

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



TESIS DOCTORAL

**ESTUDIO DEL CRECIMIENTO Y DE LA MORTALIDAD DEL
ZOOPLANCTON EN AGUAS DE CANARIAS**

LIDIA YEBRA MORA

Las Palmas de Gran Canaria, 2001

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



TESIS DOCTORAL

**ESTUDIO DEL CRECIMIENTO Y DE LA
MORTALIDAD DEL ZOOPLANCTON EN
AGUAS DE CANARIAS**

LIDIA YEBRA MORA

Las Palmas de Gran Canaria, Octubre de 2001

47/2001-02
UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
UNIDAD DE TERCER CICLO Y POSTGRADO

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

Terminada la lectura y contestadas por el/a Doctorando/a las objeciones formuladas por los señores miembros del Tribunal, éste calificó dicho trabajo con la nota de SOBRESALIENTE CUM LAUDE POR UNANIMIDAD.

Las Palmas de Gran Canaria, a 22 de febrero de 2002.

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

El/a Secretario/a: Dra.Dña. ~~María Milagrosa~~ Gómez Cabrera,

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

El/a Vocal: Dra.Dña. María Luz Fernández de Puelles,

El/a Vocal: Dra.Dña. Fátima Hernández Martín

La Doctoranda: D^a. Lidia Yebra Mora,

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

DOCTORADO EN CIENCIAS DEL MAR

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

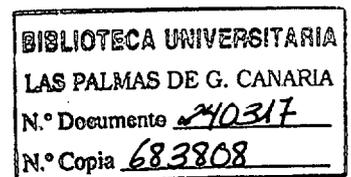
PROGRAMA DE OCEANOGRAFÍA BIOLÓGICA

**ESTUDIO DEL CRECIMIENTO Y DE LA MORTALIDAD DEL
ZOOPLANCTON EN AGUAS DE CANARIAS**

Tesis doctoral presentada por *Dña. Lidia Yebra Mora*

Dirigida por el *Dr. Santiago Hernández León*

Co-dirigida por el *Dr. Carlos Almeida Peña*



El Director

El Co-director

La Doctoranda

Las Palmas de Gran Canaria, a 19 de octubre de 2001

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

INSTITUTO TECNOLÓGICO DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

A Rosa, Rafa, Ricardo, Raúl, Esther y Sergio

Índice

Agradecimientos.....	3
1. Introducción general y objetivos del trabajo.....	5
2. Actividad de las enzimas aminoacil-ARNt sintetetasas como índice de crecimiento en <i>Daphnia magna</i>	15
3. El efecto de los filamentos de un afloramiento y de remolinos inducidos por islas sobre los índices de alimentación, respiración y crecimiento en copépodos.....	33
4. Distribución vertical de zooplancton y flujo activo a través de un remolino anticiclónico en aguas de las Islas Canarias.....	63
5. Abundancia zooplanctónica en aguas subtropicales: ¿Existe un ciclo lunar?.....	89
6. Ciclo lunar de la biomasa zooplanctónica en aguas subtropicales: Implicaciones biogeoquímicas.....	103
7. Ciclo lunar de la biomasa zooplanctónica en aguas subtropicales: Modelos.....	119
8. Discusión.....	133
9. Conclusiones.....	145
10. Líneas de investigación futuras.....	147

Agradecimientos

La tesis doctoral que presento ha sido posible gracias a la financiación del proyecto MESOPELAGIC: Migración y Estructura de los Sistemas Oceánicos Pelágicos en Aguas de las Islas Canarias (MAR97-1036) por los Ministerios de Educación y Ciencia, primero, y de Ciencia y Tecnología, después; en el cual he participado como Becaria de Investigación durante los últimos cuatro años.

Otros proyectos que han subvencionado parcialmente el trabajo presentado han sido el proyecto FRENTE (CICYT, AMB95-0731), el proyecto CANIGO (MAST, Unión Europea) y el proyecto PELAGIC (Fondos FEDER, Unión Europea). Así como diversas ayudas proporcionadas por la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria (Vicerrectorado de Investigación) para la realización de campañas o estancias en el extranjero.

En primer lugar, quiero agradecer a los Drs. Santiago Hernández León y Carlos Almeida Peña, director y co-director de esta tesis, todo el esfuerzo y tiempo que han dedicado a enseñarme, con gran paciencia y cordialidad, todo lo necesario para poder llegar a realizar una tesis de calidad. Desde metodología de muestreo hasta cómo escribir un artículo científico, pasando por múltiples trucos de bricolaje, informática, etc.

A los Drs. Javier Arístegui Ruiz, May Gómez Cabrera, Jose Luis Pelegrí y Santiago Torres por sus comentarios y explicaciones en temas diversos.

A Mercedes, Pierrick, Sebastien, Agustín, Gotzon, Nandi, Laura, Jens y Claire por su amistad y apoyo tanto dentro como fuera del laboratorio, y especialmente a Carlos (sí, otra vez) por estar siempre dispuesto a ayudarme a resolver “problemas” y

dudas de cualquier índole, y a Ismael, que me reveló los “secretos” del cultivo de *Daphnia magna*.

Quiero agradecer también la ayuda y materiales prestados por diversos miembros de los Departamentos de Biología y Química.

Deseo expresar mi gratitud al Dr. Ulf Båmstedt por su hospitalidad y confianza al permitirme trabajar en la Marinbiologisk Stasjon (Espegrend, Noruega) y a Synnove Helland por mostrarme el método Rutter que ha simplificado los análisis de biomasa en el laboratorio. Así mismo, agradecer al Dr. Jeff Runge sus comentarios y la oportunidad de trabajar en el Institut Maurice Lamontagne (Mont-Joli, Canadá), y especialmente a Pierre Joly su interés y dedicación por mis experimentos durante la estancia en el IML.

A Alicia, René, Javi e Irene, y a todos los amigos que me han apoyado en la distancia.

A mis padres y hermanos, que aunque me echan mucho de menos siempre están apoyándome y dándome ánimos para que persiga mis sueños.

Por último, a Sergio, mi marido, que con paciencia y cariño ha sabido llevar mis nervios estos últimos meses.

Gracias.

Capítulo 1: Introducción general y objetivos del trabajo.

La oceanografía biológica estudia el funcionamiento de los ecosistemas marinos desde un punto de vista interdisciplinario, utilizando aquellos aspectos de la física, la química, la biología y la ecología necesarios para explicar determinados sucesos en el océano. El estudio de la abundancia de las poblaciones marinas y la estructura de las comunidades que forman, se basa en dos herramientas esenciales. Éstas son la biomasa y las actividades metabólicas de los organismos que las componen, en este caso el zooplancton. Conociendo estos parámetros podremos establecer el crecimiento y los flujos de energía que se dan en los organismos planctónicos. De esta forma conseguiríamos predecir dónde, cuándo y de qué magnitud se producirán cambios en las comunidades marinas. Esta capacidad de predicción es el objetivo principal de la oceanografía biológica.

Para poder estudiar dichos cambios es necesario comprender cuáles son los factores que las modelan y definen. Los factores abióticos son la variabilidad climática (que origina el forzamiento físico), las estructuras a mesoescala, la luz y la concentración de O₂. Los factores biológicos son principalmente el crecimiento (entendido como metabolismo, crecimiento somático y reproducción) y la predación (principal determinante de la mortalidad); éstos a su vez dependen de la edad, el sexo, los ritmos biológicos y de su interacción con el medio físico. Los cambios que se producen en las tasas de crecimiento y en la presión por predación determinan, junto con el forzamiento físico, cambios en la abundancia de las poblaciones y, por lo tanto, en la estructura de las comunidades.

El análisis de la abundancia y la estructura de las comunidades planctónicas es de gran utilidad a la hora de predecir cambios en niveles tróficos superiores de interés

económico para el hombre; como son las pesquerías. La evolución de las larvas y juveniles de peces que predan sobre el zooplancton, pueden dar lugar a stocks y tasas de reclutamiento muy distintos dependiendo no sólo del medio ambiente físico, sino también en función de la abundancia y del estado fisiológico de las comunidades sobre las que predan y de las que son presa, especialmente en su estadio larvario (necton).

Otra aplicación de la oceanografía biológica que ha cobrado importancia en los últimos años es el estudio de los flujos de carbono hacia aguas profundas mediados por organismos planctónicos. Esto es debido al interés creciente por conocer los factores que podrían paliar o incrementar el llamado “efecto invernadero”. Éste consiste en un calentamiento global de las capas inferiores de la atmósfera producido por la elevada concentración de dióxido de carbono en la atmósfera al haber aumentado de forma drástica la emisión derivada de la actividad antropogénica en el último siglo. El dióxido de carbono es un gas que aunque se encuentra a baja concentración en la atmósfera (0.3%), es el principal responsable del clima. Actúa reteniendo en la atmósfera la radiación infrarroja que se produce por la incidencia de la radiación solar sobre la superficie de la Tierra. El CO₂ es por tanto el responsable de que el calor procedente del Sol se mantenga en las capas bajas de la atmósfera, permitiendo la existencia de vida en el planeta. Sin embargo, el equilibrio natural del ciclo del CO₂ está siendo alterado por las emisiones de este gas derivadas de la actividad humana, principalmente de la utilización de combustibles fósiles. En el periodo pre-industrial (hasta 1800) la concentración de CO₂ atmosférico se mantuvo alrededor de 280 ppmv (590 Pg C, 1Pg=10¹⁵g)(Etheridge *et al.*, 1996) y en 1990 la concentración había ascendido a 354 ppmv (750 Pg C)(Sundquist, 1993), siendo la emisión antropogénica anual de 7±1.2 Gt C (1Gt=10⁵Tm=10¹¹g)(Falkowski y Wilson, 1992). En diciembre de 1998 el valor alcanzó 366 ppmv (775 Pg C) y continúa aumentando (Holmén, 2000).

El punto de unión entre el efecto invernadero y la oceanografía es la interfase atmósfera-oceano. La superficie del oceano capta o emite CO₂ a la atmósfera en función de su presión parcial en la atmósfera, de la concentración relativa entre ésta y el agua superficial, de la salinidad y de la temperatura. Así, en zonas polares, con menor temperatura, es donde se produce la mayor captación de CO₂ por el oceano. Siguiendo la dinámica general de circulación oceánica, estas aguas ricas en CO₂ se hunden transportando el CO₂ disuelto (aprox. 38·10¹² Tm C) a zonas profundas, allí permanecen entre 500 y 2000 años viajando hacia zonas tropicales o de afloramiento donde suben a la superficie liberando este gas a la atmósfera.

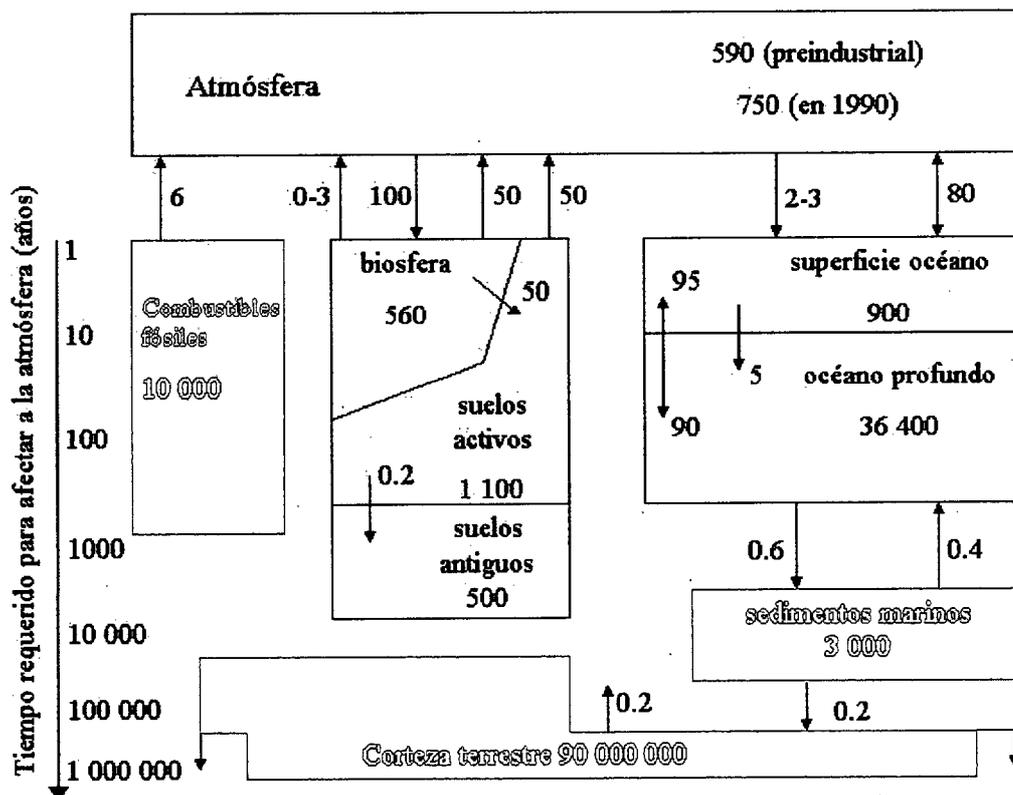


Figura 1.1. Ciclo global de carbono. Flujos y mayores reservas, incluyendo escala temporal. Números dados en Pg C (1 Pg C = 10¹⁵ g C). (Modificado de Holmén, 2000).

Otro gran proceso que hunde el CO₂ y lo retira de la atmósfera es la llamada “bomba biológica”. En áreas de gran productividad, los organismos fitoplanctónicos

retiran CO₂ de la capa superficial al realizar la fotosíntesis y el océano pierde CO₂ disuelto que capta de la atmósfera. De este carbono, captado por células autotótrofas (1^{er} nivel trófico), una parte se respira y otra se incorpora al organismo como producción primaria que pasa a estar disponible para el siguiente nivel trófico, el zooplancton herbívoro. El fitoplancton puede fijar anualmente entre 35 y 50 Gt C (Falkowski y Wilson, 1992; Longhurst *et al.*, 1995) que será consumido principalmente por copépodos (el segundo nivel trófico). Éste carbono será excretado y defecado en parte (30% del C ingerido) y el resto será respirado o se incorporará al organismo como crecimiento (se asimila un 70% de la ingestión). Esta producción secundaria puede ser ingerida por zooplancton carnívoro u omnívoro (3^{er} y 4^o niveles tróficos) y los procesos de asimilación, ingestión y excreción se repetirán a lo largo de la red trófica. En la zona eufótica, el ciclo lo cierran bacterias descomponedoras que, en el denominado “bucle microbiano”, remineralizan la materia orgánica procedente del fito- y zooplancton marinos. Sin embargo, el ciclo no se cierra completamente sino que, gran parte del CO₂ transformado en carbono orgánico que llega a ser producción secundaria es predado por organismos mesozooplancónicos; que realizan migraciones verticales diarias desde las capas profundas de reflexión (500 m.) hacia aguas superficiales (0- 200 m.)(Angel, 1985; Fowler y Knauer, 1986). Ésta migración se ha observado en la mayoría de los organismos mesozooplancónicos (Longhurst, 1976; Youngbluth, 1976; Sameoto, 1984; Laval *et al.*, 1989). Los organismos migradores, en su mayoría eufausiáceos, suben por la noche atravesando la picnoclina para alimentarse y vuelven a aguas profundas al amanecer para evitar a sus predadores (Zaret y Suffern, 1976; Frost, 1988; Dawidowicz *et al.*, 1990); principalmente peces mictófidios en aguas de Canarias. Éstas migraciones diarias son muy importantes en el transporte de carbono cuando el tiempo de digestión es mayor que el tiempo que tardan en retornar a zonas profundas; donde realizarán la

gestión y excreción. Y también cuando la ingestión es superficial (nocturna) y la respiración continúa en profundidad (diurna), produciendo un transporte neto de carbono hacia el fondo del océano. Al permanecer en profundidad durante el día, sus excreciones y empaquetados féceles, no participan en el “bucle microbiano” superficial y ese carbono queda “secuestrado” en el fondo del océano, siguiendo la circulación de aguas profundas que tardaran en volver a aflorar unos 1000 años. De este modo se rompe el equilibrio océano-atmósfera y el océano actúa como sumidero del exceso de carbono presente en la atmósfera. A pesar de la importancia que estos flujos de carbono (alimentario, respiratorio,...) hacia aguas profundas cobran en determinadas áreas, su impacto medioambiental a escala global todavía no ha sido analizado.

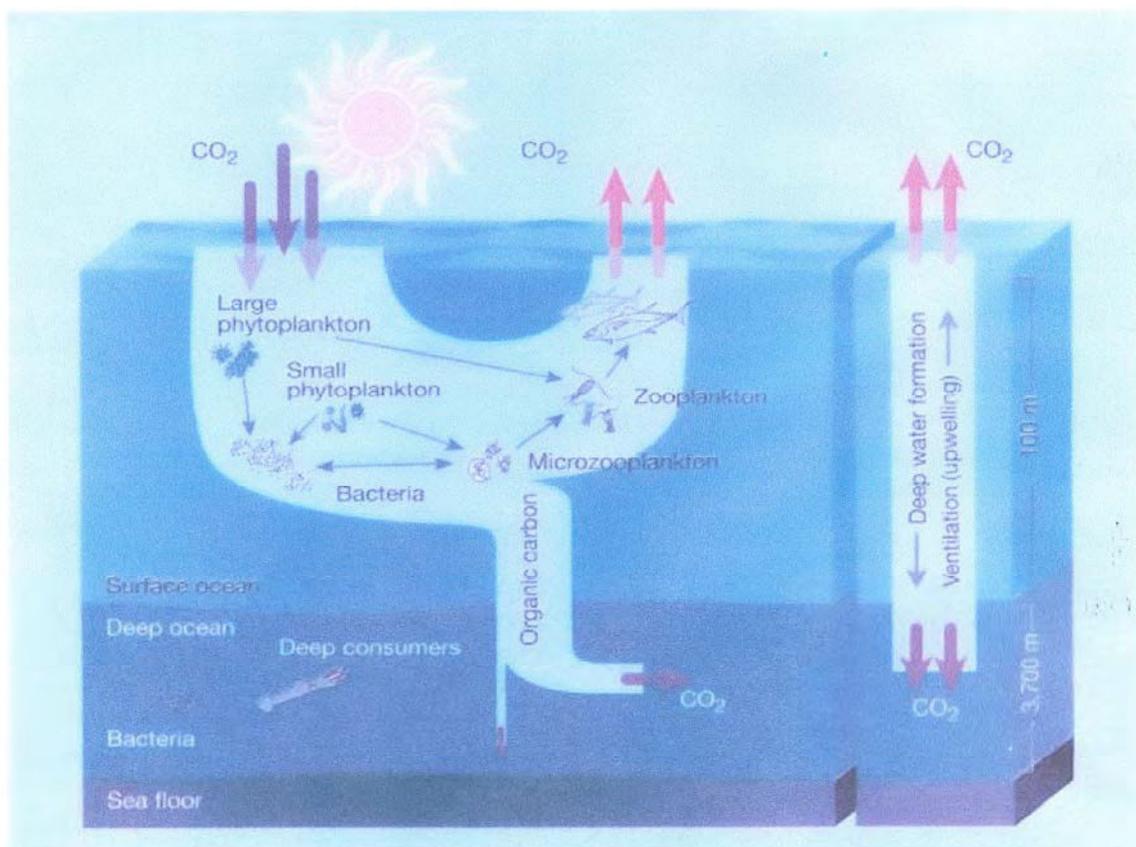


Figura 2.1. Ciclo del CO₂ mediado por la “bomba biológica”.

El área de Canarias ha sido considerado como un área oligotrófica (De León y Braun, 1973). Sin embargo, el reconocimiento de estructuras mesoescalares al sur de las islas, como remolinos inducidos por ellas y su interacción con la Corriente de Canarias, o la presencia de filamentos procedentes del afloramiento africano han dado lugar a valores de producción primaria impropios de un área oligotrófica (Aristegui *et al.*, 1989, 1994, 1997). Éste área es de gran interés al poseer un carácter de transición entre el sistema eutrófico del afloramiento africano y el sistema oceánico oligotrófico, y en ella se ha centrado el trabajo realizado.

Dado que la biomasa zooplanctónica depende de la predación y el crecimiento, los objetivos de esta tesis han sido:

1. El desarrollo de un nuevo índice de crecimiento para organismos planctónicos.
2. El establecimiento de una relación significativa entre la actividad de las enzimas aminoacil-ARNt sintetasas y la tasa de crecimiento del cladóceros *Daphnia magna*.
3. El análisis de las tasas de alimentación, respiración y crecimiento de poblaciones de copépodos en relación con las distintas estructuras mesoescalares presentes en el área de Canarias.
4. El análisis de datos de la bibliografía para encontrar una explicación a la variabilidad en abundancia epiplanctónica.
5. La comprobación de la existencia o no de un ciclo lunar en la biomasa zooplanctónica.
6. El análisis de la presión por predación que sufren las poblaciones del epiplancton por parte del mesozooplancton migrador diario.
7. El reconocimiento de los factores (físicos y biológicos) que afectan a la estructura y desarrollo de las comunidades marinas planctónicas en aguas de las Islas Canarias.
8. La aplicación de éstos factores al desarrollo de modelos que expliquen la variabilidad de la biomasa, desde el marco de la oceanografía biológica.

Referencias

- Angel, M.V. (1985) Vertical migrations in the oceanic realm: Possible causes and probable effects. In Migration: Mechanisms and adaptative significance. (M.A. Rankin ed.) *Contr. Mar. Sci. (Suppl.)* 27: 45-70.
- Aristegui, J., S. Hernández-León, M. Gómez, L. Medina, A. Ojeda y S. Torres (1989) Influence of the north trade winds on the biomass and production of neritic plankton around Gran Canaria island. In: Topics in Marine Biology. (J.D. Ros ed.) *Sci. Mar.* 53 (2-3): 223-229.
- Aristegui, J., P. sangrá, S. Hernández-León, M. Cantón, A. Hernández-Guerra y J.L. Kerling (1994) Island-induced eddies in the Canary Islands. *Deep-Sea Res.* 41 (10): 1509-1525.
- Aristegui, J., P. Tett, A. Hernández-Guerra, G. Basterretxea, M.F. Montero, K. Wild, P. Sangrá, S. Hernández-León, M.Cantón, J.A. García-Braun, M. Pacheco y E.D. Barton (1997) The influence of island-generated eddies on chlorophyll distribution: a study of mesoscale variation around Gran Canaria. *Deep-Sea Res.* 44: 71-96.
- Dawidowicz, P., J. Pijanowska y K. Ciechomski (1990) Vertical migration of *Chaoborus* larvae induced by the presence of fish. *Limnol. Oceanogr.* 35: 1631-1637.
- De León y Braun, A.R. y J.G. Braun (1973) Ciclo anual de la producción primaria y su relación con los nutrientes en las aguas de Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 167: 3-24.
- Etheridge, D.M., Steele, L.P., Langenfelds, R.L. y Francey, R.J. (1996) Natural and anthropogenic changes in atmospheric CO₂ over the last 1000 years from air in Antarctic ice and firm. *J. Geophys. Res.* 101: 4115-4128.

Falkowski, P.G. y C. Wilson (1992) Phytoplankton productivity in the North Pacific ocean since 1900 and implications for absorption of anthropogenic CO₂. *Nature* **358**: 741-743.

Fowler, S.W. y G.A. Knauer (1986) Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through the water column. *Prog. Oceanogr.* **16**: 147-194.

Frost, B.W. (1988) Variability and posible adaptive significance of diel vertical migration in *Calanus pacificus*, a planktonic marine copepod. *Bull. Mar. Sci.* **43**: 675-694.

Holmén, K. (2000) The global carbon cycle. In: *Earth System Science*. Academic Press Limited. p. 282-321.

Laval, Ph., J.C. Braconnot, C. Carre, J. Goy, P. Morand y C.E. Mills (1989) Small scale distribution of macroplankton and microplankton in the Ligurian Sea (Mediterranean Sea) as observed from the manned submersible Cyana. *J. Plankton Res.* **11**: 665-685.

Longhurst, A. (1976) Interactions between zooplankton and phytoplankton profiles in the eastern tropical Pacific Ocean. *Deep-Sea Res.* **23**: 729-754.

Longhurst, A., S. Sathyendranath, T. Platt y C. Caverhill (1995) An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *J. Plankton Res.* **17**(6): 1245-1271.

Sameoto, D.D. (1984) Environmental factors influencing diurnal distribution of zooplankton and ichthyoplankton. *J. Plankton Res.* **6**: 767-792.

Sundquist, E.T. (1993) The global carbon dioxide budget. *Science* **259**: 934-941.

Youngbluth, M.J. (1976) Vertical distribution and diel migration of euphausiids in the central region of the California current. *Fish. Bull.* **74**: 925-936.

Zaret, T.M. y J.S. Suffern (1976) Vertical migration as a predator avoidance mechanism. *Limnol. Oceanogr.* **21**: 804-813.

Capítulo 2: Actividad de las enzimas aminoacil-ARNt sintetasas como índice de crecimiento en *Daphnia magna*.

Resumen

Un método simple, no radioactivo, para el ensayo de la actividad de las enzimas aminoacil-ARNt sintetasas ha sido desarrollado a partir del método de Chang *et al.* (1984) para ser aplicado en crustáceos planctónicos como índice indirecto de crecimiento. Existe una relación positiva altamente significativa entre la actividad de las enzimas aminoacil-ARNt sintetasas y el crecimiento somático en el cladóceros *Daphnia magna*.

Introducción

La medida del crecimiento en zooplancton marino tiene una gran importancia en el estudio de la ecología de poblaciones. El crecimiento nos permite estimar tasas de reclutamiento de especies zooplánctónicas y sus predadores (p. e. larvas de peces), observar la sensibilidad de los copépodos a cambios en el medio (temperatura, salinidad, calidad y cantidad de alimento...) y desarrollar modelos acoplando parámetros físicos y biológicos a fin de evaluar los impactos de la actividad antropogénica sobre la dinámica de poblaciones del zooplancton y sobre los distintos eslabones de la cadena alimenticia. Las medidas de crecimiento se utilizan para calcular la producción secundaria y los flujos biogeoquímicos en el mar.

Desde que el método básico para estimar crecimiento fue desarrollado basándose en aumentos de peso (Heinle 1966), muchos otros índices indirectos han sido establecidos. Han sido ampliamente utilizados métodos basados en la producción de huevos (Kjørboe y Johansen, 1986; Berggreen *et al.*, 1988; Uye y Sano, 1995) asumiendo que la tasa de producción de huevos por las hembras es equivalente a la tasa de crecimiento de los copepoditos, aunque algunos trabajos mostraron que esta equivalencia no era apropiada para todas las especies (Peterson *et al.*, 1991; Sáiz *et al.*, 1997). Otros métodos estimaron crecimiento en base al ratio ARN: ADN (Båmstedt y Skjoldal, 1976; Båmstedt, 1983) pero tenían baja sensibilidad posiblemente debida a su aplicación a poblaciones multiespecíficas (Dagg y Littlepage, 1972; Badouin y Scopa, 1975; Ota y Landry, 1984). Algunos trabajos han resuelto el inconveniente de determinar crecimiento a partir del contenido en ARN de copépodos adultos (Nakata, 1990; Nakata *et al.* 1994; Sáiz *et al.* 1998). Otra línea de investigación ha desarrollado varios índices indirectos de crecimiento basados en la medida de la actividad de

diferentes enzimas relacionadas con el metabolismo del crecimiento. El uso de métodos radioquímicos aumentó la precisión y sensibilidad de los ensayos. Entre ellos se encuentran el ensayo de la actividad de la enzima aspartato transcarbamilasa (ATC, Bergeron, 1990, 1992, 1993), la enzima nucleosidil difosfato quinasa (NDPK, Berges *et al.* 1990), la enzima fosfoquinasa (PK, Berges y Ballantyne, 1991), la enzima ADN polimerasa (Sapienza y Mague, 1979) y las enzimas de la síntesis de quitina (Carey, 1965; Horst 1981, 1983; Roff *et al.* 1994). Recientemente, han sido propuestas como índices de crecimiento la liberación (Oosterhuis, 2000) y degradación (Sastri y Roff, 2000) de quitobiasa, relacionada con el fenómeno de la muda.

Los métodos de producción de huevos son sencillos pero implican incubación de animales con un alto riesgo de mortalidad por manipulación y no son efectivos para determinar el crecimiento de estadios jóvenes. Por otro lado, los métodos que utilizan el ensayo de actividades enzimáticas o ratios ARN: ADN son altamente sensibles pero muy complejos para su uso rutinario.

Las aminoacil-ARNt sintetetasas (E.C. 6.1.1) (ARS) son las enzimas que catalizan la activación de los aminoácidos y la aminoacilación del ARN transferente (Novelli, 1967; Kisselev y Favorova, 1974; Schimmel y Söll, 1979), que es el primer paso de la síntesis de proteínas. La actividad de estas enzimas ha sido ampliamente estudiada utilizando aminoácidos marcados para ensayar su incorporación al ARN transferente (Deutscher, 1967; Anderson y Neidhart, 1972; Eigner y Lofffield, 1974; Nielsen y Haschemeyer, 1976; Garlick *et al.* 1980; Del Río y Heredia, 1983; Houlihan *et al.* 1986, entre otros). La actividad de las enzimas aminoacil-ARNt sintetetasas está relacionada con la síntesis de proteínas y, por tanto, con el crecimiento somático. En bacterias, Parker *et al.* (1974) mostraron que la tasa de síntesis proteica aumentaba cuando la actividad ARS era alta. Usando ^{14}C encontraron una relación positiva entre el

crecimiento y la actividad de las enzimas ARS. Además, un aumento de 2,5 veces en su actividad específica daba lugar a una tasa de crecimiento 7 veces mayor. Neidhart *et al.* (1975) y Johnson *et al.* (1977) hallaron que niveles altos de actividad ARS coincidían con elevadas tasas de crecimiento de levaduras. Han sido observadas relaciones positivas entre crecimiento y síntesis de proteínas en animales más complejos, como cefalópodos (Houlihan *et al.* 1990) y peces (Foster *et al.* 1992; Carter *et al.* 1993; Clemmensen, 1994). Asimismo, la inhibición de la síntesis proteica se consigue interrumpiendo la función de las enzimas ARS p. e. con didemnin B (SirDeshpande y Toogood, 1995) o la proteinasa de levadura yscB (Larrinoa y Heredia, 1991). Por tanto, la actividad de las enzimas aminoacil-ARNt sintetasas es un factor limitante en el inicio de la síntesis proteica.

Chang y colaboradores (1984) desarrollaron un ensayo espectrofotométrico continuo para la actividad de las enzimas aminoacil-ARNt sintetasas. Midieron la actividad de diferentes aminoacil-ARNt sintetasas obtenidas a partir de placenta humana, añadiendo ATP, metionina, arginina y ARN transferente después de consumir los aminoácidos endógenos. El método era sencillo y no utilizaba compuestos radiactivos, pero medían la actividad enzimática añadiendo sustratos. De esta forma registraron la actividad máxima potencial de las enzimas y no la debida a las condiciones fisiológicas de las células. Siguiendo este método utilizamos un espectrofotómetro y un kit de reactivos suministrado por Sigma, e introdujimos una variación en el método de Chang *et al.* (1984). Individuos completos fueron utilizados sin adición de sustratos con el fin de medir la actividad ARS debida a los aminoácidos endógenos. De este modo fue medida la capacidad para sintetizar proteínas que los individuos poseían en el medio, la cual reflejaba sus condiciones previas de alimentación y desarrollo. Con este método se pudo aproximar su crecimiento potencial

basándonos en sus propios recursos, y evitando la sobreestimación debida a las condiciones de saturación de sustratos (Newsholme y Crabtree, 1986; Espies y Roff, 1995). El presente trabajo muestra la relación encontrada entre el crecimiento en proteínas del cladóceros *Daphnia magna* y la actividad de sus enzimas aminoacil-ARNt sintetasas.

Métodos

Se cultivaron cohortes artificiales de *Daphnia magna* a 25° C utilizando diferentes concentraciones de *Selenastrum capricornutum* como alimento (0, 1.5 y 3·10⁵ células·ml⁻¹). Cada 24 horas se congelaron en nitrógeno líquido (-196° C) grupos de 15 a 30 individuos. Las muestras fueron homogeneizadas durante un minuto con tampón Tris-Cl (pH 7.8) mediante ultrasonidos y centrifugadas a 0° C. 250 :l del homogenizado crudo se mezclaron con 300 :l de agua Milli-Q y 200 :l de reactivo de pirofosfato (Sigma, P7275) en microcubetas de plástico para el espectrofotómetro. Las mezclas reactivas se mantuvieron 5 minutos a temperatura ambiente y posteriormente se introdujeron en el espectrofotómetro para leer durante 10 minutos el descenso en la absorbancia de la muestra a 340 nm a 37.5° C. Los componentes del reactivo de pirofosfato utilizan el PPi liberado por las enzimas aminoacil-ARNt sintetasas, durante la aminoacilación del ARNt, para reducir NADH. Esta reducción de NADH a NAD⁺ se refleja en una disminución de la absorbancia (ver detalles en Chang *et al.*, 1984). La tasa de disminución de la absorbancia a 340 nm (dA/min) se convirtió a PPi liberado con la ecuación:

$$\text{nmol PPi} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{ml muestra}^{-1} = (\text{dA/min} \cdot 10^3 \cdot 60) / (\text{Vrm} \cdot 6.22 \cdot 2) \quad (2.1)$$

donde V_{rm} es el volumen de la mezcla reactiva en ml, 6.22 es la absorptividad milimolar del NADH a 340 nm, y 2 es la relación de moles de 2-NADH oxidados por mol de pirofosfato consumido. El contenido proteico se analizó siguiendo el método de Lowry *et al.* (1951) modificado por Rutter (1967). Las tasas diarias de crecimiento se calcularon en base a la fórmula: $g = (\ln prot_2 - \ln prot_1) / t$ (Kimmerer y McKinnon, 1987).

Resultados y discusión

Las tasas de crecimiento diario y las actividades específicas de las enzimas ARS mostraron una variabilidad paralela a lo largo de los experimentos realizados (fig.2.1).

Aunque los picos de actividad ARS coincidieron o predijeron picos de crecimiento estructural, en algunos casos existió un retraso de uno o más días en la respuesta del crecimiento. Además, cuando la actividad ARS disminuyó el crecimiento también lo hizo pero no inmediatamente, los individuos podían seguir creciendo con una actividad ARS baja.

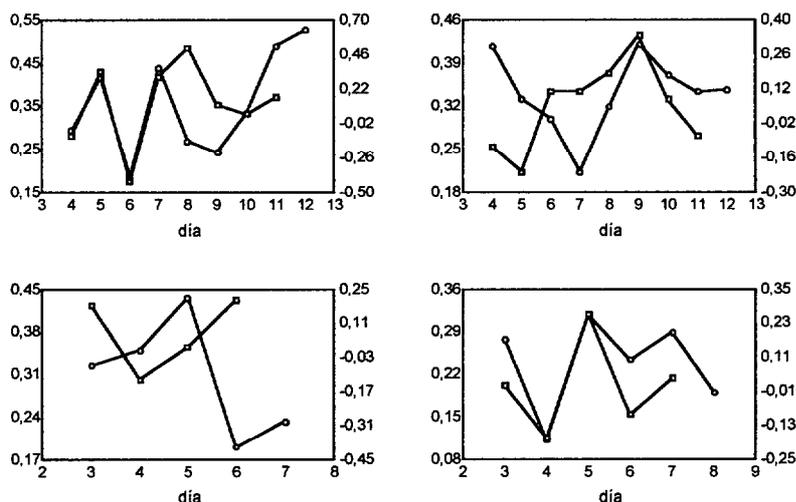


Figura 2.1. Variaciones de la actividad ARS específica en $nmol\ PPI \cdot mg\ prot^{-1} \cdot h^{-1}$ (líneas continuas, escala eje izquierdo) y el crecimiento diario en proteínas en d^{-1} (líneas discontinuas, escala eje derecho) durante el desarrollo de cuatro cultivos de *Daphnia magna*.

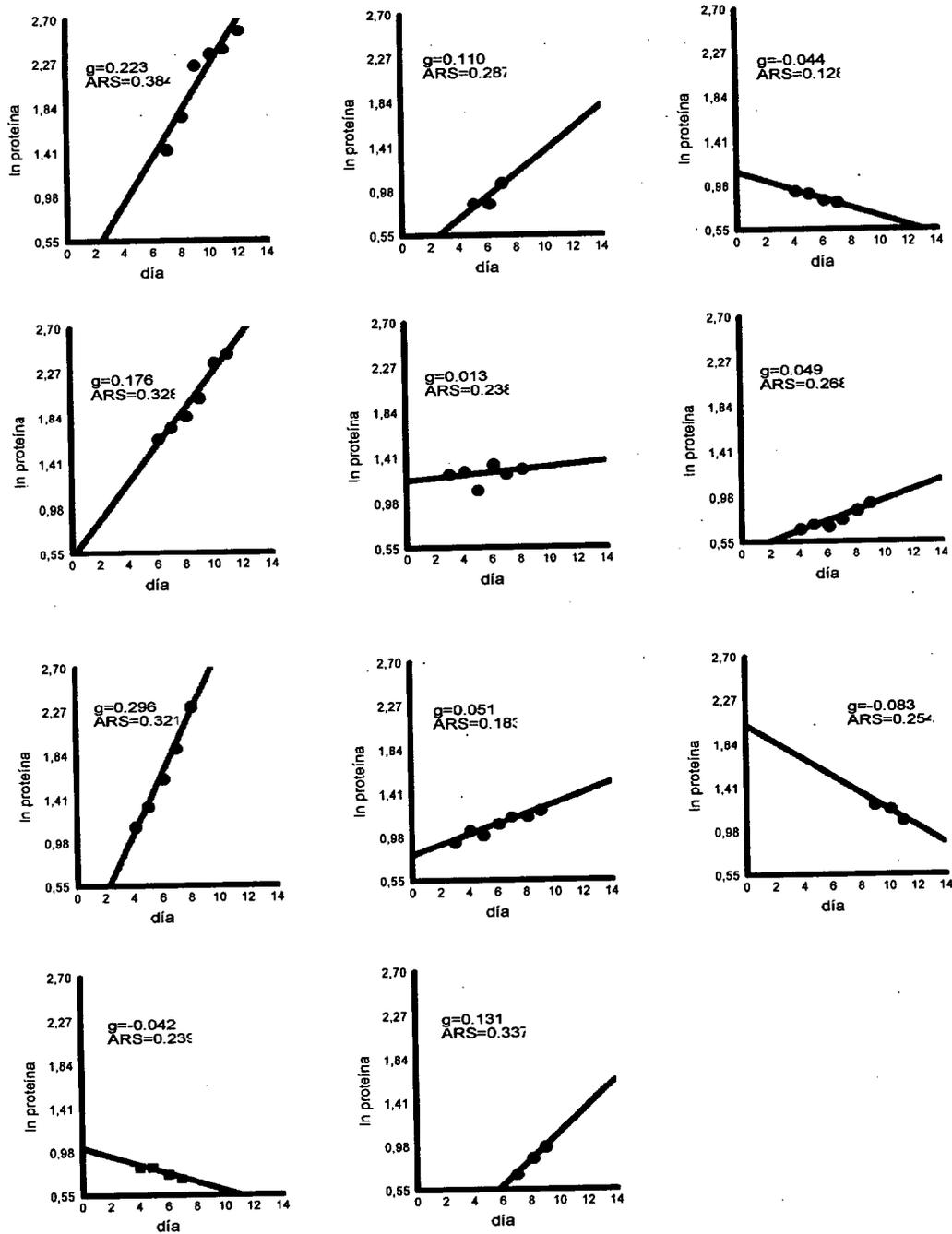


Figura 2.2. Ln del contenido proteico por individuo respecto al tiempo, tasas de crecimiento ($g =$ pendiente de la regresión del ln del contenido proteico, d^{-1}) y medias de la actividad ARS específica ($\text{nmol PPI} \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) de los periodos representados.

Las tasas de crecimiento de los individuos de la especie *Daphnia magna* mantenidos con distintas concentraciones de algas se calcularon como la pendiente del logaritmo neperiano (ln) del contenido en proteínas por individuo respecto al tiempo. Al tiempo, se hallaron los valores medios de actividad específica de las enzimas ARS para los mismos periodos en los que se calculó el crecimiento (fig.2.2).

Cada par de datos (tasa de crecimiento, media de la actividad ARS) se representó (fig.2.3), mostrando una correlación lineal altamente significativa ($r = 0.75$, $p < 0.01$) entre la tasa individual de crecimiento (d^{-1}) y su actividad ARS específica de proteínas ($nmol\ PPI \cdot mg\ prot^{-1} \cdot h^{-1}$); dada por la ecuación:

$$\text{Crecimiento} = -0.2487 + 1.2192 \cdot \text{actividad ARS específica} \quad (2.2)$$

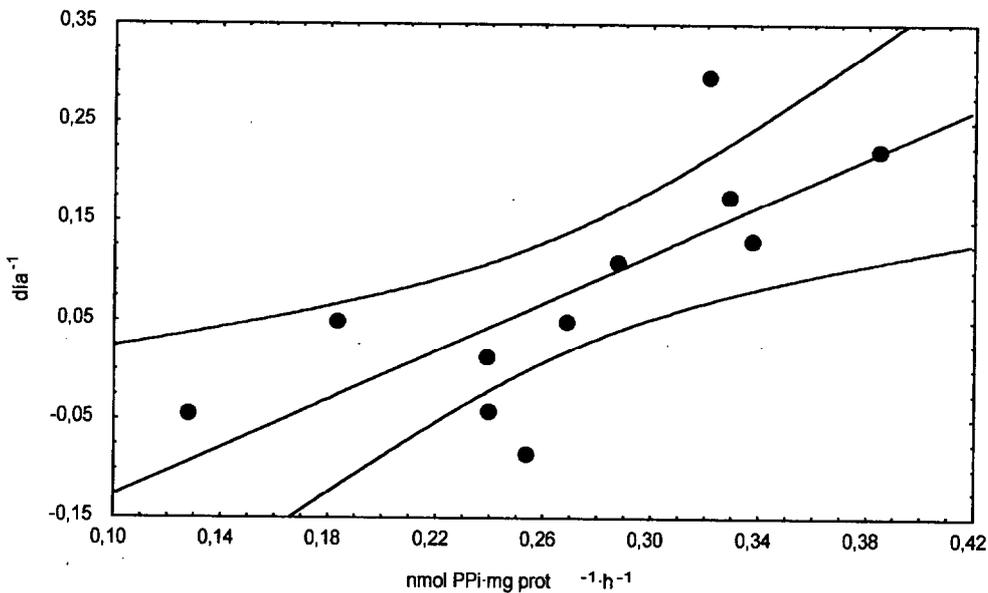


Figura 2.3. Correlación significativa entre la tasa de crecimiento y la actividad ARS específica del cladócero *Daphnia magna* ($r = 0.75$, $p = 0.008$; líneas discontinuas: 95% de confianza).

El desacople entre las variaciones de la actividad de las enzimas aminoacil-ARNt sintetasas y el aumento o disminución del contenido proteico podría ser explicado por los numerosos pasos que transcurren desde la aminoacilación del ARN transferente, al principio de la síntesis proteica, hasta que se refleja como crecimiento somático de los individuos. Entre estos pasos hemos de incluir la capacidad del ARNt aminoacilado de proseguir la síntesis de proteínas a través de los ribosomas aunque las enzimas ARS hayan disminuido su actividad. Por otro lado, un incremento en la actividad ARS acoplado a un aumento en la tasa de síntesis de proteínas no necesariamente se verá reflejado en un aumento de biomasa ya que el recambio de proteínas, también llamado “turnover”, implica biosíntesis de proteínas pero no siempre crecimiento somático de los individuos. A pesar del mencionado desacople entre la tasa de crecimiento y la actividad de las enzimas ARS, el crecimiento de una población podría ser determinado si se hace un muestreo tres o cuatro días seguidos y se aplica la media de sus actividades ARS a la ecuación dada para cada especie.

El índice propuesto posee las ventajas de un ensayo enzimático, como son la gran precisión y replicabilidad, y estar basado en la biomasa específica de los individuos. Además, este método resuelve los inconvenientes de ensayos enzimáticos previos aplicados al zooplancton ya que es un método no radioactivo de simple desarrollo que puede llevarse a cabo en el mismo buque a lo largo de una campaña oceanográfica. Es importante destacar que en estos ensayos no se añadieron sustratos, de esta forma la actividad ARS dependía exclusivamente de la historia de vida de los individuos capturados. Así, con este método medimos la actividad fisiológica de las enzimas, minimizando las diferencias entre las tasas observadas *in vivo* e *in vitro* (Packard *et al.*, 1971). Se necesita proseguir con las investigaciones a fin de establecer

una relación válida entre la actividad de las enzimas aminoacil-ARNt sintetetas y el crecimiento del principal grupo zooplanctónico, los copépodos.

Referencias

Anderson, J.J. y Neidhart, F.C. (1972) Unusual valyl-transfer ribonucleic acid synthetase mutant of *Escherichia coli*. *J.Bacteriol.* **109**: 307-314.

Badouin, M.F. y Scopa, P. (1975) The determination of nucleic acids in freshwater plankton and its ecological implications. *Freshwater Biol.* **5**: 115-120.

Båmstedt, U. (1983) RNA concentration in zooplankton: Seasonal variation in boreal species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **11**: 291-297.

Båmstedt, U. y Skjoldal, H.R. (1976) Studies on the deep-water pelagic community of Korsfjorden western Norway. Adenosine phosphates and nucleic acids in *Euchaeta norvegica* (Copepoda) in relation to its life cycle. *Sarsia* **60**: 63-80.

Båmstedt, U. y Skjoldal, H.R. (1980) RNA concentration of zooplankton: relationship with size and growth. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 304-316.

Bergeron, J.-P.R. (1983) Approche systematique des potentialités de production et de l'activité sexuelle de la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* L.). Premiers secondaire pelagique: l'évolution printaniere en province neritique. *Oceanol. Acta*. Proc. 17th European Mar. Biol. Symp. Brest, France. 15-19.

Bergeron, J.-P.R. (1986) Approche systematique des potentialités de production secondaire pelagique: inferences de fluctuations interannuelles. *Oceanol. Acta.* **9**: 291-303.

Bergeron, J.-P.R. (1990) Activité de l'aspartate transcarbamylyase et variations temporelles de biomasses des systèmes mesozooplanctoniques en province neritique tempérée. *C.R. Acad. Sci. Paris* t.310, Serie III, pp. 495-502.

Bergeron, J.-P.R. (1992) Variabilité hydrobiologique et productivité secondaire pelagique: une approche par mesure de l'activité de l'aspartate transcarbamylyase. *ICES Mar. Sci. Symp.* **195**: 260-267.

Bergeron, J.-P.R. (1993) Aspartate transcarbamylyase du mesozooplancton de la sole: les conditions d'une approche systématique en Manche. *Oceanol. Acta* **16**: 677-686.

Berges, J.A., y Ballantyne, J.S. (1991) Size-scaling of whole-body maximal enzyme activities in aquatic crustaceans. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**: 2385-2394.

Berges, J.A., Roff, J.C. y Ballantyne, J.S. (1990) Relationships between body size, growth rate and maximal enzyme activities in the brine shrimp, *Artemia franciscana*. *Biol. Bull.* **179**: 287-296.

Bergreen, U., Hansen, B., y Kiørboe, T. (1988) Food size spectra, ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development: Implications for determination of copepod production. *Mar. Biol.* **99**: 341-352.

Carey, F.G. (1965) Chitin synthesis *in vitro* by crustacean enzymes. *Comp. Biochem. Physiol.* **16**: 155-158.

Carter, C.G., Houlihan, D.F., Buchanan, B. y Mitchell, A.I. (1993) Protein-nitrogen flux and protein growth efficiency of individual Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Fish Physiol. Biochem.* **12**: 305-315.

Chang, G., Pan, F., Lin, Y. y Wang, H. (1984) Continuous spectrophotometric assay for aminoacyl-tRNA synthetases. *Anal. Biochem.* **142**: 369-372.

Clemmesen, C. (1994) The effect of food availability, age or size on the RNA/DNA ratio of individually measured herring larvae: Laboratory calibration. *Mar. Biol.* **118**: 377-382.

Dagg, M. y Littlepage, J.L. (1972) Relationships between growth rate and RNA, DNA, protein and dry weight in *Artemia salina* and *Euchaeta elongata*. *Mar. Biol.* **17**: 162-170.

Del Rio, J.M. y Heredia, C.F. (1983) Identification of an apparent aminoacyl-tRNA synthetase activator factor as tRNA nucleotidyltransferase. *Molec. Cel. Biochem.* **50**: 101-106.

Deutscher, M.P. (1967) Rat liver glutamyl ribonucleic acid synthetase. *J. Biol. Chem.* **25**: 1123-1131.

Eigner, E.A. y Lofffield, R.B. (1974) In *Methods in Enzymology* (Grossman, L. and Moldave, K), pp. 601-619. Academic Press, New York.

Espie, P.J. y Roff, J.C. (1995) Characterization of chitobiase from *Daphnia magna* and its relation to chitin flux. *Physiol. Zool.* **68**: 727-748.

Foster, A.R., Houlihan, D.F., Hall, S.J. y Burren, L.J. (1992) The effects of temperature acclimation on protein synthesis rates and nucleic acid content of juvenile cod (*Gadus morhua* L.). *Can. J. Zool.* **70**: 2095-2102.

Garlick, P.J., McNurlan, M.A. y Preedy, V.R. (1980) A rapid and convenient technique for measuring the rate of protein synthesis in tissues by injection of [3H]phenylalanine. *Biochem. J.* **192**: 719-723.

Heinle, D. (1966) Production of calanoid copepod, *Acartia tonsa*, in Patuxent River estuary. *Chesapeake Sci.* **7**: 59-74.

Horst, M.N. (1981) The biosynthesis of crustacean chitin by a microsomal enzyme from larval brine shrimp. *J. Biol. Chem.* **256**: 1412-1419.

Horst, M.N. (1983) The biosynthesis of crustacean chitin. Isolation and characterisation of polyprenol-linked intermediates from brine shrimps microsomes. *Arch. Biochem. Biophys.* **223**: 254-263.

Houlihan, D.F., McMillan, D.N. y Laurent, P. (1986) Growth rates, protein synthesis, and protein degradation rates in rainbow trout: effects of body size. *Physiol. Zool.* **59**: 482-493.

Houlihan, D.F., Hall, S.J., Gray, C. y Noble, B.S. (1988) Growth rates and protein turnover in Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **45**: 951-964.

Houlihan, D.F., McMillan, D.N., Agnisola, C., Trara Genoino, I. y Foti, L. (1990) Protein synthesis and growth in *Octopus vulgaris*. *Mar. Biol.* **106**: 251-259.

Johnson, R.C., Vanatta, P.R. y Fresco, J.R. (1977) Metabolic regulation of Aminoacyl-tRNA synthetase biosynthesis in bakers' yeast. *J. Biol. Chem.* **252**: 878-882.

Kimmerer, W.J. y McKinnon, A.D. (1987) Growth, mortality and secondary production of the copepod *Acartia tranteri* in Westernport Bay, Australia. *Limnol. Oceanogr.* **32**: 14-28.

Kjørboe, T. y Johansen, K. (1986) Studies of larval herring (*Clupea harengus* L.) patch in the Buchan area. 4. Zooplankton distribution and productivity in relation to hydrographic structures. *Dana* **6**: 37-51.

Kisselev, L.L. y Favorova, O.O. (1974) Aminoacyl-tRNA synthetases: Some recent results and achievements. *Adv. Enzymol.* **40**: 141-238.

Larrinoa, I.F. y Heredia, C.F. (1991) Yeast proteinase yscB inactivates the leucyl tRNA synthetase in extracts of *Saccharomyces cerevisiae*. *Biochim. Biophys. Acta* **1073**: 502-508.

Lowry, P.H., Rosenbrough, N.J., Farr, A.L. y Randall, R.J. (1951) Protein measurement with a Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* **193**: 265-275.

Nakata, K. (1990) Abundance of nauplii and protein synthesis activity of adult female copepods in the Kuroshio Front during the Japanese sardine spawning season. *J. Oceanogr. Soc. Japan* **46**: 219-229.

Nakata, K., Nakano, H. y Kikuchi, H. (1994) Relationships between egg productivity and RNA/DNA ratio in *Paracalanus* sp. in the frontal waters of the Kuroshio. *Mar. Biol.* **119**: 591-596.

Neidhart, F.C., Parker, J. y McKeever, W.G. (1975) Function and regulation of aminoacyl-tRNA synthetases in prokaryotic and eukaryotic cells. *Ann.Rev.Microbiol.* **29**: 215-250.

Newsholme, E.A. y Crabtree, B. (1986) Maximum catalytic activity of some key enzymes in provision of physiologically useful information about metabolic fluxes. *J. Exp. Zool.* **239**: 159-167.

Nielsen, J.B. y Haschemeyer, A.E.V. (1976) Phenylalanyl-tRNA synthetases of rat liver: differential effects of thyroid hormone. *Biochemistry* **15**: 348-355.

Novelli, G.D. (1967) Amino acid activation for protein synthesis. *Ann. Rev. Biochem.* **36**: 449-484.

Oosterhuis, S.S., Baars, M.A. y Klein Breteler, W.C.M. (2000) Release of the enzyme chitinase by the copepod *Temora longicornis*: characteristics and potential tool for estimating crustacean biomass production in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **196**: 195-206.

Ota, A.Y. y Landry, M.R. (1984) Nucleic acids as growth rate indicators for early developmental stages of *Calanus pacificus* Brodsky. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **80**: 147-160.

Packard, T.T., Healy, M.Y. y Richards, F.A. (1971) Vertical distribution of the activity of the respiratory electron transfer system in marine plankton. *Limnol. Oceanogr.* **16**: 60-69.

Parker, J., Flashner, M., McKeever, W.G. y Neidhart, F.C. (1974) Metabolic regulation of the arginyl and valyl transfer ribonucleic acid synthetases in bacteria. *J. Biol. Chem.* **249**: 1044-1053.

Peterson, W.T., Tiselius, P. y Kiørboe, T. (1991) Copepod egg production, moulting and growth rates, and secondary production, in the Skagerrak in August 1988. *J. Plankton Res.* **13**: 131-154.

Roff, J.C., Kroetsch, J.T. y Clarke, A.J. (1994) A radiochemical method for secondary production in planktonic crustacea based on rate of chitin synthesis. *J. Plankton Res.* **16**: 961-976.

Rutter, W.J. (1967) In *Methods in developmental biology* (Wilt, F. H. and Wessels, N. K.), pp. 671-684. Crowell Co., New York.

Saiz, E., Calbet, A., Trepas, I., Irigoien, X. y Alcaraz, M. (1997) Food availability as a potential source of bias in the egg production method for copepods. *J. Plankton Res.* **19**: 1-14.

Saiz, E., Calbet, A., Fara, A. y Berdalet, E. (1998) RNA content of copepods as a tool for determining adult growth rates in the field. *Limnol. Oceanogr.* **43**: 465-470.

Sapienza, C. y Mague, T.H. (1979) DNA polymerase activity and growth rates in *Artemia salina* nauplii. *Limnol. Oceanogr.* **24**: 572-576.

Sastri, A.R. y Roff, J.C. (2000) Rate of chitinase degradation as a measure of development rate in planktonic Crustacea. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **57**: 1965-1968.

Schimmel, P.R. y Söll, D. (1979) Aminoacyl-tRNA synthetase: General features and recognition of tRNAs. *Ann. Rev. Biochem.* **48**: 601-648.

SirDeshpande, B.V. y Toogood, P.L. (1995) Mechanism of protein synthesis inhibition by didemnin B *in vitro*. *Biochemistry Wash.* **34**: 9177-9184.

Uye, S. y Sano, K. (1995) Seasonal reproductive biology of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **118**: 121-128.

Capítulo 3: El efecto de los filamentos de un afloramiento y de remolinos inducidos por islas sobre los índices de alimentación, respiración y crecimiento en copéodos.

Resumen

La distribución vertical (0-200 m) y horizontal de dos especies de copéodos calanoideos (*Scolecithrix danae* y *Scottocalanus sp.*) fue estudiada en relación con las estructuras físicas presentes aguas de las Islas Canarias durante el verano de 1999. En esta zona de transición entre el noroeste de África y el océano, se analizaron la biomasa zooplanctónica y los índices de alimentación (fluorescencia en el tracto digestivo), metabolismo (actividad del sistema de transferencia de electrones, ETS) y crecimiento estructural (actividad de las enzimas aminoacil-ARNt sintetetasas, ARS) a través del filamento procedente de un afloramiento, de un remolino ciclónico y de tres remolinos anticiclónicos inducidos por las islas en aguas al sur de Canarias. Encontramos que la hidrografía tiene una gran influencia sobre las poblaciones estudiadas, incrementando su desarrollo mediante la advección y retención de aguas frías ricas en clorofila hacia el océano. *Scolecithrix danae* presentó tasas máximas en los remolinos anticiclónicos y en los límites de las aguas afloradas. Sin embargo, la fluorescencia en el tracto digestivo fue dos veces mayor dentro de los filamentos que en aguas circundantes. No encontramos *Scottocalanus sp.* fuera del área de afloramiento, exceptuando los filamentos advectados dentro de los cuales estos organismos alcanzaron aguas oceánicas. La zona del frente entre el remolino ciclónico y uno anticiclónico dio lugar a los valores máximos de actividad ARS para ambas especies.

Introducción

La distribución y desarrollo de las poblaciones de zooplancton depende principalmente de factores físicos. Las condiciones ambientales afectan al zooplancton directa (p.e. temperatura, salinidad, fenómenos a mesoescala, iluminación) e indirectamente, al afectar a la abundancia y distribución de sus fuentes de alimento (p.e. microplancton y fitoplancton). Los factores bióticos y abióticos, y cómo afectan a las comunidades zooplanctónicas, han sido estudiados debido a la importancia que el zooplancton puede tener en las fluctuaciones de los stocks de peces.

Uno de los principales objetivos de la investigación actual en oceanografía (GLOBEC, 2000) es determinar las relaciones entre el medio ambiente y el zooplancton. Han sido propuestas desde comienzos del siglo XX, hipótesis de la determinación planctónica del mantenimiento de las pesquerías (Hjort, 1914; Ricker y Foerster, 1948; Cushing, 1972, 1996; Horwood *et al.*, 2000). Se concluyó que la investigación sobre reclutamiento debería ser dirigida hacia el estudio de las comunidades de plancton marino. Algunos hábitats clave tienen especial interés al presentar estructuras hidrológicas como afloramientos, frentes, remolinos,..., en los cuales los peces y/ u otros niveles tróficos mayores pueden enriquecerse debido al incremento del zooplancton.

Para determinar de qué modo estas estructuras afectan a la poblaciones de zooplancton fueron seleccionadas dos especies clave de copépodos debido a su abundancia en el área de estudio: *Scolecithrix danae* y *Scottocalanus sp.*

Las especies del género *Scolecithrix* son calanoideos marinos epipelágicos y se encuentran en todos los océanos tropicales y subtropicales (Grice, 1961; Boucher, 1982; Schulz, 1982; Vives, 1982; Gopalakrishnan y Saraladevi, 1995; Hasset y Boehlert,

1999), siendo típicos de aguas centrales oceánicas donde la salinidad es estable (Gopalakrishnan y Saraladevi, 1995). Es la especie dominante de la familia Scolecithricidae en el océano Índico (Gopalakrishnan y Saraladevi, 1995). En aguas de las Islas Canarias se distribuyen desde la superficie hasta los 200 m de profundidad (Vives, 1982). A pesar de la amplia distribución de este género ha sido menos estudiado que otros en aguas atlánticas debido a su relativa baja abundancia, p. e. 0.24% del total de copépodos en la Bahía Discovery, Jamaica (Webber y Roff, 1995). En ese estudio, esta especie fue clasificada como perenne (permaneciendo más de 11 meses al año) entre 0 y 200 m. Aunque puede ser nerítica (Vives, 1982), su abundancia tiende a decrecer del océano hacia la costa (Hasset y Boehlert, 1999). Los individuos que habitan en la zona eufótica presentan una ligera migración vertical (Gopalakrishnan y Saraladevi, 1995), son omnívoros comedores de partículas (Hayward, 1980; Turner, 1986) y han sido encontrados reproduciéndose en áreas de afloramiento en el mar de Arabia durante sendos monzones SO y NE (Smith *et al.*, 1998).

Por otro lado, *Scottocalanus sp.* es un gran copépodo presente en aguas oceánicas (Boucher, 1982; Schulz, 1982; Vives, 1982; Hillmann-Kitalong, 1990; Webber y Roff, 1995; Mulyadi, 1998). En la corriente de Canarias se hallan entre 100 y 1000 m de profundidad (Vives, 1982). Su biomasa representó un 0,02% de la abundancia de los copépodos de Jamaica, siendo clasificado como efímero entre 60 y 200 m. (Webber y Roff, 1995). Poseen setas quimiosensoras para seleccionar alimento (Nishida y Ohtsuka, 1997) y fue sugerido que la población existente a 560 m de profundidad en Hawai debe ser una importante fuente de carbono, nitrógeno y bacterias en profundidad (Hillmann- Kitalong, 1990).

La importancia de la hidrología sobre estas dos especies de copépodos fue estudiada en diferentes situaciones ambientales: a) Aguas estratificadas, b) Área de

afloramiento, c) A través de un remolino ciclónico y diferentes remolinos anticiclónicos que aparecen recurrentemente inducidos por la corriente de Canarias a su paso por el Archipiélago (Aristegui *et al.*, 1994, 1997) y, d) A través de filamentos procedentes del área de afloramiento.

En este trabajo se analiza la forma en que la hidrología controla la distribución de las poblaciones de mesozooplankton, y cómo afectan a la alimentación (fluorescencia en el tracto digestivo, Mackas y Bohrer, 1976), al metabolismo (actividad del sistema de transferencia de electrones (ETS), Packard, 1971; King y Packard, 1978; Owens y King, 1975 y otros) y al crecimiento (actividad de las enzimas aminoacil-ARNt sintetasas (ARS), modificado de Chang *et al.*, 1984) de las especies clave seleccionadas.

Métodos

Desde el 5 hasta el 27 de agosto de 1999, se muestrearon 40 estaciones entre el afloramiento del noroeste africano y el sur de la isla de Tenerife (fig.3.1), a bordo del buque oceanográfico BIO-Hespérides, utilizando una red de plancton Longhurst-Hardy Plankton Recorder (200 :m de malla).

El transecto 1 fue realizado desde el suroeste de Tenerife hasta la costa africana; el transecto 2 desde el sureste de Fuerteventura hacia África; los transectos 3a, 3b, 4, 5 y 6 se dispusieron atravesando filamentos derivados del afloramiento africano; y el transecto 7 fue desde el borde hacia el centro de un remolino anticiclónico situado al sur de Gran Canaria al final de la campaña. Se utilizó un CTD MKIII para la obtención de perfiles de alta resolución de temperatura, conductividad, fluorescencia y profundidad en los diferentes transectos (figs.3.2,3.3).

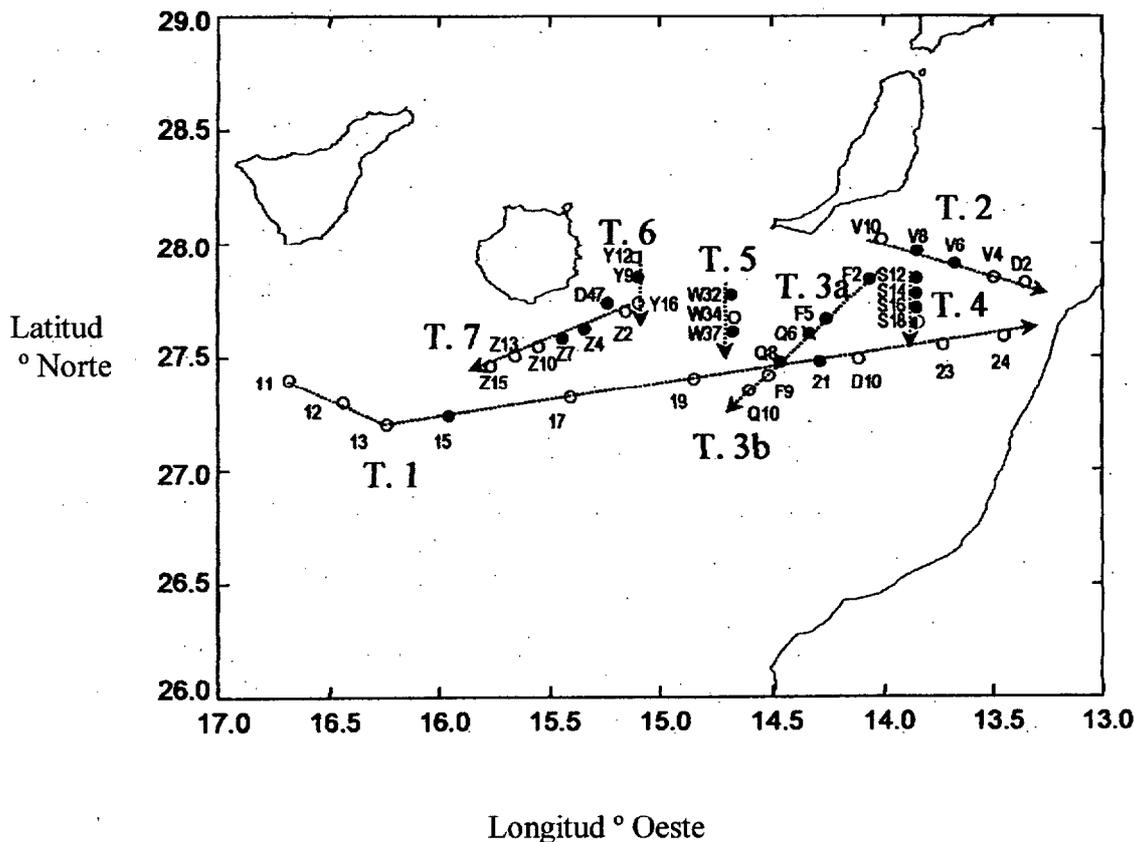


Figura 3.1. Localización de los transectos realizados con la red LHPR (círculos negros= estaciones de noche, círculos blancos= estaciones de día).

Las muestras se recogieron de 0 a 200 m a una velocidad de 3-4 nudos. Cada lance contenía unas 15 muestras correspondientes a diferentes capas, separadas cada 10 a 30 metros de profundidad. El volumen de agua filtrada estuvo en el rango de 5 a 43 m³. A bordo se seleccionaron individuos de las dos especies más abundantes de copépodos: *Scolecithrix danae* y *Scottocalanus sp.* Se recogieron de las muestras y se congelaron en nitrógeno líquido a -196° C hasta la realización de los análisis de laboratorio.

Antes de los ensayos las muestras se homogenizaron con tampón fosfato (0.05M PO₄). El contenido proteico de las muestras se midió siguiendo una variante del método

de Lowry (Lowry *et al.*, 1951) ajustada para microanálisis por Rutter (1967), usando suero de albúmina bovina (BSA) como estándar.

La fluorescencia en el tracto digestivo se midió a partir de los homogeneizados crudos. Los pigmentos se extrajeron en 10 ml de acetona al 90% durante 24 horas a -20° C. y la fluorescencia se ensayó en un fluorómetro antes y después de acidificar los extractos (HCl 10%). Los pigmentos del tracto se calcularon con las ecuaciones de Strickland y Parsons (1972), modificadas por Parsons (1984) y Hernández-León *et al.* (2001a).

La actividad ETS se ensayó utilizando el método de Packard (1971) y modificado por Owens y King (1975), Kenner y Ahmed (1975), y Gómez *et al.* (1996). Detalles sobre el procedimiento pueden verse en el trabajo de Hernández-León y Gómez (1996). La actividad ETS se corrigió para la temperatura *in situ* a cada profundidad utilizando la ecuación de Arrhenius y una energía de activación de $15 \text{ Kcal}\cdot\text{mol}^{-1}$ dada por Packard *et al.* (1975).

La actividad ARS se midió usando el método de Chang *et al.* (1984) modificado por la autora. Determinamos la reducción de NADH debido a la liberación de PPI durante la aminoacilación del ARNt, en el inicio de la síntesis proteica, utilizando reactivo de pirofosfato de Sigma. La tasa de disminución de la absorbancia de la mezcla de reacción a 340 nm (dA/min) fue convertida a PPI liberado mediante la ecuación:

$$\text{nmoles PPI}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{ml}^{-1} = \text{dA}/\text{min} \cdot F \quad (3.1)$$

donde F es un factor que depende del volumen de la mezcla de reacción y que incluye la absorbancia milimolar del NADH a 340 nm y la relación de moles de 2-NADH oxidados por moles de pirofosfato consumidos.

Resultados

Hidrología

Encontramos diferentes estructuras mesoescalares definidas por las isóneas de temperatura, salinidad y fluorescencia: En el transecto 1, desde el sur de Tenerife hacia la costa africana, encontramos un remolino anticiclónico (A1, fig.3.2), en el límite oeste del área de estudio, definido por el claro hundimiento de las isotermas en los primeros 225 metros. Éste se hallaba ligado a un remolino ciclónico inducido por la isla de Gran Canaria, caracterizado por el bombeo de agua hacia la superficie. Continuando hacia el este encontramos una zona típica de agua estratificada que terminaba en la zona de afloramiento fuera de la costa de África (fig.3.2). Las aguas afloradas fueron empujadas por acción del viento, formando un filamento rico en clorofila que alcanzó a la isla de Gran Canaria. Los transectos 3a, 3b, 4, 5 y 6 atravesaron filamentos derivados del afloramiento (fig.3.1). Al final de la campaña, se formó un remolino anticiclónico (A2) al sur de Gran Canaria (fig.3.3a). Finalmente, encontramos un remolino anticiclónico (A3) al sur de la isla de Fuerteventura, en el inicio del transecto 2 (fig.3.3b).

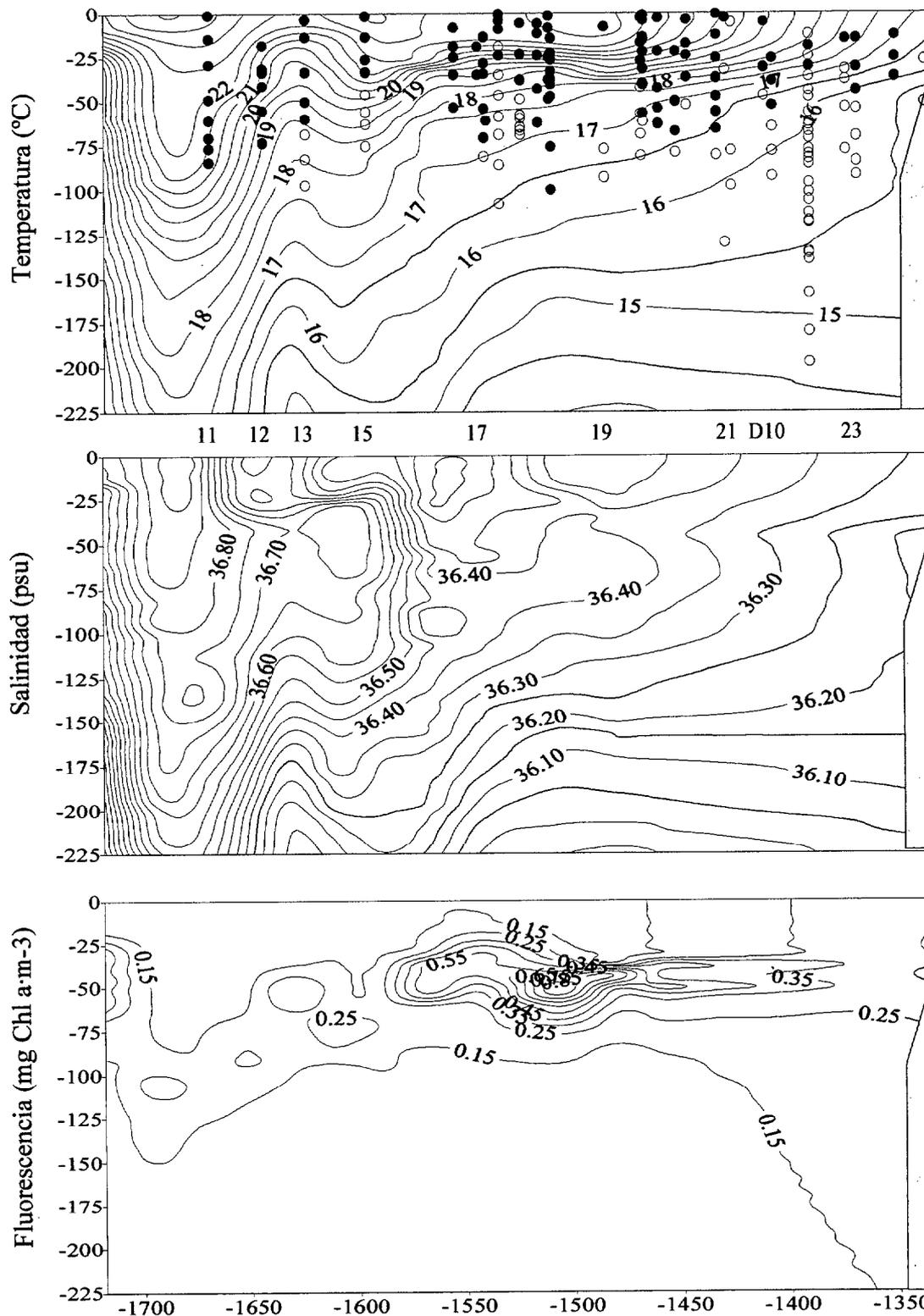


Figura 3.2. Perfiles verticales de CTD de temperatura (°C), salinidad (psu) y fluorescencia (mg Chl a·m⁻³) a lo largo del transecto 1. Localización de *Scolecithrix danae* (círculos negros) y *Scottocalanus sp.* (círculos blancos).

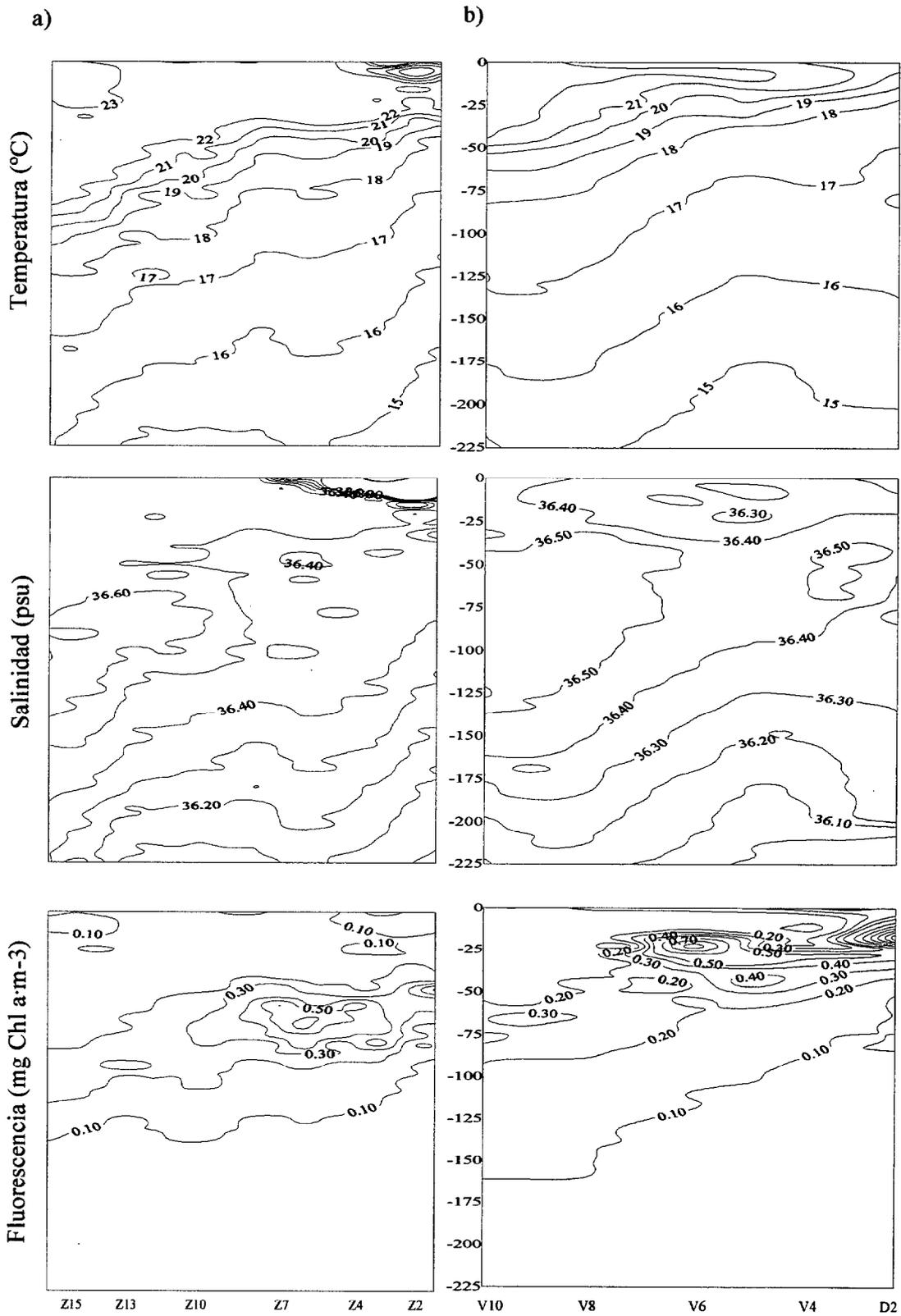


Figura 3.3. Perfiles verticales de CTD de temperatura ($^{\circ}\text{C}$), salinidad (psu) y fluorescencia ($\text{mg Chl a}\cdot\text{m}^{-3}$) a lo largo de: a) transecto 7 y b) transecto 2.

Zona estratificada

La distribución vertical de biomasa de las dos especies de copépodos seleccionadas para el estudio mostraron un patrón claramente distinto (fig.3.2a). *Scolecithrix danae* ocupó las capas cálidas superficiales (0-75 m) con los individuos mayores a profundidad. En el lado opuesto, la distribución de *Scottocalanus sp.* estuvo relacionada con aguas frías más profundas (0-125 m) y su contenido proteico disminuyó con la profundidad. Esta especie permaneció por debajo de las poblaciones de *Scolecithrix* cuando ambas especies estuvieron presentes. No hallamos individuos de *Scottocalanus* fuera del área de influencia de los filamentos, p.e. remolino anticiclónico A1, norte del transecto 5, borde del remolino anticiclónico A3. Ninguna de las especies mostraron diferencias día-noche en la distribución vertical.

Los registros de fluorescencia en el tracto digestivo fueron, para ambas especies, más altos alrededor de los 50 m de profundidad (fig.3.4a,b) coincidiendo con el máximo profundo de clorofila (fig.3.2c). La actividad del sistema de transferencia de electrones disminuyó desde la superficie hacia profundidad, presentando los valores máximos por encima de los picos de fluorescencia en el tracto de las dos especies. La actividad específica ARS de *Scolecithrix* fue mayor en superficie y a 50 m, coincidiendo con el máximo de fluorescencia digestiva. *Scottocalanus* mostró un patrón opuesto aunque el mayor valor de actividad ARS también coincidió con la máxima concentración de pigmentos en el tracto digestivo (fig.3.4b).

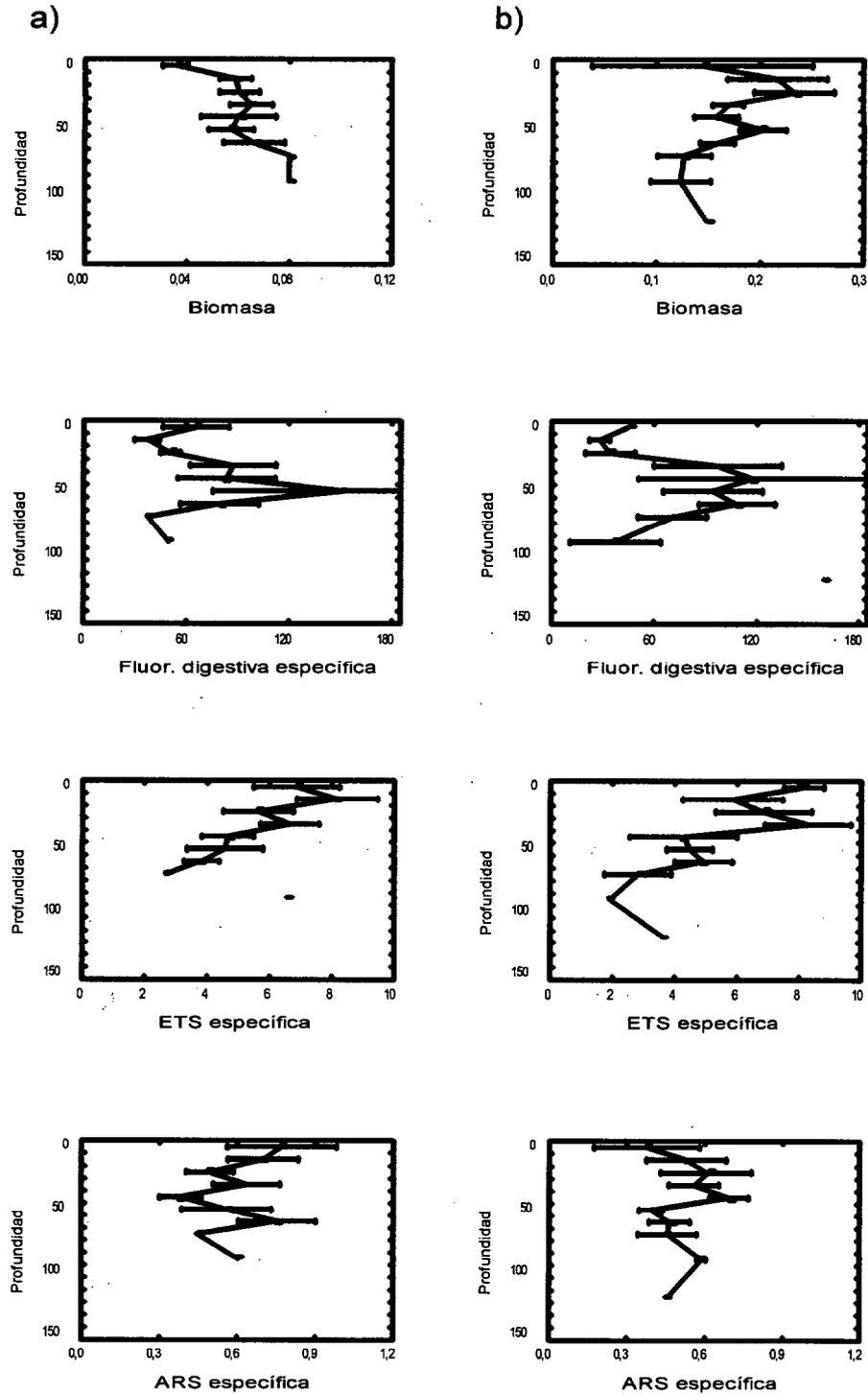


Figura 3.4. Área estratificada. Perfiles de distribución vertical de biomasa ($\text{mg proteína} \cdot \text{ind}^{-1}$), fluorescencia digestiva específica ($\text{ng pigm} \cdot \text{mg prot}^{-1}$), actividad ETS específica ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) y actividad ARS específica ($\text{nm PPI} \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$), valores medios y error estándar: a) *Scolecithrix danae*, b) *Scottocalanus sp.*

Zona de afloramiento

Caracterizada por turbulencias y una baja temperatura. No encontramos *Scolecithrix* por debajo de 60 m ni en algunas estaciones en el centro del filamento del afloramiento, p.e. final del transecto 2, transecto 4. Del mismo modo, la abundancia de *Scottocalanus* fue mayor en esta área y se distribuyeron desde la superficie hasta los 200 m de profundidad (fig.3.2a). El contenido proteico de los individuos fue mayor entre 30 y 50 m para *Scolecithrix* mientras que para *Scottocalanus* fue homogéneo de 30 a 125 m.

El patrón de distribución vertical de los índices metabólicos fue similar al encontrado en la zona estratificada aunque *Scottocalanus* presentó una mayor variabilidad, principalmente en los últimos metros (fig.3.5). Los máximos de fluorescencia digestiva estuvieron a 50 m y los picos de ETS fueron mayores en superficie, exceptuando un pico en la población de *Scottocalanus* a 150 m. La distribución de la actividad ARS fue también similar, valores altos en superficie y relacionados con la distribución de los máximos de fluorescencia en el digestivo. Además observamos que la actividad de estas enzimas es mayor cuando los individuos son pequeños.

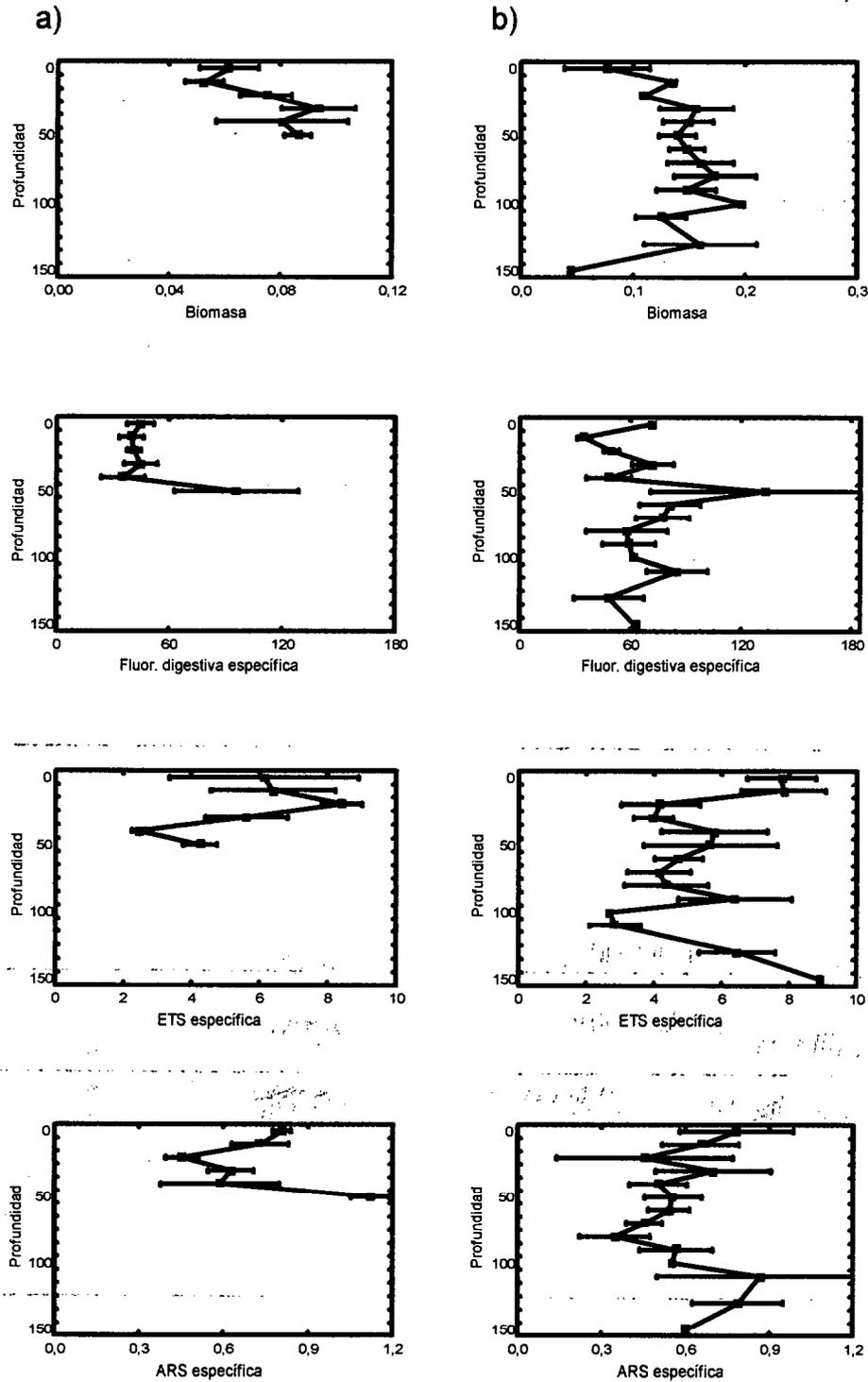


Figura 3.5. Área de afloramiento. Perfiles de distribución vertical de biomasa ($\text{mg proteína} \cdot \text{ind}^{-1}$), fluorescencia digestiva específica ($\text{ng pigm} \cdot \text{mg prot}^{-1}$), actividad ETS específica ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) y actividad ARS específica ($\text{nm PPI} \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$), valores medios y error estándar: a) *Scolecithrix danae*, b) *Scottocalanus sp.*

Remolinos

Los límites de distribución vertical de ambas especies variaron siguiendo las deformaciones de las isotermas producidas por fenómenos mesoescalares. En el remolino ciclónico *Scolecithrix* se mantuvo en los primeros 60 m y *Scottocalanus* entre 50 y 100 m. En los remolinos anticiclónicos A1 y A2 la distribución de *Scolecithrix* alcanzó los 90-110 m desde la superficie, mientras que *Scottocalanus* sólo fue encontrado en el remolino A2, entre 20 y 120 m. En el remolino A3, en la zona de afloramiento, *Scottocalanus* se distribuyó entre 0 y 80 m, y *Scolecithrix* desapareció a partir de 60 m de profundidad.

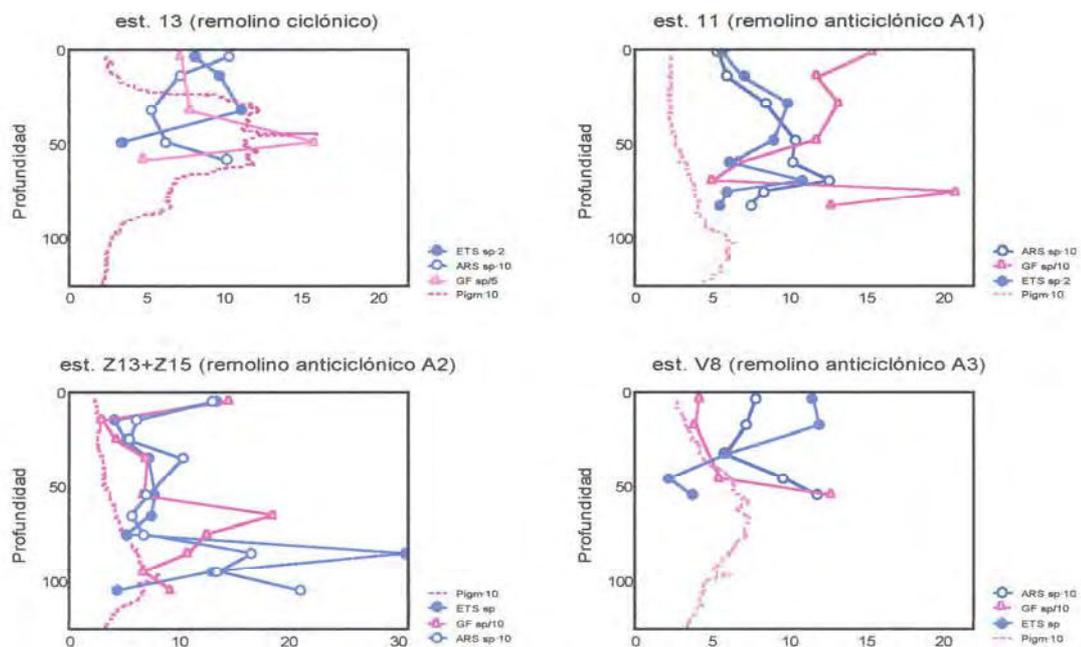


Figura 3.6. Perfiles de distribución vertical de fluorescencia digestiva específica (GF, $\text{ng pigm} \cdot \text{mg prot}^{-1}$), actividad ETS específica ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) y actividad ARS específica ($\text{nm PPI} \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) de *Scolecithrix danae* en: a) remolino ciclónico, b) remolino anticiclónico A1, c) remolino anticiclónico A2 y d) remolino anticiclónico A3. Observar distribución clorofila a ($\text{mg Chl a} \cdot \text{m}^{-3}$), línea punteada.

La distribución vertical de fluorescencia en el tracto digestivo medida en *Scolecithrix* mostró picos máximos coincidiendo con el máximo profundo de clorofila en el remolino ciclónico (fig.3.6a) y ligeramente por encima en los remolinos anticiclónicos (figs.3.6b,c,d). El máximo de fluorescencia digestiva en *Scottocalanus* apareció bastante por debajo de la concentración de pigmentos en el remolino ciclónico (fig.3.7a) y en el nivel del máximo profundo de clorofila en los remolinos anticiclónicos (figs.3.7b,c), por debajo de los máximos de *Scolecithrix*. La actividad específica ETS mostró valores máximos por encima de los picos de fluorescencia digestiva e independientemente de los máximos profundos de clorofila.

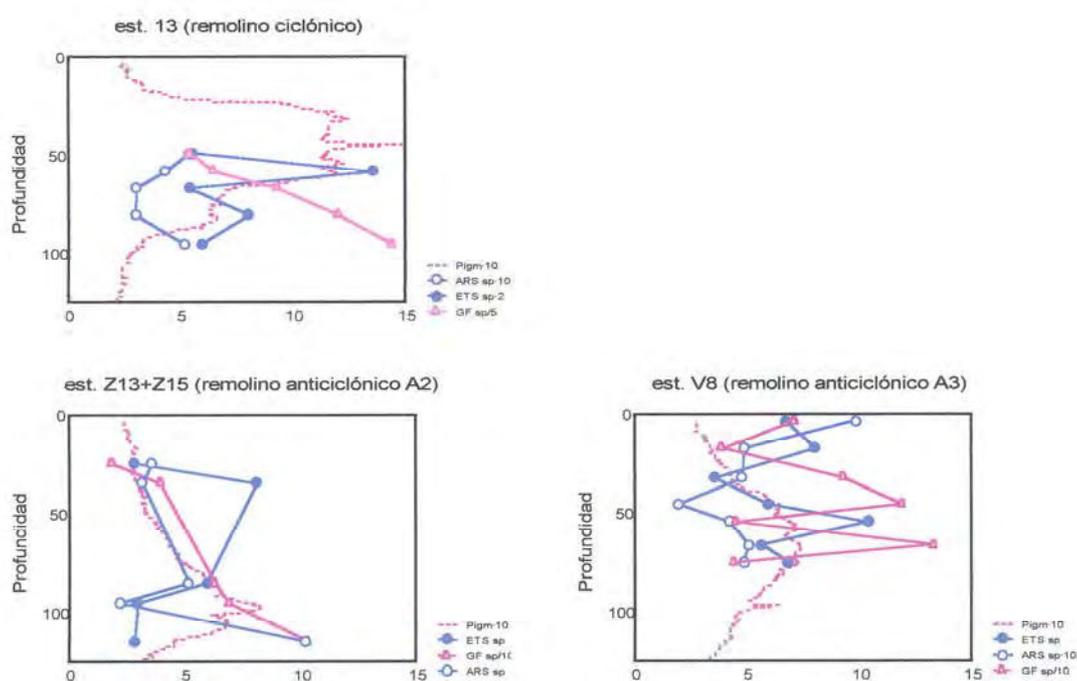


Figura 3.7. Perfiles de distribución vertical de fluorescencia digestiva específica (GF, $\text{ng pigm}\cdot\text{mg prof}^{-1}$), actividad ETS específica ($\mu\text{l O}_2\cdot\text{mg prof}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) y actividad ARS específica ($\text{nm PPI}\cdot\text{mg prof}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$) de *Scottocalanus* sp. en: a) remolino ciclónico, b) remolino anticiclónico A2 y c) remolino anticiclónico A3. Notar Chl a como en fig. 3.6.

Encontramos un patrón generalizado de la distribución de la actividad de las enzimas que inician la síntesis proteica (ARS), los valores máximos aparecieron en los límites superior e inferior de las distribuciones verticales de cada una de las especies. Las actividades mínimas correspondieron a la zona central de la distribución vertical de las poblaciones en el remolino ciclónico (figs.3.6a,3.7a) mientras que en los remolinos anticiclónicos la variabilidad fue mayor.

Filamentos

Atravesando varios filamentos observamos que el contenido proteico de *Scolecithrix danae* fue menor dentro de los filamentos, sin embargo la fluorescencia en el tracto digestivo fue significativamente mayor dentro de los filamentos que al norte o al sur de ellos (t-Student, $p < 0.05$). También observamos un mayor metabolismo (actividad ETS) en los individuos en los filamentos estudiados (fig.3.8). Las actividades ARS fueron similares al norte y dentro de los filamentos. No encontramos diferencias en el caso de *Scottocalanus sp.* debido a los pocos datos obtenidos de esta especie fuera de las secciones de los filamentos.

Promediando los datos de las estaciones a lo largo del filamento principal (fig.3.9), desde el afloramiento africano hasta el océano abierto, encontramos que los máximos de fluorescencia digestiva de *Scottocalanus* coincidieron con la zona de alta concentración de clorofila (fig.3.2) y los de *Scolecithrix* con el borde del remolino anticiclónico A1, donde la biomasa por individuo fue mayor. Opuestamente, las tallas máximas de *Scottocalanus* no coincidieron con el pico de fluorescencia digestiva. La actividad ETS fue homogénea para *Scottocalanus sp.* mientras que *Scolecithrix danae*

presentó valores máximos en el frente formado entre 15.5 y 16° O de Longitud. En este frente encontramos los máximos de actividad ARS para ambas especies.

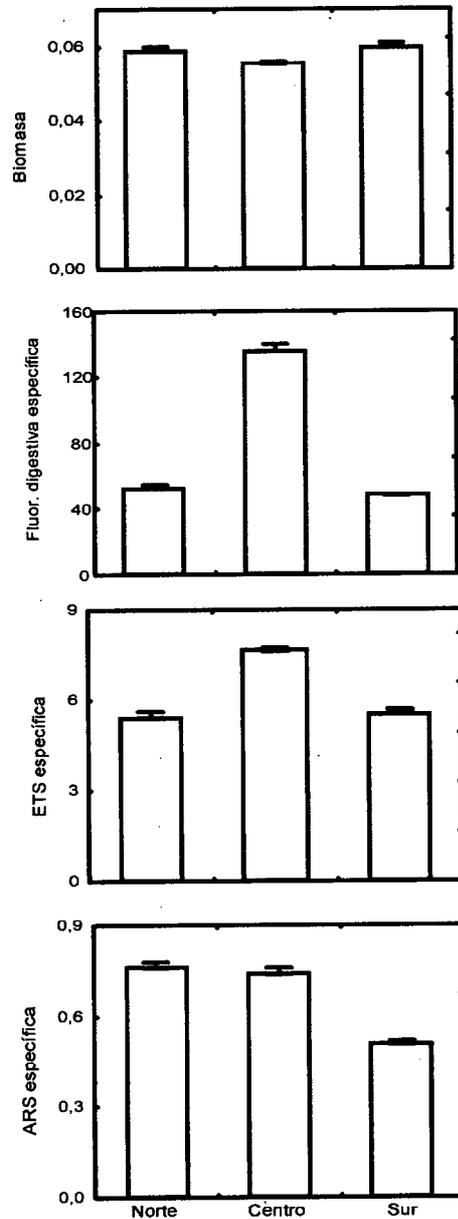


Figura 3.8. Biomasa (mg prot·ind⁻¹), fluorescencia digestiva específica (ng pigm·mg prot⁻¹), actividad ETS específica (μl O₂·mg prot⁻¹·h⁻¹) y actividad ARS específica (nm PPI·mg prot⁻¹·min⁻¹) de *Scolecithrix danae* en las estaciones situadas al norte, centro y sur de los filamentos atravesados por los transectos 3a,b,4,5 y 6; media y error estándar.

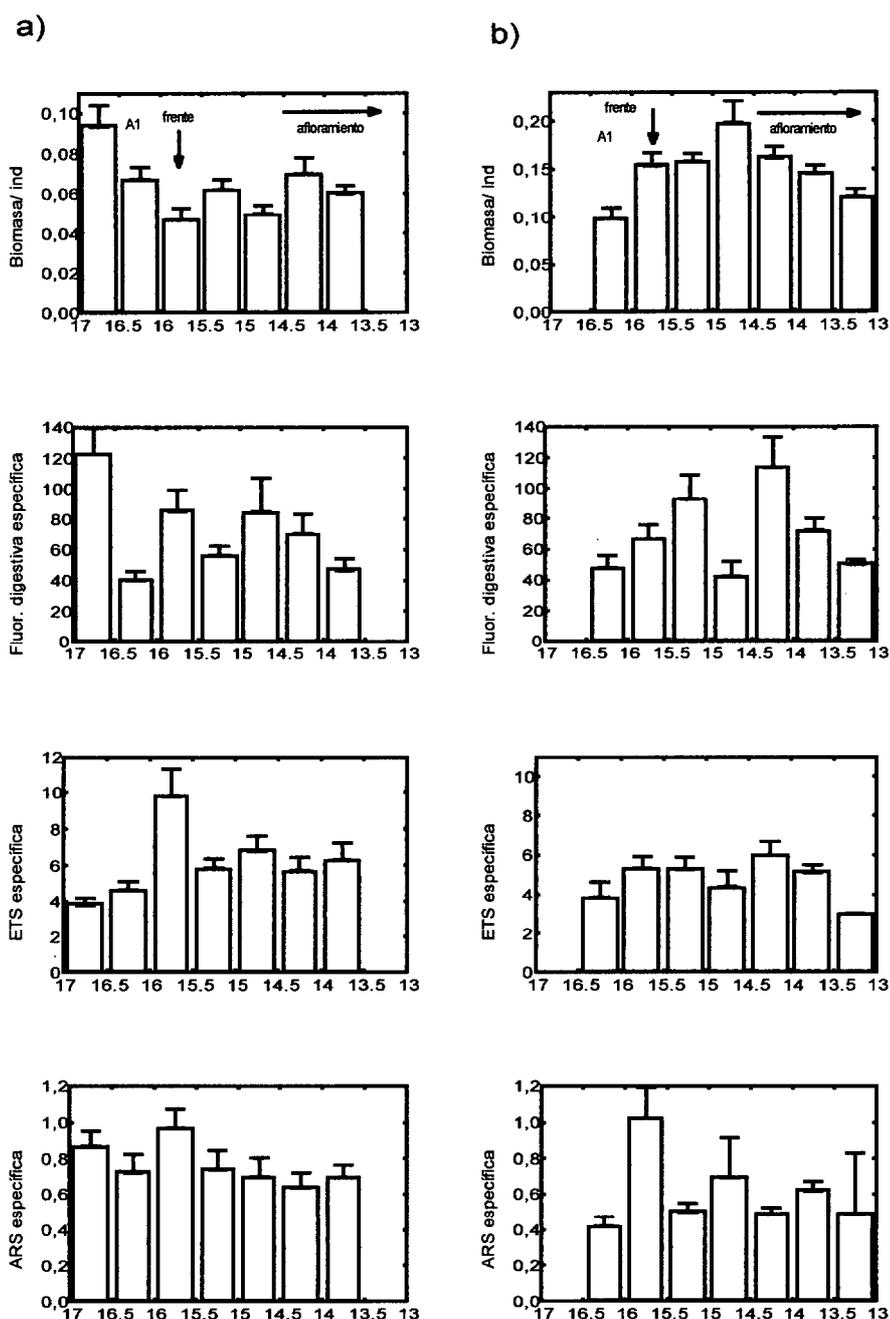


Figura 3.9. Biomasa ($\text{mg prot}\cdot\text{ind}^{-1}$), fluorescencia digestiva específica ($\text{ng pigm}\cdot\text{mg prot}^{-1}$), actividad ETS específica ($\mu\text{l O}_2\cdot\text{mg prot}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) y actividad ARS específica ($\text{nm PPI}\cdot\text{mg prot}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$), media y error estándar, de: a) *Scolecithrix danae* y b) *Scottocalanus sp.*; de 17 a 13° O de Longitud.

Discusión

Diversos estudios en todo el mundo han demostrado que los fenómenos a mesoescala, como afloramientos o remolinos, afectan a la distribución vertical y horizontal de los copépodos así como al desarrollo de sus poblaciones (Postel, 1982; Richardson y Verheye, 1999; Hernández-León *et al.*, 2001a), que son el grupo mayoritario dentro del zooplancton en las áreas estudiadas (Vives, 1974, 1982; Weikert, 1982; Webber y Roff, 1995; Andersen *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 1998, 2001). Por tanto, la distribución del zooplancton debería ser un reflejo de las condiciones físico-químicas del medio. Para determinar los posibles efectos de las estructuras encontradas a lo largo del área de estudio sobre el mesozooplancton, se estudió la distribución de un copépodo epipelágico típico de aguas centrales del océano, *Scolecithrix danae* (Grice, 1961), y de un calanoideo de gran tamaño presente en aguas afloradas, *Scottocalanus sp.* (Schulz, 1982).

Scolecithrix danae tiene una amplia distribución (Grice, 1961) desde la superficie hasta los 200 m de profundidad. Debido a esto esperamos encontrarla en todo el área de estudio pero no estuvo presente en las estaciones dominadas por aguas afloradas como las estaciones D2, F2 o todo el transecto nocturno 4 (estaciones S12N a S18N). Aunque *Scolecithrix* no apareció en la estación S18N, dos días antes la encontramos en el mismo lugar (estación S18) durante el día. Los perfiles verticales de salinidad y fluorescencia en estas dos estaciones mostraron marcadas diferencias: encontramos baja salinidad y altos valores de fluorescencia en torno a los 40 m de profundidad en la estación S18N que no aparecían en la estación S18. Esto indica que la masa de agua procedente del afloramiento debió haber empujado el agua muestreada en la estación S18, desplazando al tiempo la población de copépodos.

Scottocalanus sp. tiene una distribución opuesta a *Scolecithrix*, encontrándose presente en aguas frías (Vives, 1982). Fue encontrada en todas las estaciones afectadas por el afloramiento o los filamentos derivados de él, y no apareció en estaciones fuera de su influencia, p.e. en las estaciones al norte y al este del área de estudio. El factor limitante para esta especie podría ser el aumento de temperatura hacia el océano abierto.

Estas consideraciones nos permitirán entender los cambios observados en la distribución y tasas metabólicas de estas dos especies en las diferentes zonas estudiadas durante la campaña oceanográfica.

En la zona estratificada, definida entre los 14.5 y 15.5° O de Longitud, *Scolecithrix* se encontró en las capas cálidas superficiales mientras que *Scottocalanus* sólo alcanzó la superficie en estaciones dominadas por un filamento, permaneciendo por debajo de *Scolecithrix* en el resto. Esta área estuvo caracterizada por una gruesa capa de clorofila profunda alrededor de 50 m de profundidad, probablemente advectada desde el afloramiento costero, que se reflejó como valores máximos de fluorescencia en el tracto digestivo entre 30 y 70 metros en las dos especies. Sin embargo, las altas concentraciones de clorofila parecieron no influir en la actividad específica del sistema de transferencia de electrones (ETS). Los mayores valores se situaron en la superficie, por encima de los máximos de fluorescencia en el tracto, y disminuyeron con la profundidad siguiendo el patrón general previamente descrito en estudios en aguas de Canarias (Hernández-león *et al.*, 2001b; Yebra *et al.*, en preparación). El crecimiento somático, calculado como actividad de síntesis proteica (ARS), fue elevado en superficie para ambas especies coincidiendo con los individuos de menor talla. Los valores máximos fueron hallados por debajo del máximo profundo de clorofila (DCM) en el caso de *Scolecithrix*, y alrededor de él en *Scottocalanus*, coincidiendo con valores altos de fluorescencia en el tracto digestivo.

En el área de afloramiento, cuando se encontró, *Scolecithrix* mostró el mismo patrón vertical de distribución de biomasa y tasas metabólicas que en la zona estratificada, pero comprimida en los primeros 60 metros. En el lado opuesto, la población de *Scottocalanus* ocupó toda la columna de agua, desde la superficie hasta los 200 m. Este hecho corrobora la idea de que la distribución vertical de los organismos tiende a variar con las diferentes masas de agua (Vinogradov, 1968). Aunque las tasas metabólicas mostraron gran variabilidad encontramos un patrón similar al de la contigua zona estratificada.

Los remolinos estudiados, tanto ciclónicos como anticiclónicos, afectaron a la distribución vertical de las tasas metabólicas. El remolino ciclónico situado en el suroeste de la isla de Gran Canaria bombeaba agua desde profundidad, enriqueciendo y elevando el máximo profundo de clorofila. A esta profundidad encontramos los valores máximos de fluorescencia en el tracto digestivo de *Scolecithrix* mientras que para *Scottocalanus* estos máximos aparecieron a 100 m de profundidad, relacionados con una concentración secundaria de clorofila. Las actividades de las enzimas ETS y ARS siguieron el mismo patrón que en otras áreas, pero los valores medios fueron menores que en las aguas circundantes (Fig.3.9) como era de esperar tratándose de un remolino ciclónico (Hernández-León *et al.*, 2001a).

Los remolinos anticiclónicos tienen un efecto contrario al de los ciclónicos sobre las isotermas, su sentido de giro promueve un hundimiento de la clorofila (Aristegui *et al.*, 1994, 1997) y una concentración de biomasa procedente de las islas y/ o del afloramiento costero africano (Gómez, 1991; Hernández-León, 1991; Torres, 1991). Estudiamos tres remolinos anticiclónicos diferenciados por el porcentaje de aguas del afloramiento atrapadas en ellos. El remolino formado al sur de la isla de Fuerteventura (A3) poseía principalmente agua aflorada y la distribución de copépodos fue acorde con

este hecho: *Scolecithrix* permaneció en los primeros 50 metros y *Scottocalanus* alcanzó la superficie. Las tasas máximas de pastaje estaban relacionadas con las concentraciones de clorofila y la respiración aumentó diez metros por debajo de estos picos de alimentación herbívora. La actividad de síntesis proteica permaneció alta en superficie así como en la parte inferior de las distribuciones de cada una de las especies estudiadas.

El remolino encontrado al sur de Gran Canaria al final de la campaña (A2) era mayormente oligotrófico, con bajos valores de clorofila. *Scolecithrix* dominó la columna de agua entre 0 y 110 metros, y *Scottocalanus* permaneció por debajo de 20 m, no alcanzando en ningún caso la superficie. *Scolecithrix danae* tuvo las mayores tasas de respiración, alimentación y crecimiento de todo el área de estudio en el centro de este remolino anticiclónico. La concentración de alimento junto con el hundimiento de la clorofila a través de su población producida por el remolino conformaron las condiciones ambientales idóneas para el desarrollo de esta especie. Sin embargo, las tasas alcanzadas por *Scottocalanus* en este remolino estuvieron en su rango mínimo.

El remolino anticiclónico (A1) localizado en el límite oeste del área de estudio se caracterizó por un marcado hundimiento de las isotermas. La isolínea de 18° C alcanzó casi los 200 m de profundidad. El borde del remolino pudo ser una barrera de temperatura para *Scottocalanus* ya que no fue capturado en su interior. Contrariamente, *Scolecithrix* se encontró en los primeros 80 metros, justo por encima del máximo profundo de clorofila. La fluorescencia en el tracto digestivo y la actividad ETS mostraron el mismo patrón vertical que en el resto de las estaciones pero los valores máximos de actividad ARS se encontraron junto con el máximo de actividad ETS en lugar de en la superficie.

Los filamentos advectados desde la zona de afloramiento fueron el medio a través del cual los individuos de la especie *Scottocalanus sp.*, típicos de aguas frías

profundas, alcanzaron aguas oceánicas. No pudimos comprobar si el desarrollo de estos organismos era diferente dentro y fuera de los filamentos dado que no se encontraron en aguas no afloradas. La falta de esta especie fuera de la influencia de los filamentos podría explicarse por su distribución relacionada con la temperatura. Sin embargo, *Scolecithrix* soporta un amplio rango de hábitats y pudimos conocer las diferencias entre sus tasas metabólicas individuales dentro y fuera de los filamentos. Los individuos hallados dentro de los filamentos eran ligeramente menores pero presentaron mayor fluorescencia en el tracto digestivo y mayores tasas respiratorias, indicando un mayor metabolismo relacionado con el gran aporte de nutrientes transportados por los filamentos. El aumento en respiración coincidió también con una mayor actividad de las enzimas ARS, lo que podría indicar que los individuos más jóvenes están aprovechando la materia advectada por los filamentos para crecer más deprisa.

Las poblaciones de zooplancton estudiadas reflejan los cambios producidos en el medio desde la costa hacia aguas oceánicas. *Scottocalanus* fue dominante en el afloramiento costero y desapareció al final del área de influencia de los filamentos. Los valores de alimentación máximos se encontraron entre los 14 y 15.5° O de Longitud, donde la clorofila procedente del afloramiento estaba concentrada, siguiendo un aumento paralelo en la biomasa individual. El hecho de que los individuos de mayor tamaño tengan los menores valores de fluorescencia podría indicar que su alimentación a pasado a ser no-pigmentada. Estos individuos, a pesar de su talla, presentaron una respiración ligeramente baja acompañada de una elevada tasa de síntesis proteica. La mayor tasa de crecimiento de *Scottocalanus* coincidió con el frente formado por el límite este del remolino anticiclónico (A1) al sur de Gran Canaria (15.5-16° O), que no pudieron atravesar hacia el oeste. Los frentes marinos suelen ser altamente productivos (Frontier, 1986; Le Fèvre, 1986). En relación con este frente encontramos el mayor

crecimiento de *Scolecithrix* junto con los individuos de menor talla. El contenido proteico de estos individuos disminuyó desde el océano hacia el afloramiento africano, donde no se encontraron. La fluorescencia en el tracto digestivo tuvo la misma tendencia, mostrando valores más altos en aguas oligotróficas que en la zona de influencia del afloramiento. Las tasas respiratorias se incrementaron desde el océano hacia el frente y se mantuvieron estables a partir de ahí. Podemos suponer que las especies típicas oceánicas como *Scolecithrix danae* son favorecidas por estructuras hidrológicas que concentran fitoplancton como los remolinos, frentes o filamentos, pero parece que estas especies aprovecharían las peculiaridades de estas estructuras aunque no transportasen aguas ricas en pigmentos procedentes de un afloramiento. En el lado contrario, otras especies como *Scottocalanus sp.*, necesitarían un transporte (advección) mediado por estas estructuras para amplificar su área de distribución. Hernández-León *et al.* (2001a) sugirieron que el descenso progresivo de la biomasa zooplanctónica desde los filamentos hacia el océano debería estar relacionado con la predación más que con la dispersión o una disminución del crecimiento del zooplancton. Por otra parte, sería interesante determinar la disminución de biomasa debido a la sustitución de las especies hacia el océano. Como ocurría en el Mar de los Sargazos (Deevey, 1964), en este estudio encontramos copépodos grandes principalmente en aguas profundas mientras que las especies de menor tamaño eran más numerosas en superficie. El modo en que las diferentes estructuras hidrológicas inciden en la distribución y el metabolismo de las especies zooplanctónicas tiene una vital importancia en el entendimiento de la dinámica de poblaciones a mesoescala y su influencia sobre niveles tróficos superiores.

Referencias

Andersen, V., Nival, P., Caparroy, P. y Gubanova, A. (2001) Zooplankton community during the transition from spring bloom to oligotrophy in the open NW Mediterranean and effects of wind events. 1. Abundance and specific composition. *J. Plankton Res.* **23**: 227-242.

Aristegui, J., Sangrá, P., Hernández-León, S., Cantón, M., Hernández-Guerra, A. y Kerling, J.L. (1994) Island-induced eddies in the Canary Islands. *Deep-Sea Res.* **41**: 1509-1525.

Aristegui, J., Tett, P., Hernández-Guerra, A., Basterretxea, G., Montero, M.F., Wild, K., Sangrá, P., Hernández-León, S., Cantón, M., García-Braun, J.A., Pacheco, M. y Barton, E.D. (1997) The influence of island-generated eddies on chlorophyll distribution: a study of mesoscale variation around Gran Canaria. *Deep-Sea Res.* **44**: 71-96.

Boucher, J. (1982) Peuplement de copépodes des upwellings côtiers nord-ouest africains. I. Composition faunistique et structure démographique. *Oceanol. Acta* **5**: 49-62.

Chang, G., Pan, F., Lin, Y. y Wang, H. (1984) Continuous spectrophotometric assay for aminoacyl-tRNA synthetases. *Anal. Biochem.* **142**: 369-372.

Cushing, D.H. (1972) The production cycle and the numbers of marine fish. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **29**: 213-232.

Cushing, D.H. (1996) *Towards a Science of Recruitment in Fish Populations*. Ecology Institute Oldendorf/Luhe.

Deevey, G.B. (1964) Annual variation in length of copepods in the Sargasso Sea off Bermuda. *J.mar.biol.Ass UK* **44**: 589-600.

Frontier, S. (1986) Studying fronts as contact ecosystems. In *Marine Interfaces Echohydrodynamics* (Nihoul, C.J.), pp. 55-66. Elsevier, Amsterdam.

Gopalakrishnan, T.C. y Saraladevi, K. (1995) Distribution of Scolecithricidae (Copepoda: Calanoida) in the Indian Ocean. *IOC Workshop Rep.* **142**: 127-136.

Gómez, M.M. (1991) *Biomasa y actividad metabólica del zooplancton en relación con un efecto masa de isla en agua de Gran Canaria*. 236 pp. Doctoral thesis. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

Gómez, M.M., Torres, S. y Hernández-León, S. (1996) Modification of the electron transport system (ETS) method for routine measurements of respiratory rates of zooplankton. *S. Afr. J. Mar. Sci.* **17**: 15-20.

Grice, G.D. (1961) Calanoids copepods from the equatorial waters of the Pacific Ocean. *Fish.Bull.US* **61**: 171-246.

Hasset, R.P. y Boehlert, G.W. (1999) Spatial and temporal distributions of copepods to leeward and windward of Oahu, Hawaiian Archipelago. *Mar. Biol.* **134**: 571-584.

Hayward, T.L. (1980) Spatial and temporal feeding patterns of copepods from the North Pacific central gyre. *Mar. Biol.* **58**: 295-309.

Hernández-León, S. (1991) Accumulation of mesozooplankton in a wake area as a causative mechanism of the "island-mass effect". *Mar. Biol.* **109**: 141-147.

Hernández-León, S. y Gómez, M.M. (1996) Factors affecting the Respiration/ETS ratio in marine zooplankton. *J. Plankton Res.* **18**: 239-255.

Hernández-León, S., Gómez, M.M., Pagazaurtundua, M., Portillo-Hahnefeld, A., Montero, I. y Almeida, C. (2001) Vertical distribution of zooplankton in Canary Island waters: implications for export flux. *Deep-Sea Res.* **48**: 1071-1092.

Hernández-León, S., Almeida, C., Portillo-Hahnefeld, A., Gómez, M.M., Rodríguez, J.M. y Arístegui, J. (2001) Zooplankton biomass and indices of feeding and metabolism in relation to an upwelling filament off Northwest Africa. *J. Mar. Sys.* **in press**.

Hillmann-Kitalong, A.E. (1990) Sexual variation in dry weight, carbon and nitrogen content, and fecal pellet production of the copepod *Scottocalanus securifrons*. *Pac.Sci.* **44**: 189-199.

Hjort, J. (1914) Fluctuations in the great fisheries viewed in the light of biological research. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions Cons. int. Explor. Mer.* **20**: 1-13.

Horwood, J., Cushing, D. y Wyatt, T. (2000) Plankton determination of variability and sustainability of fisheries. *J. Plankton Res.* **22**: 1419-1422.

Kenner, R.A. y Ahmed, S.I. (1975) Measurements of electron transport activities in marine phytoplankton. *Mar. Biol.* **33**: 119-127.

King, F.D. y Packard, T.T. (1975) Respiration and the respiratory electron transport system in marine zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **20**: 849-854.

- Le Frévre, J. (1986) Aspects of the biology of frontal systems. *Adv. Mar. Biol.* **23**: 163-299.
- Lowry, P.H., Rosenbrough, N.J., Farr, A.L. y Randall, R.J. (1951) Protein measurement with a Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* **193**: 265-275.
- Mackas, D. y Bohrer, R. (1976) Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **25**: 77-85.
- Mulyadi (1998) Calanoid copepods of the genus *Scottocalanus* from the Flores Sea, Indonesia. *Raffl. Bull. Zool.* **46**: 381-398.
- Nishida, S. y Ohtsuka, S. (1997) Ultraestructure of the mouthpart sensory setae in mesopelagic copepods of the family Scolecithrichidae. *Plankton Biol. Ecol.* **44**: 81-90.
- Owens, T.G. y King, F.D. (1975) The measurement of respiratory electron transport system activity in marine zooplankton. *Mar. Biol.* **30**: 27-36.
- Packard, T.T. (1971) The measurement of respiratory electron transport activity in marine phytoplankton. *J. Mar. Res.* **29**: 235-244.
- Packard, T.T., Devol, A.H. y King, F.D. (1975) The effect of temperature on the respiratory electron transport system in marine plankton. *Deep-Sea Res.* **22**: 237-249.
- Parsons, T.R., Maita, Y. y Lalli, C.M. (1984) *A manual of chemical and biological methods of sea water analysis*. Pergamon Press, Oxford. 164 pp.

Postel, L. (1982) Mesoscale investigations on the space-temporal variability of the zooplankton biomass in upwelling regions off Northwest and Southwest Africa. *Rapp. Proc.-verb Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* **180**: 274-279.

Richardson, A.J. y Verheye, H.M. (1999) Growth rates of copepods in the southern Benguela upwelling system: The interplay between body and size food. *Limnol. Oceanogr.* **44**: 382-392.

Ricker, W.E. y Foerster, R.E. (1948) Computation of fish production. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* **XI**: 173-200.

Rutter, W.J. (1967) In *Methods in developmental biology* (Wilt, F. H. and Wessels, N. K.), pp. 671-684. Crowell Co., New York.

Schulz, F. (1982) The vertical distribution of calanoid copepods north of Cape Blanc. *Rapp. Proc.-verb. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* **180**: 297-302.

Smith, S., Roman, M., Prusova, I., Wishner, K., Gowing, M., Codispoti, L.A., Barber, R., Marra, J. y Flagg, C. (1998) Seasonal response of zooplankton to monsoonal reversals in the Arabian Sea. *Deep-Sea Res. II* **45**: 2369-2403.

Smith, S. (2001) Understanding the Arabian Sea: Reflections on the 1994-1996 Arabian Sea Expedition. *Deep-Sea Res. II* **48**: 1385-1402.

Strickland, J.D.H. y Parsons, T.R. (1972) *A practical handbook of seawater analysis*. Fish. Res. B. Can. Bull. **167** pp.

Torres, S. (1991) *Regeneración de amonio en aguas de Canarias mediante estudios de actividad GDH en zooplancton y ETS en meiofauna*. 203 pp. Doctoral thesis. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

Vinogradov, M.E. (1968) *Vertical distribution of the oceanic zooplankton*. Nauka Publ.House, Moscow.

Vives, F. (1974) Le zooplancton et les masses d'eau des environs du Cap Blanc. *Tethys* **6**: 313-318.

Vives, F. (1982) Sur les copépodes de la région CINECA (Parties nord et centrale). *Rapp. Proc.-verb. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* **180**: 289-296.

Webber, M.K. y Roff, J.C. (1995) Annual structure of the copepod community and its associated pelagic environment off Discovery Bay, Jamaica. *Mar. Biol.* **123**: 467-479.

Weikert, H. (1982) Some features of zooplankton distribution in the upper 200 m in the upwelling region off Northwest Africa. *Rapp. Proc.-verb. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* **180**: 280-288.

Capítulo 4: Distribución vertical de zooplancton y flujo activo a través de un remolino anticiclónico en aguas de las Islas Canarias.

Resumen

La distribución vertical (0-900 m) de biomasa zooplanctónica y de índices de alimentación (fluorescencia en el tracto digestivo) y metabolismo (sistema de transferencia de electrones, ETS) se estudiaron a través de un remolino anticiclónico inducido por islas en aguas al sur de la isla de Gran Canaria (Islas Canarias) durante el verano de 1998 utilizando una red de plancton Longhurst-Hardy Plankton Recorder (LHPR). Dos capas fueron claramente observadas, una por encima de los 200 m y otra alrededor de 500 m coincidiendo con la capa profunda de reflexión. El desplazamiento de biomasa debido a los migradores interzonales fue 3 veces mayor con relación al comunicado anteriormente para el área sur de este archipiélago. El flujo activo debido a los flujos digestivo y respiratorio de estos organismos fue estimado en 0.27 y 2.97 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, respectivamente. El flujo digestivo obtenido está en el rango mínimo encontrado previamente en aguas de Canarias, mientras que el flujo respiratorio permaneció en un rango medio siendo muy similar al valor medio dado para esta zona. Los resultados muestran que los migradores verticales diarios son responsables de alrededor de un 20% del flujo de carbono hacia la zona mesopelágica. Sin embargo, la biomasa tres veces mayor de migradores diarios encontrada en este trabajo no se correspondió con un aumento en el flujo activo. Se sugiere, por tanto, que el flujo activo no está subordinado a la biomasa de la fauna que migra verticalmente.



Introducción

La migración vertical del zooplancton es probablemente el movimiento más importante de biomasa en los océanos. El transporte activo de carbono desde la superficie hacia el mar profundo mediado por el zooplancton fue sugerido primeramente por Vinogradov (1962). Este movimiento podría aumentar el funcionamiento de la llamada bomba biológica debido al transporte neto de materia orgánica e inorgánica a través de la picnoclina (Longhurst *et al.*, 1989, 1990). Los individuos que migran a diario a la zona eufótica para alimentarse vuelven a bajar y continúan la defecación, excreción y respiración en profundidad. Este fenómeno es llamado flujo activo en oposición al flujo pasivo o gravitatorio de materia desde la zona eufótica.

El cálculo de los flujos activos de carbono y nitrógeno implica el conocimiento de la distribución vertical y las diferencias día/ noche en la distribución de la biomasa zooplanctónica (Longhurst *et al.*, 1989, 1990; Dam *et al.*, 1995; Zhang y Dam, 1997). Estos estudios mostraron que hay un transporte hacia abajo durante el día que debería ser considerado en los cálculos del flujo exportado desde la superficie hacia la zona mesopelágica. El estudio directo de las tasas de alimentación y metabolismo es casi imposible debido a la baja concentración de individuos en la zona mesopelágica y al estrés que sufren los animales capturados a profundidad. Índices indirectos como la fluorescencia del tracto digestivo (Mackas y Bohrer, 1976) y la actividad del sistema de transferencia de electrones (ETS, Packard, 1971; King y Packard, 1978; Owens y King, 1975 y otros) se utilizan, por tanto, para determinar su distribución vertical. El llamado flujo digestivo (Angel, 1989) puede ser tentativamente determinado por el método de la fluorescencia en el tracto digestivo. Hu (1978) observó que los migradores diarios verticales eran capaces de transportar una significativa cantidad de pigmentos en sus tractos digestivos, probablemente debido a dietas basadas en fitoplancton y/ o

zooplancton herbívoro. La determinación del flujo digestivo utilizando la fluorescencia del tracto digestivo asume que los pigmentos permanecen en el tracto durante la migración hacia abajo de los animales y que ellos no consumen pigmentos a profundidad. Hernández-León *et al.* (2001a) estimaron que este flujo activo es bastante bajo pero puede producir un incremento significativo en el flujo exportado en el océano.

El uso de la actividad del sistema de transferencia de electrones puede utilizarse para obtener perfiles detallados de la respiración potencial en profundidad, el uso de la actividad ETS para predecir tasas metabólicas es indirecto. Sin embargo, se acepta que la metodología enzimática produce mejores estimas cuando la enzima no se ve limitada por sustratos intracelulares (Hernández-León y Gómez, 1996; Packard *et al.*, 1996a, b; Hernández-León y Torres, 1997; Roy y Packard, 1998; Roy *et al.*, 1999). Cuando la célula se encuentra limitada por sustrato en la naturaleza, las actividades enzimáticas son mayores que las tasas metabólicas debido a la adición de sustratos en el ensayo, mostrando bajos ratios entre actividad fisiológica y enzimática. Así, nuestras estimas para aguas alrededor de las Islas Canarias deberían ser consideradas como medidas conservativas de la actividad metabólica (Hernández-León y Gómez, 1996), porque los ratios utilizados tienden a subestimar las tasas fisiológicas cuando los sustratos están limitados *in vivo* pero no son limitantes *in vitro* (condiciones de saturación).

En este estudio, se presentan los resultados de un transecto al sur de la isla de Gran Canaria. Los fenómenos a mesoescala como remolinos ciclónicos y anticiclónicos inducidos por islas son hechos comunes alrededor de las Islas Canarias (Aristegui *et al.*, 1994, 1997). El efecto de estas estructuras mesoescalares sobre la comunidad zooplanctónica en las islas ha sido estudiado por Gómez (1991), Torres (1991) y Hernández-León *et al.* (en preparación) mostrando incrementos relativos de la biomasa zooplanctónica alrededor de remolinos anticiclónicos, explicando los altos valores de

biomasa encontrados en el mismo área por Hernández-León (1988, 1991). Aquí, se ha medido la distribución vertical de la biomasa de zooplancton, la fluorescencia en el tracto digestivo y la actividad ETS en un área afectada por un remolino anticiclónico inducido por la isla de Gran Canaria. Los resultados muestran que esta estructura mesoescalar no aumenta el flujo activo exportado en esta agua como se esperaría de un aumento en biomasa en el remolino.

Métodos

Entre el 28 de junio y el 1 de julio de 1998, se muestrearon 7 estaciones de día y de noche, a través de un remolino anticiclónico al sur de Gran Canaria (fig.4.1), mediante 14 pescas oblicuas realizadas desde el buque oceanográfico García del Cid con una red de plancton Longhurst-Hardy Plankton Recorder (200 :m de malla). La estación 7 estuvo fuera del área del remolino, las estaciones 1, 8 y 5 en los bordes y las estaciones 2, 3 y 4 en el interior del remolino. Se utilizó un CTD para medir temperatura, conductividad, fluorescencia y profundidad (fig.4.2). Las muestras se recogieron de 0 a 900 m a una velocidad de 3-4 nudos. Cada lance contuvo unas 22 muestras correspondientes a diferentes capas, separadas cada una entre 20 y 40 m. El volumen de agua filtrada osciló entre 2 y 39 m³. A bordo, las muestras fueron congeladas en nitrógeno líquido a -196° C hasta la realización de los análisis en el laboratorio.

Las muestras se homogeneizaron con tampón fosfato (0.05M PO₄) antes de los ensayos. El contenido proteico de las muestras se midió siguiendo el método de Lowry (Lowry *et al.*, 1951) usando suero de albúmina bovina (BSA) como estándar. Para obtener peso seco (ps) a partir de proteínas·m⁻³ utilizamos la ecuación dada por Hernández-León *et al.* (2001a) obtenida de estudios en aguas de las Islas Canarias

durante los últimos diez años. También asumimos una relación carbono/ peso seco de 0.4 (Båmstedt, 1986).

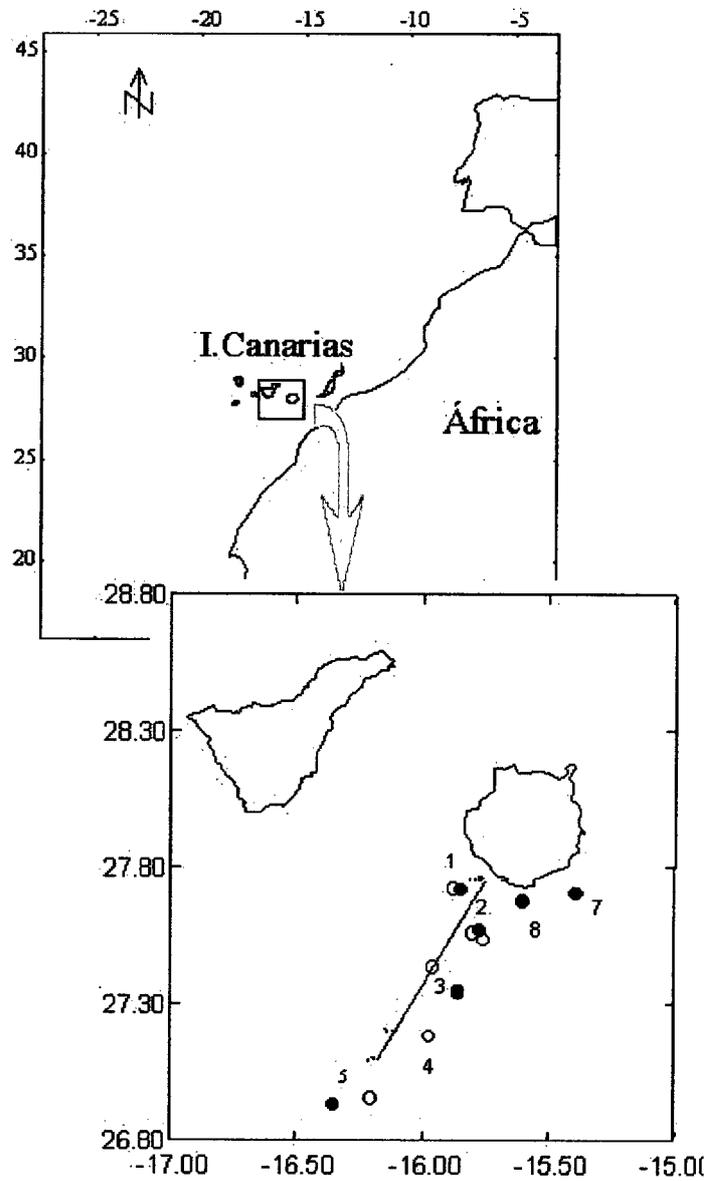


Figura 4.1. Localización de las estaciones de día (círculos blancos) y de noche (círculos negros) realizadas por la red LHPR. Localización de la sección realizada con CTD.

La fluorescencia en el tracto digestivo se midió a partir de los homogeneizados crudos. Los pigmentos se extrajeron en 10 ml de acetona al 90% durante 24 horas a -20°C y la fluorescencia se ensayó en un fluorómetro antes y después de acidificar con HCl (10%). Los pigmentos en el tracto digestivo se calcularon con las ecuaciones de Strickland y Parsons (1972), modificadas por Parsons (1984) y Hernández-León *et al.* (2001a) a:

$$\text{Clorofila } a = k \cdot (F_o - F_a) \cdot \text{mg}^{-1} \text{ proteína} \quad (4.1)$$

$$\text{Feopigmentos} = k \cdot ((R \cdot F_a) - F_o) \cdot \text{mg}^{-1} \text{ proteína} \quad (4.2)$$

siendo k la constante de calibración del fluorómetro, F_o y F_a las lecturas de fluorescencia antes y después de la acidificación y R el ratio de acidificación.

La actividad ETS fue ensayada utilizando el método de Packard (1971) y modificado por Owens y King (1975), Kenner y Ahmed (1975), y Gómez *et al.* (1996). Detalles sobre el procedimiento pueden verse en el trabajo de Hernández-León y Gómez (1996). La actividad ETS se corrigió para la temperatura *in situ* a cada profundidad utilizando la ecuación de Arrhenius y una energía de activación de $15 \text{ Kcal} \cdot \text{mol}^{-1}$ dada por Packard *et al.* (1975).

Las estimaciones del flujo activo se hicieron asumiendo un ratio respiración/ actividad ETS de 0.5 (Hernández-León y Gómez, 1996), calculando separadamente los datos de día y de noche de todas las estaciones muestreadas y promediando los datos de contenido proteico, actividad ETS y fluorescencia en el tracto digestivo cada 25 metros. Los perfiles de día y de noche se restaron para conocer las variaciones diarias de las tres variables estudiadas, basándose en los resultados positivos y negativos obtenidos de dichas sustracciones. Los valores positivos de biomasa en profundidad se tomaron como

la biomasa migratoria, mientras que el flujo activo durante 12 horas de residencia en profundidad se calculó como la integral de los datos positivos resultantes de la resta de las actividades ETS día menos noche en la zona mesopelágica (por debajo de 200 m). Los valores obtenidos de restar los perfiles de día y de noche de fluorescencia digestiva se integraron de 0 a 450 m, después de ser corregidos con la fluorescencia de fondo. Debido a la presencia de pigmentos en la exocutícula de los organismos mesopelágicos, corregimos esta fuente de error asumiendo una fluorescencia de fondo de 0.1 :g de pigmentos por g de peso húmedo (ph) de los individuos obtenida por Willanson y Cox (1987) para eufausiáceos. En esta corrección asumimos que toda la biomasa tenía ese nivel de fluorescencia de fondo y que la relación peso seco/ peso húmedo era de 0.2 (Mauchline, 1969).

Estos flujos son una subestimación de los flujos reales ya que utilizamos una relación conservativa entre ETS y respiración, no capturamos los decápodos grandes ni los peces, asumimos que no hubo degradación de pigmentos y no medimos el flujo de debido a alimento no pigmentado. Además, los largos periodos de duración de los lances pueden dar lugar a una pérdida en las actividades enzimáticas por lo que los valores de ETS deberían ser tomados como un mínimo de los valores reales a profundidad. La fluorescencia en el tracto digestivo puede verse afectada también como mencionaron Atkinson *et al.* (1992) debido a la degradación de pigmentos y a la evacuación parcial de los animales atrapados en el sándwich de rollo de malla. Del mismo modo no se espera que exista alimentación durante la pesca debido a la inmovilidad de los organismos. Por otro lado, es importante mencionar que el flujo activo no es solamente flujo digestivo y respiratorio, es necesario tomar en cuenta la excreción de carbono disuelto (Steinberg *et al.*, 2000) y la mortalidad a profundidad (Zhang y Dam, 1997).

Resultados

Hidrología

Las isolinéas de temperatura y salinidad presentaron una depresión, mostrando la estructura de un remolino anticiclónico al sur de la isla de Gran Canaria (fig.4.2). El hundimiento de las isotermas se observó claramente en los primeros 250 m, produciendo un ligero aumento en la profundidad del máximo profundo de clorofila. Después de nuestro muestreo, el remolino fue seguido con boyas Argos desde julio hasta septiembre (Sangrá, datos no publicados). Durante este tiempo el remolino derivó hacia el sur y los componentes meridionales de la velocidad de deriva mostraron una periodicidad de 2-3 días, siendo su velocidad tangencial de $0.4-0.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$.

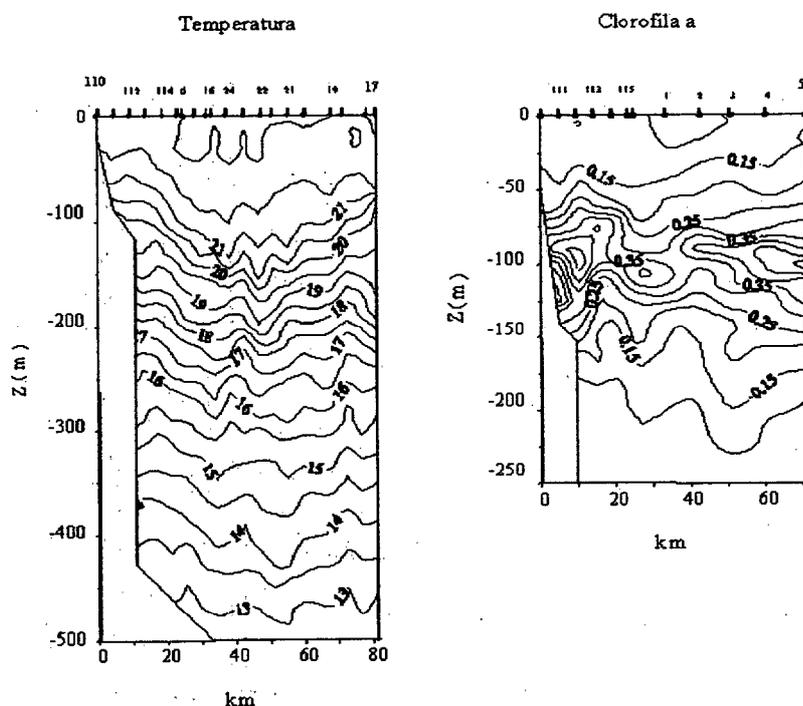


Figura4.2. Perfiles verticales de CTD de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y fluorescencia ($\text{mg Chl } a \text{ m}^{-3}$) durante el periodo de muestreo.

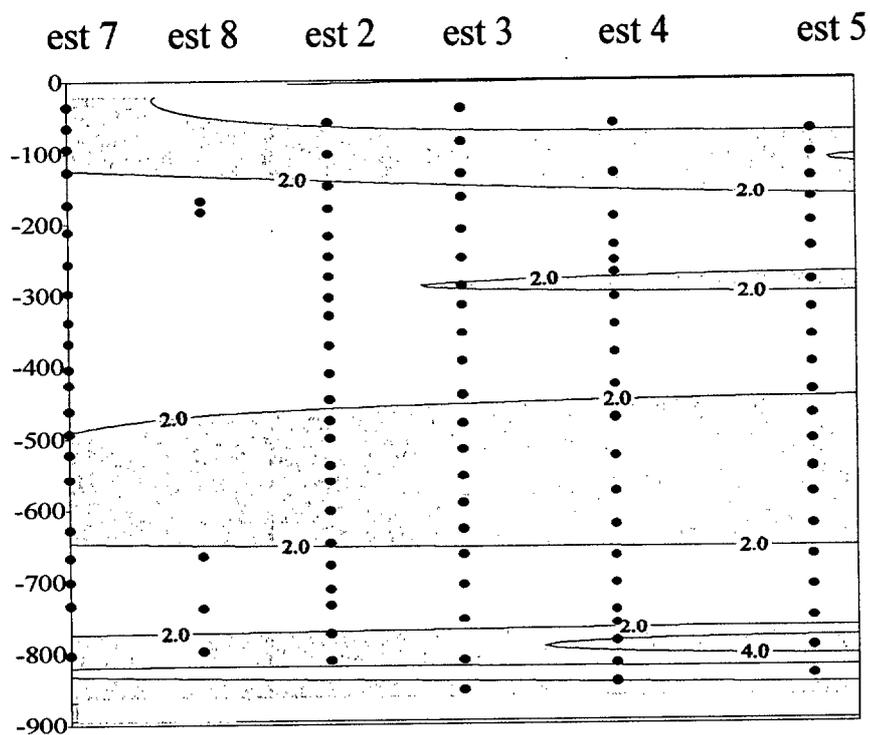
Biomasa

La distribución vertical de biomasa mostró un claro patrón en capas (fig.4.3) con valores altos a 200 m y a 500-650 m de profundidad. Además, encontramos una capa más profunda de biomasa alrededor de 800 m, que no pudimos definir bien debido a su localización en el límite inferior de nuestros lances. De noche la capa a 500 m se debilitó y una mayor biomasa fue observada en los primeros 300 metros. El patrón de distribución de biomasa se vio claramente cuando los perfiles de día y de noche se representaron por separado (fig.4.4a). La biomasa diurna menos la nocturna mostró valores positivos por debajo de 450 m (fig.4.4b) y la biomasa integrada de los migradores interzonales en esta capa fue de $310,0 \text{ mg proteína}\cdot\text{m}^{-2}$.

Fluorescencia en el tracto digestivo

La distribución vertical de la fluorescencia digestiva mostró un patrón en numerosas capas en la mayoría de las estaciones. Sorprendentemente, los valores diarios de fluorescencia específica en el tracto fueron mayores en los primeros 400 m mientras que por la noche los valores fueron mayores por debajo de 400 m (fig.4.5). Agrupando todos los datos específicos de fluorescencia (fig.4.6a) observamos una relación inversa en la distribución vertical de biomasa de día y de noche. Restamos los perfiles de día y de noche de pigmentos totales (fig.4.6b) e integramos los valores positivos entre 200 y 650 m, obteniendo un valor de $9,14 \text{ :g pigmento}\cdot\text{m}^{-2}$. Utilizando una relación carbono/pigmentos de 30 (Vidal, 1980) y asumiendo que los pigmentos fueron defecados durante su residencia a profundidad (aproximadamente 12 horas por día), calculamos un flujo diario de $0,27 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$.

Día



Noche

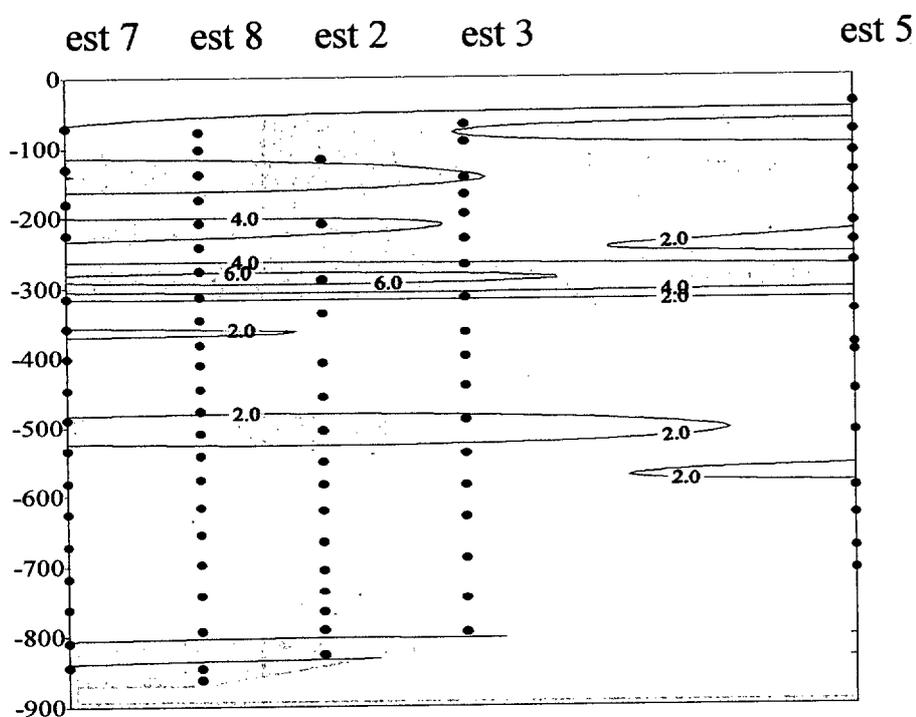
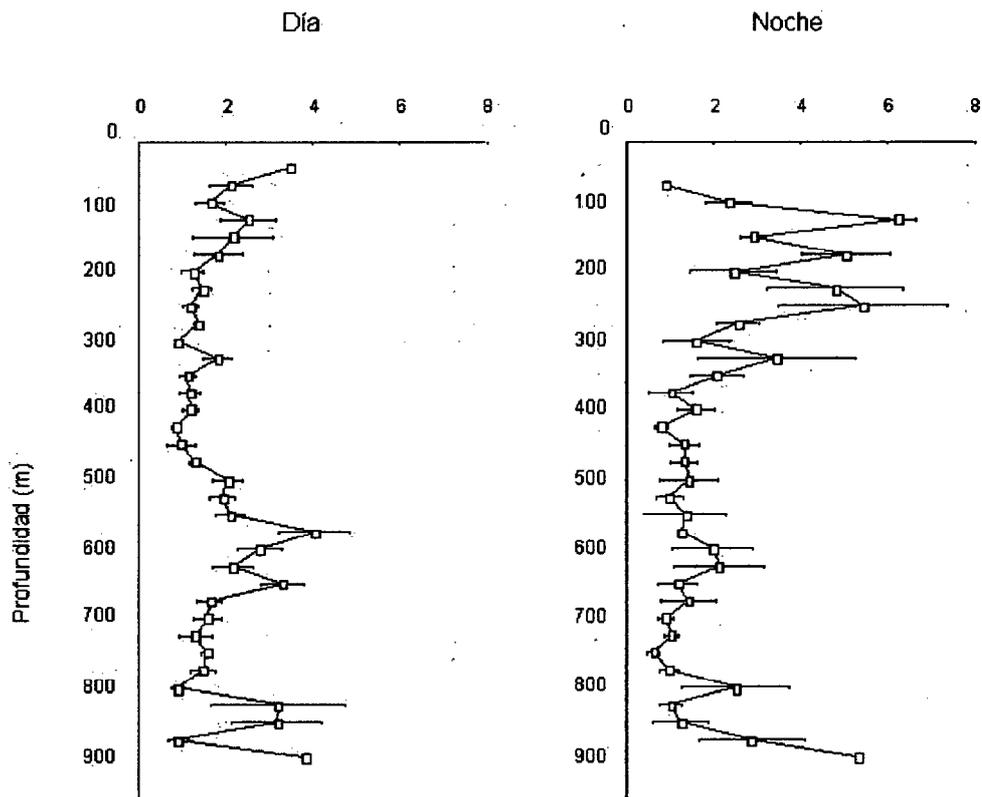


Figura 4.3. Sección vertical de biomasa de 0 a 900 metros de la estación 7 a la 5 ($\text{mg proteína} \cdot \text{m}^{-3}$).



Perfil variación diaria biomasa

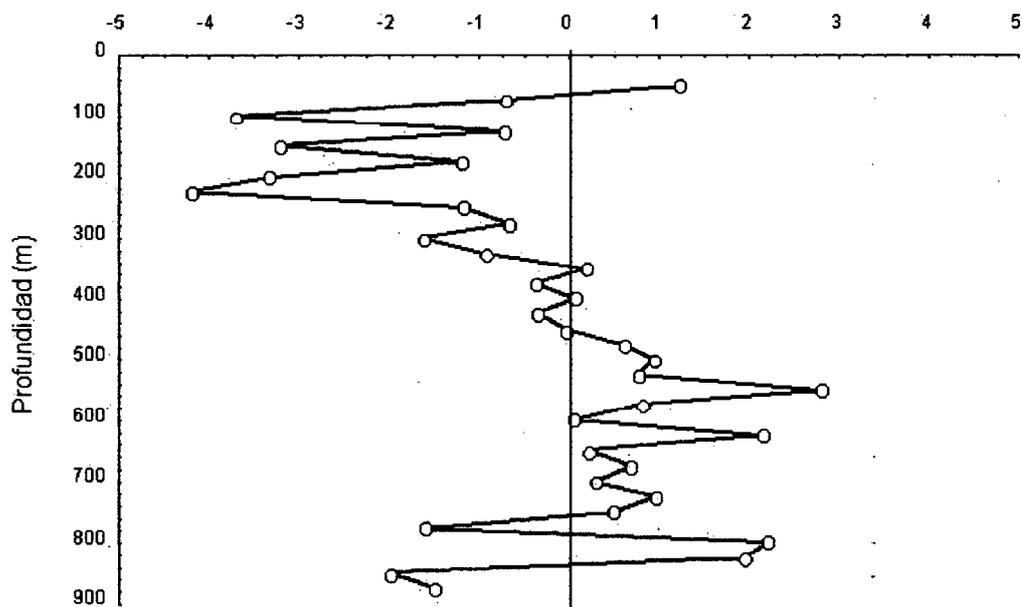
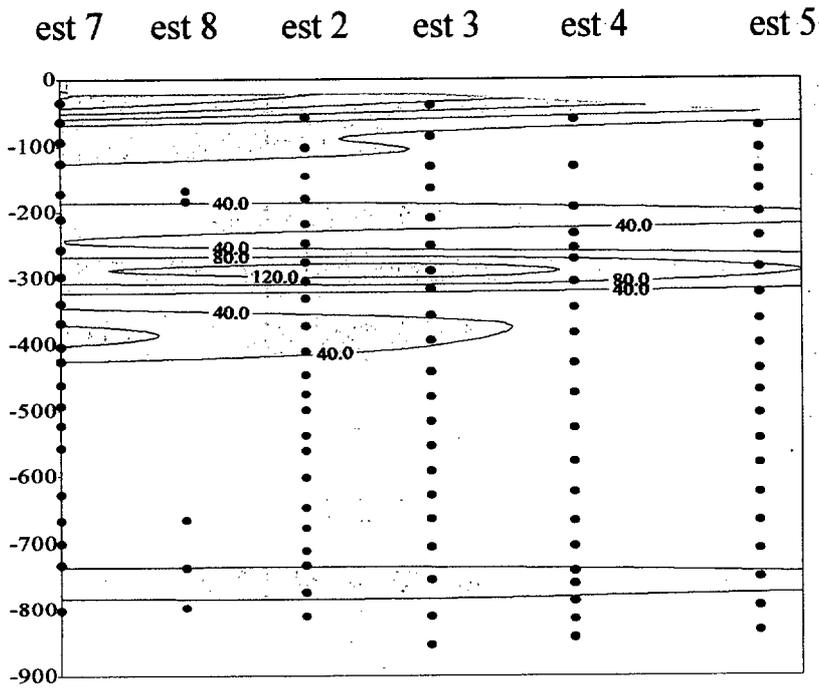


Figura 4.4. Perfil vertical de biomasa ($\text{mg proteína}\cdot\text{m}^{-3}$), valores medios y error estándar: a) perfiles día y noche, b) perfil día menos noche.

Día



Noche

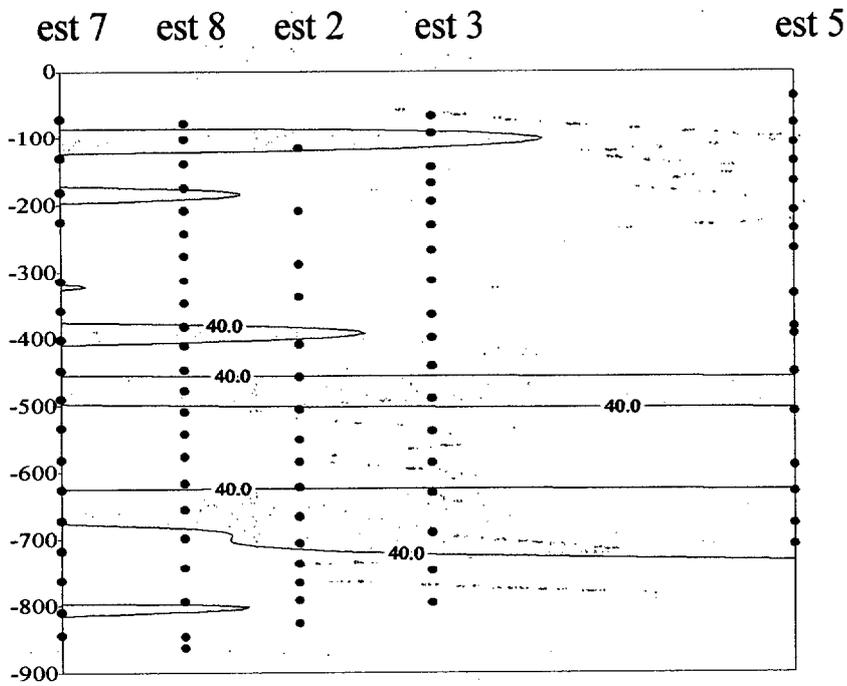
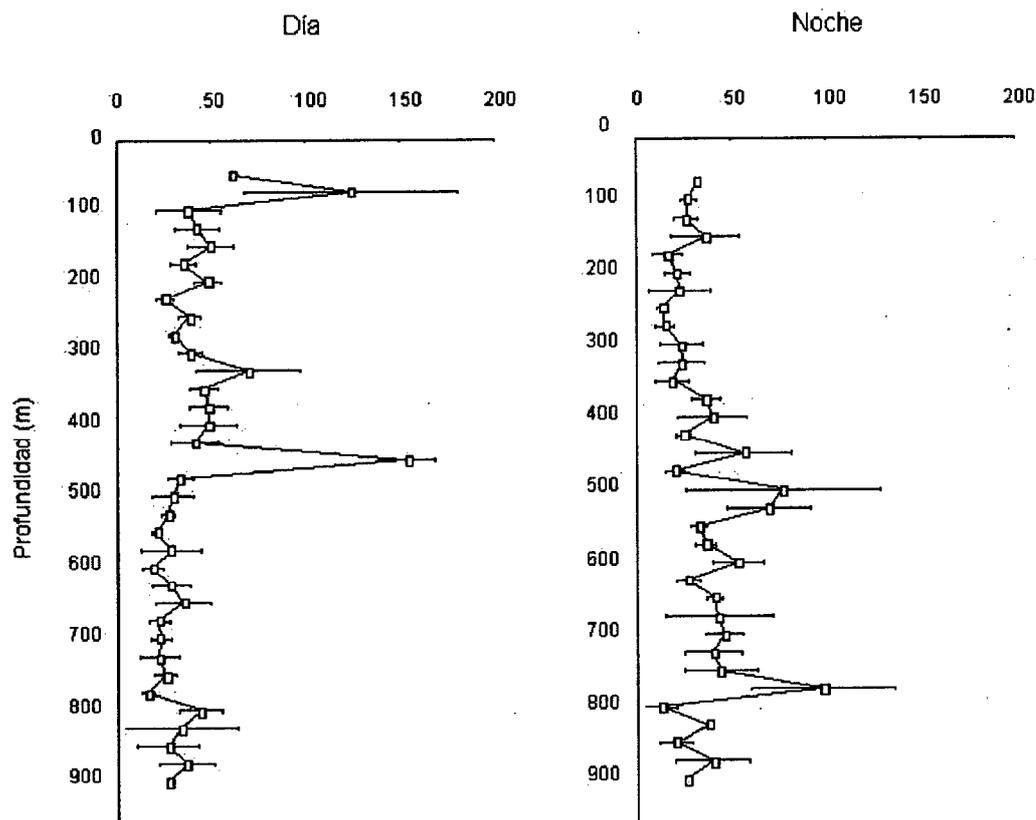


Figura 4.5. Sección vertical de fluorescencia específica en el tracto digestivo de 0 a 900 metros de la estación 7 a la 5 (ng pigm·mg prot⁻¹).



Perfil variación diaria pigmentos totales en el tracto digestivo

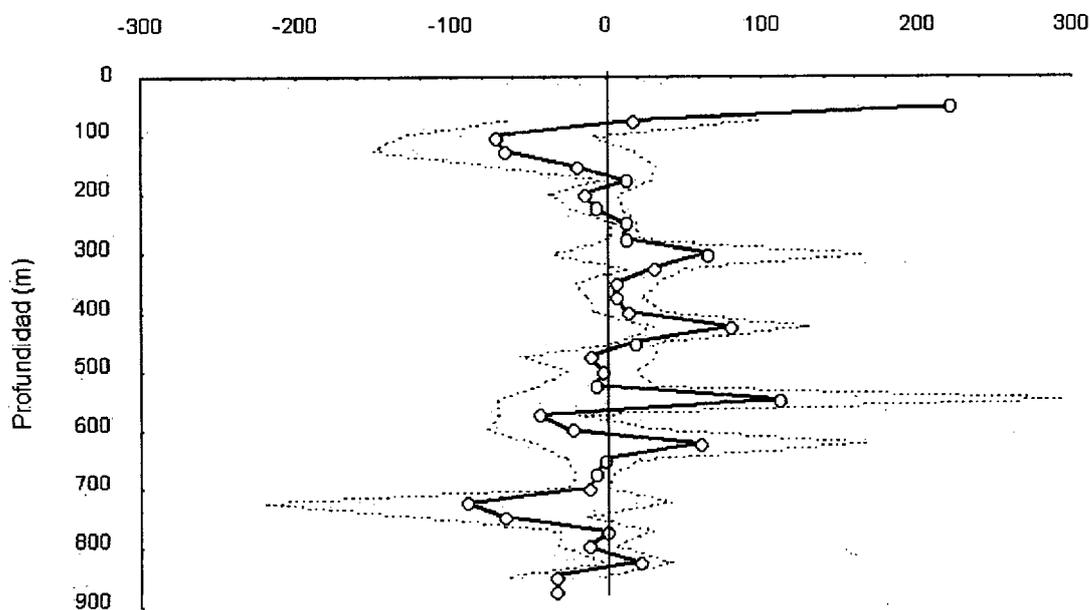


Figura 4.6. Valores medios de fluorescencia digestiva: a) perfiles de día y de noche de fluorescencia específica ($\text{ng pigm}\cdot\text{mg prof}^{-1}$) y error estándar, b) perfil vertical de fluorescencia total ($\text{ng pigm}\cdot\text{m}^{-3}$) día menos noche y desviación estándar.

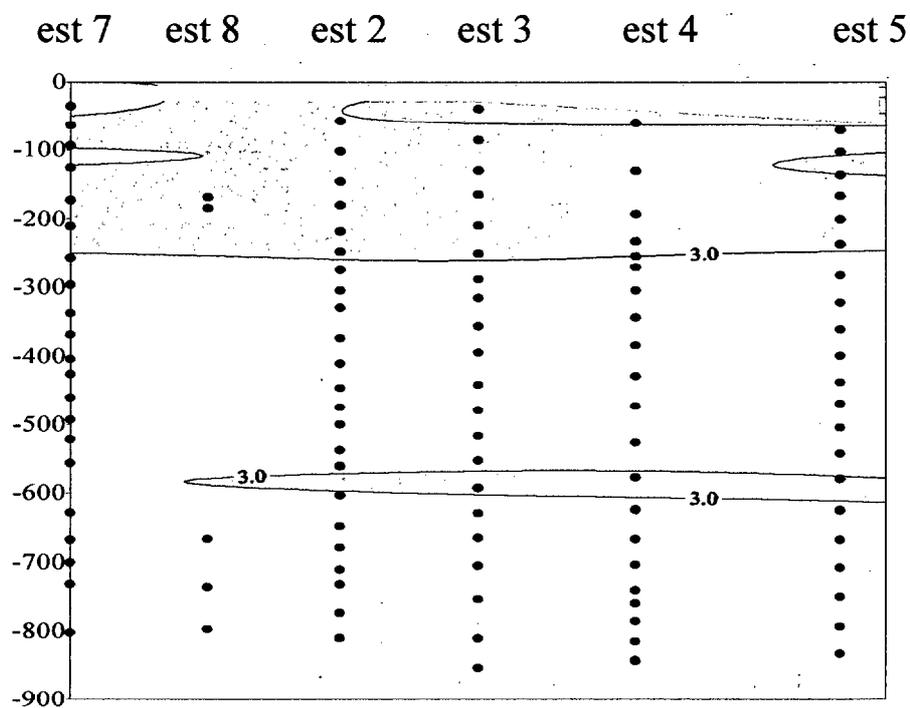
Actividad del sistema de transferencia de electrones

La actividad específica ETS mostró valores máximos en los primeros 250 m y ligeros aumentos entre 300 y 700 m de profundidad (fig.4.7). Por la noche, la actividad específica ETS estuvo casi restringida a los primeros 300 m, siendo los valores medios mayores (fig.4.8a). Los datos de día y de noche se restaron para cuantificar las diferencias día-noche en la actividad ETS en base a un volumen ($:\text{lO}_2\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$) y los valores positivos por debajo de 400 m fueron integrados, obteniéndose un flujo respiratorio de $953.8 \text{ :lO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ (fig.4.8b). Con una ratio respiración/ ETS de 0.5 (Hernández-León y Gómez, 1996) hallamos un flujo activo de $2.97 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ para el área de estudio.

Discusión

El patrón de distribución vertical de biomasa encontrado muestra dos capas principales, una sobre 200 m y otra bajo los 500 m de profundidad formando la llamada capa profunda de reflexión (DSL). Este patrón es similar al encontrado previamente por Hernández-León *et al.* (2001a) en las Islas Canarias. De noche estos organismos migran a las capas superficiales mostrando casi toda la biomasa concentrada en los primeros 300 m. Sin embargo, de acuerdo con datos acústicos, una ligera capa de organismos permanece entre 500 y 600 m de profundidad durante la noche. Probablemente la fauna no migradora hallada con métodos acústicos esté formada por grandes organismos que no son eficientemente capturados por la red utilizada en este estudio. Durante el día, los valores de biomasa bajo los 500 m fueron mayores que en los primeros 200 m, aunque debemos considerar que no se muestreó la capa en los primeros 30-40 metros.

Día



Noche

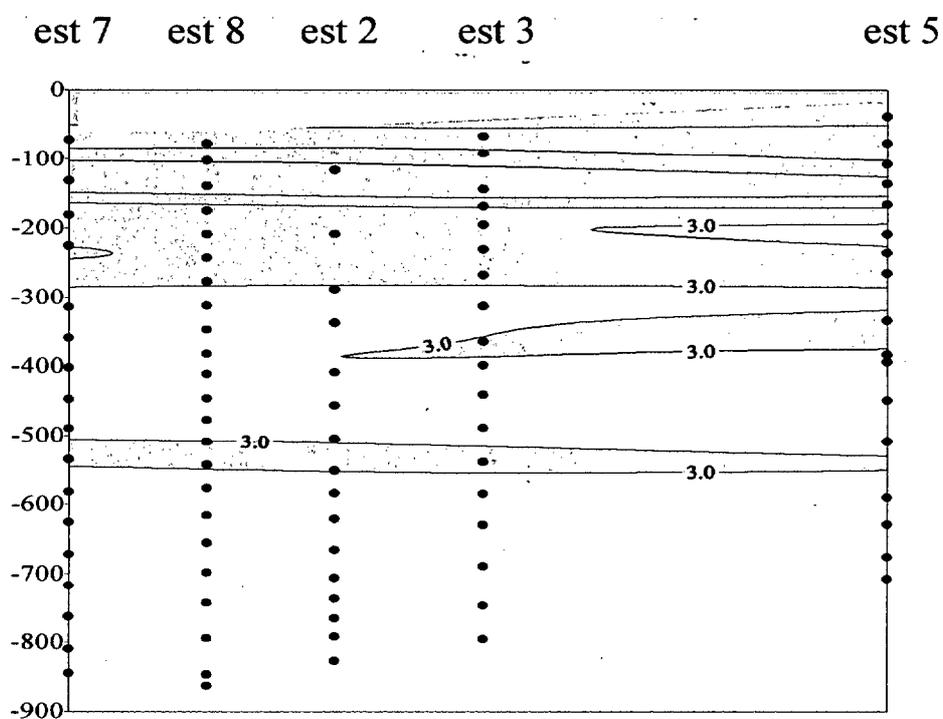


Figura 4.7. Sección vertical de actividad ETS específica en el tracto digestivo de 0 a 900 metros de la estación 7 a la 5 ($:1O_2 \cdot mg \cdot prot^{-1} \cdot h^{-1}$).

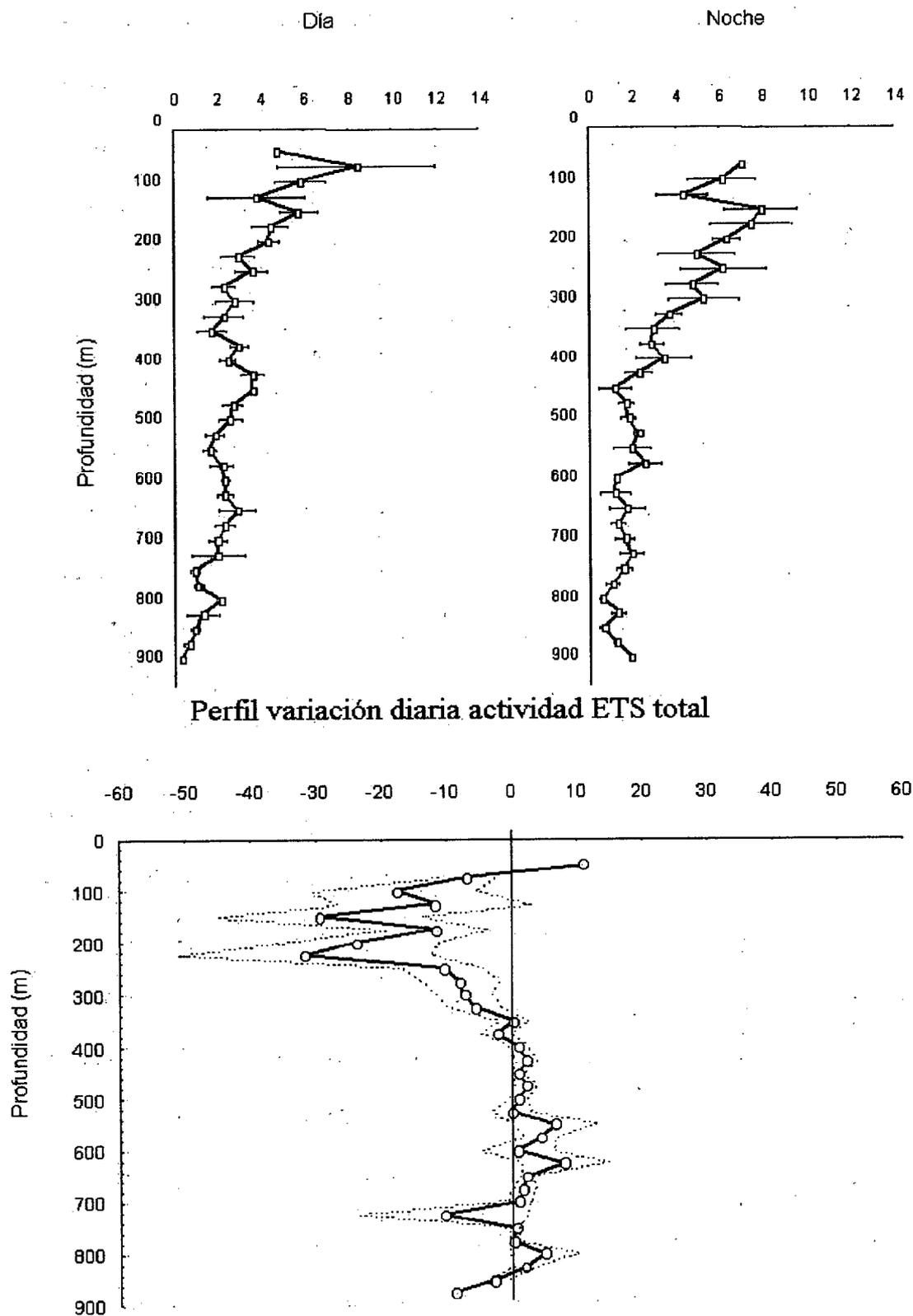


Figura 4.8. Valores medios de actividad ETS y error estándar: a) perfiles de día y de noche de actividad ETS específica ($\text{LO}_2 \text{ mg prof}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) y error estándar, b) perfil vertical de actividad ETS total ($\text{LO}_2 \text{ m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$) día menos noche y desviación estándar.

La biomasa de migradores verticales diarios estimada convertida a unidades de carbono, usando la ecuación dada por Hernández-León *et al.* (2001a) y asumiendo que el 40% del peso seco es carbono, nos dio un valor medio de $706.8 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}$ que es considerablemente mayor que el valor de $231.7 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}$ encontrado por Hernández-León *et al.* (*op. cit.*) y el valor medio calculado en verano en la estación del Pacífico subtropical ALOHA ($220 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}$) por Al-Mutairi y Landry (2001). Este aumento de un 300% en la biomasa podría explicarse por la proximidad del lugar de muestreo con la isla de Gran Canaria. Han sido observados importantes aumentos en la biomasa en la estela de esta isla debido a la acumulación de zooplancton por efecto de remolinos al sur de la isla (Hernández-León, 1998, 1991; Hernández-León *et al.*, en prensa). Éste último trabajo muestra como el zooplancton tiende a acumularse en remolinos anticiclónicos por el efecto de su movimiento de giro mientras se forman (Aristegui *et al.*, 1994, 1997).

La fluorescencia en el tracto digestivo estaba concentrada en los primeros 450 m por el día mientras que de noche los pigmentos en el digestivo fueron consistentemente bajos en esta capa (fig.4.5). Sin embargo, la actividad ETS permaneció alta durante la noche en los primeros 300 m (fig.4.7), coincidiendo con el ascenso de los migradores diarios a las capas superficiales (fig.4.3). Este hecho sugiere que los migradores interzonales se alimentan de materia no pigmentada durante la noche. Recientemente, Hernández-León (1998), Hernández-León *et al.* (2001b) y Hernández-León *et al.* (en preparación) han evidenciado un ciclo lunar en la abundancia y biomasa del zooplancton que habita en la zona eufótica. Explican este patrón de variabilidad en relación con el distinto comportamiento de la fauna migradora vertical diaria durante las distintas fases de la luna. Brevemente, durante la luna llena los migradores interzonales no alcanzan la capa de mezcla debido al alto nivel de iluminación de la superficie del

océano, permitiendo al epizooplancton crecer mientras que durante la luna nueva los migradores son capaces de predar sobre ellos, produciendo un descenso en su biomasa. En el trabajo que presento, la alta actividad específica del sistema de transferencia de electrones y el bajísimo contenido de pigmentos en el tracto digestivo por la noche en los primeros 300 m coincide con una mayor actividad carnívora del zooplancton que migra verticalmente a diario.

El flujo digestivo obtenido ($0.27 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$) estuvo en el rango inferior de los valores hallados por Hernández-León *et al.* (2001a) en Canarias ($0.35\text{-}2.37 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$). Este pequeño flujo podría ser explicado por la gran variabilidad de los datos, que mostraron mayores valores en la superficie durante el día, y a profundidad de noche. De este modo el perfil día-menos-noche utilizado para integrar el flujo digestivo pigmentado mostró valores positivos sólo entre 230 y 645 m de profundidad. Otra fuente de variabilidad respecto a los valores aportados por Hernández-león *et al.* (2001a) está relacionada con el hecho de que se calculó este flujo asumiendo que toda la biomasa poseía la fluorescencia de fondo de los eufausiáceos mientras que los autores mencionados aplicaron esta corrección únicamente a los organismos mayores de 1 mm. Este hecho, unido a la dieta predominantemente carnívora, indica que el flujo digestivo calculado fue una subestimación del flujo real.

La respiración, medida como actividad ETS específica, mostró valores máximos asociados con los picos de biomasa. Esto indica que, aunque hubo una débil reducción de la actividad enzimática debida al descenso de la temperatura con la profundidad, los organismos mantuvieron sus tasas metabólicas a profundidad. Si tomamos la respiración diaria del zooplancton migrador como un flujo activo de carbono, obtenemos un flujo respiratorio de $2.97 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$; en el rango medio del flujo determinado en el mismo área ($1.92\text{-}4.29 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$) por Hernández- León *et al.* (2001a). Aunque similar al

valor medio obtenido ($2.68 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$), este valor debe ser tomado como un flujo mínimo ya que en nuestros cálculos utilizamos un ratio de 0.5 entre la respiración y la actividad ETS, que es bastante conservativo (Hernández- León y Gómez, 1996), y es posible que el ratio real alcanzase valores cercanos a 1. Estos flujos respiratorios similares corresponden al mismo área pero no a la misma biomasa. En el trabajo que presento, la biomasa migradora diaria fue tres veces mayor a la encontrada por Hernández- León *et al.* (2001a). El remolino anticiclónico pudo promover una concentración de biomasa en el área como se observó en estudios previos. Sin embargo, la actividad ETS específica fue aproximadamente la mitad de la obtenida en el último trabajo explicando, por tanto, los bajos flujos encontrados en nuestro estudio. Sumando los flujos digestivo y respiratorio, se observa que nuestra estimación de flujo activo ($3.24 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$) fue bastante similar al estudio previo en aguas de las Islas Canarias realizado por Hernández- León *et al.* (2001a) quienes encontraron un valor de $4.04 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ y al valor obtenido por Al- Mutairi y Landry (2001) de $3.65 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ en la estación de series temporales ALOHA cerca de las Islas Hawai.

Utilizando una P_m media de $3.9 \text{ mgC}\cdot(\text{mg Chl})^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, medida durante la campaña, y datos de clorofila (Basterretxea, no publicado), calculamos una producción primaria de $283.9 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$. Aplicando la ecuación de Lorhenz *et al.* (1992) para aguas oligotróficas obtuvimos un flujo exportado de $15.8 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$. Este valor indica que el flujo respiratorio fue un 19% mientras que el flujo digestivo basado en pigmentos representó sólo un 2% de flujo gravitatorio. El valor del flujo respiratorio coincide con valores medios de estimaciones previas en la literatura que varían entre 4 y 34% (Longhurst *et al.*, 1990; Dam *et al.*, 1995; Emerson *et al.*, 1997; Le Borgne y Rodier, 1997; Rodier y Le Borgne, 1997; Zhang y Dam, 1997) y está en el rango mínimo de los valores dados por Hernández- León *et al.* (2001a) de 16- 45%. Similarmente, el flujo

digestivo calculado aquí estuvo también en el rango mínimo de los datos en el último trabajo (3- 25%).

Por tanto, el mesozooplancton migrador en este área explica alrededor de un 20% del flujo de carbono hacia el océano profundo. Otros estudios basados en el cálculo del flujo de carbono utilizando ecuaciones publicadas que relacionan la biomasa individual y el metabolismo (Dam *et al.*, 1995; Emerson *et al.*, 1997; Zhang y Dam, 1997) mostraron que en algunas áreas estos flujos activos podrían alcanzar los valores del flujo pasivo. Sin embargo, hemos visto que el flujo activo no depende de la biomasa de los migradores verticales diarios. La biomasa tres veces mayor observada en este trabajo no correspondió con un aumento en el flujo activo. Por contrario, el flujo debido a los migradores interzonales permaneció en el rango mínimo de los valores observados en esta área. Nuevas investigaciones son necesarias para estudiar las diferencias en el flujo activo así como para determinar el flujo digestivo debido a una dieta no pigmentada.

Referencias

Al-Mutairi, H. y M.R. Landry (2001) Active export flux of carbon and nitrogen at Station ALOHA by diel migrant zooplankton. *Deep Sea Res. II* **48**: 2083-2103.

Angel, M.V. (1989) Does mesopelagic biology affect the vertical flux? In *Productivity of the Ocean: Present and Past*. (W.H.Berger, V.S.Smetack, and G.Wefer), p. 155-173.

Aristegui, J., P. Sangrá, S. Hernández-León, M. Cantón, A. Hernández-Guerra, y J.L. Kerling (1994) Island-induced eddies in the Canary Islands. *Deep-Sea Res.* **41**: 1509-1525.

Aristegui, J., P. Tett, A. Hernández-Guerra, G. Basterretxea, M.F. Montero, K. Wild, P. Sangrá, S. Hernández-León, M. Cantón, J.A. García-Braun, M. Pacheco, y E.D. Barton (1997) The influence of island-generated eddies on chlorophyll distribution: a study of mesoscale variation around Gran Canaria. *Deep-Sea Res.* **44**: 71-96.

Atkinson, A., P.Ward, y S.A. Poulet (1992) Diel vertical migration and feeding of copepods at an oceanic site near South Georgia. *Mar. Biol.* **113**: 583-593.

Båmstedt, U. (1986) Chemical composition and energy content. In *The Biological Chemistry of Marine Copepods*. (Corner, E.D.S., and O'Hara, S.C.M.), 349 pp.

Dam, H.G., M.R. Roman, y M.J. Younbluth (1995) Downward export of respiratory carbon and dissolved inorganic nitrogen by diel-migrant mesozooplankton at the JGOFS Bermuda time-series station. *Deep-Sea Res. II* **42**: 1187-1197.

Emerson, S., P. Quay, D. Karl, C. Winn, L. Tupas, y M. Landry (1997) Experimental determination of the organic carbon flux from open-ocean surface waters. *Nature* **389**: 951-954.

Falkowski, P.G., D. Ziemann, Z. Kolber, y P.K. Bienfang (1991) Role of eddy pumping in enhancing primary production in the ocean. *Nature* **352**: 55-57.

Gómez, M.M. (1991) Biomasa y actividad metabólica del zooplancton en relación con un efecto masa de isla en agua de Gran Canaria. 236pp. Doctoral thesis. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

Gómez, M.M., S. Torres, y S. Hernández-León (1996) Modification of the electron transport system (ETS) method for routine measurements of respiratory rates of zooplankton. *S. Afr. J. Mar. Sci.* **17**: 15-20.

Hernández-León, S. (1988) Algunas observaciones sobre la abundancia y estructura del mesozooplankton en aguas del Archipiélago Canario. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **5**: 109-118.

Hernández-León, S. (1991) Accumulation of mesozooplankton in a wake area as a causative mechanism of the "island-mass effect". *Mar. Biol.* **109**: 141-147.

Hernández-León, S. (1998) Annual cycle of epiplanktonic copepods in Canary Islands waters. *Fish. Oceanogr.* **7**: 3/4, 252-257.

Hernández-León, S., C. Almeida, L. Yebra, J. Arístegui, M.L. Fernández de Puelles y J. García-Braun. (2001b) Zooplankton biomass in subtropical waters: Is there a lunar cycle? *Sci. Mar.* **65**: 59-63.

Hernández-León, S., C. Almeida, A. Portillo-Hahnefeld, M. Gómez, J.M. Rodríguez y J. Arístegui. Zooplankton biomass and indices of feeding and metabolism in relation to an upwelling filament off Northwest Africa. *J. Mar. Sys.* **in press**

Hernández-León, S. y M.M. Gómez (1996) Factors affecting the Respiration/ETS ratio in marine zooplankton. *J. Plankton Res.* **18**: 239-255.

Hernández-León, S., M.M. Gómez, M. Pagazaurtundua, A. Portillo-Hahnefeld, I. Montero, y C. Almeida (2001a) Vertical distribution of zooplankton in Canary Island waters: implications for export flux. *Deep-Sea Res.* **48**: 1071-1092.

Hernández-León, S. y S. Torres (1997) The relationship between ammonia excretion and GDH activity in marine zooplankton. *J. Plankton Res.* **19**: 587-601.

Hu, V.J.H. (1978) Relationships between vertical migration and diet in four species of euphausiids. *Limnol. Oceanogr.* **23**: 296-307.

Kenner, R.A. y S.I. Ahmed (1975) Measurements of electron transport activities in marine phytoplankton. *Mar. Biol.* **33**: 119-127.

King, F.D., Devol, A.H. y Packard, T.T. (1978) Plankton metabolic activity in the eastern tropical North Pacific. *Deep-Sea Res.* **25**: 689-704.

Le Borgne, R. y M. Rodier (1997) Net zooplankton and the biological pump: a comparison between the oligotrophic and mesotrophic equatorial Pacific. *Deep-Sea Res. II* **44**: 2003-2023.

Lohrenz, S.E., G.A. Knauer, V.L. Asper, M. Tuel, A.F. Michaels, y A.H. Knap (1992) Seasonal variability in primary production and particle flux in the northwestern

Sargasso Sea: U. S. JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study. *Deep-Sea Res.* **39**: 1373-1391.

Longhurst, A.R. (1976) Vertical migration. In *The Ecology of the Seas*. (D.H.Cushing and J.J.Walsh), p. 116-137. Blackwell Scientific Publications.

Longhurst, A.R., A. Bedo, W.G. Harrison, E.J.H. Head, E.P. Horne, B. Irwin, y C. Morales (1989) NFLUX: a test of vertical nitrogen flux by diel migrant biota. *Deep-Sea Res.* **36**: 1705-1719.

Longhurst, A.R., A. Bedo, W.G. Harrison, E.J.H. Head, y D.D. Sameoto (1990) Vertical flux of respiratory carbon by oceanic diel migrant biota. *Deep-Sea Res.* **37**: 685-694.

Lowry, P.H., N.J. Rosenbrough, A.L. Farr, y R.J. Randall (1951) Protein measurement with a Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* **193**: 265-275.

Mackas, D., y Bohrer, R. (1976) Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **25**: 77-85.

Mauchline, J. (1969) The Biology of Euphausiids. *Adv. Mar. Biol.* **7**: 1-454.

Owens, T.G. y F.D. King (1975) The measurement of respiratory electron transport system activity in marine zooplankton. *Mar. Biol.* **30**: 27-36.

Packard, T.T. (1971) The measurement of respiratory electron transport activity in marine phytoplankton. *J. Mar. Res.* **29**: 235-244.

Packard, T.T., E. Berdalet, D. Blasco, S.O. Roy, L. St-Amand, B. Laglacé, K. Lee, y J.-P. Gagné (1996b) CO₂ production predicted from isocitrate dehydrogenase activity and bisubstrate enzyme kinetics in the marine bacterium *Pseudomonas nautica*. *Aq. Microb. Ecol.* **11**: 11-19.

Packard, T.T., E. Berdalet, D. Blasco, S.O. Roy, L. St-Amand, B. Laglacé, K. Lee, y J.-P. Gagné (1996a) Oxygen consumption in the marine bacterium *Pseudomonas nautica* predicted from ETS activity and bisubstrate enzyme kinetics. *J. Plankton Res.* **18**: 1819-1835.

Packard, T.T., A.H. Devol, y F.D. King (1975) The effect of temperature on the respiratory electron transport system in marine plankton. *Deep-Sea Res.* **22**: 237-249.

Parsons, T.R., Maita, Y. y Lalli, C.M. (1984) *A manual of chemical and biological methods of sea water analysis*. Pergamon Press, Oxford. 164 pp.

Rodier, M. y R. Le Borgne (1997) Export flux of particles at the equator in the western and central Pacific ocean. *Deep-Sea Res. II* **44**: 2085-2113.

Roy, S.O. y T.T. Packard (1998) NADP-isocitrate dehydrogenase from *Pseudomonas nautica*: Kinetic constant determination and carbon limitation effects on the pool of intracellular substrates. *Appl. Environ. Microbiol.* **64**: 4958-4964.

Roy, S.O., T.T. Packard, E. Berdalet, y L. St-Amand (1999) Impact of acetate, pyruvate, and physiological state on respiration and respiratory quotients in *Pseudomonas nautica*. *Aq. Microb. Ecol.* **17**: 105-110.

Steinberg, D.K., C.A. Carlson, N.R. Bates, S.A. Goldthwait, L.P. Madin, y A.F. Michaels (2000) Zooplankton vertical migration and the active transport of

dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Res. I* **47**: 137-158.

Strickland, J.D.H. y T.R. Parsons (1972) *A practical handbook of seawaters analysis*. Fish. Res. B. Can. Bull. 167pp.

Torres, S. (1991) Regeneración de amonio en aguas de Canarias mediante estudios de actividad GDH en zooplancton y ETS en meiofauna. 203pp. Doctoral thesis. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

Vidal, J. (1980) Physioecology of zooplankton. 1. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus sp.* *Mar. Biol.* **56**: 111-134.

Vinogradov, M.E. (1962) Feeding of the deep sea zooplankton. *Rapp. Proc.-verb. Reun.* **153**: 114-120.

Willanson, S.W. y J.L. Cox (1987) Diel feeding, laminariase activity, and phytoplankton consumption by euphausiids. *Biol. Oceanogr.* **4**: 1-24.

Zhang, X. y H.G. Dam (1997) Downward export of carbon by diel migrant mesozooplankton in the central equatorial Pacific. *Deep-Sea Res. II* **44**: 2191-2202.

Capítulo 5: Abundancia zooplanctónica en aguas subtropicales: ¿Existe un ciclo lunar?

Resumen

En base a datos históricos de abundancia, evidenciamos la presencia de cambios en la abundancia zooplanctónica, en la capa de 0-200 m, relacionados con el ciclo lunar confirmando que éste fenómeno es producido por el medio marino, de forma similar a lo descrito en ecosistemas de agua dulce. En el segundo cuarto de la luna se observó una clara disminución en la abundancia de copepoditos más copéodos, cuando la variabilidad estacional fue suprimida. Durante la fase de luna llena el zooplancton grande y el micronecton de las capas profundas de reflexión (DSL) no alcanzan la capa superficial de mezcla para evitar la predación debido al nivel de iluminación relativamente alto. De este modo la abundancia del zooplancton epipelágico aumenta como consecuencia de una menor presión por predación. Por el contrario, durante la fase de luna nueva los migradores diarios alcanzan las aguas superficiales y la abundancia del epiplancton disminuye considerablemente. Datos recientes de trampas de sedimento oceánicas indican que el flujo de partículas aumenta con una periodicidad de unos 30 días. Así, el efecto de los migradores verticales diarios podría promover no solo la variabilidad en sus recursos y en la intensidad del flujo activo, sino que también podría dirigir la variabilidad del flujo gravitacional.

Introducción

La determinación de la biomasa es crítica para el estudio de las tasas fisiológicas, de mortalidad y de los flujos en las comunidades planctónicas marinas. Ésta dirige la magnitud de estos flujos cuya importancia radica en la determinación del flujo de energía a través de la cadena alimenticia. Las estimaciones de biomasa y abundancia del zooplancton producen una elevada variabilidad (1 a 3 órdenes de magnitud) comparado con las medidas de tasas (Huntley y Lopez, 1992). Por lo tanto, la variabilidad de la biomasa es importante en el diseño de muestreos y en estudios de oceanografía biológica a micro-, meso- y macroescala así como en el estudio de tendencias planctónicas.

En aguas subtropicales, la biomasa y la abundancia muestran cortos episodios de enriquecimiento al final del invierno tardío debido al enfriamiento estacional de la capa superficial de mezcla. Recientemente, Hernández-León (1998) observó que la abundancia de copépodos epipelágicos en las Islas Canarias mostraba una gran variabilidad con máximos coincidentes con la luna llena durante la mayor parte del ciclo anual, sugiriendo un ciclo lunar en la abundancia de zooplancton en estas aguas. Esta variabilidad fue discutida basándose en las diferencias en la predación durante el ciclo lunar por los migradores verticales diarios de la capa profunda de reflexión (DSL) que podrían dar lugar a diferencias en la abundancia. Un fenómeno similar fue descrito anteriormente en ecosistemas de agua dulce (Gliwicks, 1986), mostrando que el aumento de zooplancton durante el segundo cuarto de la luna y su posterior disminución después de la luna llena estaba relacionado con diferencias en la presión por predación de peces sobre zooplancton. Brevemente, el proceso está relacionado con el hecho de que durante la luna llena y los días previos, los migradores diarios no alcanzan las capas

superficiales del océano como se ha observado en datos acústicos (Tarling *et al.*, 1999) y muestreos de campo (Clarke, 1976; Roger, 1974; Tarling *et al.*, 1979). Las capas profundas de reflexión se mueven verticalmente siguiendo determinados isolúmenes (Boden y Kampa, 1969), y durante el segundo cuarto, la iluminación lunar produce que los isolúmenes diarios (alrededor de 500 m de profundidad en aguas subtropicales) se encuentren a 100- 150 m de profundidad durante la noche (Hill, 1962). Este comportamiento reduciría la presión por predación en aguas superficiales permitiendo al zooplancton epipelágico aumentar su abundancia. En contraposición, son predados después de la luna llena al alcanzar los migradores verticales diarios las aguas superficiales debido a la oscuridad (ver discusión en Hernández-León, 1998).

En este trabajo, se revisan datos históricos de abundancia zooplanctónica en aguas oceánicas fuera de la influencia de las Islas Canarias para estudiar si los cambios relacionados con el ciclo lunar de los copépodos epipelágicos (0- 20 m) hallados por Hernández-León (1998) se reflejan como cambios significativos en la abundancia integrada de zooplancton (0- 200 m).

Métodos

Los datos analizados en este estudio proceden de muestras bimensuales obtenidas por Fernández de Puelles (1986) en una estación oceánica al norte de la isla de Tenerife sobre una profundidad de 1200 m (fig.5.1). Las muestras de zooplancton se cogieron con pescas oblicuas (de 200 m a la superficie) con dos redes Juday Bogorov de 50 cm equipadas con mallas de 250 y 100 μ m y flujómetros General Oceanic. Más detalles sobre el muestreo se pueden ver en los trabajos de Fernández de Puelles (1987) y Fernández de Puelles y García-Braun (1989, 1996).

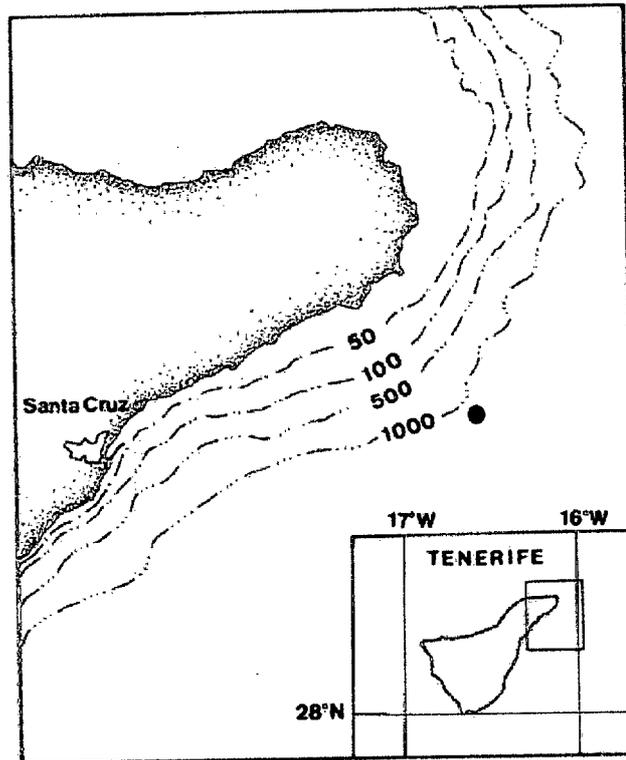


Figura 5.1. Localización de la estación al noreste de la isla de Tenerife (Islas Canarias).

Resultados

El muestreo de la abundancia aportado por Fernández de Puelles (1986) en el océano abierto se basó en un intervalo de 15 días (o más). Los datos fueron muy variables debido a las diferencias en abundancia a lo largo de los años y las estaciones. Como se esperaba, el patrón observado mostró una abundancia y variabilidad altas durante el bloom tardío de invierno y valores muy bajos durante la estación más oligotrófica (otoño) del ciclo anual (fig.5.2a,b). No obstante, puede observarse que durante el final del invierno la mayor abundancia coincidió aproximadamente con la luna llena.

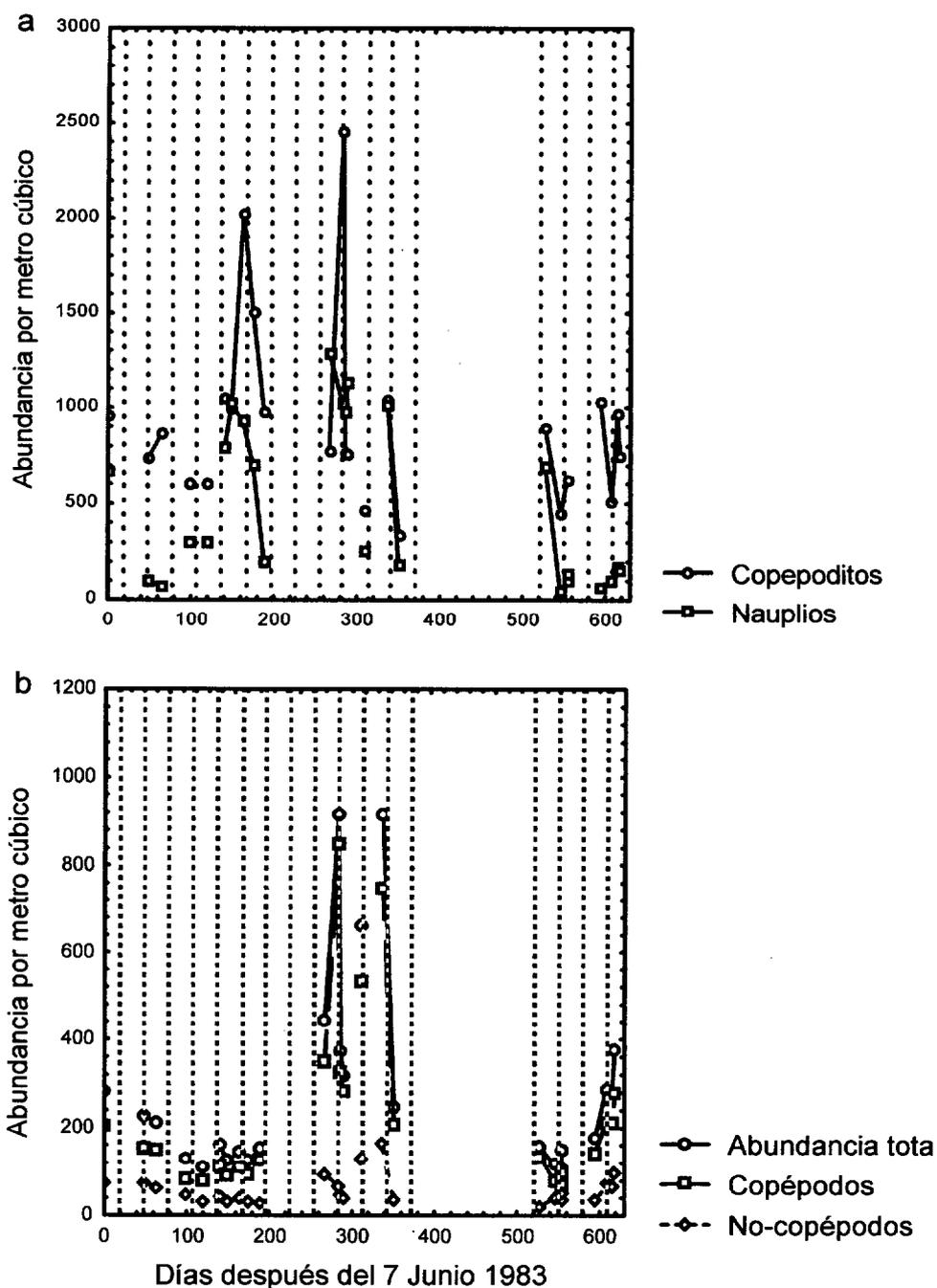


Figura 5.2. a) Abundancia de nauplios y copepoditos en relación a la luna llena (líneas verticales discontinuas) durante los ciclos anuales estudiados por Fernández de Puelles (1986), b) Como en (a) para los copéodos, no-copéodos y ambos. Cuando el intervalo entre muestreos fue menor de 15 días se dibujaron líneas de unión.

Para estudiar el efecto del ciclo lunar sobre la abundancia y la estructura de tallas de la comunidad zooplanctónica, se agruparon y trataron los datos de abundancia en relación a los diferentes cuartos del ciclo lunar: el primero de luna nueva a creciente, el segundo de creciente a llena, el tercero de llena a menguante y el cuarto de luna menguante a nueva. Los nauplios y copepoditos obtenidos en la red de 100 :m de malla (fig.5.3a,b) no mostraron diferencias significativas (ANOVA, $p>0.05$) entre los diferentes cuartos de la luna. Los copépodos adultos recogidos con esta red mostraron una aparente mayor variabilidad y valores mayores en el segundo cuarto de la luna (fig.5.3c). Las diferencias entre el segundo cuarto de la luna y los otros tres no fueron, sin embargo, significativas (ANOVA, $p>0.05$). Esta variabilidad se debió a las grandes diferencias de abundancia observadas entre los periodos de bloom y los oligotróficos.

Los copépodos adultos capturados con la red de 250 :m de malla presentaron el mismo patrón que los capturados por la malla de 100 :m, con valores más altos de abundancia y mayor variabilidad en el segundo cuarto del ciclo de la luna (fig.5.4a). Sin embargo, las diferencias entre éste cuarto y el resto fueron estadísticamente significativas (ANOVA, $p<0.05$). No se vieron diferencias significativas para el mesozooplankton que no eran copépodos (fig.5.4b), mientras que para la abundancia total las diferencias fueron también significativas ($p<0.05$) mostrando que, como se esperaba, los copépodos dirigen la abundancia del mesozooplankton. Para suprimir la variabilidad estacional, los copépodos más copepoditos se trataron conjuntamente considerando los valores máximos del segundo cuarto de la luna como el 100% de abundancia (fig.5.5). Ya que sólo hubo dos muestreos en el primer cuarto del ciclo lunar, éste fue excluido de la figura. Se observó una clara disminución de la abundancia desde la segunda hacia la cuarta fase de la luna (ANOVA, $p<0.05$), mostrando una mayor variabilidad en los días entre ambos periodos iluminados.

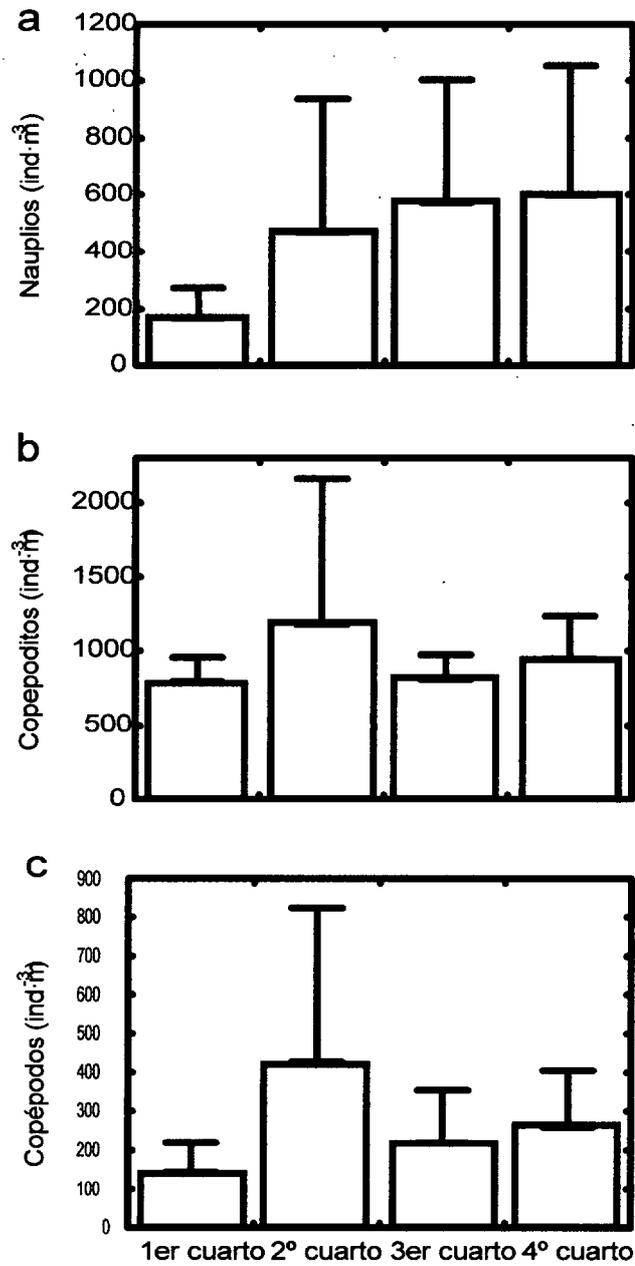


Figura 5.3. Abundancia de a) nauplios, b) copepoditos y c) copépodos recogidos con la red de 100 μ m de malla y agrupados con relación a las distintas fases del ciclo lunar. Las líneas verticales son la desviación estándar.

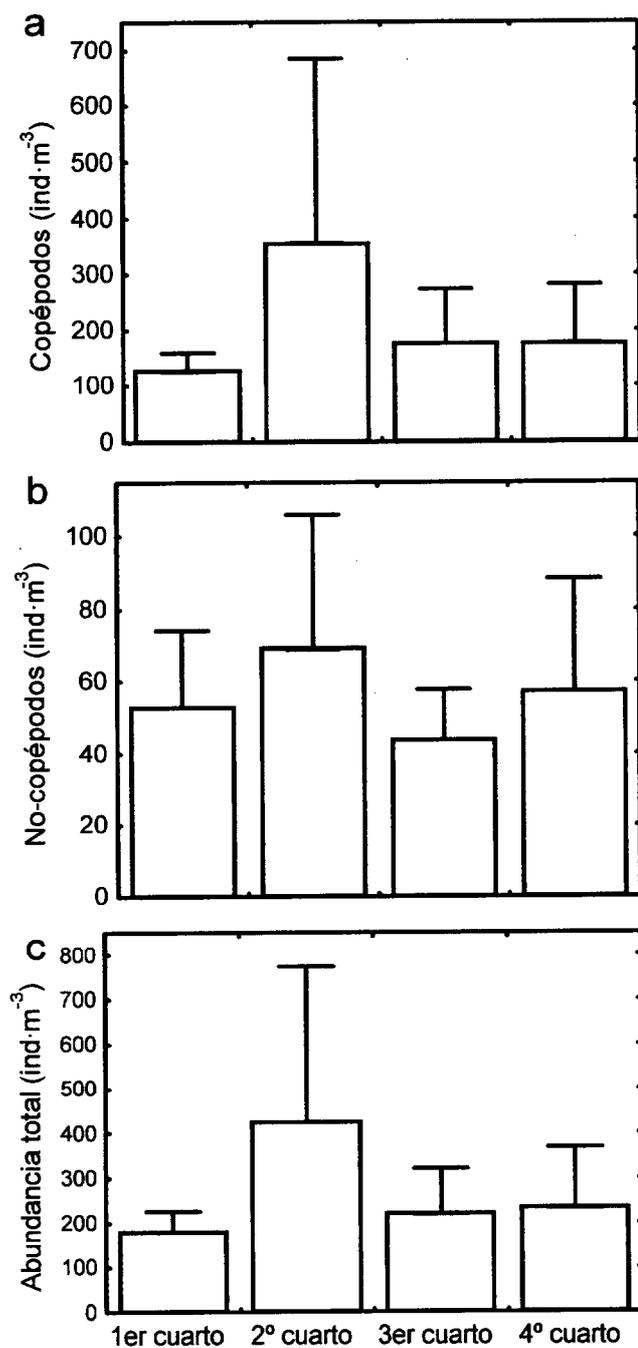


Figura 5.4. Abundancia de a) copéodos, b) no-copéodos y c) abundancia total de organismos capturados en la red de 250 μm de malla y agrupados con relación a las distintas fases del ciclo lunar. Líneas verticales como en figura 5.3.

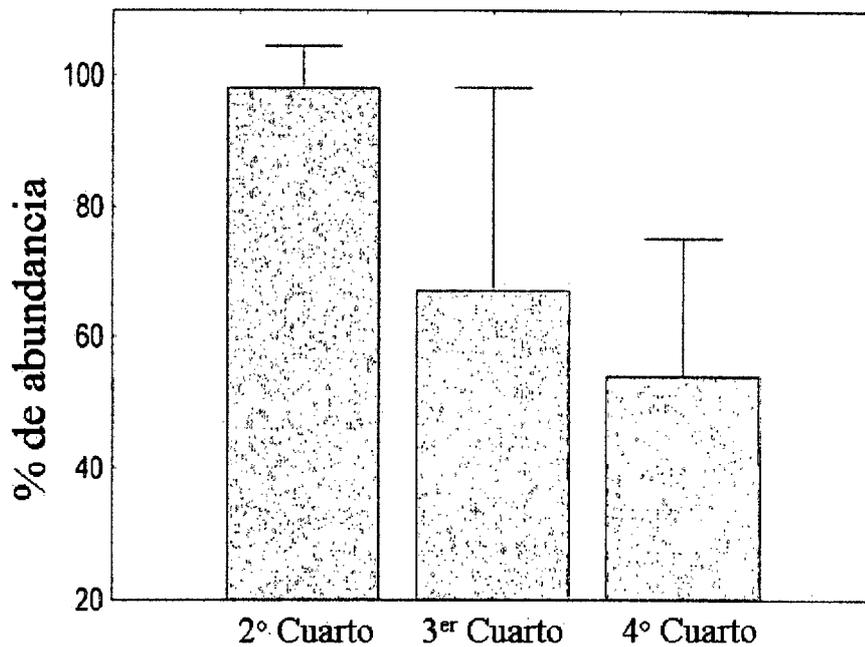


Figura 5.5. Porcentaje de copepoditos más copéodos agrupados con relación al segundo, tercer y cuarto cuartos de la luna. Los valores del segundo cuarto de la luna se convirtieron en el 100% de la abundancia para suprimir la variación estacional. Líneas verticales como en figura 5.3.

Discusión

Los resultados proporcionan un apoyo adicional a la existencia de un ciclo lunar en el mesozooplankton de aguas subtropicales. Debido a que los datos de biomasa de zooplankton estaban basados en pescas de 0 a 200 m, el efecto de los cambios en la abundancia en las capas iluminadas por la luna no debería ser tan claro como si el muestreo se hubiera restringido a los primeros 100 metros, la capa más afectada por los cambios en la iluminación lunar. Sin embargo, esto muestra que los cambios en la

abundancia no están relacionados con cambios diarios en la distribución vertical de los copépodos epipelágicos en la capa de 0 a 200 m. El principal problema en la interpretación de los datos compilados está relacionado con la gran variabilidad de la biomasa zooplanctónica entre estaciones. La mayor abundancia del zooplancton fue observada durante el segundo cuarto de la luna coincidiendo con el aumento en la iluminación lunar, aunque este resultado podría basarse en cambios estacionales de la abundancia. De todas formas, cuando la variabilidad estacional se elimina normalizando los datos (fig.5.5), puede ser observado que la abundancia era significativamente menor durante el período de la luna nueva. Esto concuerda con los resultados de Gliwicks (1986) que observó mayor abundancia en el zooplancton de agua dulce durante el segundo cuarto de la luna. Las diferencias en abundancia encontradas en este trabajo y en un estudio previo (Hernández- León, 1998) subrayan el papel de la predación en la estructuración de los ecosistemas pelágicos marinos (Verity y Smetacek, 1996). Además, las diferencias en abundancia entre las fases de luna llena y luna nueva sugieren que existe un flujo neto de energía de la zona eufótica a la mesopelágica a través de los migradores verticales diarios. La energía transferida desde los productores primarios hacia el mesozooplancton en las capas superficiales del océano sería transportada a aguas profundas debido a la predación ejercida por los migradores verticales diarios. Esto concuerda con observaciones realizadas en aguas de las Islas Canarias por Hernández- León *et al.* (1984) que observaron un incremento de la biomasa en la capa mesopelágica después de un aumento de biomasa en los primeros 200 m de profundidad durante el bloom tardío de invierno.

La importancia de este proceso en el llamado flujo activo perteneciente a la bomba biológica en aguas subtropicales necesita ser evaluada. Una periodicidad de 30 días en el flujo gravitacional (hundimiento) se ha observado en trampas de sedimento en

aguas subtropicales del océano Atlántico (Khripounoff *et al.*, 1998). Este hecho podría ser explicado por la periodicidad lunar descrita anteriormente en la abundancia del mesozooplankton. Por otro lado, estos resultados podrían dar luz en la interpretación del desacople observado frecuentemente entre la producción primaria y el flujo exportado. Nuevos estudios han de ser realizados con períodos de muestreo más cortos para corroborar este patrón de variación de la biomasa y abundancia del zooplankton en aguas subtropicales.

Referencias

- Boden, B.P. y E.M. Kampa. (1967) The influence of natural light on the vertical migrations of an animal community in the sea. *Symp. Zool. Soc. London* 19: 15-26.
- Clarke, T.A. (1973) Some aspects of the ecology of lanternfishes (Myctophidae) in the Pacific Ocean near Hawaii. *Fish. Bull.* 71: 401-434.
- Fernández de Puellas, M.L. (1986) *Ciclo anual de la comunidad de meso y microzooplankton, su biomasa, estructura, relaciones tróficas y producción en aguas de Canarias*. 335 pp. Doctoral thesis. Universidad Autónoma de Madrid.
- Fernández de Puellas, M.L. (1987) Evolución anual de microzooplankton en aguas de las Islas Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 4: 79-90.
- Fernández de Puellas, M.L. y J. García-Braun. (1989) Dinámica de las comunidades plantónicas en una zona del Atlántico subtropical (Isla de Tenerife). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 5: 87-100.
- Fernández de Puellas, M.L. y J. García-Braun. (1996) Micro and mesozooplankton in Canarian waters (28° 30'N, 16° 06'W). In *Oceanography and Marine Resources in the Eastern Central Atlantic*. Llinás, O., J.A. González and M.J. Rueda (eds.), DGUI Gobierno de Canarias-Cabildo Insular de Gran Canaria, pp 69-89.
- Gliwicks, Z.M. (1986) A lunar cycle in zooplankton. *Ecology* 67: 883-897.
- Hernández-León, S. (1998) Annual cycle of epiplanktonic copepods in Canary Island waters. *Fish. Oceanogr.* 7: 252-257.
- Hernández-León, S., O. Llinás y J.G. Braun. (1984) Nota sobre la variación de la biomasa mesozooplancónica en aguas del Archipiélago Canario. *Inv. Pesq.* 48: 495-508.
- Hill, M.N. (1962) *The Sea* (vol. 1), Interscience, New York.

Huntley, M.E. y M.D.G. Lopez. (1992) Temperature-dependent production of marine copepods: A global synthesis. *Am. Nat.* **140**: 201-242.

Khripounoff, A., A. VanGriesheim y P. Crassous. (1998) Vertical and temporal variations of particle fluxes in the deep tropical Atlantic. *Deep-Sea Res. I* **45**: 193-216.

Roger, C. (1974) Influence de la phase et de l'éclairement lunaire sur les répartitions verticales nocturnes superficielles de crustacés macroplanctoniques (*Euphausiacea*). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* **12**: 159-171.

Tarling, G.A., F. Buchholz y J.B.L. Matthews. (1999) The effect of a lunar eclipse on the vertical migration behaviour of *Meganyctiphanes norvegica* (Crustacea: Euphausiacea) in the Ligurian Sea. *J. Plankton Res.* **21**: 1475-1488.

Verity, P.G. y V. Smetacek. (1996) Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **130**: 277-293.

Capítulo 6: Ciclo lunar de la biomasa zooplanctónica en aguas subtropicales:

Implicaciones biogeoquímicas.

Resumen

La relación entre la biomasa zooplanctónica y la iluminación ha sido estudiada al norte de las Islas Canarias. La biomasa fue significativamente mayor durante el segundo cuarto del ciclo lunar, y decreció de forma dramática después de la luna llena en todas las clases de talla del mesozooplankton. El patrón fue similar al descrito en lagos y confirma la existencia de este fenómeno en el mar. Éste ciclo lunar en el zooplankton podría ser responsable de un gran porcentaje del flujo gravitatorio y ayudaría a explicar la periodicidad en el flujo pasivo observada en trampas de sedimento en aguas subtropicales.

Introducción

Un paso fundamental en el conocimiento de las comunidades marinas planctónicas es el conocimiento de la variabilidad de su biomasa, tasas fisiológicas y mortalidad para determinar el flujo de materia a través de la cadena alimenticia y evaluar el destino de esta energía. La biomasa es un parámetro crítico ya que determina la magnitud de los flujos fisiológicos y de mortalidad. La biomasa es dependiente de la abundancia y espectro de tallas y, en último lugar, de la estructura de la comunidad. En zooplancton, se reconoce que las determinaciones de biomasa y abundancia poseen una mayor variabilidad (1 a 3 órdenes de magnitud) que las medidas de tasas (Huntley y Lopez, 1992). Por lo tanto, el conocimiento de esta variabilidad es de gran importancia en los estudios de flujos, y un diseño apropiado del muestreo de la biomasa es crítico a la hora de conocer la variabilidad a mesoescala.

Una gran parte de los océanos son aguas subtropicales. Son principalmente oligotróficas con episodios cortos de enriquecimiento al final del invierno debido a la erosión de la termoclina estacional como resultado del enfriamiento de la capa de mezcla superficial. Sin embargo, recientemente se ha sugerido que la abundancia del zooplancton puede variar en relación con la iluminación de la luna en aguas subtropicales (Hernández-León, 1998; Hernández-León *et al.*, 2001). El ciclo anual de los copépodos epipelágicos en aguas fuera de las Islas Canarias muestra que la variabilidad de las diferentes especies estaba relacionada con el ciclo lunar mediante picos de abundancia alrededor de la luna llena. Esta variabilidad, se intentó explicar por los cambios en la presión por predación de los migradores verticales diarios debidos al ciclo lunar. Estos cambios en abundancia han sido descritos anteriormente en ecosistemas de agua dulce (Gliwicks, 1986), donde el aumento de zooplancton durante

el segundo cuarto de la luna, y el subsecuente descenso después de la luna llena, estaba relacionado con diferencias en la predación sobre zooplancton por peces. Un mecanismo similar ha sido sugerido (Hernández- León, 1998) para aguas subtropicales donde los predadores clave son los migradores verticales diarios que forman las capas profundas de reflexión (DSL).

En aguas de las Islas Canarias, la composición y comportamiento de las DSL es bien conocido (ver Baker, 1970; Roe, 1972, 1974; Pugh, 1974; Rudyakov, 1979; Hernández- León *et al.*, 2001, entre otros) y migran desde unos 400- 600 m de profundidad hacia la zona epipelágica, de forma similar al comportamiento observado en otras áreas de aguas tropicales y subtropicales (Vinogradov, 1962; Longhurst, 1976). Datos acústicos (Tarling *et al.*, 1999) y de muestreo con redes (Clarke, 1973; Roger, 1974; Tarling *et al.*, 1999) muestran que estos organismos no alcanzan las capas superficiales del océano debido a la iluminación lunar (ver también Blaxter, 1974). Es bien sabido que las capas profundas de reflexión siguen el movimiento vertical diario de determinados isolúmenes (Boden y Kampa, 1967). Durante la luna llena, la iluminación lunar nocturna es suficiente para situar el equivalente del isolumen de mediodía, encontrado sobre 500 m de profundidad en aguas subtropicales, a 100- 150 m de profundidad (Hill, 1962). Este comportamiento de los isolúmenes podría limitar la migración de los predadores y, por tanto, debería reducir la presión por predación en aguas superficiales, permitiendo al zooplancton epipelágico aumentar su abundancia. En contraste, después de la luna llena, los migradores verticales diarios alcanzarán aguas superficiales debido a la oscuridad durante las primeras horas de la noche, aumentando la presión por predación en esta capa. Sin embargo, las consecuencias de este impacto en el zooplancton epipelágico no se han considerado en estudios de biomasa y comportamiento. Hernández- León (1998) halló coincidencias entre la abundancia de

los copépodos epipelágicos y la luna llena durante un ciclo anual completo. En un trabajo reciente, Hernández- León *et. al.* (2001) también observaron que estos cambios en abundancia eran detectados en la columna de agua, 0- 200 m, indicando que los cambios en abundancia no estaban relacionados con la variación en la distribución vertical del epiplancton en los primeros 200 m. Los resultados expuestos en estos trabajos, mostraron que este fenómeno es evidente como cambios numéricos de zooplancton epipelágico, y sugieren que podría existir un rasgo general en la dinámica de poblaciones en aguas subtropicales. Sin embargo no hay datos sobre la variabilidad de la biomasa relacionada con la iluminación lunar.

Métodos

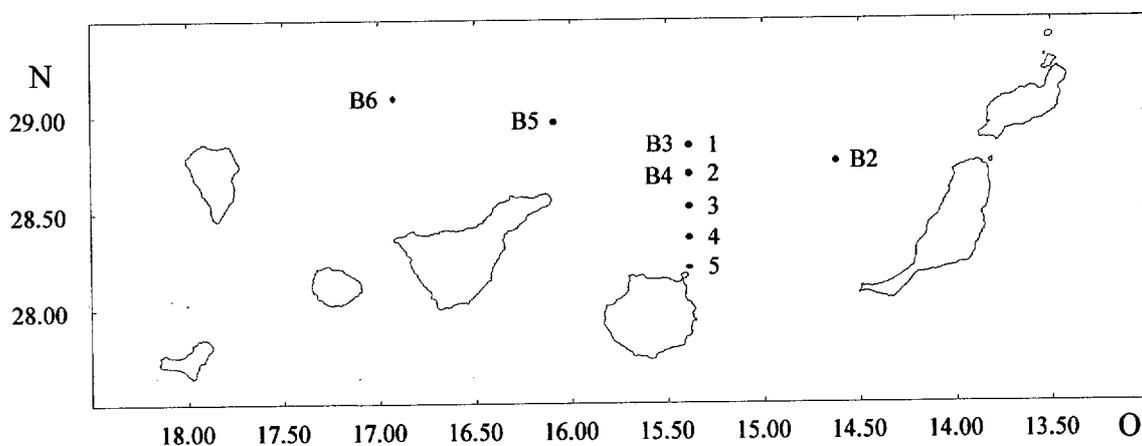


Figura 6.1. Localización de las estaciones al norte de las Islas canarias durante las campañas Mesopelagic. Ver tabla 6.1 para la fecha de los muestreos durante abril y mayo de 1999.

Día	Barco	Estaciones
26.04.99	Taliarte	1, 2, 3, 4
28.04.99	Taliarte	1, 2, 3, 4
03.05.99	Tagomago	1, 2, 3, 4, 5
07.05.99	Tagomago	1, 2
11.05.99	Bocaina	B2
13.05.99	Bocaina	B3, B4, B5, B6
19.05.99	Caluma	4
24.05.99	Las Palmas	1
27.05.99	Las Palmas	1, 2

Tabla 6.1. Estaciones muestreadas durante abril y mayo de 1999. Ver figura 6.1 para la localización de las diferentes estaciones.

Con el ánimo de estudiar la variabilidad de la biomasa zooplanctónica durante un ciclo lunar, realizamos una serie de muestreos durante abril y mayo de 1999, al norte de las Islas Canarias en área considerada no afectada (Barton *et al.*, 1998) por las islas (fig.6.1), usando diferentes barcos según la oportunidad (tabla 6.1). El zooplancton se capturó con una red WP-2 (UNESCO, 1968) equipada con una malla de 100 μ m. Las pescas fueron verticales y durante el día (entre las 11 y las 18 horas) desde 100 m hasta la superficie para muestrear la termoclina superficial y la capa superficial de mezcla, las profundidades más susceptibles de ser influenciadas por los cambios en la iluminación lunar. Utilizando un CTD equipado con un fluorómetro *in situ* obtuvimos perfiles

verticales de temperatura, conductividad y fluorescencia. A bordo, el zooplancton fue fraccionado por tallas (200, 500 y 1000 μ m), congelado y transportado al laboratorio donde se midió el peso seco utilizando un procedimiento estándar (Lovegrove, 1966).

Resultados

El peso seco del zooplancton, calculado sobre la columna de agua a 100 m, fue mayor durante la luna llena que durante la luna nueva (fig.6.2a) aunque se observó una gran variabilidad durante el primer periodo. La biomasa fraccionada por tallas (fig.6.2b) mostró que la gran variabilidad (desviaciones estándar altas) observada durante la luna llena fue debida principalmente a la fracción de mayor talla ($>1000 \mu$ m). Ésta consistió en su mayoría en sifonóforos y quetognatos grandes conocidos por presentar una distribución en manchas y una baja capturabilidad en pescas verticales. El incremento de biomasa durante el segundo cuarto de la luna fue también observado en el resto de fracciones separadas. Esto se vio claramente cuando los datos se representaron como porcentajes del máximo de biomasa en cada clase de talla (fig.6.2c) mostrando que la mortalidad (o predación) fue igualmente importante en todas las fracciones de talla estudiadas. El descenso de biomasa apareció durante la luna llena y los días siguientes, pero no coincidió exactamente con los cambios en la iluminación lunar. No encontramos diferencias significativas (ANOVA, $p>0.05$) entre las distribuciones de clorofila en los periodos de luna llena y luna nueva.

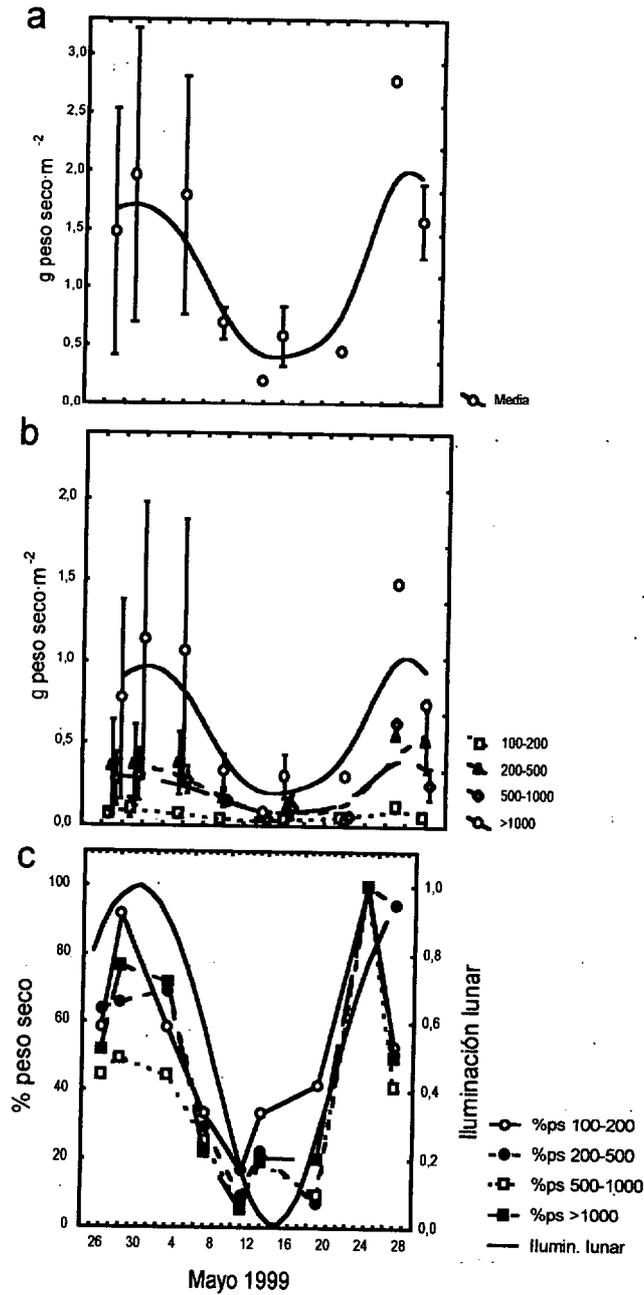


Figura 6.2. a) Biomasa total de zooplancton como peso seco. La luna llena coincide con el inicio y final del periodo de muestreo (ver figura 6.2c para la iluminación lunar). b) Biomasa zooplanctónica como peso seco en las diferentes fracciones de talla. Observar que la gran variabilidad encontrada en la biomasa total del zooplancton (fig. 6.2a) es debida a la fracción de talla mayor. c) Porcentaje de peso seco en cada fracción de talla de zooplancton e iluminación lunar. Observar el descenso drástico en la biomasa en todas las fracciones de talla después de la luna llena.

Discusión

La variabilidad del zooplancton en relación con el ciclo lunar como resultado de la predación ha sido mostrada en ecosistemas de agua dulce (Gliwicks, 1986). En el océano abierto los migradores verticales diarios aumentan el número de predadores en aguas superficiales alrededor de un 70% (Longhurst y Williams, 1979) siendo capaces de preda sobre el zooplancton epipelágico, principalmente copépodos (Hopkins y Gartner, 1992; Kinsey y Hopkins, 1994). El efecto predador de estos organismos podría controlar un porcentaje relativamente alto de la biomasa zooplanctónica (Hopkins y Gartner, 1992). De acuerdo con el comportamiento migratorio sugerido en un trabajo previo (Hernández-León, 1998) y explicado anteriormente, las diferencias de biomasa del zooplancton epipelágico entre la luna llena y la luna nueva está relacionada con la posición de la fauna migradora en la columna de agua durante estos periodos. La no-coincidencia entre la disminución de biomasa zooplanctónica después de la luna llena y durante la iluminación lunar (fig.6.2c) podría ser explicada por el horario del orto lunar. Esta aparición cada día más tarde produce un aumento del periodo oscuro en las primeras horas de la noche en los días posteriores a la luna llena. Estas horas de oscuridad permiten a los predadores migrar hacia la zona epipelágica, como fue observado también durante un eclipse lunar (Tarling *et al.*, 1999), y de este modo consumir zooplancton en ella. Un patrón similar de predación ha sido llamado “trampa de plancton” en el caso de lagos (Gliwicks, 1986). Sin embargo, el impacto sobre la distribución de clorofila no fue significativo. Esto concuerda con la idea de que el microzooplancton es un componente principal de la dieta de los copépodos (Roman y Gauzens, 1997; Calbet y Landry, 1999). El crecimiento del zooplancton epipelágico implicado en el aumento de biomasa debería ser suficiente para permitir el desarrollo de

organismos durante el primer y el segundo cuarto de la luna. En este sentido, el periodo de generación esperado para copépodos a 20° C es de aproximadamente 12 días (Huntley y Lopez, 1992) o de 15-20 días según los datos presentados por Mauchline (1998) para el rango de 17-23° C.

El incremento y descenso de 3 a 4 veces en la biomasa durante el ciclo lunar debe tener serias implicaciones en el transporte de carbono hacia aguas profundas. Este ciclo aumentaría la importancia del llamado flujo activo de la bomba oceánica de carbono y puede promover la transferencia de energía desde la zona eufótica hacia la mesopelágica. Una estimación de este flujo con los datos presentados puede ser simulada considerando:

$$P = (B_1 - B_0) + M \quad (6.1)$$

donde P es la producción, B₁ y B₀ son la biomasa en el tiempo 1 y 0 respectivamente, y M es la mortalidad. Entonces,

$$B_1 = B_0 + (B_0 \cdot g) - (B_0 \cdot m) \quad (6.2)$$

siendo g la tasa de crecimiento y m la tasa de mortalidad.

Un descenso en la biomasa de 2053 a 551 mg de peso seco (ps)·m⁻² en 14 días fue simulado y se obtuvieron un crecimiento diario de 0.01d⁻¹ y una tasa de mortalidad de 0.15 d⁻¹. Se obtuvo una mortalidad diaria de 57.9 mg ps·m⁻²·d⁻¹ o 22.8 mgC·m⁻²·d⁻¹ [asumiendo que el carbono es un 40% del peso seco (Omori e Ikeda, 1984)]. Calculamos un flujo gravitacional de 36.5 mgC·m⁻²·d⁻¹ (a partir de la ecuación dada por Lohrenz *et al.*, 1992), asumiendo que la producción primaria media durante el bloom

tardío de invierno desde febrero a mayo en las islas Canarias fue de $735 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ (Fernández de Puellas, 1986). Esta estimación muestra que el flujo activo diario durante el ciclo fue un 63% del flujo gravitacional, que conjuntamente con el flujo activo debido a la respiración (Longhurst *et al.*, 1990; Dam *et al.*, 1995; Emerson *et al.*, 1997) a profundidad por los migradores diarios (valores medios de 25-34% del flujo pasivo) supuso un valor similar al calculado para el flujo de partículas. Este fenómeno puede ser más significativo cerca de áreas de afloramiento, donde las capas de reflexión profunda observadas son mayores. Por tanto, la importancia del ciclo lunar de predación debería ser explorada en aguas de los giros centrales del océano, aunque las diferencias encontradas en la abundancia (Hernández-León, 1998; Hernández-León *et al.*, en preparación) y en la biomasa (este trabajo) sustentan la idea de que estos cambios en el zooplancton ocurren a un nivel similar en agua dulce y en las comunidades planctónicas marinas apoyando la importancia de la predación y de la estructura de las comunidades en la dinámica de poblaciones en el sistema pelágico (Verity y Smetacek, 1996).

La presencia de grandes cantidades de empaquetados fecales en intervalos cercanos a la mensualidad en trampas de sedimento a 900 m de profundidad al norte de las Islas Canarias (Fischer *et al.*, 1996) podría estar relacionada con el aumento en el flujo trófico de los migradores. Además, ha sido observada una periodicidad de 30 días en el material recuperado en trampas de sedimento dispuestas en aguas subtropicales al sur de Canarias (Khripounoff *et al.*, 1998). El ciclo lunar observado en el zooplancton podría explicar la variabilidad observada en el flujo gravitatorio. Podría ayudar incluso a explicar el desacople normalmente observado entre la producción primaria y el flujo exportado (Michaels *et al.*, 1994; Karl *et al.*, 1996). Finalmente, es interesante considerar el efecto de este fenómeno en el desarrollo de las poblaciones de larvas de peces pelágicas en los filamentos advectados desde áreas de afloramiento. Las larvas

son abundantes en estas estructuras (Rodríguez *et al.*, 1999), siendo consideradas parte de la llamada tríada (Bakun, 1998) que afecta al reclutamiento de peces en estas áreas del océano. Ellas, también, pueden estar sujetas a los cambios en la predación con el ciclo lunar.

Referencias

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.

Bakun, A. (1998) Ocean triads and radical interdecadal stock variability: Bane and boom for fishery management science. In *Reinventing fisheries management*. (Pitcher, T.J., P.J. B. Hartand and D. Pauly eds.), pp. 331-358. Chapman and Hall, London.

Barton, E.D., Arístegui, J., Tett, P., Cantón, M., García-Braun, J., Hernández-León, S., Nykjaer, L., Almeida, C., Almunia, J., Ballesteros, S., Basterretxea, G., Escánez, J., García-Weill, L., Hernández-Guerra, A., López-Latzen, F., Molina, R., Montero, M.F., Navarro-Pérez, E., Van Lenning, K., Vélez, H. y Wild, K. (1998) The transition zone of the Canary Current upwelling region. *Progr. Oceanogr.* **41**: 455-504.

Blaxter, J.H.S. (1974) The role of light in the vertical migration of fish- a review. In *Light as an ecological factor, II*. (Evans, G.C., Bainbridge, R. and Rackham, O. eds.), pp. 189-210. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Boden, B.P. y Kampa, E.M. (1967) The influence of natural light on the vertical migrations of an animal community in the sea. *Symp. Zool. Soc. London* **19**: 15-26.

Calbet, A. y Landry, M.R. (1999) Mesozooplankton influences on the microbial food web: Direct and indirect trophic interactions in the oligotrophic open ocean. *Limnol. Oceanogr.* **44**: 1370-1380.

Clarke, T.A. (1973) Some aspects of the ecology of lanternfishes (Myctophidae) in the Pacific Ocean near Hawaii. *Fish. Bull.* **71**: 401-434.

Clarke, G.L. y Denton, E.J. (1962). Light and animal life. In *The Sea* (vol. 1) (Hill, M.N. ed.), pp. 456-468. Interscience, New York.

Dam, H.G., Roman, M.R. y Younbluth, M.J. (1995) Downward export of respiratory carbon and dissolved inorganic nitrogen by diel-migrant mesozooplankton at the JGOFS Bermuda time-series station. *Deep-Sea Res. II* **42**: 1187-1197.

Fernández de Puelles, M.L. (1986) *Ciclo anual de la comunidad de meso y microzooplankton, su biomasa, estructura, relaciones tróficas y producción en aguas de Canarias*. 335 pp. Doctoral Thesis. Universidad Autónoma de Madrid.

Fischer, G., Neuer, S., Wefer, G. y Krause, G. (1996) Short-term sedimentation pulses recorded with a fluorescence sensor and sediment traps at 900 m depth in the Canary basin. *Limnol. Oceanogr.* **41**: 1354-1359.

Gliwicks, Z.M. (1986) A lunar cycle in zooplankton. *Ecology* **67**: 883-897.

Hernández-León, S. (1998) Annual cycle of epiplanktonic copepods in Canary Island waters. *Fish. Oceanogr.* **7**: 252-257.

Hernández-León, S., Almeida, C., Yebra, L., Aristegui, J., Fernández de Puelles, M.L. y García-Braun, J. (2001a) Zooplankton abundance in subtropical waters: Is there a lunar cycle? *Sci. Mar.* **65**: 59-64.

Hernández-León, S., Gómez, M., Pagazaurtundua, M., Portillo-Hahnefeld, A., Montero, I., y Almeida, C. (2001b) Vertical distribution of zooplankton in Canary Island waters: implications for export flux. *Deep-Sea Res. I* **48**: 1071-1092.

Hopkins, T.L. y Gartner, J.V. (1992) Resource-partitioning and predation impact of a low-latitude myctophid community. *Mar. Biol.* **114**: 185-197.

Huntley, M.E. y Lopez, M.D.G. (1992) Temperature-dependent production of marine copepods: A global synthesis. *Am. Nat.* **140**: 201-242.

Karl, D.M., Christian, J.R., Dore, J.E., Hebel, D.V., Letelier, R.M., Tupas, L.M. y Winn, C.D. (1996) Seasonal and interannual variability in primary production and particle flux at Station ALOHA. *Deep-Sea Res. II* **43**: 539-568.

Khripounoff A., Vangriesheim, A. y Crassous, P. (1998) Vertical and temporal variations of particle fluxes in the deep tropical Atlantic. *Deep-Sea Res. I* **45**: 193-216.

Kinsey, S.T. y Hopkins, T.L. (1994) Trophic strategies of euphausiids in a low-latitude ecosystem. *Mar. Biol.* **118**: 651-661.

Lohrenz, S.E., Knauer, G.A., Asper, V.L., Tuel, M., Michaels, A.F. y Knap, A.H. (1992) Seasonal variability in primary production and particle flux in the northwestern Sargasso Sea: U.S. JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study. *Deep-Sea Res.* **39**: 1373-1391.

Longhurst, A.R. (1976) Vertical Migration. In *The Ecology of the Seas*. (Cushing, D.H. and Walsh, J.J. eds.), pp 116-137. Blackwell Scientific Publications.

Longhurst, A.R. y Williams, R. (1979) Materials for plankton modelling: Vertical distribution of Atlantic zooplankton in summer. *J. Plankton Res.* **1**: 1-28

Longhurst, A.R., Bedo, A., Harrison, W.G., Head, E.J.H. y Sameoto, D.D. (1990) Vertical flux of respiratory carbon by oceanic diel migrant biota. *Deep-Sea Res.* **37**: 685-694.

Lovegrove, T. (1966) The determination of the dry weight of plankton and the effect of various factors on the values obtained. In *Some contemporary studies in marine science*, (Barnes, H. ed.), pp. 429-467. George Allen and Unwin, London.

Mauchline, J. (1998) The Biology of Calanoid Copepods. *Adv. Mar. Biol.* **33**: 710 pp.

Michaels, A.F., Bates, N.R., Buesseler, K.O., Carlson, C.A. y Knapp, A.H. (1994). Carbon system imbalances in the Sargasso Sea. *Nature* **372**: 537-540.

Omori, M. y T. Ikeda. (1984) *Methods in Marine Zooplankton Ecology*. John Wiley and Sons, NY, 332 pp.



Pinot, J.M. y Jansá, J. (2001). Time variability of acoustic backscatter from zooplankton in the Ibiza Channel (western Mediterranean). *Deep-Sea Res. I* **48**: 1651-1670.

Pugh, P.R. (1974) The vertical distribution of siphonophores collected during the SOND cruise, 1965. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **54**: 25-90.

Roe, H.S.J. (1972) The Vertical Distribution and diurnal migrations of Calanoid copepods collected on the SOND Cruise 1965. I. The total population and general discussion. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **52**: 277-314.

Roe, H.S.J. (1974) Observations on the diurnal vertical migrations of an oceanic animal community. *Mar. Biol.* **28**: 99-113.

Rodríguez, J.M., S. Hernández-León y E.D. Barton. (1999) Mesoscale distribution of fish larvae in relation to an upwelling filament off Northwest Africa. *Deep-Sea Research I* **46**: 1969-1984.

Roger, C. (1974) Influence de la phase et de l'éclairement lunaire sur les répartitions verticales nocturnes superficielles de crustacés macroplanctoniques (*Euphausiacea*). *Cah. ORSTOM Sér. Oceanogr.* **12**: 159-171.

Roman, M.R. y A.L. Gauzens. (1997) Copepod grazing in the equatorial Pacific. *Limnol. Oceanogr.* **42**: 623-634.

Rudyakov, Yu. A. (1979) Diurnal vertical migrations of pelagic animals in the Canary Islands area. *Oceanology* **19**: 196-199.

Tarling, G.A., F. Buchholz y J.B.L. Matthews (1999) The effect of a lunar eclipse on the vertical migration behaviour of *Meganyctiphanes norvegica* (Crustacea: Euphausiacea) in the Ligurian Sea. *J. Plankton Res.* **21**: 1475-1488.

UNESCO (1968) Zooplankton sampling. *Monogr. Oceanogr. Methods* **2**, 174 pp.

Verity, P.G. y V. Smetacek (1996) Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **130**: 277-293.

Vinogradov, M.E. (1962) Feeding of the deep sea zooplankton. *Rapp. Proc.-verb. Réun.* **153**: 114-120.

Capítulo 7: Ciclo lunar de la biomasa zooplanctónica en aguas subtropicales:

Modelos.

Resumen

Investigaciones recientes muestran la existencia de un ciclo lunar en el zooplancton en aguas alrededor de las Islas Canarias que fue observado como cambios en la abundancia (Hernández-León, 1998; Hernández-león *et al.*, 2001) y en la biomasa (Hernández-León *et al.*, 2001) del mesozooplankton, especialmente copépodos. Aquí aportamos evidencias adicionales del ciclo lunar durante el llamado Bloom Tardío de Invierno en aguas subtropicales. Los resultados muestran que la variabilidad de la biomasa de las diferentes fracciones de talla estuvo dirigida por la interrelación entre crecimiento y predación, variando esta última con el porcentaje iluminado de la luna. Se observaron dos patrones de variabilidad de la biomasa en relación con las distintas productividades durante el bloom: uno mostrando la mayor biomasa durante el tercer cuarto de la luna y el segundo con máximos coincidiendo con la luna llena como se vio en un estudio previo (Hernández-León *et al.*, 2001). El flujo activo calculado debido a la predación explicó un gran porcentaje del flujo gravitatorio. El ciclo lunar abre un camino al entendimiento del desacople observado entre la producción primaria y el flujo exportado (Michaels *et al.*, 1994) y explica la periodicidad de unos 30 días en el flujo de partículas en aguas subtropicales (Khripounoff *et al.*, 1998). También ayuda a explicar la sincronización de la reproducción de peces marinos e invertebrados con el ciclo de la luna (DeBruyn y Meeuwig, 2001).

Introducción

Recientemente se ha observado que la abundancia (Hernández- León, 1998; Hernández- León *et al.*, 2001) y la biomasa (Hernández- León *et al.*, en prensa) del mesozooplankton en aguas subtropicales varía con el ciclo lunar, aumentando durante el período iluminado del ciclo lunar y disminuyendo durante el período oscuro. Este patrón es similar al observado en algunos lagos africanos (Gliwicks, 1986), el cual era dirigido por la predación de los peces. Estos cambios estaban relacionados con la presión de predación ejercida por los migradores verticales diarios (Hernández- León, 1998). Los migradores interzonales aumentan el número de predadores en las capas superficiales (Longhurst y Williams, 1979) y predan sobre mesozooplankton epipelágico (Hopkins y Gartner, 1992; Kinsey y Hopkins, 1994) controlando un importante porcentaje de la biomasa zooplanctónica (Hopkins y Gartner, 1992). Sin embargo, durante el período iluminado del ciclo lunar los migradores no alcanzan la capa de mezcla (Boden y Kampa, 1967; Blaxter, 1974) como se observó en muestreos acústicos (Tarling *et al.*, 1999; Pinot y Jansá, 2001) y muestreos con redes (Tarling *et al.*, 1999; Clarke, 1973; Roger, 1974). Este comportamiento es similar al encontrado en lagos donde los peces permanecen a profundidad durante la luna llena y aparecen en las capas superficiales durante la luna nueva (Luecke y Wurstbaugh, 1998). La ausencia de migradores verticales en las capas superficiales durante la fase iluminada del ciclo lunar (de luna creciente a menguante) disminuiría la presión de predación y permitiría al mesozooplankton crecer. En contraste, durante el período oscuro (de luna menguante a creciente), los migradores interzonales alcanzarían las capas superficiales (< 100 m) del océano predando sobre el epizooplankton.

El ciclo lunar en el zooplancton podría tener un papel importante en el flujo activo de carbono de la zona eufótica a la mesopelágica como se deduce de estimaciones preliminares de este transporte (Hernández- León *et. al.*, en prensa), particularmente durante el desarrollo del bloom tardío de invierno en aguas subtropicales. El bloom se produce debido a la erosión de la termoclina estacional al enfriarse las aguas superficiales en invierno. En este tiempo, los valores de producción primaria aumentan de forma considerable (hasta un $1 \text{ gC}\cdot\text{m}^2\cdot\text{d}^{-1}$) así como la biomasa mesozooplancónica (Barton, 1998). Para estudiar el efecto del arriba mencionado ciclo lunar del zooplancton en el destino del bloom de invierno, se muestreó la biomasa de zooplancton de enero a mayo de 2000. Se encontró que la biomasa de esta comunidad varió en relación con la iluminación lunar, teniendo un efecto importante en el transporte de carbono hacia la zona mesopelágica.

Métodos

El zooplancton fue capturado (red WP-2 (UNESCO, 1968), 100 :m de malla) al norte de las Islas Canarias en un área considerada no afectada (Barton, 1998) por las islas (fig.7.1). Una sección de 5 estaciones se muestreó a intervalos cortos (de 1 a 4 días) durante el desarrollo del bloom y a mayor escala de tiempo posteriormente. Las pescas verticales se realizaron durante las horas de sol (entre las 10 y las 18 horas) desde 100 m hasta la superficie. A bordo, se fraccionaron las muestras de zooplancton (200, 500 y 1000 :m) y se congelaron. Con un CTD y un fluorómetro se obtuvieron perfiles de temperatura, conductividad y fluorescencia. En el laboratorio, la biomasa como peso seco se midió utilizando un procedimiento estándar (Lovegrove, 1966).

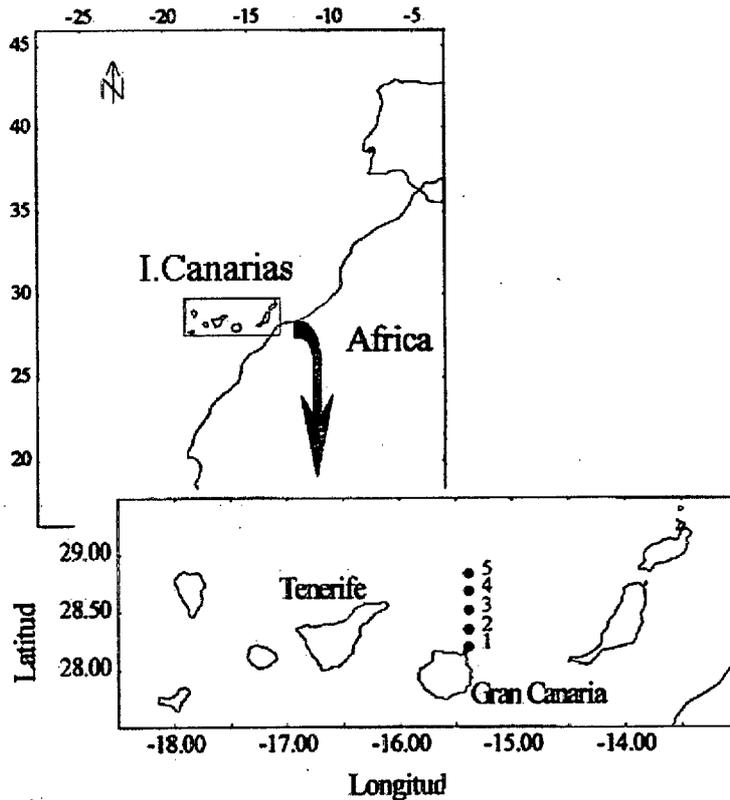


Figura 7.1. Localización del transecto muestreado desde enero a mayo de 2000.

Resultados

La biomasa zooplanctónica mostró un claro patrón de variación relacionado con el ciclo lunar en todas las fracciones de talla así como en la biomasa zooplanctónica total (fig.7.2). El zooplancton aumentó durante la fase iluminada de la luna y decreció en el periodo oscuro, excepto al final del segundo ciclo lunar (días 45 a 50 en fig.7.2). Una marcada explosión de zooplancton principalmente pequeño se observó al final del mes de febrero. El aumento de biomasa zooplanctónica coincidió con una impresionante nube de polvo formada una semana antes en el Sahara que alcanzó las Islas Canarias y las Azores (<http://seawifs.gsfc.nasa.gov/seawifs/html/dust.html>).

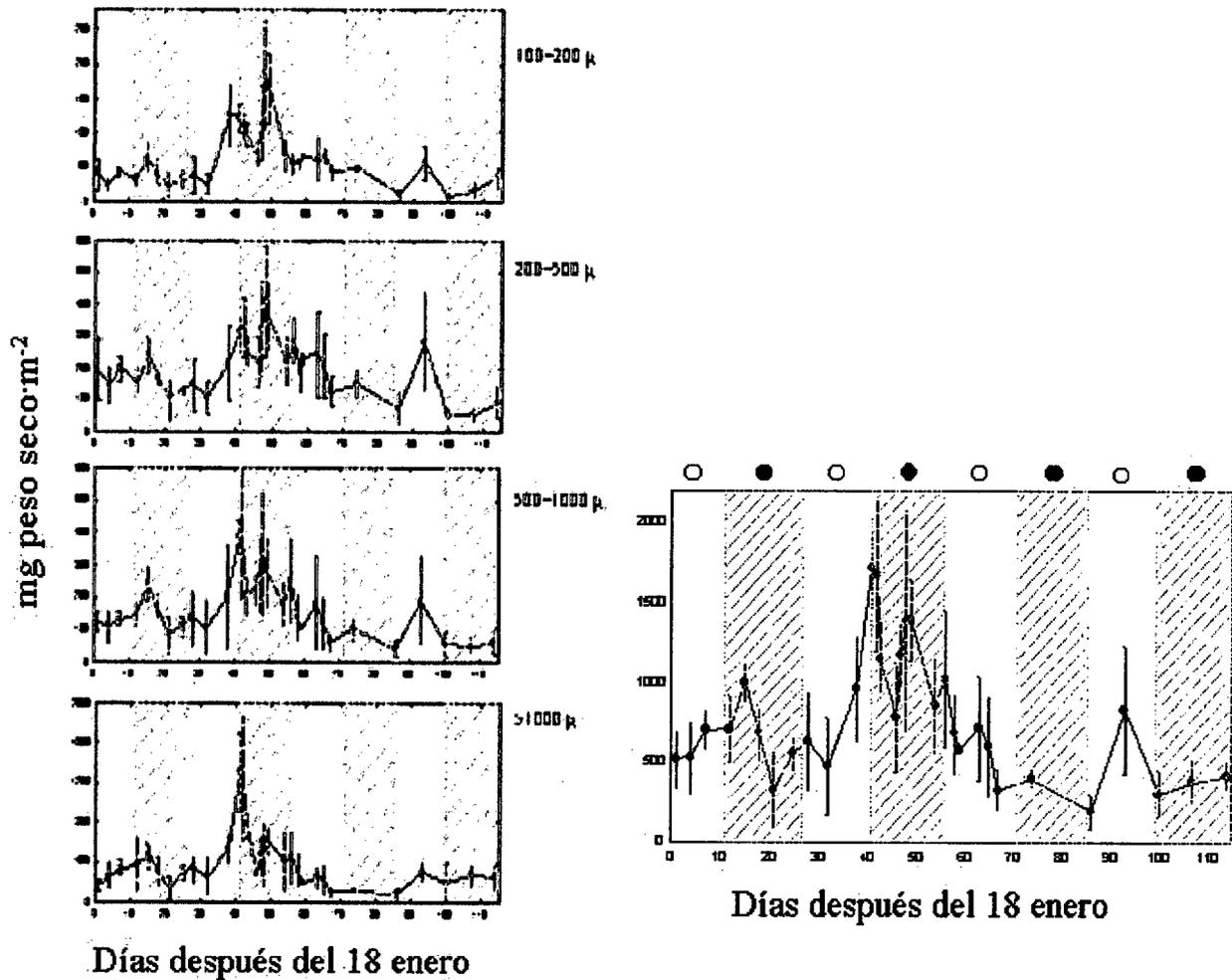


Figura 7.2. Biomasa zooplanctónica ($\text{mg peso seco}\cdot\text{m}^{-2}$) en las cuatro fracciones de talla (a-d) y biomasa total (e).

Observamos dos patrones de variabilidad durante el desarrollo del Bloom Tardío de Invierno. Durante los dos primeros ciclos lunares el máximo de biomasa apareció cerca de la luna menguante decreciendo dramáticamente durante la luna nueva. Durante el tercer y cuarto ciclos lunares, los máximos de biomasa estuvieron relacionados con la luna llena como se observó en un trabajo anterior (Hernández-León *et al.*, 2001). El bloom de zooplancton después de la tormenta de polvo se produjo durante la luna nueva cuando se esperaba la máxima presión por predación. Este aumento en biomasa

desapareció rápidamente y fue menos acusado en las fracciones de talla mayor. Cuando los valores de biomasa se estandarizan (convirtiendo el valor máximo de biomasa de cada ciclo en el 100%) para comparar los distintos ciclos lunares, se observan los dos patrones diferentes de biomasa, uno durante los dos primeros ciclos y el otro después (figs.7.3a,b). El primer patrón mostró un pico pequeño durante los días 18-21 (fig.7.3a) debido a los valores altos encontrados durante el bloom de zooplancton justo después de la tormenta de polvo. Para discernir entre ambos patrones, desarrollamos una simulación simple de la evolución de la biomasa siguiendo la ecuación:

$$P = (B_1 - B_0) + M \quad (7.1)$$

donde P es la producción, B₁ y B₀ son la biomasa en el tiempo 1 y 0 respectivamente, y M es la mortalidad. Entonces,

$$B_1 = B_0 + (B_0 \cdot g) - (B_0 \cdot m) \quad (7.2)$$

siendo g la tasa de crecimiento y m la tasa de mortalidad. Los resultados muestran (figs.7.3c,d) que durante los dos primeros ciclos de la luna, la biomasa fue simulada utilizando un valor constante para la tasa de crecimiento de 0.2 d⁻¹ y una tasa de mortalidad proporcional a la iluminación lunar (valor máximo de 0.15 d⁻¹ durante la luna nueva). El bloom de zooplancton observado después de la tormenta de polvo no se incluyó en la simulación.

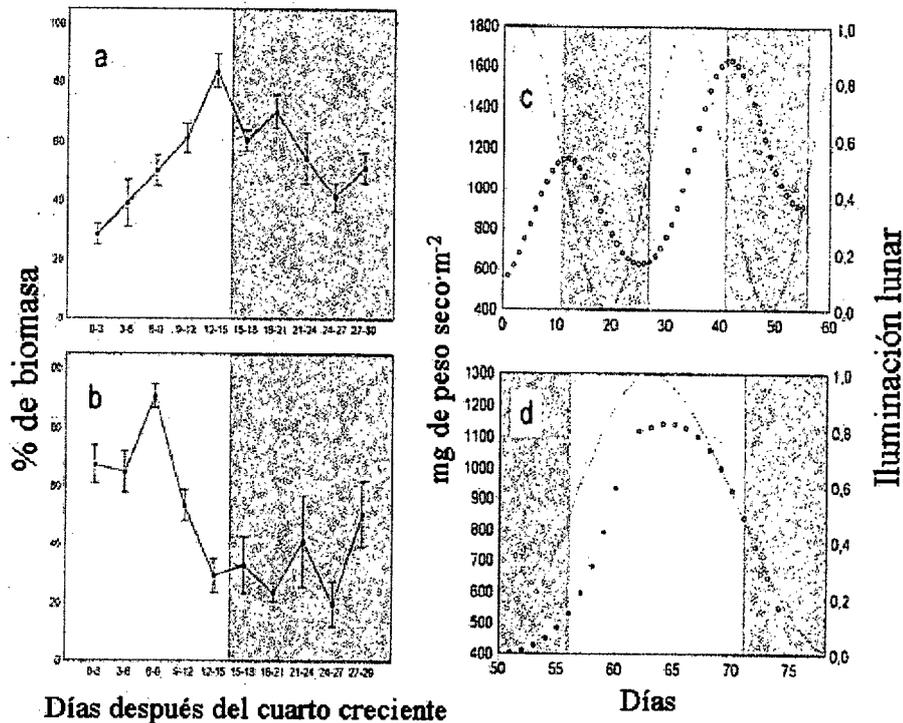


Figura 7.3. Biomasa zooplanctónica estandarizada (a,b) y resultados del modelo (c,d) mostrando los dos patrones de evolución de la biomasa durante el bloom. También se utilizaron valores de biomasa obtenidos en un estudio previo (capítulo 6) para construir la figura 7.3d.

La biomasa encontrada en el tercer y cuarto ciclos lunares en este estudio y en uno previo (Hernández-León *et al.*, 2001) se simuló utilizando el crecimiento y una tasa de mortalidad máxima de 0.2 d^{-1} desde la luna nueva a la llena. De la luna llena a la nueva, la tasa de crecimiento obtenida fue de 0.01 d^{-1} y la tasa de mortalidad permaneció en 0.2 d^{-1} . Las tasas de crecimiento obtenidas coinciden con el tiempo de generación esperado para copépodos a 20° C (Huntley y Lopez, 1992; Mauchline, 1998).

Discusión

La producción primaria bruta medida por el método del oxígeno (Williams y Jenkinson, 1982) en este estudio durante marzo presentó un valor de $1088 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$. Este resultado es altamente comparable (como se ha observado entre ambos métodos, Hernández-León *et al.*, 1999) con valores de ^{14}C de producción primaria de la literatura medidos en aguas de las Islas Canarias de $936\pm 366 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ durante marzo (Basterretxea, 1994) y de $735\pm 275 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ desde febrero a mayo (Fernández de Puelles, 1986). Teniendo en cuenta el valor alto de $1088 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, se calculó (Lorhenz, 1992) un flujo gravitatorio de $51.6 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$. La mortalidad durante los dos primeros ciclos calculada a partir de la simulación mostró un valor de $34.8 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$. Por tanto, el flujo activo obtenido debido a la predación fue un 67% del flujo gravitatorio, el cual es comparable (63%) con el estimado en un trabajo previo (Hernández-León *et al.*, en prensa). Somos conscientes de que las capas profundas de reflexión se ven incrementadas alrededor de áreas de afloramiento. Por lo tanto, el papel de los migradores diarios en este flujo activo debería ser explorado en aguas de los giros centrales.

El flujo activo es un mecanismo bastante complejo al estar compuesto por los flujos respiratorio (Longhurst *et al.*, 1990), de materia orgánica disuelta (Steinberg *et al.*, 2000), de mortalidad (Dam *et al.*, 1995) y de predación (este trabajo). Por otro lado, parece lógico pensar que el flujo dirigido por los migradores verticales es comparable al flujo gravitacional, por lo menos en estas áreas limítrofes del océano. Nuestros resultados explicarían el acoplamiento entre la producción primaria y el flujo exportado de partículas en el océano (Michaels *et al.*, 1994; Karl *et al.*, 1996) y además explicarían

la periodicidad de 30 días observada en el flujo gravitacional en aguas al sur de las Islas Canarias (Khripounoff *et al.*, 1998). El papel de la fauna interzonal muestra la importancia del control “top-down” y la estructura de las comunidades pelágicas en el flujo de carbono del océano (Verity y Smetacek, 1996). Ha sido sugerido que las deposiciones de polvo (hierro) en la superficie del océano producen blooms de fitoplancton (Martin y Fitzwater, 1988). En este estudio, la presencia de una gran y densa nube de polvo coincidió con un aumento en el zooplancton pequeño una semana después, que desapareció en unos pocos días debido a su coincidencia con la luna nueva (escenario de predación elevada). Este enriquecimiento de la biomasa zooplanctónica en la zona eufótica fue transportado bastante rápido a la zona mesopelágica. En este sentido, la importancia de la predación en la estructuración del ámbito pelágico, y en la dirección del flujo activo, es un ejemplo claro de la violación del clásico paradigma “bottom-up” en oceanografía biológica. Los migradores verticales producirían, parafraseando a Azam *et al.* (1983), una infravalorada “cadena macrobiana” del flujo de energía en el océano. Finalmente, los ciclos lunares han sido observados comúnmente en el movimiento, alimentación y reproducción de los peces marinos y otros invertebrados (DeBruyn y Meeuwig, 2001). El ciclo lunar observado en el zooplancton explicaría, el menos en parte, al acople de la puesta de diversos organismos marinos con el ciclo lunar. El acople-desacople entre el zooplancton (alimento) y las larvas produciría una mayor tasa de crecimiento y por tanto una menor mortalidad.

Referencias

- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A. y Thingstad, F. (1983) The ecological role of water column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **10**: 257-263.
- Barton, E.D., Arístegui, J., Tett, P., Cantón, M., García-Braun, J., Hernández-León, S., Nykjaer, L., Almeida, C., Almunia, J., Ballesteros, S., Basterretxea, G., Escánez, J., García-Weill, L., Hernández-Guerra, A., López-Latzen, F., Molina, R., Montero, M.F., Navarro-Pérez, E., Van Lenning, K., Vélez, H. y Wild, K. (1998) The transition zone of the Canary Current upwelling region. *Progr. Oceanogr.*, **41**: 455-504.
- Basterretxea, G. (1994) *Influencia de las estructuras oceanográficas mesoscales sobre la producción primaria en la región Canaria*. 113pp. Doctoral thesis. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.
- Blaxter, J.H.S. (1974) The role of light in the vertical migration of fish- a review. In *Light as an ecological factor, II*. (Evans, G.C., Bainbridge, R. and Rackham, O. eds.), pp. 189-210. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Boden, B.P. y Kampa, E.M. (1967) The influence of natural light on the vertical migrations of an animal community in the sea. *Symp. Zool. Soc. London* **19**: 15-26.
- Clarke, T.A. (1973) Some aspects of the ecology of lanternfishes (Myctophidae) in the Pacific Ocean near Hawaii. *Fish. Bull.* **71**: 401-434.
- Dam, H.G., Roman, M.R. y Younbluth, M.J. (1995) Downward export of respiratory carbon and dissolved inorganic nitrogen by diel-migrant mesozooplankton at the JGOFS Bermuda time-series station. *Deep-Sea Res. II* **42**: 1187-1197.

DeBruyn, A.M.H. y Meeuwig, J.J. (2001) Detecting lunar cycles in marine ecology: periodic regression versus categorical ANOVA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **214**: 307-310, and references therein.

Fernández de Puellas, M.L. (1986) *Ciclo anual de la comunidad de meso y microzooplankton, su biomasa, estructura, relaciones tróficas y producción en aguas de Canarias*. 335 pp. Doctoral thesis. Universidad Autónoma de Madrid.

Gliwicks, Z.M. (1986) A lunar cycle in zooplankton. *Ecology* **67**: 883-897

Hernández-León, S. (1998) Annual cycle of epiplanktonic copepods in Canary Island waters. *Fish Oceanogr* **7**: 252-257.

Hernández-León, S., Almeida, C., Yebra, L., Arístegui, J., Fernández de Puellas, M.L. y García-Braun, J. (2001) Zooplankton abundance in subtropical waters: Is there a lunar cycle? *Sci. Mar.* **65**: 59-64.

Hernández-León, S., Almeida, C., Yebra, L. y Arístegui, J. Lunar cycle of zooplankton biomass in subtropical waters: biogeochemical implications. *J. Plankton Res.* **in press**.

Hernández-León, S. *et al.* (1999) Large-scale and mesoscale distribution of plankton biomass and metabolic activity in the Northeastern Central Atlantic. *J. Oceanogr.* **55**: 471-482.

Hopkins, T.L. and Gartner, J.V. (1992) Resource-partitioning and predation impact of a low-latitude myctophid community. *Mar. Biol.* **114**: 185-197.

Huntley, M.E. y Lopez, M.D.G. (1992) Temperature-dependent production of marine copepods: A global synthesis. *Am. Nat.* **140**: 201-242.

Karl, D.M., Christian, J.R., Dore, J.E., Hebel, D.V., Letelier, R.M., Tupas, L.M. y Winn, C.D. (1996) Seasonal and interannual variability in primary production and particle flux at Station ALOHA. *Deep-Sea Res. II* **43**: 539-568.

Khripounoff, A., Vangriesheim, A. y Crassous, P. (1998) Vertical and temporal variations of particle fluxes in the deep tropical Atlantic. *Deep-Sea Res I* **45**: 193-216.

Kinsey, S.T. y Hopkins, T.L. (1994) Trophic strategies of euphausiids in a low-latitude ecosystem. *Mar. Biol.* **118**: 651-661.

Lohrenz, S.E., G.A. Knauer, V.L. Asper, M. Tuel, A.F. Michaels, y A.H. Knap (1992) Seasonal variability in primary production and particle flux in the northwestern Sargasso Sea: U. S. JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study. *Deep-Sea Res.* **39**: 1373-1391.

Longhurst, A.R., Bedo, A., Harrison, W.G., Head, E.J.H. y Sameoto, D.D. (1990) Vertical flux of respiratory carbon by oceanic diel migrant biota. *Deep-Sea Res.* **37**: 685-694.

Longhurst, A.R. y Williams, R. (1979) Materials for plankton modelling: Vertical distribution of Atlantic zooplankton in summer. *J. Plankton Res.* **1**: 1-28.

Lovegrove, T. (1966) The determination of the dry weight of plankton and the effect of various factors on the values obtained. In *Some contemporary studies in marine science*. (Barnes H ed), p 429-467. George Allen and Unwin, London.

Luecke, C. y Wurstbaugh, W.A. (1993) Effects of moonlight and daylight on hydroacoustic estimates of pelagic fish abundance. *Trans. Am. Fish. Soc.* **122**, 112-120

Martin, J.H. and Fitzwater, S.E. (1988) Iron deficiency limits phytoplankton growth in the north-east Pacific subarctic. *Nature* **331**: 341-343.

Mauchline, J. (1998) *The Biology of Calanoid Copepods*. *Adv. Mar. Biol.* **33**: 1-710.

Michaels, A.F., Bates, N.R., Buesseler, K.O., Carlson, C.A., y Knapp, A.H. (1994) Carbon system imbalances in the Sargasso Sea. *Nature* **372**: 537-540.

Pinot, J.M. y Jansá, J. (2001) Time variability of acoustic backscatter from zooplankton in the Ibiza Channel (western Mediterranean). *Deep-Sea Res. I* **48**: 1651-1670.

Roger, C. (1974) Influence de la phase et de l'éclairement lunaire sur les répartitions verticales nocturnes superficielles de crustacés macroplanctoniques (*Euphausiacea*). *Cah. ORSTOM Sér. Oceanogr.* **12**: 159-171.

Steinberg, D.K., C.A. Carlson, N.R. Bates, S.A. Goldthwait, L.P. Madin, y A.F. Michaels (2000) Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Res. I* **47**: 137-158.

Tarling, G.A., Buchholz, F. y Matthews, J.B.L. (1999) The effect of a lunar eclipse on the vertical migration behaviour of *Meganyctiphanes norvegica* (Crustacea: Euphausiacea) in the Ligurian Sea. *J. Plankton Res.* **21**: 1475-1488.

UNESCO. (1968) *Zooplankton sampling*. Monogr. Oceanogr. Methods, 2, 174 pp.

Verity, P.G. y Smetacek, V. (1996) Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **130**: 277-293.

Williams, P.J. LeB. y Jenkinson, N.W. (1982) A transportable microprocessor-controlled precise Winkler titration suitable for field station and shipboard use. *Limnol. Oceanogr.* **27**: 576-584.

Capítulo 8: Discusión.

Las variaciones en la abundancia de las poblaciones y, por tanto, en la estructura de las comunidades dependen de numerosos factores. El parámetro de mayor importancia a la hora de definir estos cambios es la biomasa. Esta biomasa, expresada como contenido proteico o como peso seco de los individuos, es la base utilizada para determinar y expresar las tasas fisiológicas específicas. Las variaciones de biomasa de las comunidades en el tiempo se deben en primer lugar a la interacción entre el crecimiento de los individuos y de sus poblaciones con la mortalidad que sufren por predación. Y, en un segundo plano, a las variaciones en el medioambiente, ya que son modificadores importantes del crecimiento y la presión por predación. Se ha visto que la producción es la suma de crecimiento y mortalidad:

$$P = (B_{t_1} - B_{t_0}) + M \quad (8.1)$$

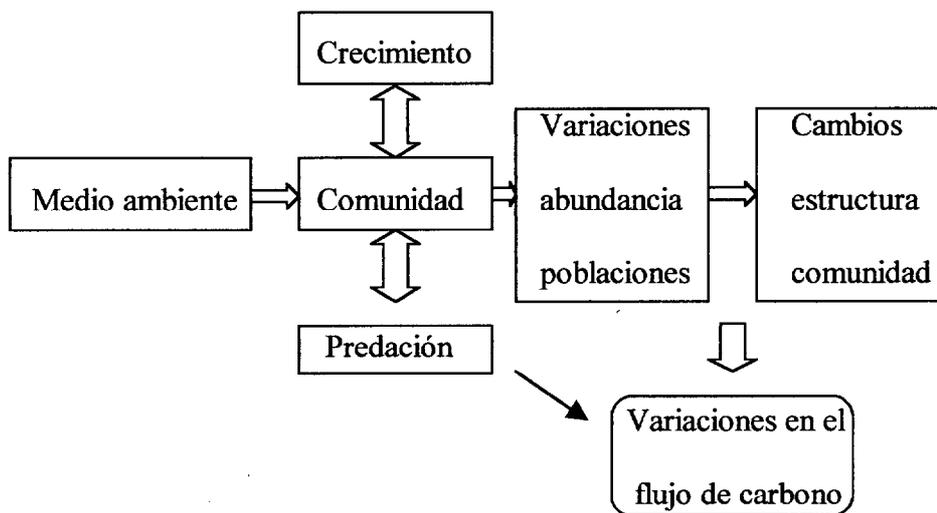


Figura 8.1. Factores que modifican la abundancia de las poblaciones y la estructura de las comunidades.

Siguiendo este esquema, se discutirá en primer lugar la importancia del estudio del crecimiento y de la presión por predación y, posteriormente, las implicaciones que éstas tienen en el flujo de carbono en el océano.

Crecimiento

Para evaluar y poder predecir el crecimiento de una población se debe estudiar su alimentación, sus tasas metabólicas, su reproducción, etc. En los trabajos expuestos se ha utilizado la fluorescencia en el tracto digestivo como índice indirecto de alimentación basada en una dieta predominantemente herbívora, como se suponía que era la de los copépodos planctónicos. La utilización de este índice junto con la actividad del sistema de transferencia de electrones (ETS, índice de la respiración celular) muestra que los organismos no consumen exclusivamente material pigmentado sino que deben ingerir otro tipo de materia para mantener las tasas respiratorias registradas aun sin presencia de pigmentación en sus tractos digestivos (como vemos en individuos que mantienen una alta actividad celular a profundidades donde el material pigmentado no se encuentra presente). Existen especies epiplanctónicas como *Scolecithrix danae* que se alimentan de microzooplacton como adaptación a aguas pobres en clorofila (Hayward, 1980). En el caso del mesozooplacton también se ha visto que los migradores diarios pueden predar sobre copépodos del epiplancton (Hopkins y Gartner, 1992; Kinsey y Hopkins, 1994). Todo esto nos induce a pensar que los organismos planctónicos presentan omnivoría para completar sus requerimientos energéticos, aunque se alimentan de fitoplancton cuando abunda. Además de estudiar la alimentación y la respiración, estudiamos el crecimiento somático de los individuos aplicando un nuevo índice indirecto basado en la actividad de las enzimas aminoacil-ARNt sintetasas

(ARS), desarrollado mediante experimentos de laboratorio (capítulo 2). Con este índice se han podido estudiar los distintos factores que influyen sobre las tasas de crecimiento de las poblaciones.

Factores que afectan al crecimiento.

Uno de los propósitos de la investigación experimental en oceanografía es la posterior aplicación de métodos testados en laboratorio a muestras cogidas en el océano. Durante la campaña oceanográfica FAX, además de los copépodos *Scolecithrix danae* y *Scottocalanus sp.*, se recogieron eufausiáceos (*Euphausia krohni*) de distintas tallas en los que también se ensayó la actividad de las enzimas aminoacil-ARNt sintetetas. De esta forma pudimos corroborar en el medio marino que el índice indirecto de crecimiento propuesto, depende de dos factores biológicos muy importantes como son la talla (o edad) de los individuos y la especie a la que pertenecen.

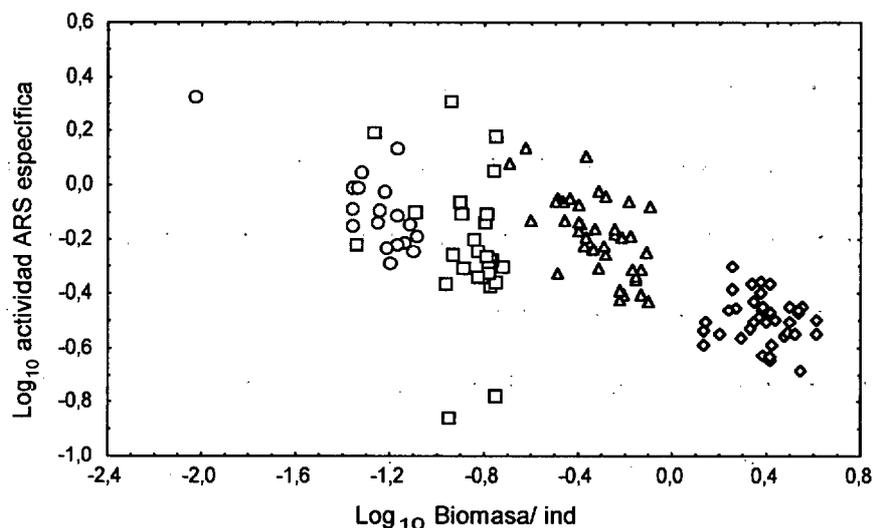


Figura 8.2. Actividades ARS específicas (\log_{10} nmoles $PPi \cdot mg \text{ prot}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) de *Scolecithrix danae* (círculos), *Scottocalanus sp.* (cuadrados) y *Euphausia krohni* (rombos, $>1mg \text{ prot}/ind$; triángulos, $<1mg \text{ prot}/ind$) frente \log_{10} de la biomasa/ind.

En el caso de los eufausiáceos, separamos los individuos según su biomasa (mayor o menor de 1 mg proteína/ individuo) y vemos que, al igual que ocurría en copépodos (capítulo 3), los individuos más pequeños presentan una tasa de crecimiento específica mayor. Al representar los datos de *Scolecithrix danae*, *Scottocalanus sp.* y *Euphasia krohni* en una misma escala, podemos observar que el índice de crecimiento también es distinto para cada especie, existiendo mayor similitud entre las especies de copépodos que entre juveniles y adultos de *E. krohni*.

Al margen de los aspectos biológicos, se ha visto que los factores ambientales influyen enormemente en la distribución y desarrollo de las poblaciones de copépodos. En aguas de las Islas Canarias son frecuentes estructuras mesoescalares que imprimen gran variabilidad en la temperatura y concentración de alimento disponible para los organismos del zooplancton. El afloramiento costero africano es una fuente importante de aguas frías profundas ricas en nutrientes, que dan lugar a una producción primaria considerable. Estas aguas ricas en clorofila pueden alcanzar las Islas Canarias en forma de filamentos, dentro de los cuales también viajan organismos zooplanctónicos como copépodos y larvas de peces. De este modo las aguas oligotróficas propias de la corriente de Canarias ven aumentada su producción primaria y, consecuentemente, las poblaciones de copépodos que se alimentan de ella también presentan un mayor crecimiento. Concretamente, observamos incrementos significativos en las tasas de ingestión y respiración dentro de los filamentos procedentes de la costa africana con respecto a las aguas circundantes (capítulo 3). Otra fuente importante, aunque ocasional, de nutrientes como el hierro es el aporte procedente de tormentas de polvo del Sahara, que dio lugar a un incremento rápido y notable en la biomasa epiplanctónica (capítulo 6).

Como estructuras mesoescalares presentes de forma recurrente en aguas al sur de Canarias, encontramos los remolinos, ciclónicos y anticiclónicos; originados a sotavento de las islas debido al paso de la corriente de Canarias a través de ellas. Los remolinos ciclónicos promueven una elevación de las isotermas en su centro, debido a su giro en sentido antihorario, en el hemisferio Norte. Estas estructuras presentan una gran productividad primaria en su centro al actuar como pequeños afloramientos. Alrededor de estos remolinos se concentra biomasa zooplanctónica en la que observamos un alto índice de alimentación herbívora, mediante el análisis de la fluorescencia en el tracto digestivo.

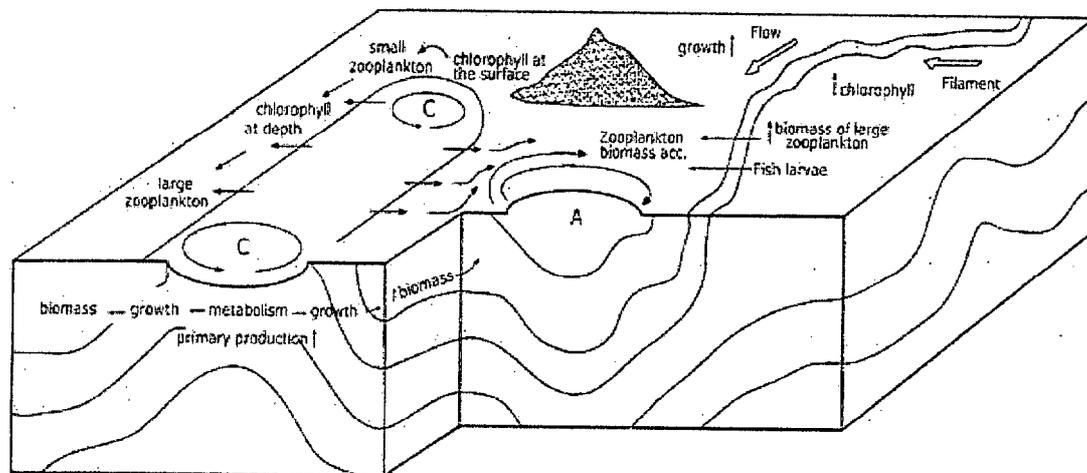


Figura 8.3. Evolución de la biomasa al interactuar con estructuras mesoescalares.

En los remolinos anticiclónicos el sentido de giro es contrario, lo que provoca un hundimiento de la clorofila y una concentración de biomasa de zooplancton en su centro. Los organismos zooplanctónicos de aguas circundantes se ven atrapados en el

giro de estos remolinos pero su pequeña capacidad natatoria les permite mantenerse en la zona superficial sin hundirse junto con el fito- y bacterioplancton. De este modo los copépodos mantienen su posición mientras un flujo de alimento atraviesa sus poblaciones, dando lugar a elevadas tasas metabólicas y de crecimiento (las tasas máximas de *Scolecithrix danae* se encontraron en remolinos anticiclónicos).

Por otro lado, la conjunción de dos o más fenómenos mesoescalares pueden incrementar aun más el metabolismo y crecimiento de los copépodos epiplanctónicos. Si un filamento es atrapado por un remolino anticiclónico, la clorofila que transporta se quedará en él, en lugar de dispersarse en el océano, y la biomasa que viajaba en el filamento procedente de la costa aprovechará esta situación para desarrollarse mejor y con más rapidez. En el caso de que un filamento interactúe con un remolino ciclónico, éste lo desviará de su curso, y se unirán los nutrientes del filamento con el efecto de bombeo del remolino, incrementando su potencial como fuente de alimento zooplanctónico. Otro tipo de interacción entre estructuras mesoescalares es el frente que se forma al sur de Gran Canaria, cuando en el vórtice de remolinos formados por la isla comparten límites un remolino ciclónico y otro anticiclónico. Esta variación tan acusada en las isothermas actúa de barrera con determinadas especies como *Scottocalanus sp.* que proceden del afloramiento y no pueden superar este frente. Sin embargo, esta especie típica de afloramiento aumentó su crecimiento en esta zona de gran productividad que son los frentes.

Cuando se observa que los factores ambientales son propicios para el crecimiento pero la biomasa no aumenta, debe considerarse la mortalidad, que en condiciones favorables se refiere básicamente a la presión por predación.

Predación

En el Archipiélago se observa que existe una clara distribución de la biomasa en capas (Hernández-León *et al.*, 2001; capítulo 4). Una capa superficial por encima de 200 m y otra capa alrededor de 500-600 m de profundidad, que constituye la llamada capa profunda de reflexión (DSL). Esta capa profunda se caracteriza por estar compuesta de organismos que permanecen a esas profundidades durante el día para no ser divisados por sus predadores; en su mayoría peces mictófidios que son cazadores visuales. Se pensaba que estos organismos migraban por la noche hacia la superficie, cuando no pueden ser vistos, para alimentarse de fitoplancton. Estudiando la alimentación de dichos organismos en la campaña oceanográfica FRENDES (capítulo 4), se ha visto que durante la noche la fluorescencia en el tracto digestivo es menor en estos organismos migradores que durante el día. También de noche presentan los valores máximos de actividad ETS en los primeros 300 m, esto indica que aunque pueden alimentarse de fitoplancton, cuando migran de noche a la superficie su principal fuente de alimentación no es fotosintética sino que se compone de epizooplancton. Por este motivo es muy importante estudiar el comportamiento de los migradores diarios y cómo afectan a la abundancia de las poblaciones epiplanctónicas sobre las que podrían ejercer un control de tipo “top-down”, en el cual es la predación el principal determinante de la biomasa.

Factores que afectan a la predación

La principal característica de los organismos de la capa profunda de reflexión, además de que predan sobre el zooplancton superficial, es que realizan migraciones

diarias. En este sentido, el principal factor a tener en cuenta es el tiempo que pasan estos organismos en superficie alimentándose de epiplancton. Lo que determina el tiempo que estos organismos permanecen en las capas superficiales del océano es la cantidad de luz que penetra en el agua. Los organismos mesozooplancónicos en su instinto de conservación mantienen la estrategia de permanecer en determinados isolumenes para no ser detectados por los peces que se alimentan de ellos (Boden y Kampa, 1967). La cantidad de luz determina la profundidad a la que estos organismos están a salvo de sus predadores. Así por ejemplo, en un día claro, la capa profunda de reflexión se encontrará a mayor profundidad que en un día nublado. Del mismo modo, el tiempo que estos organismos estén en superficie dependerá del número de horas de oscuridad, existiendo una variabilidad estacional. Por otro lado, en lagos se ha visto que determinados copépodos seguían este tipo de migración dependiente de la luminosidad para evitar la predación, hasta el punto de migrar a mayor o menor distancia de la superficie en función del porcentaje iluminado de la luna (Gliwicks, 1986). Revisando datos tomados al nordeste de Tenerife, fuera de la plataforma, se observó que existían variaciones en la abundancia zooplancónica con una periodicidad de unos 30 días (coincidiendo con el ciclo lunar; capítulo 5) y se realizaron una serie de muestreos para comprobar si el fenómeno observado en lagos ocurría en el océano. En primer lugar, se detectó a lo largo de un ciclo lunar, en una estación al norte de Gran Canaria no afectada por las islas, que la biomasa del epiplancton disminuía drásticamente cuando descendía el porcentaje de iluminación lunar (luna nueva) y volvía a recuperarse cuando aumentaba la luminosidad nocturna (luna llena), (capítulo 6). Este muestreo se continuó durante varios meses y se vio que, efectivamente, la biomasa epiplanctónica variaba en relación con el ciclo lunar, y que las variaciones observadas no se debieron a la

variabilidad estacional ni a los movimientos verticales del epiplancton en la capa eufótica (capítulo 7).

Una vez reconocida la importancia del ciclo lunar en la presión por predación que sufre el epiplancton se intentó definir un modelo en función del crecimiento y la mortalidad por predación para explicar y poder predecir la evolución de la biomasa. Los datos procedentes de los ciclos lunares estudiados mostraron dos tipos de modelo. Uno durante el bloom a finales de invierno y otro después de que éste hubiese finalizado. En el primer modelo, observado entre enero y febrero, el máximo de biomasa no coincidió con la luna llena como se esperaba sino que apareció desfasado a cuarto menguante. Esto se debió a que el crecimiento de la población durante el bloom tardío de invierno fue mayor que el efecto de la predación y por tanto la biomasa epiplanctónica siguió creciendo hasta que llegó un momento, iniciado ya el periodo oscuro, en el que la presión por predación fue mayor que el crecimiento; en el siguiente ciclo, al volver a aumentar la luminosidad lunar la biomasa se recuperó.

Un segundo modelo de evolución de la biomasa apareció después de finalizar el bloom tardío de invierno. En este modelo el máximo de biomasa epiplanctónica coincide con el máximo de iluminación nocturna por la luna, como habíamos observado en los trabajos anteriores (capítulo 6). La biomasa aumenta hacia la luna llena, periodo en que los migradores diarios no alcanzan las capas superficiales, y disminuye hacia la luna nueva a medida que los organismos mesozooplancónicos aumentan su presión por predación en la zona eufótica.

Flujo de carbono

Existe un flujo neto de energía desde la zona eufótica (0-200 m) a la mesopelágica (200-1000 m) a través de los migradores diarios. Este flujo se ha visto reflejado como aumentos de biomasa en la zona mesopelágica ocurridos con posterioridad y como consecuencia de incrementos de biomasa en la zona superficial (Hernández-León *et al.*, 1984). Este flujo se llama activo en contraposición al flujo pasivo o gravitatorio, y es la suma de los flujos respiratorio, digestivo, de materia orgánica disuelta y de mortalidad (predación).

Durante la campaña oceanográfica FRENTEs se observó una concentración de biomasa zooplanctónica 3 veces superior a la habitual en aguas de Canarias. Sin embargo, el flujo activo, calculado a partir de la actividad respiratoria y de la ingestión de fitoplancton, sólo alcanzó a ser un 21% del flujo gravitatorio derivado de la producción primaria. Con este trabajo se vio que el flujo activo no estaba subordinado a la biomasa presente en la zona (capítulo 4). Dada la importancia del ciclo lunar en la evolución de las poblaciones, se decidió ver sus implicaciones en el flujo de carbono. Se desarrolló el modelo general de la producción (ecuación 8.1) con datos de biomasa de nuestros muestreos y se obtuvieron unas tasas de crecimiento y de mortalidad de $0.01d^{-1}$ y $0.15d^{-1}$ respectivamente. Esta mortalidad convertida a unidades de carbono explicó un 63% del flujo pasivo debido a la productividad primaria media en la zona de estudio (de febrero a mayo de 2000). Si a este porcentaje se le añade el flujo respiratorio (valores medios entre 25-34% del flujo pasivo) resulta que el transporte de carbono mediado por los migradores diarios a la zona mesopelágica es equiparable al flujo gravitatorio de partículas.

Teniendo en cuenta que en zonas cercanas a afloramientos las capas profundas de reflexión son más importantes, podemos decir que en aguas de las Islas Canarias, cuando se ven afectadas por el afloramiento africano, los migradores son más numerosos y su actividad como mediadores en el transporte de carbono hacia profundidad también es mayor. Esto se pudo observar a finales de febrero. Una inmensa nube de polvo procedente del Sahara sobrevoló el Archipiélago y dio lugar, con sus deposiciones, a un rápido crecimiento de la biomasa superficial. Sin embargo, al coincidir con la luna nueva, este pico de biomasa desapareció en pocos días. Esta es otra muestra de la importancia que la predación (y el ciclo lunar) ejerce en el océano, sugiriendo que el control de las poblaciones marinas en estas aguas es de tipo “top-down” (presión por predación) y no al revés como se ha considerado de manera clásica, es decir, control de tipo “bottom-up” (ejercido por la producción primaria).

En este trabajo se aprecia que el diseño de muestreos de zooplancton teniendo en cuenta las migraciones diarias y el ciclo lunar, así como la presencia o no de estructuras mesoescalares es de vital importancia a la hora de evaluar correctamente los flujos biogeoquímicos mediados por mesozooplancton en el océano.

Finalmente, la importancia del flujo por predación regulado por el ciclo lunar podría ser la causa de la periodicidad de 30 días observada en el flujo de partículas en trampas de sedimento al sur de las islas (Khripounoff *et al.*, 1998) así como del incremento mensual de empaquetados fecales a 900 m de profundidad registrado al norte del Archipiélago (Fischer *et al.*, 1996). De igual modo, el ciclo lunar podría explicar el acople-desacople observado entre la producción primaria y el flujo exportado en determinadas zonas (Michaels *et al.*, 1994; Karl *et al.*, 1996), o también la sincronización que existe entre la puesta de diversos organismos como peces e invertebrados con el ciclo lunar.

Referencias

- Boden, B.P. y Kampa, E.M. (1967) The influence of natural light on the vertical migrations of an animal community in the sea. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **19**: 15-26.
- Fischer, G., Neuer, S., Wefel, G. y Krause, G. (1996) Short-term sedimentation pulses recorded with a fluorescence sensor and sediment traps at 900 m depth in the Canary basin. *Limnol. Oceanogr.* **41**: 1354-1359.
- Gliwicks, Z.M. (1986) A lunar cycle in zooplankton. *Ecology* **67**: 883-897.
- Hayward, T.L. (1980) Spatial and temporal feeding patterns of copepods from the North Pacific central gyre. *Mar. Biol.* **58**: 295-309.
- Hernández-León, S., M.M. Gómez, M. Pagazaurtundua, A. Portillo-Hannefeld, I. Montero y C. Almeida (2001) Vertical distribution of zooplankton in Canary Island waters: implications for export flux. *Deep-Sea Res.* **48**: 1071-1092.
- Hernández-León, S., O. Llinás y J.G. Braun. (1984) Nota sobre la variación de la biomasa mesozooplancónica en aguas del Archipiélago Canario. *Inv. Pesq.* **48**: 495-508.
- Hopkins, T.L. y Gartner, J.V. (1992) Resource-partitioning and predation impact of a low-latitude myctophid community. *Mar. Biol.* **114**: 185-197.
- Karl, D.M., Christian, J.R., Dore, J.E., Hebel, D.V., Letelier, R.M., Tupas, L.M. y Winn, C.D. (1996) Seasonal and interannual variability in primary production and particle flux at Station ALOHA. *Deep-Sea Res. II* **43**: 539-568.
- Khripounoff, A., Vangriesheim, A. y Crassous, P. (1998) Vertical and temporal variations of particle fluxes in the deep tropical Atlantic. *Deep-Sea Res I* **45**: 193-216.
- Kinsey, S.T. y Hopkins, T.L. (1994) Trophic strategies of euphausiids in a low-latitude ecosystem. *Mar. Biol.* **118**: 651-661.

Michaels, A.F., Bates, N.R., Buesseler, K.O., Carlson, C.A., y Knapp, A.H.
(1994) Carbon system imbalances in the Sargasso Sea. *Nature* **372**: 537-540.

Capítulo 9: Conclusiones.

1. El crecimiento y la predación definen la biomasa zooplanctónica, la abundancia de las poblaciones y, por tanto, la estructura de las comunidades.
2. Crecimiento y predación varían según fenómenos ambientales como el ciclo lunar o la presencia de estructuras mesoescalares, como remolinos, frentes o filamentos.
3. La predación (y no la producción primaria) controla la abundancia de las poblaciones y la estructura de las comunidades estudiadas, esta una regulación de tipo “top-down” en lugar del clásico paradigma “bottom-up”.
4. El flujo de carbono no está subordinado a la biomasa epiplanctónica sino a la predación ejercida por los migradores verticales diarios.
5. En aguas oligotróficas el zooplancton migrador es responsable de un gran porcentaje del flujo de carbono.
6. El descubrimiento de un ciclo lunar en el zooplancton marino puede ayudar a explicar la periodicidad de 30 días en el flujo de partículas y en la cantidad de empaquetados fecales en trampas de sedimento a 900 m de profundidad.
7. El ciclo lunar podría explicar el acople-desacople observado entre la producción primaria y el flujo de partículas.
8. La regulación de la predación por el ciclo lunar explicaría el acople entre la reproducción de peces e invertebrados con la luna llena.
9. La presencia de estructuras mesoescalares y las fases del ciclo lunar son cuestiones que cobran una vital importancia en el diseño y comprensión de muestreos de zooplancton.

Capítulo 10: Líneas de investigación futuras.

Pretendo continuar con el estudio del crecimiento. En concreto creo que sería de gran utilidad encontrar una relación significativa entre la actividad ARS y la tasa real de crecimiento del principal grupo de organismos en el océano, los copépodos.

Además de evaluar las relaciones para las especies más significativas me gustaría ensayar la posibilidad de encontrar una buena relación entre el crecimiento de la comunidad de copépodos general y la actividad ARS de la comunidad, ya que esto facilitaría enormemente el estudio de la evolución de las comunidades en su conjunto.

Por otro lado sería interesante estudiar si el ciclo lunar afecta a las tasas de crecimiento de los organismos de las capas superficiales, del mismo modo que lo hacen las variaciones día-noche en el laboratorio.

Otra línea de investigación futura es la aplicación del método desarrollado al estudio del crecimiento de larvas pelágicas (necton) de interés comercial.

