

INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION
COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL

Bulletin — Boletín

Vol. 17, No. 3

NUTRIENT-PHYTOPLANKTON INTERRELATIONSHIPS
IN THE EASTERN TROPICAL PACIFIC OCEAN

INTERRELACIONES NUTRIENTE-FITOPLANCTON
EN EL OCEANO PACIFICO ORIENTAL TROPICAL

by — por
William H. Thomas

La Jolla, California
1977

CONTENTS — INDICE
ENGLISH VERSION — VERSION EN INGLES

| | Page |
|---|------|
| ABSTRACT..... | 173 |
| INTRODUCTION..... | 173 |
| PRE-EASTROPAC RESULTS..... | 174 |
| EASTROPAC RESULTS..... | 176 |
| THE PERU CURRENT..... | 181 |
| ANOMALOUS OFFSHORE INTERRELATIONSHIPS..... | 183 |
| CONCLUSIONS..... | 184 |
| APPENDIX — INTERRELATIONSHIPS IN THE CALIFORNIA CURRENT..... | 184 |
| ————— | |
| FIGURES — FIGURAS..... | 186 |
| TABLES — TABLAS..... | 191 |

VERSION EN ESPAÑOL — SPANISH VERSION

| | Página |
|---|--------|
| EXTRACTO..... | 194 |
| INTRODUCCION..... | 194 |
| RESULTADOS PRE-EASTROPAC..... | 195 |
| RESULTADOS DE EASTROPAC..... | 197 |
| LA CORRIENTE DEL PERU..... | 203 |
| INTERRELACIONES ANOMALAS DE ALTA MAR..... | 205 |
| CONCLUSIONES..... | 206 |
| ANEXO — INTERRELACIONES EN LA CORRIENTE DE CALIFORNIA..... | 206 |
| ————— | |
| LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA..... | 208 |

NUTRIENT-PHYTOPLANKTON INTERRELATIONSHIPS IN THE EASTERN TROPICAL PACIFIC OCEAN^{1,2}

by

William H. Thomas³

ABSTRACT

Near surface nutrient distributions in the eastern tropical Pacific Ocean, using data from the EASTROPAC Expedition of 1967-68 and pre-EASTROPAC data, are described. Nutrient concentrations were maximal along the equator, in the Peru Current and its offshore extension, and in the Costa Rica Dome and westward extensions of this feature. Nutrient-poor water was found north of the equator and well offshore. In this water nitrate was often undetectable ($<0.1 \mu\text{g-at/liter}$) at the surface, but phosphate and silicic acid concentrations were moderate. Enrichment experiments showed that nitrogen was the primary limiting nutrient in poor water even though large amounts of organic N were found. Half saturation constants (K_s) were determined for ammonium-supported phytoplankton growth. These data were used to calculate near-surface primary productivity values which compared favorably with ^{14}C values. Assimilation ratio measurements indicated that algae were not extremely nitrogen-deficient. Laboratory-determined K_s values for phosphate and silicic acid indicated that these nutrients were rarely limiting. In rich water, chlorophyll levels were less than expected from nutrient levels, and this anomaly may be related to limitation by nutrients other than nitrogen (N), phosphorus (P), or silicon (Si), or to grazing.

INTRODUCTION

For the purposes of this review, the eastern tropical Pacific Ocean can be defined as the area bounded by latitudes 20°N and 20°S and extending from the American coast west to longitude 126°W . This paper reviews the data on nutrients that are important to phytoplankton in this area and discusses the relationships between nutrients and phytoplankton. Concentrations of major near-surface phytoplankton nutrients (inorganic and organic-N, phosphate-P and silicic acid) have been measured in this region since about 1952, but extensive seasonal measurements of a complete suite of nutrients were not carried out until the EASTROPAC cruises of 1967-68. Thus, the discussion can be divided into two parts: the pre-EASTROPAC results and those deriving from the more extensive EASTROPAC cruises. Other work discussed includes recent investigations of the Peru Current and anomalous interrelationships. An additional short discussion of phytoplankton-nutrient interrelationships in the California current will be found in the appendix.

¹Contribution from the Scripps Institution of Oceanography.

²This work was part of the Scripps Tuna Oceanography Research project and was supported by various contracts between the Institute of Marine Resources and the U.S. National Marine Fisheries Service. The preparation of this paper was supported by Grants GA 32529X and DES 74-23972 from the Oceanography Section, U. S. National Science Foundation.

³Institute of Marine Resources, Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego.

PRE-EASTROPAC RESULTS

Prior to EASTROPAC, nutrient measurements were carried out sporadically on several cruises in the area. A complete suite of nutrients were rarely measured since phosphate and silicic acid measurements were generally considered to be sufficient as an index of total nutrients available to the algae. Furthermore, methods for nitrogenous nutrients were inadequate at that time and the silicic acid method was especially insensitive.

The problems of inadequate methodology were dramatically improved with the publication of reasonable methods and directions for carrying them out at sea by Strickland and Parsons (1960). Their compendium has been successively updated (Strickland and Parsons, 1965, 1968, 1972) and now quite adequate analytical methods are available for most of the major and minor phytoplankton nutrients.

Some of the earlier nutrient data was reviewed by Wooster and Cromwell (1958) who published longitudinal sections (Shellback cruise, 1952) of the distribution of phosphate and silicic acid. These sections generally show that near-surface concentrations of these nutrients were increased near the equator due to equatorial upwelling as compared with stations at 3-12°N latitude. Similar sections published as results of the Eastropic cruises in 1955 (Bennett, 1963) also show this increase at the equator.

In 1956 many determinations of phosphate and nitrite were made in the northeastern part of the region during the SCOPE cruise (Holmes, 1958). The phosphate determinations served to delineate the general level of phosphate—about 0.4-0.6 $\mu\text{g-at/liter}$ in surface waters extending south of Cape San Lucas, Baja California to the area of the Costa Rica Dome; the Dome is an offshore upwelling area located at about 8-10°N latitude and 86-90°W longitude. Incidentally during SCOPE the increases in nitrite concentration observed at depths well below the surface and in the oxygen minimum layer were hypothesized to be due to denitrification of nitrate by Brandhorst (1959). This hypothesis was later substantiated by Thomas (1966a) and Goering (1968). Also during SCOPE mixtures of various metabolites were added to natural phytoplankton communities in surface water and the effects of these additions on short-term photosynthesis ($^{14}\text{CO}_2$ uptake) were measured (Jones and Thomas, 1958). Very little stimulation of photosynthesis was found in these first enrichment experiments but some stimulation occurred in treatments to which organic nitrogen sources such as purines, pyrimadines, and amino acids were added. These experiments did not establish which nutrients were limiting the photosynthesis of the crops.

The pace of exploration of the oceanography of the eastern tropical Pacific Ocean increased in 1957 and thereafter with the formation of the Scripps Tuna Oceanography Research (STOR) program.

Further phosphate observations were made in 1958 during SCOT cruise (Holmes and Blackburn, 1960) in the area from 5°N latitude to Baja California and extending offshore to Clipperton and Clarion Islands. The general level of surface phosphate in this region was further delineated and found to be from about 0.2 to 0.4 $\mu\text{g-at/liter}$. At one Costa Rica Dome station (49) the level was 0.44 $\mu\text{g-at/liter}$ which was not especially high for an upwelling area. During SCOT, additional phytoplankton enrichment experiments were carried out in order to determine which nutrient(s) might be limiting. The experiments were inconclusive, but pelagic cultures of the dinoflagellate, *Gymnodinium simplex*, and of the diatom, *Chaetoceros gracilis*, were brought back for laboratory experiments on their physiological requirements.

Additional measurements of phosphate were made in 1958-59 during three STOR cruises to the Gulf of Tehuantepec, and some determinations of nitrate were made off Southern Baja California during the last of these cruises (Blackburn *et al.*, 1962). The level of this nutrient was low (0-1 $\mu\text{g-at/liter}$) at the surface which suggested that this nutrient was limiting.

The Costa Rica Dome cruise in late 1959 provided an extensive series of analyses of phosphate, nitrate, nitrite and silicic acid for the Dome. Samples were frozen and brought back for analysis ashore in the author's laboratory. The data are reported by the Scripps Institution of Oceanography (1960) and were discussed extensively by Broenkow (1965). He showed that the nutrients at the Dome were utilized by phytoplankton in the ratio Si:N:P=16:16:1 which is very close to the ratios reported for phytoplankton generally by Redfield *et al.* (1963). Wyrski (1964) determined the rates of upwelling at the Dome from these cruise data and noted that phosphate was being upwelled at a rate that could support the measured rate of primary production.

In 1960 an extensive study of the Peru Current and areas offshore from it was made during the STEP-1 cruise (Scripps Institution of Oceanography, 1961a,b). Surface phosphate values $>2 \mu\text{g-at/liter}$ were found in the Current; high values were found to extend offshore at 5-10°S latitude and 95°W longitude southeast of the Galapagos Islands. Further south at 20-24°S latitude and 95°W, nitrate levels were 0-1 $\mu\text{g-at/liter}$. The surface level was also 0 at the equator; this value is surprisingly low, but the level was 23 $\mu\text{g-at/liter}$ at only 22 meters.

Nutrient-phytoplankton interrelationships from all of these STOR cruises have been discussed by Thomas (1966b) who noted that except in upwelling regions surface nitrate/phosphate ratios were low (about 1) and thus nitrogen might be limiting in nutrient-poor areas since phytoplankton generally take up these nutrients in the ratios 15/1. Laboratory studies of the effects of nitrate on the growth of *Gymnodinium simplex* showed that this dinoflagellate (from the Dome) was reduced by nitrate concentrations

$<5 \mu\text{g-at/liter}$ and, because of low nitrate concentrations in surface seawater, the rate of growth of this alga would be limited over much of the area. In this paper, a few ammonium levels were reported from cruise TEMPO (1962) and utilization of this nitrogen source would tend to alleviate the extreme deficiency expected from low surface nitrate concentrations.

These pre-EASTROPAC studies delineated areas of upwelling and of nutrient-poor, near-surface water; they also suggested that nitrogen was a limiting factor for phytoplankton in the region. The stage was set for the more detailed investigations which commenced in 1967-68.

EASTROPAC RESULTS

EASTROPAC cruises started in January 1967 and continued at two monthly-intervals until September 1968. The area covered was from the American coast west to 119°W longitude (one cruise track went along 126°W longitude) and from 20°N to 20°S latitudes, although most cruises did not reach that far south. Four-ship synoptic survey cruises were carried out over the whole area during the northern winter and northern summers of 1967-68; offshore monitoring cruises covering the area from 3°S to 20°N latitudes with sections along 98°W , 105°W , 112°W and 119°W longitudes were carried out between the survey cruises. Thus, reasonably complete seasonal coverage was obtained. Stations along the longitudinal sections were roughly 30 miles apart. These major cruises were carried out by U. S. research vessels, but some data were collected by Mexican, Ecuadorian, Peruvian and Chilean ships near the shores of those respective countries.

The nutrients measured during these cruises were nitrate, nitrite, ammonium, phosphate, and silicic acid, and water samples were taken from the surface to 1000 meters at most stations. Most analyses were carried out with the Technicon autoanalyzer but on some cruises manual spectrophotometric methods were used. Techniques employed were those of Strickland and Parsons (1968). Some 60,000 nutrient analyses were made. Measurements of chlorophyll and primary production were also made to establish the magnitudes of the algal crop and its photosynthesis. Other measurements included temperature, salinity, zooplankton volumes, micro-nekton volumes, numbers of fish eggs and larvae, numbers and kinds of birds, and Secchi depth. Some specialized experiments were carried out aboard the ship and the phytoplankton experiments are described below.

Vertical sections of nutrient distribution were prepared by computer and published in a series of EASTROPAC Atlases (Thomas, 1970a, 1971a, 1972, 1974). Also published in the Atlases, and of particular importance to the problem of nutrient-phytoplankton interrelationships, were a series of maps of the distribution of nutrients at a depth of 10 meters.

An example of one of these latter maps is given in Figure 1. This shows the distribution of nitrate at 10 meters during August-September, 1967, one of the survey periods. Note that nitrate levels are high along the equator, in the Peru Current and extending offshore from it, and in the Costa Rica Dome and a westward extension of this feature. Otherwise nitrate levels are low ($<2 \mu\text{g-at/liter}$) and often this nutrient is undetectable ($<0.1 \mu\text{g-at/liter}$) in the northerly nutrient-poor water.

Figure 2 shows a similar distribution of phosphate during this same period and again delineates areas of high and low levels of this nutrient. In contrast with nitrate, phosphate levels in the northerly nutrient-poor areas are moderate ($>0.2 \mu\text{g-at/liter}$) and the nitrate:phosphate ratio would be around 1.0. This low ratio supports the hypothesis that nitrogen was limiting in contrast to phosphate in this area. Ammonium levels at 10 meters were irregular and could not be contoured (Figure 3); the actual values are shown. Ammonium is an important source of nitrogen for algal growth and tends to alleviate nitrogen deficiency.

Table 1 shows the seasonal locations of the offshore boundary between equatorial nutrient-rich water and northerly nutrient-poor water. Both western (119°W longitude) and eastern (98°W longitude) locations of the boundary are given and it is indicated for each of four nutrients. The location is similar as determined from each nutrient and there seems to be a slight southerly extension of the boundary in the northern summer (June-July). Of particular interest is the northerly extension of the boundary at the westernmost longitude (119°W) as compared with that at 98°W . The boundary dips even further south to the east of the Galapagos Islands (see Figures 1 and 2).

The data clearly separate the eastern tropical Pacific Ocean into regions where nutrients are high from the northerly nutrient-poor water; the data verify the results of pre-1967 cruises in more detail and with attention to nutrients other than phosphate.

During the January-February, 1967 EASTROPAC survey cruise, phytoplankton enrichment experiments were carried out in northerly nutrient-poor water using improved techniques. Water was taken from a depth of 10 meters and placed in 20-liter plastic containers. The water was then enriched with various nutrient treatments and the samples were incubated for 4 days in natural light on the deck of the ship. Then the amount of chlorophyll in each container was measured by *in vivo* fluorescence (Lorenzen, 1966).

The results of two of these experiments (Thomas, 1969) are shown in Table 2. Both indicated that nitrogen was the most important limiting nutrient, as evidenced by strong responses to single additions of this nutrient or to deletion of nitrogen from a complete mixture. Other major nutrients (phosphate and silicic acid) were important when nitrogen was

present. Minor nutrients had no effect when added singly and could even be inhibitory in a complete mixture.

Similar results showing primary nitrogen limitation were obtained in southerly nutrient-poor water (20°S latitude, 124°W longitude). In nutrient-rich water no nutrient appeared to be limiting since chlorophyll increased 10-fold even without the addition of nutrients although the addition of single nutrients did increase chlorophyll somewhat over the control.

In bacteria, the rate of growth has been shown (Monod, 1942) to be related to the concentration of substrate in the medium by the equation:

$$\mu = \mu_{\max} \left(\frac{S}{K_s + S} \right) = \frac{1}{x} \left(\frac{dx}{dt} \right) \quad (1)$$

where μ is the specific growth rate, μ_{\max} is the maximum rate unlimited by low concentrations of the substrate, S , K_s is the concentration that supports a rate equal to $\mu_{\max}/2$, and x is the biomass of cells. This hyperbolic relationship was applied to phytoplankton growth in the sea by Dugdale (1967) and since then many values for K_s have been determined for different algae and different nutrients. In most experiments K_s (really a measure of the requirement for a nutrient) has been determined from studies of the effects of concentrations on nutrient uptake and growth. K_s values for uptake of nitrate were shown to be equivalent to those for growth by Eppley and Thomas (1969).

The first K_s values for the principal limiting nutrient, nitrogen, in the eastern tropical Pacific Ocean were reported by MacIsaac and Dugdale (1969) who used uptake measurements. Their K_s values for nitrate were about 0.2 $\mu\text{g-at/liter}$ and for ammonium, 0.1-0.6 $\mu\text{g-at/liter}$.

During the EASTROPAC cruise of February-March, 1968, additional determinations of K_s for nitrate and ammonium were made from measurements of growth rate in 20-liter plastic containers incubated aboard the ship as described previously (Thomas, 1969). A complete suite of nutrients was added to each container and the concentration of the nitrogen source varied among the treatments. These experiments also allowed μ_{\max} to be evaluated for the natural community of phytoplankton contained in the water sample. An example of a curve relating μ to concentration of ammonium is shown in Figure 4. K_s values for ammonium were 1.47-1.68 $\mu\text{g-at/liter}$; K_s for nitrate was 0.59-0.87 $\mu\text{g-at/liter}$; and μ_{\max} ranged from 1.12-1.46 doublings of chlorophyll per day (Thomas, 1970b). The yield of chlorophyll produced per amount of nitrogen added was 0.22 μg chlorophyll per $\mu\text{g-at N}$ supplied.

These data plus those of MacIsaac and Dugdale (K_s for ammonium uptake) were used to calculate phytoplankton productivity at 10 meters in water where nitrate was undetectable (Thomas and Owen, 1971). μ was calculated by the logistic equation:

$$\mu = \frac{3.32 [\log_{10} (R \cdot \text{chlorophyll} + \text{Prod}) - \log_{10} (R \cdot \text{chlorophyll})]}{1 \text{ day}} \quad (2)$$

and equations (1) and (2) were combined to calculate productivity:

$$\text{Prod} = \text{chl} \cdot R \cdot \left[\text{antilog} \left(\frac{\mu_{\max}}{3.32} \cdot \frac{S}{K_s + S} \right) - 1 \right] \quad (3)$$

In these equations R is a carbon/chlorophyll ratio (=98 for nutrient-poor water) and the constant 3.32 converts logarithms to the base 10 to logarithms to the base 2. Near-surface calculated productivity was then compared with measured near-surface ^{14}C productivity and a significant regression was obtained (Figure 5), although there was much scatter in the data. These results suggested that production was indeed a function of the limiting nutrient, ammonium, and of the standing crop as determined by chlorophyll measurements.

We then wondered just to what degree these communities were deficient in nitrogen. Curl and Small (1965) suggested that assimilation ratios (photosynthesis at light saturation/unit chlorophyll) may decrease with increasing nutrient deficiency. Upon making such measurements in nutrient-poor and in nutrient-rich water in the eastern tropical Pacific Ocean, it was found that the ratios for communities in nitrogen-poor water were significantly less than similar ratios for nutrient-rich water (Thomas, 1970). The mean ratio in poor water was $3.15 \mu\text{gC}/\mu\text{g}$ chlorophyll while that in rich water was $4.95 \text{mgC}/\mu\text{g}$ chlorophyll. The difference was statistically significant but not great and it was concluded that algae in the poor water were not extremely deficient. Later laboratory work (Thomas and Dodson, 1972) showed that when deficiency was extreme so that μ/μ_{\max} was 0.1 or less, the assimilation ratio could be reduced to about $1.0 \mu\text{gC}/\mu\text{g}$ chlorophyll. The ratio found earlier in nutrient-poor water (3.15) would suggest that algae were growing at about 30% of μ_{\max} . It was also hypothesized that another measurement (^{14}C excreted as a percent of total-particulate plus excreted ^{14}C taken up in a usual photosynthesis measurement) would be a sensitive measure of deficiency. However, laboratory experiments have shown that percent excretion only becomes great at about 20% or less of μ_{\max} , and excretion does not appear to be a good measure of moderate deficiency (Thomas and Dodson, unpublished).

During the second EASTROPAC survey (August-September, 1967) water samples from 10 meters were analyzed for dissolved organic nitrogen, since it was hypothesized that organic N might serve as a significant source of N to algae. Even in nutrient-poor water high organic N levels were found (up to $13.8 \mu\text{g-at/liter}$ in water containing no nitrate and $<1 \mu\text{g-at/liter}$ of ammonium) (Thomas, Renger and Dodson, 1971). Despite these high values for organic N, the phytoplankton were nitrogen deficient as shown by previous enrichment experiments. It was apparent

that the organic N was not utilized by phytoplankton, and probably consisted of relatively refractory compounds of high molecular weight.

The above data analyses show the influence of nutrients only on near-surface phytoplankton production—that at 10 meters depth. One might wonder whether overall production integrated through the euphotic zone is influenced by nutrient levels. To date no detailed analysis of this question has been done, but the results of Owen and Zeitzschel (1970) suggest that there is a relationship which is not large. Their paper is mainly concerned with seasonal changes in production and they give integrated production data from the EASTROPAC cruises separated out by latitude, longitude, and time. Their overall analysis of variance (three-way) shows pronounced effects of season and longitude, but not latitude; nutrient changes are particularly evident with latitude. Production was generally high in the northern spring and late winter, and decreased in the summer and particularly in the fall. Production was higher toward the east (at 98°W longitude) than in the west (at 119°W longitude). During any one cruise period, production was generally highest at the equator, near the Central American coast, west of the Costa Rica Dome, and in the Peru Current. All of these areas have been shown to be high in near-surface nutrients (see above) and there seems to be a moderate correlation between nutrient conditions and production despite the lack of an overall effect of latitude found in the analysis of variance. It would be interesting to integrate nutrient levels (particularly inorganic N) in the euphotic zone and repeat their analysis of variance adding a nutrient factor. Owen and Zeitzschel (1970) estimated that production in the offshore area was about 75 mg C/m²/year.

If we consider that nutrients vary mainly with latitude, there appears to be a significant effect of nutrients on the standing stock of phytoplankton in the eastern tropical Pacific as measured by chlorophyll. Blackburn *et al.* (1970) showed such a significant relationship between latitude in the western area covered by the EASTROPAC cruises and chlorophyll. This western area ranged from 100°30' to 121°30'W longitude and from 16°N latitude to 3°20'S latitude. The standing stocks at higher trophic levels (zooplankton and crustacean micronekton) were also statistically significantly affected by latitude. In an eastern area (79°45'-95°45'W longitudes and 11°40'N-15°S latitudes) there was no significant effect of either latitude or longitude on chlorophyll. Seasonal effects were much more pronounced.

Granted that nitrogen seems to be the primary controlling nutrient that is low in the northerly nutrient-poor area, one wonders whether other nutrients such as phosphate and silicic acid are important. A phosphate requirement for growth of the diatom, *Chaetoceros gracilis*, was determined and it was shown that μ was not reduced at phosphate levels $>0.2 \mu\text{g-at/liter}$ (Thomas and Dodson, 1968). Figure 2 shows that, for the most

part, near-surface phosphate levels are generally greater than this concentration and one would not expect phosphate limitation. K_s was about 0.12 $\mu\text{g-at/liter}$.

Recently we have carried out studies of the effects of silicic acid concentrations on μ in *C. gracilis* and in two clones of *Leptocylindrus danicus* isolated from EASTROPAC samples (Thomas and Dodson 1975). The mean K_s value for this nutrient was 0.51 $\mu\text{g-at/liter}$ and this value was compared with maps of distribution of silicic acid at 10 meters. Computation of μ/μ_{max} showed that low levels of this nutrient would not often result in μ values $<70\%$ of μ_{max} . Thus we concluded that silicic acid is rarely limiting to diatom growth in the area.

THE PERU CURRENT

Most of the above discussion has referred to conditions offshore. In the last decade significant investigations have been made of the inshore waters off Peru where strong upwelling supports a major fishery for anchoveta. This work has been carried out by several groups: the Instituto del Mar del Peru, workers on the R/V *Anton Bruun* cruises of 1966-68, on the R/V *Thomas Thompson* of the University of Washington, and cruises carried out by the Food Chain Research Group of the Scripps Institution of Oceanography. Besides the usual measurements of temperature, salinity, and oxygen, modern techniques of nutrient analyses and of chlorophyll and ^{14}C productivity were used.

A series of general seasonal maps and vertical sections of the distribution of these properties based on data from 1960 to 1969 was presented by Zuta and Guillen (1970). Zones of upwelled water along a large part of the Peruvian coast are indicated by surface phosphate values $>1.0 \mu\text{g-at/liter}$ and ranging up to 2.5 $\mu\text{g-at/liter}$. Corresponding high values of chlorophyll and primary production are found, especially very near the coast in tongues of upwelled water. Productivity is estimated to range up to 330 $\text{g C/m}^2/\text{year}$ which makes this region one of the most productive in the world; and chlorophyll values at the surface are as high as 8 $\mu\text{g/liter}$.

Much of the recent work has also appeared in a series of papers collected in book form entitled "Analysis of Upwelling Systems" published in Barcelona, Spain as Vol. 35, No. 1 of *Investigacion Pesquera*. In 1966, Ryther *et al.* (1971), using parachute drogues, followed a patch of upwelled water from the Peruvian coast as the water moved northwest and offshore. Nutrients in this water decreased with time and distance traversed while chlorophyll and particulate carbon increased after a one-day lag. There seemed to be no lag in ^{14}C uptake, however, and it averaged 10 $\text{g C/m}^2/\text{day}$ over a 5-day period. The crop declined after 3 days and this was attributed to herbivore grazing. These authors also estimated that 1000 $\text{g C/m}^2/\text{year}$

must be produced by phytoplankton to account for the landings of fish plus losses due to other predators.

Similar drogue studies carried out in the same area in 1969 were reported by Walsh *et al.* (1971), and they also made measurements well away from the drogues. They noted that chlorophyll decreased at night as compared to daytime values and suggested that this was due to nighttime grazing. One nutrient, silicic acid, was used more in daytime than at night. Similar diel periodicity in the enzyme in plankton responsible for reducing nitrate was found by Eppley *et al.* (1970) during this same cruise.

In 1969, Beers *et al.* (1971) studied the dissipation of two patches of plankton off the Peruvian coast. The patches were located by higher nutrient levels, higher chlorophyll, and lower surface temperatures than in adjacent water. After several days the patches lost their identity. Phytoplankton were growing ($\mu = 0.6-1.2$ doublings/day) in each patch and it was estimated that zooplankton were grazing about 25% of the daily algal production. The dissipation of the patches was attributed to turbulent mixing which would carry the phytoplankton to depths below which they could not photosynthesize.

In 1966, Strickland *et al.* (1969) reported that, very near the Peruvian coast, in upwelling water, there were patches of brown water containing chlorophyll at concentrations sometimes $>10 \mu\text{g/liter}$. This contrasted with offshore blue water where the chlorophyll values were $<2 \mu\text{g/liter}$ even though surface nutrients were high (nitrate was sometimes $>10 \mu\text{g-at/liter}$). Obviously the brown water was highly productive and a source of food for the anchoveta. Blue water containing high nutrients was more of an enigma. These authors suggested that in the blue water grazing rates exceeded the rate of plant growth, even though plant growth rates remained high—around 1-2 doublings/day.

There may be another explanation for water containing high nutrients and low chlorophyll. Barber and Ryther (1969) noted that newly upwelled water is sometimes not as productive as one might expect, and that this may be due to a lack of "conditioning" of this water. It was suggested that conditioning was the result of formation of chelating substances which made trace metal nutrients more available to the algae. In 1969, studies at a Peruvian station with properties similar to the "blue water" station of Strickland *et al.* were carried out by Barber *et al.* (1971). Here production could be increased by the addition of chelating agents or metals.

The above papers suggest that the usual pattern of nutrient-phytoplankton relationships off Peru is one where high-nutrient water is upwelled near the coast, followed by rapid nutrient uptake and photosynthesis leading to a large standing algal crop. Tongues of upwelled water move offshore, nutrients are depleted, and the crop decreases. The latter process does not always occur and sometimes nutrient levels remain high while

crop values are low. This may be due to grazing or to the lack of conditioning factors in the water.

In some years, during the "El Niño" phenomenon, upwelling is decreased and warm equatorial water moves south along the Peru coast. This water is low in nutrients and higher in temperature. Decreased productivity and phytoplankton crop levels associated with "El Niño" water have been documented by Guillen (1971). The phenomenon leads to a catastrophic decline in the anchoveta fishery and has serious consequences for the Peruvian economy.

ANOMALOUS OFFSHORE INTERRELATIONSHIPS

In southern offshore water (8 to 10°S latitude, 119°W longitude) nutrient levels are high at the surface, are at a minimum at about 100 meters depth, and then increase below. This distribution has been called a "nutrient inversion" (Thomas, 1971b). Since the nutrient minimum is associated with water having a salinity maximum, it was suggested that the water had been advected from the south and had sunk below high-nutrient, low-salinity water carried westward from the Peru Current.

While this inversion is interesting in itself, no explanation was given for the fact that near-surface water was high in nutrients. One wonders why, in a traverse westward thousands of kilometers, the nutrient levels were not depleted by phytoplankton growth. At EASTROPAC station 11.140 (8°41'S, 119°W), where the inversion was especially apparent, the ambient chlorophyll at 10 meters depth was 0.14 $\mu\text{g}/\text{liter}$ and the nitrate concentration was 6.6 $\mu\text{g-at}/\text{liter}$ (Thomas, 1969). If all this nitrate was used, then according to yield figures of 0.22 μg chlorophyll/ $\mu\text{g-atom}$ of N (see above), the chlorophyll value should be 1.45 $\mu\text{g}/\text{liter}$.

There are several hypotheses that may explain this anomaly: 1) surface advection may occur from the equatorial upwelling zone, 2) the chlorophyll may be grazed down by herbivorous zooplankton, and 3) some other nutrient may be limiting growth.

Advection from the equator can be dismissed because the surface currents are known to flow from east to west rather than from north to south (Tsuchiya, 1968, 1974). Grazing may occur to a significant extent because when water from station 11.140 was incubated after zooplankton were removed with a net, the chlorophyll increased to 1.37 $\mu\text{g}/\text{liter}$ in 4 days. (Table 3—Thomas, 1969). On the other hand Table 3 also shows that the chelating agent EDTA and vitamins increased chlorophyll levels two-fold above the control when near-surface water was enriched with these substances. This latter observation supports the "conditioning" hypothesis of Barber and Ryther (1969) and Barber *et al.* (1971). It seems probable that both grazing and limitation by nutrients, other than nitrate, phosphate, or silicic acid, occur.

At or near the equator (Eastropac station 11.254) more chlorophyll should also be present than is found—see Table 3. However the chelating agent EDTA did not increase chlorophyll although nitrate enrichment did. Here we may postulate that grazing is significant and that nitrogen is flowing at a rapid rate through the system via rapid upwelling, phytoplankton growth, and grazing. At this station EDTA seemed to inhibit chlorophyll increases since the increase was large when EDTA was omitted from a complete nutrient mixture.

CONCLUSIONS

Pre-EASTROPAC nutrient data generally delineated the eastern tropical Pacific Ocean into areas where near-surface waters are nutrient-rich, such as the equatorial upwelling zone, the Peru Current, and the Costa Rica Dome, from nutrient-poor areas to the north and south of the equator and well offshore. The EASTROPAC observations of 1967-68 re-emphasized this conclusion via data collected by synoptic seasonal cruises, and in addition experiments were done on the relationships of the phytoplankton to the nutrient conditions. These experiments emphasized the primary limitation of algal growth by lack of nitrogen as compared with phosphate or silicate. It was shown that in areas where nitrate is nearly absent, ammonium became a prime source of nitrogen, and alleviated nitrogen deficiency so that it was not extreme. Recent work has emphasized the importance of upwelling of nutrients in the Peru Current for phytoplankton production. Anomalies in nutrient-phytoplankton interrelationships have been found in that water high in the usual nutrients such as nitrate or phosphate is low in chlorophyll. These anomalies are probably best explained by hypotheses of both grazing of the crop and limitation by organic factors which condition the water for algal growth.

APPENDIX—INTERRELATIONSHIPS IN THE CALIFORNIA CURRENT

Recent studies have emphasized the importance of nitrogen as a limiting nutrient in the California Current as well as in the eastern tropical Pacific Ocean. Nutrient enrichment experiments identical to those reported above were also done off Baja California in 1964, 1965, and 1966 (Thomas, 1969). These uniformly showed that nitrogen was the principal limiting nutrient.

This work was extended to the nearshore waters of the Southern California Bight in 1971-72 (Thomas *et al.* 1974). Again nitrogen was shown to be the primary limiting nutrient, although phosphate and silicic acid could become limiting when nitrogen was present in excess—a situation that might occur off sewage outfalls where ammonium accumulates (Thomas and Carsola, unpublished).

There have been sporadic measurements of nutrients in the California Current since the beginning of the CalCOFI program in 1949. A complete suite of nutrients (nitrate, phosphate, nitrite, and silicic acid) was first measured on a seasonal basis at many stations in the Current in 1969. The nutrient data, plus some on chlorophyll and productivity, have been published in CalCOFI Atlas No. 20 (Thomas and Seibert, 1974; Owen, 1974). The near surface and integrated nutrient data show areas of seasonal upwelling along the coast, especially in the spring. Nutrients were also increased in the northern part of the area—north of Point Conception—as compared to areas off Southern and Baja California. The surface chlorophyll data also show enrichment due to upwelling and increased levels nearshore as compared to offshore values. Primary productivity data are too sparse to reach conclusions regarding their relationship to nutrient levels.

Another complete suite of nutrient and chlorophyll measurements was made in 1972 during CalCOFI cruises, but the data have not yet been worked up.

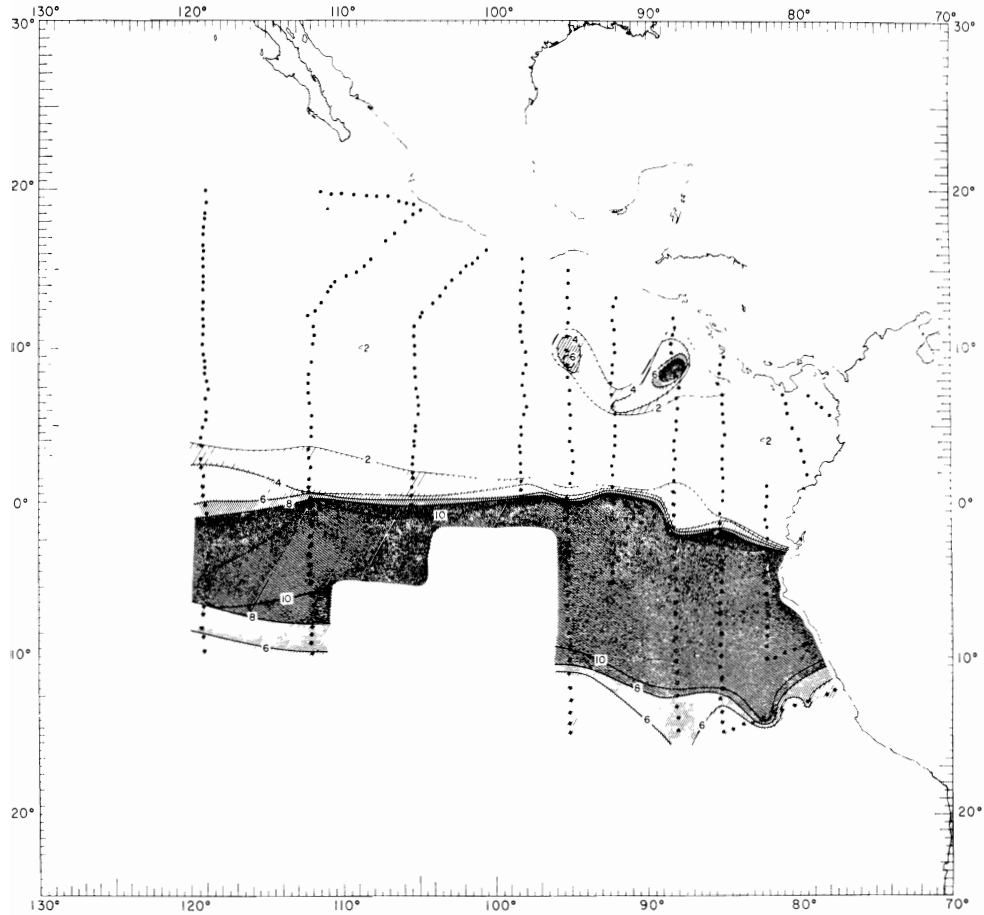


FIGURE 1. Distribution of nitrate-N at 10 meters in the eastern tropical Pacific Ocean, August-September, 1967. Contours in $\mu\text{g-at/liter}$. (EASTROPAC Atlas, vol. 6)

FIGURA 1. Distribución de nitrato-N a 10 metros en el Océano Pacífico oriental tropical, agosto-septiembre de 1967. Contornos en $\mu\text{g-at/litro}$. (Vol. 6 del Atlas de EASTROPAC).

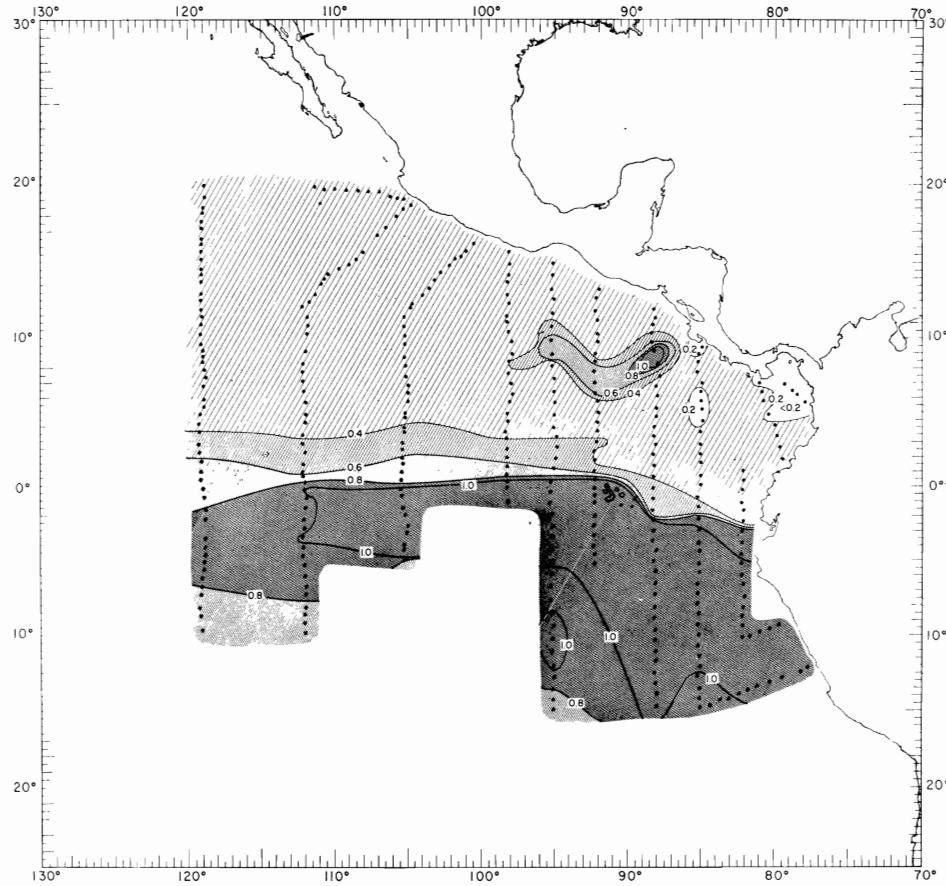


FIGURE 2. Distribution of phosphate-P at 10 meters in the eastern tropical Pacific Ocean, August-September, 1967. Contours in $\mu\text{g-at/liter}$. (EASTROPAC Atlas, vol. 6)

FIGURA 2. Distribución del fosfato-P a 10 metros en el Océano Pacífico oriental tropical, agosto-septiembre de 1967. Contornos en $\mu\text{g-at/litro}$. (Vol. 6 del Atlas de EASTROPAC).

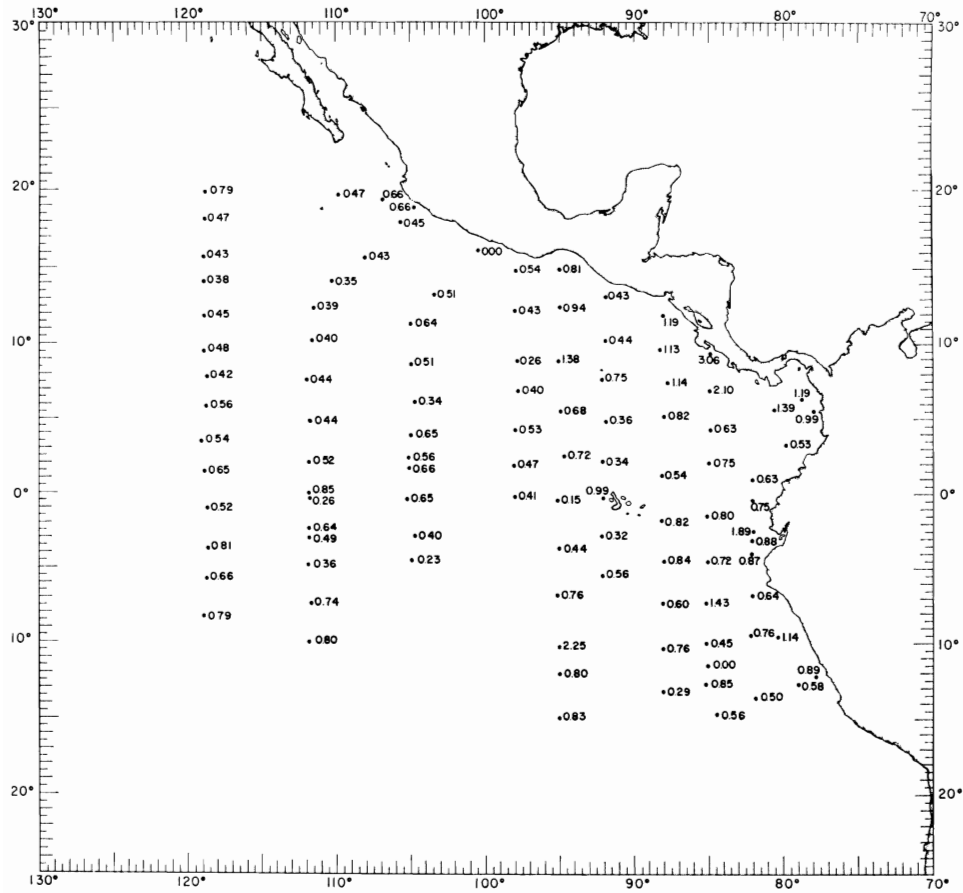


FIGURE 3. Distribution of ammonium-N at 10 meters in the eastern tropical Pacific Ocean, August-September, 1967. Values in $\mu\text{g-at/liter}$. (EAST-ROPAC Atlas, vol. 6).

FIGURA 3. Distribución del amonio-N a 10 metros en el Océano Pacífico oriental tropical, agosto-septiembre de 1967. Los valores en $\mu\text{g-at/litro}$. (Vol. 6 del Atlas de EASTROPAC).

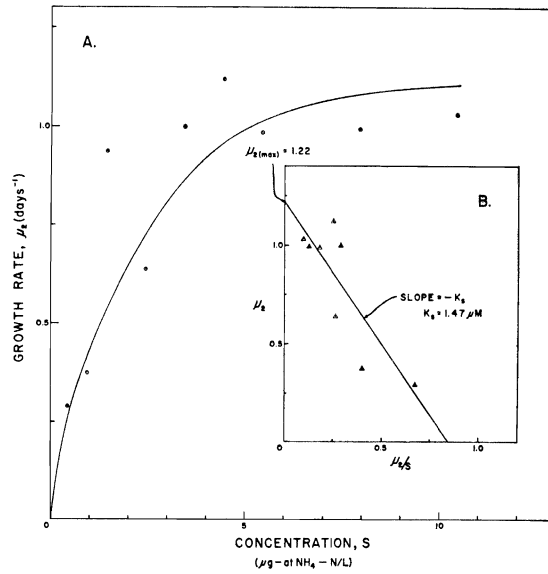


FIGURE 4. A. Growth rate of a tropical phytoplankton community as a function of ammonium concentration. B. Same data plotted as growth rate (μ_2) vs μ_2/NH_4 concentration (μ_2/S) so that $\mu_{2(\text{max})}$ and K_s could be evaluated. (Thomas, 1970b).

FIGURA 4. A. Índice de crecimiento de una comunidad tropical de fitoplancton como función de la concentración de amonio. B. Los mismos datos graficados como índice de crecimiento (μ_2) contra la concentración de μ_2/NH_4 (μ_2/S) así que pueden evaluarse $\mu_{2(\text{max})}$ y K_s (Thomas, 1970b).

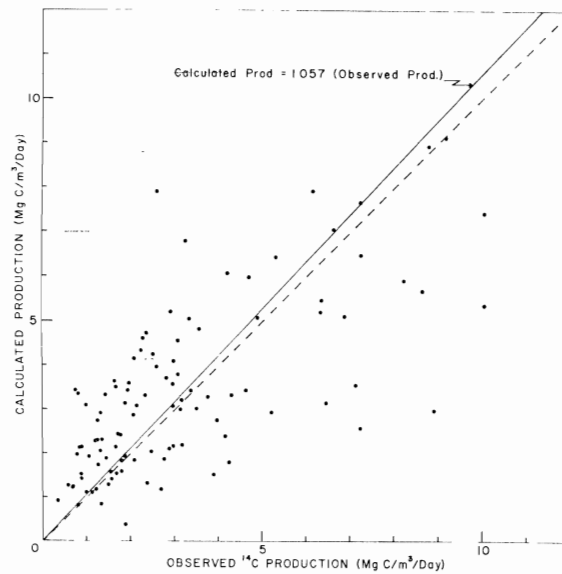


FIGURE 5. Phytoplankton production calculated from ammonium and chlorophyll concentration at 10 meters compared with simulated *in situ* ¹⁴C production at the 50% light level in northerly nutrient-poor water in the eastern tropical Pacific Ocean. The dashed line is the regression that would be expected if agreement between the two sets of production values was perfect (Thomas and Owen, 1971).

FIGURA 5. Producción de fitoplancton calculada según la concentración de amonio y clorofila a los 10 metros, comparada con la producción *in situ* simulada del ¹⁴C al nivel de luz del 50% en las aguas septentrionales pobres en nutrientes del Océano Pacífico oriental tropical. La línea a puntos es la regresión que se esperaría si existiera un acuerdo perfecto entre los valores de producción de las dos series (Thomas y Owen, 1971).

TABLE 1. Seasonal locations of the boundary between equatorial nutrient-rich water and northern nutrient-poor water. Data from the EASTROPAC Atlases.

TABLA 1. Localidades estacionales del límite entre las aguas ecuatoriales ricas en nutrientes y las aguas del norte pobres en nutrientes. Datos de los Atlas de EASTROPAC.

| Nutrient Nutriente | Feb.-March Febr.-Marzo 1967 | April-May Abril-Mayo 1967 | June-July Junio-Julio 1967 |
|-------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|---|
| NO ₃ -N | 4.5°N(W)-1°N(E) | 3.5°N(W)-3°N(E) | 2.5°N(W)-2.5°N(E) |
| NO ₂ -N | 3°N(W)-1.5°N(E) | 3°N(W)-2.5°N(E) | 2°N(W)-2°N(E) |
| PO ₄ -P | 4°N(W)-1°N(E) | 3.5°N(W)-3°N(E) | 4°N(W)-3.5°N(E) |
| Si(OH) ₄ -Si | 4°N(W)-1°N(E) | 2°N(W)-2°N(E) | 4°N(W)-3.5°N(E) |
| | Aug.-Sept. Ag.-Sept. 1967 | Oct.-Nov. Oct.-Nov. 1967 | Dec. 1967-Jan. Dic. 1967-En. 1968 |
| NO ₃ -N | 4°N(W)-0.5°N(E) | 4°N(W)-1°N(E) | 3°N(W)-1.5°N(E) |
| NO ₂ -N | 3.5°N(W)-0.5°N(E) | 4°N(W)-0.5°N(E) | 3°N(W)-2°N(E) |
| PO ₄ -P | 3.5°N(W)-2°N(E) | 4°N(W)-1°N(E) | 3°N(W)-1°N(E) |
| Si(OH) ₄ -Si | 1.5°N(W)-1°N(E) | 4°N(W)-1°N(E) | 2°N(W)-1°N(E) |

TABLE 2. January-February 1967. EASTROPAC expedition. Effects of nutrient enrichment on chlorophyll concentrations of seawater samples from the tropical Pacific Ocean—northerly nutrient-poor water.

TABLA 2. Enero-febrero de 1967. Expedición EASTROPAC. Efecto del enriquecimiento de los nutrientes en las concentraciones de clorofila de muestras de agua de mar del Océano Pacífico tropical—aguas septentrionales pobres en nutrientes.

| | Experiment no. No. del experimento | |
|--|---------------------------------------|------------|
| | 6 | 7 |
| Initial data | | |
| Datos iniciales | | |
| Station - estación | 11.030 | 11.068 |
| Lat - latitud | 18°35.5'N | 6°05.0'N |
| Long - longitud | 119°00.0'W | 118°51.0'W |
| Chlorophyll concentration (mg/m ³) | 0.12 | 0.13 |
| Concentración de clorofila | | |
| Nitrate concentration (μg-at/liter) | 0.0 | 0.0 |
| Concentración de nitrato | | |
| Ammonia concentration (μg-at/liter) | 0.68 | 0.68 |
| Concentración de amoníaco | | |
| Nitrite concentration (μg-at/liter) | 0.00 | 0.00 |
| Concentración de nitrito | | |
| Phosphate concentration (μg-at/liter) | 0.29 | 0.26 |
| Concentración de fosfato | | |
| Silicate concentration (μg-at/liter) | 3.5 | 2.1 |
| Concentración de silicato | | |
| Period of incubation (days) | 5 | 4 |
| Período de incubación (días) | | |
| Enrichment | Chlorophyll/m ³ | (mg) |
| Enriquecimiento | clorofila | |
| None - ninguno | 0.05 | 0.04 |
| +NO ₃ | 0.19+ | 0.33+ |
| +PO ₄ | 0.02 | 0.03 |
| +SiO ₃ | 0.10+ | 0.05 |
| +Fe | 0.01 | 0.05 |
| +EDTA | 0.05 | 0.04 |
| +Trace metals - rastros de metales | 0.05 | 0.05 |
| +Vitamins - vitaminas | 0.03 | 0.05 |
| Complete - completo | 0.76 | 1.89 |
| -NO ₃ | 0.05+ | 0.07+ |
| -PO ₄ | 0.98 | 0.31+ |
| -SiO ₃ | 0.85 | 0.54+ |
| -Fe | 0.73 | 3.77- |
| -EDTA | 1.00 | 2.20 |
| -Trace metals - rastros de metales | 0.59 | 3.28- |
| -Vitamins - vitaminas | 0.55 | 5.23 |

TABLE 3. February-March 1967. EASTROPAC expedition. Effects of nutrient enrichment on chlorophyll concentrations of seawater samples from the equatorial Pacific Ocean—nutrient rich water.

TABLA 3. Febrero-marzo de 1967. Expedición EASTROPAC. Efecto del enriquecimiento de los nutrientes en concentraciones de clorofila en muestras de agua de mar de las aguas ricas en nutrientes del Océano Pacífico ecuatorial.

| | Experiment no. No. del experimento | |
|--|---------------------------------------|------------|
| | 8 | 10 |
| Initial data Datos iniciales | | |
| Station - estación | 11.140 | 11.254 |
| Lat - latitud | 8°41.2'S | 0°44.8'S |
| Long - longitud | 119°00.0'W | 126°01.7'W |
| Chlorophyll concentration (mg/m ³) Concentración de clorofila | 0.14 | 0.30 |
| Nitrate concentration (μg-at/liter) Concentración de nitrato | 6.6 | 4.5 |
| Ammonia concentration (μg-at/liter) Concentración de amoníaco | 0.54 | 0.41 |
| Nitrite concentration (μg-at/liter) Concentración de nitrito | 0.00 | 0.00 |
| Phosphate concentration (μg-at/liter) Concentración de fosfato | 0.69 | 0.53 |
| Silicate concentration (μg-at/liter) Concentración de silicato | 4.0 | 5.1 |
| Period of incubation (days) Período de incubación (días) | 4 | 4 |
| Enrichment Enriquecimiento | | |
| None - ninguno | 1.37 | 2.50 |
| +NO ₃ | 1.79 | 3.77+ |
| +PO ₄ | 1.06 | 2.12 |
| +SiO ₃ | 1.54 | 3.28 |
| +Fe | 0.94 | 2.41 |
| +EDTA | 2.55+ | 2.46 |
| +Trace metals - rastros de metales | 1.62 | 1.14 |
| +Vitamins - vitaminas | 2.57+ | 2.41 |
| Complete - completo | 1.96 | 1.84 |
| -NO ₃ | 1.12 | 1.08 |
| -PO ₄ | 1.88 | 1.37 |
| -SiO ₃ | 1.30 | 3.50 |
| -Fe | 5.38- | >10.0- |
| -EDTA | 1.08 | >10.0- |
| -Trace metals - rastros de metales | 1.00 | 4.09- |
| -Vitamins - vitaminas | 1.61 | 6.18- |

INTERRELACIONES NUTRIENTE-FITOPLANCTON EN EL OCEANO PACIFICO ORIENTAL TROPICAL^{1,2}

por

William H. Thomas³

EXTRACTO

Se describe la distribución subsuperficial de los nutrientes en el Océano Pacífico oriental tropical, empleando los datos de la Expedición EASTROPAC de 1967-68 y datos anteriores a éstos. La concentración de nutrientes fue máxima a lo largo del ecuador, en la Corriente del Perú, en su prolongación mar afuera, en el Domo de Costa Rica y en las prolongaciones occidentales de esta característica. Se encontraron aguas pobres en nutrientes al norte del ecuador y bastante mar adentro. En estas aguas el nitrato era casi imperceptible ($<0.1 \mu\text{g-at/litro}$) en la superficie, pero las concentraciones de fosfato y ácido silícico fueron moderadas. Los experimentos de enriquecimiento indicaron que el nitrógeno era el principal nutriente limitante en aguas pobres, aun cuando se encontraron grandes cantidades de nitrógeno orgánico. Se determinaron las constantes de saturación media (K_s) para el desarrollo del fitoplancton sostenido por el amonio. Estos datos se emplearon para calcular los valores de la productividad primaria cerca a la superficie que pueden compararse favorablemente con los valores del ^{14}C . Las medidas de la proporción de asimilación indican que las algas no tenían una deficiencia extrema de nitrógeno. Los valores determinados en el laboratorio de K_s para el fosfato y ácido silícico indicaron que estos nutrientes limitaron rara vez la producción. En aguas ricas, los niveles de clorofila fueron inferiores a lo esperado según los niveles nutritivos y esta anomalía puede relacionarse a la alimentación o a la escasez de otros nutrientes distintos al nitrógeno (N), fósforo (P) o silicio (Si).

INTRODUCCION

El Océano Pacífico oriental tropical para los objetivos de este análisis, puede definirse como una zona limitada por las latitudes 20°N y 20°S y que se extiende desde la costa americana occidental a la longitud 126°W . Este estudio examina los datos de los nutrientes que son importantes al fitoplancton en esta zona y analiza las relaciones entre los nutrientes y el fitoplancton. Las concentraciones subsuperficiales de los nutrientes principales del fitoplancton (nitrógeno orgánico e inorgánico, fosfato-P y ácido silícico) se han determinado en esta región aproximadamente desde 1952, pero no se realizó un cálculo estacional extensivo de una serie completa de nutrientes hasta los cruceros de EASTROPAC de 1967-68. Así que este análisis puede dividirse en dos partes: los resultados pre-EASTROPAC y aquellos derivados de los cruceros más extensos de EASTROPAC. Otros trabajos considerados, incluyen las investigaciones recientes de la Corriente

¹Contribución de Scripps Institution of Oceanography.

²Este trabajo formó parte del proyecto de investigación de Scripps Tuna Oceanography y fue patrocinado por varios contratos entre el Institute of Marine Resources y el U.S. National Marine Fisheries Service. La preparación de este estudio fue subvencionada mediante las concesiones GA 32529X y DES 74-23972 de la Sección de Oceanografía del U.S. National Science Foundation.

³Institute of Marine Resources, Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego.

del Perú e interrelaciones anómalas. En el Anexo se encontrará otro corto examen sobre las interrelaciones nutrientes- fitoplancton de la corriente de California.

RESULTADOS PRE-EASTROPAC

Antes de EASTROPAC, se realizaron esporádicamente cálculos de los nutrientes en varios cruceros en la zona. Rara vez, se calculó una serie completa de nutrientes ya que los cálculos de fosfato y del ácido silícico se consideraron generalmente suficientes como un índice de todos los nutrientes disponibles a las algas. Además, en esa época, eran inadecuados los métodos para calcular los nutrientes nitrogenados y el método del ácido silícico fue especialmente insensible.

Los problemas de la metodología inadecuada fueron dramáticamente mejorados con la publicación de métodos razonables por Strickland y Parsons (1960) y la forma de realizarlos a bordo. Su compendio se ha sucesivamente actualizado (Strickland y Parsons, 1965, 1968, 1972) y ahora se tienen métodos analíticos bastante adecuados para la mayoría de los nutrientes principales y menores del fitoplancton.

Algunos de los primeros datos sobre nutrientes fueron examinados por Wooster y Cromwell (1958) quienes publicaron las secciones longitudinales (cruceros Shellback, 1952) de la distribución del fosfato y del ácido silícico. Estas secciones indican generalmente que las concentraciones subsuperficiales de estos nutrientes aumentaban cerca al ecuador, debido al afloramiento ecuatorial, según se comparó con las estaciones de 3-12°N de latitud. La publicación de secciones similares como resultado de los cruceros Eastropic en 1955 (Bennett, 1963) indican también este aumento en el ecuador.

En 1956, se hicieron varias determinaciones de fosfato y nitrito en la parte nordeste de la región durante la campaña SCOPE (Holmes, 1958). Las determinaciones de fosfato sirven para describir el nivel general de fosfato — aproximadamente 0.4-0.6 $\mu\text{g-at/litro}$ en aguas superficiales que se extienden al sur de Cabo San Lucas (Baja California) hasta la zona del Domo de Costa Rica; el Domo es una zona de afloramiento mar adentro localizada aproximadamente a los 8-10°N de latitud y 86-90°W de longitud. Se supuso incidentalmente, que durante SCOPE el aumento en la concentración de nitrito observado a profundidades muy por debajo de la superficie y en la capa mínima de oxígeno se debía a la desnitrificación del nitrato (Brandhorst, 1959). Esta hipótesis fue más tarde confirmada por Thomas (1966a) y Goering (1968). Además durante SCOPE se agregó a las comunidades naturales de fitoplancton, en las aguas superficiales, una mezcla de varios metabólicos y se calculó (Jones y Thomas, 1958) los efectos de esta agregación en la fotosíntesis a corto plazo (absorción $^{14}\text{CO}_2$). Se encontró muy poca estimulación de la fotosíntesis en estos

primeros experimentos de enriquecimiento, pero ocurrió alguna estimulación en tratamientos a los que se agregaron fuentes orgánicas de nitrógeno como purinas, pirimidinas y aminoácidos. Estos experimentos no determinaron que nutrientes limitaban la fotosíntesis de la producción.

En 1957 progresó la marcha de la exploración oceanográfica en el Océano Pacífico oriental tropical y luego aún más con la formación del programa de Scripps Tuna Oceanography Research (STOR).

En 1958, se hicieron otras observaciones de fosfato durante la campaña SCOT (Holmes y Blackburn, 1960) en la zona de los 5°N de latitud hasta Baja California, extendiéndose mar adentro hasta las islas Clipperton y Clarion. El nivel general del fosfato superficial en esta región se perfiló aún más y se encontró que era aproximadamente de 0.2 a 0.4 $\mu\text{g-at/litro}$. En una estación (49) del Domo de Costa Rica el nivel fue 0.44 $\mu\text{g-at/litro}$ que no fue especialmente alto para una zona de afloramiento. Durante SCOT, se hicieron otros experimentos de enriquecimiento de fitoplancton para poder determinar que nutriente(s) podía(n) limitar la producción. Los experimentos fueron inconclusivos, pero se volvieron a traer las culturas pelágicas de los dinoflagelados, *Gymnodinium simplex* y de la diatomea, *Chaetoceros gracilis*, para realizar experimentos de laboratorio sobre sus requisitos fisiológicos.

En 1958-59, se hicieron otros cálculos de fosfato durante los tres cruceros al Golfo de Tehuantepec de STOR y se realizaron algunas determinaciones de nitrato a la altura de la parte meridional de Baja California durante el último de estos cruceros (Blackburn, *et al.*, 1962). El nivel de este nutriente fue bajo (0-1 $\mu\text{g-at/litro}$ en la superficie, lo que indica que este nutriente era un factor limitativo en cuanto a la producción.

La campaña al Domo de Costa Rica a fines de 1959, produjo una amplia serie de análisis en el Domo de fosfato, nitrato, nitrito y ácido silícico. Las muestras fueron congeladas y se regresaron para analizarlas en tierra en el laboratorio del autor. Los datos fueron revelados por Scripps Institution of Oceanography (1960) y discutidos extensivamente por Broenkow (1965). Indicó que los nutrientes en el Domo eran utilizados por el fitoplancton en una proporción Si:N:P=16.16:1 que es muy semejante a las proporciones generalmente calculadas para el fitoplancton por Redfield *et al.* (1963). Wyrski (1964) calculó los índices de afloramiento en el Domo, según los datos de este crucero, y observó que el fosfato era aflorado en tal proporción que podía soportar el índice calculado de la producción primaria.

En 1960, durante el crucero STEP-1 (Scripps Institution of Oceanography, 1961a,b) se realizó un extenso estudio de la Corriente del Perú y las zonas mar adentro. Se encontraron en la Corriente valores superficiales de fosfato de $>2 \mu\text{g-at/litro}$; se descubrió que los valores altos se extendían mar adentro a 5-10°S de latitud y 95°W de longitud al sudeste de las Islas

Galápagos. Más hacia el sur a 20-24°S de latitud y 95°W, los niveles de nitrato fueron 0-1 $\mu\text{g-at/litro}$. El nivel superficial fue también de 0 en el ecuador; este valor es sorprendentemente bajo, pero el nivel fue de 23 $\mu\text{g-at/litro}$ solo a 22 metros.

La interrelación nutriente-fitoplancton según todos estos cruceros de STOR ha sido considerada por Thomas (1966b) quien indicó que con excepción de las regiones de afloramiento, la proporción superficial nitrato/-fosfato fue baja (aproximadamente 1) así que el nitrógeno puede ser un factor limitativo en zonas pobres en nutrientes ya que el fitoplancton generalmente consume estos nutrientes en una proporción del 15/1. Los estudios de laboratorio sobre los efectos del nitrato en el crecimiento de *Gymnodinium simplex* indican que este dinoflagelado (del Domo) se redujo por las concentraciones de nitrato $<5 \mu\text{g-at/litro}$ y, debido a las bajas concentraciones de nitrato en la superficie del agua de mar, el índice de crecimiento de esta alga sería limitado en la mayoría de esta zona. Se indicaron en este estudio, algunos pocos niveles de amonio del crucero TEMPO (1962) y que la utilización de esta fuente de nitrógeno aliviaría la extrema deficiencia esperada de las bajas concentraciones superficiales de nitrato.

Estos estudios pre-EASTROPAC describieron zonas de afloramiento y de aguas subsuperficiales pobres en nutrientes; indicaron además que el nitrógeno era un factor limitante para el fitoplancton de la región. Se estableció así el escenario para las investigaciones más detalladas que comenzaron en 1967-68.

RESULTADOS DE EASTROPAC

Los cruceros de EASTROPAC comenzaron en enero de 1967 y continuaron con dos meses de intervalo hasta septiembre de 1968. La región abarcada fue desde la costa americana hasta los 119°W longitud (el derrotero de un crucero se realizó a lo largo de los 126°W longitud) y desde las latitudes 20°N a 20°S, aunque la mayoría de los cruceros no llegaron tan lejos al sur. Se realizaron cruceros de reconocimientos sinópticos en cuatro barcos, en toda la zona, durante el invierno del norte y los veranos norteros de 1967-1968; entre los cruceros de reconocimiento se realizaron cruceros de inspección mar adentro, abarcando la zona desde las latitudes 3°S a 20°N con secciones a lo largo de las longitudes 98°W, 105°W, 112°W y 119°W. Por lo consiguiente, se obtuvo un abarcamiento estacional razonablemente completo. Las estaciones a lo largo de las secciones longitudinales se encontraban aproximadamente 30 millas aparte. Estos cruceros principales fueron realizados por embarcaciones de investigación de los E.U., pero algunos de los datos fueron obtenidos por barcos mexicanos, ecuatorianos, peruanos y chilenos cerca a sus respectivas costas.

Los nutrientes calculados durante estos cruceros fueron nitrato, nitrito, amonio, fosfato y ácido silícico; se tomaron muestras de agua desde

la superficie hasta los 1000 metros en la mayoría de las estaciones. La mayor parte de los análisis fueron realizados con un autoanalizador Technicon, pero en algunos cruceros se usaron métodos manuales espectrofotométricos. Las técnicas empleadas fueron las de Strickland y Parsons (1968). Se realizaron unos 60,000 análisis de nutrientes. Se hicieron además cálculos sobre la clorofila y la producción primaria para establecer la magnitud de la producción de algas y su fotosíntesis. Otros análisis incluían temperatura, salinidad, volúmenes de zooplancton, volúmenes de micronecton, cantidades de larvas y huevos de peces, número y clase de pájaros y profundidad Secchi. Se realizaron a bordo algunos experimentos especializados; los del fitoplancton se describen más adelante.

Mediante la computadora se prepararon secciones verticales de la distribución de los nutrientes y se publicaron en la serie de los Atlas de EAST-ROPAC (Thomas, 1970a, 1971a, 1972, 1974). Además se publicó en los Atlas una serie de mapas de la distribución de los nutrientes a una profundidad de 10 metros, especialmente importante con relación al problema de las interrelaciones nutriente-fitoplancton.

En la Figura 1 se presenta el ejemplo de uno de estos últimos mapas. Este indica la distribución de nitrato a 10 metros durante agosto-septiembre 1967, uno de los períodos de reconocimiento. Obsérvese que los niveles de nitrato son altos a lo largo del ecuador, en la Corriente del Perú y en su prolongación mar adentro, en el Domo de Costa Rica y en la prolongación occidental de esta característica. Aparte de esto los niveles de nitrato son bajos ($<2 \mu\text{g-at/litro}$) y frecuentemente este nutriente es imperceptible ($<0.1 \mu\text{g-at/litro}$) en las aguas del norte pobres en nutrientes.

La Figura 2 presenta una distribución similar de fosfato durante este mismo período y nuevamente describe las zonas de niveles altos y bajos de este nutriente. En contraste con el nitrato, los niveles de fosfato son moderados en las zonas nortes pobres en nutrientes ($>0.2 \mu\text{g-at/litro}$) y la proporción nitrato:fosfato sería aproximadamente 1.0. Esta baja proporción apoya la hipótesis de que el nitrógeno fue un factor limitante en contraste con el fosfato de esta zona. Los niveles de amonio a 10 metros fueron irregulares y no pudieron contornearse (Figura 3); se indican los valores actuales. El amonio es una fuente importante de nitrógeno para el crecimiento de las algas y tiende a aliviar la deficiencia del nitrógeno.

La Tabla 1 presenta las localidades estacionales de los límites entre las aguas ecuatoriales ricas en nutrientes y las aguas del norte pobres en nutrientes. Se presentan ambas localidades, la occidental (119°W longitud) y la oriental (98°W longitud) y se indican los límites de cada uno de los cuatro nutrientes. Basados en los datos de cada nutriente, la localidad es similar y parece que existe una ligera prolongación del límite hacia el sur en el verano del norte (junio-julio). Es especialmente interesante la prolongación del límite hacia el norte en la longitud (119°W) occidental más

extremada, comparada con la de 98°W. El límite penetra aún más lejos, al sur, hacia el este de las Islas Galápagos (véase Figuras 1 y 2).

Los datos separan claramente en el Océano Pacífico oriental tropical la región del norte de aguas pobres en nutrientes de la región en la que estos son abundantes; los datos comprueban los resultados de los cruceros anteriores a 1967 más detalladamente y le prestan atención a otros nutrientes que no sea el fosfato.

Durante el crucero de reconocimiento de EASTROPAC en enero-febrero 1967, se realizaron, empleando mejores métodos, los experimentos de enriquecimiento de fitoplancton en las aguas del norte pobres en nutrientes. Se tomó agua a una profundidad de 10 metros y se colocó en recipientes plásticos de 20 litros. Se enriqueció luego el agua con varios nutrientes y se incubaron las muestras por 4 días con luz natural en la cubierta del barco. Se midió luego la cantidad de clorofila en cada recipiente mediante fluorescencia *in vivo* (Lorenzen, 1966).

Los resultados de dos de estos experimentos (Thomas, 1969) se presentan en la Tabla 2. Ambos indican que el nitrógeno fue el factor limitante más importante de los nutrientes, según puede verse por la fuerte reacción al agregar solo este nutriente o al suprimir el nitrógeno en una mezcla completa. Otros nutrientes principales (fosfato y ácido silícico) fueron importantes cuando se encontraba nitrógeno. Los nutrientes menores no tuvieron efecto cuando se agregaron individualmente y podían aún servir como retardadores en una mezcla completa.

Se obtuvieron resultados similares indicando una limitación primaria de producción, debida a la escasez de nitrógeno en aguas meridionales pobres en nutrientes (20°S latitud, 124°W longitud). En aguas ricas en nutrientes no pareció que ningún nutriente limitó la producción, ya que la clorofila aumentó 10 veces, aún sin la agregación de nutrientes, aunque la agregación de nutrientes individuales aumentó el nivel de la clorofila algún tanto más que el nivel del experimento de control.

En la bacteria, se ha probado que la proporción de crecimiento (Monod, 1942) está relacionada a la concentración del substrato en el medio por la ecuación:

$$\mu = \mu_{\max} \left(\frac{S}{K_s + S} \right) = \frac{1}{x} \left(\frac{dx}{dt} \right) \quad (1)$$

donde μ es el índice específico de crecimiento, μ_{\max} es el índice máximo ilimitado por las bajas concentraciones del substrato, S , K_s es la concentración que apoya una proporción igual a $\mu_{\max}/2$, y x es la biomasa de las células. Esta relación hiperbólica fue aplicada en el mar por Dugdale (1967) al crecimiento del fitoplancton y desde entonces, se han determinado muchos valores de K_s para diferentes algas y diferentes nutrientes. En la mayoría de los experimentos se ha determinado K_s (realmente una

medida del requisito para un nutriente) según los estudios de los efectos de las concentraciones en la absorción de los nutrientes y el crecimiento. Epply y Thomas (1969) demostraron que los valores de K_s para la absorción del nitrato son equivalentes a los del crecimiento.

Los primeros valores de K_s para el nutriente principal limitante, nitrógeno, en el Océano Pacífico oriental tropical fueron informados por MacIsaac y Dugdale (1969) quienes usaron los cálculos de absorción. Su valor de K_s para el nitrato fue aproximadamente $0.2 \mu\text{g-at/litro}$ y para el amonio, $0.1-0.6 \mu\text{g-at/litro}$.

Durante el crucero de EASTROPAC de febrero-marzo 1968, se hicieron otras determinaciones de K_s para el nitrato y el amonio, según las medidas del índice de crecimiento, en recipientes plásticos de 20 litros, incubados a bordo como se describió anteriormente (Thomas, 1969). Se agregó una serie completa de nutrientes en cada recipiente y la concentración de nitrógeno varió entre los tratamientos. Estos experimentos permitieron también evaluar μ_{max} con relación a la comunidad natural de fitoplancton contenida en la muestra de agua. El ejemplo de una curva relacionando μ con la concentración de amonio se presenta en la Figura 4. Los valores de K_s de amonio fueron $1.47-1.68 \mu\text{g-at/litro}$; los de K_s para el nitrato fueron $0.59-0.87 \mu\text{g-at/litro}$ y los de μ_{max} variaron de $1.12-1.46$, duplicaciones diarias de la clorofila (Thomas, 1970b). El rendimiento de la clorofila producido por la cantidad de nitrógeno agregada fue $0.22 \mu\text{g}$ de clorofila por $\mu\text{g-at}$ de nitrato provisto.

Estos datos además de los de MacIsaac y Dugdale (K_s de la absorción de amonio) se emplearon para calcular la productividad de fitoplancton a 10 metros en aguas en las que el nitrato era imperceptible (Thomas y Owen, 1971). Se calculó μ mediante la ecuación logística:

$$\mu = \frac{3.32 [\log_{10} (R \cdot \text{clorofila} + \text{Prod}) - \log_{10} (R \cdot \text{clorofila})]}{1 \text{ día}} \quad (2)$$

y se combinaron las ecuaciones (1) y (2) para calcular la productividad:

$$\text{Prod} = \text{cl} \cdot R \cdot \left[\text{antilog} \left(\frac{\mu_{\text{max}}}{3.32} \cdot \frac{S}{K_s + S} \right) - 1 \right] \quad (3)$$

En estas ecuaciones R es la razón carbono/clorofila ($= 98$ en el caso de agua pobre en nutrientes) y la constante 3.32 convierte los logaritmos de base 10 a logaritmos de base 2. La productividad subsuperficial calculada fue luego comparada con la productividad subsuperficial medida del ^{14}C y se obtuvo una regresión significativa (Figura 5), aunque los datos se encontraban muy dispersos. Estos resultados indican que la producción fue realmente una función del nutriente limitante (amonio) y de la reserva permanente conforme fue determinado por las medidas de clorofila.

Nos preguntamos luego hasta qué grado estas comunidades eran deficientes en nitrógeno. Curl y Small (1965) indicaron que la razón de asimilación (fotosíntesis de la saturación de luz/unidad de clorofila) puede disminuir con la deficiencia progresiva del nutriente. Después de obtener tales medidas en aguas pobres y ricas en nutrientes en el Océano Pacífico oriental tropical, se encontró que las razones de asimilación en aguas pobres con relación al nitrógeno eran significativamente inferiores a las razones similares en aguas ricas (Thomas, 1970). La razón media en aguas pobres fue $3.15 \mu\text{gC}/\mu\text{g}$ de clorofila, mientras que en aguas ricas fue $4.95 \text{mgC}/\mu\text{g}$ de clorofila. La diferencia fue estadísticamente apreciable pero no tan importante y se determinó que las algas en aguas pobres no eran extremadamente deficientes. Más tarde, el trabajo en el laboratorio (Thomas y Dodson, 1972), indicó que cuando la deficiencia era extrema, siendo μ/μ_{max} 0.1 o inferior, la razón de asimilación podía reducirse aproximadamente a $1.0 \mu\text{gC}/\mu\text{g}$ de clorofila. La proporción encontrada anteriormente en aguas pobres en nutrientes (3.15) indicaría que las algas estaban creciendo en un 30% del μ_{max} . Se razonó también que otro cálculo (^{14}C excretado como porcentaje del total particulado más el ^{14}C excretado y absorbido en una medida usual de la fotosíntesis) sería una medida sensible de deficiencia. Sin embargo, los experimentos del laboratorio han demostrado que el % de excreción solo viene a ser importante en un 20% o menos del μ_{max} y no parece que la excreción sea una buena medida de la deficiencia moderada (Thomas y Dodson, inédito).

Durante el segundo reconocimiento de EASTROPAC (agosto-septiembre de 1967) se analizaron las muestras de agua a los 10 metros para obtener las medidas del nitrógeno orgánico disuelto, ya que se calculó que el nitrógeno orgánico podía servir como fuente importante de nitrógeno para las algas. Aún en aguas pobres en nutrientes, se encontraron altos niveles de nitrógeno orgánico (hasta $13.8 \mu\text{g-at/litro}$ en aguas que no contenían nitrato y $<1 \mu\text{g-at/litro}$ de amonio) (Thomas, Renger y Dodson, 1971). A pesar de estos altos valores de nitrógeno orgánico, el fitoplancton era deficiente en nitrógeno como se demostró en experimentos anteriores de enriquecimiento. Fue evidente que el N orgánico no era utilizado por el fitoplancton y probablemente consistía de mezclas relativamente refractarias de alto peso molecular.

El análisis de los datos anteriores indica la influencia de los nutrientes solo en la producción subsuperficial de fitoplancton — a 10 metros de profundidad. Nos preguntamos si la producción total integrada a través de la zona eufótica es influida por el nivel de los nutrientes. Hasta ahora, no se ha hecho un análisis detallado de esta pregunta, pero los resultados de Owen y Zeitzschel (1970) indican que existe una relación que no es grande. El estudio de estos autores se interesa más en los cambios estacionales de la producción y presenta los datos integrados de la producción de los cruceros de EASTROPAC separados por latitud, longitud y tiempo. Su

análisis total de la varianza (tres formas) indica efectos pronunciados de estación y longitud, pero no de latitud; los cambios en los nutrientes son especialmente evidentes según la latitud. La producción fue generalmente alta en la primavera del norte y a fines del invierno, disminuyendo en el verano, especialmente en el otoño. La producción fue más alta hacia el este (98°W longitud) que en el oeste (119°W longitud). Durante cualquier crucero determinado, la producción fue generalmente superior en el ecuador, cerca a la costa de la América Central, al oeste del Domo de Costa Rica y en la Corriente del Perú. Todas estas zonas han sido presentadas como altas en nutrientes subsuperficiales (véase anteriormente) y parece que existe una correlación moderada entre la condición de los nutrientes y la producción, a pesar de la falta de un efecto total de la latitud, encontrada en el análisis de la varianza. Sería interesante integrar los niveles de los nutrientes (especialmente el N inorgánico) en la zona eufótica y repetir el análisis de la varianza de estos autores, agregando el factor de los nutrientes. Owen y Zeitzschel estimaron que la producción en la zona de alta mar fue de unos 75 mg C/m²/año.

Si consideramos que los nutrientes varían principalmente con la latitud, parece existir un efecto significativo de los nutrientes en la reserva permanente de fitoplancton en el Pacífico oriental tropical, según se ha calculado por la clorofila. Blackburn *et al.* (1970) indicó que existía tal relación importante entre la latitud y la clorofila en la zona occidental abarcada por los cruceros de EASTROPAC. Esta zona occidental se extendía de los 100°30' a los 121°30'W de longitud y desde los 16°N de latitud a los 3°20'S de latitud. Las reservas permanentes a niveles tróficos más altos (zooplancton y micronecton crustáceos) fueron también estadística y significativamente afectadas por la latitud. En una de las zonas orientales (79°45'-95°45'W longitudinales y 11°40'N-15°S latitudinales) no se encontró un efecto importante de la latitud o longitud en la clorofila. Los efectos estacionales fueron mucho más marcados.

En vista de que el nitrógeno parece ser el nutriente principal de control, que es escaso en la zona norte pobre en nutrientes, nos preguntamos si otros nutrientes como el fosfato y el ácido silícico son importantes. Se determinó la necesidad de fosfato para el crecimiento de la diatomea, *Chaetoceros gracilis* y se indicó que μ no se redujo a los niveles de fosfato >0.2 $\mu\text{g-at/litro}$ (Thomas y Dodson, 1968). La Figura 2, indica que en la mayor parte, los niveles subsuperficiales de fosfato son generalmente superiores a esta concentración y no se esperaría que el fosfato limite la producción. Las K_s fueron aproximadamente 0.12 $\mu\text{g-at/litro}$.

Hemos realizado recientemente estudios sobre los efectos de las concentraciones de ácido silícico en μ en *C. gracilis* y en dos clones aislados de *Leptocylindrus danicus* de las muestras de EASTROPAC (Thomas y Dodson 1975). El valor medio de K_s para este nutriente fue 0.51 $\mu\text{g-at/litro}$ y este valor se comparó con el del ácido silícico a 10 metros en los mapas de

distribución. Los cálculos de μ/μ_{\max} indicaron que los niveles bajos de este nutriente no darían comúnmente como resultado valores de μ de $<70\%$ de μ_{\max} . Por lo consiguiente sacamos en conclusión que el ácido silícico rara vez es un factor limitante en el crecimiento de las diatomeas en esta zona.

LA CORRIENTE DEL PERU

La mayoría de lo dicho anteriormente se ha referido a las condiciones de alta mar. En la última década se han realizado investigaciones importantes en las aguas costeras a la altura de Perú, donde el fuerte afloramiento sostiene una pesca principal de anchoveta. Este trabajo ha sido realizado por varios grupos: El Instituto del Mar del Perú, por investigadores en los cruceros de 1966-68 del B/I *Anton Bruun*, el *Thomas Thompson* de la Universidad de Washington y campañas realizadas por el Grupo de Investigación de la Cadena Alimenticia de Scripps Institution of Oceanography. Además de los cálculos comunes de temperatura, salinidad y oxígeno, se emplearon métodos modernos para analizar los nutrientes, la clorofila y la productividad del ^{14}C .

Se presentó una serie general de mapas estacionales y de secciones verticales de la distribución de estas propiedades, basada en los datos de 1960 a 1969, de Zuta y Guillén (1970). Las zonas de afloramiento a lo largo de una gran parte de la costa peruana se presentan por medio de los valores de fosfato en la superficie que fluctúan entre $>1.0 \mu\text{g-at/litro}$ y $2.5 \mu\text{g-at/litro}$. Se encuentra, correspondientemente, altos valores de clorofila y de la producción primaria, especialmente en lenguas de agua aflorada muy cerca a la costa. Se estima que la productividad alcanza hasta $330 \text{ g C/m}^2/\text{año}$ lo que hace que esta región sea una de las más productivas del mundo y los valores de clorofila en la superficie son tan altos como $8 \mu\text{g/litro}$.

Gran parte del trabajo actual ha también aparecido en una serie de papeles recolectados en forma de libro, titulado "Analyses of Upwelling Systems" (Análisis de los Sistemas de Afloramiento) publicado en Barcelona, España, como Vol. 35, No. 1 de la Investigación Pesquera. En 1966, Ryther, *et al.* (1971), usando anclas paracaídas, siguió desde la costa peruana un parche de agua aflorada a medida que el agua se movía al noroeste y mar afuera. Los nutrientes en estas aguas mermaron con el tiempo y la distancia atravesada, mientras que la clorofila y el carbono particulado aumentaron después de un día de desfase. Sin embargo, parece que no hubo desfaseamiento en la absorción del ^{14}C y tuvo un promedio de $10 \text{ g C/m}^2/\text{día}$ en un período de 5 días. La producción se redujo después de 3 días y esto fue atribuido a la alimentación herbívora. Estos autores estiman además que el fitoplancton debe producir $1000 \text{ g C/m}^2/\text{año}$, al considerar los desembarques de peces además de las pérdidas debidas a otros depredadores.

Se realizaron otros estudios similares con anclas paracaídas, en la misma zona en 1969, siendo informados por Walsh *et al.* (1971), y se tomaron también medidas bien lejos de las anclas paracaídas. Observaron que la clorofila disminuyó por la noche al compararla con los valores diurnos, e indicaron que ésto se debía a la alimentación nocturna. Un nutriente, el ácido silícico, fue usado más durante el día que de noche. Eppley *et al.* (1970) encontró durante este mismo crucero una periodicidad diurna similar de la enzima en el plancton responsable por reducir el nitrato.

En 1969, Beers, *et al.* (1971) estudió el desvanecimiento de dos parches de plancton a la altura de la costa peruana. Los parches fueron localizados por niveles más altos de nutrientes y clorofila, y por temperaturas más bajas de la superficie que en aguas adyacentes. Después de varios días, los parches perdieron su identidad. El fitoplancton estaba creciendo ($\mu = 0.6-1.2$ duplicaciones/día) en cada parche y se calculó que el zooplancton asimilaba cerca del 25% de la producción diaria de algas. El desvanecimiento de los parches fue atribuido a la mezcla turbulenta que podía arrastrar al fitoplancton a profundidades en que no podía realizarse la fotosíntesis.

En 1966, Strickland *et al.* (1969) informó que, muy cerca de la costa peruana, en aguas afloradas, había parches marrones de agua que contenían clorofila con concentraciones a veces de $>10 \mu\text{g/litro}$. Esto en contraste con el agua azul de alta mar donde los valores de clorofila eran de $<2 \mu\text{g-}/\text{litro}$ aun cuando los nutrientes en la superficie eran altos (el nitrato algunas veces era $>10 \mu\text{g-at}/\text{litro}$). Evidentemente, el agua marrón era altamente productiva y una fuente de alimentación para la anchoveta. Las aguas azules que contenían altos nutrientes fueron un enigma. Estos autores indicaron que la proporción de alimentación en las aguas azules sobrepasó el índice de crecimiento de las plantas, aun cuando el índice de crecimiento de las plantas permaneció alto duplicándose aproximadamente 1 o 2 veces por día.

Puede que exista otra explicación en cuanto al alto contenido de nutrientes en el agua y la baja clorofila. Barber y Ryther (1969) indicaron que las aguas recientemente afloradas no son a veces tan productivas como podía esperarse y que ésto se debe a una falta de "acondicionamiento" del agua. Se indicó que el acondicionamiento era el resultado de la formación de sustancias de quelación dando lugar a que las algas dispusieran mejor de los nutrientes con rastros metálicos. En 1969, Barber *et al.*, realizó estudios en una estación peruana con propiedades similares a la estación del "agua azul" de Strickland *et al.* Aquí se pudo aumentar la producción al agregarle agentes de quelación o metales.

Los estudios anteriores indican que el patrón usual de la relación nutrientes-fitoplancton a la altura de Perú es una en la que el agua alta en nutrientes es aflorada cerca a la costa, seguida por una absorción rápida de

nutrientes y fotosíntesis que resulta en una gran producción permanente de algas. Las lenguas afloradas de agua se mueven mar adentro, los nutrientes se agotan y la producción disminuye. El último proceso no ocurre siempre y algunas veces los niveles de los nutrientes permanecen altos mientras los valores de la producción son bajos. Esto puede ser debido a la alimentación o a la falta de factores de acondicionamiento en el agua.

En algunos años, durante el fenómeno del "Niño", disminuye el afloramiento y las aguas cálidas ecuatoriales se mueven al sur, paralelas a la costa peruana. Esta agua es baja en nutrientes y tiene temperaturas altas. Guillén (1971) ha documentado la reducción de la productividad y de los niveles de fitoplancton asociada con las aguas del "Niño". Este fenómeno conduce a una reducción catastrófica en la pesca de la anchoveta y tiene serias consecuencias para la economía peruana.

INTERRELACIONES ANOMALAS DE ALTA MAR

En aguas meridionales de alta mar (8 a 10°S latitud, 119°W longitud) los niveles de los nutrientes son altos en la superficie, son mínimos a unos 100 metros de profundidad y luego aumentan debajo de esta profundidad. Esta distribución se ha denominado "inversión de nutrientes" (Thomas, 1971b). Como el mínimo de los nutrientes se asocia con las aguas de máxima salinidad, se indicó que el agua provenía del sur y se había hundido por debajo de las aguas altas en nutrientes y de baja salinidad que se dirigían al oeste desde la corriente del Perú.

Aunque esta inversión es interesante en sí misma, no se dió ninguna explicación por el hecho de que el agua subsuperficial era alta en nutrientes. Se pregunta, porqué en una travesía al oeste de miles de kilómetros, los niveles de los nutrientes no son agotados por el crecimiento del fitoplancton. En la estación 11.140 de EASTROPAC (8°41'S, 119°W), donde la inversión fue especialmente evidente, la clorofila ambiental a los 10 metros de profundidad fue 0.14 $\mu\text{g}/\text{litro}$ y la concentración de nitrato fue 6.6 $\mu\text{g-at}/\text{litro}$ (Thomas, 1969). Si se utilizó todo este nitrato, entonces, de acuerdo a las cifras de producción de 0.22 μg clorofila/ $\mu\text{g-átomo}$ de N (véase anteriormente), el valor de la clorofila debe ser 1.45 $\mu\text{g}/\text{litro}$.

Existen varias hipótesis que pueden explicar esta anomalía: 1) la advección en la superficie puede provenir de la zona ecuatorial de afloramiento, 2) el zooplancton herbívoro puede alimentarse de la clorofila y 3) algún otro nutriente puede limitar el crecimiento.

Se puede omitir la idea de la advección proveniente del ecuador, ya que se sabe que las corrientes superficiales fluyen del este al oeste en lugar de norte a sur (Tsuchiya, 1968, 1974). Puede ocurrir bastante alimentación porque cuando el agua de la estación 11.140 fue incubada después de sacar el fitoplancton de la red, la clorofila aumentó a 1.37 $\mu\text{g}/\text{litro}$ en 4 días. (Tabla 3 — Thomas, 1969). Por otra parte, la Tabla 3 indica que el

agente de quelación EDTA y las vitaminas, duplicaron los niveles de clorofila en el experimento de control cuando el agua subsuperficial fue enriquecida con estas sustancias. Esta última observación apoya la hipótesis del "acondicionamiento" de Barber y Ryther (1969) y Barber *et al.* (1971). Es probable que ocurra alimentación y limitación de crecimiento por la escasez de otros nutrientes que no sean nitrato, fosfato o ácido silícico.

En el ecuador o cerca a éste (estación 11.254 de EASTROPAC) debería encontrarse más clorofila de la que hay — véase Table 3. Sin embargo, el agente de quelación EDTA no aumentó la clorofila, aunque el enriquecimiento con nitrato lo hizo. Aquí podemos presumir que la alimentación es importante y que el nitrógeno fluye rápidamente a través del sistema, mediante el afloramiento rápido, el crecimiento del fitoplancton y la alimentación. Parece que EDTA, en esta estación, impide el aumento de la clorofila, ya que el aumento fue grande cuando se suprimió EDTA en una mezcla completa de nutrientes.

CONCLUSIONES

Los datos de los nutrientes pre-EASTROPAC dividen por lo general en zonas el Océano Pacífico oriental tropical; es decir, las aguas subsuperficiales que son ricas en nutrientes, tal como la zona ecuatorial de afloramiento, la Corriente del Perú el Domo de Costa Rica y las zonas pobres en nutrientes que se encuentran al norte y al sur del ecuador y bien mar adentro. Las observaciones de EASTROPAC de 1967-68, vuelven a confirmar esta conclusión mediante los datos obtenidos por cruceros sinópticos estacionales y además por los experimentos llevados a cabo sobre la relación del fitoplancton con la condición de los nutrientes. Estos experimentos confirmaron la limitación primaria del crecimiento de las algas por falta de nitrógeno al compararlos con la escasez de fosfato o silicato. Se indicó que en las zonas en donde no se encuentra casi nitrato, el amonio viene a ser la fuente principal de nitrógeno aminorando la deficiencia del nitrógeno para que no fuera extrema. Algunos trabajos recientes han demostrado la importancia del afloramiento de los nutrientes en la Corriente del Perú relativa a la producción de fitoplancton. Se han encontrado anomalías en la interrelación nutriente-fitoplancton. Es decir, las aguas que son altas en nutrientes comunes como el nitrato o fosfato son bajas en clorofila. Estas anomalías pueden probablemente explicarse mejor mediante la hipótesis tanto de la alimentación como de la limitación de la producción por factores orgánicos que acondicionan el agua para el crecimiento de las algas.

ANEXO

INTERRELACIONES EN LA CORRIENTE DE CALIFORNIA

Los estudios realizados recientemente han confirmado la importancia del nitrógeno como nutriente limitante en la Corriente de California, como

también en el Océano Pacífico oriental tropical. Experimentos idénticos a los informados sobre el enriquecimiento de los nutrientes fueron también realizados a la altura de Baja California en 1964, 1965 y 1966 (Thomas, 1969). Estos indican uniformemente que el nitrógeno fue el nutriente principal limitante.

Este trabajo se extendió a las aguas costeras del *Bight* de California meridional en 1971-72 (Thomas *et al.*, 1974). De nuevo el nitrógeno demostró ser el principal nutriente limitante, aunque el fosfato y el ácido silícico podían volverse limitantes cuando se encontraba nitrógeno en exceso — una situación que puede ocurrir por drenajes de aguas negras donde se acumula el amonio (Thomas y Carsola, inédito).

Se han hecho algunas determinaciones de nutrientes en la Corriente de California, desde que se inició el programa de CalCOFI en 1949. Una serie completa de nutrientes (nitrato, fosfato, nitrito y ácido silícico) fue primeramente evaluada sobre una base estacional en muchas estaciones de la Corriente en 1969. Los datos de los nutrientes, más algunos de la clorofila y la productividad, han sido publicados en el Atlas No. 20 de CalCOFI (Thomas y Seibert, 1974; Owen, 1974). Los datos de los nutrientes subsuperficiales y los datos integrados indican zonas de afloramiento estacional a lo largo de la costa, especialmente en la primavera. En comparación a las zonas del sur y de Baja California, los nutrientes aumentaron también en la parte norte de la zona—al norte de Punta Concepción. Los datos de la clorofila superficial indican también enriquecimiento debido al afloramiento y niveles más altos cerca a la costa en comparación a los valores de alta mar. Los datos de la productividad primaria son muy escasos para lograr conclusiones respecto a su relación con los niveles de los nutrientes.

Otra serie completa de cálculos sobre los nutrientes y la clorofila fueron realizados en 1972 durante los cruceros de CalCOFI, pero los datos no han sido aún procesados.

LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA

- Barber, R. T. and J. H. Ryther. 1969. Organic chelators: Factors affecting primary production in the Cromwell Current upwelling. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **3**: 191-199.
- Barber, R. T., R. C. Dugdale, J. J. MacIsaac and R. L. Smith. 1971. Variations in phytoplankton growth associated with the source and conditioning of upwelling water. *Inv. Pesq.* **35**: 171-193.
- Beers, J. R., M. R. Stevenson, R. W. Eppley, and E. R. Brooks. 1971. Plankton populations and upwelling off the coast of Peru, June 1969. *Fish. Bull. U. S. Nat. Mar. Fish. Serv.* **69**: 859-876.
- Bennett, E. B. 1963. An oceanographic atlas of the eastern tropical Pacific Ocean, based on data from Eastropic Expedition, October-December 1955 (in English and Spanish). *Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm.* **8**: 33-165.
- Blackburn, M., R. C. Griffiths, R. W. Holmes and W. H. Thomas. 1962. Physical, chemical, and biological observations in the eastern tropical Pacific Ocean: Three cruises to the Gulf of Tehuantepec 1958-59. *Spec. Sci. Rept. U. S. Fish and Wildlife Serv.* **420**: 1-169.
- Blackburn, M., R. M. Laurs, R. W. Owen and B. Zeitzschel. 1970. Seasonal and areal changes in standing stocks of phytoplankton, zooplankton, and micronekton in the eastern tropical Pacific. *Mar. Biol.* **7**: 14-31.
- Brandhorst, W. 1959. Nitrification and denitrification in the eastern tropical North Pacific. *Jour. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **25**: 3-20.
- Broenkow, W. W. 1965. The distribution of nutrients in the Costa Rica Dome in the eastern tropical Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* **10**: 40-52.
- Curl, H., Jr. and L. F. Small. 1965. Variations in photosynthetic assimilation ratios in natural, marine phytoplankton communities. *Limnol. Oceanogr.* **10** (suppl.): R 67-R 73.
- Dugdale, R. C. 1967. Nutrient limitation in the sea: Dynamics identification and significance. *Limnol. Oceanogr.* **12**: 685-695.
- Eppley, R. W. and W. H. Thomas. 1969. Comparison of half-saturation "constants" for growth and nitrate uptake of marine phytoplankton. *J. Phycology* **5**: 365-369.
- Eppley, R. W., T. T. Packard, and J. J. MacIsaac. 1970. Nitrate reductase in Peru current phytoplankton. *Mar. Biol.* **6**: 195-199.

- Goering, J. J. 1968. Denitrification in the oxygen minimum layer of the eastern tropical Pacific Ocean. *Deep-Sea Res.* **15**: 157-164.
- Guillen, O. 1971. The "El Niño" phenomenon in 1965 and its relations with the productivity in coastal Peruvian waters. p. 187-196, *In* Costlow, J. D., ed. *Fertility of the Sea*, vol. 1. Gordon and Breach, New York.
- Holmes, R. W. ed. 1968. Physical, chemical, and biological oceanographic observations obtained on Expedition SCOPE in the eastern tropical Pacific November - December 1956. *Spec. Sci. Rept. U. S. Fish and Wildlife Serv.* **279**: 1-117.
- Holmes, R. W. and M. Blackburn. 1960. Physical, chemical, and biological observations in the eastern tropical Pacific Ocean, SCOT Expedition, April-June 1958. *Spec. Sci. Rept. U. S. Fish and Wildlife Serv.* **345**: 1-106.
- Jones, G. E. and W. H. Thomas. 1958. The effects of organic and inorganic micronutrients on the assimilation of C^{14} by planktonic communities and on bacterial multiplication in tropical Pacific sea water. p. 87-99, *In* Holmes, R. W., ed., *Physical, chemical, and biological oceanographic observations obtained on Expedition SCOPE in the eastern tropical Pacific November-December 1956*. *Spec. Sci. Rept. U. S. Fish and Wildlife Serv.* **279**.
- Lorenzen, C. J. 1966. A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentration. *Deep-Sea Res.* **13**: 223-227.
- MacIsaac, J. J. and R. C. Dugdale. 1969. The kinetics of nitrate and ammonium uptake by natural populations of marine phytoplankton. *Deep-Sea Res.* **16**: 45-57.
- Monod, J. 1942. *Recherches sur la Croissance des Cultures Bacterienne*. Herman et Cie. Paris.
- Owen, R. W., Jr. 1974. Distribution of primary production, plant pigments, and Secchi depth in the California Current region, 1969. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Inv. Atlas* 20, p. xi-xiv., charts 98-117.
- Owen, R. W. and B. Zeitzschel. 1970. Phytoplankton production: Seasonal change in the oceanic eastern tropical Pacific. *Mar. Biol.* **7**: 32-36.
- Redfield, A. C., B. H. Ketchum, and F. A. Richards. 1963. The influence of organisms on the composition of sea-water, p. 26-77, Vol. 2. *In* M. N. Hill, E. D. Goldberg, C. O. D. Iselin, and W. H. Munk, eds. *The Sea*. Interscience, London.
- Ryther, J. H., D. W. Menzel, E. M. Hulburt, C. J. Lorenzen, and N. Corwin. 1971. The production and utilization of organic matter in the Peru Coastal current. *Inv. Pesq.* **35**: 43-59.

- Scripps Inst. of Oceanography. 1960. Data report: Physical, chemical and biological data Costa Rica Dome Cruise. SIO Ref. 60-20, 33p.
- Scripps Inst. of Oceanography. 1961a. Data Report: Step-I Expedition. Part I. Physical and chemical data. SIO Ref. No. 61-9, 48p.
- Scripps Inst. of Oceanography. 1961b. Data report: Step-I Expedition. Part II. Biological, photometric, and additional chemical data. SIO Ref. No. 61-18, 66p.
- Strickland, J.D.H. and T. R. Parsons. 1960. A manual of sea water analysis. Bull. Fish. Res. Bd. Canada **125**: 1-185.
- Strickland, J. D. H. and T. R. Parsons. 1965. A manual of sea water analysis (2nd Ed., revised) Bull. Fish. Res. Bd. Canada **125**: 1-203.
- Strickland, J. D. H. and T. R. Parsons. 1968. A practical handbook of seawater analysis. Bull. Fish Res. Bd. Canada **167**: 1-311.
- Strickland, J. D. H. and T. R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. Bull. Fish. Res. Bd. Canada **167**: 1-310 (2nd Edition).
- Strickland, J. D. H., R. W. Eppley, and Blanca Rojas de Mendiola. 1969. Poblaciones de fitoplancton, nutrientes, y fotosíntesis en aguas costeras Peruanas. Bol. Inst. Mar. Peru **2**: 4-45.
- Thomas, W. H. 1966a. On denitrification in the northeastern tropical Pacific Ocean. Deep-Sea Res. **13**: 1109-1114.
- Thomas, W. H. 1966b. Surface nitrogenous nutrients and phytoplankton in the northeastern tropical Pacific Ocean. Limnol. Oceanogr. **11**: 393-400.
- Thomas, W. H. 1969. Phytoplankton nutrient enrichment experiments off Baja California and in the eastern equatorial Pacific Ocean. J. Fish. Res. Bd. Canada **26**: 1133-1145.
- Thomas, W. H. 1970a. Contributor to Vol. 4 EASTROPAC Atlas C. Love, ed. (66 nutrient chemistry maps and sections). Nat. Mar. Fish. Serv. Circ. 330.
- Thomas, W. H. 1970b. Effect of ammonium and nitrate concentration on chlorophyll increases in natural tropical Pacific phytoplankton populations. Limnol. Oceanogr. **15**: 386-394.
- Thomas, W. H. 1970c. On nitrogen deficiency in tropical Pacific Oceanic phytoplankton: Photosynthetic parameters in poor and rich water. Limnol. Oceanogr. **15**: 380-385.

- Thomas, W. H. 1971a. Contributor to Vol. 2, EASTROPAC Atlas, C. Love, ed. (106 nutrient chemistry maps and sections). Nat. Mar. Fish. Serv. Circ. 330.
- Thomas, W. H. 1971b. Nutrient inversions in the southeastern tropical Pacific Ocean. Fish. Bull., U. S. **70**: 929-932.
- Thomas, W. H. 1972. Contributor to Vol. 6, EASTROPAC Atlas, C. Love, ed. (73 nutrient chemistry maps and sections). Nat. Mar. Fish. Serv. Circ. 330.
- Thomas, W. H. 1974. Contributor to Vol. 8, EASTROPAC Atlas, C. Love, ed. (82 nutrient chemistry maps and sections). Nat. Mar. Fish. Serv. Circ. 330.
- Thomas, W. H. and A. J. Carsola. Ammonium as a tracer of sewage effluent discharged from large ocean outfalls. (unpublished).
- Thomas, W. H. and A. N. Dodson. 1968. Effects of phosphate concentration on cell division rates and yield of a tropical oceanic diatom. Biol. Bull. **134**: 199-208.
- Thomas, W. H. and A. N. Dodson. 1972. On nitrogen deficiency in tropical Pacific oceanic phytoplankton. II. Photosynthetic and cellular characteristics of a chemostat-grown diatom. Limnol. Oceanogr. **17**: 515-523.
- Thomas, W. H. and A. N. Dodson. 1975. On silicic acid limitation of diatoms in near-surface waters of the eastern tropical Pacific Ocean. Deep-Sea Res. **22**: 671-677.
- Thomas, W. H. and A. N. Dodson. On nitrogen deficiency in tropical Pacific Oceanic phytoplankton III. Excretion of photoassimilated ¹⁴C by a chemostat-grown diatom. Manuscript.
- Thomas, W. H. and R. W. Owen, Jr. 1971. Estimating phytoplankton production from ammonium and chlorophyll concentrations in nutrient-poor water of the eastern tropical Pacific Ocean. Fish. Bull., U. S. **69**: 87-92.
- Thomas, W. H. and D. L. R. Seibert. 1974. Distribution of nitrate, nitrite, phosphate, and silicate in the California Current region, 1969. Cal. Coop. Oceanic. Fish. Inv. Atlas 20, p. vii-x., charts 2-97.
- Thomas, W. H., E. H. Renger and A. N. Dodson. 1971. Near-surface organic nitrogen in the eastern tropical Pacific Ocean. Deep-Sea Res. **18**: 65-71.

- Thomas, W. H., D. L. R. Seibert and A. N. Dodson. 1974. Phytoplankton enrichment experiments and bioassays in natural coastal seawater and in sewage outfall receiving waters off Southern California. *Estuarine and Coastal Mar. Sci.* **2**: 191-206.
- Tsuchiya, M. 1968. Upper waters of the intertropical Pacific Ocean. *Johns Hopkins Oceanogr. Stud.* No. 4, 50p.
- Tsuchiya, M. 1974. Variation of the surface geostrophic flow in the eastern intertropical Pacific Ocean. *Fish. Bull. U. S. Nat. Mar. Fish. Serv.* **72**: 1075-1086.
- Walsh, J. J., J. C. Kelley, R. C. Dugdale, and B. W. Frost. 1971. Gross features of the Peruvian upwelling system with special reference to possible diel variation. *Inv. Pesq.* **35**: 25-42.
- Wooster, W. S. and T. Cromwell. 1958. An oceanographic description of the eastern tropical Pacific. *Bull. Scripps. Inst. Oceanogr.* **7**: 169-282.
- Wyrteki, K. 1964. Upwelling in the Costa Rica Dome. *Fish. Bull. U. S. Fish and Wildlife Serv.* **63**: 355-372.
- Zuta, S. and O. Guillen. 1970. Oceanografía de las aguas costeras del Peru. *Bol. Inst. Mar. Peru* **2**: 161-323.