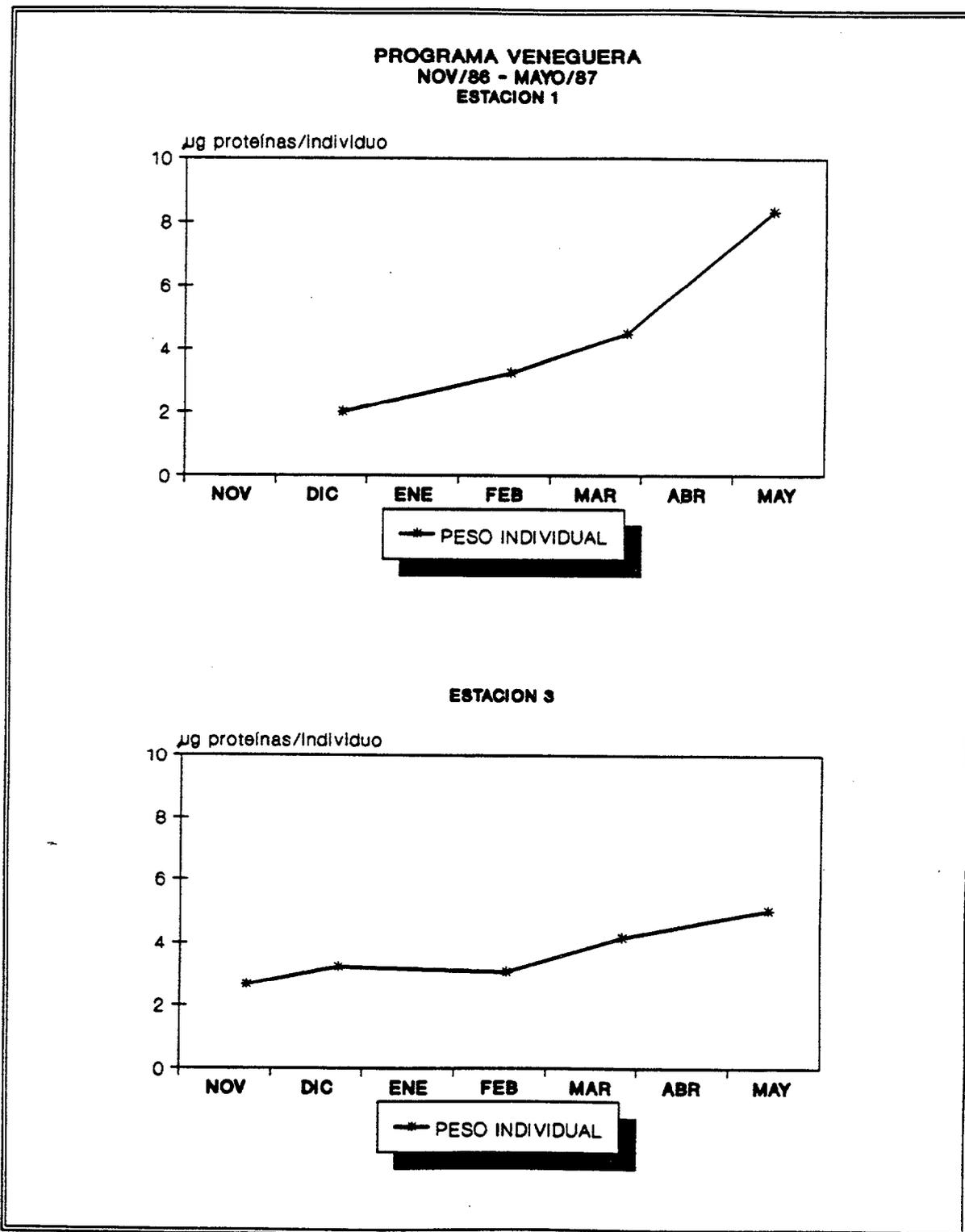


Figura 41.- Evolución de la biomasa individual (mg proteínas) en el programa "Veneguera": A) estación 1 B) estación 3.

estar relacionado con la presencia de estos organismos de menor tamaño y de mayor actividad metabólica.

7. ESTUDIO DE LA DISTRIBUCION VERTICAL DEL ZOOPLANCTON EN UN AREA SITUADA SOBRE EL TALUD: PROGRAMA VENEXP

Como consecuencia de los resultados obtenidos en el programa "Veneguera" se diseñó un nuevo programa, el denominado "Venexp", desde Noviembre de 1987 a Junio de 1988, con una única estación al suroeste de Gran Canaria, situada a tres millas de la costa en el borde del talud continental (130 m) y en la zona de cizallamiento del campo de vientos (figura 2). Se propuso el estudio de la distribución vertical de la comunidad mesozooplanctónica, con una resolución de 25 m y la localización del máximo de biomasa zooplanctónica en la columna de agua, durante el período más característico del ciclo anual.

El estudio de la distribución vertical del zooplancton en la región de las Islas Canarias, tiene como antecedentes importantes trabajos llevados a cabo en el crucero SONDA en 1965 al sur de la isla de Fuerteventura (BLAXTER & CURRIE, 1967; BODEN & KAMPA, 1967; BAKER, 1970; ROE, 1972a, b, c y d, entre otros). HERNANDEZ-LEON et al. (1984), estudia la distribución vertical del mesozooplancton al sur de Gran Canaria, en la columna de agua de 0-1000 m. Por otra parte FERNANDEZ DE PUELLES (1986), estudia la distribución del micro y mesozooplancton en aguas oceánicas. Sin embargo no existen hasta el momento estudios de distribución vertical del mesozooplancton en la zona de

plataforma, donde tienen lugar fenómenos productivos de mayor relieve que en las aguas típicamente oceánicas (HERNANDEZ-LEON, 1987, 1988a y b).

7.1 REGIMEN DE VIENTOS

La velocidad y dirección del viento durante este período de tiempo sigue, en líneas generales, el mismo modelo al descrito en el programa "Veneguera", es decir, con una dirección prácticamente constante N-NE y alcanzando velocidades de $12 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$.

En líneas generales se observan tres situaciones claras: la primera, entre Noviembre y Enero, caracterizada por ser una época de calma, con algunos pulsos de viento no superiores a diez días, de dirección variable, aunque con predominio de componente NNE. Una segunda, a finales de Enero y principios de Febrero, donde se observa un fuerte pulso de viento ($12 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) de dirección NE, seguido de un corto período de calma, y una tercera de Marzo en adelante, donde se observan pulsos de vientos de gran intensidad y predominantemente de componente NE (figura 42).

RESULTADOS

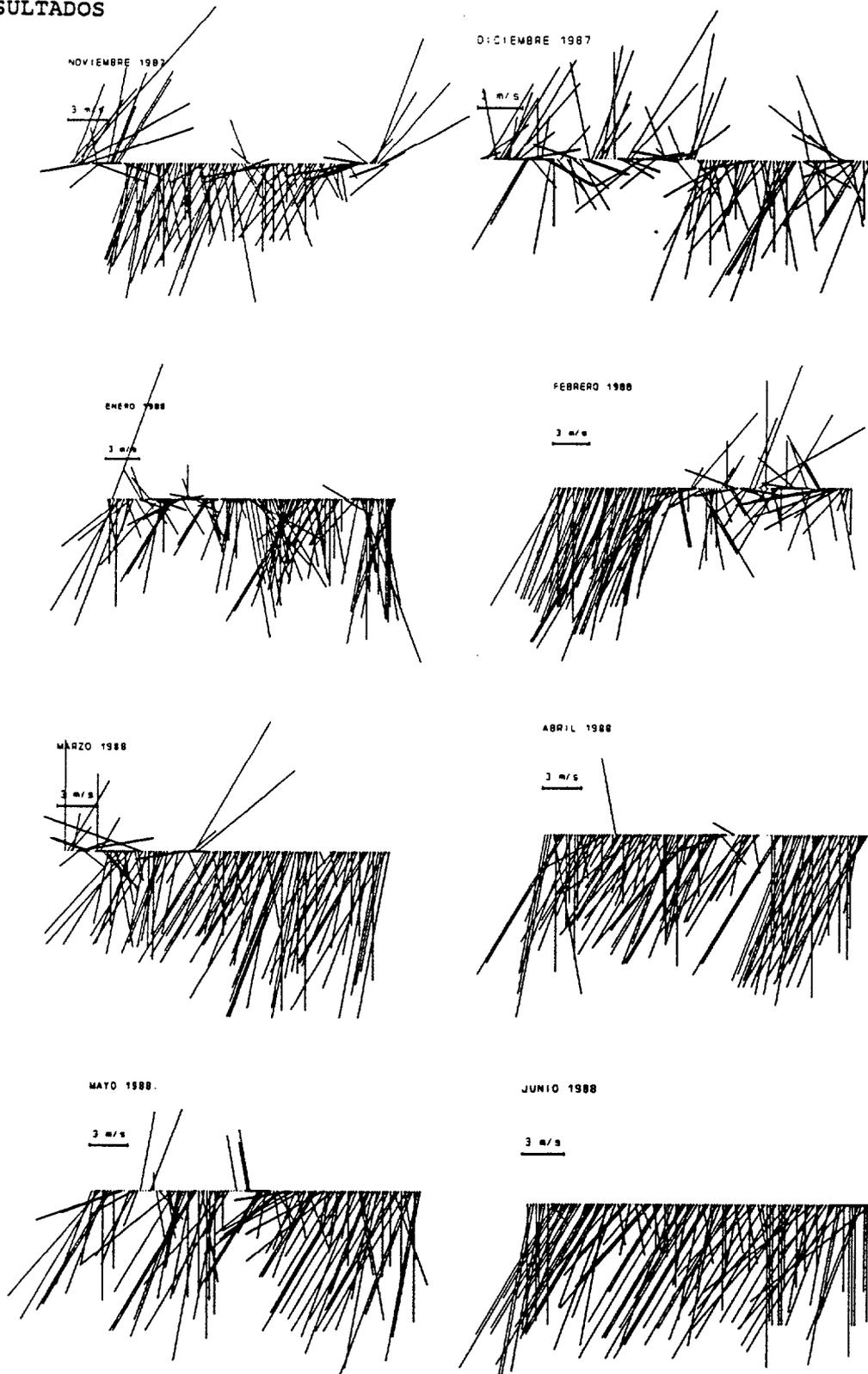


Figura 42.- Evolución del regimen de vientos (en diagrama vectorial) desde Noviembre de 1987 a Junio de 1988. Los datos han sido tomados del aeropuerto de Gran Canaria. Se representan cuatro medidas diarias (01, 07, 13 y 18 horas).

7.2 BIOMASA PROTEICA

Los resultados del muestreo en relación a la biomasa expresada como $\text{mg proteínas}\cdot\text{m}^2$ mostraron un aumento progresivo hacia finales de invierno, con un pico en Marzo. A continuación de éste, se apreció un descenso de la biomasa en Abril, para luego aparecer un máximo en Junio (figura 43). En Mayo se desarrolló un segundo pico de fitoplancton (ARISTEGUI et al., sometido), probablemente como consecuencia del descenso en la presión debida al pastaje, causando la aparición del máximo de zooplancton observado en Junio. La aparición de un máximo a principios de verano es una observación no recogida en el programa de muestreo "Veneguera".

La distribución vertical de la biomasa se caracterizó por la presencia de picos en las capas más superficiales, generalmente coincidentes con el área más productiva y de elevado valor en número de asimilación (figura 44). Asimismo también se observaron valores altos sobre la termoclina estacional y el máximo profundo de clorofila (ARISTEGUI et al., sometido), alcanzando su valor máximo en Marzo ($6.16 \text{ mg prot.}\cdot\text{m}^3$). Sin embargo los valores más altos de biomasa no fueron siempre superficiales, ya que en las campañas de Febrero y Mayo fueron detectados en la capa de 25-50 m, donde además se observó que el máximo profundo de clorofila y el máximo de producción primaria,

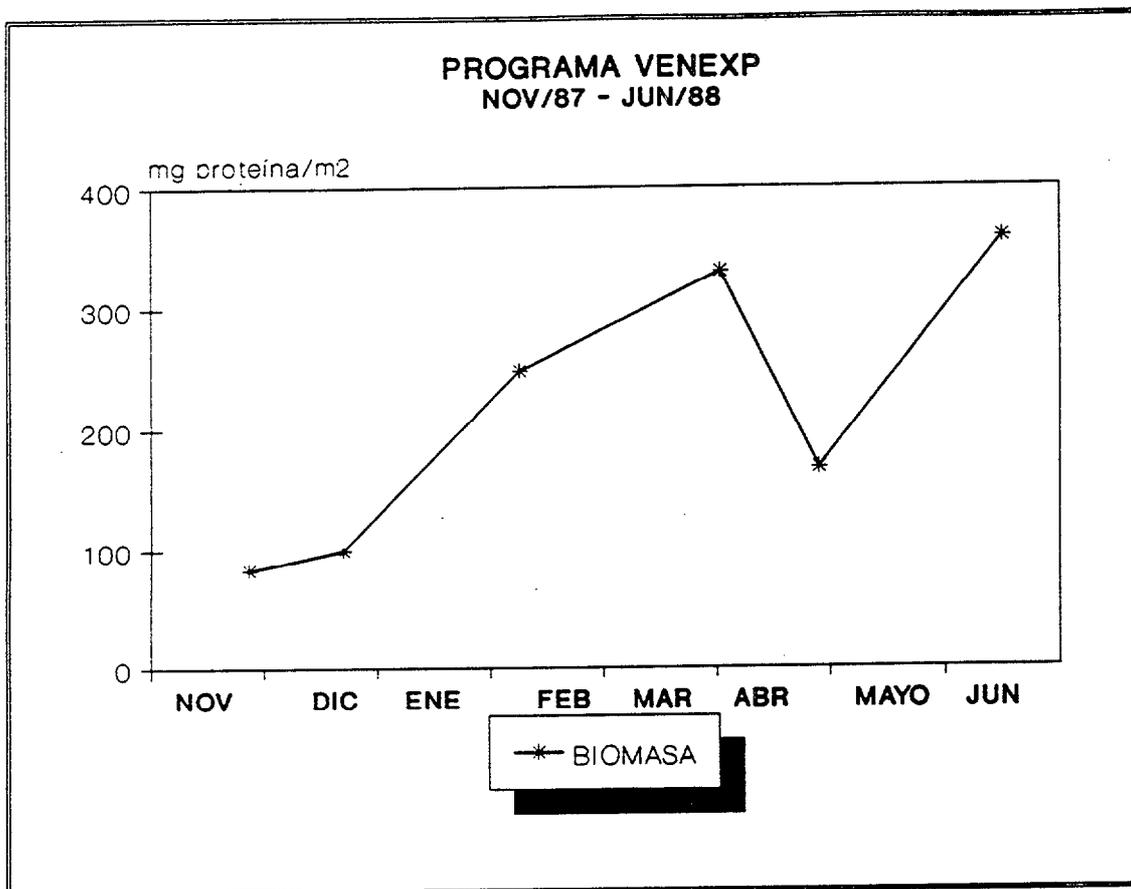


Figura 43.- Evolución temporal de la biomasa proteica en la columna de agua (programa "Venexp").

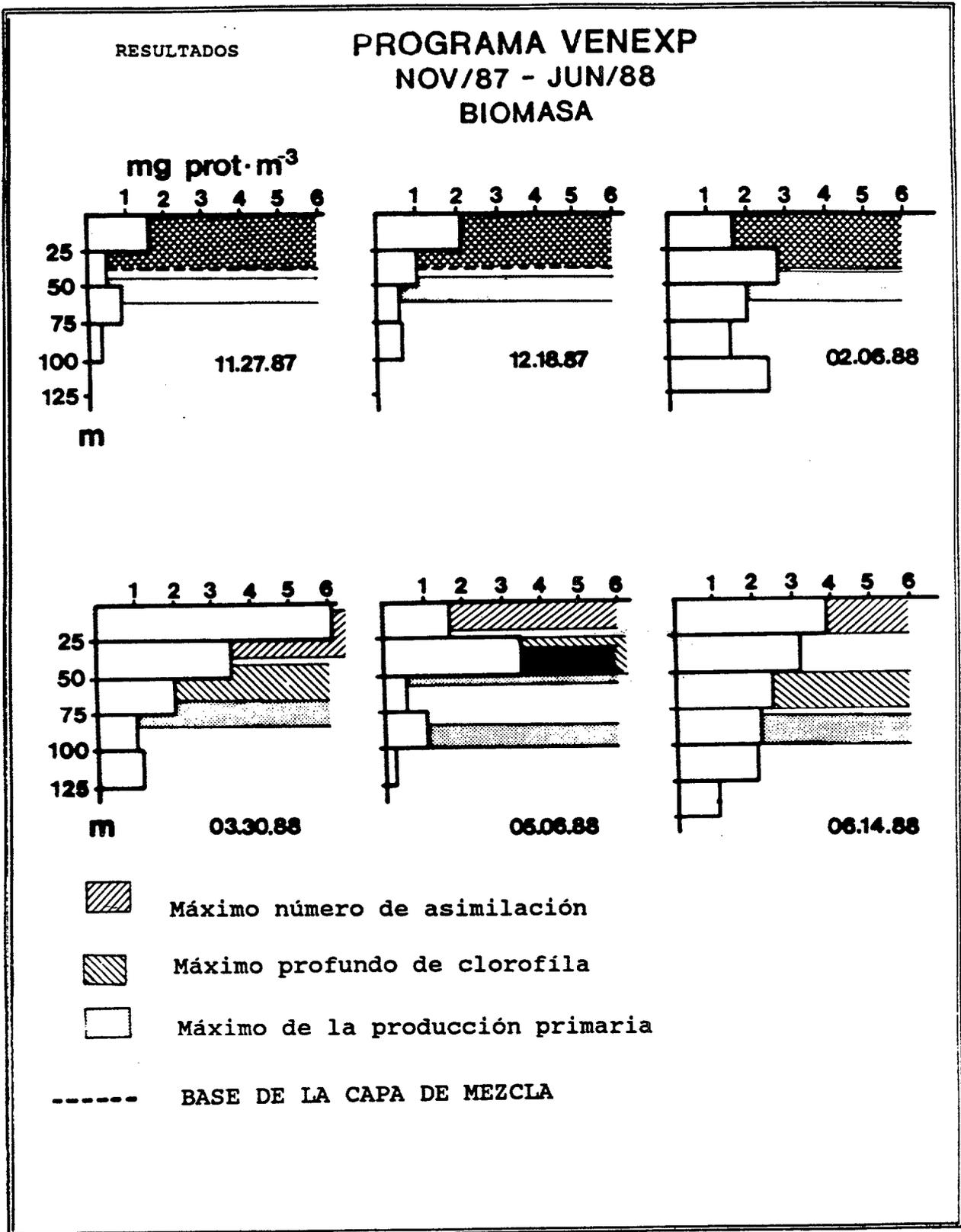


Figura 44.- Distribución vertical de la biomasa, en estratos de 25m (programa "Venexp").

estaban estrechamente relacionados.

Ocasionalmente, en algunas campañas apareció un relativo segundo pico profundo. En Noviembre a 50-75 m, coincidiendo con la termoclina estacional, que en este mes estuvo bien delimitada. Progresivamente y a medida que la columna de agua se va enfriando, los picos de biomasa se observaron a mayor profundidad (75-100 m en Diciembre y 100-125 m en Febrero). En Marzo y en Junio no apareció (probablemente enmascarado por los máximos de biomasa observados en dichos meses) y en Mayo se situó entre los 75-100 m.

En definitiva, en cuanto a la distribución vertical del zooplancton se observó que los máximos de biomasa se desarrollaron en: (1) a la profundidad donde se localizó el máximo en el número de asimilación (Marzo y Junio), cuando la profundidad de este máximo y los de producción primaria y clorofila fueron diferentes, (2) cuando coincidieron los máximos de producción primaria y número de asimilación (Noviembre y Diciembre) y (3) cuando la distribución de los máximos en producción primaria, número de asimilación y máximo profundo de clorofila se encontraron estrechamente relacionados (Febrero y Mayo). Por tanto, la confluencia de más de un factor relacionado con la biomasa y producción fitopláctonica parece condicionar la estructura vertical del zooplancton y determinar la presencia de los máximos de

biomasa.

Se encontró valores altos por encima de la termoclina, al igual que otros muchos autores (ROE, 1972a; LONGHURST, 1976; LE BORGNE, 1977, entre otros), aunque este hecho parece cambiar en función de las diferentes condiciones hidrológicas producidas a lo largo del período de muestreo.

Algunos autores encuentran una relación entre el máximo de zooplancton y el máximo profundo de clorofila (VOITURIEZ & DANDONNEAU, 1974; HERBLAND & PAGES, 1975; LE BORGNE, 1977a; ORTNER et al., 1980), mientras que otros observan esta relación con el máximo de producción primaria (LONGHURST, 1976; MCGOWAN & WALKER, 1979; HOPKINS, 1982; HERMAN, 1984). SAMEOTO (1986a) encuentra que el máximo de zooplancton puede variar en función del día o la noche, con respecto a la profundidad de la producción primaria. Asimismo observa que aunque el máximo de biomasa zooplanctónica se encuentra asociado al máximo profundo de clorofila, el máximo de copépodos se relaciona con el máximo de producción primaria. En un trabajo posterior SAMEOTO (1986b) observó que todos los grupos de microzooplancton, se encontraron concentrados bajo la termoclina, en la región del máximo profundo de clorofila, sugiriendo pues que estos organismos podrían alimentarse de células senescentes o poco productivas, o de algún otro factor asociado a esta capa.

En nuestros resultados se observó en primer lugar una gran dependencia entre el máximo de zooplancton y el máximo en el número de asimilación, hecho que coincide con lo observado también por HERMAN (1989). Si además este factor coincide con el máximo de producción primaria, también se ve favorecida la aparición del máximo de biomasa zooplanctónica. Por otra parte en Mayo se encontró un máximo de zooplancton estrechamente relacionado al máximo de producción primaria y al máximo profundo de clorofila. Asimismo, el máximo observado en Febrero coincidió con la aparición de los tres factores. VOITURIEZ & DANDONNEAU (op. cit.) observaron para aguas tropicales, una estrecha relación entre la producción primaria y el máximo de clorofila a, lo cual podría suponer otro caso de coincidencia de dos factores biológicos, que determinarían la posición del máximo de zooplancton.

GREZE et al., (1969) y LONGHURST (1976), encuentran un doble máximo de zooplancton, uno situado en las capas más superficiales y otro a nivel de la termoclina. Nuestros datos parecen adecuarse a este modelo, pero solamente en los meses anteriores al desarrollo de la mezcla vertical y cuando la termoclina está aún presente. No obstante, este estudio preliminar podría explicar, al menos en parte, la variabilidad de los resultados encontrados en la literatura (LONGHURST & HARRISON, 1989), y alguna de las controversias entre los distintos autores. Recientemente PIEPER et al. (1990), utilizando un sistema de perfiles acústicos

multifrecuencia (MAPS), encuentran que los valores máximos de zooplancton aparecen sobre, encima y debajo del máximo profundo de clorofila, por lo que suponen que esta variabilidad es debida a fenómenos físicos. Pero aunque esta observación es importante, como hemos observado anteriormente, los procesos biológicos parecen tener consecuencias determinantes.

7.3 SISTEMA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES

La actividad del ETS por metro cuadrado presentó un gráfico similar al de biomasa (figura 45), con un pico entre Febrero y Marzo que no pudo ser detectado con precisión debido al intervalo del muestreo. Asimismo, también se observó un máximo en Junio. En cuanto a la actividad específica del ETS, se pudo apreciar un leve aumento que comenzó en Diciembre y que probablemente culminó a finales de Enero, aunque no pudo ser detectado debido a la periodicidad del muestreo. Dicho pico fue anterior al de biomasa y suponemos que ocurrió cuando se estaba desarrollando la mezcla vertical. Este resultado contrasta con lo encontrado por HERNANDEZ-LEON (1987) quien observa el máximo para la actividad específica en Febrero. Posteriormente apareció un segundo pico relativo en Mayo, anterior al de biomasa que ocurre en Junio (figura 46).

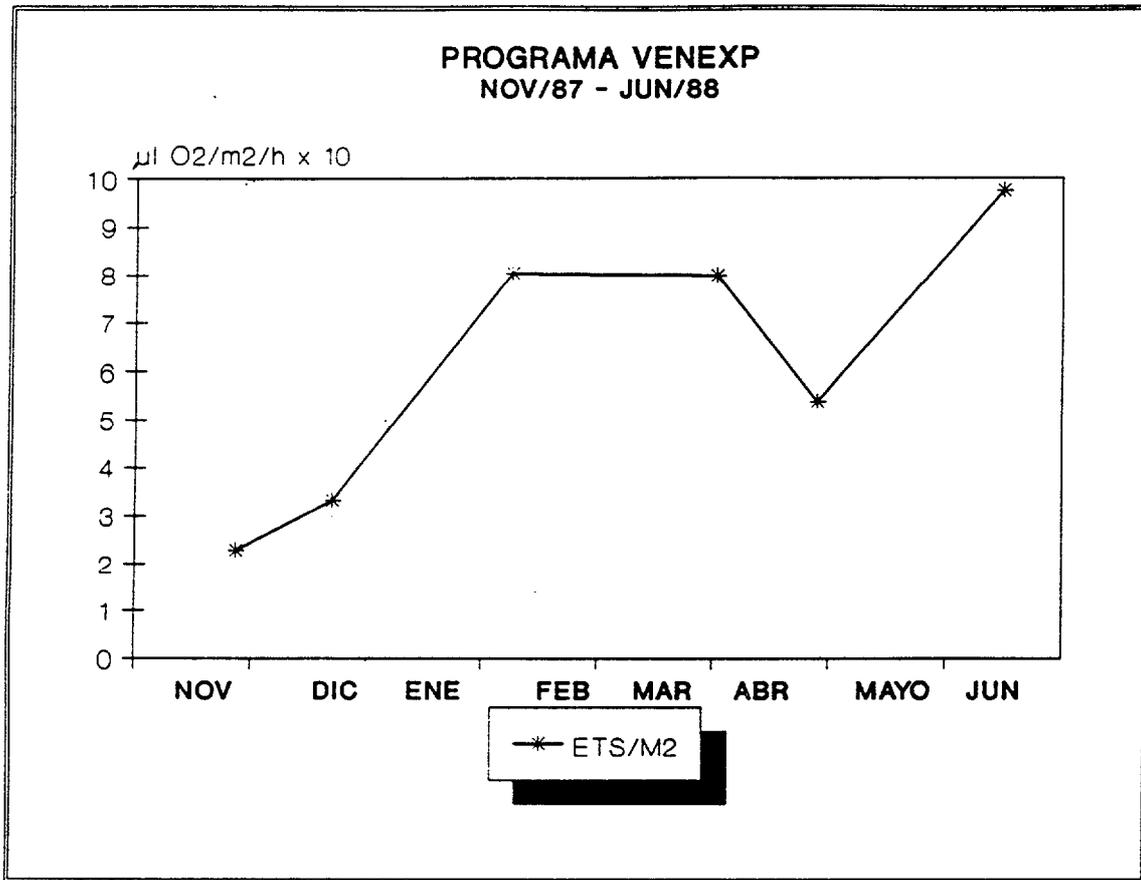


Figura 45.- Evolución temporal de la actividad por unidad de volumen del ETS en la columna de agua (programa "Venexp").

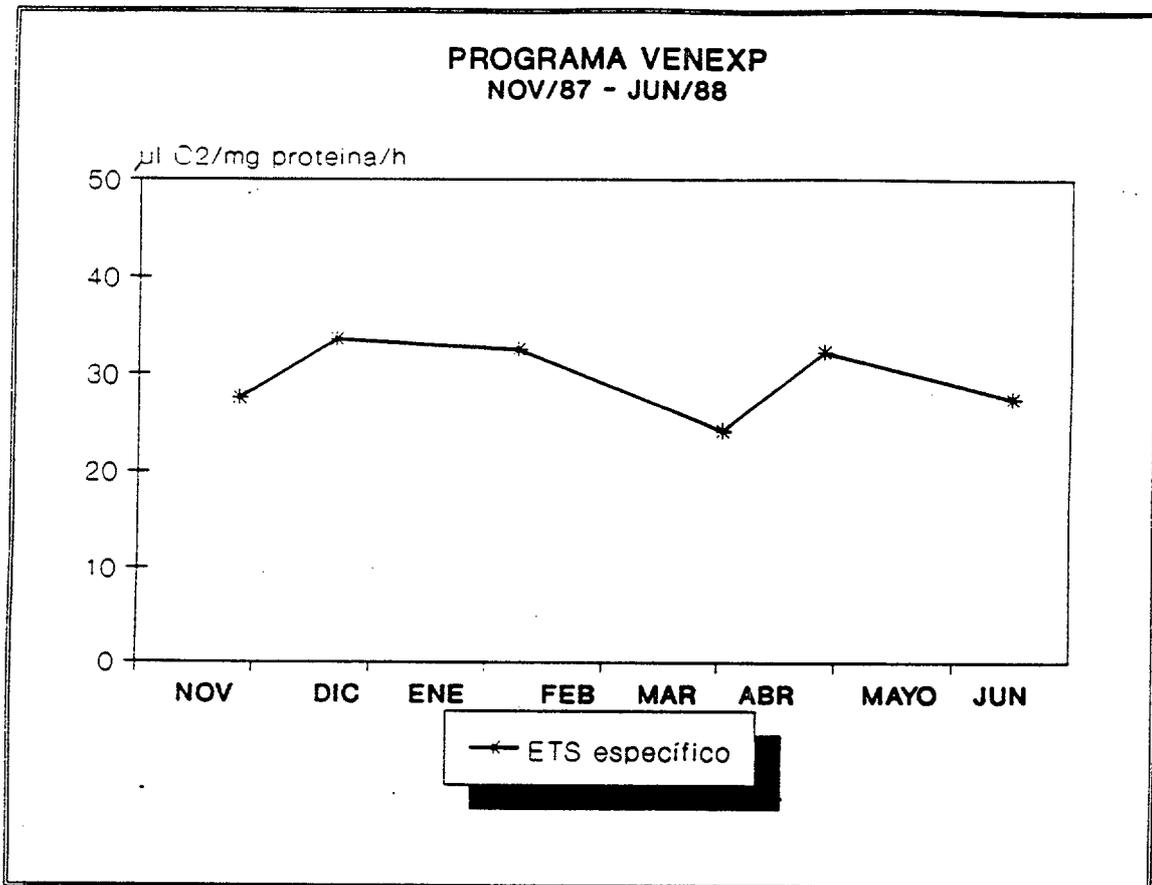


Figura 46.- Evolución temporal de la actividad específica del ETS en la columna de agua (programa "Venexp").

La distribución vertical del ETS por unidad de volumen presentó las mismas características que fueron observadas para la biomasa (figura 47). Sin embargo la distribución vertical de la actividad específica no siempre presentó altos valores en las capas más superficiales. Durante la época de mezcla vertical, y coincidiendo con el incremento de la biomasa, la actividad específica resultó ser bastante homogénea en la columna de agua (Diciembre-Marzo).

En Noviembre, cuando la termoclina estuvo bien desarrollada y representó la principal característica en la estructura física de la columna de agua, se observó la presencia de un máximo a 25-50 m y de un pequeño pico a 75-100 m, situados ambos por debajo de los picos de biomasa (figura 48). En Mayo se observó un máximo en la capa de 0-25 m de $69.45 \mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ que se situaba por encima del máximo de biomasa encontrado para este mes.

Por otra parte se observó (ver siguiente apartado) que el máximo de zooplancton encontrado a nivel de la termoclina estuvo compuesto básicamente por copépodos grandes, típicamente omnívoros. Esta observación coincide con las diferencias en la distribución vertical entre los copépodos herbívoros y omnívoros encontrada por LONGHURST (1985) [in LONGHURST & PAULY (1987)].

PROGRAMA VENEXP
 NOV/87 - JUN/88
 ETS/M3

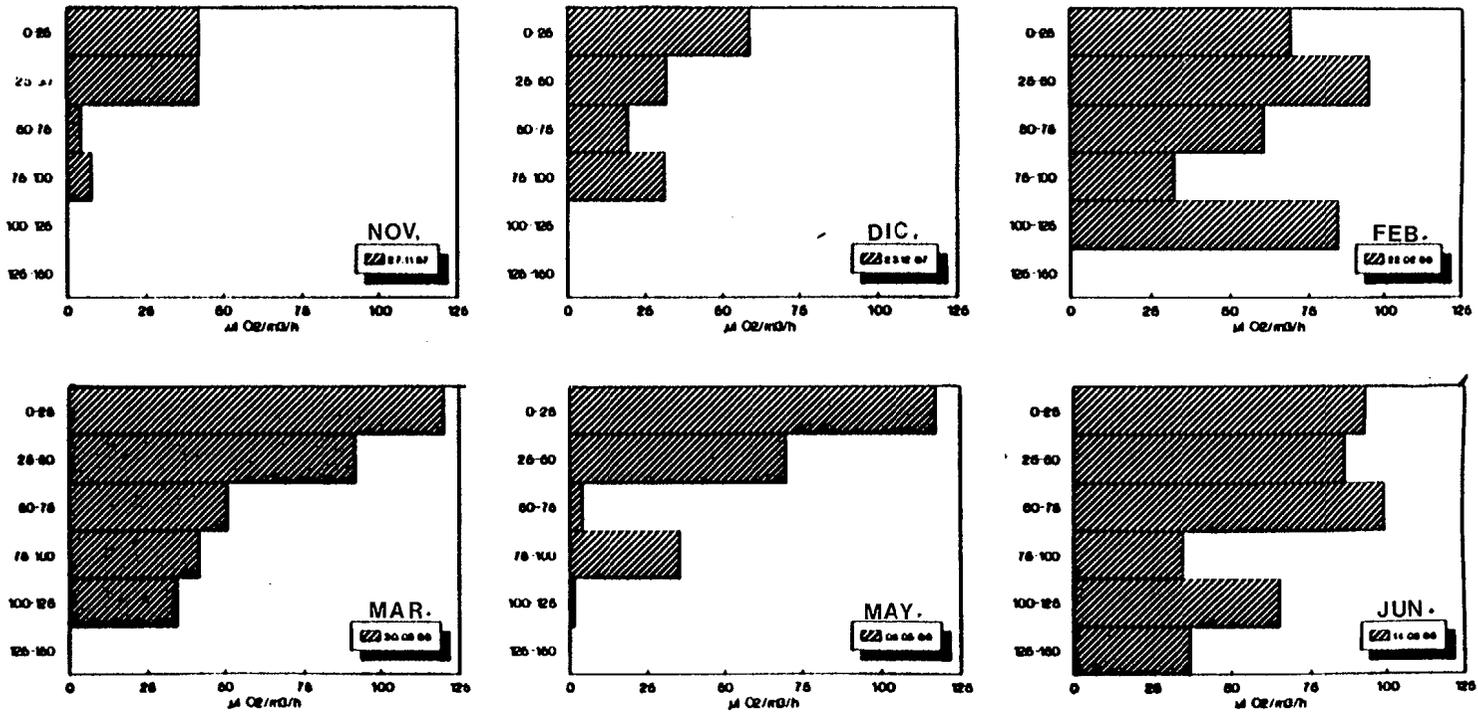


Figura 47. - Distribución vertical de la actividad por unidad de volumen del ETS, en estratos de 25m (programa "Venexp").

PROGRAMA VENEXP
 NOV/87 - JUN/88
 ETS específico

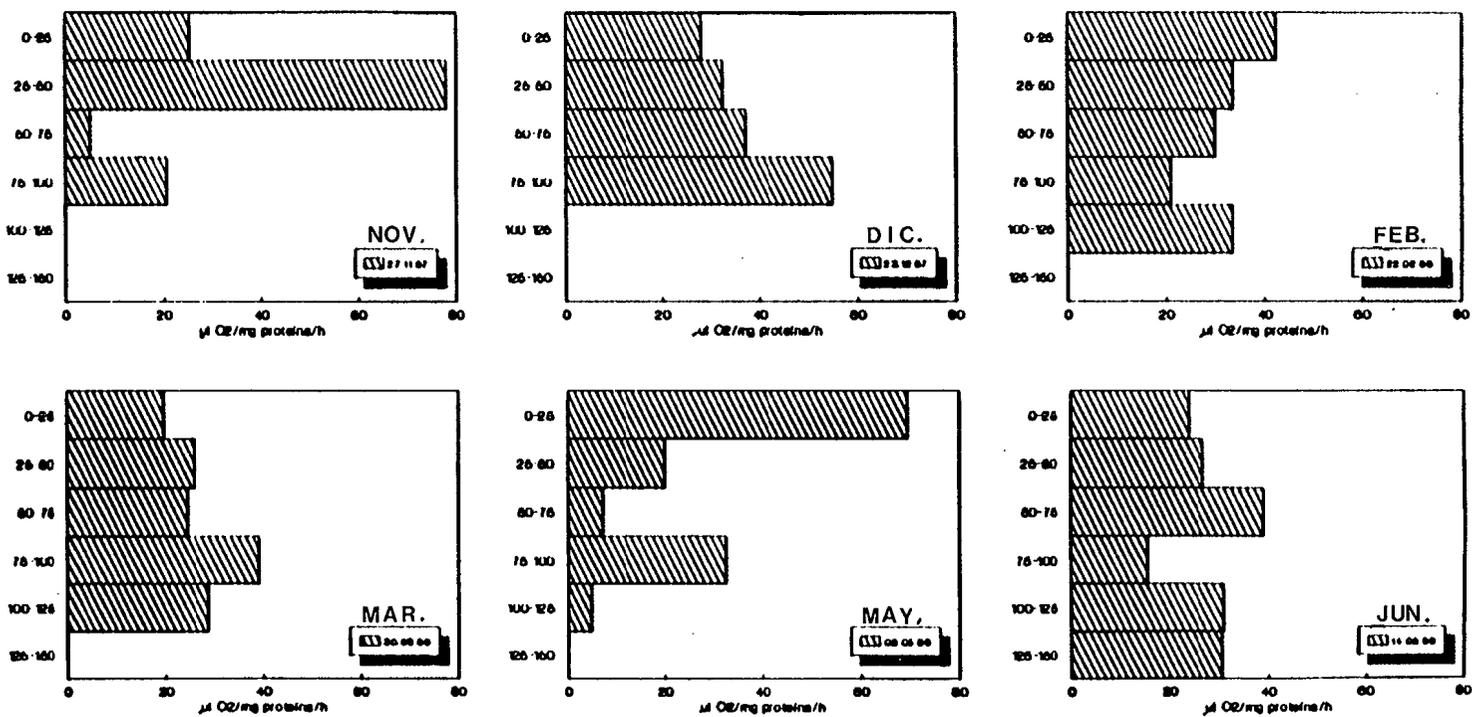


Figura 48.- Distribución vertical de la actividad específica del ETS, en estratos de 25m (programa "Venexp").

7.4 RECuentos TAXONOMICOS

La distribución vertical de los grupos taxonómicos, sólo pudo estudiarse en los meses de Febrero, Marzo, Mayo y Junio, (figuras 49, 50 y 51). La densidad media de animales ($959 \text{ ind}\cdot\text{m}^3$) fue muy superior a los encontrados comúnmente en aguas del Archipiélago Canario, aunque del mismo rango que la encontrada en la estación 3 del programa "Veneguera" ($964 \text{ ind}\cdot\text{m}^3$). La mayor magnitud en nuestros valores debe estar relacionada con las acumulaciones de biomasa zooplanctónica que se producen a sotavento de la isla y que han sido observadas en anteriores trabajos (HERNANDEZ-LEON, 1986, 1987, 1988a,b y c; ARISTEGUI *et al.*, 1989). El número total de organismos presentó su valor máximo en Junio al igual que el máximo para la biomasa proteica (figura 52).

El grupo de copépodos, presentó un máximo (80-85%) en todos los niveles y durante todo el período de muestreo, siendo además del mismo rango a los valores encontrados por HERNANDEZ-LEON (1988c) de 85.29%. Los demás grupos siguieron una proporción muy similar a la encontrada en la bibliografía, variando en función de la época del año y de la profundidad, con una importancia siempre inferior al 20%.

El máximo de copépodos se localizó en Marzo con un valor de $2515 \text{ copépodos}\cdot\text{m}^3$ en 0-25 m (coincidiendo con el pico de biomasa), representando el 90-92% de los grupos

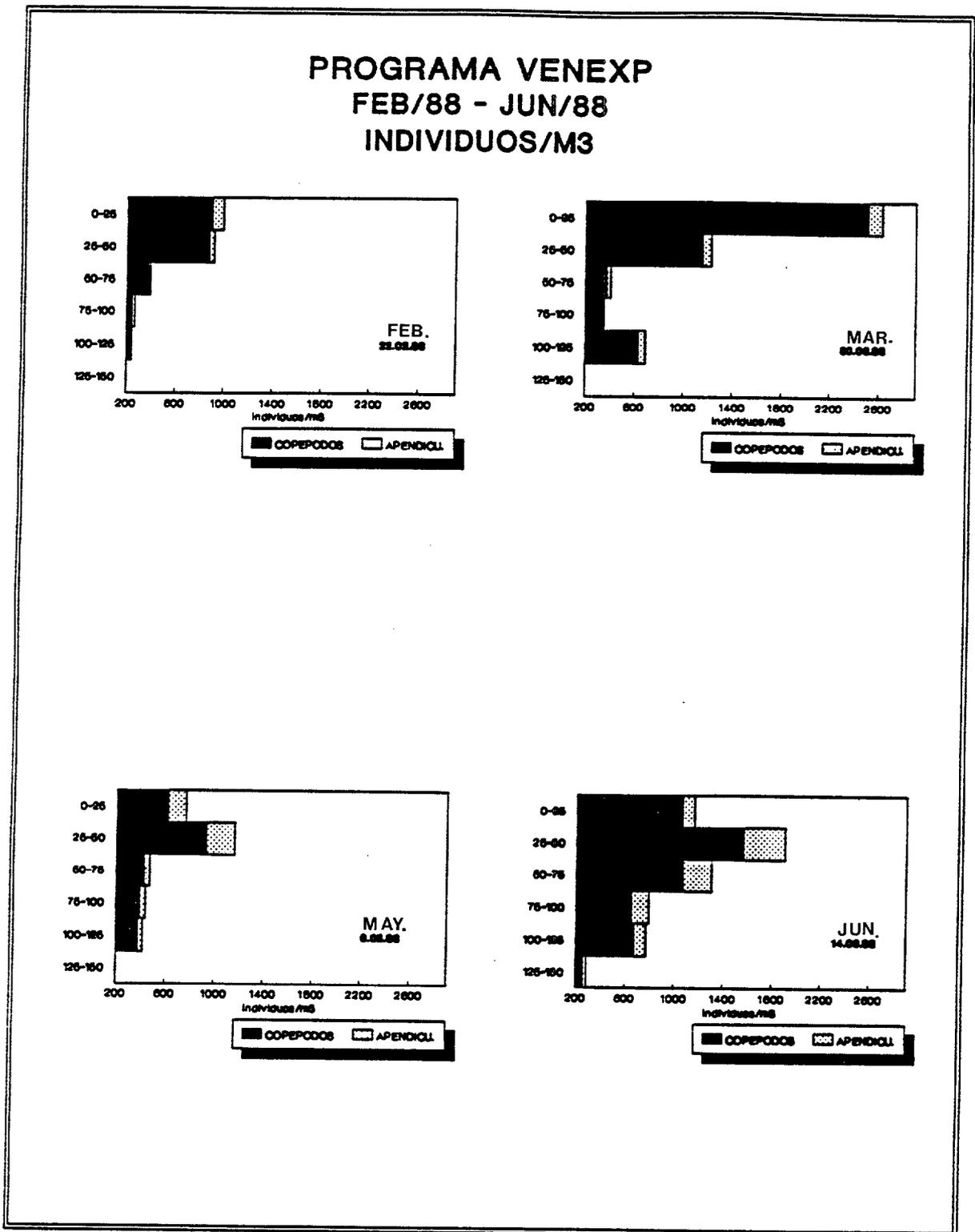


Figura 49.- Distribución vertical en la densidad de cópepos y apendicularios, para estratos de 25m (programa "Venexp").

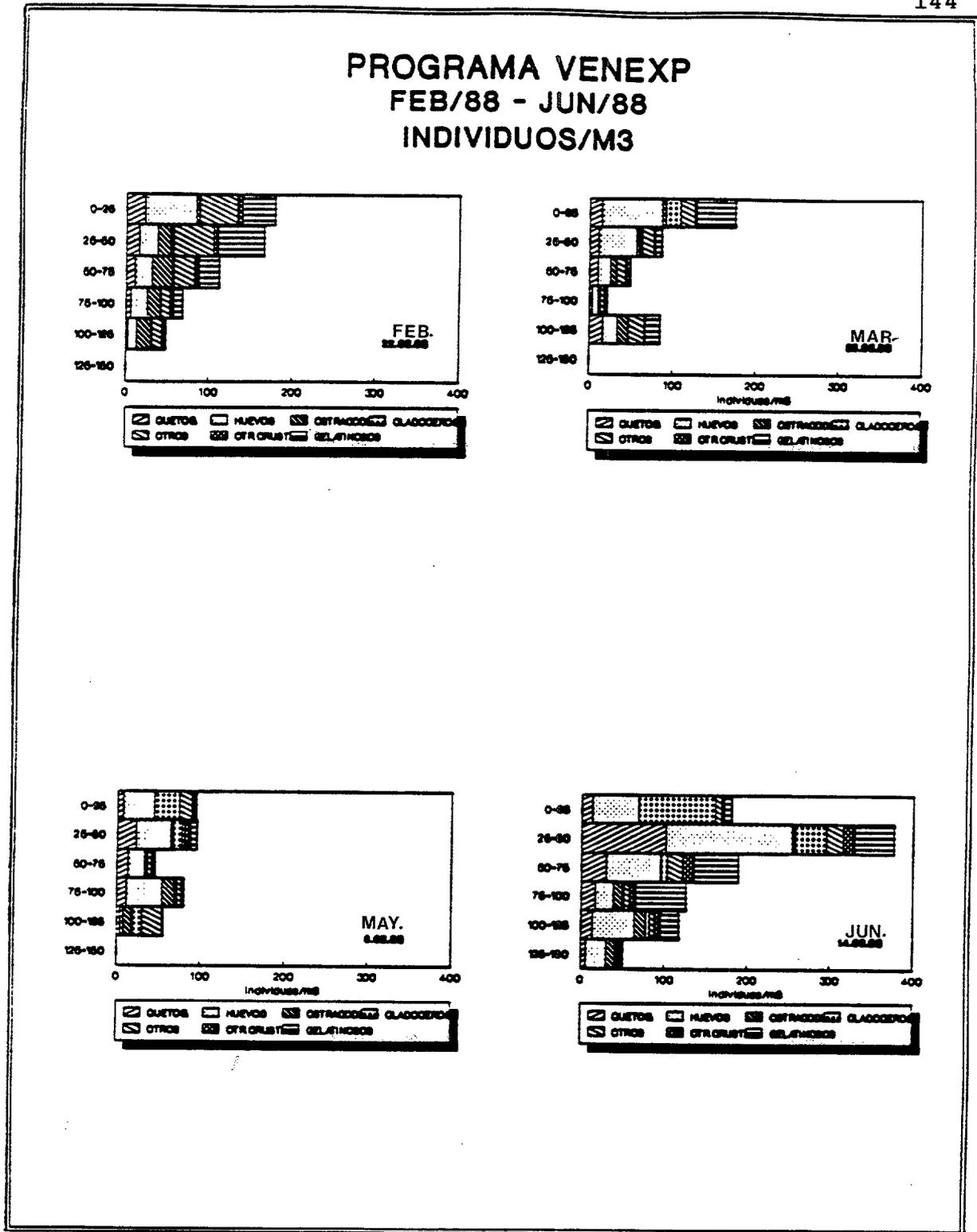


Figura 50.- Distribución vertical en la densidad de quetognatos, ostrácodos, cladóceros, huevos, otros crustáceos, gelatinosos y otros, en estratos de 25m (programa "Venexp").

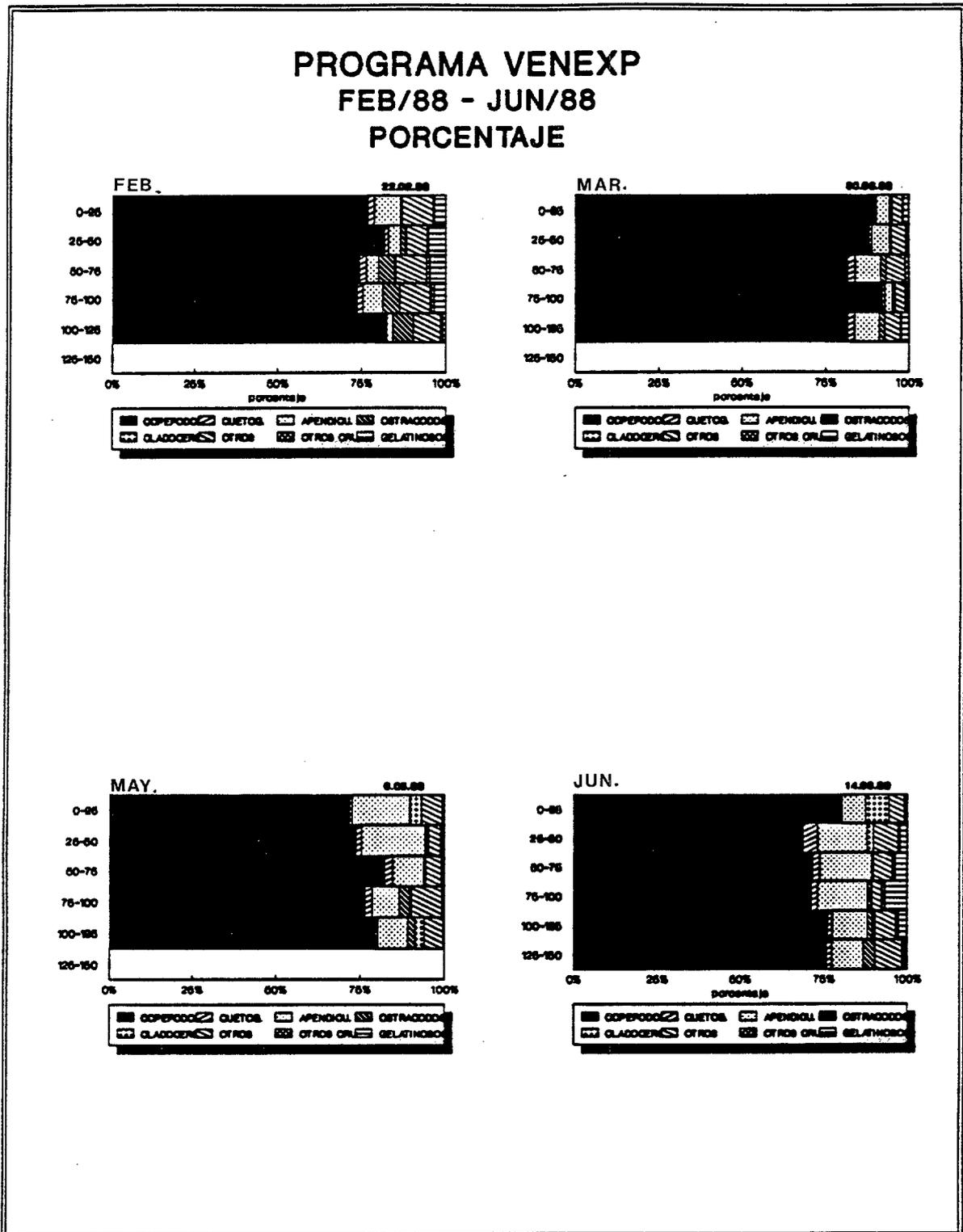


Figura 51.- Porcentaje de los principales grupos de mesozooplancton (programa "Venexp").

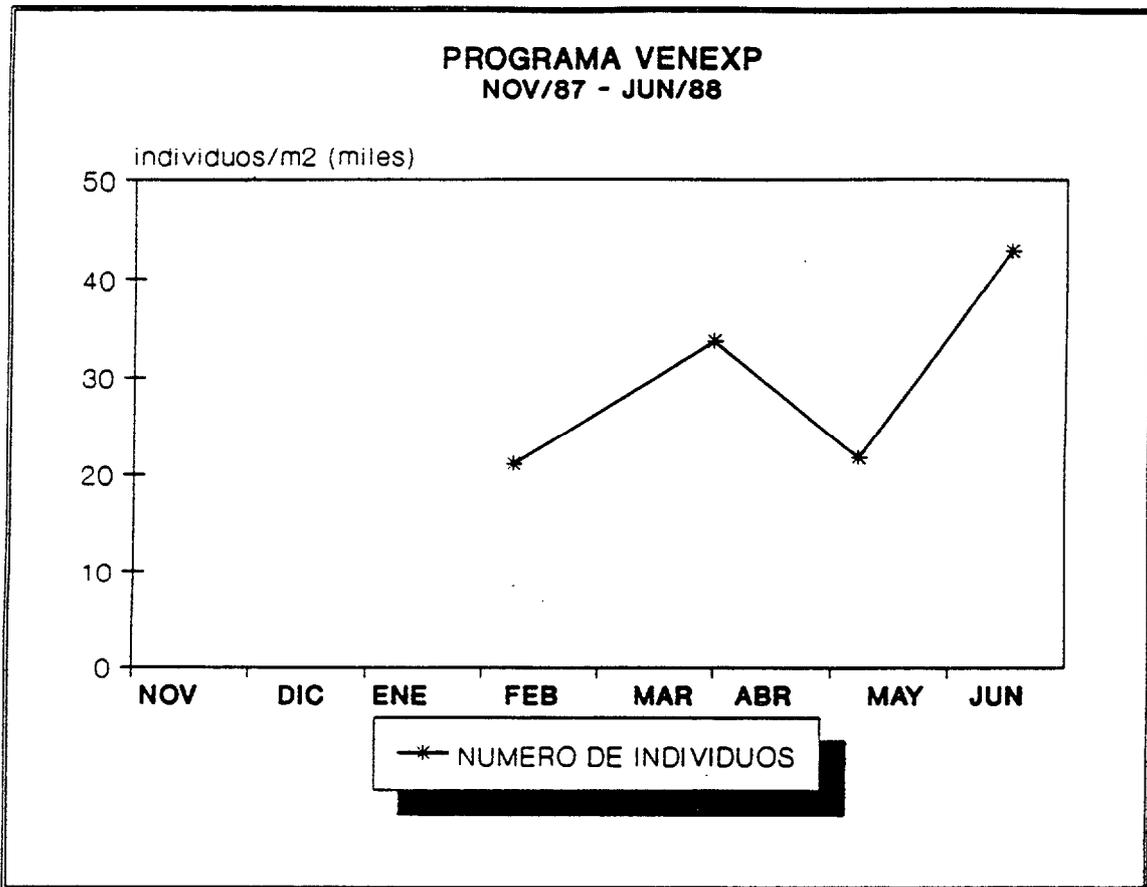


Figura 52.- Evolución en el número total de organismos en la columna de agua durante el programa "Venexp".

estudiados (figura 49). Un segundo pico, de menor magnitud ocurrió en Junio, que se situó en el estrato 25-50 m, encontrándose por debajo del máximo superficial de biomasa. Es de destacar que los copépodos se distribuyeron asociados al máximo de producción primaria, lo que coincide con lo encontrado por SAMEOTO (1986 a). Los quetognatos, con un porcentaje medio del 1-3%, se situaron generalmente entre los 25-75 m; sin embargo alcanzaron un máximo en Junio de 101 ind·m³ en 25-50 m. En cuanto a los apendicularios, aparecieron en las capas superficiales aunque en los meses de Mayo y Junio se encontraban distribuidos a mayor profundidad, alcanzando en la zona de 25-50 m valores de 238 y 340 ind·m³, respectivamente. En Junio se produjo el máximo de apendicularios, representando el 10-16% en todos los estratos. Los ostrácodos, al contrario que en otros trabajos (HERNANDEZ-LEON, 1988c), no tuvieron una gran representatividad (0.5-1.5%). El número máximo de individuos se alcanzó en Marzo, con 45 ind·m³ en los 25-50m. En los meses de Mayo y Junio la población quedó reducida, apareciendo algunos individuos relegados a los 100-150 m. Este hecho es observado también por GARCIA-RAMOS et al. (1990). Los cladóceros fueron detectados en Junio en la capa 0-25m, presentando un máximo de 93 ind·m³ y un 7% de representación. Los cladóceros son organismos típicamente neríticos, que proliferan abundantemente mediante la reproducción partenogenética, con el aumento de la temperatura. Este valor fue superior a los normalmente

encontrados en la bibliografía aunque ocasionalmente pueden alcanzar mayores valores. MINGORANCE (1983) cita datos de 19.51% para una especie de cladóceros en Abril en aguas de Tenerife.

Los componentes del llamado "plancton gelatinoso", dentro de los cuales hemos incluido a sifonóforos, hidromedusas y taliáceos, presentaron sus máximos en los meses de Febrero y Marzo en el estrato 25-50 m, (56 y 48 ind·m³, respectivamente). En Mayo la representación fue casi nula (0.5%) y en Junio apareció otro pequeño pico en 50-100m, con valores de 58 ind·m³. (figura 50).

En líneas generales, la distribución estacional de copépodos siguió la misma tendencia que la biomasa como proteínas, caracterizándose éstos por ser individuos de pequeño tamaño en los meses de mayor biomasa (figura 53), ya que en condiciones de perturbación del ecosistema se ven favorecidas las especies con altas tasas de renovación (RODRIGUEZ y MULLIN, 1986). La misma tendencia se observó también para apendicularios y cladóceros. Estos dos últimos grupos se caracterizan por ser comedores ultra y nanoplancton (THIRIOT, 1978), llegando a alcanzar valores de abundancia del 93-95% en épocas muy productivas.

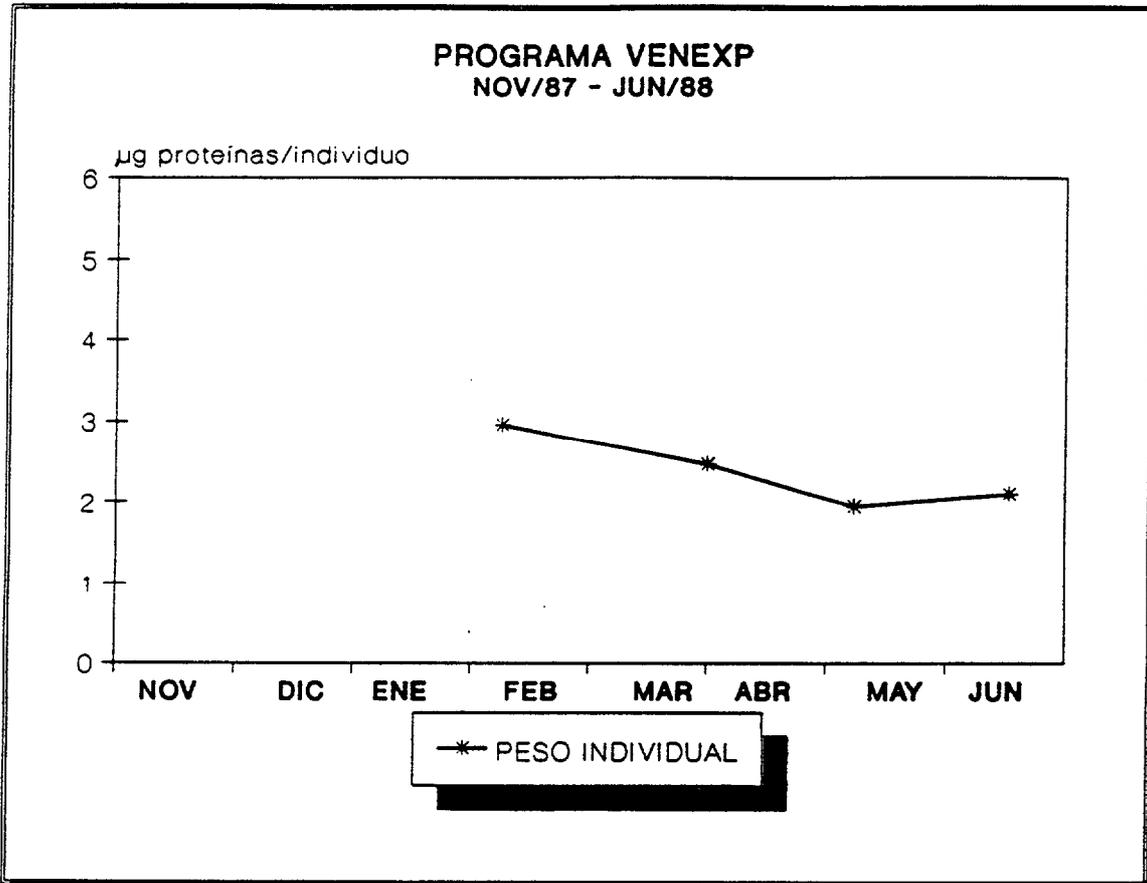


Figura 53.- Evolución de la biomasa individual en la columna de agua (programa "Venexp").

8. ESTUDIO DE UNA ZONA DE PLATAFORMA EN EL AREA DE BARLOVENTO DE LA ISLA: PROGRAMA TALIARTE

Siguiendo con el plan de trabajo de años anteriores, se propuso la comparación de las zonas anteriormente estudiadas e influenciadas por el efecto de masa de isla (suroeste de Gran Canaria), con una estación costera (fondo de 50 m) situada al este de la isla (bahía de Melenara), en una zona afectada por los vientos Alisios. Este estudio constituyó el denominado programa "Taliarte" (figura 3). Dicha estación fue muestreada desde Noviembre de 1988 a Julio de 1989, con periodicidad quincenal, e incluso semanal durante los meses de Febrero y Marzo, época en que se esperaba el máximo primaveral.

8.1 REGIMEN DE VIENTOS

El régimen de vientos encontrado durante este período siguió, en general, el modelo observado en los muestreos anteriores (figura 54). Es decir, se apreciaron tres situaciones: (1) de Noviembre a Enero caracterizada por algunos pulsos de dirección variable, aunque con predominancia de componente N ó NNE; (2) desde principios de Febrero y hasta mediados de Marzo, se observaron fuertes pulsos de viento, de dirección predominantemente NNE, aunque con algunos pulsos de componente N, seguidos de algunos días de calma a principios de Marzo; y (3) a partir de Abril,

RESULTADOS

151

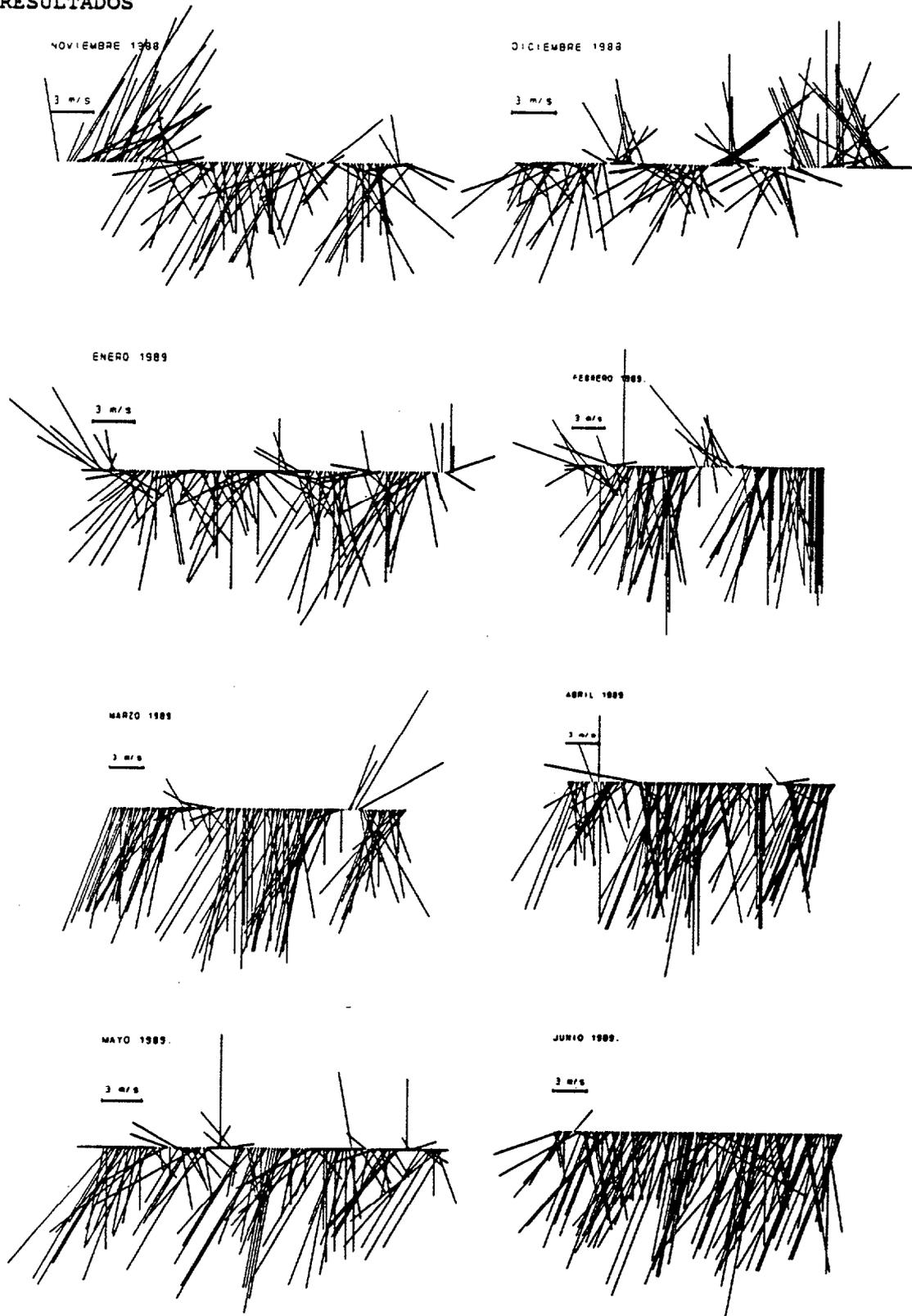


Figura 54.- Evolución del regimen de vientos (en diagrama vectorial) desde Noviembre de 1988 a Junio de 1989. Los datos han sido tomados del aeropuerto de Gran Canaria. Se representan cuatro medidas diarias (01, 07, 13 y 18 horas).

donde aparecieron fuertes pulsos de viento de gran intensidad y de dirección NE, característicos de los Alisios.

8.2 BIOMASA PROTEICA

La evolución de la biomasa proteica del mesozooplancton se muestra en la figura 55. Se observó un pequeño pico hacia finales de Noviembre, seguido de una época de valores bajos hasta Febrero. A principios de Marzo tuvo lugar un pico importante de biomasa, posterior al máximo de clorofila a de Febrero (ARISTEGUI, com. pers.). A mediados de Marzo, la clorofila a disminuyó, originando a su vez una disminución de la biomasa zooplanctónica. Posteriormente se observó un aumento de la clorofila a, lo que favoreció el desarrollo del máximo de biomasa zooplanctónica registrado a principios de Abril. En Mayo la biomasa disminuyó, apareciendo un segundo pico a finales de Mayo y principios de Junio. La aparición de este pico fue posterior a un aumento de la producción primaria en su fracción más pequeña (0.45 μm). En esta época, el viento pudo jugar un papel muy importante debido a que fue de fuerte intensidad (11-12 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) y de dirección NE.

La evolución de la biomasa siguió una línea similar a la encontrada en los muestreos anteriores. Al tratarse de una estación típicamente costera la diversidad de factores que influyen en el desarrollo del ciclo productivo aumentan

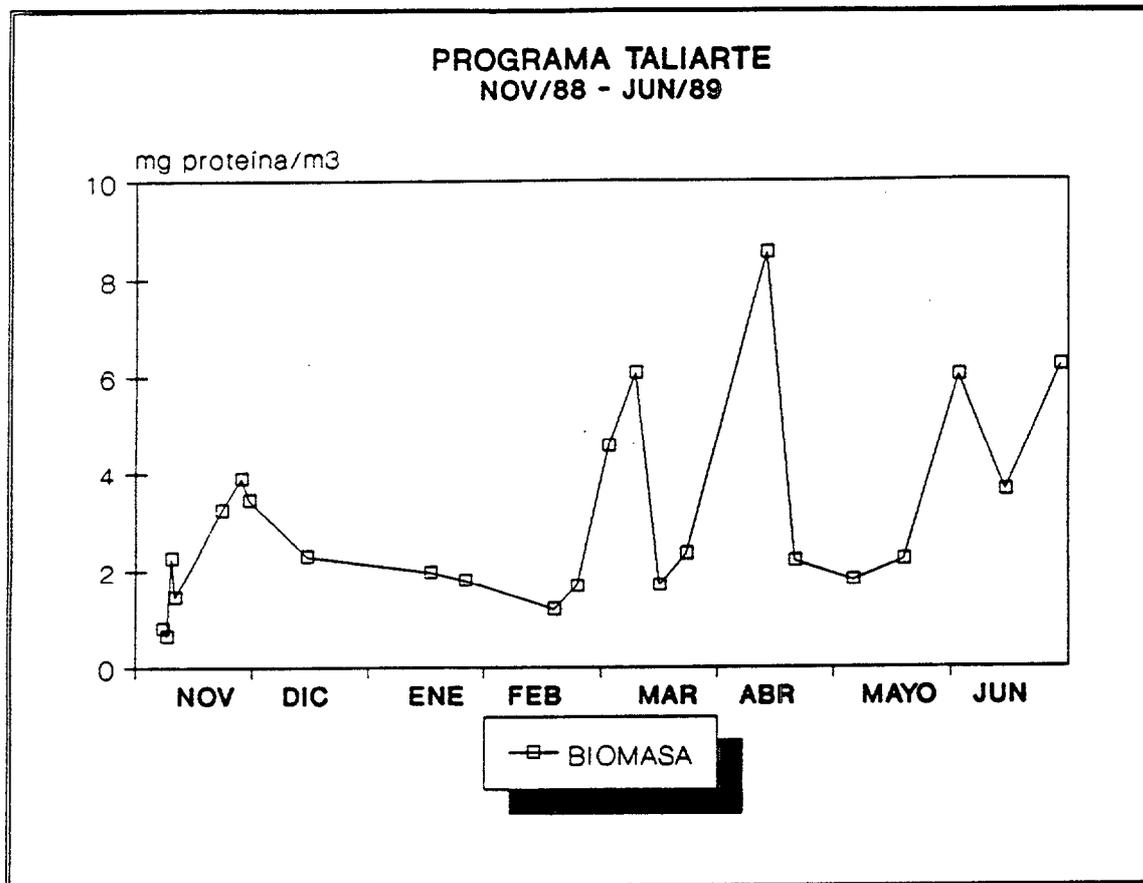


Figura 55.- Evolución temporal de la biomasa proteica (mg prot·m⁻³) durante el programa "Taliarte."

su complejidad. Factores de tipo físico tales como intensidad y dirección del viento, temperatura del agua u otros factores como aportes terrígenos, vertidos, etc., son los que al interactuar determinan su evolución. No obstante, podemos describir la existencia de un máximo de finales de invierno estrechamente relacionado con la producción primaria, siendo ésta y el propio pastaje (haciendo disminuir el alimento) el principal factor que controla los máximos de biomasa de zooplancton.

8.3 ACTIVIDAD DEL SISTEMA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES

La actividad del ETS por unidad de volumen presentó un gráfico similar al de biomasa (figura 56), con un máximo a principios de Abril y un segundo pico en Junio. Los valores mínimos se observaron a principios de Noviembre y a finales de Febrero.

La actividad específica del ETS mostró un aumento que fue máximo a finales de Enero (figura 57). Posteriormente apareció un segundo pico a finales de Mayo y principios de Junio, anterior al pico de biomasa observado en Junio. Se registraron valores mínimos a finales de Febrero y principios de Marzo. De nuevo se observó que el máximo de actividad específica ocurrió un poco antes al máximo de biomasa, aunque en esta ocasión presentó su valor máximo a finales de Enero,

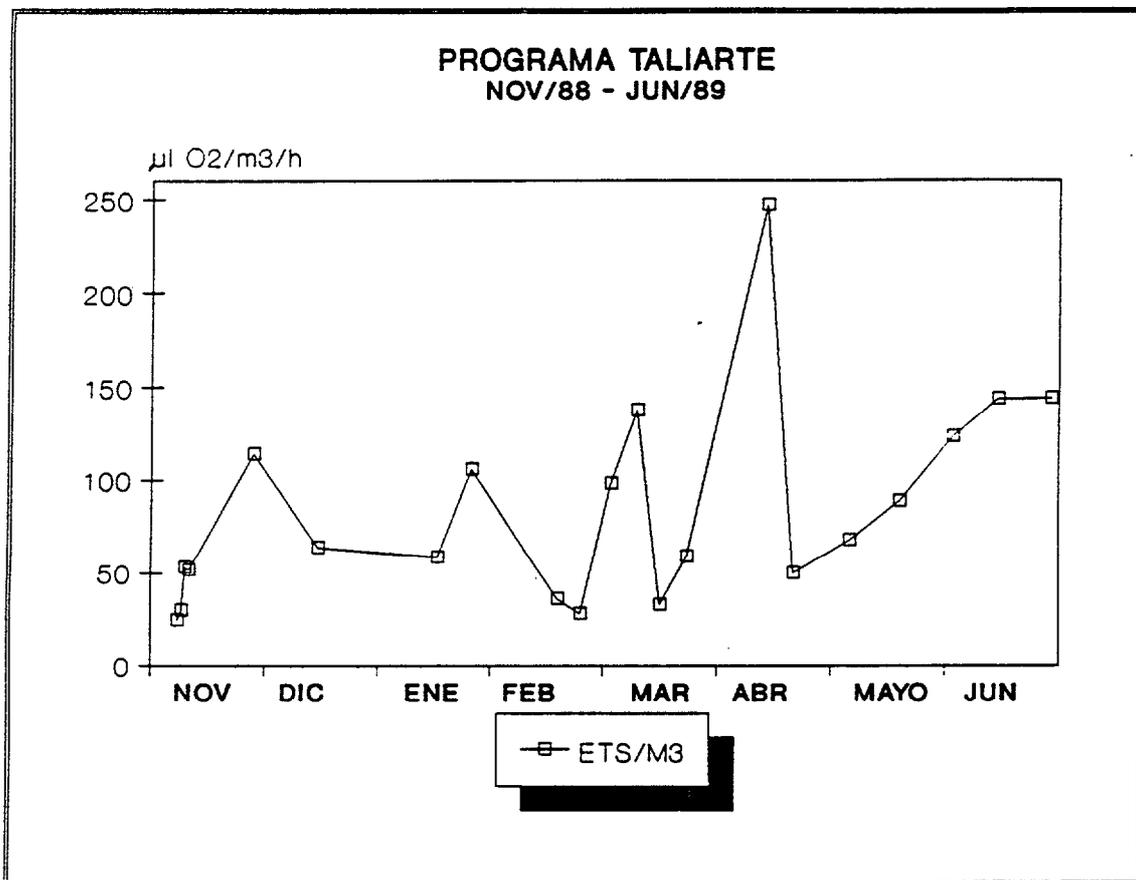


Figura 56.- Evolución temporal de la actividad ETS por unidad de volumen ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{m}^3 \cdot \text{h}^{-1}$) durante el programa "Taliarte".

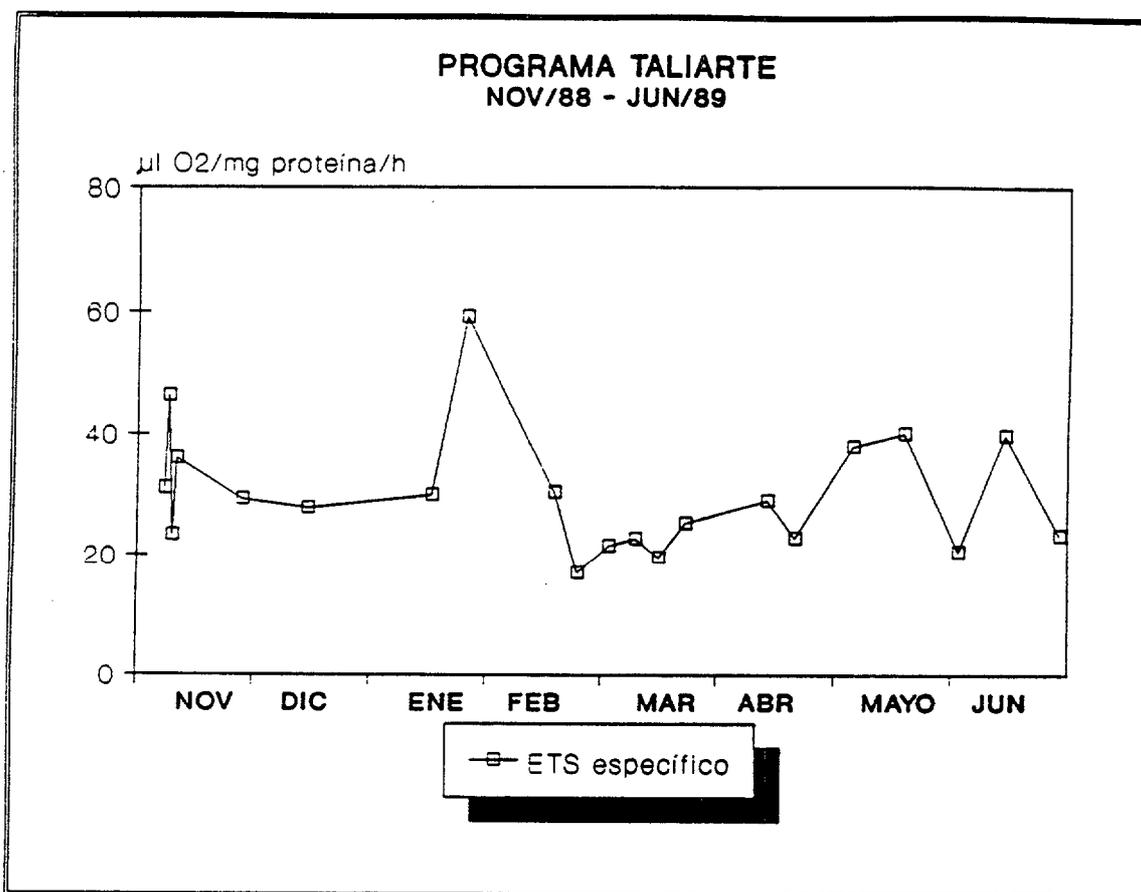


Figura 57.- Evolución temporal de la actividad específica del ETS ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) durante el programa "Taliarte".

ligeramente anterior a lo encontrado en otros trabajos para la misma área (HERNANDEZ-LEON, 1987, 1988 b).

8.4 RECUENTOS TAXONOMICOS

La densidad media de animales (1124 ind.m³) fue ligeramente superior a la encontrada en los dos muestreos anteriores (figura 58). Este hecho podría explicarse por la situación típicamente costera de la estación muestreada. Los valores máximos en cuanto a número total de individuos se observaron en Junio y no en Marzo como vimos para la biomasa proteica.

Los copépodos fueron el componente mayoritario, variando su representación entre el 60 y el 95%, dependiendo de la época del año, lo cual coincidió con los resultados obtenidos en el programa "Venexp". Le siguieron en importancia los apendicularios, con un 15-30% de los efectivos del zooplancton. Los huevos alcanzaron hasta un 25%, y los cladóceros, en épocas muy puntuales, presentaron hasta un 20% de representación. El resto de los grupos varió en función de la época del año, con una importancia siempre inferior al 5% (figuras 59 y 61).

Los copépodos presentaron dos máximos en cuanto a número de animales.m³; el primero de ellos ocurrió en Marzo

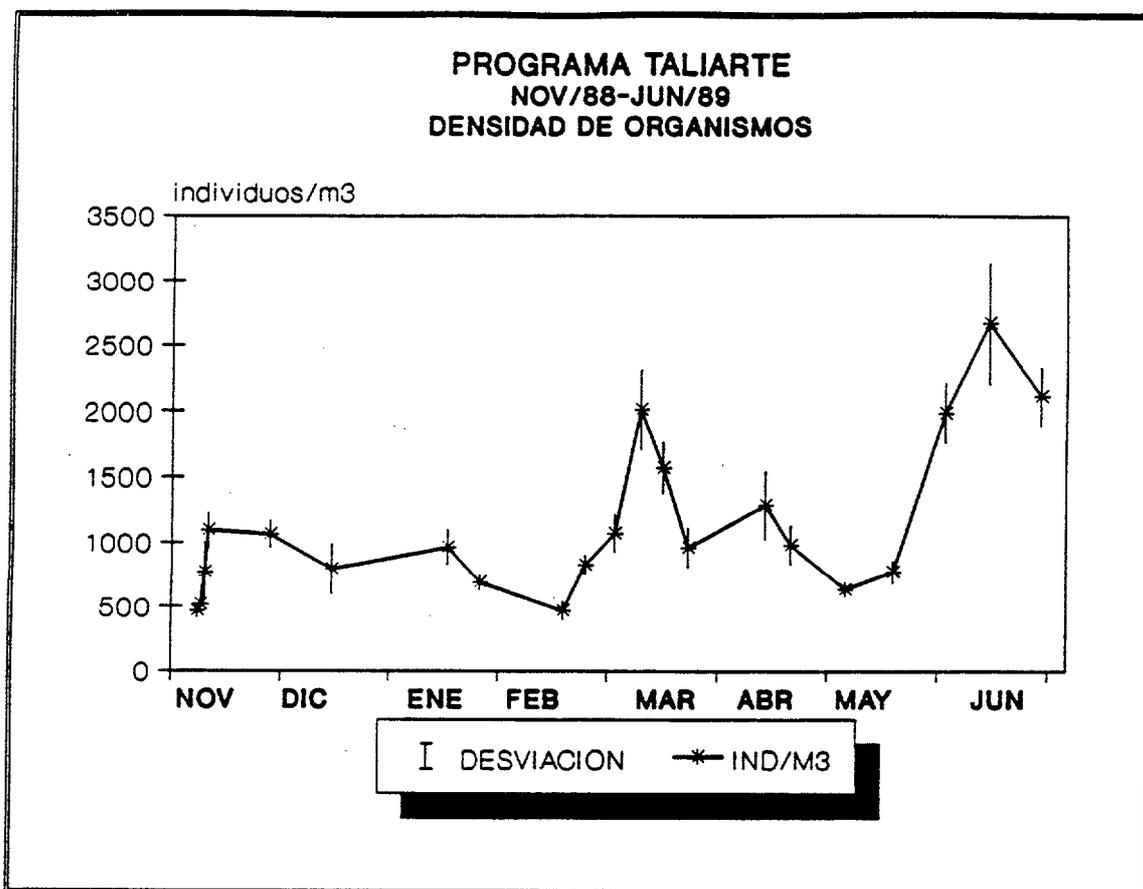


Figura 58.- Evolución en el número total de organismos, durante el programa "Taliarte".

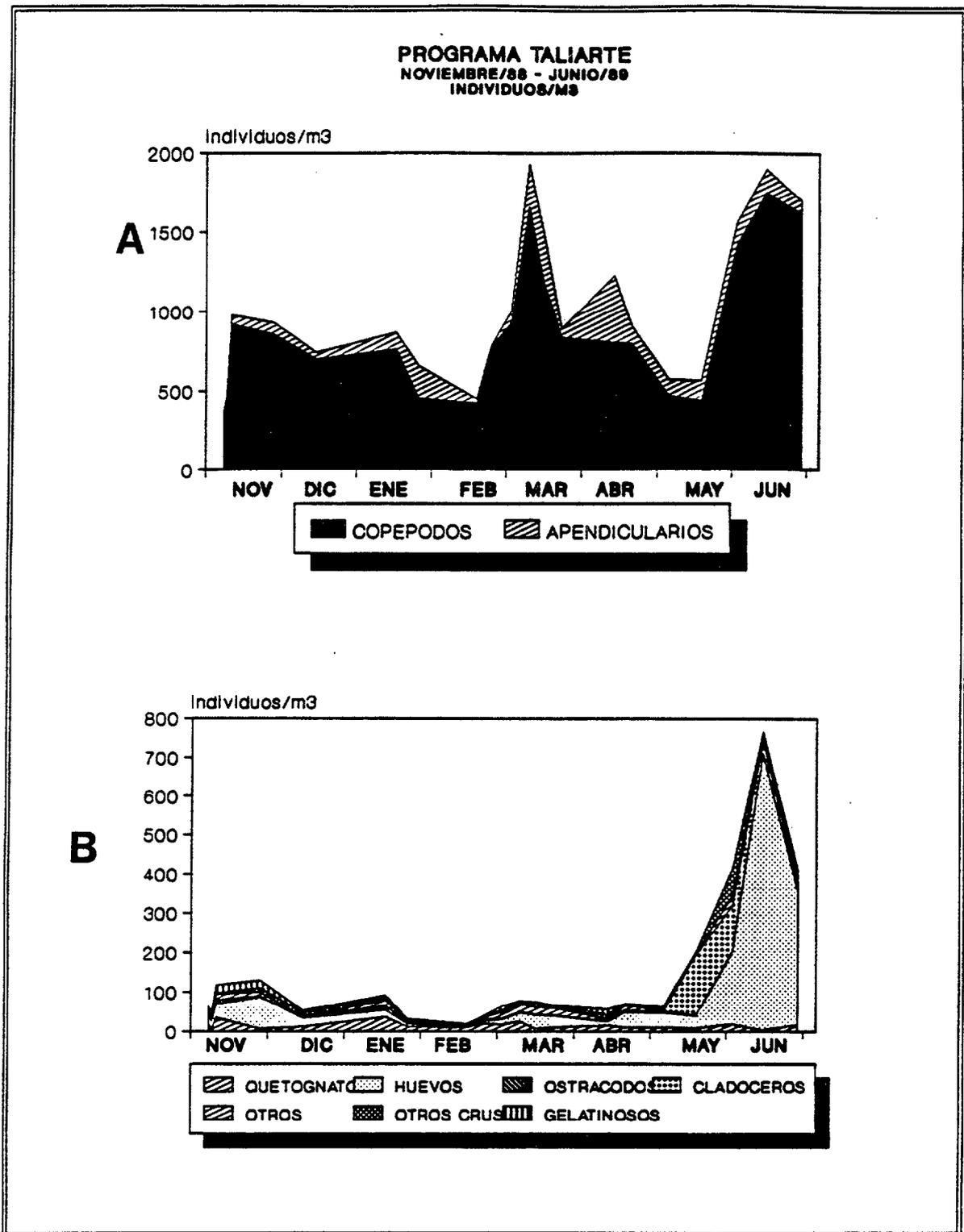


Figura 59.- Densidad de organismos dentro de los distintos grupos considerados en el programa "Taliarte": A) copépodos y apendicularios (se han separado del resto por ser más numerosos) y B) quetognatos, ostrácodos, cladóceros, huevos, otros crustáceos, gelatinosos y otros grupos.

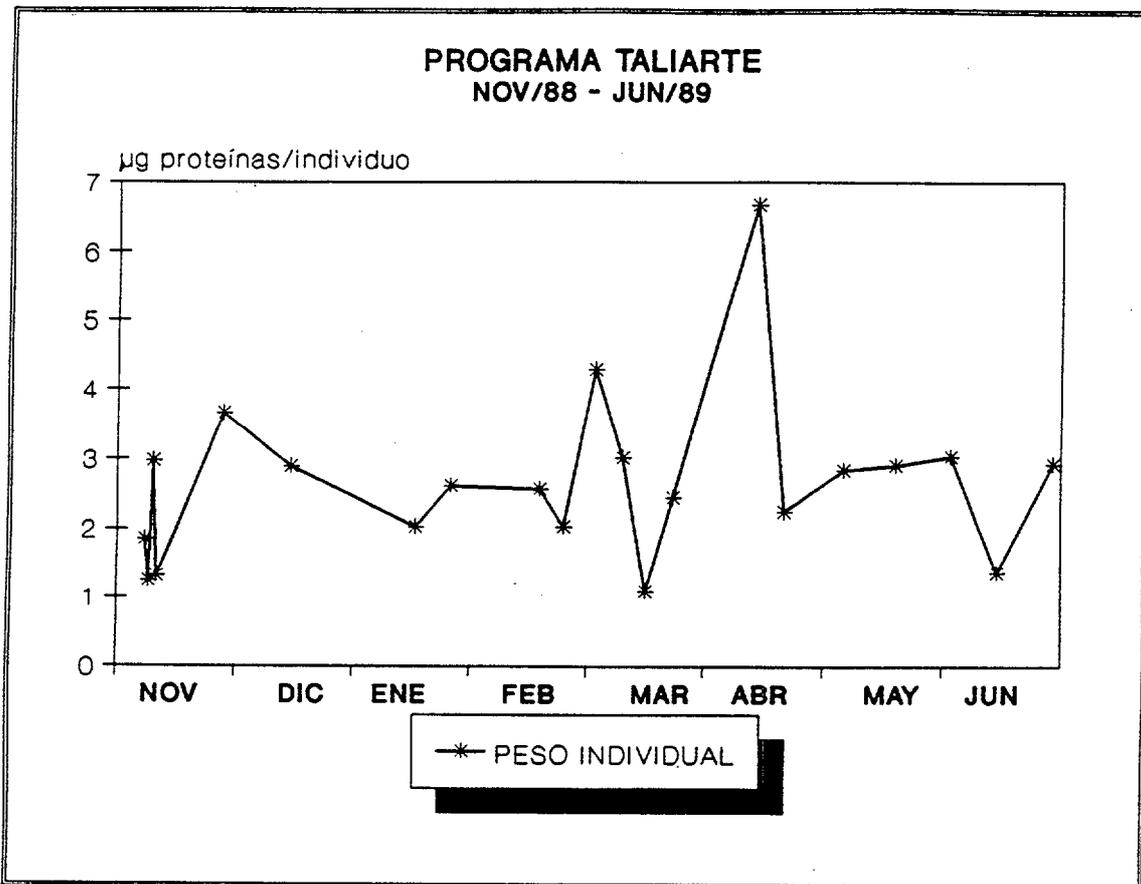


Figura 60.- Evolución de la biomasa individual durante el programa "Taliarte"

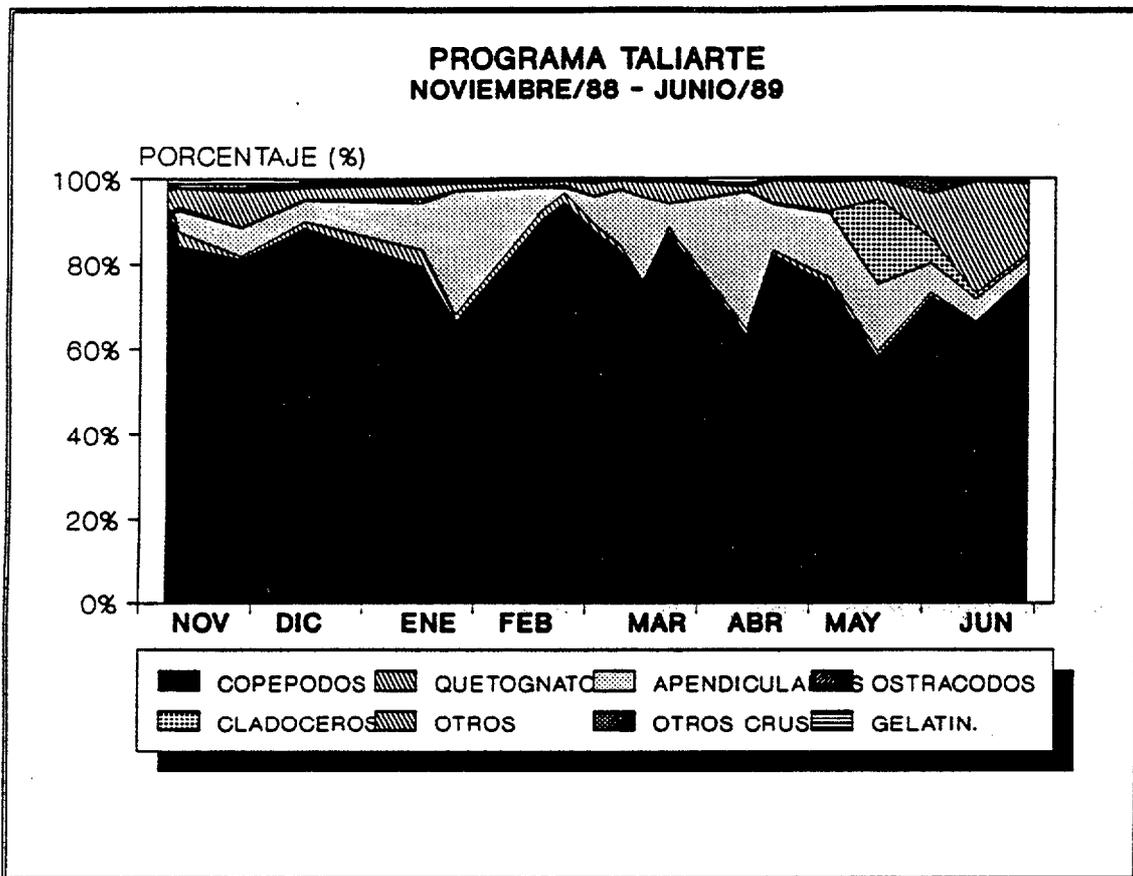


Figura 61.- Evolución en el porcentaje de los principales grupos del mesozooplancton (programa "Taliarte").

y el otro en Junio (figura 59). Sin embargo, las poblaciones de copépodos fueron claramente distintas, estando formada en Marzo por individuos de gran tamaño, portando una puesta, y en Junio por especies de pequeño tamaño y diversos estados juveniles, como se puede observar en la gráfica que representa la biomasa individual (figura 60). Ambos máximos coincidieron con los dos picos de biomasa como proteínas anteriormente citados; no obstante el valor máximo de biomasa como proteínas de Abril, no se reflejó en un máximo de copépodos, sino que en este caso los grupos con mayor importancia relativa fueron apendicularios y organismos de tipo gelatinoso.

Los quetognatos, con un porcentaje entre 1 y 4%, fueron máximos en Noviembre y en Enero, y mínimos en Junio. En cuanto a los apendicularios, presentaron una representatividad bastante importante durante todo el año, con un pequeño pico en Enero, para luego alcanzar su máximo a finales de Marzo y principios de Abril, coincidente con el máximo de biomasa como proteínas. Es de destacar que este valor máximo está estrechamente relacionado con un pico de fitoplancton de las fracciones más pequeñas (ARISTEGUI, com. pers.). El valor mínimo se observó en Noviembre.

Los ostrácodos, al igual que en muestreos anteriores, no tuvieron una gran representatividad. Los valores fueron bastante inferiores a los encontrados por

HERNANDEZ-LEON (1988c) al suroeste de Gran Canaria. El máximo de individuos se encontró en Enero, con $10 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$, quedando la población totalmente reducida en los meses de Marzo y Abril. Los cladóceros presentaron un máximo puntual en Mayo, con $153 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$, alcanzando un 20% de representación, siendo el resto del año inferior al 0.5% e incluso en algunos meses nula. Este alto valor coincidió con el calentamiento de la masa de agua superficial, que pasó de 18.1°C a 20°C . Un fenómeno muy similar a éste, es descrito por MINGORANCE (1983), que cita un valor de 19.51% para la misma especie (Evadne espinifera) durante Abril en aguas de Tenerife.

En cuanto al grupo 7 (otros), alcanzó su máximo en Marzo. El grupo de otros crustáceos presentó un máximo en Mayo. Ambos máximos son muy puntuales ya que normalmente en conjunto no superan el 2%. Los componentes del "plancton gelatinoso" presentaron sus valores máximos en Marzo y Abril.

Observamos una vez más la distinta distribución de representación en los diferentes máximos de biomasa, estando formado en Marzo fundamentalmente por organismos de gran tamaño, y en Junio por individuos pequeños (figura 60). En Abril el aumento en el número de individuos fue debido a la presencia de una gran cantidad de apendicularios, comedores de ultra y nanoplancton (THIRIOT, 1978). Como consecuencia de ello se observó que la producción primaria del

fitoplancton de estas fracciones, se vió fuertemente disminuida (ARISTEGUI com. pers.).

9. ESTUDIO DE LAS DISTRIBUCIONES DE BIOMASA Y ACTIVIDAD ETS EN EL ZOOPLANCTON ALREDEDOR DE GRAN CANARIA: PROGRAMA EMIAC

El estudio de los procesos que en general conllevan un enriquecimiento costero con un gradiente positivo desde el océano hacia la costa, coincidió con la disponibilidad de imágenes de satélite del sensor AVHRR (radiómetro avanzado de alta resolución), que nos ofrece una visión sinóptica de la distribución de temperatura superficial del mar. En las imágenes obtenidas por este sensor satelitario pudo observarse la presunta presencia de un remolino de giro, al parecer, ciclónico (figuras 62 y 63). El enriquecimiento de las aguas que rodean al Archipiélago debido a este tipo de procesos físicos supone un importante avance en el estudio de los procesos productivos, hasta ahora explicados como fenómenos costeros relacionados con la plataforma de la isla, y suponiendo poco importantes los procesos de tipo oceánico. Con el propósito de estudiar la importancia de este fenómeno, se propuso realizar el programa "EMIAC" (Efecto de Masa de Isla en el Archipiélago Canario), subvencionado por la CICYT (Comisión Interministerial de Ciencia Y Tecnología). Este programa comenzó de manera preliminar con la realización de dos radiales (Mayo de 1989 y Febrero de 1990) con 5 estaciones que fueron muestreadas simultáneamente, mediante el lanzamiento de batitermógrafos tipo AXBT desde un avión de la Armada Americana, y el muestreo "in situ" realizado a bordo de un barco de la Marina Española (figuras 4 y 5).

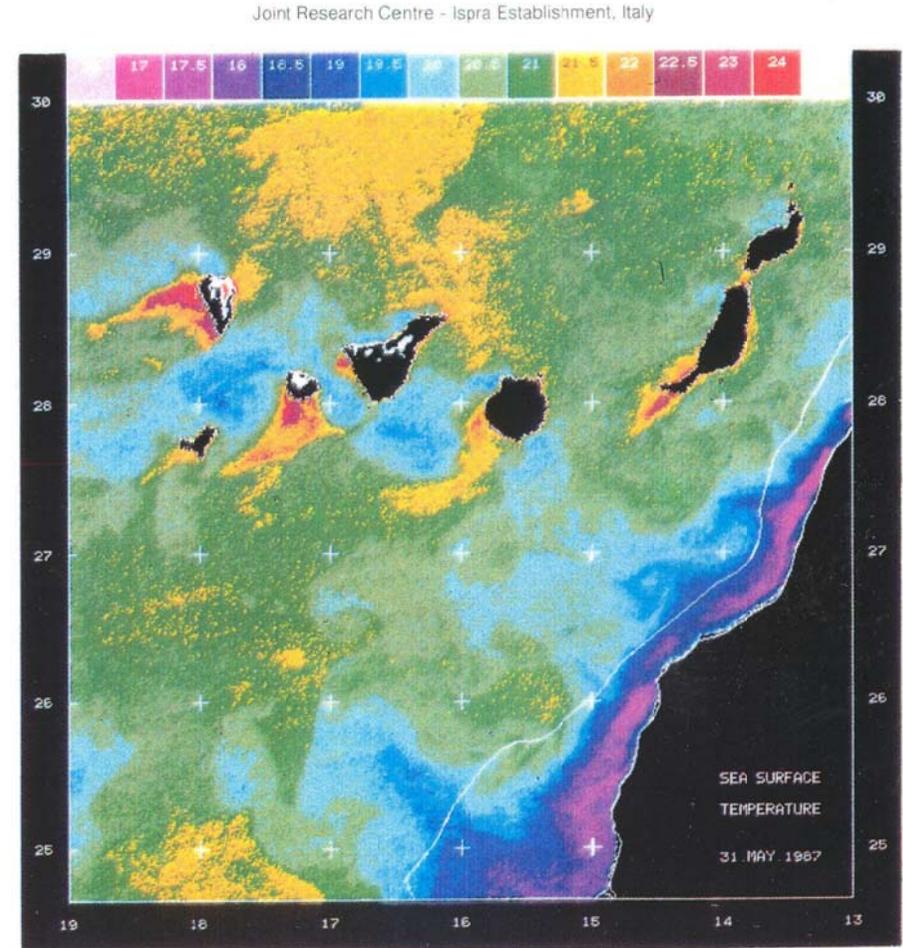
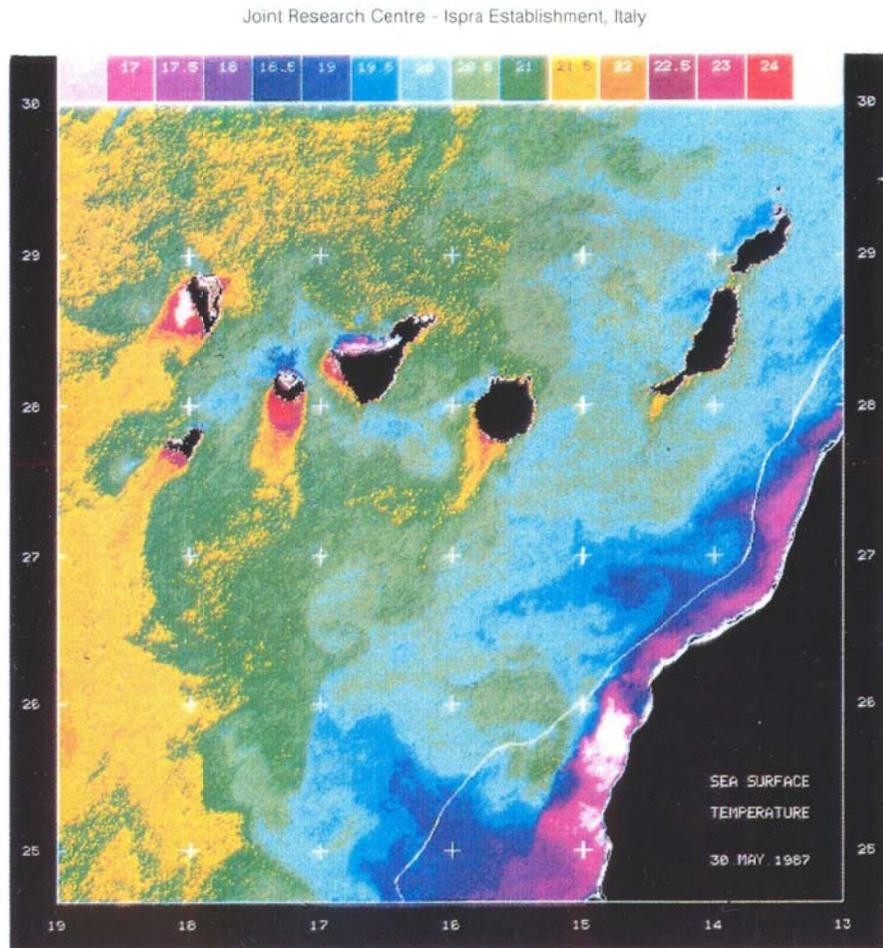


Figura 62.- Imágenes del sensor AVHRR. La variación en la temperatura del agua viene representada por la escala de color. Observese los núcleos de agua fría al suroeste de Gran Canaria. Tomado de NYKJAER (1988).

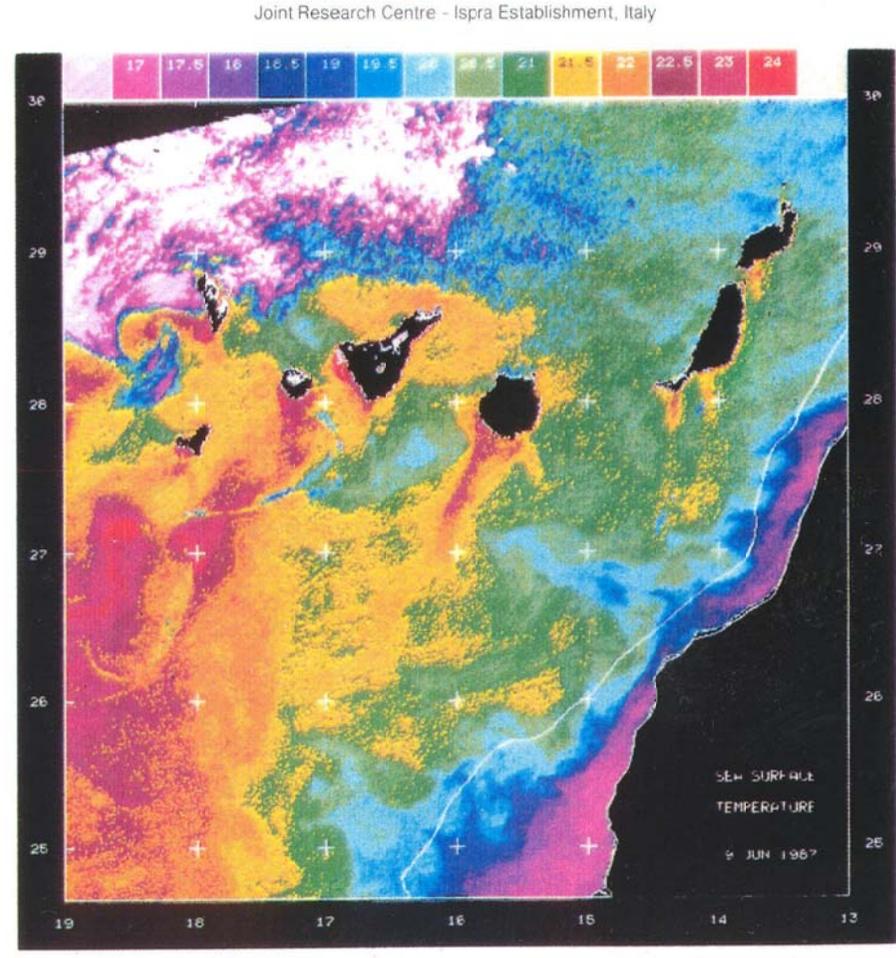
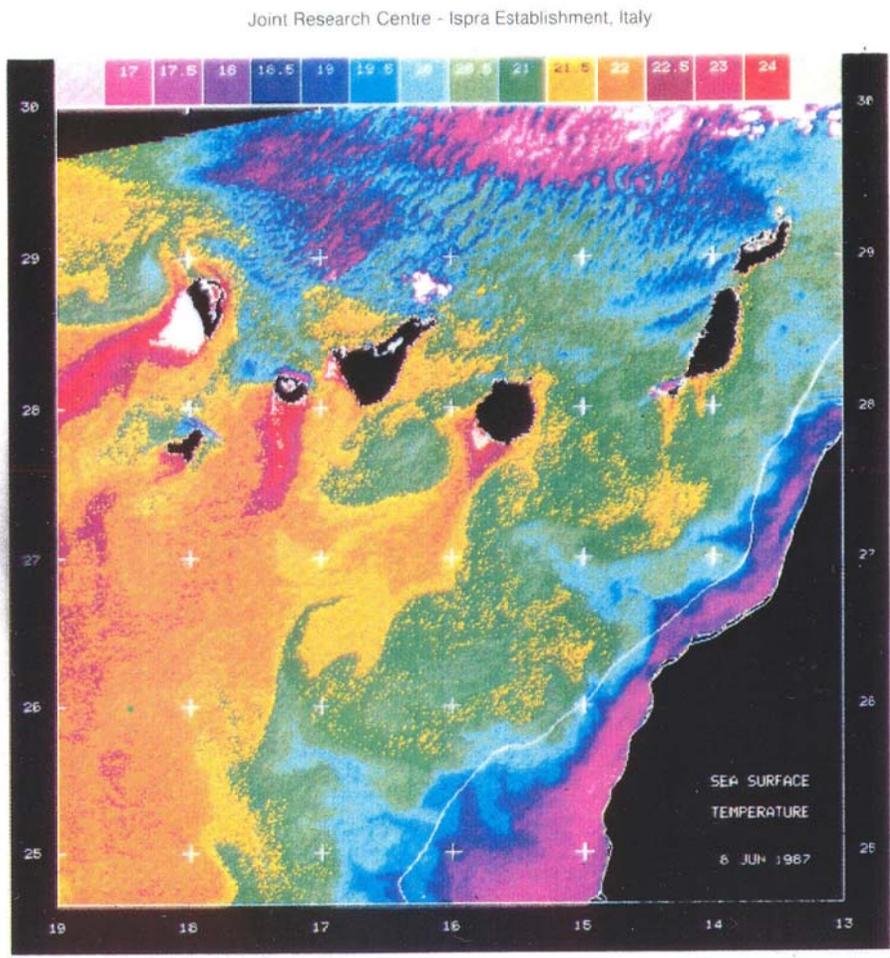


Figura 63.- Imágenes del sensor AVHRR. La variación en la temperatura del agua viene representada por la escala de color. Observese las estelas de agua cálida al sur de las islas. Tomado de NYKJAER (1988).

Como resultado de los datos obtenidos en estas radiales se proyectó el estudio de un área mayor alrededor de la isla de Gran Canaria, poniendo especial atención al suroeste de la misma (figura 6). Este muestreo se llevaría a cabo en tres épocas características del ciclo anual en las aguas del Archipiélago Canario: Época de máxima intensidad de los vientos Alisios (Junio-Julio), época de máxima estratificación de la columna de agua (Septiembre-Octubre) y época de máxima mezcla vertical (Febrero-Marzo). Hasta el momento sólo se ha realizado una campaña en Junio de 1990, estando previstas dos más para el año 1991.

9.1 RADIAL EMIAC 8905

La primera radial realizada tuvo lugar el día 5 de Mayo de 1989, a bordo de un buque de la Marina Española. Los datos de viento obtenidos de la estación metereológica del aeropuerto de Las Palmas de Gran Canaria mostraron, en los días anteriores al muestreo, un régimen de vientos con gran intensidad ($15 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) y predominantemente de componente N (figura 64). Es esta situación la que al parecer podría favorecer la aparición de estructuras del tipo de remolinos a sotavento de la isla.

De los datos obtenidos por el lanzamiento de AXBTs, se observó la presencia de una estructura en forma de cúpula,

ABRIL/MAYO 1989

3 m/s

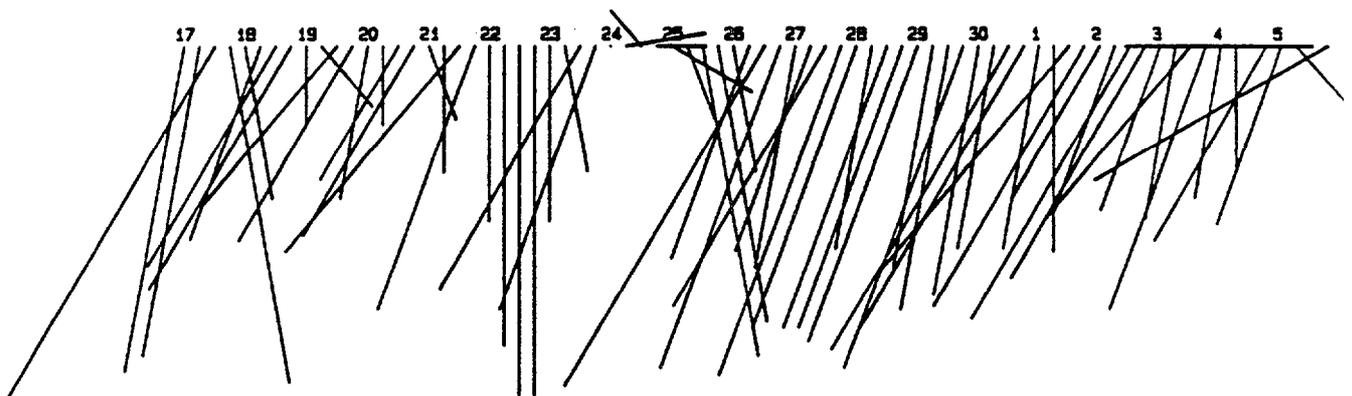


Figura 64.- Régimen de vientos (en diagrama vectorial) desde el 17 Abril al 5 de Mayo de 1989. Los datos han sido tomados del aeropuerto de Gran Canaria. Se representan cuatro medidas diarias (01, 07, 13 y 18 horas).

que produce un débil afloramiento de agua fría (figura 65). En el centro de este núcleo de giro ciclónico se pudo apreciar la isoterma de 18 °C a una profundidad de 10 m. La radial muestreada incluyó 5 estaciones que desde la costa, al suroeste de la isla de Gran Canaria, cortó lateralmente al remolino, siendo la estación 1 típicamente costera y la 2 y 3 las más próximas al centro del remolino. Los datos de biomasa mostraron valores considerablemente altos con respecto a otros muestreos, observándose un valor máximo de 8.1 mg prot.m³ en la estación 2, que va disminuyendo hasta la estación 4, aumentando de nuevo en la estación 5. Esta distribución no se correspondió con la encontrada para la abundancia, en donde el valor más alto se observó en la estación 4 con 2482 ind.m³ (figura 66).

El estudio de esta radial, en función de la posición relativa que ocupan las estaciones, con respecto al remolino, mostró en primer lugar valores altos de biomasa asociados a la costa. Por otra parte se pudo apreciar que en las estaciones más cercanas al centro del remolino la abundancia de organismos fue menor, aunque la biomasa era elevada y por tanto, el peso individual de los organismos fue bastante alto (1.6 µg prot. ind⁻¹). A su vez, también se pudo observar que a medida que nos acercamos al borde del remolino la abundancia fue en aumento, siendo mayor en la estación 4, mientras que el valor de biomasa proteica fue el mínimo, dando lugar a que el peso individual de los organismos en

ISOTERMA DE 18° GRADOS

AXBTs
5 MAY, 1989

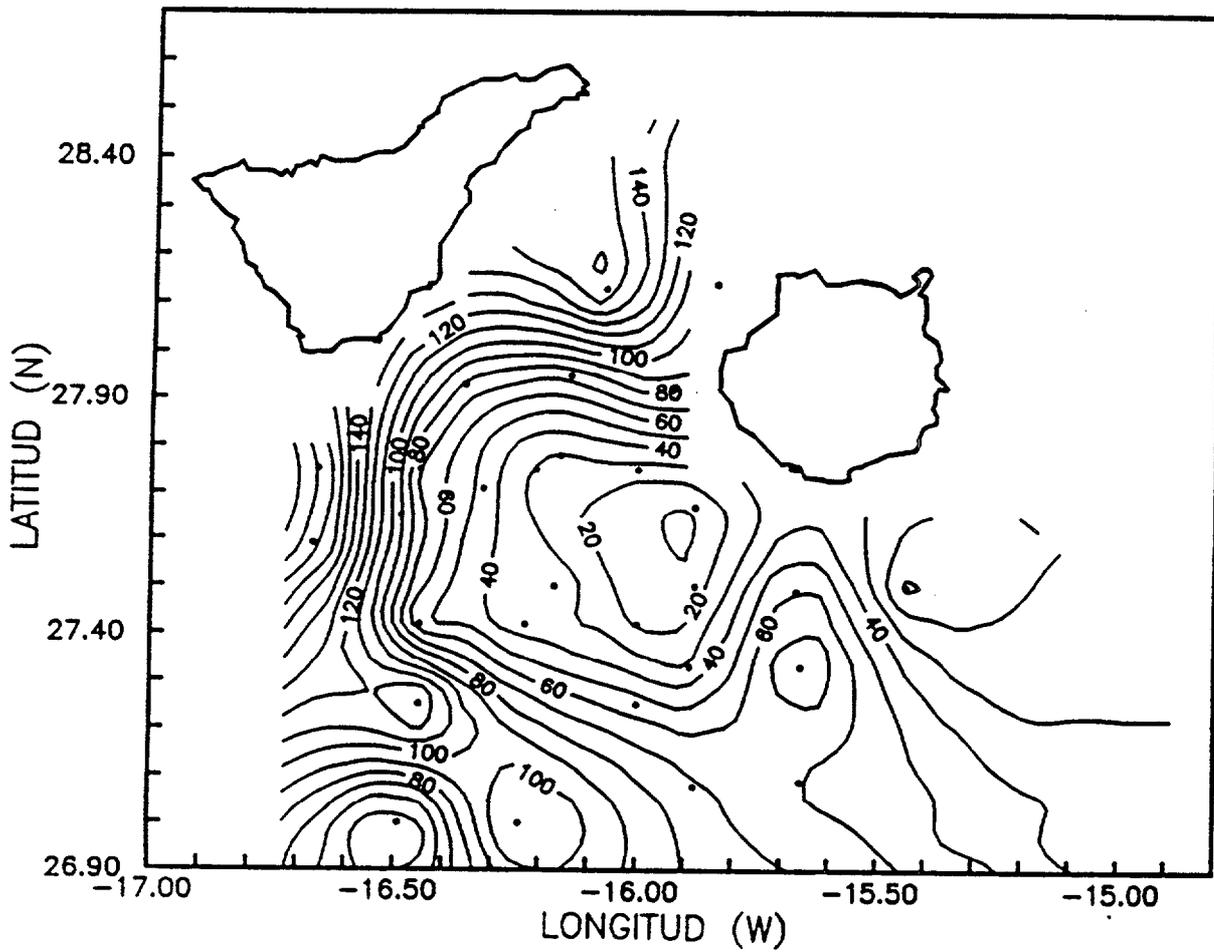


Figura 65.- Profundidad de la isoterma de 18°C durante la radial "EMIAC 8905". Datos obtenidos mediante el lanzamiento de AXBTs.

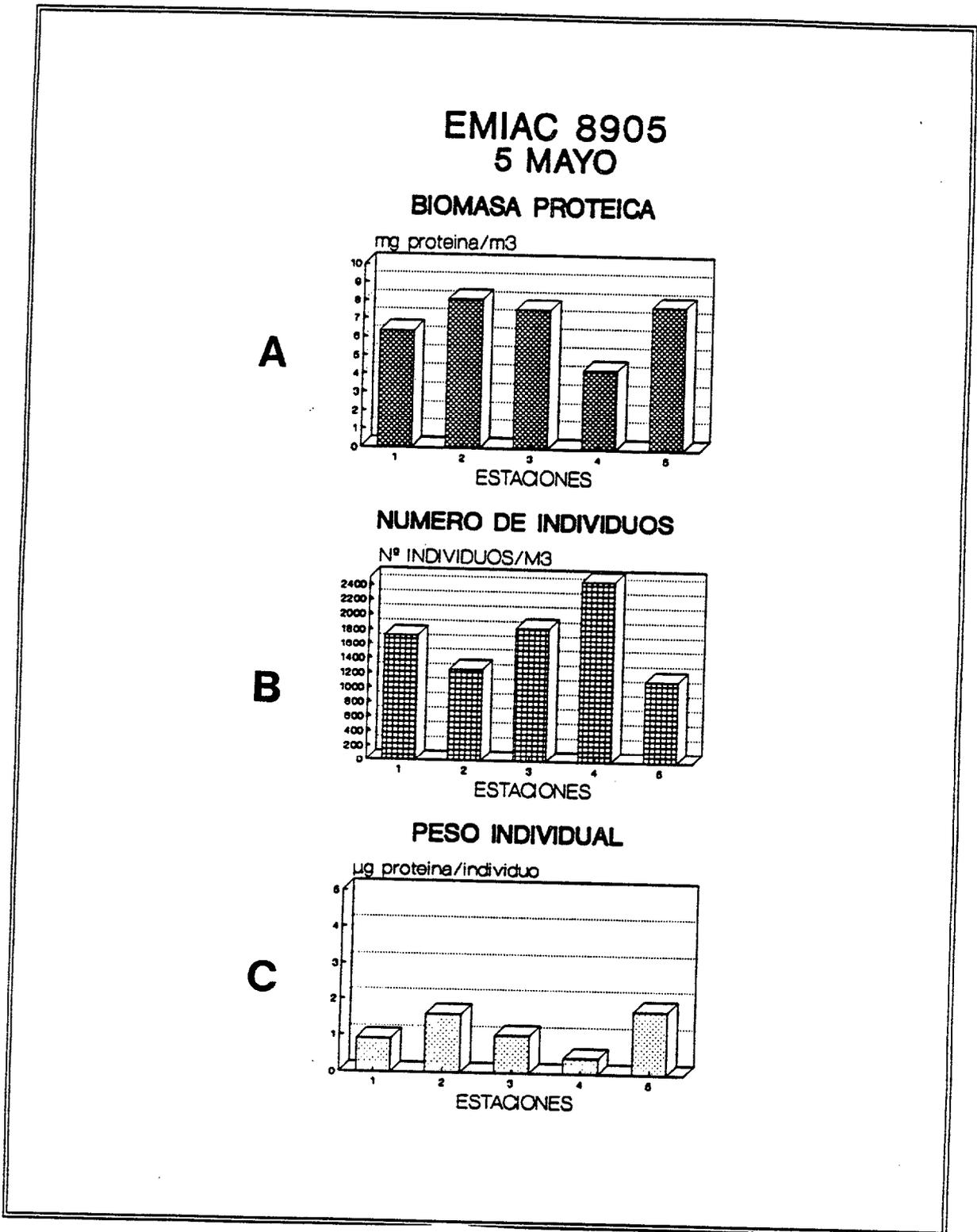


Figura 66.- Distribución de: A) biomasa proteica, B) número total de organismos y C) peso individual de los mismos, en la radial "EMIAC 8905".

esta estación fuese muy pequeño ($0.43 \mu\text{g prot}\cdot\text{ind}^{-1}$).

En cuanto a los datos obtenidos para recuentos taxonómicos, los copépodos presentaron un alto porcentaje, superior al 70% en todos los casos. El número de quetognatos, apendicularios y cládoceros aumentó progresivamente hasta alcanzar en la estación 4 sus máximos valores (figuras 67 y 68). Estos resultados son similares a los encontrados por BECKMANN et al. (1987) que observan una predominancia de estos organismos junto con gelatinosos, en los extremos de un remolino ciclónico de grandes dimensiones en el Atlántico norte. Los ostrácodos y gelatinosos tuvieron su mayor representación en la estación 5. En cuanto a los huevos de invertebrados el mayor porcentaje se encontró en la estación 3, y los huevos y larvas de peces se observaron en mayor cantidad en las estaciones situadas en los bordes del remolino, lo que coincide con lo encontrado por LOBEL & ROBINSON (1986) para una situación similar en Hawai. En las estaciones más cercanas al centro del remolino, el número de individuos es bastante bajo (figura 67), aunque cabe destacar, que se encontraron quetognatos y gelatinosos de gran tamaño.

La actividad del sistema de transporte de electrones por unidad de volumen (figura 69), mostró una tendencia similar a la observada para la biomasa, presentando un aumento progresivo desde la estación 1 hasta la estación

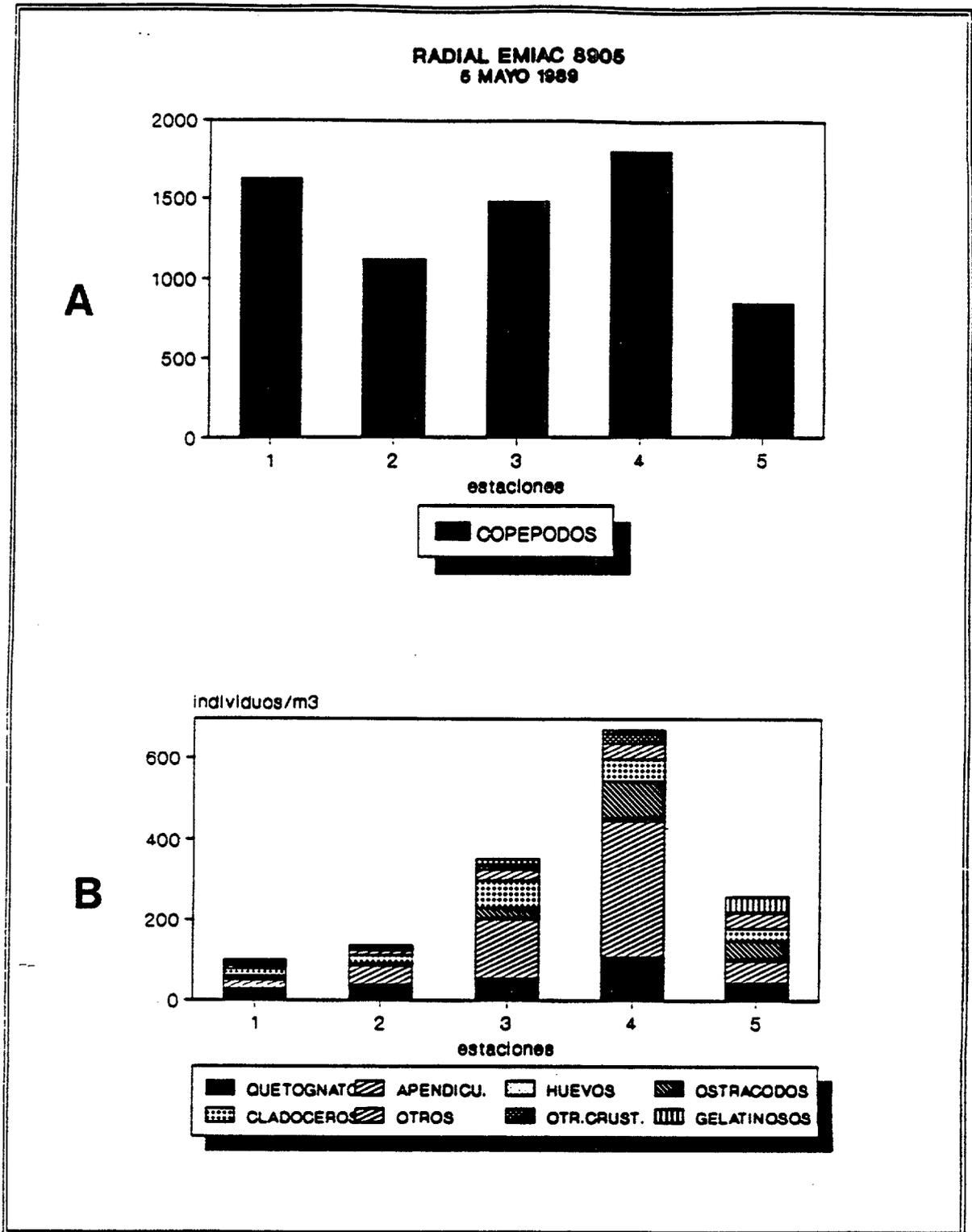


Figura 67.- Densidad de organismos dentro de los distintos grupos considerados durante la radial "EMIAIC 8905": A) copépodos (se han separado del resto por ser más numerosos) y B) apendicularios, quetognatos, ostrácodos, cladóceros, huevos, otros crustáceos, gelatinosos y otros grupos.

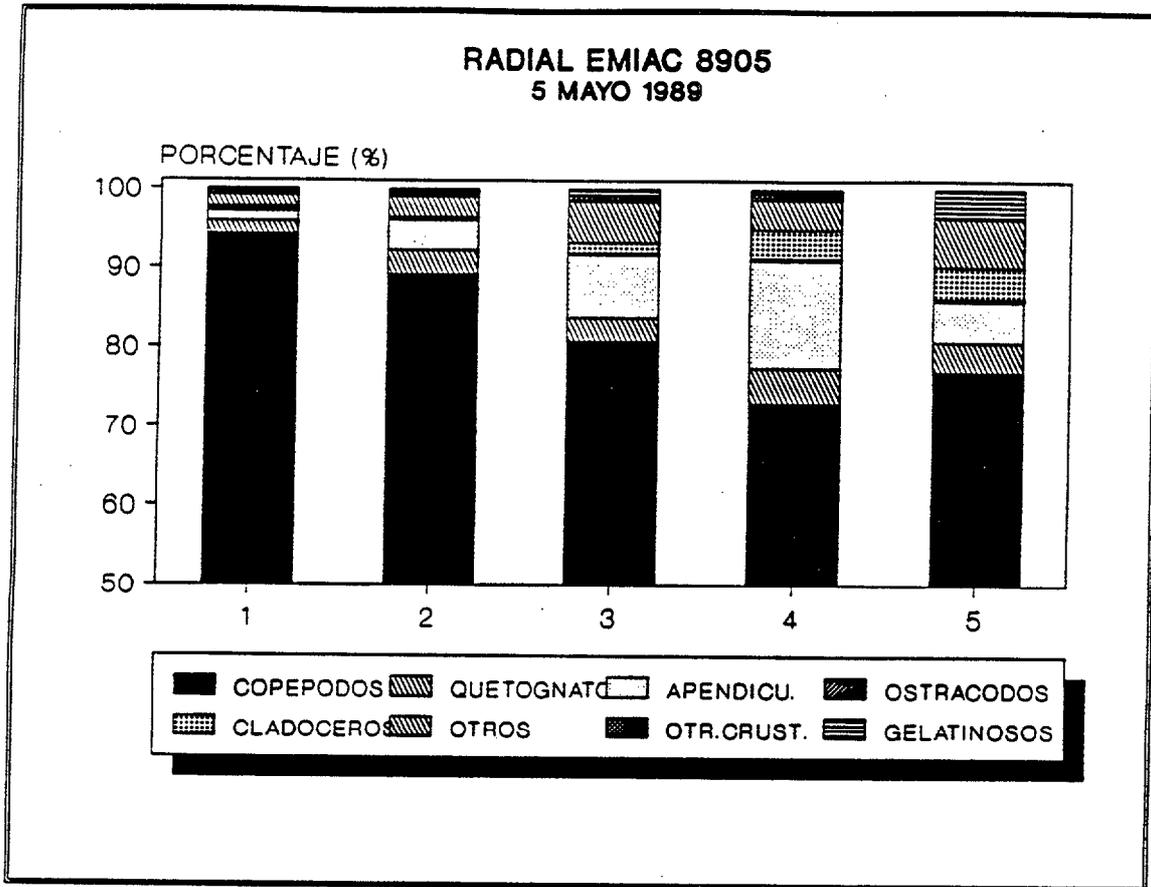


Figura 68.- Evolución en el porcentaje de los principales grupos del mesozooplancton (radial "EMIAC 8905").

3, donde se observó el valor máximo, para luego descender hacia la estación 5. La actividad específica del ETS mostró un aumento progresivo con un valor elevado en la estación 4, que coincide con la presencia de individuos de menor talla (figura 66). Los valores más bajos se localizan en las estaciones 1 y 5.

9.2 RADIAL EMIAC 9002

Esta radial con 5 estaciones fue muestreada el 22 de Febrero de 1990. En los datos de viento obtenidos para las fechas anteriores a este muestreo se observó una época con un pulso importante, seguido de un periodo de calma (figura 70). A partir de los datos recogidos mediante batitermógrafos AXBTs, se observó la aparición de una nueva estructura, donde se apreciaba un hundimiento de las isotermas, conformando un remolino de gran tamaño y de giro anticiclónico (figura 71). Al norte de esta estructura se observó una zona de agua fría, que posiblemente fuese el comienzo de un nuevo remolino ciclónico.

La radial muestreada cortó lateralmente al posible nuevo remolino ciclónico desde la costa al océano, siendo la estación 3 la más cercana al centro de esta estructura (figura 5). Los valores de biomasa observados para este muestreo fueron considerablemente menores que los encontrados

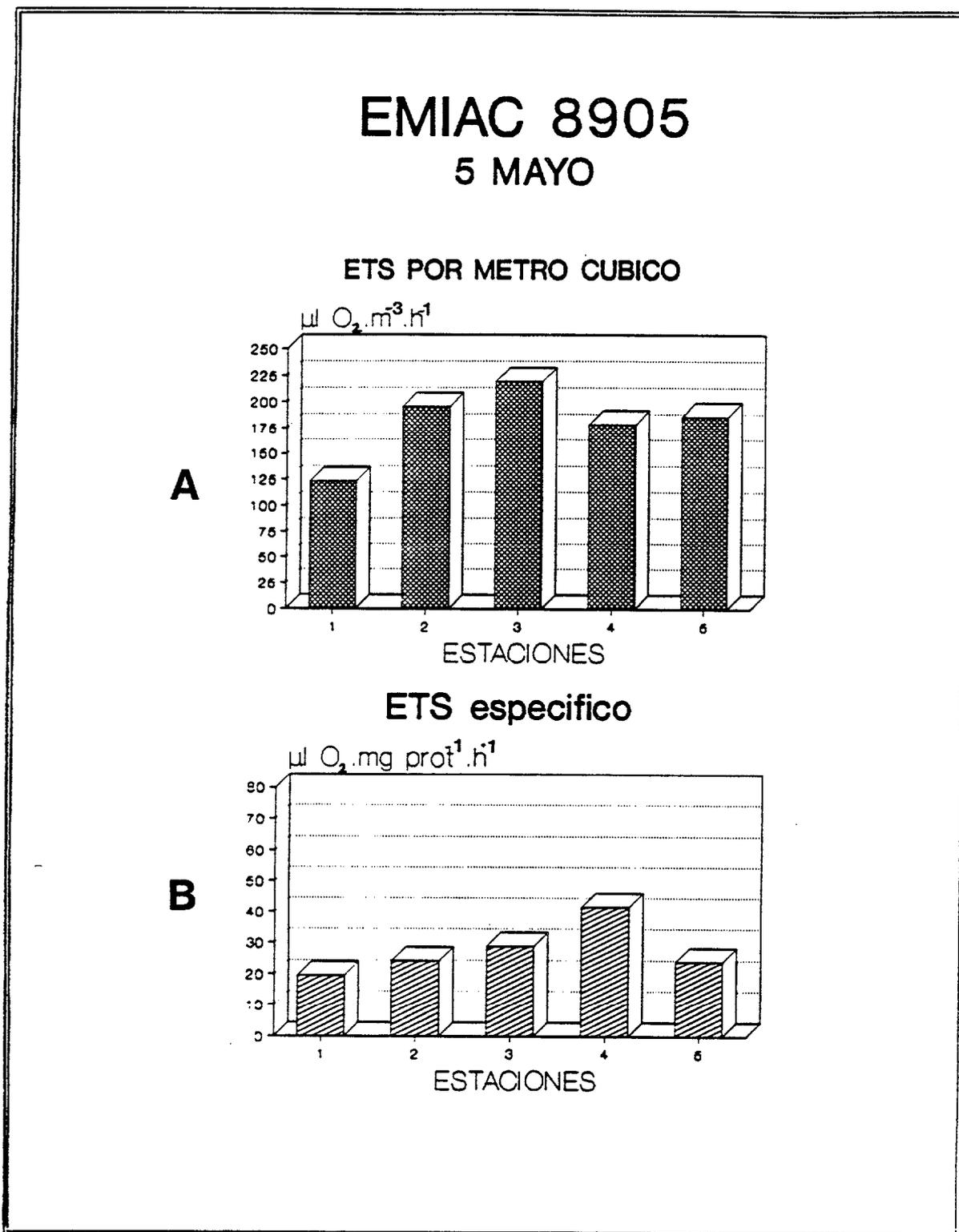


Figura 69.- Distribución de la actividad del sistema de transporte de electrones en la radial "EMIAC 8905": A) ETS por unidad de volumen y B) ETS específico.

FEBRERO 1990

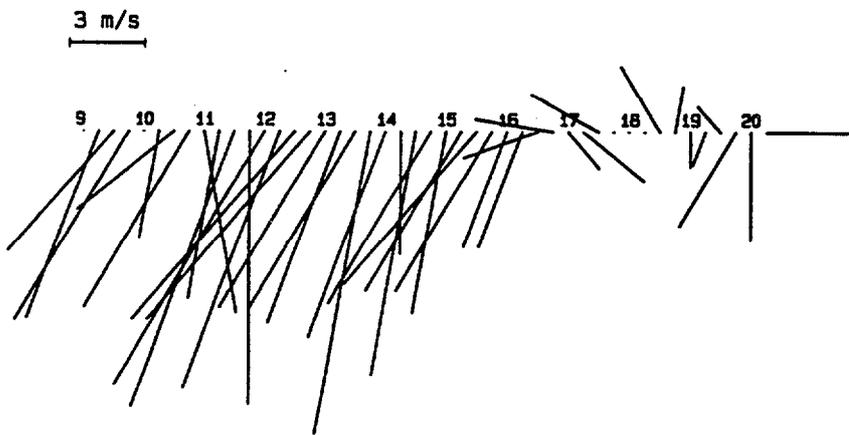


Figura 70.- Régimen de vientos (en diagrama vectorial) del 9 al 20 de Febrero de 1990. Los datos han sido tomados del aeropuerto de Gran Canaria. Se representan cuatro medidas diarias (01, 07, 13 y 18 horas).

ISOTERMA DE 18° GRADOS

AXBTs
20 FEB, 1990

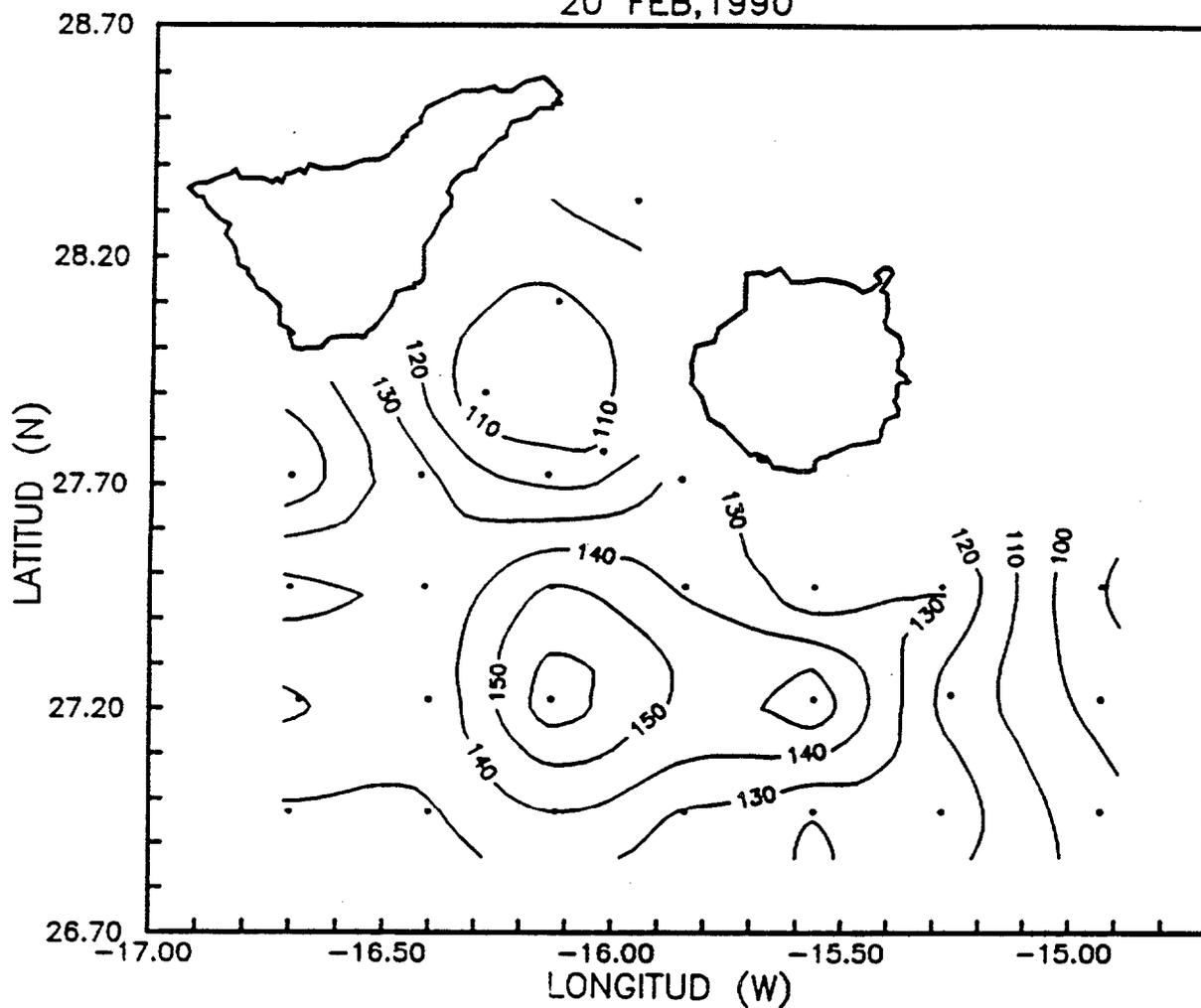


Figura 71.- Profundidad de la isoterma de 18°C durante la radial "EMIAC 9002". Datos obtenidos mediante el lanzamiento de AXBTs.

para el muestreo anterior, siendo dos veces menor para la biomasa protéica y hasta cinco veces menor para la abundancia (figura 72). Asimismo, el peso individual fue en este caso superior. Estas diferencias por una parte podrían ser explicadas en función de la distinta época dentro del ciclo anual, y por otra parte por el diferente estado de desarrollo del remolino ciclónico.

La biomasa protéica presentó un valor mínimo relativo en la estación 3, más cercana al centro del núcleo frío, aumentando progresivamente hacia los extremos (estaciones 1 y 5). En la abundancia se apreció un valor elevado en la estación 4 que se correspondió con un extremo de dicha estructura. En cuanto al peso individual, los valores más bajos se encontraron en torno a la zona más central, mientras que los valores superiores se distribuyeron hacia los extremos.

Los resultados obtenidos de los recuentos de los diferentes grupos taxonómicos indican que el mayor número de copépodos se situó en las estaciones 3 y 4, mientras que las estaciones 1, 2 y 5 presentaron valores muy similares. El porcentaje de este grupo fue siempre superior al 75% (figuras 73 y 74). Los quetognatos, de gran tamaño en la mayoría de los casos, mostraron un alto porcentaje entre la estación 1, influenciada por la costa y la estación 3, más cercana al centro del núcleo frío. Por otra parte, los apendicularios,

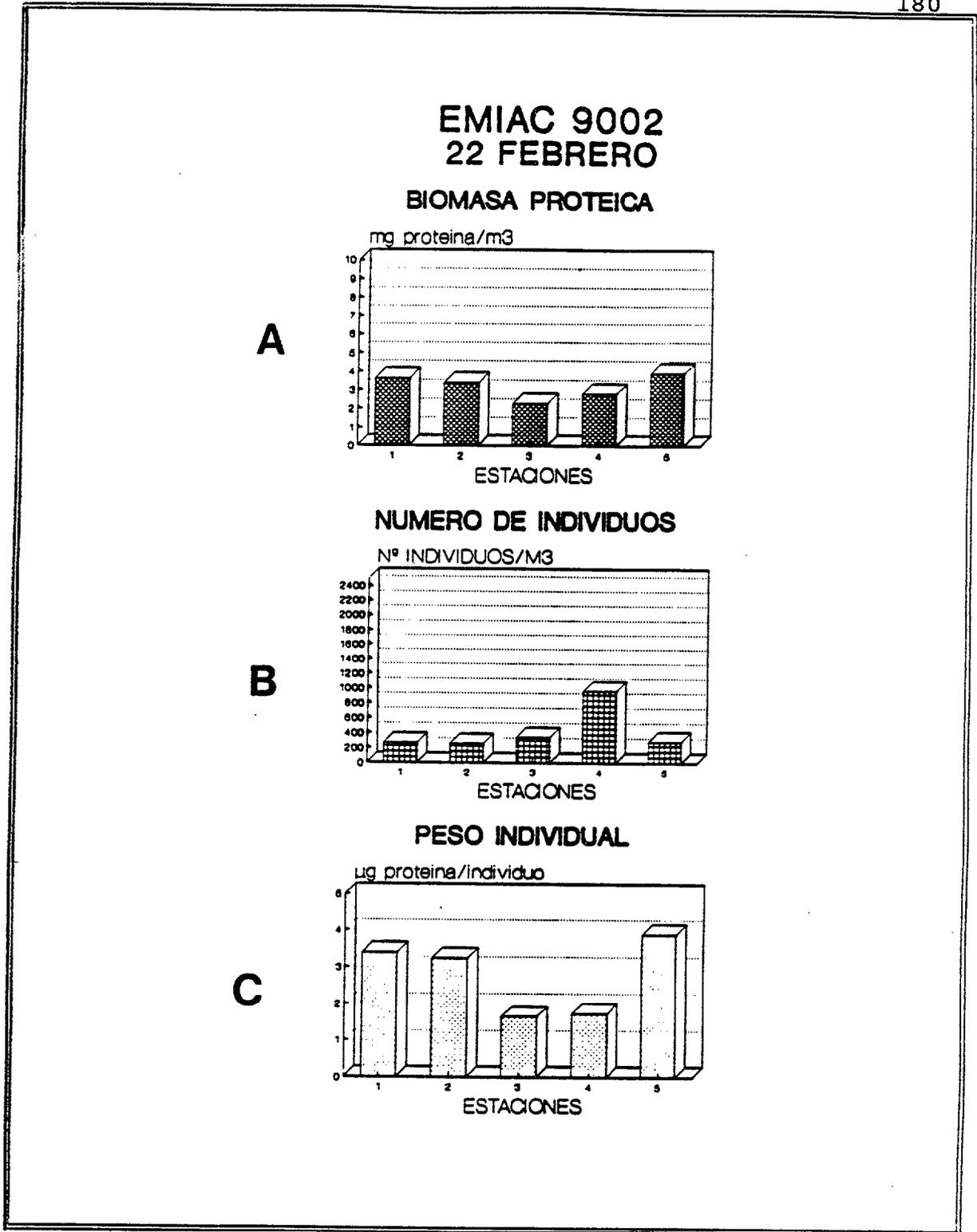


Figura 72.- Distribución de: A) biomasa proteica, B) número total de organismos y C) peso individual de los mismos, en la radial "EMIAC 9002".

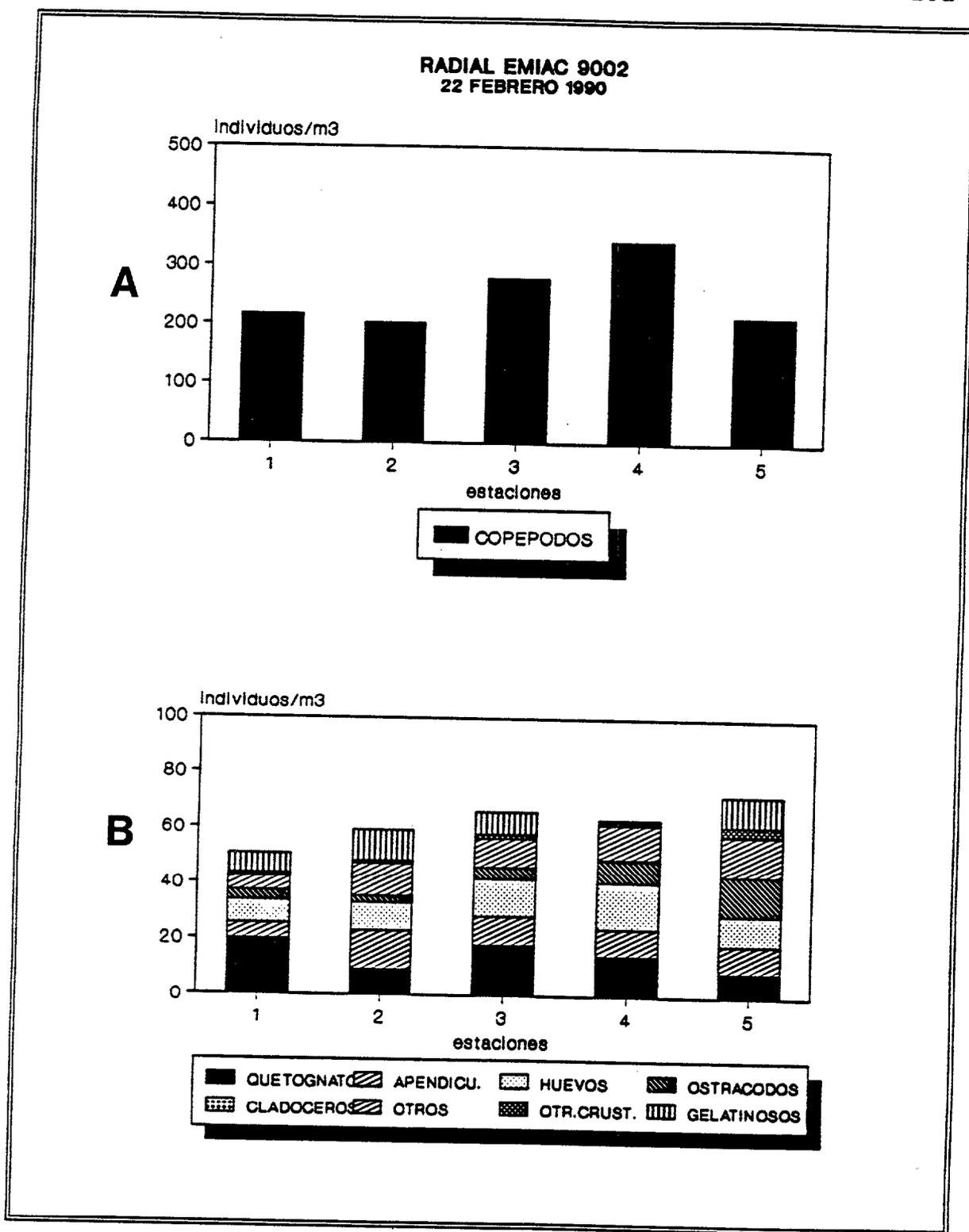


Figura 73.- Densidad de organismos dentro de los distintos grupos considerados durante la radial "EMIAC 9002":
 A) copépodos (se han separado del resto por ser más numerosos)
 y B) apendicularios, quetognatos, ostrácodos, cladóceros, huevos, otros crustáceos, gelatinosos y otros grupos.

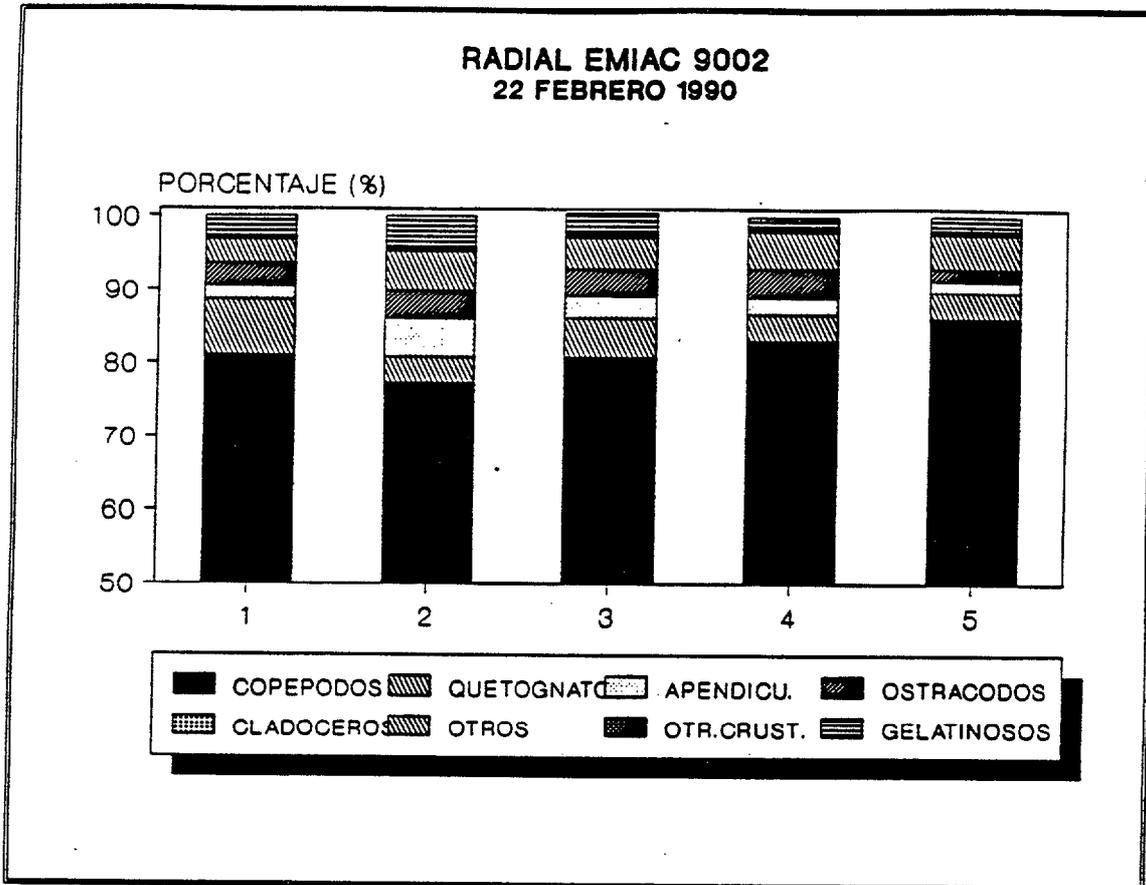


Figura 74.- Evolución en el porcentaje de los principales grupos del mesozooplancton (radial "EMIAC 9002").

el grupo denominado "otros" y los gelatinosos, se encontraron en mayor representación en la estación 2, situada en un borde de dicha estructura. El mayor porcentaje de ostrácodos, huevos de invertebrados y el grupo de larvas de otros crustáceos se observaron en la estación 4, situada también en un borde (figura 73). El grupo de los cládoceros estuvo ausente en casi todas las estaciones, con sólo una pequeñísima representación en la estación 4. Por último, destacamos la presencia de huevos y larvas de peces en las estaciones 4 y 5, siendo esta última estación relativamente cercana a la isla de Tenerife.

Los valores de actividad enzimática por unidad de volumen mostraron una gráfica similar a la de biomasa proteica (figura 75). Se observaron valores altos de actividad en las estaciones 1 y 5, descendiendo hacia la estación 3. Los valores de actividad específica del ETS fueron bastante homogéneos en toda la radial (figura 75), con un ligero aumento en las estaciones 3 y 4, coincidiendo con las estaciones de menor peso individual.

9.3 CAMPAÑA EMIAC 9006

A la vista de los resultados obtenidos en los dos muestreos previos se realizó una campaña oceanográfica entre los días 5 y 16 de Junio de 1990, a bordo del buque

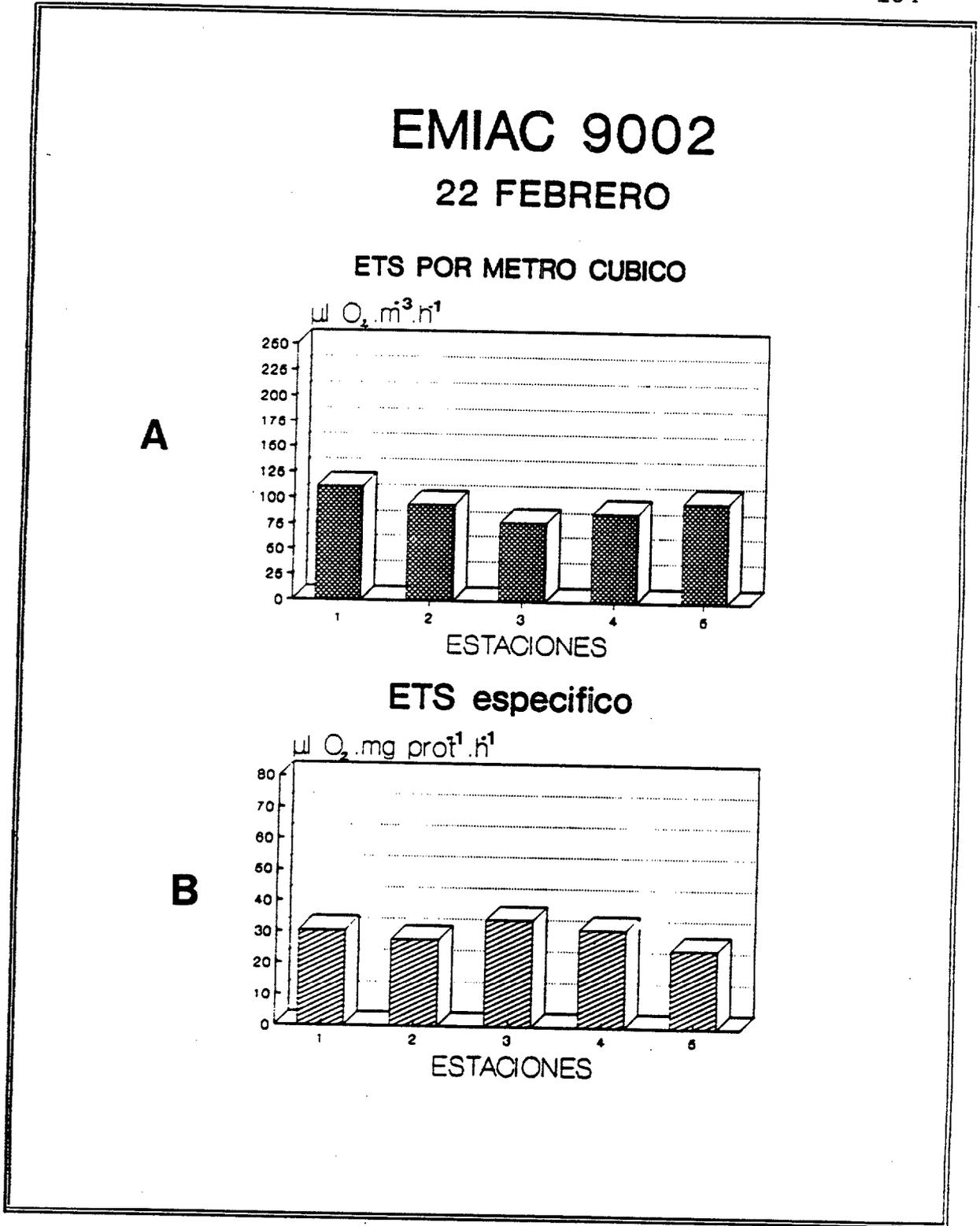


Figura 75.- Distribución de la actividad del sistema de transporte de electrones en la radial "EMIAC 9002": A) ETS por unidad de volumen y B) ETS específico.

oceanográfico "Garcia del Cid". Este muestreo fue realizado en 39 estaciones dispuestas alrededor de la isla de Gran Canaria, poniendo especial atención en la zona suroeste de la isla, donde se esperaba la posible presencia de remolinos (figura 6). Para un estudio más detallado de la estructura de tallas de la comunidad zooplánctonica, se fraccionó cada muestra en las siguientes clases: 100-200 μm , 200-500 μm , 500-1000 μm y organismos mayores de 1000 μm .

Los datos de vientos obtenidos para esta época mostraron vientos de gran intensidad, alcanzando los 15 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ y de dirección predominante N-NNE (figura 76). Los perfiles verticales de densidad, salinidad y temperatura fueron tomados mediante una sonda CTD, que proporcionó un registro continuo con la profundidad y permitió por primera vez mediante medidas "in situ" la caracterización de este fenómeno oceanográfico.

La profundidad de la isoterma de 18°C se muestra en la figura 77. El núcleo frío apareció centrado en torno a la estación 43, situación muy similar a la observada en Mayo 1989, mientras que el núcleo cálido pareció centrarse en torno a la estación 27. Sin embargo, este último núcleo no apareció claramente definido, ya que fue muestreado en dos ocasiones, con un intervalo entre ambos muestreos de 4 días. La deriva de este remolino durante el período comprendido entre ambos muestreos, parece ser el factor responsable de la

MAYO/JUNIO 1990

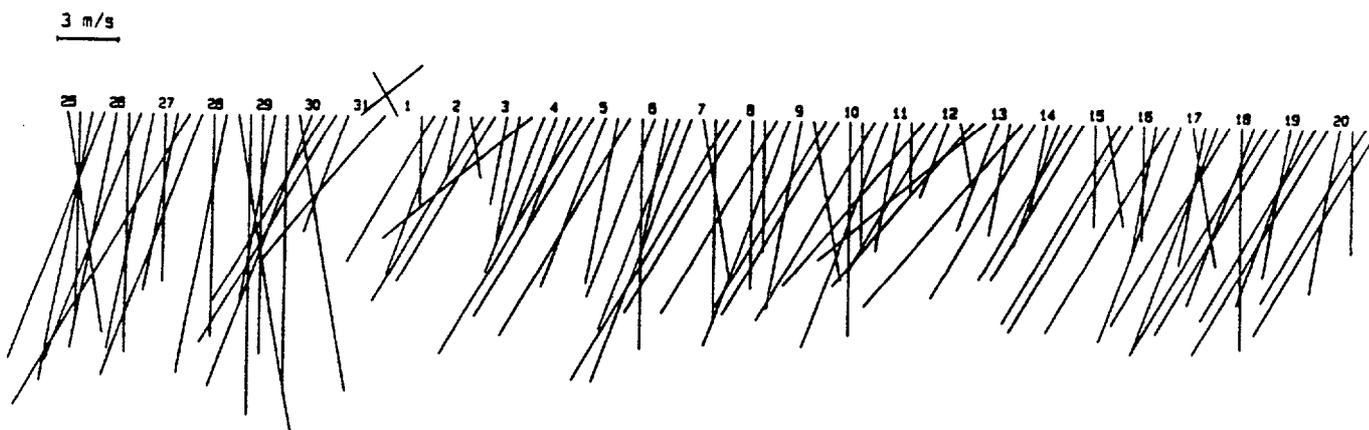


Figura 76.- Régimen de vientos (en diagrama vectorial) desde el 25 de Mayo al 20 de Junio de 1990. Los datos han sido tomados del aeropuerto de Gran Canaria. Se representan cuatro medidas diarias (01, 07, 13 y 18 horas).

ISOTERMA DE 18° GRADOS

EMIAC 9006

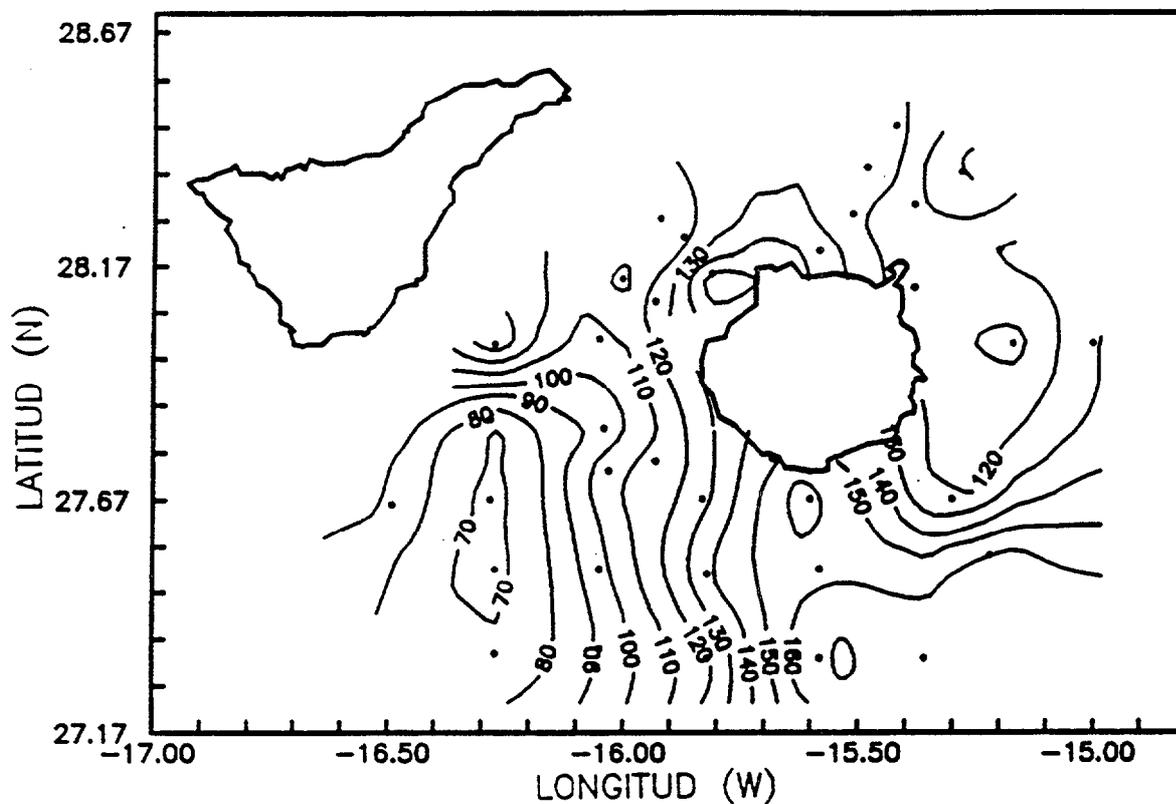


Figura 77.- Profundidad de la isoterma de 18°C durante la campaña "EMIAC 9006". Datos obtenidos mediante una sonda CTD.

aparición de dos núcleos en la figura 77. La representación de la altura dinámica (figura 78) puso también de manifiesto la presencia de este sistema de remolinos. Asimismo podemos observar un pequeño hundimiento de masas de agua al NW de la isla (Punta de Sardina).

Las distribuciones de biomasa para las diferentes fracciones, se encuentran representadas en las figuras 79-82. Se observaron valores mínimos para todas las tallas en la zona del remolino ciclónico, aumentando hacia los bordes de éste. En la zona del remolino anticiclónico y también para todas las tallas se pudieron apreciar valores relativamente altos, pareciendo aumentar desde la zona entre ambos remolinos hacia el centro del anticiclónico.

Las fracciones inferiores, 100-200 μm y 200-500 μm , mostraron valores muy altos relacionados con la costa NW y SE de la isla, siendo el núcleo encontrado al SE el que presentó los máximos valores. En la fracción 500-1000 μm no se encontraron máximos bien definidos. Sin embargo, en la fracción mayor de 1000 μm se observó un marcado aumento desde los bordes hacia el centro del remolino anticiclónico, en donde se encontró un valor máximo. Hay que destacar, que la fracción más abundante fue la de 200-500 μm (41.5%), constituyendo la fracción de 100-200 μm el 11%, contrariamente a los resultados de FERNANDEZ DE PUELLES (1987), que cita valores en aguas de Tenerife de hasta el 55%

ALTURA DINAMICA (0/250db)

EMIAC 9006

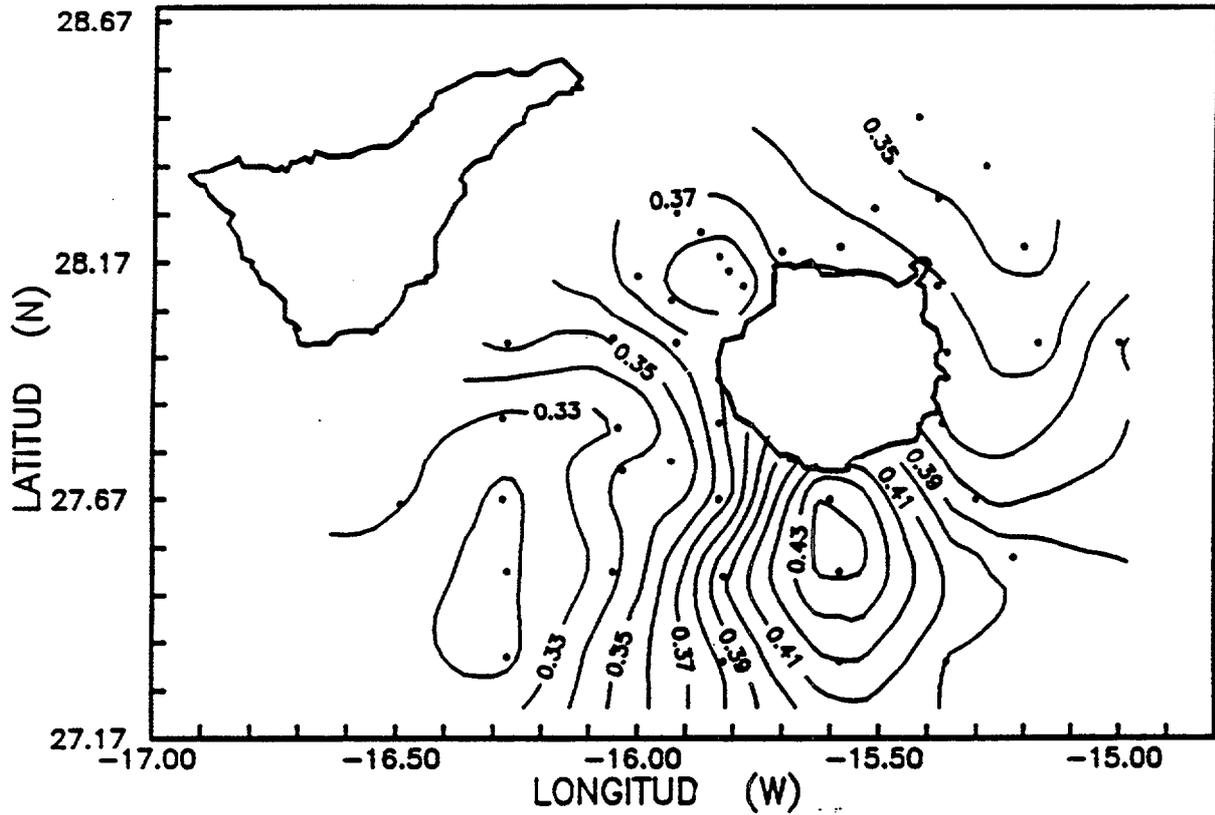


Figura 78.- Representación de la altura dinámica (0/250db), durante la campaña "EMIAC 9006".

BIOMASA 100-200 μm

EMIAC 9006

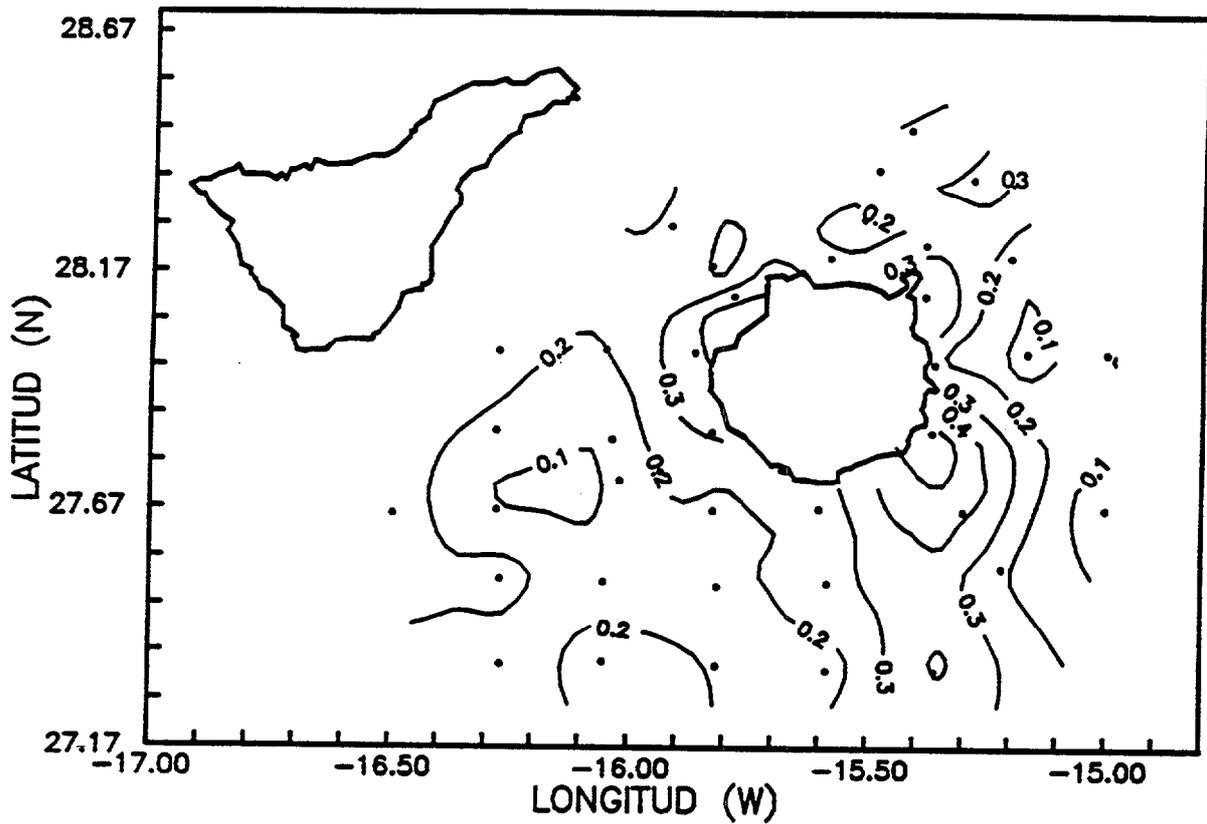


Figura 79.- Distribución espacial de la biomasa ($\text{mg proteins}\cdot\text{m}^{-3}$) para la fracción de 100-200 μm , durante la campaña "EMIAC 9006".

BIOMASA 200-500 μm
EMIAC 9006

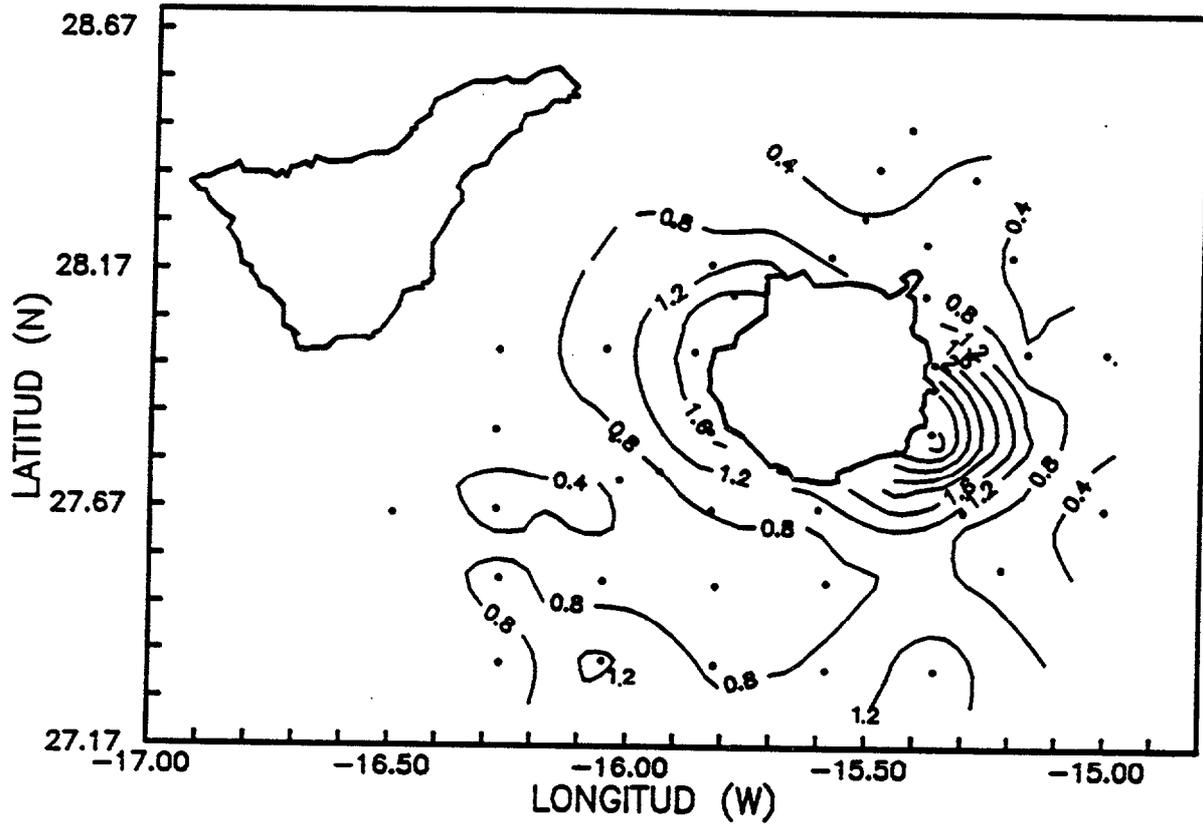


Figura 80.- Distribución espacial de la biomasa (mg proteínas·m⁻³) para la fracción de 200-500 μm , durante la campaña "EMIAC 9006".

BIOMASA 500-1000 μm
EMIAC 9006

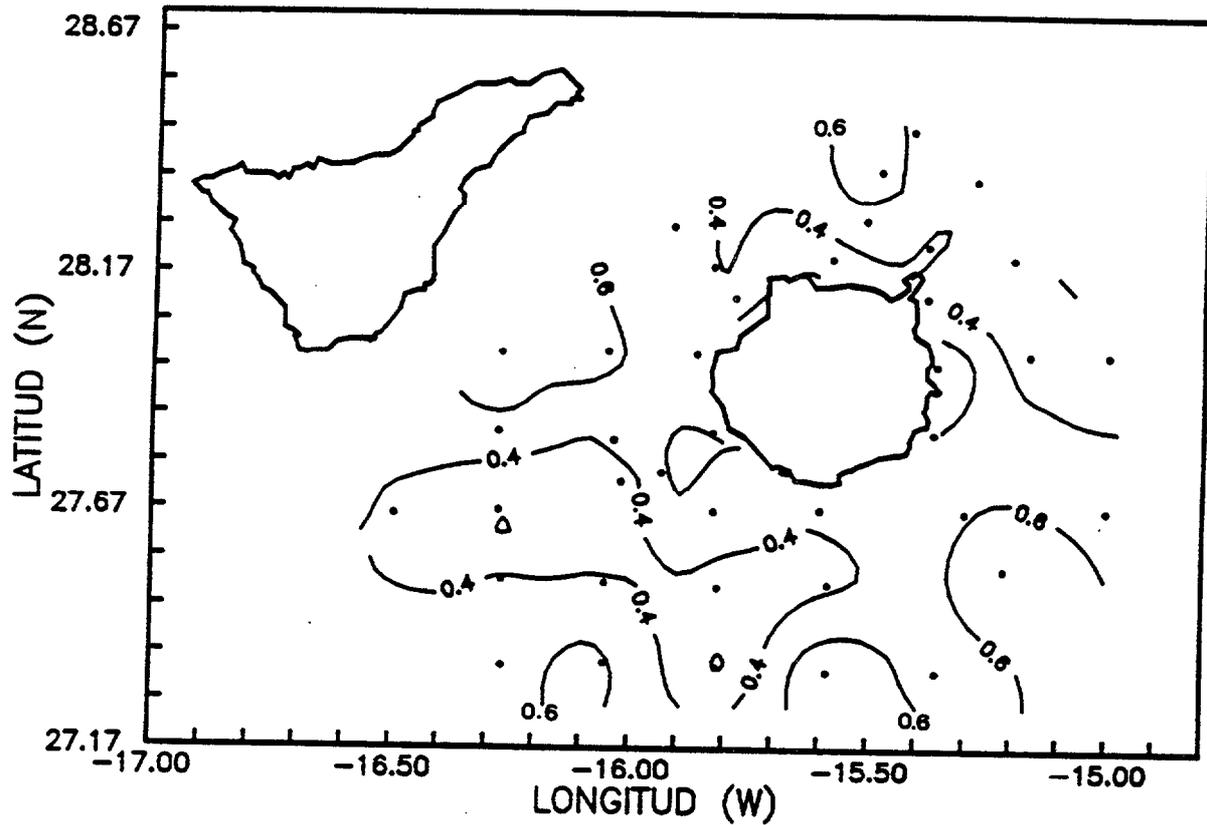


Figura 81.- Distribución espacial de la biomasa (mg proteínas·m⁻³) para la fracción de 500-1000 μm , durante la campaña "EMIAC 9006".

BIOMASA >1000 μm

EMIAC 9006

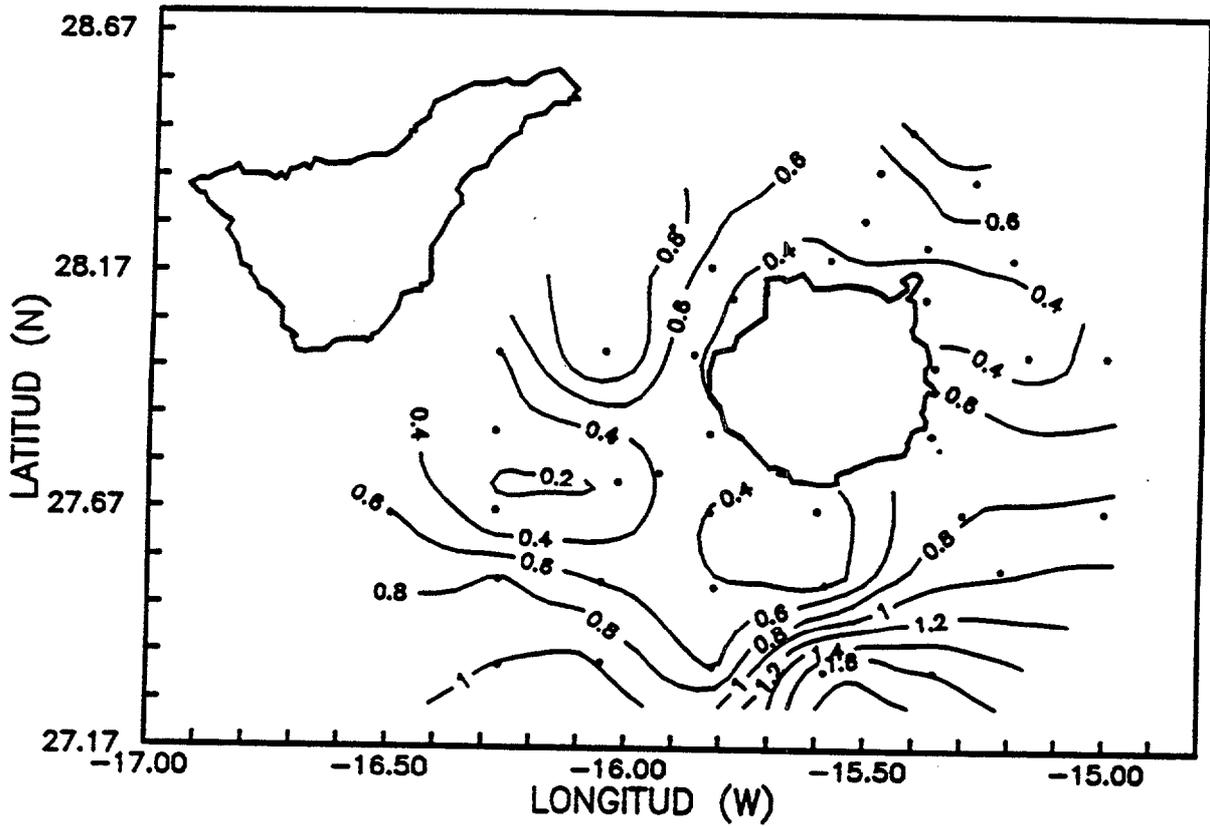


Figura 82.- Distribución espacial de la biomasa ($\text{mg proteins}\cdot\text{m}^{-3}$) para la fracción mayor de $1000 \mu\text{m}$, durante la campaña "EMIAC 9006".

para esta misma fracción. La fracción 500-1000 μm tuvo una representación de 20.36% y los individuos mayores de 1000, el 27.26% del total de la biomasa proteica.

En general, parece existir una clara influencia de la zona costera en la distribución de la biomasa de los individuos de talla más pequeña. Por el contrario, en los individuos mayores existe una mayor influencia del remolino anticiclónico, que por el efecto del giro parece favorecer especialmente la acumulación en esta zona de la clase de talla mayor de 1000 μm .

La biomasa total (suma de las diferentes fracciones), presentó los valores mínimos cercanos al centro del remolino ciclónico, mientras que la máxima biomasa se localizó en dos zonas: (1) al sureste de la isla, sobre la plataforma y (2) en el remolino anticiclónico (figura 83).

La actividad ETS por unidad de volumen mostró, para las clases de talla superiores a 200 μm , una evolución muy similar, en líneas generales, a la experimentada para la biomasa (figuras 85 y 86). Sin embargo los organismos de 100-200 μm presentaron un máximo de actividad al NE de Gran Canaria, no detectado para la biomasa (figura 84).

En cuanto a los resultados de actividad específica la fracción más pequeña (100-200 μm) presentó valores máximos

BIOMASA TOTAL

EMIAC 9006

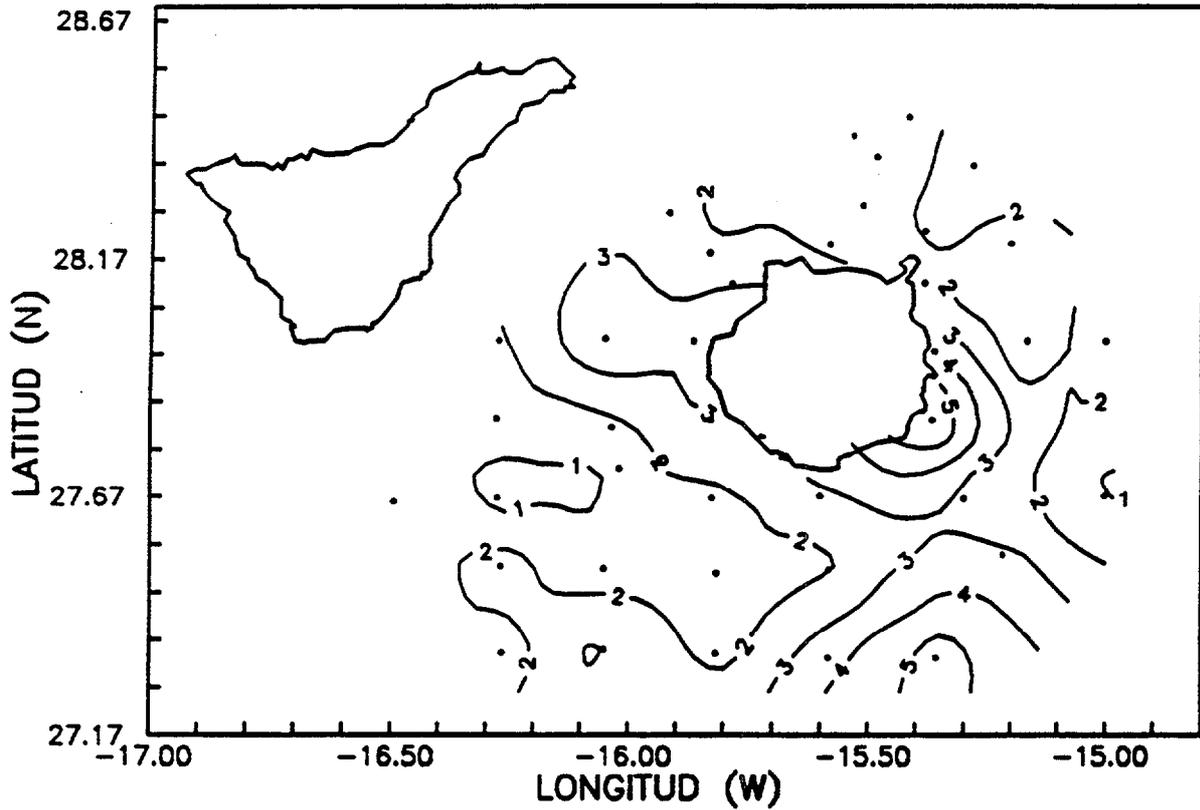


Figura 83.- Distribución espacial de la biomasa proteica total (incluyendo todas las fracciones), durante la campaña "EMIAC 9006".

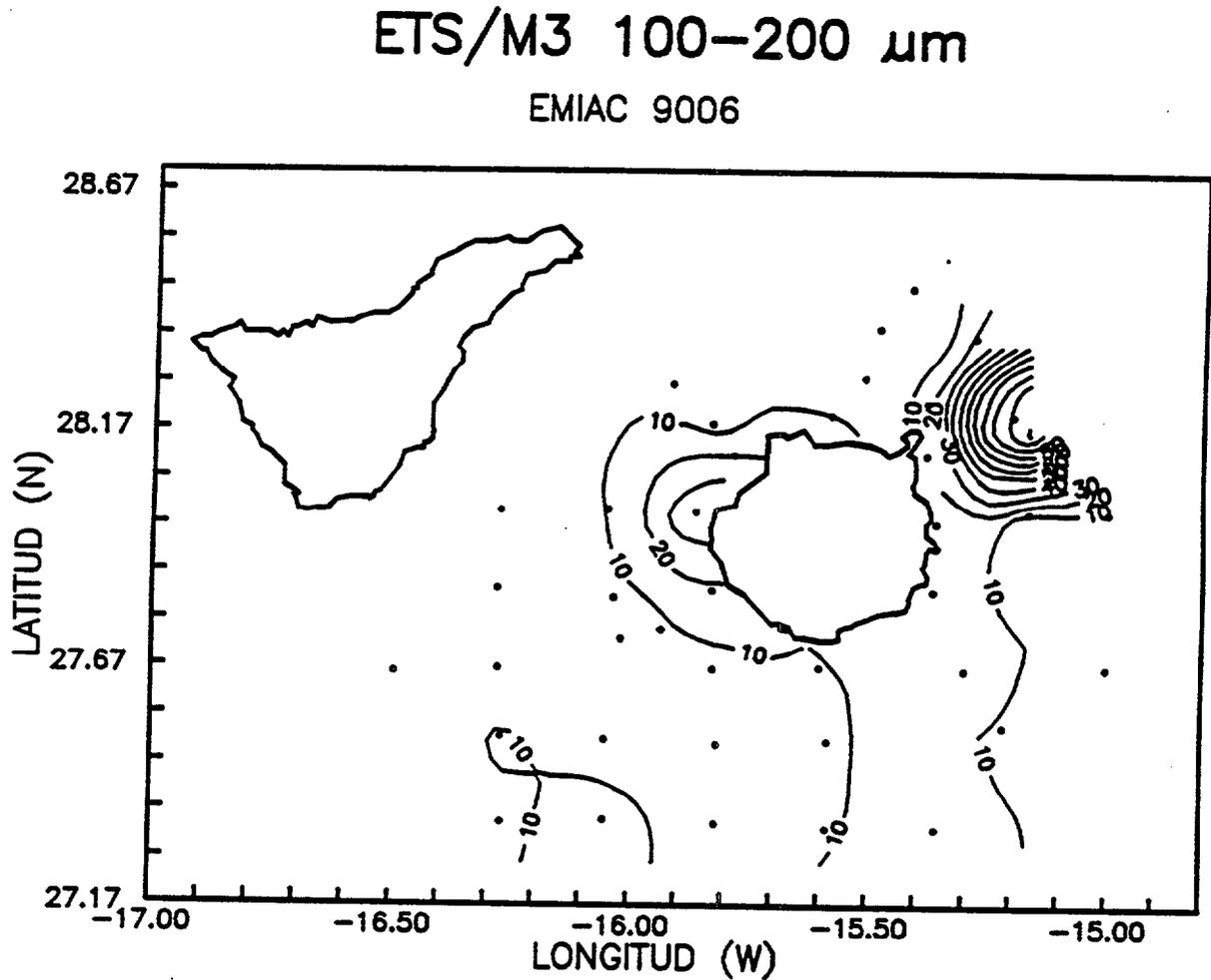


Figura 84.- Distribución espacial de la actividad ETS por unidad de volumen ($\mu\text{l O}_2\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$) para la fracción de 100–200 μm , durante la campaña "EMIAC 9006".

ETS/M3 200-500 μm
EMIAC 9006

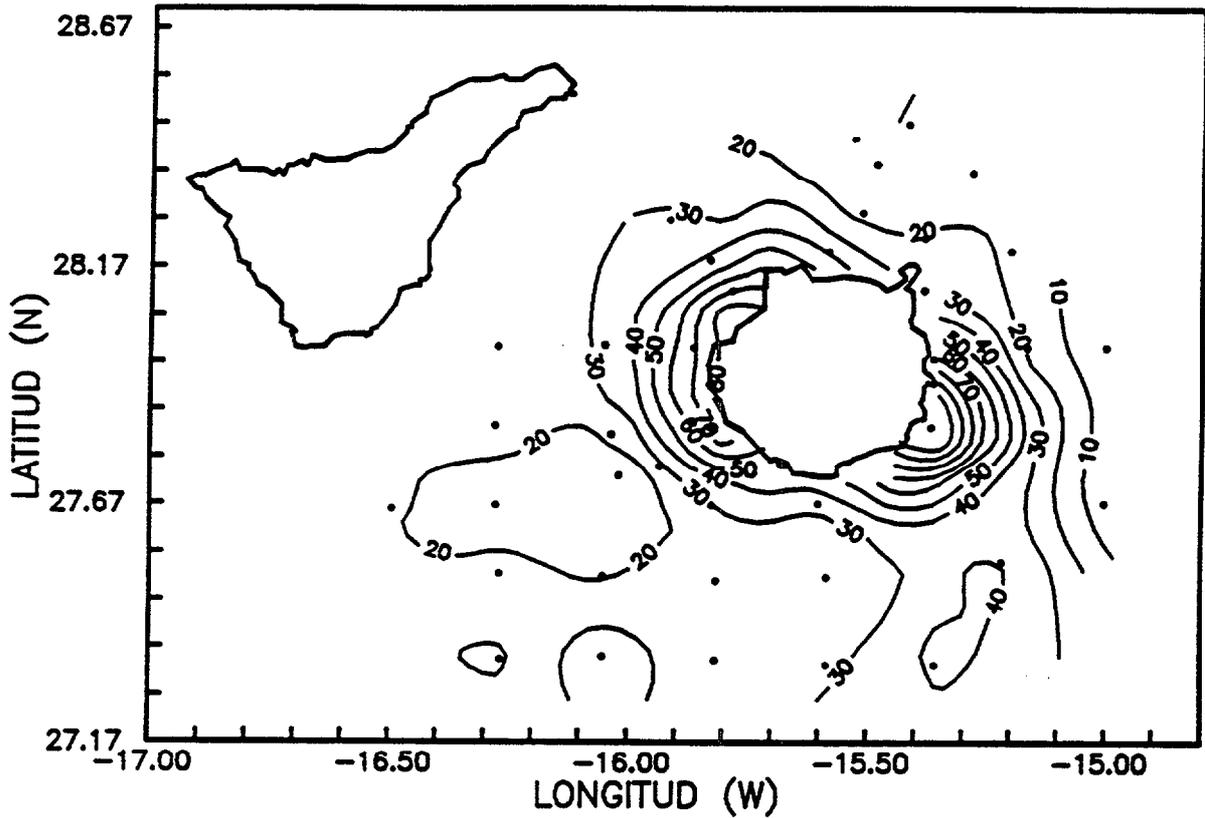


Figura 85.- Distribución espacial de la actividad ETS por unidad de volumen ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{m}^3 \cdot \text{h}^{-1}$) para la fracción de 200-500 μm , durante la campaña "EMIAC 9006".

ETS/M3 500-1000 μm

EMIAC 9006

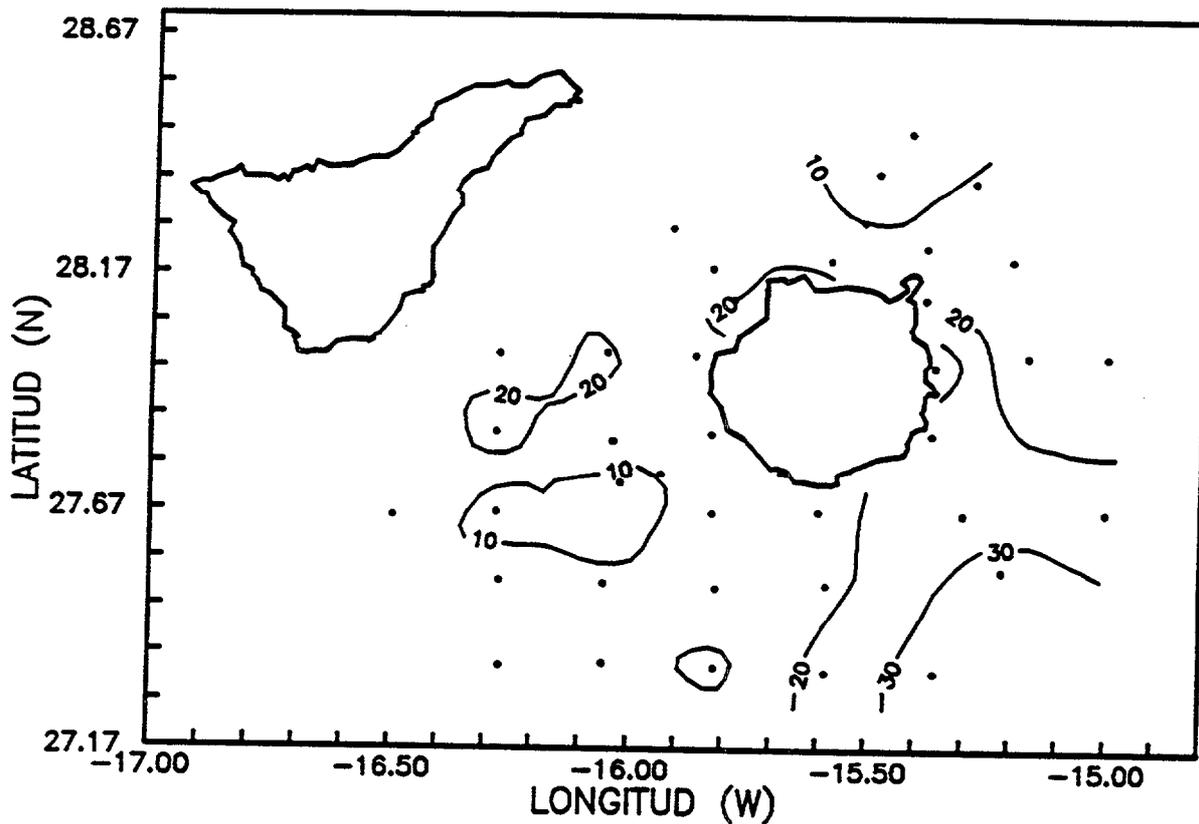


Figura 86.- Distribución espacial de la actividad ETS por unidad de volumen ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$) para la fracción de 500-1000 μm , durante la campaña "EMIAC 9006".

a ambos lados, al este y oeste de Gran Canaria (figura 87). Los valores mínimos observados para esta fracción parecen estar relacionados con el centro del remolino ciclónico, aumentando la actividad hacia los extremos.

La fracción 200-500 μm presentó dos núcleos de alta actividad, uno situado al NE de la isla en una zona muy influenciada por el régimen de vientos, y otro cercano al remolino anticiclónico. Asimismo, también se observó un pequeño aumento de actividad situado ligeramente al norte del remolino ciclónico (figura 88).

Por último, en la fracción 500-1000 μm se observó un incremento de los valores de actividad específica al NE de la isla, en la zona del remolino anticiclónico y al norte del remolino ciclónico (figura 89).

En general se pudo apreciar que la fracción de menor tamaño fue la que mayor actividad específica presentó, y que esta parece estar asociada con las zonas donde confluyen las aguas procedentes del norte y suroeste (consecuencia de los remolinos) y donde la acción del viento es importante. Asimismo, pudo observarse un aumento de la actividad específica en los bordes de ambos remolinos.

ETS esp 100–200 μm

EMIAC 9006

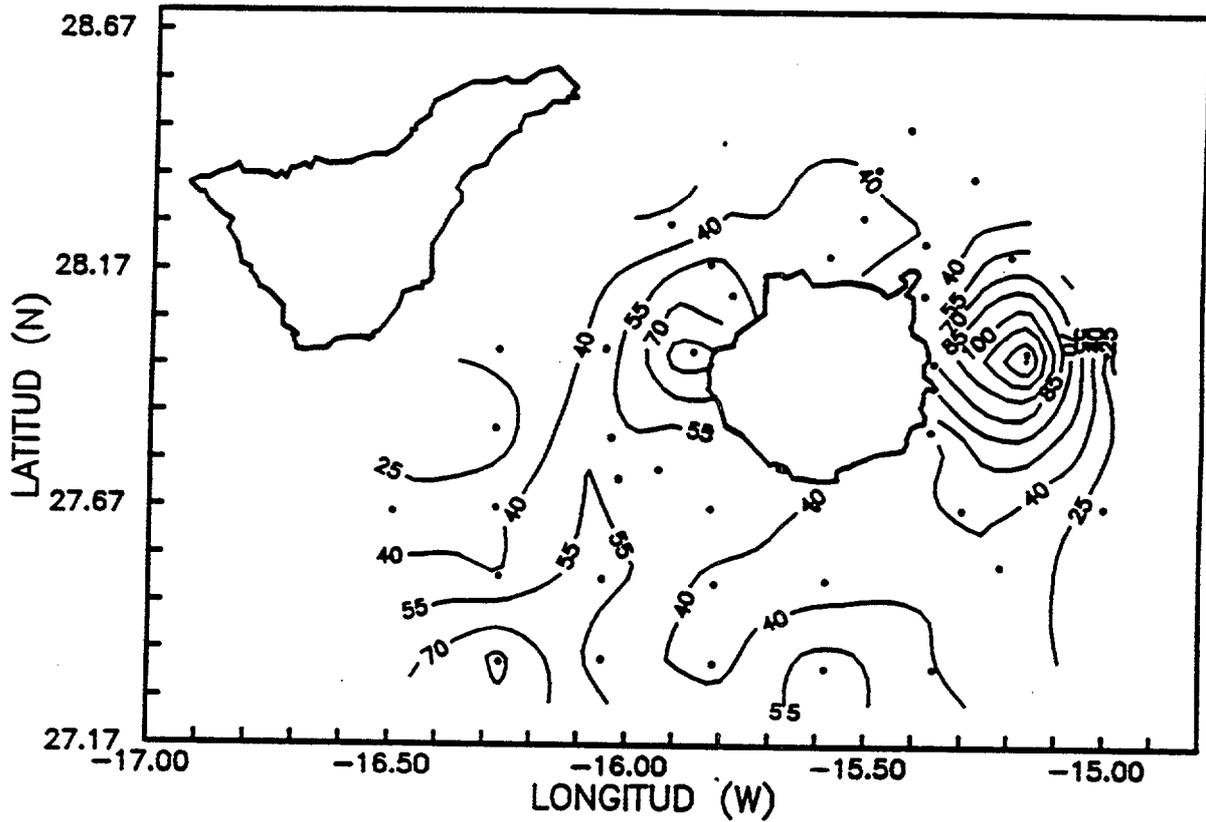


Figura 87.- Distribución espacial de la actividad específica del ETS ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) para la fracción de 100–200 μm , durante la campaña "EMIAC 9006".

ETS esp 200-500 μm
EMIAC 9006

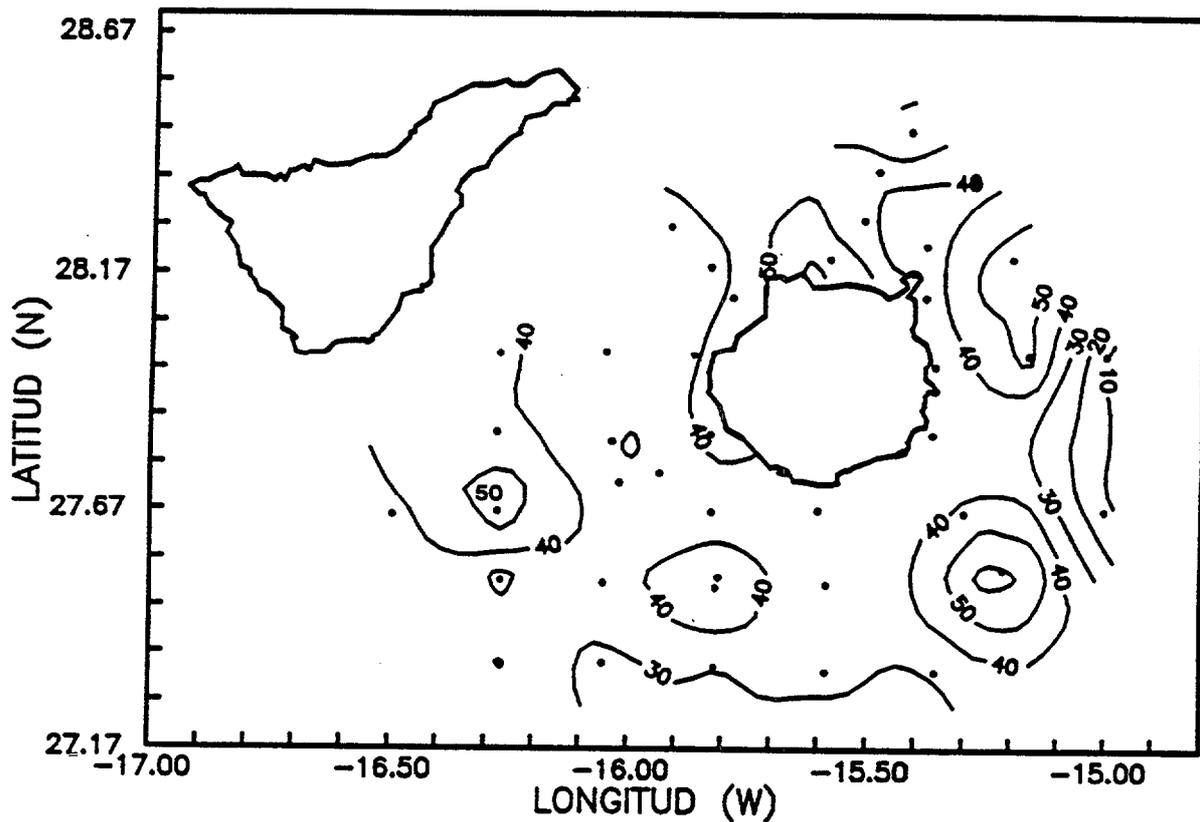


Figura 88.- Distribución espacial de la actividad específica del ETS ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) para la fracción de 200-500 μm , durante la campaña "EMIAC 9006".

ETS esp 500-1000 μm
EMIAC 9006

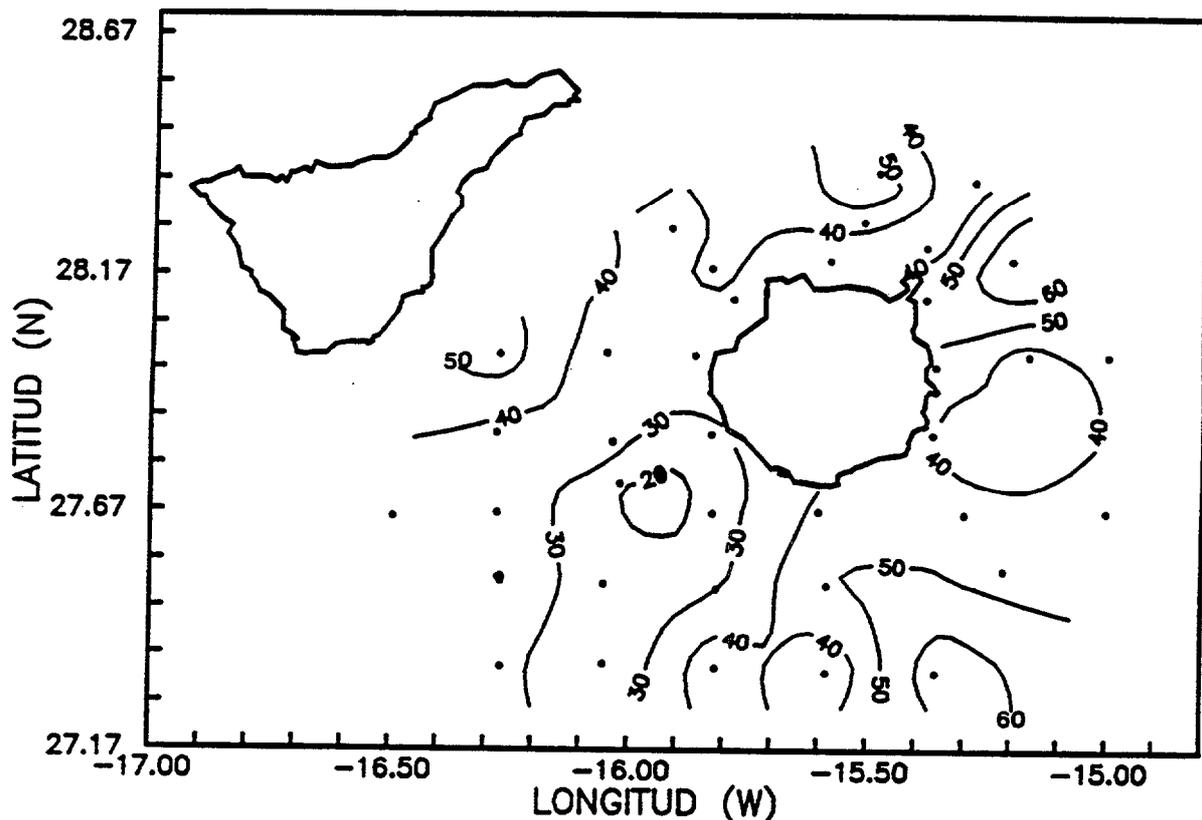


Figura 89.- Distribución espacial de la actividad específica del ETS ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) para la fracción de 500-1000 μm , durante la campaña "EMIAC 9006".

DISCUSION

Los primeros trabajos sobre la distribución de la biomasa mesozooplanctónica alrededor de la isla de Gran Canaria fueron llevados a cabo por HERNANDEZ-LEON (1984), quien observó un aumento de biomasa muy superior a los descritos hasta ese momento para aguas de Canarias (BRAUN, 1981), sobre un área de plataforma al suroeste de dicha isla. Estos resultados le sugieren un estudio posterior sobre el efecto de la plataforma de la isla en las variaciones de los factores hidrológicos, la biomasa mesozooplanctónica y la actividad del sistema de transporte de electrones de dicha comunidad. En 1986 el mismo autor en su trabajo de Tesis Doctoral establece la presencia de un "Efecto de Masa de Isla", fenómeno de tipo oceanográfico por el cual los valores de biomasa planctónica se elevan alrededor de las islas, a sotavento e íntimamente ligadas al contorno físico de ellas.

La aparición de importantes gradientes de biomasa zooplanctónica a ambos lados de la estela, en la frontera entre el área batida por el viento y la zona de calma, son explicados como consecuencia de procesos productivos originados por mezcla vertical sobre la plataforma y estrechamente relacionados con las variaciones en la intensidad y dirección del viento. En estas áreas se observan valores de biomasa superiores a los encontrados comúnmente en aguas de Canarias (HERNANDEZ-LEON & MIRANDA-RODAL, 1987;

HERNANDEZ-LEON, 1988 a y b). En dichas zonas limítrofes con aguas turbulentas es donde se observan valores altos en la actividad específica del ETS y, por tanto, la comunidad zooplanctónica se encuentra aquí en fase activa de crecimiento celular. De esta manera estos organismos crecen en la zona de turbulencia para posteriormente acumularse en la zona de calma (HERNANDEZ-LEON, 1987, 1988b), llegando a observarse valores de biomasa 10 veces superiores a los encontrados en aguas oceánicas alrededor del Archipiélago (HERNANDEZ-LEON, en prensa). La composición taxonómica de esta comunidad se caracterizó por la presencia de un máximo de organismos comedores de partículas en la época de mayor producción, y de carnívoros en las épocas más estables y menos productivas (HERNANDEZ-LEON, 1988c).

Los resultados obtenidos en el presente trabajo verifican lo observado por HERNANDEZ-LEON (op. cit.). En el programa "Veneguera" se corroboró la existencia de importantes gradientes de biomasa y actividad ETS sobre la plataforma y en la zona limítrofe con el agua turbulenta (área de cizallamiento del campo de vientos). Por otra parte, en el programa "Taliarte" se pudo apreciar también fenómenos de enriquecimiento costeros, generados por procesos de mezcla vertical sobre la plataforma, directamente relacionados con la acción del viento.

La formación de sistemas de remolinos a sotavento

de las Islas Canarias es un fenómeno oceanográfico que fue descrito gracias al análisis de imágenes de temperatura superficial del mar mediante el sensor AVHRR. En este sentido, VAN CAMP & NYKJAER (1985) ofrecen imágenes donde se puede observar la aparición de un remolino de núcleo frío al sur de Gran Canaria, aunque ellos no lo describen. Recientemente, HERNANDEZ-GUERRA (1990) describe la formación de un remolino ciclónico a sotavento de Gran Canaria. Sin embargo, la presencia de estos remolinos como factores de enriquecimiento oceánico solamente pudo ser comprobada mediante el lanzamiento de AXBTs y medidas "in situ" tomadas durante las campañas EMIAC 8905, 9002 y 9006, (datos no publicados). Este hecho supone un importante avance en los estudios de distribución del zooplancton y su relación con los procesos productivos en aguas de Canarias, que hasta ahora habían sido explicados sólo como fenómenos costeros relacionados con la plataforma de la isla.

A principios de verano, en época de máxima intensidad de los vientos Alisios, posiblemente debido a la acción del viento, al choque de las masas de agua con las islas, o ambos factores simultáneamente, se produce la formación de un sistema de remolinos denominados de doble vórtice. En este sistema se observa un remolino de giro ciclónico, cuyo efecto es el ascenso de aguas profundas, más ricas en nutrientes, hacia las capas superiores mejor iluminadas, con el consiguiente enriquecimiento de la capa

fótica y el aumento de la producción primaria. Se describe también otro remolino, con giro anticiclónico que produce el fenómeno contrario, esto es, un hundimiento de las masas de agua y un transporte de materia y energía hacia capas más profundas, constituyendo un proceso de especial interés en los ciclos biogeoquímicos. Este sistema es un sistema atrapado, es decir, según lo señalado por HEYWOOD et al. (1990), es producido por corrientes de velocidad moderada cuyo número de Reynolds se encuentra entre 1 y 70.

Con los datos obtenidos en este trabajo y los encontrados en la literatura se intenta postular la posible evolución de las distintas situaciones que conllevan procesos de enriquecimiento observados alrededor de la isla de Gran Canaria (figura 90).

Hacia finales de primavera, comienza la acción de los vientos Alisios, que adquieren su máxima intensidad y constancia a principios de verano. En esta época se observa que los organismos se acumulan dando lugar a gradientes excepcionalmente elevados de biomasa situados en la zona de calma a sotavento y en la estela de la isla (HERNANDEZ-LEON, en prensa). Aunque en esta situación no pudo detectarse la presencia de un sistema de remolinos mediante medidas "in situ", es muy probable que se produjeran. Este hecho se vió reflejado en la actividad metabólica del zooplancton, observándose la formación de núcleos de actividad enzimática

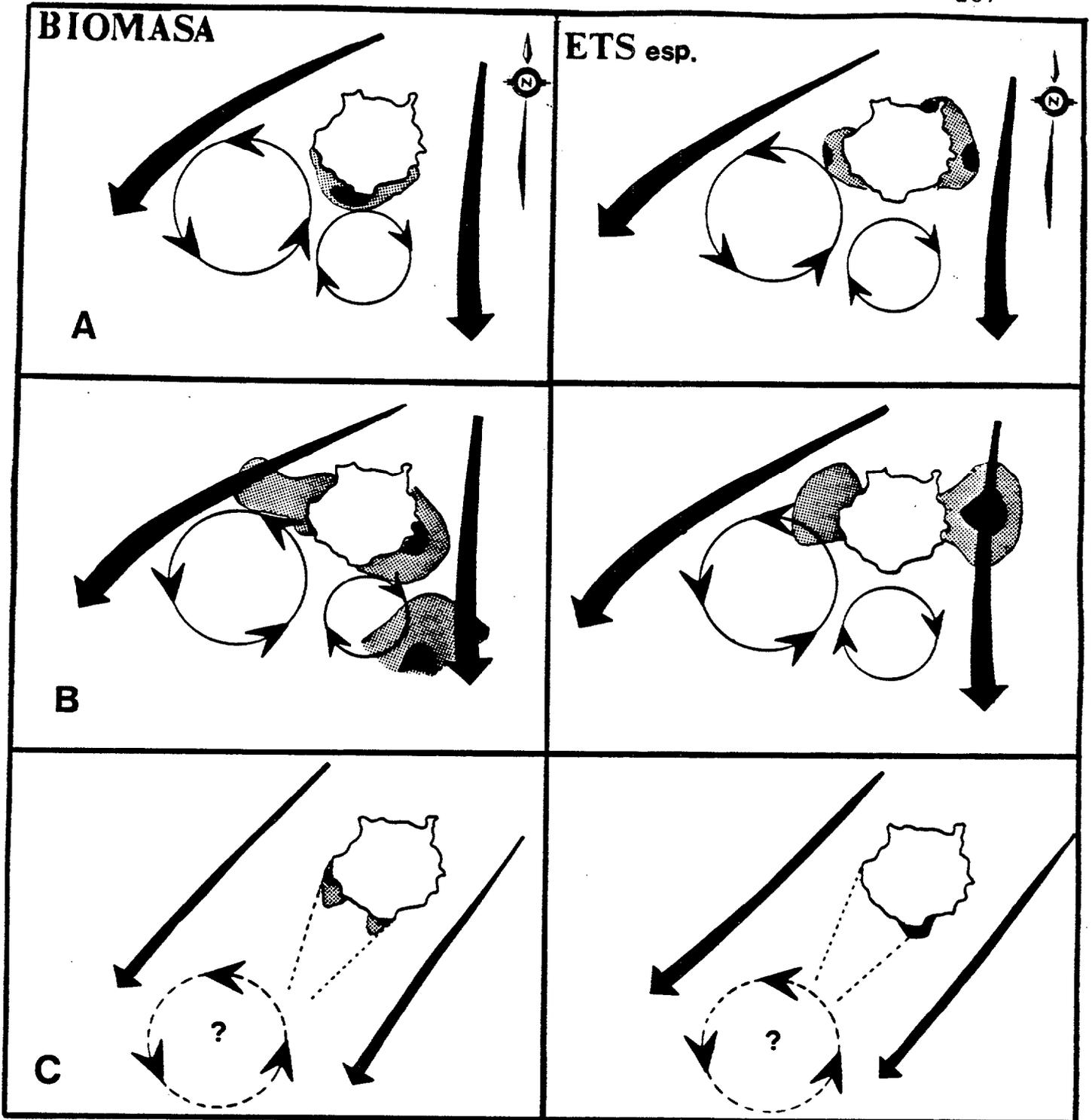


Figura 90.- Representación esquemática de la distribución de la biomasa y ETS específico en tres situaciones observadas alrededor de Gran Canaria. A) Mayo 1986, B) Junio 1990 y C) Noviembre 1985. Obsérvese la coincidencia en la posición de la máxima actividad específica del ETS en los meses en los cuales los vientos Alisios estuvieron presentes (ver texto).

en los bordes este y oeste de la isla, zona de choque de la corriente con el sistema insular, de forma muy similar a la encontrada en la campaña EMIAC 9006.

En una situación con vientos predominantemente fuertes y en la que se observa un desarrollo completo del sistema de remolinos, se aprecia en la zona central del remolino ciclónico una escasa biomasa de zooplancton, con un aumento progresivo hacia los bordes de éste y caracterizado por la presencia de gelatinosos y quetognatos de gran tamaño en los extremos del remolino. Asimismo, este enriquecimiento termina con la aparición de un importante acúmulo de biomasa relacionado con el giro anticiclónico, fundamentalmente constituido por los individuos de clases de talla superiores a 500 μm . Este fenómeno es análogo a los descritos para áreas de afloramiento, donde se observan altas concentraciones de nutrientes en las zonas de ascenso del agua (ANDREWS & HUTCHINGS, 1982). Por el contrario en dichas zonas la biomasa del zooplancton y fitoplancton es escasa, aumentando progresivamente conforme nos alejamos del núcleo del afloramiento (LE BORGNE & BINET, 1974; BLASCO et al., 1980).

El sistema de remolinos podría jugar un papel decisivo en el desarrollo de acumulaciones de biomasa en las zonas al W y SE de Gran Canaria por la propia dinámica de estos giros. La localización de estos núcleos de biomasa en zonas de turbulencia influenciadas por la acción del viento

DISCUSION

pudo ser observada en el programa "Veneguera", en la radial EMIAC 8905 y en la campaña EMIAC 9006. Como consecuencia del efecto centrífugo del giro ciclónico, se produce por una parte, una deriva de masas de agua hacia el norte, chocando con las que fluyen en dirección sur. En esta zona se observan núcleos de biomasa y de mayor actividad específica ETS en organismos pequeños. El mecanismo por el que se producen estas acumulaciones aún no está esclarecido, pero deben estar relacionados con "estancamientos" en dichas áreas de choque. La influencia de la corriente de marea debe asimismo jugar un importante papel. Por otro lado, parte de estos organismos son dispersados por el remolino ciclónico en dirección este. Así entran en la dinámica del giro anticiclónico, quedando atrapados en él y dando lugar a los núcleos observados en las clases de talla superiores a 500 μm durante la campaña EMIAC 9006. En cuanto a la actividad metabólica, se encuentra ligeramente desplazada con respecto a los acúmulos de biomasa, apreciándose la disposición de dos núcleos de actividad específica ETS a ambos lados de la isla (este y oeste), en donde el zooplancton se encuentra en fase activa de crecimiento celular. Estas zonas configuran los bordes de la isla y son áreas en donde el viento se acelera considerablemente al chocar con ella, dando lugar a zonas donde la turbulencia es considerablemente elevada y donde el agua de la Corriente de Canarias choca con las ramas de dirección norte de ambos remolinos (figura 91b).

Una nueva situación se plantea cuando la velocidad del viento disminuye. En este caso se observa una deriva del sistema de remolinos, acompañado probablemente de una disminución en el número de Reynolds. Esto implicaría que la cúpula conformada por las isotermas se desarrolle de manera menos intensa, como pudo observarse en la radial EMIAC 9002. En esta situación, en la que disminuye la intensidad de los giros, los niveles de biomasa se observan desplazados hacia el sur (figura 91c), situándose en la transición entre zonas de calma y zonas de viento fuera del abrigo de la isla (HERNANDEZ-LEON, 1988b). En estas zonas los organismos evitan la dispersión a la vez que procuran mantener su posición en la zona de contacto con el agua turbulenta, aprovechando así los procesos productivos originados por la mezcla vertical sobre la plataforma (ARISTEGUI et al., 1989). Estos procesos permiten que los nutrientes regenerados por el bentos puedan estar de nuevo disponibles para el fitoplancton. Este importante proceso, que puede suministrar hasta un 38% de la demanda de nitrógeno del fitoplancton (TORRES, com. pers.), activan las tasas de producción primaria y favorece los fenómenos de densificación zooplanctónica en este área. Otros factores de enriquecimiento sobre la plataforma, determinantes en la aparición de núcleos de biomasa, comprenden la regeneración de nutrientes por el propio zooplancton, así como fenómenos de ondas internas que producen perturbaciones en la columna de agua, elevando la nutriclina e inyectando nutrientes en la capa fótica

(resultados en preparación).

Se han realizado numerosos estudios sobre el efecto que produce la formación de remolinos en las comunidades de peces pelágicos y especialmente en las fases larvarias pláncónicas (BODEN, 1952; EMERY, 1972; JOHANNES, 1978; LOBEL, 1978; LEIS, 1982 a y b; LEIS & GOLDMAN, 1983; WROBLEWSKI & CHENEY, 1984; FRIERL & WROBLESWSKI, 1985). El transporte de larvas de peces debido a remolinos puede tener una gran importancia para las variaciones en la magnitud del reclutamiento, con implicaciones directas en las pesquerías (LASKER & SHERMAN, 1981; Mc FARLAND, 1982; RICHARDS, 1982; LOBEL & ROBINSON 1983, 1985). En este sentido, los remolinos actuarían transportando y entrapando pasivamente al ictioplancton que quedaría retenido cerca de las islas. En definitiva, los sistemas de remolinos actuarían a modo de "guarderías" para alevines y juveniles de peces, encontrando en estas zonas el alimento necesario para su mejor y más rápido desarrollo, pasando posteriormente a engrosar los stocks pesqueros. Este fenómeno contribuirá al mantenimiento de los stocks de pelágicos costeros en zonas alrededor de las islas y de sus principales predadores, los pelágicos oceánicos. En las radiales 8905 y 9002 realizadas en el presente trabajo hemos podido detectar la presencia de larvas de peces en las muestras de zooplancton pertenecientes a los extremos de remolino ciclónico.

Tras realizar una descripción general de los fenómenos de enriquecimiento observados alrededor de la isla de Gran Canaria, nos quedan aún por describir procesos costeros tales como los fenómenos de ondas internas de marea, que sabemos constituyen un factor importante de aporte de nutrientes y tienen una gran incidencia en los procesos de enriquecimiento costero. Además deberíamos realizar un mayor número de muestreos en diferentes épocas del año con el objeto de comprobar y/o describir mejor la hipótesis sobre la evolución y desarrollo del sistema de remolinos que aquí se postula.

CONCLUSIONES

A la vista de los resultados obtenidos hay que destacar como principales aportaciones los siguientes puntos:

1.- Se propone la automatización del ensayo ETS, con el objeto de estandarizar el error cometido (aproximadamente 10%) así como disminuir el tiempo empleado en la realización del ensayo.

2.- Las actividades de las enzimas que constituyen el sistema de transporte de electrones no son sumatorias. La mayor actividad la presenta la NADH-dh mientras que la Succinato-dh posee la menor actividad, aunque favorece la actuación de las otras enzimas cuando se combina con ellas.

3.- Se comprueba la existencia de un desfase de aproximadamente un día entre la respiración y la actividad ETS.

4.- La temperatura del medio y la talla de los organismos se proponen como principales responsables de las variaciones observadas en el cociente R/ETS. La fracción de menor talla (100-200 μm) es la que parece estar influenciada en mayor grado por las variaciones en la temperatura, y la fracción 500-1000 μm la que presenta menor influencia.

5.- Se observan importantes gradientes de biomasa y actividad específica ETS en la zona fronteriza con el agua turbulenta (área de cizallamiento del campo de vientos), estando su localización directamente influenciada por la intensidad y dirección del viento.

6.- La confluencia de más de un factor relacionado con la biomasa y producción fitoplanctónica parece condicionar la estructura vertical del zooplancton y determinar la presencia de los máximos de biomasa.

7.- La densidad media de organismos observada (1100 ± 613) es superior a la encontrada por otros autores para la misma área, siendo los copépodos el grupo mayoritario. Los apendicularios y cladóceros presentan asimismo una relativa importancia en determinadas épocas del ciclo anual.

8.- La distribución estacional de copépodos sigue en líneas generales la misma tendencia que la biomasa proteica, caracterizándose por ser de menor tamaño en los meses de máxima biomasa. La mayor abundancia de éstos en la columna de agua se encuentra cercana al máximo de producción primaria.

9.- Se pone de manifiesto la presencia de un sistema de remolinos a sotavento de Gran Canaria como consecuencia de un efecto de masa de isla. Se propone este

fenómeno como un importante factor de enriquecimiento oceánico.

10.- Se postula el papel decisivo del sistema de remolinos en la presencia de núcleos de biomasa y actividad ETS a ambos lados (este y oeste) de la isla.

11.- Se observan importantes acumulos de biomasa (fundamentalmente $> 1000 \mu\text{m}$) ligados al remolino anticiclónico y posiblemente entrampados por la dinámica del giro. Por otra parte se obtiene la menor biomasa en el centro del remolino ciclónico, aumentando ésta hacia los extremos, estando estas zonas caracterizadas por la presencia de grandes quetognatos, apendicularios y gelatinosos.

BIBLIOGRAFIA

- AHMED, S.I; R.A. KENNER & F.D. KING (1976). Preservation of enzymic activity in marine plankton by low-temperature freezing. Mar. Che., 4:133-139.
- ALAYSE-DANET, A.M. (1980) Aspartate transcarbamylase in *Artemia* during early stages of development. Phy. Bioch. Mol. Biol., 2:259-275.
- ALCARAZ, M. & T.T. PACKARD (1989). Zooplacton ETS activity and respiration in the Catalan Sea (Western Mediterranean). In: Topics in Marine Biology. ROS, J.D. (Ed.). Scient. Mar., 53 (2-3):247-251.
- AMAT, F. (1980) Antecedentes, estado actual y pespectivas del empleo de *Artemia salina* en Acuicultura. Inv. Pesq., 75:25 pp.
- AMAT, F. (1985) Utilización de *Artemia* en acuicultura. Inv. Pesq., 128:37 pp.
- ANDREWS, W.R.H. & L. HUTCHINGS (1982). Upwelling in the Southern Benguela Current. Prog. Oceanogr., 9:1-81
- ARISTEGUI, J.; S. HERNANDEZ-LEON; M. GOMEZ; L. MEDINA; A. OJEDA & S. TORRES (1989). Influence of the north trade winds on the biomass and production of neritic plankton in Gran Canaria. In: Topics in Marine Biology. ROS, J.D. (Ed.). Scient. Mar., 53 (2-3) :223-229.
- BAKER, A.C. (1970). The vertical distribution of Euphausiids near Fuerteventura, Canary Islands (Discovery SOND Cruise, 1965). J. Mar. Biol. ass. U.K., 50:301-342.
- BAMSTEDT, U. (1979). Seasonal variation in the respiratory rate and ETS activity of deep-water zooplankton from the Swedish west coast. In: Cyclic phenomena in marine plants and animals. E.D. Naylor and R.G. Hartnoll (Eds). Pergamon Press: 267-274.
- BAMSTEDT, U. (1980). ETS activity as an estimator of respiratory rate of zooplankton populations. The significance of variations in enviromental factors. Jour.Exp. Mar. Biol. Ecol., 42:267-283.

BIBLIOGRAFIA

- BAMSTEDT, U. & K. TANDE (1988). Physiological responses of ²¹⁷
Calanus finmarchicus and Metridia longa (Copepoda:
calanoide) during the winter-spring transition. Mar. Biol.,
99:31-38.
- BANSE, K. (1964). On the vertical distribution of zooplankton
in the sea. Progr. Oceanogr., 2: 53-125.
- BECKMANN, W; A. AURAS & CH. HEMLEBEN (1987). Cyclonic
cold-core eddy in the eastern North Atlantic. III
Zooplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser., 3:165-173.
- BENNET, E.B. & M.B. SCHAEFER (1960). Studies of physical,
chemical and biological oceanography in the vicinity of the
Revilla Gigedo Islands during the "Island Current Survey"
of 1957. Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., 4:219-317.
- BIDIGARE, R.R.; F.D. KING & D.C. BIGGS (1982). Glutamate
dehydrogenase (GDH) and respiratory electron transport
system (ETS) activities in Gulf of Mexico zooplankton. J.
Plankton Res., 4(4):895-911.
- BINDER, A. (1982). Respiration and photosynthesis in energy
trasducing membrane of cyanobacteria. J. Bioenerg.
Biomembr., 14:271-282.
- BINET, D. (1979). Le zooplancton du plateau continental
ivoirien. Essai de Synthese ecologique. Oceanologica Acta,
2 (4):397-410.
- BLASCO, D; M. ESTRADA & B. JONES (1980). Relationship between
the phytoplankton distribution, composition and hydrography
in the upwelling region near Cabo Corbeiro. Deep-Sea Res.,
27a:799-821.
- BLAXTER, J.H.S. & R.I. CURRIE (1967). The effects of
artificial lights on acoustic scattering layers in the
oceans. Symp. Zool. Soc. Lond., 19:1-14.
- BODEN, B.P. (1952). Natural conservation of insular plankton.
Nature, 169:697-699.
- BODEN, B.P. & E.M. KAMPA (1967). The influence of natural
light on the vertical migrations of animal community in the
sea. Simp. Zool. Soc Lond., 19:15-26.

- BOURRET, P.; D. BINET; C. HOFFSCHIR; J. RIVATON & H. VELAYOUDON** (1979). Evaluation de "L'effect d'île" d'un atoll: plancton et micronecton au large de Mururoa (Tuamutus Rapp. ORSTOM Centre Noumea. :124 pp.
- BRAUN, J.G.** (1974). Estudio preliminar sobre el grado de filtración del zooplancton en aguas de Canarias. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., Nº 178.
- BRAUN, J.G.** (1976). Productividad marina (Relaciones tróficas entre las comunidades fito y zooplanctónicas). Tesis. Univ. La Laguna. 285 pp.
- BRAUN, J.G.** (1980). Estudios de producción en aguas de las Islas Canarias. I. Hidrografía, nutrientes y producción primaria. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 5(285):149-154.
- BRAUN, J.G.** (1981) Estudios de producción de las Islas Canarias. II Producción del zooplancton. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 290:89-96.
- BRAUN, J.G & A.R. DE LEON** (1974). Variaciones en la producción primaria en aguas canario-africanas. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 176:1-24.
- BRAUN, J.G.; J.E. ESCANEZ & A.R. DE LEON** (1976). Observaciones químicas y biológicas en el NW de Africa, entre Cabo Jubu y Cabo Ghir. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 209:1-11.
- BRAUN, J.G. & F. REAL** (1979). Algunas comparaciones entre el nanoplancton y el fitoplancton de red en aguas de las Islas Canarias. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 6:99-105.
- BRAUN, J.G. & F. REAL** (1984). Estudios de producción en la bahía de Antequera: una comparación con aguas oceánicas. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 1(2):134-140.
- BRAUN, J.G.; I. ORZAIZ; J.D. DE ARMAS & F. REAL** (1985). Productividad y biomasa del ultraplancton nanoplancton y fitoplancton de red en aguas de las Islas Canarias. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 2(1):192-204.
- BRAUN, J.G.; J.D DE ARMAS; F. REAL; J.E. ESCANEZ; J.E. VILLAMANDOS & M.T.G. SANTAMARIA** (1986). Oceanographical conditions in Canary Island waters. I Oxigen and nutrient. Inter. Council Exploration Sea, C(26):1-8.

- BROBERG, A. (1985). A modified method for studies of electron transport system activity in freshwater sediments. Hydrobiologia, 120:181-187.
- BRYAN, J.R.; J.P. RILEY & P.J. le B. WILLIAMS (1976). A winkler procedure for making precise measurements of oxygen concentration for productivity and related studies. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 21:191-197.
- CAMERINO, P.W. & T.E. KING (1966). Studies on cytochrome oxidase in soluble and particulate forms. J. Biol. Chem., 241:970-979.
- CARNERO, A. (1971). Estudio comparado de las poblaciones de Temora Styliifera (DANA) de la costa del Sahara Español (Cabo Juby) y del Archipiélago Canario. Tesina. Univ. La laguna.
- CHRISTENSEN, J.P.; T.G. OWENS; A.H. DEVOL & T.T. PACKARD (1980). Respiration and physiological state in marine bacteria. Mar. Biol., 55:267-276.
- CHRISTENSEN, J.P. & T.T. PACKARD (1979). Respiratory electron transport activities in phytoplankton and bacteria: Comparison of methods. Limnol. Oceanogr., 24(3):576-583.
- CLELAND, W.W. (1967). Enzyme kinetics. Annual Review of Biochemistry, 36:77-112.
- CORRAL, J. (1970). Contribución al conocimiento del plancton de Canarias. Tesis. Univ. Madrid, 343 pp.
- CORRAL, J. (1970). Nota sobre la presencia en el Atlántico de dos especies recientes de Calocalanus (Copépodo calanoide). Vieraea, 0:12-20.
- CORRAL, J. (1972a). La familia Calocalanidae (Copepoda, Calanoida) en aguas del Archipiélago Canario. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., N° 149.
- CORRAL, J. (1972b). Nueva aportación al conocimiento de los Copépodos pelágicos del Archipiélago Canario. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., N° 155.

- CORRAL, J. (1973). Ciclo anual de la diversidad específica de las comunidades superficiales de Copépodos en las Islas Canarias. Vieraea, 3:95-99.
- CORRAL, J. & M.F. GENICIO (1970). Nota sobre el plancton de la costa noroccidental Africana. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., Nº 140.
- CORRAL, J. & J.A. PEREIRO (1974). Estudio de las asociaciones de copépodos planctónicos en una zona de las Islas Canarias. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., Nº 175.
- CURL, H.J. & J. SANDBERG (1961). The measurement of dehydrogenase activity in marine organisms. J. Mar. Res., 1209:123-138.
- DANDONNEAU, Y & L. CHARPY (1985). An empirical approach to the island mass effect in the south tropical Pacific based on sea surface chlorophyll concentrations. Deep-Sea Res., 32(6): 707-721.
- DAVIES, J.M. (1975). Energy flow through the benthos in a Scottish sea loch. Mar. Biol. 31:353-362.
- DE LEON, A.R. & J.G. BRAUN (1973). Ciclo anual de la producción primaria y su relación con los nutrientes en aguas de Canarias. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 167:1-24.
- DE LEON, A.R.; J.G. BRAUN & J.E. ESCANEZ (1974). Observaciones químicas y de fitoplancton en aguas de Cabo Blanco y de Mauritania. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., Nº177.
- DOTY, M.S. & M. OGURI (1956). The island mass effect. J. Cons. Int. Explor. Mer., 22:33-37.
- EMERY, A.R. (1972). Eddy formation from an oceanic island: ecological effects. Carib. J. Sci., 12(3):121-128.
- FERNANDEZ-BIGLER, A. (1971). Contribución al estudio de las comunidades de copépodos planctónicos de invierno en el sw de Tenerife. Tesina. Univ. La Laguna.
- FERNANDEZ DE PUELLES, M.L. (1977). Un estudio a corto plazo en la comunidad de Copépodos pelágicos del sur del Hierro (Islas Canarias). Tesina. Univ. de Madrid. 71 pp.

- FERNANDEZ DE PUELLES, M.L. (1986). Ciclo anual de la comunidad de meso y microzooplancton; su biomasa, estructura, relaciones tróficas y producción en aguas de las Islas Canarias. Tesis, Univ. Madrid, 275pp.
- FERNANDEZ DE PUELLES, M.L. (1987). Evolución anual del microzooplancton en aguas de las Islas Canarias. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 4(2):79-90.
- FERNANDEZ DE PUELLES, M.L. & J.G. BRAUN (1989). Dinámica de las comunidades planctónicas en una zona del Atlántico Subtropical. Isla de Tenerife. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 5(2):87-100.
- FINLAY, B.J.; A. SPAN & C. OCHSENBEIN-GATTLEN (1983). Influence of physiological state on indices of respiration rate in protozoa. Comp. Biochem. Physiol., 74(2):211-219.
- FLIERL, G.R. & J.S. WROBLEWSKI (1985). The possible influence of warm core Gulf Stream ring upon shelf water larval fish distributions. United States Fishing Bull., 83:313-330.
- FURNESTIN, J. (1959). Hydrologie du Maroc Atlantique. Revue Trav. Inst. Pech. Marit., 23:1-77.
- FURNESTIN, M.L. (1968). Rapport sur le Plancton. Simposium sur les ressources vivantes du plateau continental Atlantique Africaine du d'etroit de Gibraltar au Cap Vert. I.C.E.S./F.A.O. Contrib. nº 49 (Sec. Plancton).
- FURNESTIN, M. L. (1976). Les Copepods du plateau continental marocain et du detroit Canarian. I Repartition quantitative. I.C.E.S.,C.M. 1976/l-8.
- FURNESTIN, M.L. & M. BELFQUIST (1976). Les Copepods du plateau continental marocain et du detroit Canarian. II Les especes au cours d'un cycle annuel dans les zones d'Upwelling. I.C.E.S.,C.M. 1976/L-9.
- GARCIA-SANTAMARIA, M.T. (1884). Estudio comparativo de las comunidades zooplanctónicas en San Andres y Los Cristianos (Tenerife). Tesina. Univ. La Laguna, 97 pp.

- GARCIA-RAMOS, C; J.G. BRAUN; J.M. RODRIGUEZ & J.E. ESCANEZ (1990). Seasonal distribution of zooplankton in Canary island waters in the upper 200 meters. Biological Oceanogr. Committee, Nº 199.
- GILMARTIN, M. & N. REVELANTE (1974). The island mass effect, on the phytoplankton and primary production of the Hawaiian island. J. exp. mar. Biol. Ecol., 16:181-204.
- GRALL, J.R.; P. LABORDE; P. LE CORRE; J. NEVEUX; P. TREGUER & A. THIRIOT (1974). Caracteristiques trophiques et production planctonique dans la region sud de l'Atlantique marocain. Resultats des campagnes CINECA-Charcot I et III. Thethys, 6: 11-22.
- GRALL, J.R.; P. LE CORRE & P. TREGUER (1982). Short-term variability of primary production in coastal upwelling off Morocco. Rapp. P. v. Reun. Cons. Int Explor. Mer, 180: 221-227.
- GREZE, V.N.; K.T. GORDEJAVA & A.A. SHMELEVA (1969). Distribution of zooplankton and biological structure in the tropical Atlantic. Act. Symp. Oceanogr. et Resources halieut. Atlant. trop., Abidjan, UNESCO, Paris : 85-90.
- GRINDLEY, J.R. & P. DAVID (1985). Nutrient upwelling and its effects in the lee of Marion Island. In: Antartic Nutrient Cycles and Food Webs. W.R. SIEGFRIED, P.R. CONDY, & R.M. LAWS (Eds). Springer-Verlag, Berlin :46-51.
- HAMMER, W.H. & J.R. HAURY (1981). Effects of island mass: Water flow and plankton pattern around a reef in the great Barrier Reef Lagoon (Australia). Limnol. Oceanogr., 26(6): 1084-1102.
- HARDY, A.C. (1928). The work of the R.R.S. "Discovery" in the dependencies of the Falkland Island. Geogr. J., 72:209-234.
- HARDY, A.C. & E.R. GUNTHER (1935). The plankton of the South Georgia whaling grounds and adjacent waters, 1926-1927. Discovery Rep., 11:1-456.
- HARGRAVES, P.E.; R.W. BRODY & P.R. BURKHOLDER (1970). A study of phytoplankton in the Lesser Antilles region. Bull. Mar. Sci., 20:331-349.

BIBLIOGRAFIA

223

- HARTWING, E.O. (1974). Physical, chemical, and biological aspects of nutrient exchange between the Antilles region. Bull. Mar. Sci. 20:331-349.
- HAURY, L.R; P.H. WIEBE; M.H. ORR & M.G. BRIESCOE (1983). Tidally generated high-frequency internal wave packets and their effects on plankton in Massachusetts Bay. J. Mar. Res., 41:65-112.
- HAURY, L.R; H. YAMAZAKI & E.C ITSWEIRE (1990). Effects of turbulent shear flow on zooplankton distribution. Deep-Sea Res., 37(3):447-461.
- HERBLAND, A. & J. PAGES (1987). L'adenosine triphosphate (ATP) dans le dome de Guinée. Distribution verticale et signification écologique. Cash. ORSTROM, sér. Oceanogr., XIII (2):163-169
- HERMAN, A.W. (1983). Vertical distribution patterns of copepods in north-eastern Baffin Bay. Limnol. Oceanogr. 28:707-719.
- HERMAN, A.W. (1984). Vertical copepod aggregations and interactions with chlorophyll and production on the Peru shelf. Cont. Shelf Res., 3:131-146.
- HERMAN, A.W. (1989). Vertical relationships between chlorophyll, production and copepods in the eastern tropical Pacific. J. Plank. Res., 3:131-146.
- HERNANDEZ, F. (1983). Contribución al estudio de los Quetognatos de la isla de Tenerife. Tesina. Univ. La Laguna.
- HERNANDEZ, F. (1985a). Clave para identificar Quetognatos presentes en aguas del Archipiélago Canario. Vieraea, 14 (1-2):3-10.
- HERNANDEZ, F. (1985b). Observations on the Chaetognaths collected at a station to the south of the island of El Hierro. Bocagiana, 89:1-10.
- HERNANDEZ, F. (1986). Estudio de los Quetognatos del Archipiélago Canario y aguas adyacentes. Tesis. Univ. La Laguna, 362 pp.

- HERNANDEZ, F.** (1987). Las especies del grupo Serratodentata (Chaetognatha) en aguas de las Islas Canarias. Vieraea, 17 (1-2):209-216.
- HERNANDEZ, F. & G. LOZANO** (1984). Contribución al estudio de los Quetognatos de la isla de Tenerife. Inv. Pesq., 48(3): 371-376.
- HERNANDEZ-GUERRA, A.** (1990). Estructuras oceanográficas observadas en las aguas que rodean las Islas Canarias mediante escenas de los sensores AVHRR y CZCS. Tesis. Univ. Las Palmas de Gran Canaria. 198 pp.
- HERNANDEZ-LEON, S.** (1983). Biomasa, poblamiento y aspectos metabólicos del zooplancton de aguas de Canarias. Tesina. Univ. La Laguna, 133 pp.
- HERNANDEZ-LEON, S.; O. LLINAS & J.G. BRAUN** (1984). Nota sobre la variación de la biomasa del mesozooplancton en aguas de Canarias. Inv. Pesq., 48(3):495-508.
- HERNANDEZ-LEON, S.** (1986). Nota sobre la regeneración del amonio por el mesozooplancton en aguas canarias. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 3(1):75-80.
- HERNANDEZ-LEON, S.** (1986). Efecto de masa de isla en aguas del Archipiélago Canario según estudios de biomasa y actividad del Sistema de Transporte de Electrones en el mesozooplancton. Tesis. Univ. La Laguna. 402 pp.
- HERNANDEZ-LEON, S.** (1987). Actividad del Sistema de Transporte de Electrones en el Mesozooplancton durante un máximo primaveral en Aguas del Archipiélago Canario. Inv. Pesq., 51(4):491-499.
- HERNANDEZ-LEON, S.** (1988a). Ciclo anual de la biomasa del mesozooplancton sobre un área de plataforma en aguas del Archipiélago Canario. Inv. Pesq., 52(1):3-16.
- HERNANDEZ-LEON, S.** (1988b). Gradients of mesozooplankton biomass and ETS activity in the wind shear area as evidence of an Island Mass Effect in the Canary Island waters. J. Plankton Res., 10(6):1141-1154.

- HERNANDEZ-LEON, S.** (1988c). Algunas observaciones sobre la abundancia y estructura del mesozooplankton en aguas del Archipiélago Canario. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 5(1):109-118.
- HERNANDEZ-LEON, S.** (en prensa). Accumulation of mesozooplankton in a wake area as a causative mechanism of the island-mass effect. Mar. Biol., 106.
- HERNANDEZ-LEON, S. & D. MIRANDA-RODAL** (1987). Actividad del sistema de transporte de electrones y biomasa del mesozooplankton en aguas de las Islas Canarias. Bol. Inst. Oceanogr., 4(2):49-61.
- HEYWOOD, K.; E.D. BARTON & J.H. SIMPSON** (1990). The effects of flow disturbance by an oceanic island. J. Mar. Res., 48:55-73.
- HIRCHE, H.J.** (1983). Overwintering of Calanus finmarchicus and Calanus helgolandicus. Mar. Ecol. Prog. Ser., 11:281-290.
- HOGG, N.G.; E.J. KATZ & T.B. SANFORD** (1978). Eddies, islands and mixing. J. Geo. Res., 83(6):2921-2938.
- HOGG, N.G.** (1980b). Observations of internal Kelvin waves trapped round Bermuda. J. Phys. Oceanogr., 10:1353-1376.
- HOLMES, R.W. & M. BLACKBURN** (1960). Physical, chemical and biological observations in the eastern tropical Pacific Ocean, Scot Expedition, April-June 1958. U.S. Fish. Wildl. Serv, Spec. sci. Rep. Fish., 345:106 pp.
- HOPKINS, T.L.** (1983). The vertical distribution of zooplankton in the eastern Gulf of Mexico. Deep-Sea Res., 29(9): 1069-1083.
- IKEDA, T.** (1970). Relationship between respiration rate and body size in marine plankton animals as a function of the temperature of habitats. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 21: 91-112.
- IKEDA, T.** (1974). Nutritional ecology of marine zooplankton. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 22:1-97.

- IKEDA, T. (1977). The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. IV Changes in respiration and excretion rates of boreal zooplankton species. Mar. Biol., 41:241-252.
- IKEDA, T. (1985). Metabolic rates of epipelagic zooplankton as a function of body mass and temperature. Mar. Biol., 85:1-11.
- IKEDA, T. (1989). Estimated respiration rate of myctophid fish from the enzyme activity of the electron-transport-system. J. Oceanogr. Soc. Jap., 45:167-173.
- IKEDA, T. & H.R. SKJOLDAL (1980). The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. Mar. Biol., 58:285-293.
- IKEDA, T. & E. HING FAY (1981). Metabolic activity of zooplankton from the Antarctic Ocean. Aust. J. Mar. Freshwater Res., 32:921-930.
- IKEDA, T. & W. MICHELL (1982). Oxygen uptake, ammonia excretion and phosphate excretion by Krill and other Antarctic zooplankton in relation to their body size and chemical composition. Mar. Biol., 71:283-298.
- JANNASCH, H.W.; K. EIMHJELLEN; C.O. WIRSEN & A. FARMAN-FARMIAN. (1971). Microbial degradation of organic matter in the deep-sea. Science, 171:673-675.
- JOHANNES, R.E. (1978). Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. Env. Bio. Fish., 3:65-84.
- JONES, E.C. (1962). Evidence of an Island Effect upon the standing crop of zooplankton near the Marquesas Islands, Central Pacific. J. Cons. Int. Exp. Mer., 27:223-232.
- JONES, J.G. & B.M. SIMON (1979). The measurement of electron transport activity in freshwater benthic and planktonic samples. J. appl. Bact., 46:305-315.

- KENNER, R.A. & S.I. AHMED (1975a). Measurements of electron transport activities in marine phytoplankton. Mar. Biol., 33:119-127.
- KENNER, R.A. & S.I. AHMED (1975b). Correlation between oxygen utilization on electron transport activity in marine phytoplankton. Mar. Biol., 33:129-133.
- KING, J.E. & T.S. HIDA (1954). Variations in zooplankton abundance in Hawaiian waters, 1950-1952. U.S. Fish. Wildl. Serv. Spec. sci. Rep. Fish., 118:66 pp.
- KING, J.E. & T.S. HIDA (1957a). Zooplankton abundance in Hawaiian waters, 1953-1954. U.S. Fish. Wildl. Serv. Spec. sci. Rep. Fish., 221:23 pp.
- KING, J.E. & T.S. HIDA (1957b). Zooplankton abundance in the Central Pacific, Part II. Fish. Bull., 57(118):365-395.
- KING, F.D. (1984). Vertical distribution of zooplankton glutamate dehydrogenase in relation to chlorophyll in the vicinity of the Nantucket Shoals. Mar. Biol., 79:249-256.
- KING, F.D. & T.T. PACKARD (1975). Respiration and the activity of the respiratory electron transport system in marine zooplankton. Limnol. Oceanogr., 20(5):849-854.
- KING, F.D.; A.H. DEVOL & T.T. PACKARD (1978). Plankton metabolic activity in the eastern tropical North Pacific. Deep-Sea Res., 25:689-704.
- LASKER, R. & K. SHERMAN, Eds (1981). The early life history of fish: recent studies. Rapp. Cons. Inter. Exp. Mer., 178: 607 pp.
- LA VIOLETTE, P.E. (1974). A satellite-aircraft thermal study of the upwelled waters off Spanish Sahara. J. Phys. Oceanogr., 4:676-684.
- LEACH, C.K. & N.G. CARR (1970). Electron transport and oxidative phosphorylation in the blue-green alga Anabaena variabilis. J. gen. Microbiol., 64:55-70.

- LE BORGNE, R. (1977). Etude de la production pelagique de la zone équatoriale de l'Atlantique a 4 °W. II Biomasses et peuplements du zooplancton. Cash. ORSTROM, sér. Oceanogr., XV (4):333-348.
- LE BORGNE, R. (1982). Les facteurs de variation de la respiration et de l'excretion d'azote et de phosphore du zooplancton de l'Atlantique intertropical oriental. Oceanogr. Trop., 17(1):27-44.
- LE BORGNE, R. & D. BINET (1974). Biomasse, production et excretion du zooplancton de l'upwelling de Mauritanie, évolution des populations des copépodes. Thethys, 6 (1-2):321-322
- LE BORGNE, R; Y. DANDONNEAU & L. LEMASSON (1985). The problem of the island mass effect on chorophyll and zooplankton standing crops around Mare (Loyalty Island) and New Caledonia. Bull. Mar. Sci., 37(2):450-459.
- LEHNINGER, A.L. (1976). Bioquímica. Las bases moleculares de la estructura y función celular. Ed. Omega, 887 pp.
- LEIS, J.M. (1982a). Hawaiian creediid fishes (Crystalloxytes cookei and Lymnichthys donaldsoni): development of eggs and larvae and use of pelagic eggs to trace coastal water movement. Bull.Mar. Sci., 32:166-180.
- LEIS, J.M. (1982b). Nearshore distributional gradients of larval fish (15 taxa) and planctonic crustaceans (6 taxa) in Hawaii. Mar. Biol., 72:89-97.
- LEIS, J.M. & B. GOLDMAN (1983). Studies on the biology of larval fishes in the Lizard Island Arca. Northern Great Barrier Reef. In: J.T. BARKER, R.M. CARTER, P.W. SAMMARCO & K.P. STARK (eds) Proc. Inaugural Great Barrier Reef Conference. University Press: 221-226.
- LOBEL, P.S. (1978). Diel, lunar and seasonal periodicity in the reproductive behavior of the Pomacanthid fish, Centropyge potteri and some others reef fishes in Hawaii. Pacific Sci., 32:193-207.
- LOBEL, P.S. & A.R. ROBINSON (1985). Mesoscale eddy transports and their impact on the larval phase of Hawaiian reef fishes. Rep. Meteorol. Oceanogr., 20:18 pp.

- LOBEL, P.S. & A.R. ROBINSON (1986). Transport and entrapment of fish larvae by ocean mesoscale eddies and currents in Hawaiian waters. Deep-Sea Res., 33(4):483-500.
- LONGHURST, A.R. (1976). Interaction between zooplankton and phytoplankton profiles in the eastern tropical Pacific Ocean. Deep-Sea Res., 23:729-754.
- LONGHURST, A.R. & A.W. HERMAN (1981). Do oceanic zooplankton aggregate at, or near, the deep chlorophyll maximum?. Jour. Mar. Res., 39(2):353-359.
- LONGHURST, A.R. & D. PAULY (1987). Ecology of Tropical Oceans. Academic Press, London, 408 pp.
- LONGHURST, A.R. & W.G. HARRISON (1989). The biological pump: Profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. Prog. Oceanogr., 22:47-123.
- LOWRY, P.H.; N.J. ROSENBROUGH; A.L. FARR & R.J. RANDALL (1951). Protein measurement with a Folin phenol reagent. Jour. Biol. Chem., 193:265-275.
- MARGALEF, R. (1982). Ecología. Ed. Omega, (4ª edición), 951 pp.
- MARSHALL, S.M; A.G. NICHOLLS & A.P. ORR (1935). On the biology of Calanus finmarchicus. VI Oxygen consumption in relation to environmental conditions. J. Mar. Biol. Ass. UK, 20: 1-27.
- MASCAREÑO, D. (1972). Algunas consideraciones oceanográficas del Archipiélago Canario. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 158: 1-70.
- MASCAREÑO, D. & R. MOLINA (1970). Contribution a l'étude de l'Upwelling dans la zone canarienne africaine. Rapp. p.v. Reun. Comn. int. Explor. Mer., 159:61-73.
- McFARLAND, W.N. (1982). Recruitment patterns in tropical reef fishes. In: The biological basis for reef fishery management. G.R. HUNTSMAN, W.R. NICHOLSON & W.W. FOX (Eds). NOAA Tech. Memo. 80:83-91.

- McGARY, J.W. (1955). Mid-Pacific Oceanography, Pt. IV. Hawaiian offshore waters, December, 1949-November, 1951. U.S. Fish. Wildl. Serv, Spec. sci. Rep. Fish., 152:138 pp.
- McGOWAN, J.A. & P.W. WALKER (1979). Structure in the community of the north Pacific central gyre. Ecol. Monog., 49: 195-226.
- MENZEL, D.W. & J.H. RYTHER (1960). The annual cycle of primary production in the Sargasso Sea off Bermuda. Deep-Sea Res., 6:351-367.
- MINGORANCE, M.C. (1983). Introducción al estudio del ciclo anual del zooplancton de la isla de Tenerife, con especial atención al grupo de los cladóceros. Tesina. Univ. La Laguna, 109 pp.
- MINGORANCE, M.C. (1987a). Observaciones sobre los Cladóceros (Crustacea) recolectados en una estación al Sur de El Hierro (Islas Canarias). Vieraea, 17 (1-2):7-10.
- MINGORANCE, M.C. (1987b). Contribución al estudio de los Cladóceros marinos en las islas orientales del Archipiélago Canario (Crustacea). Vieraea, 17 (1-2):151-153.
- MOLINA, R (1973). Contribution to the study of the Canary Current. Inter. Council for the Expl. of the Sea, C:6.
- MOLINA, R (1976). Consideraciones sobre la Corriente de Canarias. II Asamblea Nacional de Geodesia y Geofísica, 3:1567-1588.
- MOLINA, R (1981). Hidrología y corrientes en la región Canario-Marroquí, entre Cabo Juby y Cabo Sin. Campaña CINECA I. IV Asamblea Nacional de Geodesia y Geofísica, 1:1167-1195.
- MOLINA, R. & F.L. LAATZEN (1986). Hidrología en la región comprendida entre las Islas Canarias orientales, Marruecos y las Islas Madeira. Campaña "Norcanarias I". Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 3:1-16.
- MOORE, H.B. (1949). The zooplankton of the upper waters of the Bermuda area of the North Atlantic. Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 12(2):1-97.

- NACHLAS, M.M.; S.I. MARGULIES & A.M. SELIGMAN (1960 a). A colorimetric method for the estimation of succinic dehydrogenase activity. J. Biol. Chem., 235:449-503.
- NACHLAS, M.M.; S.I. MARGULIES & A.M. SELIGMAN (1960 b). Site of electron transfer to tetrazolium salts in the succinoxidase system. J. Biol. Chem., 235:2739-2743.
- NIXON, S.W.; C.A. OVIATT & S.S, HALE. (1976). Nitrogen regeneration and metabolism of coastal marine bottom communities. In: The Role of Terrestrial and Acuatic Organisms in Decomposition Processes. Symp. British Ecol. Soc. ANDERSON, J.M. & A. McFADYEN (Eds), nº 17:269-283.
- NYKJAER, L. (1988). Remote sensing applied to the Northwest African upwelling area. Ph.D. Thesis, University of Copenhagen, Denmark, 144pp.
- OLANCZUK-NEYMAN, K. & J.H. VOSJAN (1977). Measuring respiratory electron-transport-system activity in marine sediments. Neth. J. Sea Res., 11:1-13.
- ORTNER, P.B.; P.H. WIEBE & J.L. COX. (1980). Relationships between oceanic epizooplankton distribution and the seasonal deep chlorophyll maximum in the northern Atlantic Ocean. Jour. Mar. Res., 38:507-531.
- OWENS, T.G. & F.D. KING (1975). The measurement of respiratory electron transport system activity in marine zooplankton. Mar. Biol., 30:27-36.
- PACKARD, T.T. (1969). The estimation of the oxigen utilization rate in seawater from the activity of the respiratory electron transport system in plankton. Ph. D. Thesis, Univ. Washington, Seattle. 115 pp.
- PACKARD, T.T. (1971). The measurement of respiratory electron transport activity in marine phytoplankton. J. Mar. Res., 29:235-244.
- PACKARD, T.T. (1979). Respiration and respiratory electron transport activity in plankton from the Northwest African upwelling area. Mar. Res., 37(4).

BIBLIOGRAFIA

- PACKARD, T.T. (1985). Oxygen consumption in the ocean: Measuring and mapping with enzyme analysis. Adv. Chem. Ser., 209:177-209. ²³²
- PACKARD, T.T. (1988). Measurement of electron transport activity in microplankton. In: Advances in aquatic microbiology Academic Press. London (U.K.), 3:207-261.
- PACKARD, T.T.; D. HARMON; J. BOUCHER (1974). Respiratory electron transport activity in plankton from upwelled waters. I.E.I.H.T.S., 6(1):213-222.
- PACKARD, T.T.; A.H. DEVOL; F.D. KING (1975). The effect of temperature on the respiratory electron transport system in marine plankton. Deep-Sea Res., 22:237-249.
- PACKARD, T.T.; P.C. GARFIELD & R. MARTINEZ (1983). Respiration and respiratory enzyme activity in aerobic and anaerobic cultures of the marine denitrifying bacterium; Pseudomonas perfectomarinus. Deep-Sea Res., 30(3): 227-243.
- PACKARD, T.T. & P.L. WILLIAMS (1981). Rates of respiratory oxygen consumption and electron transport in surface seawaters from the northwest Atlantic. Oceanologica Acta, 4(3):351-358.
- PAMATMAT, M.M. (1973). Benthic community metabolism on the continental terrace and in the deep-sea in the North Pacific. Int. Rev. Ges Hydrobiol., 58:345-368.
- PAMATMAT, M.M.; G. GRAF; W. BENGTTSSON & C.S. NOVAK (1981). Heat production, ATP concentration and electron transport activity of marine sediments. Mar. Ecol. Ser., 4:135-143.
- PARSONS, T.R.; Y. MAITA & C.M. LALLI (1984). A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Oxford: Pergamon Press, 173 pp.
- PETERSON, G. L. (1977). A simplification of the protein assay method of Lowry et al. which is more generally applicable. Anal. Biochem., 83:346-356.

BIBLIOGRAFIA

- REAL, F.; J.D. DE ARMAS & J.G. BRAUN (1981). Distribución²³³ espacial de la clorofila "a" y del carbono orgánico particulado en aguas costeras superficiales de las Islas Canarias. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 6(292):105-115.
- RHEE, G.Y. (1978). Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algae growth, cell composition and nitrate uptake. Limnol. Oceanogr., 23:10-25.
- RICARD, J. (1980). Enzyme flexibility as a molecular basis for metabolic control. The Biochemistry of Plants, 21:31-80.
- RICHARDS, W.J. (1982). Planktonic processes affecting establishment and maintenance of reef fish stocks. In: The biological basis for reef fishery management. G.R. HUNTSMAN, W.R. NICHOLSON & W.W. FOX (Eds). NOAA Tech. Memo. 80:92-100.
- RODRIGUEZ, J. & M. MULLIN (1980). Relation between biomass and body weight of plankton in a steady state oceanic ecosystem. Limnol. Oceanogr., 31:345-361.
- RODRIGUEZ, J. & M. MULLIN (1986). Diel and interannual variation of size distribution of oceanic zooplanktonic biomass. Ecology, 67(1):215-222.
- RODRIGUEZ, J.M.; C. GARCIA-RAMOS; J.E. ESCANEZ & J.G. BRAUN (1990). First approach to the knowledge of ichthyoplankton in the Canary islands waters: spatial and temporal variability of ichthyoplankton abundance and zooplankton biomass. Biological Oceanogr. Committee, Nº 88.
- ROE, H.S. (1972a). The vertical distribution and diurnal migrations of Calanoids copepods collected on the SOND Cruise 1965. I The total population and general discussion. J. Mar. Biol. Ass. UK., 52(2):277-314.
- ROE, H.S. (1972b). The vertical distribution and diurnal migrations of Calanoids copepods collected on the SOND Cruise 1965. II Systematic account: Families Calanidae up to and including the Aetidae. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 52(2):315-343.
- ROE, H.S. (1972c). The vertical distribution and diurnal migrations of Calanoids copepods collected on the SOND Cruise 1965. III Systematic account: Families Euchaetidae up to and including the Metridiidae. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 52(3):525-552.

- ROE, H.S. (1972d). The vertical distribution and diurnal migrations of Calanoids copepods collected on the SOND Cruise 1965. IV Systematic account of families Lucicutiidae to Candaciidae, the relative abundance of the numerically most important genera. J. Mar. Biol. ass. U.K., 52(4):1021-1044.
- ROE, H.S. (1984). The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the north east Atlantic. IV The Copepods. Prog. Oceanogr., 13:353-388.
- ROGER, C. (1978). Azote et phosphore chez un crustace macroplanktonique, *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars) (Euphausiacea) excretion minerale et constitution. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 33:57-83.
- ROWE, G.T.; C.H. CLIFFORD; K.L. SMITH & P.L. HAMILTON. (1975). Benthic nutrient regeneration and its coupling to primary productivity in coastal waters. Nature, 255:215-217.
- ROWE, G.T. & K.L. SMITH. (1977). Benthic-pelagic coupling in the Mid Atlantic Bight. In: Ecology of Marine Benthos. COULL, B. (Ed), University of South Carolina Press, Columbia, 55-65.
- RYTHER, J.H. & D.W. MENZEL (1960). The seasonal and geographical range of primary production in the Western sargasso Sea. Deep-Sea Res., 6:235-238.
- SAMEOTO, D.D. (1986a). Influence of the biological and physical environment on the vertical distribution of mesozooplankton and micronekton in the eastern tropical Pacific. Mar. Biol., 93:263-279.
- SAMEOTO, D; A. HERMAN & A. LONGHURST (1986b). Relations between the thermocline, meso and microzooplankton, chlorophyll "a" and primary production in Lancaster sound. Polar Biol., 6:53-61.
- SANDER, F. (1973). Internal waves as causative mechanisms of island mass effects. Carib. J. Sci., 13:179-182.
- SANDER, F. (1981). A preliminary assesment of the main causative mechanisms of the "Island Mass" effect of Barbados. Mar. Biol., 64:199-205.

BIBLIOGRAFIA

235

- SANDER, F. & D.M. STEVEN (1973). Organic productivity of inshore and offshore waters of Barbados: a study of the island mass effect. Bull. Mar. Sci., 23:771-792.
- SANTAMARIA, M.T.G; J.G. BRAUN; J.D. DE ARMAS; F.C. REAL; J.E. ESCANEZ & J.E. VILLAMANDOS (1989). Estudio comparativo de las comunidades zooplanctónicas en San Andrés y los Cristianos. (Tenerife). Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 5(2): 57-70.
- SETTE, O.E. (1955), Considerations of midocean fish production as related circulatory systems. J. Mar. Res., 14:398-414.
- SIEGEL, S. (1972). Estadística no paramétrica. Ed. Trillas. México. 346 pp.
- SIMPSON, J.H.; P.B. TETT; M.L. ARGOTE-ESPINOZA; A. EDWARDS; K.J. JONES; & G. SAVIDGE (1982). Mixing and phytoplankton growth around an island in a stratified area. Cont. Shelf Res., 1:15-31.
- SKJOLDAL, H.R. & U. BAMSTEDT. (1977). Ecobiochemical studies on the deep-water pelagic community Korsfjorden, western Norway. Adenine nucleotides in zooplankton. Mar. Biol., 42:197-210.
- SKJOLDAL, H.R; U. BAMSTEDT; J. KLINKEN & A. LAIN (1984). Changes with time after capture in the metabolic activity of the carnivorous copepod Euchaeta norvegica. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 83:195-210.
- SMITH, K.L.; G.A. WHITE; M.B. LAVER & J. A. HAUGSNES (1978). Nutrient exchange and oxygen consumption by deep-sea benthic communities: preliminary in situ measurements. Limnol & Oceanogr. 23:997-1005.
- SPAN, A.S.W. (1986). Optimization of the electron transport system (ETS) method for the natural phytoplankton assemblages tested with some species of freshwater phytoplankton. Wat. Res., 20(1):1497-1503.
- THIRIOT, A. (1973). Caracteristiques trophiques et production planctonique dans la region de l'Atlantique marocaine: resultats des campagne pluridisciplinaires CINECA-CHARCOT I et III. 2e Conf. Anal. l'ecosy. Upw. Marseille.
- THIRIOT, A. (1975). Zooplankton communities in Upwelling Areas. Third Inter. Symp. Upw. Ecosystems. Universitat Kiel.

- TOKIOTA, T. (1942). Plankton abundance in Iwayama Bay and waters surrounding the Palau Island. South Sea Science (Kagaku Nanyo), 5:44-55.
- TOWNSEND, D.W; C.M. YENTSCH; C.E. PARKER; W.H. BALCH & E.D. TRUE (1983). An island mixing effect in the coastal Gulf of Maine. Helg. Meer, 36:347-356.
- UDA, M. & M. ISHINO (1958). Enrichment patterns resulting from eddy systems in relation to fishing grounds. J. Tokyo Univ. Fish., 44:105-129.
- UNESCO (1968). Zooplankton sampling. Monography of Oceanographical Methods., 2:1-174.
- VAN CAMP, L. & L. NYKJAER (1988). Remote sensing of the North-west African upwelling area. J.R.C. special publication nº I.88.24, Joint Research Centre, Ispra Establishment, Italy.
- VOSJAN, J.H. (1982b). Respiratory electron transport system activities in marine environments. Hydrobiological Bull., 16(1):61-68.
- VOTURIEZ, B. & Y. DANDONNEAU (1974). Relation entre la structure thermique, la production primaire et la régénération des sels nutritifs dans le dome de Guinée. Cash. ORSTROM, Sér. Oceanogr., XII (4):241-255.
- WIKTOR, K. (1968). Courants actuels de recherches sur le plancton dans les eaux du plateau nord-ouest Africaine. Symposium sur les ressources vivantes du plateau continental Atlantique Africaine du d'etroit de Gibraltar au Cap. Vert. I.C.E.S./F.A.O. Contrib. nº 21 (Secc. Plancton).
- WOLANSKI, E; J. IMBERGER & M.L. HERON (1984). Island wakes in shallow coastal waters. J. Geo. Res., 89(6):10553-10569.
- WROBLEWSKI, J.S. & J. CHENEY (1984). Ichthyoplankton associated with a warm core ring off the Scotian Shelf. Canadian J. Fish. Aqua. Sci., 41:294-303.
- YOUNT, J.L. (1958). Distribution and ecologic aspects of Central Pacific Salpidae (Tunicata). Pacif. Sci., 12:111-130.