

Producción primaria y su destino en la trama trófica pelágica y océano profundo e intercambio océano-atmósfera de CO₂ en la zona norte de la Corriente de Humboldt (23°S): Posibles efectos del evento El Niño, 1997-98 en Chile

Primary production and its fate in the pelagic food web and deep-sea, and ocean-atmosphere CO₂ exchange in the northern Humboldt Current (23°S): Possible effects of the 1997-98 El Niño in Chile

HUMBERTO E. GONZALEZ¹, GIOVANNI DANERI², DANTE FIGUEROA³, JOSE LUIS IRIARTE⁴, NATHALIE LEFEVRE⁵, GEMITA PIZARRO⁶, RENATO QUIÑONES⁷, MARCUS SOBARZO⁸ y ALFREDO TRONCOSO⁷

¹Universidad Austral de Chile, Instituto de Biología Marina "Dr. Jürgen Winter", casilla 567, Valdivia

²Universidad del Mar, Centro de Ciencias y Ecología Aplicada (CEA), Carmen 446, Valparaíso

³Universidad de Concepción, Depto. de Física de la Atmósfera y del Océano, casilla 4009, Concepción

⁴Universidad Austral de Chile, Facultad de Pesquería y Oceanografía, casilla 1327, Puerto Montt

⁵School of Environmental Sciences, University of East Anglia, Norwich NR4 7TJ, UK

⁶Instituto de Fomento Pesquero, casilla 101, Punta Arenas

⁷Universidad de Concepción, Depto. de Oceanografía, casilla 160-C, Concepción

⁸Universidad de Concepción, Centro EULA-Chile, Casilla 156-C, Concepción

RESUMEN

El proyecto Fondecyt 5960002-1996 "Producción primaria y su destino en la trama trófica e interacción océano-atmósfera de CO₂ en el sistema de surgencias de Antofagasta", tuvo como foco de estudio la transferencia de carbono a partir de la producción primaria (PP) hacia la trama trófica pelágica y el océano profundo, así como el intercambio océano-atmósfera de CO₂ en las zonas costera y oceánica frente a Antofagasta. Las siguientes vías de utilización/transferencia de carbono fueron estudiadas: producción primaria (PP), respiración de la comunidad (RC), producción bacteriana secundaria (PBS), pastoreo del zooplancton (PZ) y sedimentación de carbono orgánico particulado (SCOP). Estos procesos biológicamente mediados fueron estimados durante períodos pre-El Niño (enero 1997) y El Niño (julio 1997), junto con las siguientes mediciones de carbono: Carbono orgánico particulado (COP) y disuelto (COD) y presión parcial de CO₂ en la atmósfera y en el agua de mar. Los principales resultados obtenidos son los siguientes: (i) Durante enero fueron estudiados filamentos fríos asociados a eventos de surgencia y que se propagaban desde la costa hasta más de 100 mn hacia el océano. Se comparó la estructura de la columna de agua en condiciones pre-El Niño y El Niño, reportándose un hundimiento de la termoclina desde ca. 50 m (enero, pre-El Niño) hasta ca. 200 m de profundidad (julio, El Niño). (ii) La PP varió ampliamente (rango total de 478 y 5 503 mg · m⁻² · d⁻¹), siendo las fracciones de menor tamaño (pico- y nano-fitoplancton, < 23 μm) las que contribuyeron mayoritariamente a la PP (>65%) y clorofila-*a* (>65%). (iii) El zooplancton quitinoso fue dominado, en términos de abundancia, por copépodos de pequeño tamaño y por eufáusidos en biomasa. El impacto de predación de estos animales, estimado como el porcentaje de la PP consumida, estuvo en el rango de 6 - 14% (dependiendo si se aplica o no un factor de corrección por destrucción de los pigmentos a sustancias incoloras, no-fluorescentes). Por otro lado, agrupaciones de salpas de la especie *Salpa fusiformis* fueron abundantes en enero de 1997 y utilizaron, en promedio, fracciones de la PP ligeramente mayores (ca. 16%) que las utilizadas por todo el zooplancton quitinoso agrupado. (iv) La PBS de la zona eufótica promedió 405 y 184 mgC · m⁻² · d⁻¹ en enero y julio 1997 respectivamente, lo que equivale a un 33 y 14% de la PP en ambos períodos. (v) La respiración de la comunidad microplanctónica fluctuó en un amplio rango utilizando entre el 40 y 200% de la PP. La respiración integrada de la columna de agua (0-50 m), presentó un promedio de 169.5 ± 68 y 58 ± 24 mmol O₂ · m⁻² · d⁻¹ para enero 1997 y julio 1997, respectivamente. Se observó una correlación positiva entre la respiración microplanctónica y las variables temperatura (r=0.76, enero 1997; r=0.63, julio 1997) y oxígeno disuelto (r=0.78, enero 1997; r=0.25, julio 1997). También se encontró una correlación significativa entre respiración microplanctónica y fluorescencia durante el invierno ENSO

($r=0.72$). La actividad del sistema de transporte de electrones (ASTE) de la comunidad planctónica total (0.7 mm a 8 000 mm) fue significativamente mayor durante el período pre-ENSO (enero 1997) en comparación con el período ENSO (julio 1997). (vi) Las tasas de sedimentación de COP fluctuaron entre 35 y 152 $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. Las partículas dominantes fueron material fecal, sin embargo, estudios usando microscopía demostraron que mientras los pellets de copépodos son eficientemente reciclados en capas superficiales del océano, los de eufáusidos podrían estimular el flujo vertical de COP a zonas profundas. (vii) La presión parcial de CO_2 fue, en general, mayor en el agua de mar que en la atmósfera, por lo que el área durante enero y julio de 1997 actuó como fuente neta de CO_2 hacia la atmósfera. No obstante lo anterior, en la zona costera se detectaron lugares con valores de CO_2 menores que el atmosférico, los que estuvieron asociados a incrementos en la clorofila-*a* superficial. (viii) Los perfiles verticales de COD indican que las concentraciones variaron en un estrecho rango (55-64 μM) en profundidades mayores a 300 m, y en un amplio rango (52-104 μM) en los primeros 300 m de la columna de agua. El comportamiento "autótrofo" versus "heterótrofo" del sistema de surgencias de Antofagasta se estudió de acuerdo al balance entre la producción primaria y la respiración comunitaria (RC). En general, el sistema tuvo un comportamiento tipo "autótrofo" ($\text{PP} > \text{RC}$), sin embargo, un comportamiento tipo "heterótrofo" ($\text{PP} < \text{RC}$) fué descrito para la zona oceánica durante enero de 1997. Durante este período, se sugiere que filamentos de agua fría generados en la costa transportarían COP y COD que subsidiaría la zona oceánica.

Palabras clave: El Niño 1997-98, flujo de carbono, Antofagasta, producción primaria, respiración comunitaria, pastoreo del zooplancton, producción bacteriana secundaria, intercambio océano-atmósfera de CO_2 .

ABSTRACT

The project Fondecyt 5960002-1996 "Primary production and its fate in the trophic web and ocean-atmosphere CO_2 exchange in the upwelling system off Antofagasta" focused on the study of carbon pathways from the primary production (PP) through the pelagic food web and deep-sea. Also the CO_2 exchange between the ocean and the atmosphere was assessed in both coastal and oceanic zones off Antofagasta. The following carbon utilization/transference pathways were studied: primary production (PP), community respiration (RC), bacterial secondary production (PBS), zooplankton grazing (PZ) and particulate organic carbon sedimentation (SCOP) were estimated during pre-El Niño (January 1997) and El Niño (July 1997) conditions. In addition the following carbon pools: particulate (COP) and dissolved (COD) organic carbon together with oceanic and atmospheric pCO_2 were measured. The major findings of the cruises were the following: (i) During January, cold filaments associated to upwelling events and propagating more than 100 nm from coastal toward oceanic areas were described. The water column structure under both pre-El Niño and El Niño 1997-98 conditions showed a deepening of the thermocline from ca. 50 m during January (pre-El Niño), up to ca. 200 m depth in July 1997 (El Niño). (ii) The PP showed a large variability (range: 478 to 5 503 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$), and the smallest size-fractions (pico- y nano-phytoplankton, $< 23 \mu\text{m}$) made an important contribution to total PP (>65%) and chlorophyll-*a* (>65%). (iii) The chitinous zooplankton was dominated by small-size calanoid copepods in abundance and for euphausiids in biomass. The predatory impact of these animals, estimated as percentage of total PP removed, was in the range of 6-14% (depending if a correction factor for taking into account possible pigment destruction to colorless compounds is used or not). On the other hand, salps aggregations of the species *Salpa fusiformis* were abundant during January 1997 and removed, on the average, slightly higher fractions of the total PP (ca. 16%) than the whole chitinous zooplankton combined. (iv) The BSP within the photic zone averaged 405 and 184 $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ during January and July 1997, respectively, which correspond to 33 and 14% of total PP during both periods. (v) The micro-zooplankton community respiration fluctuated in a broad range from 40 to 200% of total PP. The integrated respiration of the water column (0-50 m) showed a mean of 169.5 ± 68 and $58 \pm 24 \text{mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ for January and July 1997, respectively. A positive correlation between microplanktonic respiration and temperature ($r=0.76$ in January and $r=0.63$ in July), dissolved oxygen ($r=0.78$ in January and $r=0.25$ in July) and fluorescence ($r=0.72$ in July) were found. The activity of the electron transport system (ASTE) of the total planktonic community (0.7 to 8000 mm) was significantly higher during the pre-ENSO, than ENSO periods. (vi) Sedimentation rates of POC fluctuated between 35 and 152 $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. Sedimented matter was dominated by faecal material, however, observations using microscopy methods indicated that, while copepod faecal pellets are efficiently recycled within surface layers of the ocean, krill faecal material might enhance vertical flux of POC to deep-sea. (vii) Overall pCO_2 values were higher in seawater than in the atmosphere, indicating that the study area behaved as a source of CO_2 to the atmosphere during both January and July 1997. However, restricted coastal areas characterized by high chl-*a* concentrations showed CO_2 values lower than those simultaneously recorded in the atmosphere. (viii) COD vertical profiles showed a wide range of concentrations (52-104 μM) within the first 300 m water column and a narrow range (55-64 μM) below 300 m depth. The "autotroph" versus "heterotroph" behaviour of the upwelling system off Antofagasta base on the balance between PP and CR was studied. On the average, the system showed an "autotroph" behaviour ($\text{PP} > \text{RC}$), however, a "heterotroph" behaviour ($\text{PP} < \text{RC}$) was described for the oceanic zone during January 1997. During this period, a COP and COD transport in cold-water-filaments generated from coastal-, and extending towards oceanic-areas, was suggested.

Key words: 1997-98 El Niño, carbon flux, Antofagasta, primary production, community respiration, zooplankton grazing, bacteria secondary production, ocean-atmosphere CO_2 exchange.

INTRODUCCION

Las fluctuaciones climáticas interdecadales están sujetas a cambios en la circulación oceánica y a variaciones de los ciclos bio-geoquímicos de elementos esenciales tales como el carbono. En particular, el Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH), propio de corrientes de borde oriental, podría constituir un ejemplo de este tipo de interacción de largo plazo. Esto se debe a que algunas regiones de este sistema constituyen zonas donde el afloramiento de aguas subsuperficiales ricas en nutrientes promueven un intenso intercambio de calor y CO_2 y una alta producción biológica (Alheit & Bernal 1993). Este sistema se caracteriza también por ser una zona con una alta variabilidad espacio-temporal con fuertes cambios interanuales y estacionales asociados a los eventos El Niño (Wyrski 1975, Huyer et al. 1987). Además, los eventos de surgencia costera suceden en puntos determinados, los que generalmente están asociados a conspicuos accidentes geográficos. Algunas características geográficas que podrían estar modulando la actividad de un centro de surgencia lo constituyen elevaciones submarinas (Mann & Lazier 1991), áreas montañosas cercanas a la costa que podrían encajonar y aumentar la velocidad del viento (Gill 1982 en Mann & Lazier 1991) y variaciones en el patrón de vientos costeros debido al calentamiento y enfriamiento diarios, lo que ha sido descrito para la Corriente de Benguela (Shannon 1985), situación que podría asemejarse al ciclo diario de vientos forzados por el contraste térmico entre el mar y la tierra en el área de estudio (Rutllant 1990). La Península de Mejillones (23°S) es uno de los principales centros de surgencia costera en la zona norte de Chile, el cual presenta una estacionalidad asociada al ciclo anual de vientos. En esta zona, una de las principales masas de agua que afloran durante eventos de surgencia es el Agua Ecuatorial Subsuperficial (AESS), la que se caracteriza por sus bajas concentraciones de oxígeno disuelto y altas

concentraciones de nutrientes inorgánicos. El afloramiento de AESS y la posterior estabilización de la columna de agua representan probablemente las condiciones óptimas para el desarrollo de crecimientos masivos de fitoplancton, de hecho, los valores de producción primaria más altos reportados han sido asociados a estas condiciones en la Bahía de Mejillones (Marín et al. 1993).

Los afloramientos de AESS se caracterizan por sus altas concentraciones de carbono inorgánico que están en desequilibrio físico y químico con la atmósfera, lo que promueve un vigoroso intercambio océano-atmósfera de CO_2 . Subsecuentemente los altos niveles de PP nueva podrían reducir la presión parcial del CO_2 oceánico y estimular el secuestro de carbono atmosférico en el océano. Los niveles de $p\text{CO}_2$ en las aguas afloradas están pobremente descritos (Lampitt et al. 1995), existiendo limitados datos para zonas de surgencia costera en el mundo y absoluto desconocimiento para el Sistema de Corrientes de Humboldt (SCH).

La alta producción biológica de los ecosistemas de surgencia ha sido asociada a tramas tróficas cortas, donde la herbivoría predomina por sobre procesos como ciclaje de carbono a través del anillo microbiano y/o sedimentación de fitoplancton senescente (Steele 1974). Sin embargo, la creciente percepción de la importancia que tienen las clases de pequeño tamaño del fitoplancton (pico- y nano-fitoplancton) y las bacterias en la utilización del carbono orgánico disuelto y particulado, están cambiando nuestra visión del comportamiento de las comunidades pelágicas en zonas costeras y oceánicas, así como el flujo de materia a través de ellas (Azam 1998).

A pesar de la importancia del SCH, poco se conoce de los factores que regulan la PP, las vías de reciclaje de la materia orgánica y la capacidad que tienen los ecosistemas de surgencia de exportar materia orgánica (disuelta y particulada) hacia la zona oceánica. Igualmente poco se conoce de los efectos físicos y biológicos de la fertilización de la zona

fótica (debido a surgencias) sobre la variabilidad del $p\text{CO}_2$ atmosférico y el potencial de esta zona como fuente o sumidero de CO_2 .

Durante la realización de este proyecto ocurrió el evento El Niño 1997-98, el cual se dejó sentir más intensamente a partir de marzo 1997, sin embargo, en enero de 1997 ocurrió una situación anómala en que los vientos favorables a la surgencia disminuyeron su intensidad y frecuencia (Rutllant, com. pers.). Esta situación no permitió una comparación estacional normal (verano-invierno), sin embargo, la aparición inesperada de este evento generó una oportunidad única para estudiar y caracterizar los cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema de surgencias de Antofagasta, durante un evento El Niño.

El objetivo principal del proyecto FONDECYT 5960002-1996 fue analizar el rol del plancton marino en el ciclo biogeoquímico del carbono durante dos períodos del año (enero y julio de 1997) en el área de surgencias frente a las costas de Antofagasta. Para esto se estableció como punto de origen la materia orgánica (carbono) generada mediante la producción primaria y se estudió su transferencia en la trama trófica pelágica y océano profundo. Además se estimó el rol de esta área como posible fuente o sumidero de CO_2 atmosférico.

MATERIALES Y METODOS

Los siguientes procesos relacionados al reciclamiento del carbono entre la atmósfera y el océano fueron estudiados: incorporación de CO_2 por el fitoplancton en diferentes profundidades de la zona fótica; la respiración del microplancton como proceso antagónico al de la fotosíntesis; flujo vertical de COP, pastoreo del zooplancton y producción bacteriana secundaria. Además, se estimó y/o midió la biomasa, abundancia y productividad tamaño-dependiente de los principales componentes del ecosistema (fitoplancton, bacterias y metazooplancton) en relación con su ambiente físico y químico.

Por último, se registraron simultáneamente las concentraciones de $p\text{CO}_2$ en el océano y atmósfera.

Área de estudio

El área de estudio comprendió la zona costera y oceánica frente a Antofagasta, en un rectángulo limitado por los paralelos $22^{\circ}40'S$ y $24^{\circ}00'S$ en sentido sur-norte y el meridiano $71^{\circ}52'W$ y la costa en sentido este-oeste. En esta área se muestreó una grilla compuesta de 23 estaciones "físicas" y 8 estaciones "oceanográficas" dispuestas en cinco transectas (T1 a T5) con orientación costa-océano (Figura 1a). Esta grilla fue muestreada en dos ocasiones (grillas 1 y 2) durante los meses de enero y julio de 1997 a bordo del B. C. "Abate Molina". Además, durante ambos muestreos se seleccionaron estaciones "Yo-Yo" oceánicas y costeras, que estuvieran fuera y dentro del área posiblemente influidas por el transporte de Ekman generado por la actividad de surgencia costera. La estación oceánica seleccionada fue la 19 y las costeras fueron las estaciones 13, 15 y 24. Durante el crucero de julio de 1997 se visitaron otras tres estaciones que se proyectaban a continuación de la transecta 3 hacia la zona oceánica y que correspondían a estaciones ubicadas a distancias de 120, 160 y 200 millas náuticas desde la costa (Figura 1b).

Al comienzo de cada crucero (enero y julio de 1997) se instalaron correntómetros a profundidades de 65 y 400 m en una estación permanente ubicada en la cercanía de la estación 15. Durante la navegación se obtuvieron registros continuos de temperatura, salinidad y fluorescencia (EPCS) y concentraciones de $p\text{CO}_2$ oceánico y atmosférico. Las actividades científicas realizadas en cada una de las estaciones "físicas", "oceanográficas", "Yo-Yo", "permanente" y entre estaciones son enumeradas en la Tabla 1.

Hidrografía

En cada estación, se usó una roseta-CTD General Oceanic para la obtención de perfi-

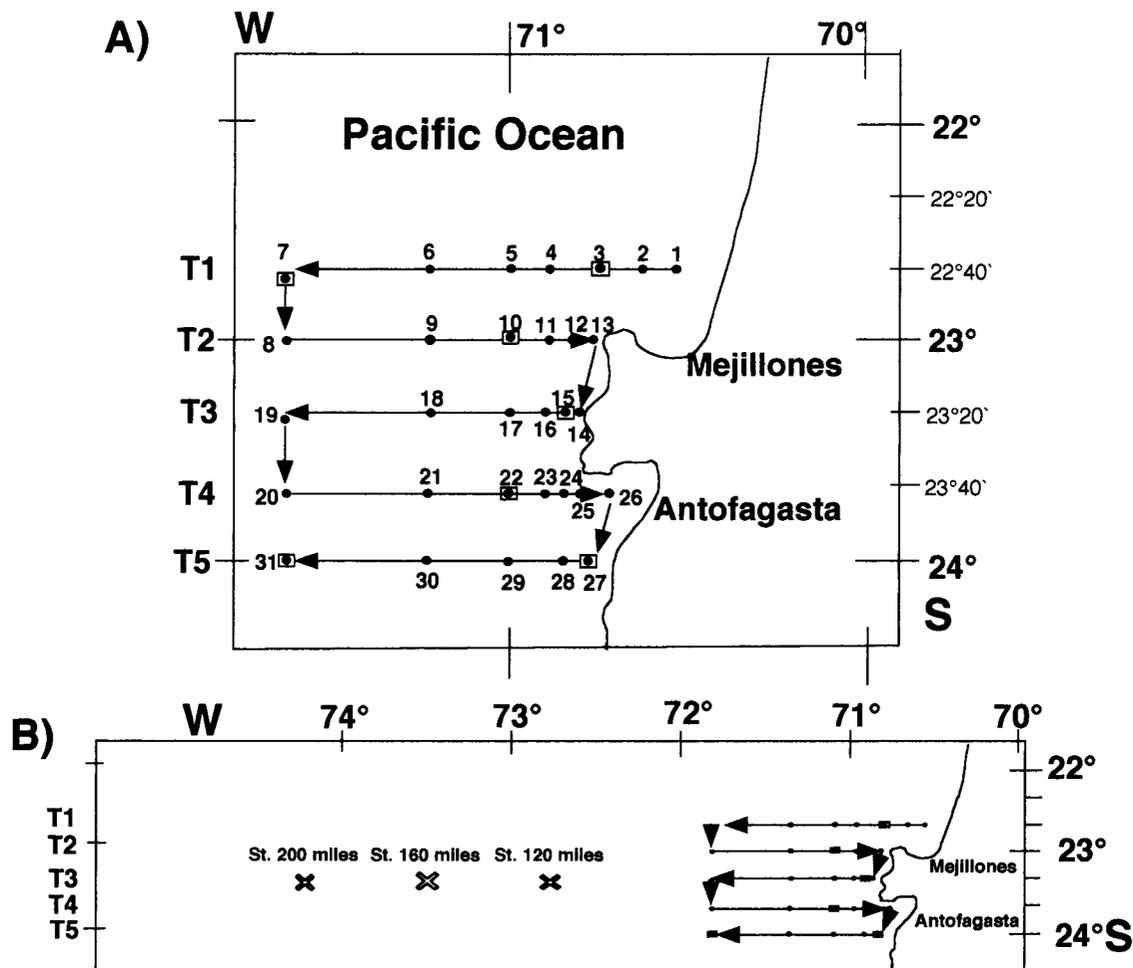


Fig. 1: (A) Área de estudio mostrando las 31 estaciones (grilla), dispuestas en cinco transectas frente a Antofagasta. Los puntos negros indican estaciones “físicas” y puntos negros en un cuadrado indican estaciones “oceanográficas” (ver Tabla 1). (B) Ubicación de las tres estaciones localizadas en la transecta 3 a distancias de 120, 160 y 200 millas náuticas desde la costa y muestreadas durante julio de 1997.

(A) Study area showing the 31 stations (grid) disposed along five transects off Antofagasta. Black dots denote “physical” stations and black dots within squares denote “oceanographic” stations (see Table 1). (B) Position of the three stations located along the transect 3 at 120, 160 and 200 nautical miles from the coast and sampled during July 1997.

les continuos de temperatura, salinidad y profundidad. Además, esta sonda contaba con sensores adicionales para el registro de oxígeno disuelto, penetración de luz y fluorescencia. Al comienzo de cada crucero (enero y julio de 1997) y por un período de 25 días, se instalaron correntómetros Aanderaa en profundidades de 65 y 400 m (enero de 1997) y 100, 400 y 700 m (julio de 1997) en la estación 15, ubicada a 9,5 km de la costa y con una profundidad máxima de 1 000 m.

Producción primaria (PP)

La PP fue medida según el método modificado de Steeman-Nielsen (1952). Para la medición de la productividad primaria (incorporación del isótopo ^{14}C) se utilizó un incubador en cubierta de 6 cilindros de acrílico transparente bajo luz natural. El agua de mar fue colectada a profundidades correspondientes al 84, 51, 28, 16, 8.5 y 2% de la irradiancia incidente e inmediatamente colocadas en botellas de borosilicato

TABLA 1

Programa de mediciones científicas realizadas durante el proyecto Fondecyt Sectorial 5960002-1996 en las estaciones "físicas" (1 a 8), "oceanográficas" (1 a 17) y "Yo-Yo" (1 a 19). Además, se instaló un fondeo provisto de correntómetros en la estación "permanente" y durante la navegación entre estaciones se registró la información de temperatura, salinidad, pCO₂ y fluorescencia superficial (EPCS)

Scientific measurement program conducted during the project Fondecyt Sectorial 5960002-1996 at the "physical" (1 to 8), "oceanographic" (1 to 17) and "Yo-Yo" stations (1 to 19). In addition, a mooring with current-meter was installed at the "permanent" station and during navigation (between stations) information on temperature, salinity, pCO₂ and fluorescence were recorded (EPCS)

Estaciones "físicas" (tiempo de duración aprox.: 30 min):

1. Posicionamiento (GPS).
2. CTD; perfiles verticales de temperatura, salinidad, profundidad, O₂ disuelto, fluorescencia, penetración de luz.
3. Muestras discretas para O₂ disuelto (botellas Niskin 5 Lt).
4. Muestras discretas para nutrientes (botellas Niskin 5 Lt).
5. Muestras discretas para COD (botellas Niskin 5 Lt).
6. Muestras discretas para clorofila-*a* (botellas Niskin 5 Lt).
7. Muestras discretas para COP (botellas Niskin 5 Lt).
8. Muestras discretas para abundancia de bacterias (botellas Niskin 5 Lt).

Estaciones "oceanográficas" (tiempo de duración aprox.: 5 hrs):

9. Producción bacteriana secundaria (³H-Timidina).
10. Abundancia de meso-, meta-zooplankton e ictioplankton (Redes).
11. Abundancia de micro-zooplankton (botella 30 Lt).
12. Producción primaria (¹⁴C).
13. Producción primaria (O₂).
14. Pastoreo de meso- y meta-zooplankton (fluorescencia).
15. Respiración total del microplankton (Winkler).
16. Respiración por clase de tamaño del microplankton (ETS).
17. Tasa de producción de pellets fecales del zooplankton (incubaciones).

Estaciones "Yo-Yo" (tiempo de duración aprox.: 2-3 días):

18. Trampas de sedimento derivando.
19. Análisis en tiempo real de imágenes satelitales de SST.

Estación "permanente" (tiempo de duración aprox.: 23 días):

20. Anclaje provisto de tres correntómetros (23°20,21'S; 70°40,83'W).

Mediciones entre estaciones (medición continua):

21. EPCS; mediciones continuas de temperatura, salinidad y fluorescencia georreferenciadas.
 22. Mediciones continuas y simultáneas de pCO₂ en el agua y atmósfera.
-

de 120 ml (enero) y 100 ml (julio). Para atenuar los respectivos porcentajes de irradiación in situ, se utilizaron mallas de densidad neutra. Las muestras fueron inoculadas con bicarbonato de sodio marcado (40 µCi - NaH¹⁴CO₃), e incubadas con agua superficial circulante a través del incubador.

Una vez finalizado el período de incubación (4 horas), las muestras fueron filtradas bajo condiciones de semioscuridad, de acuerdo al siguiente protocolo:

i) colección de la comunidad fitoplanctónica total: las muestras de agua natural fueron filtradas a través de un filtro de fi-

bra de vidrio (MFS 0.7 μm) de 25 mm de diámetro (2 réplicas),

ii) colección de la fracción de nanoplancton: las muestras de agua fueron pre-filtradas a través de un tamiz de 23 μm , y colectadas en un filtro Nucleopore (2.0 μm) de 25 mm de diámetro (2 réplicas),

iii) colección de la fracción de picoplancton: las muestras de agua fueron pre-filtradas a través de un filtro Nucleopore (2.0 μm), y colectadas en un filtro MFS (0.7 μm) (2 réplicas),

iv) colección de la fracción de microfitoplancton: se obtuvo de la sustracción de los procedimientos (ii + iii) - (i).

Los filtros fueron puestos en viales de centelleo (borosilicato 20 ml) y conservados en frío. Para remover el exceso de carbono inorgánico marcado, los filtros fueron expuestos a vapores de HCl concentrado durante 4 horas durante la noche. Se adicionó cocktail de centelleo (10 ml, Ecolite®) a los viales y la actividad radiactiva (cuentas por minuto, cpm) fue medida en un contador de centelleo (Beckmann LS 5000 TD).

Clorofila-a (cl-a) y carbono orgánico particulado (COP)

Muestras de agua fueron obtenidas desde diversas profundidades mediante una Rosetta provista de 12 botellas Niskin de 5 lt para la medición de clorofila-a (cl-a, usualmente desde 0, 5, 10, 20, 50 y 100 m) y carbono orgánico particulado (COP, usualmente desde 0, 10, 20, 50, 100 y 300 m). La cl-a fue medida por fluorimetría (Strickland & Parsons 1972) y el COP en un analizador de carbono Carlo Erba 1500, usando acetanilida como estándar (González & Smetacek 1994).

Zooplancton

Muestras de zooplancton fueron colectadas mediante arrastres oblucos desde dos estratos de la columna de agua (0-50 y 50-150 m) usando una red Tucker Trawl equipada con tres redes de 200 μm y un medidor de flujo de agua. Las tasas de in-

gestión (TI) del zooplancton fueron estimadas mediante el método de fluorescencia de partículas en el sistema digestivo (Mackas & Bohrer 1976). Las principales modificaciones al método original son descritas en González et al. (manuscrito) y estas incluyen (i) la colecta rápida de los animales en un pequeño tamiz sin seleccionar individuos y su almacenaje inmediato en nitrógeno líquido, (ii) estimación de tasas de evacuación en contenedores de 50 lt llenos con agua de mar filtrada y protegidos del sol para evitar fotodegradación de pigmentos. Para la determinación de abundancia y TI, el zooplancton quitinoso (copépodos y eufáusidos) fue agrupado por tamaños en las siguientes clases: (1) Grandes; representados por eufáusidos (principalmente *Euphausia mucronata* y *E. eximia*) con un rango entre 7 y 23 mm. (2) Medianos; representados por copépodos calanoídeos entre CIV y adultos (principalmente géneros *Calanus*, *Eucalanus*, *Rhyncalanus* y *Centropages*) con un rango de tamaño entre 1 y 3 mm y (3) Pequeños; representados por copépodos calanoídeos CI-CIII de los géneros anteriores y mayoritariamente representantes de *Paracalanus*, *Microcalanus*, *Temora* y *Acartia* y copépodos ciclopoídeos (principalmente géneros *Oncaea*, *Corycaeus* y *Oithona*) con una rango de tamaño entre 0.7 y 1.2 mm. El contenido estomacal (CE) y la tasa de evacuación (TE) fueron usados para calcular la tasa de ingestión (TI) en ng cl-a equivalente (cl-a-eq. = suma de cl-a y feopigmentos) por individuo y tiempo. Las tasas de ingestión de copépodos calanoídeos fueron corregidas por la pérdida de pigmentos a componentes incoloros (no fluorescentes) de acuerdo al modelo propuesto por Stevens & Head (1998).

La razón de carbono:cl-a fue medida desde muestras colectadas en la columna de agua y usada para convertir las TI en unidades de carbono asumiendo que no hay selectividad. El porcentaje de la PP ingerida por el zooplancton quitinoso y salpas fue calculado usando valores de PP estimadas en las mismas estaciones y durante el mis-

mo día. Como el objetivo de este estudio era estimar la presión de pastoreo promedio ejercida por las diferentes categorías de tamaño en áreas costeras y oceánicas frente a Antofagasta (enfoque de flujo de carbono), un valor promedio de tasa de ingestión fue usado. Considerando que los eufáusidos realizan migraciones verticales diurno-nocturnas, los valores de abundancia fueron integrados a los primeros 150 m de la columna de agua y todas las colectas fueron agrupadas (tanto diurnas como nocturnas).

Experimentos para estimar la tasa de producción de pellet fecales (TPF) en cópodos y eufáusidos fueron llevados a cabo de acuerdo a la metodología descrita en González et al. (manuscrito)

Abundancia (AB) y biomasa bacteriana (carbono orgánico bacteriano - COB), producción secundaria bacteriana (PSB) y eficiencia del crecimiento bacteriano (ECB)

La AB fue determinada a partir de muestras discretas de agua de mar colectadas desde la superficie hasta 150 m de profundidad (9 a 11 niveles). Las bacterias fueron contadas por medio de microscopía de epifluorescencia (Porter & Feig 1980). El COB se obtuvo multiplicando las AB por 20 fgC cél⁻¹ (Lee & Fuhrman 1987). La PSB fue medida en la zona fótica simultáneamente con las mediciones de PP, a seis niveles de intensidad respecto a la superficie (100, 51, 28, 16, 8 y 2%), y fue cuantificada a través de la incorporación de (metil-³H)-timidina al ADN (Fuhrman & Azam 1982, Wicks & Robarts 1987). Los experimentos de PSB fueron incubados en oscuridad durante dos horas en un incubador "on deck" enfriado con agua de mar circulante. Los moles de timidina incorporada fueron transformados en células producidas usando la constante de Fuhrman & Azam (1982) de 2×10^{18} (cél. * mol⁻¹ de timidina incorporada). Simultáneamente con los experimentos de PSB se colectaron, de la misma botella Niskin, muestras para AB. La ECB (= RB + PSB) fue estimada a partir de

la respiración bacteriana (RB) empleando el modelo de Giorgio et al. (1997) como $\log RB = -3.67 (\pm 2.30) + 0.75 (\pm 0.35) \log AB + 0.059 (\pm 0.01) * T(^{\circ}C)$.

Respiración de la comunidad microplanctónica

A) Estimación mediante consumo de oxígeno: Un total de 32 experimentos fueron realizados en la zona de estudio para estimar el consumo de oxígeno de la comunidad microplanctónica. Operacionalmente, se definió microplancton como aquellos organismos con un tamaño nominal menor a 200 µm. En cada estación se colectaron muestras de microplancton de los primeros 100 metros de la columna de agua utilizando botellas Niskin de 5 litros de capacidad. Las muestras fueron obtenidas desde 6 profundidades seleccionadas de acuerdo a la estructura física de la columna de agua. De cada profundidad, 10 submuestras fueron incubadas en botellas de borosilicato (125 ml) durante 18-24 horas en dos baños termorregulados ($\pm 0.3^{\circ}C$) y un baño de flujo constante de agua superficial del mar. En cada profundidad, 5 muestras fueron utilizadas como réplicas para el tiempo inicial y 5 réplicas para el tiempo final. El consumo de oxígeno fue estimado utilizando una versión semiautomática del método Winkler (Williams & Jenkinson 1982, Knap et al. 1993) basado en un detector fotométrico del punto final, un Dosimat 665 (Metrohm) y un registrador. Los procedimientos analíticos fueron llevados a cabo de acuerdo al protocolo del US JGOFS (1993).

B) Estimación de la respiración micro- y zoo-planctónica mediante la actividad del sistema de transporte de electrones (ASTE): La colección de microplancton se llevó a cabo mediante botellas Niskin de 5 lt cada 10 metros de profundidad desde la superficie hasta una profundidad máxima de 100 m. Las muestras (5 lt) provenientes de cada una de las profundidades de muestreo fueron mezcladas en un tanque de 100 litros con el objetivo de generar una muestra integrada de los primeros 100 metros de la columna de agua.

La muestra integrada fue inmediatamente fraccionada por tamaños, utilizando una suave filtración reversa a través de cedazos construidos con trozos de redes de Nytex. Solamente el filtrado fue utilizado en los experimentos, ya que se ha demostrado que los organismos concentrados sobre los cedazos presentan alteraciones claras en su actividad. Una vez obtenidas las fracciones de tamaño, 4 a 8 litros de cada una fue filtrada (Whatman GF/F) con una presión menor a 100 mm Hg. Durante todo el proceso de manipulación y fraccionamiento se puso especial cuidado en mantener la temperatura dentro de un rango de ± 2 °C de la temperatura in situ de la muestra integrada. Inmediatamente después de la filtración, los filtros eran guardados en nitrógeno líquido.

Para el muestreo de zooplankton se realizaron arrastres verticales con una red cónica de 50 cm de diámetro con una trama de red de 64 μm provista con un flujómetro TSK. Inmediatamente después de cada arrastre, la captura fue fraccionada por tamaños utilizando tamices de 4 000, 2 000, 1 000, 500, 250, 125, y 75 μm de tamaño de trama. Posteriormente los organismos fueron filtrados (Whatman GF/F) utilizando una presión menor a 100 mm Hg. Durante la colección y procesamiento de las muestras se puso especial cuidado en no dañar los organismos. Dependiendo de la cantidad de biomasa colectada, fue necesario utilizar un separador Folsom para subdividir la biomasa de la clase de tamaño y de esta manera disminuir la cantidad de biomasa por filtro. Sin embargo, todas las alícuotas obtenidas fueron procesadas. Los filtros con la muestra de biomasa fueron almacenados de inmediato en nitrógeno líquido hasta su análisis en el laboratorio.

La actividad del sistema respiratorio de transporte de electrones (ASTE) del microplancton y del zooplankton fue determinado de acuerdo a los métodos de Packard & Williams (1981) y Owens & King (1975), respectivamente. Las muestras de plancton para el análisis de ASTE fueron guardadas en nitrógeno líquido el cual preserva la acti-

vidad ASTE apropiadamente (Relexans & Etcheber 1985). La temperatura de incubación del ensayo de ASTE fue de 18°C, la cual corresponde aproximadamente a la temperatura superficial de las estaciones estudiadas al momento del muestreo. La ASTE fue corregida a valores de temperatura in situ utilizando la ecuación de Arrhenius. Considerando que los filtros Whatman GF/F retienen partículas desde un tamaño de 0.7 μm (información técnica, Whatman Laboratory Products Inc.), las medidas de ASTE realizadas son representativas de organismos mayores que 0.7 μm . Para la conversión de resultados desde ASTE a consumo de oxígeno se utilizó una proporción R/ASTE de 0.89 para las clases de tamaño < 200 μm (Arístegui & Montero 1995) y 0.49 para las clases de tamaño > 200 μm (Packard 1985).

Sedimentación de carbono orgánico particulado

El flujo vertical de partículas fue estimado mediante trampas de sedimento cilíndricas pareadas (modificadas de Gundersen 1991) con 122 cm^2 de área y una razón alto:diámetro de 8,3. Estas trampas fueron instaladas derivando a profundidades de 65, 100, 200 y 300 m por períodos que fluctuaron entre 2 y 3 días. Submuestras fueron usadas para estimar COP en un analizador de carbono Carlo Erba 1500 usando acetanilida como estándar, después de separar todos los "swimmers" usando pinzas bajo lupa estereoscópica. Detalles de la metodología pueden ser encontrados en González et al. (1994).

Presión parcial de CO_2

La pCO_2 en el océano y la atmósfera fue medida en forma quasi-continua durante ambos cruceros usando un analizador de CO_2 automático que incluye un detector infrarrojo de $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ modelo Li-Cor 6262 (Cooper et al. 1998). Detalles de la metodología se encuentran descritos en Lefèvre et al. (1998).

Carbono orgánico disuelto (COD)

Las muestras de COD fueron obtenidas desde las botellas Niskin y almacenadas en viales de vidrio sellados, los que fueron previamente precombustionados (500°C por 24 horas), previa acidificación con ácido fosfórico. En el laboratorio el carbono inorgánico disuelto (CID) fue liberado burbujeando aire libre de CO₂ antes del análisis. El COD fue medido en un analizador Shimadzu TOC 5000 y detalles de la metodología son descritos en Daneri et al. (1998).

Análisis de datos

El análisis de los datos se realizó con los paquetes estadísticos Statgraphics v.6.1 (Statistical Graphics Corp.) y Statistica v.4.5 (StatSoft Ins.) (Zar 1984).

RESULTADOS

Oceanografía física

(a) Condiciones durante enero de 1997: Durante este período, la zona costera frente a la Península de Mejillones se encontró dominada por un enfriamiento costero superficial, cercano a los 5°C, el cual se extendió desde Punta Coloso y el límite sur de la Península de Mejillones hacia el océano abierto. El comportamiento dinámico de esta deformación térmica, típico de un filamento de surgencia, ha sido descrito por Sobarzo & Figueroa (1998). De acuerdo a estos autores este filamento tiene características someras, menor a 100 m de espesor, y se extiende hacia el oeste por lo menos unas 90 mn. La Fig. 2 indica la estructura horizontal de este filamento mostrando una combinación entre la distribución superficial de anomalía geopotencial, relativa a 350 decibares y la distribución horizontal de temperatura en 50 m de profundidad. De acuerdo a la topografía dinámica mostrada en esta figura se puede deducir la existencia de una corriente serpenteante desplazándose

por los bordes del filamento de aguas más frías (13°C) y con dirección hacia el norte. Estas corrientes son características de estos filamentos y separan aguas oceánicas y costeras de diferentes propiedades físicas y biológicas (Strub et al. 1991).

A pesar de existir enfriamiento costero relativo durante este mes, la intensidad del proceso de surgencia fue en general débil, fundamentalmente debido a la escasez de vientos intensos del suroeste. Esto provocó un débil bombeo de Ekman, lo que trajo como resultado el ascenso de ASAA, caracterizada por el Mínimo Superior de Salinidad, y no de AESS, caracterizada por sus altos niveles de nutrientes. Sólo durante algunos días de fines de enero la intensidad de la surgencia logró llevar hacia superficie el AESS, aunque sólo en el área más cercana a la costa. La intensidad del proceso de surgencia costero determina la masa de agua que constituirá el filamento. Surgencia débil provoca el ascenso de ASAA y en este caso el filamento es claramente identificado por el Mínimo Superior de Salinidad (Sobarzo & Figueroa 1998). Surgencia más intensa, en cambio, provoca el ascenso de AESS caracterizada por sus altos valores de salinidad y nutrientes y bajos contenidos de oxígeno disuelto.

Durante este período la circulación en las capas de 65 y 400 m de profundidad se encuentra bien acoplada y modulada por una oscilación con un período cercano a los 15 días. Esta oscilación en la dirección de las corrientes provocó corrientes residuales débiles (0,3 cm/s en 60 m y 3,6 cm/s en 400 m) y de muy baja constancia (parámetro de Newman 60 m: 3% y 400 m: 49%). Estos resultados, obtenidos por medio de diagramas de vector progresivo (Fig. 3), indican un ambiente costero con alta variabilidad en su dinámica.

(b) Condiciones durante julio de 1997: Durante este período, la zona costera frente a la Península de Mejillones se vio fuertemente afectada por el ingreso de Agua Subtropical (AST), desde el Ecuador y asociada a El Niño, de mayor temperatura, salinidad y contenido de oxígeno disuelto.

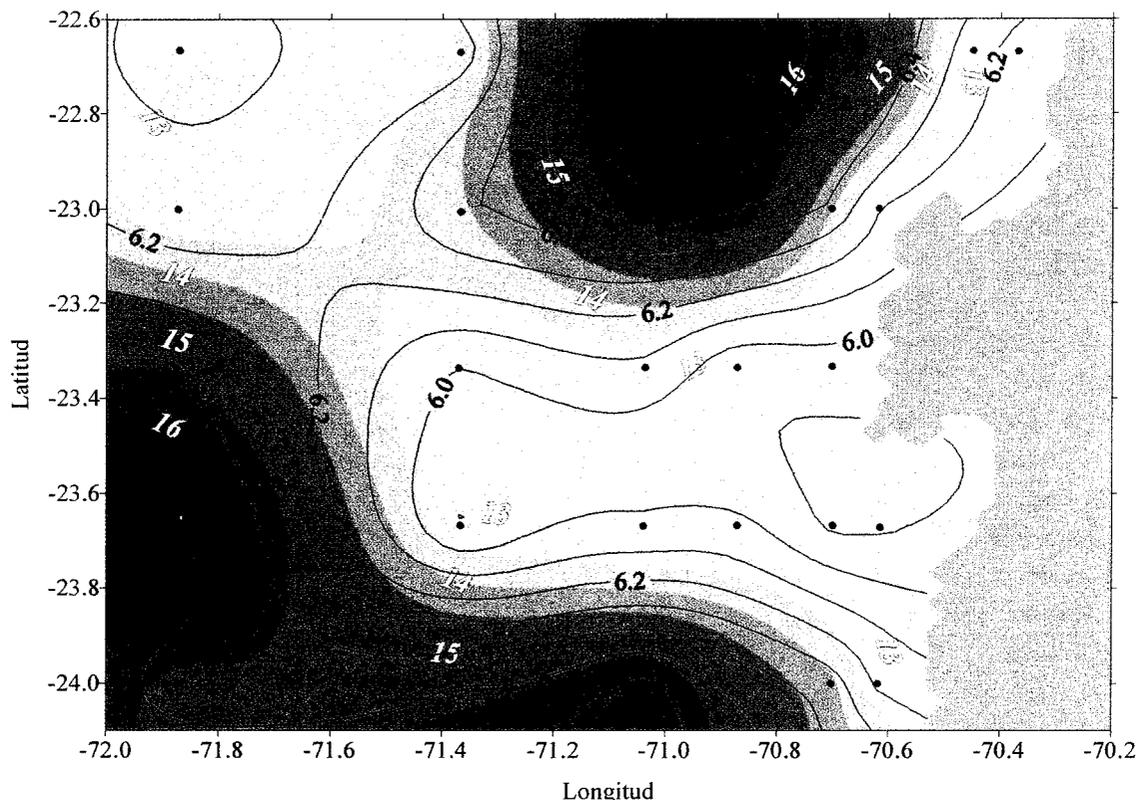


Fig. 2: Combinación entre la distribución superficial de la anomalía geopotencial, relativa a 350 decibares (isolíneas negras) y la distribución horizontal de temperatura a 50 m de profundidad (gradiente de colores; los números en amarillo indican temperatura en °C) desde el 11 al 16 de enero de 1997. Las isolíneas muestran la salida de agua fría (ca. 13°C en azul) desde la costa en un filamento que deja a ambos lados aguas más cálidas (14-16°C en rojo).

Combination between surface distribution of geopotential anomaly, relative to 350 decibars (black isolines) and the horizontal distribution of temperature at 50 m depth (colour gradients; yellow numbers denote temperature in °C) during January 11th to 16th, 1997. The isolines shows the oceanward flow of cold water (ca. 13°C in blue) from the coast in a filament through warm water (14-16°C in red).

Esto se observó particularmente en la zona costera y hasta unos 500 m de profundidad, el límite inferior de la distribución espacial del AST, que en la zona de estudio fluctuó entre 10 y 70 m, en enero de 1997, se encontró en julio entre 50 y 120 m de profundidad (Fig. 4). Además, el límite inferior del ASSA descendió desde 40-150 m durante condiciones pre-El Niño hasta valores entre 150 y 350 m durante El Niño (Fig. 4). El contenido de calor en la zona de estudio fue del orden de 1 019 (J) mayor durante El Niño que en condiciones pre-El Niño (Figueroa, datos no publicados). Las máximas diferencias de temperatura entre pre-El Niño y El Niño en la zona de estudio se localizaron entre 40 y 50 m de profundidad. Las altas temperaturas alcanzadas por el

agua durante julio de 1997 (El Niño), juntamente con la ausencia de vientos fuertes, produjeron la supresión de eventos de surgencia con fertilización de la capa fótica durante la campaña de mediciones de julio (condiciones El Niño).

A diferencia del período de verano, durante julio de 1997 la circulación en 100 y 400 m de profundidad está completamente desacoplada y sin la presencia de una oscilación cercana a los 15 días que module ambos estratos de profundidad. Mientras que en 100 m la corriente presenta una velocidad residual de 5,4 cm/s y una baja constante (33%), en 400 m la corriente es mucho más constante (85%) con una velocidad residual de 13,6 cm/s y una clara dirección hacia el sur.

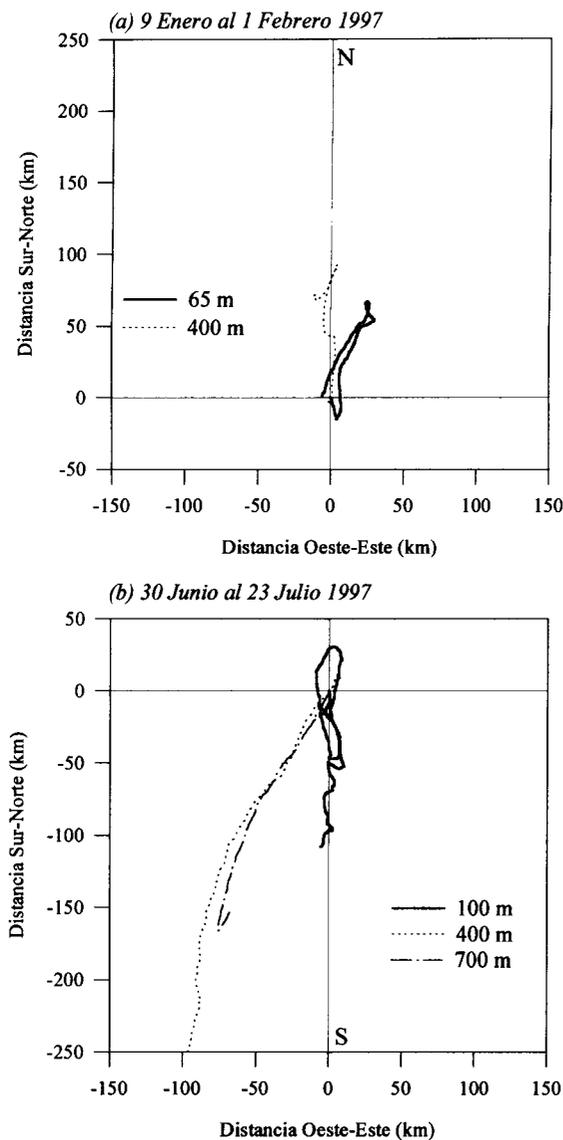


Fig. 3: Diagramas del vector progresivo de la corriente frente a la Península de Mejillones. (a): 9 de enero al 1 de febrero de 1997 a 65 y 400 m de profundidad. (b): 30 de junio al 23 de julio de 1997 a 100, 400 y 700 m de profundidad.

Water current progressive vector diagrams of Península de Mejillones. (a): From January 9th to February 1st, 1997 at 65 and 400 m depth. (b): From June 30th to July 23th, 1997 at 100, 400 and 700 m depth.

Producción primaria (PP)

La fijación de carbono diaria ($\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) estimada desde experimentos "on deck" y curvas P/I, durante enero varió entre 391 y 5 503 $\text{mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, observándose diferencias significa-

tivas (al igual que en julio) entre estaciones costeras y oceánicas (ANDEVA, $F=11,3$, $p<0,002$, 1 g. l.). Sin embargo, al comparar los valores estimados durante condiciones El Niño de julio (300 y 4 206 $\text{mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) con los valores de enero, estos no presentaron diferencias significativas (ANDEVA, $F=0,4$, $p > 0,05$, 1 g. l.) (Tabla 2).

El fraccionamiento de la PP indicó que las fracciones de menor tamaño $< 23 \mu\text{m}$ (pico- y nanoplancton) realizaron la mayor contribución a la PP total durante los meses de enero y julio de 1997. Durante ambos períodos, las fracciones del pico- y nanoplancton, en promedio, dominaron la PP tanto en estaciones costeras (65-79%) como oceánicas (69-88%) (Tabla 2). Durante el evento de El Niño la fracción $< 23 \mu\text{m}$ contribuyó el 65% de la PP total y el 69% de la concentración de *chl-a* total. La contribución relativa de la fracción del micro-fitoplancton ($>23 \mu\text{m}$) a la PP fue mayor en estaciones costeras, principalmente áreas adyacentes a las bahías de Mejillones y Antofagasta. La mayor productividad cercana a la costa, 5501 $\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, estuvo relacionada con eventos de surgencia detectados en el mes de enero. Valores altos de PP y *chl-a* registrados en la costa durante el mes de enero estuvieron asociados a una mayor abundancia de cadenas de diatomeas ($>80 \mu\text{m}$) de los taxa *Pseudo-nitzschia* spp., *Leptocylindrus danicus*, *Rhizosolenia* sp., en contraste a lo observado durante el mes de julio, donde la comunidad fitoplanctónica estuvo dominada por dinoflagelados desnudos del género *Gymnodinium* con un rango de tamaño entre 5 - 25 μm .

Las concentraciones de *chl-a* (integradas hasta 100 m de profundidad) en la columna de agua mostraron altos valores cerca de la costa y usualmente asociados a bahías como Mejillones y Antofagasta (Fig. 5). En enero, bajos valores de *chl-a* integrada ($<50 \text{ mg m}^{-2}$) caracterizaron las estaciones oceánicas con un incremento gradual hacia la costa, la cual presentó valores en un rango mayor (60 - 150 mg m^{-2}). Las concentraciones de COP siguieron un patrón de distri-

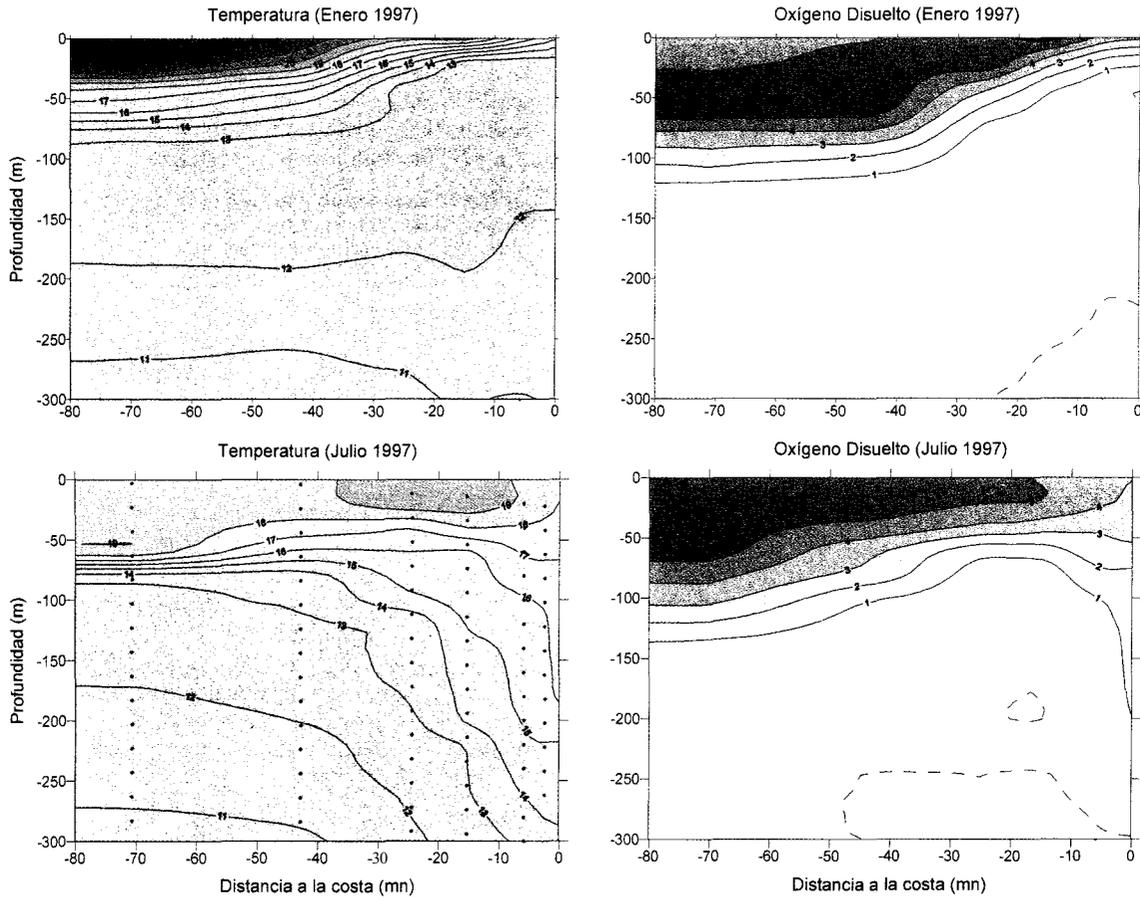


Fig. 4: Secciones transversales de temperatura (en °C, paneles de la izquierda) y contenido de oxígeno disuelto (en ml/l, paneles de la derecha) en los primeros 300 m de la columna de agua. Paneles superiores corresponden a enero de 1997 e inferiores a julio de 1997. La línea de trazos en los gráficos de oxígeno disuelto indica 0,1 ml/l.

Transversal sections of temperature (in °C, left-side panels) and dissolved oxygen (in ml/l, right-side panels) of the upper 300 m water column. Upper panels corresponds to January 1997 and bottom panels to July 1997. Dashed line in dissolved oxygen graphs denoted 0.1 ml/l.

bución similar al de la *cl-a*, con concentraciones ligeramente mayores cerca de la costa en enero de 1997 (aproximadamente incrementando desde 10 gC m⁻² en la zona oceánica hasta 18 gC m⁻² en la zona más costera) (Fig. 6a). Durante julio de 1997 la distribución integrada de COP fue más homogénea (Fig. 6b).

Zooplankton

Los copépodos de pequeño tamaño, aunque fueron los numéricamente dominantes del zooplankton quitinoso (81 y 86% durante enero y julio respectivamente), contribuyeron

minoritariamente al carbono total (6 y 9% para ambos períodos) y a una fracción significativa del pastoreo total del zooplankton quitinoso (25 y 17% en ambos períodos). Los eufáusidos representaron una pequeña fracción de la abundancia total del zooplankton quitinoso durante enero y julio de 1997 (7 y 5%, respectivamente), una gran proporción del carbono zooplanctónico (82 y 77%, respectivamente) y contribuyeron con una alta fracción al pastoreo total (26 y 69%, respectivamente) (Tabla 3). La salpa *Salpa fusiformis* solo incluyó un 2% de los organismos del zooplankton analizado, pero contribuyó con el 42% del pasto-

TABLA 2

Producción primaria total¹ (A) y fraccionada por tamaños^{1, 2} (B) estimadas en estaciones costeras y oceánicas durante enero (verano pre-El Niño) y julio (El Niño 1997-98). La fracción < 23µm corresponde al pico- y nanoplancton (0,7 - 23µm), mientras que la fracción > 23µm corresponde al microfitoplancton. n= N° de estaciones muestreadas.

Total¹ (A) and fractionated^{1, 2} (B) primary production at coastal and oceanic stations during January (summer pre-El Niño) and July (El Niño 1997-98). The size fraction <23µm corresponds to pico- and nanoplankton (0.7 - 23µm), while the fraction >23µm corresponds to microphytoplankton. n= N° of stations sampled.

A) Producción primaria total (mg C m ⁻² d ⁻¹)		Enero 1997 pre-El Niño		Julio 1997 El Niño	
Costera	\bar{X}	3 170	\bar{X}	2 027	
	DE	1 815	DE	1 396	
	rango	563 - 5 503	rango	612 - 4 206	
	n	8	n	6	
Oceánica	\bar{X}	824	\bar{X}	1 561	
	DE	287	DE	1 178	
	rango	478 - 1 368	rango	485 - 3 876	
	n	7	n	8	

B) Producción primaria fraccionada (mg C m ⁻³ h ⁻¹)		Enero pre-El Niño		Julio El Niño	
		< 23 µm	> 23 µm	< 23 µm	> 23 µm
Costera	\bar{X}	3,95	1,25	\bar{X}	2,18
	% del total	79	21	% del total	65
	n	12	12	n	12
Oceánica	\bar{X}	0,78	0,10	\bar{X}	1,18
	% del total	88	12	% del total	69
	n	12	12	n	12

¹ = Experimentos en cubierta (on-deck).

² = Valores obtenidos en superficie.

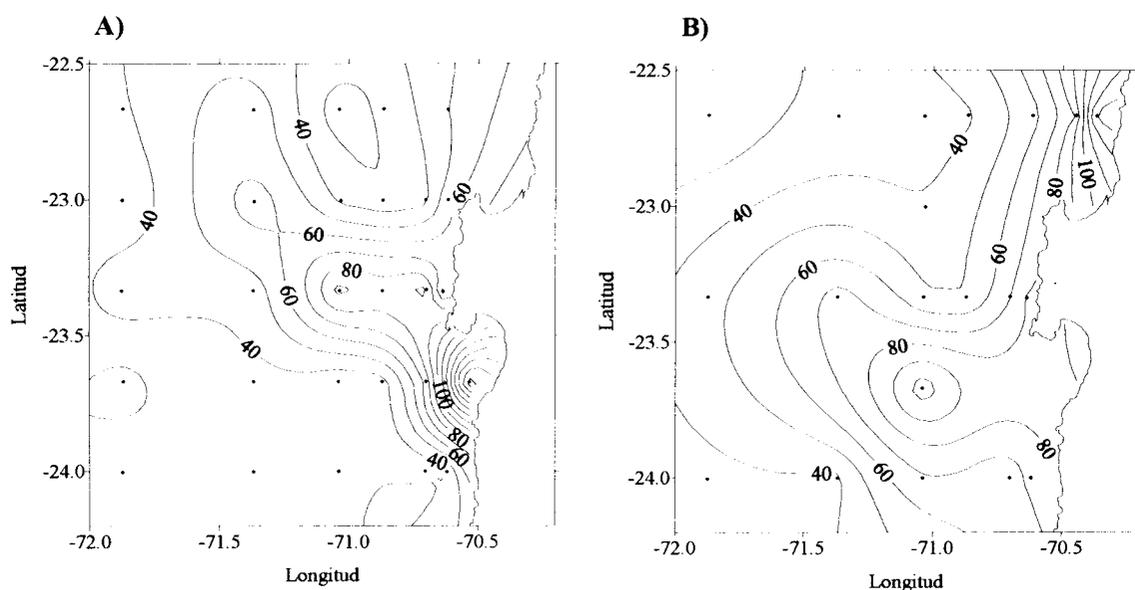


Fig. 5: Distribución integrada (100 m superiores de la columna de agua) de clorofila-a (mg m⁻²) durante la grilla 1 de enero de 1997 (A) y la grilla 1 de julio de 1997 (B).

Integrated (upper 100 m water column) chlorophyll-a distribution (mg m⁻²) during grid 1 of January 1997 (A) and grid 1 of July 1997 (B).

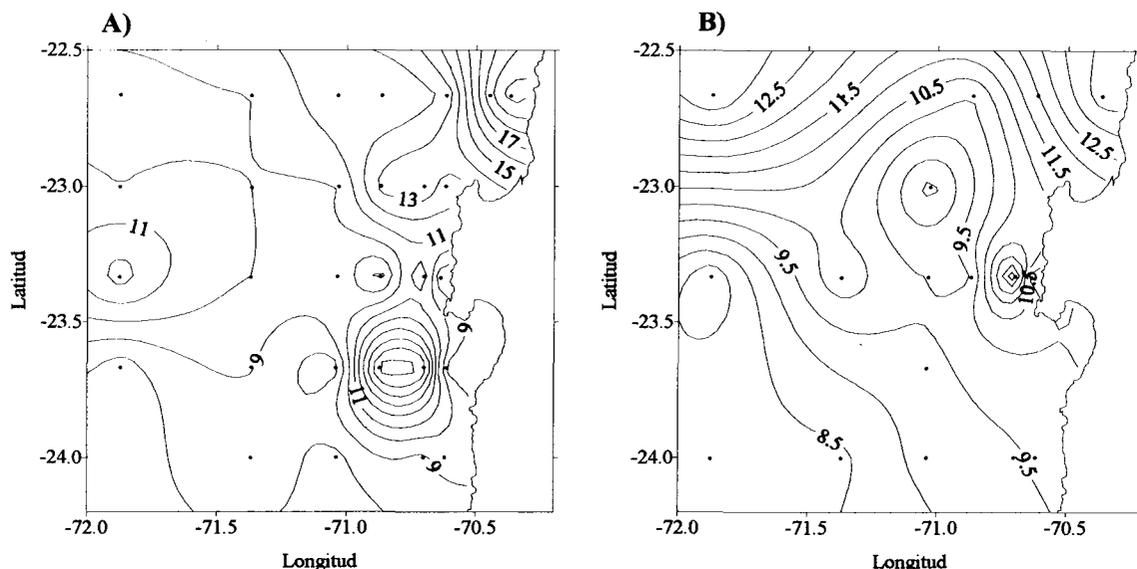


Fig. 6: Distribución integrada (100 m superiores de la columna de agua) de carbono orgánico particulado (gCOP m⁻²) durante la grilla 2 de enero de 1997 (A) y la grilla 1 de julio de 1997 (B).

Integrated (upper 100 m water column) particulate organic carbon distribution (gPOC m⁻²) during grid 2 of January 1997 (A) and grid 1 of July 1997 (B).

TABLA 3

Abundancia integrada (0-150 m de profundidad) (ind. m⁻²) de tres clases de tamaño del zooplancton quitinoso (grandes, medianos y pequeños) y la salpa *Salpa fusiformis*, tasa de pastoreo (mgC clase de tamaño⁻¹ d⁻¹), producción primaria (PP en mgC m⁻² d⁻¹), porcentaje (%) de la PP ingerida por el zooplancton quitinoso y la salpa (mgC m⁻² d⁻¹) durante enero y julio de 1997. n=N° estaciones, DE =desviación estándar.

Table 3: Integrate abundance (0-150 m depth) (ind. m⁻²) of three size-classes of chitinous zooplankton (large, medium and small) and the salp *Salpa fusiformis*, grazing rate (mgC size-class⁻¹ d⁻¹), primary production (PP in mgC m⁻² d⁻¹), percentage (%) of PP removed by chitinous zooplankton and the salp (mgC m⁻² d⁻¹) during January and July 1997. n=N° of stations, DE= standard deviation.

Características	Enero 1997 (n=10)			Julio 1997 (n=8)		
	rango	\bar{X} (DE)	%	rango	\bar{X} (DE)	%
Abundancia integrada (ind. m⁻²)						
Grandes	187 - 1 932	977 (545)	6,5	51 - 1 964	576 (660)	4,6
Medianos	58 - 7 095	1 607 (2 155)	10,8	23 - 4 710	1 181 (1 783)	9,4
Pequeños	4 218 - 22 348	12 016 (6 990)	80,6	3 251 - 28 585	10 858 (10 008)	86,0
<i>S. fusiformis</i>	0 - 1 414	311 (488)	2,1	0	0	0
Tasa de pastoreo (mgC clase tamaño⁻¹ d⁻¹)						
Grandes	14,5 - 150,3	76,0 (42)	25,5	3,2 - 124,6	36,5 (41)	68,7
Medianos	0,6 - 100,8	22,5 (30)	7,5	0,2 - 31,0	7,8 (11)	14,7
Pequeños	29,6 - 160,2	74,5 (46)	25,0	3,2 - 21,6	8,8 (6)	16,5
<i>S. fusiformis</i>	0 - 569,8	125,5 (196,8)	42,0	0	0	0
Prod. prim. (PP) (mgC m ⁻² d ⁻¹)	478 - 5 501	2 075 (1 774)		485 - 4206	1 760 (1247)	
% PP ingerida por zoopl. quitinoso	3,5 - 32,8	13,8 (10,2)		0,4 - 6,4	3,2 (2,2)	
% PP ingerida por <i>S. fusiformis</i>	0 - 59,7	15,9 (22,2)		0	0	

reos total ejercido por estos grupos durante enero (Tabla 3).

Tasas de pastoreo: Durante enero de 1997, los eufáusidos tuvieron una TE que fluctuó entre 0,2 y 0,7 h⁻¹ (promedio 0,44 h⁻¹) una TI entre 29 y 160 µgC ind.⁻¹ d⁻¹ (promedio 77,8 µgC ind.⁻¹ d⁻¹) (Tabla 4a), lo que representa, en promedio, una ingestión del 1,7% del carbono corporal (Tabla 4a). Los copépodos calanoídeos de gran tamaño registraron una TE que fluctuó entre 0,5 y 0,6 h⁻¹ (promedio 0,58 h⁻¹), una TI entre 4 y 10 µgC ind.⁻¹ d⁻¹ (promedio 7,1 µgC ind.⁻¹ d⁻¹) (Tabla 4a), lo que representa, en promedio, una ingestión del

9,2% del carbono corporal (Tabla 4a). Los copépodos de pequeño tamaño tuvieron una TE que fluctuó entre 0,3 y 0,6 h⁻¹ (promedio 0,5 h⁻¹), una TI entre 3 y 6 µgC ind.⁻¹ d⁻¹ (promedio 4,4 µgC ind.⁻¹ d⁻¹) (Tabla 4a), lo que representa, en promedio, una ingestión del 24,7% del carbono corporal (Tabla 4a). Si asumimos un 100% de pérdida de pigmentos a compuestos incoloros (no fluorescentes), lo que correspondería a áreas con bajos contenidos de *chl-a* (Stevens & Head 1998), los valores de TI del zooplancton quitinoso y el porcentaje de la TI respecto al carbono corporal se duplicarían (Tabla 4b).

TABLA 4

Tasa de evacuación (h⁻¹), tasa de ingestión (TI, µgC ind.⁻¹ d⁻¹), contenido de carbono (µgC ind.⁻¹) y porcentaje (%) de la tasa de ingestión respecto al contenido de carbono en tres clases de tamaño (grandes, medianos y pequeños) del zooplancton quitinoso estimados durante enero de 1997 en el área de estudio frente a Antofagasta. Valores corresponden a promedio y (desviación estándar, n=3). Las TI fueron estimadas (A) asumiendo que no hay pérdida de pigmentos a compuestos incoloros no fluorescentes y (B) asumiendo una pérdida del 100% de los pigmentos (Stevens & Head 1998).

Gut evacuation rate (h⁻¹), ingestion rate (TI, µgC ind.⁻¹ d⁻¹), carbon content (µgC ind.⁻¹), and ingestion rate as percentage (%) of corporal carbon in three size-classes (large, medium and small) of chitinous zooplankton estimated during January 1997 in the study area of Antofagasta. Values represents average and (standard deviation, n=3). Ingestion rates were estimated (A) assuming no pigment losses to colorless, no fluorescent compounds and (B) assuming a 100% pigment loss (Stevens & Head 1998).

(A) Clase de tamaño	Tasa de evacuación (h ⁻¹)	Tasa de ingestión (TI) (µgC ind. ⁻¹ d ⁻¹)	Contenido de carbono (CC) (µgC ind. ⁻¹)	Porcentaje (%) de la TI respecto al CC.
Grandes (eufáusidos de aprox. 17 mm)	0,44 (0,24)	77,8 (71,2)	4,507 (673)	1,7
Medianos (cop. calanoídeos entre 2 y 2,5 mm)	0,58 (0,1)	7,1 (4,4)	77 (6)	9,2
Pequeños (cop. calanoídeos entre 0,8 y 1,8 mm)	0,50 (0,17)	4,4 (1,7)	17,8 (1,3)	24,7
(B) Clase de tamaño	Tasa de evacuación (h ⁻¹)	Tasa de ingestión (TI) (µgC ind. ⁻¹ d ⁻¹)	Contenido de carbono (CC) (µgC ind. ⁻¹)	Porcentaje (%) de la TI respecto al CC.
Grandes (eufáusidos de aprox. 17 mm)	0,44 (0,24)	155,6 (142,4)	4,507 (673)	3,4
Medianos (cop. calanoídeos entre 2 y 2,5 mm)	0,58 (0,1)	14,2 (8,8)	77 (6)	18,4
Pequeños (cop. calanoídeos entre 0,8 y 1,8 mm)	0,50 (0,17)	8,8 (3,4)	17,8 (1,3)	49,4

Bacterias

Abundancia y biomasa bacterianas (AB y COB): Durante enero de 1997, la densidad promedio del bacterioplancton fue de (promedio \pm d.e.) $3,4 \pm 2,4 \cdot 10^8$ céls. l^{-1} , o $6,8 \pm 4,7 \mu\text{gC } l^{-1}$ en términos de carbono. Los valores equivalentes para el mes de julio de 1997 fueron $1,2 \pm 1,1 \cdot 10^8$ céls. l^{-1} , o $2,4 \pm 2,3 \mu\text{gC } l^{-1}$ (Tabla 5). La distribución vertical del bacterioplancton mostró una disminución desde la superficie hacia los 150 m de profundidad (Fig.7).

Durante enero, la AB integradas (0-150 m) fueron, en promedio, mayor que las registradas durante julio (Mann-Whitney U test=124, $p < 0.001$). Entre grillas sólo se observaron diferencias significativas durante julio, siendo mayor la grilla 1 (U=7, $p=0.000011$). Espacialmente la bacterias se encontraron más concentradas cerca de la costa, particularmente frente a la Península de Mejillones, y disminuyendo hacia la zona oceánica. Las diferencias al comparar las concentraciones de bacterias en las estaciones a distancias mayores y menores a 15

millas náuticas desde la costa fueron significativas tanto para el crucero de enero (U=55, $p=0,007$) como de julio (U=64, $p=0,042$) (Fig. 8).

La PSB de la zona fótica fue más alta y variable en enero que en julio (U=25, $p=0,0008$), con un promedio de $0,41 \pm 0,28 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ durante enero y $0,18 \pm 0,05 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ durante julio (Tabla 6), lo que equivale a un 33 y 14% de la PP en ambos períodos. Los cambios observados en la PSB fueron acompañados por una significativa profundización de la capa fótica, la que aumentó de 63 ± 11 m en enero, a 120 ± 24 en julio. Entre grillas, en cada período de estudio, no se detectaron diferencias significativas en la PSB así como tampoco en las tasas de recambio, las que fueron de alrededor de 1 día en ambos períodos (Tabla 6). Sin embargo, el porcentaje de la PSB respecto al carbono fijado (PP), fue mayor en enero ($25,2 \pm 17,4\%$) que en julio ($8,1 \pm 0,002\%$). Se estimó que asumiendo una eficiencia de asimilación de 40%, las bacterias utilizarían aproximadamente un 65% de la PP en enero y 28% en julio 1997.

TABLA 5

Abundancia bacteriana total en las grillas 1 y 2 (cruceros 1 y 2) realizados en enero y julio de 1997. Los valores indican abundancia integrada en el estrato 0-150 m (céls $\cdot \text{m}^{-2}$) y la concentración promedio (céls $\cdot l^{-1}$). DE =desviación estándar. n = número de muestras

Total bacteria abundance in the grids 1 and 2 (legs 1 and 2) conducted during January and July 1997. Data shows integrated abundance in the stratum 0-150 m (cels $\cdot \text{m}^{-2}$) and average concentration (cels $\cdot l^{-1}$). DE = standard deviation. n = number of samples

Abundancia	Total enero 1997	Grilla 1	Grilla 2	Total julio 1997	Grilla 1	Grilla 2
(céls $\cdot \text{m}^{-2}$)						
\bar{X}	$3,77 \cdot 10^{13}$	$3,69 \cdot 10^{13}$	$3,83 \cdot 10^{13}$	$1,71 \cdot 10^{13}$	$2,24 \cdot 10^{13}$	$6,44 \cdot 10^{12}$
DE	$1,34 \cdot 10^{13}$	$1,50 \cdot 10^{13}$	$1,21 \cdot 10^{13}$	$1,34 \cdot 10^{13}$	$1,04 \cdot 10^{13}$	$3,74 \cdot 10^{12}$
n	33	16	17	35	18	17
(céls l^{-1})						
\bar{X}	$3,38 \cdot 10^8$	$3,27 \cdot 10^8$	$3,52 \cdot 10^8$	$1,21 \cdot 10^8$	$1,87 \cdot 10^8$	$5,22 \cdot 10^7$
DE	$2,38 \cdot 10^8$	$1,89 \cdot 10^8$	$2,72 \cdot 10^8$	$1,14 \cdot 10^8$	$1,21 \cdot 10^8$	$4,13 \cdot 10^7$
n	362	175	187	357	184	173

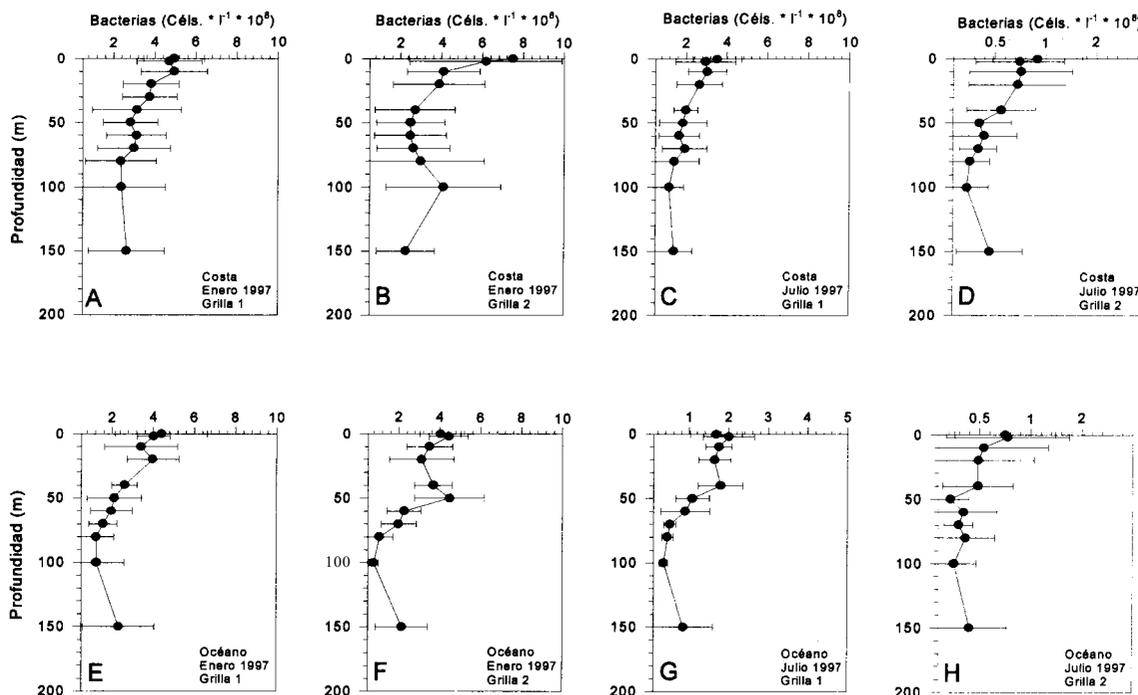


Fig. 7: Distribución vertical de bacterioplancton (céls. $l^{-1} \cdot 10^8$) en estaciones costeras (A-D) y oceánicas (E-H) durante enero de 1997 (A, B, E y F) y julio de 1997 (C, D, G y H) en las estaciones de la grilla 1 (A, C, E y G) y la grilla 2 (B, D, F y H). Cada punto indica el promedio y desviación estándar (barra horizontal).

Vertical distribution of bacterioplankton (cells. $l^{-1} \cdot 10^8$) at coastal (A-D) and oceanic (E-H) stations during January 1997 (A, B, E and F) and July 1997 (C, D, G and H) at stations sampled along grid 1 (A, C, E and G) and grid 2 (B, D, F and H). Each point indicate average and standard deviation (horizontal bar).

Carbono orgánico disuelto (COD)

Los valores de COD superficiales fueron relativamente similares durante los cruces de enero (80-105 μM , $n=4$) y julio (80-110 μM , $n=5$). Bajo los 300 metros de profundidad las concentraciones de COD fueron poco variables (rango: 55-64 μM), mientras que los valores en los primeros 300 m de la columna de agua estuvieron en un rango mayor (52-104 μM) (Fig. 9).

Presión parcial de CO_2 (pCO_2)

En general, la pCO_2 en el agua de mar estuvo por sobre 350 μatm en el área de estudio, tanto durante enero como en julio de 1997, y por tanto, se comportó como una fuente de carbono hacia la atmósfera. Sin embargo, durante los registros de pCO_2 en enero de 1997, se encontraron estaciones

costeras (Estaciones 1, 2, 3, 12 y 14), donde la pCO_2 estuvo por debajo de 325 μatm (Fig. 10a). En estas mismas estaciones fue donde se registraron las más altas concentraciones de $cl-a$, (>120 $mg m^{-2}$) (Fig. 10b).

Respiración

Las tasas de respiración promedio de la comunidad microplanctónica (organismos <200 μm) estimadas mediante el método Winkler para el período pre-ENSO (enero 1997) fue de $3,24 \pm 4,4$ $mmol O_2 l^{-1} d^{-1}$, en general mayor al promedio estimado durante El Niño (julio 1997; $0,1 \pm 1,0$ $mmol O_2 l^{-1} d^{-1}$) (Eissler & Quiñones 1998).

La respiración integrada de la columna de agua (0-50 m), presentó diferencias significativas ($p < 0,001$) entre los períodos estudiados con un promedio de 2 034,3 y 705,1 $mgC m^{-2} d^{-1}$ para enero y julio 1997, respec-

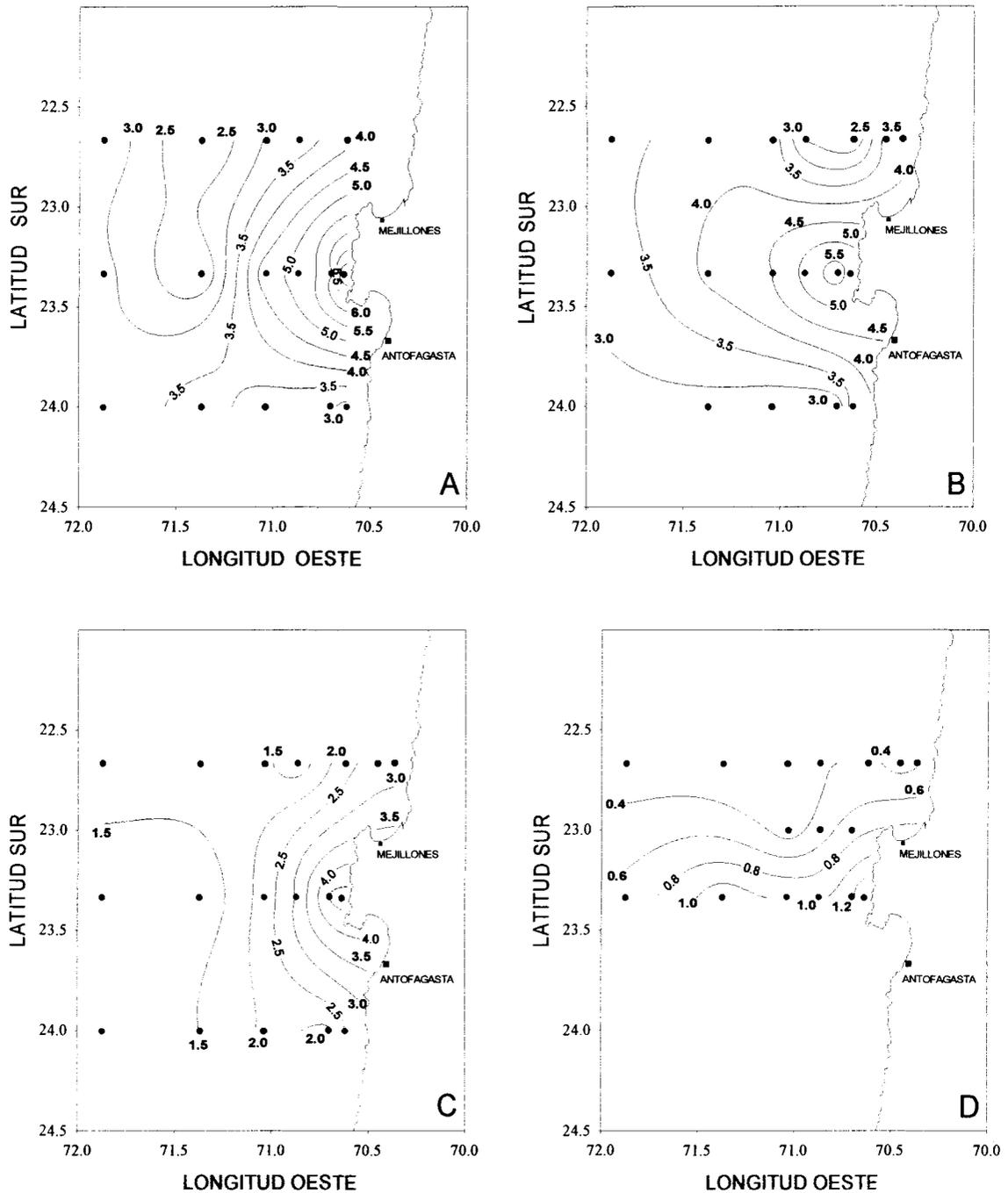


Fig. 8: Distribución horizontal de bacterias integradas en los primeros 150 m de la columna de agua ($\text{célts} \cdot \text{m}^{-2} \cdot 10^{13}$) en las estaciones dispuestas en la grilla 1 (A) y grilla 2 (B) de enero de 1997 y la grilla 1 (C) y grilla 2 (D) de julio de 1997.

Bacteria integrated distribution in the upper 150 m water column ($\text{célts} \cdot \text{m}^{-2} \cdot 10^{13}$) at the stations located along the grid 1 (A) and grid 2 (B) during January 1997 and along the grid 1 (C) and grid 2 (D) during July 1997.

tivamente (Tabla 7). Al comparar los niveles de respiración integrados en estaciones dentro y fuera de la zona de surgencia du-

rante enero 1997, y en un gradiente costa/océano, durante enero y julio de 1997, no se encontraron diferencias significativas

TABLA 6

Producción bacteriana secundaria (PBS) durante enero y julio de 1997. Valores integrados para la zona fótica. Zf=profundidad de la capa fótica (m). PBS=producción bacteriana secundaria ($\text{gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$). T.R.=Tasa de recambio (en días). %PP=PBS como porcentaje de la producción primaria. \bar{X} = promedio, DE=desviación estándar, n=número de muestras.

Bacteria secondary production (PBS) during January and July 1997. Values are integrated estimations for the photic zone. Zf=photic zone depth (m). PBS=bacteria secondary production ($\text{gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$). T.R.=turnover rate (per day). %PP=PBS as percentage of primary production. \bar{X} =average, DE=standard deviation, n=number of samples.

Producción	Enero 1997				Julio 1997			
	Zf (m)	PBS ($\text{gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	T. R. (d)	% PP	Zf (m)	PBS ($\text{gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	T. R. (d)	% PP
\bar{X}	63	0,405	1,4	25,2	120,6	0,183	0,8	8,1
DE	11	0,279	0,8	17,3	24,3	0,052	0,4	0,002
n	7	15	15	8	5	13	12	6

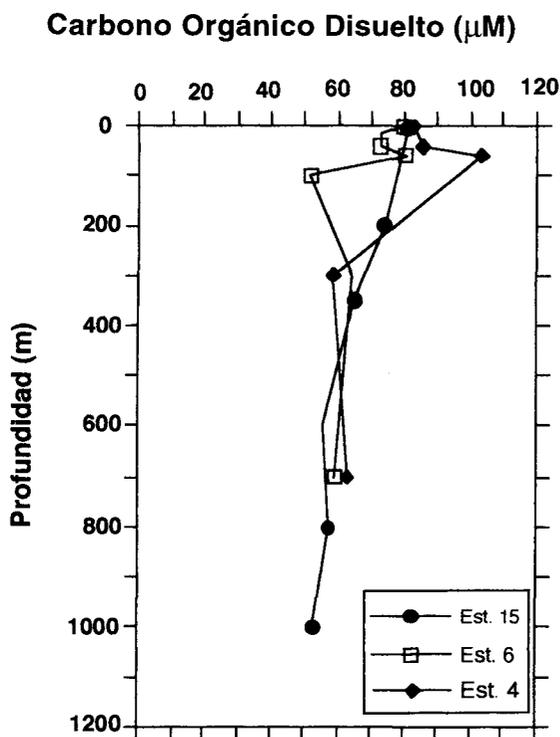


Fig. 9: Distribución vertical de carbono orgánico disuelto (μM) en las estaciones 6 y 4 durante enero de 1997 y en la estación 15 durante julio de 1997.

Vertical distribution of dissolved organic carbon (μM) at stations 6 and 4 during January 1997, and station 15 during July 1997.

($p=0,6$; Eissler & Quiñones 1998). Se observó una correlación positiva entre la respiración microplanctónica y las variables temperatura ($r=0,76$, $p<0,001$, enero 1997; $r=0,63$, $p<0,001$, julio 1997) y oxígeno disuelto ($r=0,78$, $p<0,001$, enero 1997; $r=0,25$, $p<0,01$, julio 1997). También se encontró una correlación significativa entre respiración microplanctónica y fluorescencia durante el invierno ENSO ($r=0,72$, $p<0,001$).

Los resultados del análisis de ASTE mostraron que la actividad metabólica de la comunidad planctónica total (0,7 mm a 8 000 mm) fue significativamente mayor ($p<0,05$) durante el período pre-ENSO (enero 1997) en comparación con el período ENSO (julio 1997) (Tabla 8). Sin embargo, cuando se analizan el microplancton y el zooplancton (i.e. organismos >200 mm) de manera separada, se puede observar que (consistentemente con los experimentos de consumo de oxígeno) la ASTE microplanctónica fue significativamente mayor ($p<0,05$) durante el período pre-ENSO, pero no se encontraron diferencias significativas ($p=0,7$) en la ASTE del zooplancton entre los dos períodos estudiados (Quiñones & Eissler 1998).

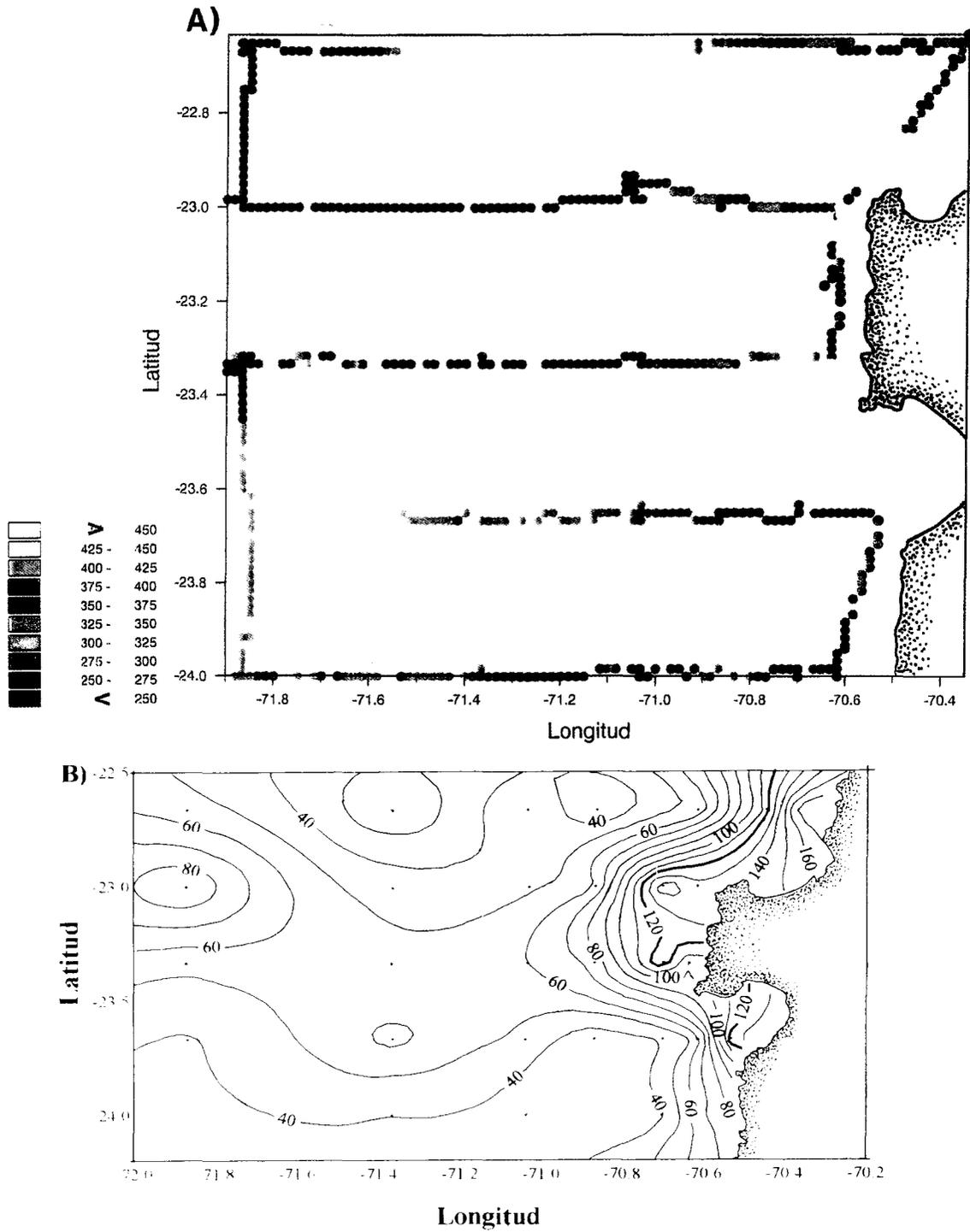


Fig. 10: (A) Mediciones continuas de pCO₂ en agua de mar a 2 m de profundidad durante la segunda grilla de enero de 1997 (datos en µatm). (B) Concentración integrada (0-100 m) de clorofila-a (mg m⁻²) durante la segunda grilla de enero de 1997.

(A) Continuous measurements of pCO₂ in seawater at 2 m depth during the second grid of January 1997 (data in µatm). (B) Integrated chlorophyll-a concentration (mg m⁻²) during the second grid of January 1997.

TABLA 7

Respiración integrada (0-50 m) promedio del microplancton en la zona de estudio, estimada mediante el método Winkler durante enero y julio de 1997. n = número de estaciones.

Average integrated respiration (0-50 m) of the microplankton in the study area, estimated by means of Winkler method during January and July 1997. n = number of stations.

Período	Respiración microplancton (mg C m ⁻² d ⁻¹)
Enero 1997	
\bar{X}	2034,3
DE	790,3
n	16
Julio 1997	
\bar{X}	705,1
DE	274,9
n	16

La distribución por tamaños de la respiración comunitaria (ASTE) no presentó diferencias significativas entre el período pre-El Niño (enero 1997) y El Niño (julio 1997), lo cual se evidenció en el hecho que las pendientes de los espectros metabólicos normalizados por tamaños no fue significa-

tivamente diferente ($p < 0,01$) entre ambos períodos (Quiñones & Eissler 1998). En el caso del zooplancton, tanto durante enero como julio 1997, las clases de tamaño correspondiente a 250-500 μm y 500-1000 μm presentaron, por lo general, las mayores tasas de metabolismo.

Nuestros resultados indican que las diferencias observadas entre período pre-ENSO (enero 1997) y ENSO (julio 1997) podrían deberse a una notoria disminución en la biomasa planctónica durante el evento El Niño (González et al. manuscrito). Por otra parte, la oxiclina juega un rol importante como barrera física para los niveles de respiración microplanctónica en la columna de agua.

Sedimentación

Se estimó que durante enero sedimentó un promedio de 152 y 69 mg C m⁻² d⁻¹ a 65 y 300 m de profundidad, respectivamente. Durante julio las tasas de sedimentación fueron menores: 93 y 35 mg C m⁻² d⁻¹ a 65 y 300 m de profundidad. Los pellet fecales contribuyeron mayormente (43%) a la sedimentación de COP registrado a 300 m de profundidad (González et al 1998a). Se demuestra que sólo una mínima fracción de los pellet de copépodos producidos en la

TABLA 8

Actividad del sistema transportador de electrones (ASTE) total, y de las fracciones microplanctónica y zooplanctónica. El término microplancton incluye todos los organismos entre 0,7 mm y 200 μm (dimensión lineal). Zooplancton se utiliza para definir todos los organismos entre 64 y 8 000 μm (dimensión lineal). El valor entre paréntesis indica la desviación estándar, n=10.

Activity of electron transport system (ASTE) corresponding to the microplankton, zooplankton and total fractions. Microplankton include organisms between 0.7 and 200 μm (lineal dimension). Zooplankton include organisms between 64 and 8 000 μm (lineal dimension). The values within parenthesis denotes standard deviation, n=10.

Período	Respiración microplancton (mg C m ⁻³ d ⁻¹)	Respiración zooplancton (mg C m ⁻³ d ⁻¹)	Respiración total (mg C m ⁻³ d ⁻¹)
Enero 1997	34,9 (26,7)	4,6 (6,4)	39,5 (30,1)
Julio 1997	13,9 (5,9)	3,4 (3,0)	17,3 (6,8)

TABLA 9

Tasas de sedimentación de carbono orgánico particulado (COP en $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$) estimadas en cuatro profundidades (65, 100, 200 y 300 m) durante enero y julio de 1997 en diferentes estaciones del área de estudio. DE= desviación estándar, n=3; n. d. = no hay datos.

Sedimentation rates of particulate organic carbon (POC in $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$) estimated at four depths (65, 100, 200 and 300 m) during January and July 1997 at different stations of the study area. DE = standard deviation, n=3; n. d. = no data.

A) Enero de 1997				
	Estación (fecha)			
Profundidad (m)	19 (16-18/1)	24 (20-21/1)	19 (26-27/1)	15 (28-31/1)
	\bar{X} DE	\bar{X} DE	\bar{X} DE	\bar{X} DE
65	141,6 (27,0)	176,4 (31,0)	125,1 (34,0)	166,8 (42,0)
100	96,6 (15,0)	137,5 (10,0)	46,5 (12,0)	108,7 (26,0)
200	46,8 (9,0)	133,9 (9,9)	28,1 (11,0)	78,9 (14,0)
300	n. d.	119,0 (13,0)	19,8 (8,0)	117,9 (23,0)
B) Julio de 1997				
	Estación (fecha)			
Profundidad (m)	19 (05-07/7)	15 (08-11/7)	13 (11-13/7)	200 nm (16-17/7)
	\bar{X} DE	\bar{X} DE	\bar{X} DE	\bar{X} DE
65	32,3 (3,5)	71,4 (13,1)	164,3 (10,3)	103,6 (35,6)
100	22,3 (0,4)	51,3 (0,2)	139,6 (24,0)	89,0 (2,9)
200	16,8 (0,2)	68,5 (5,2)	68,1 (4,6)	65,3 (15,3)
300	18,3 (6,2)	35,0 (1,0)	40,9 (11,6)	47,3 (0,6)

capa productiva (0.4 a 9%) son colectados en la trampa de sedimento a 300 m de profundidad, mientras que una significativa fracción (8 a 45%) de los pellet de eufáusidos fueron colectados a la misma profundidad (González et al. manuscrito). El flujo vertical total de COP medido usando trampas de sedimento a 300 m de profundidad fluctuó entre 3 y 8% de la PP (Tabla 9).

DISCUSION

Las mediciones realizadas durante este proyecto estarían enmarcadas en lo que se ha llamado un verano de transición a un evento El Niño (o pre-El Niño, enero 1997) y un invierno El Niño (julio 1997). Esto circunscribe la interpretación de los resultados a los períodos antes mencionados. Los efectos de El Niño 1997-98 comenzaron a registrarse en una anomalía térmica positiva a partir de marzo de 1997, sin embargo, ene-

ro 1997 puede ser considerado como de transición entre La Niña y El Niño, que se caracterizó por días muy despejados y una relajación de los vientos favorables a la surgencia (Rutllant com. pers.). Como consecuencia de lo anterior, ocurrió también una disminución anómala de la frecuencia y magnitud de eventos de surgencia en el área de estudio. A partir de imágenes satelitales de temperatura superficial del mar (IGOSS, imagen NOAA), se pudo apreciar que durante el muestreo de julio, la anomalía térmica positiva fue de aproximadamente 3-4 °C (González et al. 1998a).

ASPECTOS BIOLOGICOS GENERALES

En la Tabla 10 se entrega la información promedio de tasas biológicas estimadas y de diferentes compartimientos o variables (medidas como standing stocks: biomásas o concentraciones) para los dos períodos

TABLA 10

Valores promedio para diferentes tasas metabólicas y standing stocks (biomasas y/o concentraciones) de variables para la zona costera (estaciones 1-3, 11-16, 23-28) y oceánica (estaciones 4-11, 17-22, 29-31) frente a Antofagasta durante enero y julio de 1997. Los datos de tasas están en $\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (integrados para la zona fótica) y los de standing stocks en mg C m^{-2} , excepto biomasa de zooplancton ($\text{mg peso seco m}^{-2}$).

Average values for different metabolic rates and standing stocks (biomass or concentrations) of variables for the coastal (stations 1-3, 11-16, 23-28) and oceanic (stations 4-11, 17-22, 29-31) zones off Antofagasta during January and July 1997. Data integrated for the photic zone expressed in $\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (rates) and mg C m^{-2} (standing stocks, except zooplankton biomass in $\text{mg dry weight m}^{-2}$).

Variable	Enero 1997		Julio 1997	
	Costa	Océano	Costa	Océano
A) Tasas				
Producción Primaria	3 170	824	2 027	1 561
Prod. Bacteriana Secund.	589	282	230	179
Respiración microplancton	2 289	1 851	737	604
Pastoreo zoopl. quitinoso	159	111	79	42
Pastoreo <i>Salpa fusiformis</i>	21	230	0	0
Sedimentación COP	1123	72	104	41
B) Standing Stocks				
Clorofila- <i>a</i>	125	42	65	38
COP	12 100	10 100	10 500	9 600
Prof. Zona Fótica (m)	42	75	102	160
COD	51 800	83 400	111 300	n.d.
pCO ₂ (i,jatm)	386	395	470	383
Biomasa bacterias	403	433	161	127
Biomasa zooplancton	899	n.d.	367	643

muestreados, y para la zona costera y oceánica de Antofagasta. Al analizar los compartimientos o variables se aprecia una disminución de las concentraciones de *chl-a*, biomasa bacteriana, biomasa de zooplancton durante el período de julio (El Niño). Por otro lado, las concentraciones de COP no difieren significativamente en ambos períodos muestreados y las concentraciones de COD en la zona costera fueron mayores en julio que en enero. Las tasas biológicas estimadas indican que durante julio 1997 la producción primaria en la zona costera fue menor que en enero, sin embargo lo contrario ocurrió en la zona oceánica. La mayoría de las tasas estimadas indican una mayor actividad biológica en el período de verano (i. e. producción secundaria bacteriana, res-

piración del microplancton y pastoreo del zooplancton). Estimaciones de PP superficial realizadas en Bahía de Mejillones (Marín et al. 1993) muestran un rango relativamente alto durante la fase activa de surgencia (octubre 1991: 2,6 - 15,9 $\text{mg m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) en relación al rango obtenido durante este estudio en enero (0,5 - 35,8 $\text{mg m}^{-3} \text{ h}^{-1}$, promedio 6,4 $\text{mg m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) y julio (0,4 - 10,7 $\text{mg m}^{-3} \text{ h}^{-1}$, promedio 3,4 $\text{mg m}^{-3} \text{ h}^{-1}$). Por otro lado, la PP diaria durante enero y julio de 1997 son comparables a la reportada por Calienes et al. (1985) en las costas del Perú (2°-18°S) para períodos normales y mayores al rango encontrado por Montecino et al. (1996) para el área de surgencia de Coquimbo (30°S) durante 1992-94. A un nivel de mesoescala, nuestros resultados de PP in-

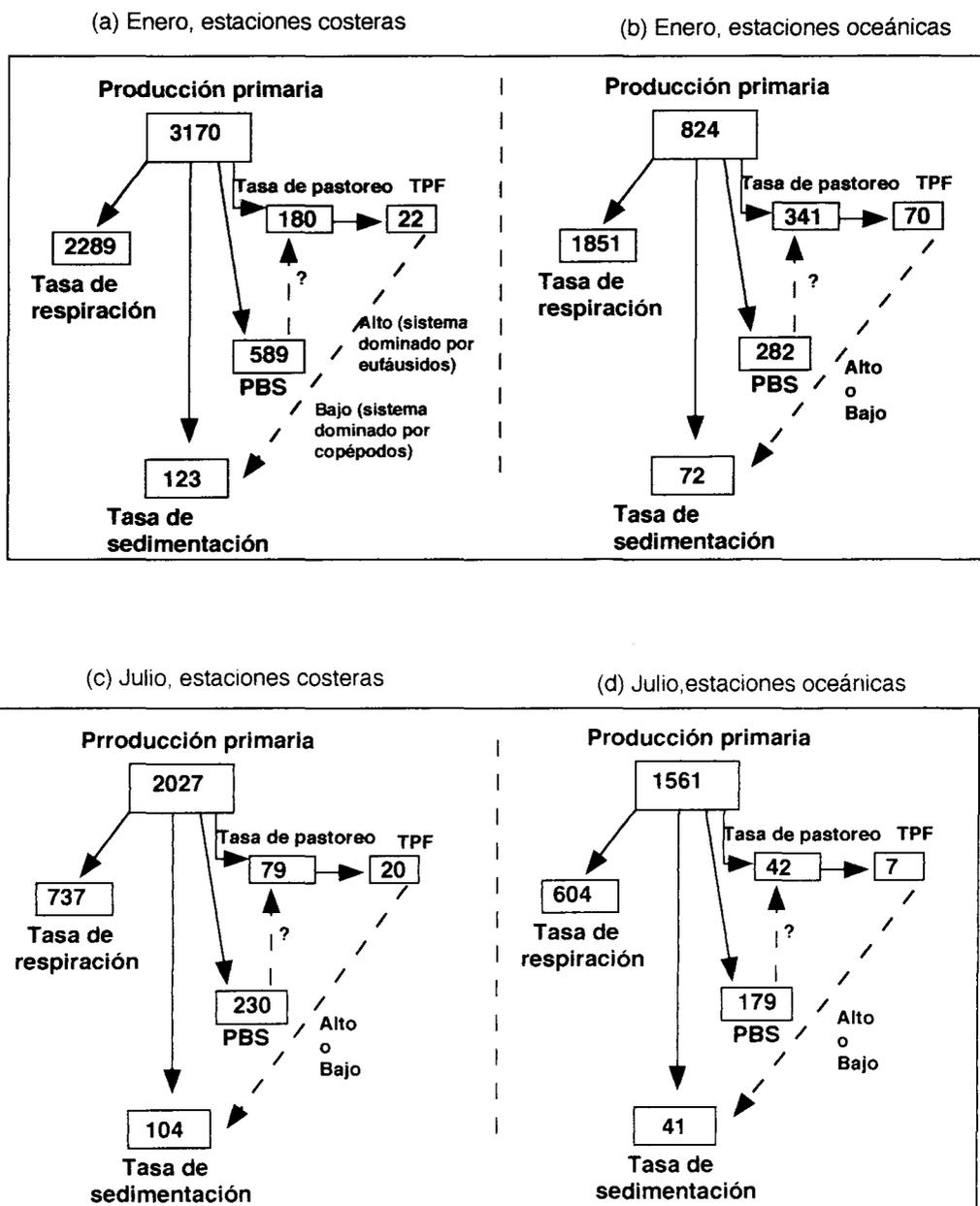


Fig. 11: Valores promedio de las tasas biológicas estimadas y el posible destino de la producción primaria en el área de estudio. Datos integrados en la capa fótica ($\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$), para enero y julio de 1997, tanto en la zona costera como oceánica. PBS=producción bacteriana secundaria. TPF=tasa de producción de pellet fecales por el zooplancton quitinoso.

Las líneas continuas indican estimaciones de tasas realizadas durante este estudio. Las líneas segmentadas sugieren posibles vías importantes de flujo de carbono: Entre PBS y tasa de pastoreo de zooplancton indica el posible traspaso de carbono de bacterias a zooplancton a través del anillo microbiano. Entre TPF y tasa de sedimentación sugiere el grado de acoplamiento pelágico bentónico mediado por material fecal, el cual sería alto cuando el zooplancton está dominado por eufáusidos y bajo cuando está dominado por copépodos.

Average values of estimated biological rates and the possible fate of the primary production in the study area. Values integrated for the photic zone ($\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$), during January and July 1997, for both the coastal and oceanic zones. PBS=bacteria secondary production. TPF=faecal pellet production rate of chitinous zooplankton. Continuous lines indicate values of rates estimated during the present study. Dashed lines suggest possible important pathways of carbon flux: Between PBS and zooplankton grazing rate indicate the possible carbon flux from bacteria to zooplankton mediated by the microbial loop. Between TPF and sedimentation rate suggest the pelagic-benthic coupling mediated by faecal material, which might be high in euphausiid-dominated zooplankton-, and low in copepod-dominated zooplankton systems.

tegrada para el área de estudio no sugieren un marcado efecto negativo de El Niño sobre la PP (Pizarro et al., datos no publicados).

La información ha sido ordenada en un diagrama de cajas de carbono ($\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$) que se presenta en la Figura 11 y que supone que el único aporte estimado (medido) de materia orgánica al sistema ocurre a través de la fotosíntesis. Como una primera aproximación, podemos pensar en un modelo de sistema cerrado en equilibrio (lo que a priori sabemos que no es necesariamente cierto), en este modelo se supone que la producción secundaria podría eventualmente sobrepasar la producción primaria, por cuanto una misma molécula de carbono podría, por ejemplo, ser usada varias veces en una cascada trófica, o mediante la utilización de detritus (fecas). Sin embargo, el "límite" a la producción secundaria sería que la respiración de la comunidad no podría exceder a la producción primaria (Strayer 1988, Fuhrman 1992). Nuestros resultados indican que la producción primaria tiene un excedente por sobre los "gastos energéticos" en la zona costera durante enero y en las zonas costera y oceánica en julio. Durante enero, la baja producción de la zona oceánica no alcanzaría a cubrir los requerimientos energéticos de los organismos. Obviamente, este sistema necesita recibir un subsidio de materia orgánica (tanto particulada y/o disuelta) desde otra(s) fuente(s). Un mecanismo para subsidiar la zona oceánica en enero lo constituyen los filamentos generados en la costa (Fig. 2). Estos filamentos han sido recurrentes en el análisis de información satelital de temperatura superficial (González et al. manuscrito), sin embargo, poco se conoce de su dinámica física y de las adaptaciones de organismos planctónicos a esta dinámica. Se sugiere que estudios de terreno que incluyan mediciones simultáneas dentro y fuera de estos filamentos, conjuntamente con información satelital, se requieren para estudiar su rol en la exportación de fitoplancton, zooplancton, y otras fuentes de COP y de COD desde la zona costera hasta la

oceánica. Similar mecanismo de subsidio desde la costa hacia mar afuera ha sido descrito en las costas del Perú (Walsh 1981), Bahía de Monterrey (Pilskaln et al. 1996) y la Corriente de California (Mackas et al. 1991). Además, en sistemas de surgencia, la advección lateral es un importante agente exportador de COD que fertiliza las aguas adyacentes (Bacastow & Maier-Reimer 1991, Peltzer & Hayward 1996).

Durante julio 1997 el sistema en general fue más "homogéneo" (i. e. las diferencias costa-océano en las tasas metabólicas no son tan marcadas), y esto podría deberse a la presencia de El Niño.

La actividad bacteriana (producción bacteriana secundaria) fue, en general, de mayor magnitud a la actividad de pastoreo del zooplancton quitinoso (copépodos + eufáusidos) (Tabla 10). Esto sugiere que el anillo microbiano tuvo un importante rol en los flujos de carbono durante los períodos de muestreo. La producción primaria fue explicada mayoritariamente por la actividad del pico- y nanofitoplancton ($<23 \mu\text{m}$). Estas observaciones le dan una mayor importancia a los pequeños organismos en el flujo de carbono en el área de estudio, lo cual se refleja en las pendientes negativas de los espectros metabólicos por tamaños en el área de estudio (Quiñones & Eissler 1998). Este fue un resultado esperado en la zona oceánica, pero fue sorprendente que en ocasiones, especialmente durante julio, la dominancia de los pequeños autótrofos también se registrara en la zona costera. Esto, porque a pesar de estar reconocido que los organismos de pequeño tamaño están siempre presentes y que sus fluctuaciones son de menor magnitud que la de los organismos de mayor tamaño (Smetacek et al. 1990, Kiørboe 1993), en las zonas costeras que han sido descritas como "áreas de surgencia", se esperaría una mayor proliferación de diatomeas de gran tamaño, que enmascaren la actividad del anillo microbiano por períodos acoplados a las fluctuaciones de las surgencias. Es probable que en muchos casos los eventos de surgencia

detectados no tuvieran un efecto “fertilizador” de la capa fótica, especialmente durante la etapa El Niño (julio 1997), donde las aguas ecuatoriales subsuperficiales (AESS) estuvieron ubicadas por debajo de 200 m de profundidad (Fig. 4). Mientras que en enero, cuando las AESS estaban cerca de la superficie (Fig. 4), el bombeo de Ekman generado por vientos de moderada intensidad sólo pudo esporádicamente provocar el afloramiento de AESS en superficie.

Estudios realizados en el Pacífico ecuatorial y en el sistema de surgencia del margen oriental del Pacífico Norte y Sur han indicado una disminución y cambios de la comunidad fitoplanctónica debido al efecto del fenómeno de El Niño, incluyendo disminución de la productividad primaria y biomasa (Barber & Chávez 1983, Fiedler et al. 1992, Murray et al. 1994, Barber et al. 1996), cambios en la estructura de tamaños de la comunidad fitoplanctónica (Bidigare & Ondrusek 1996) y cambios en la composición taxonómica (Avaria & Muñoz, 1987; Reid et al. 1985).

Al parecer un cambio sostenido y que podría estar asociado a El Niño es un corrimiento del espectro de tamaño del zooplancton quitinoso hacia tallas más pequeñas. Esto estaría en concordancia con reportes que indican que una drástica reducción en el tamaño corporal de copépodos ocurriría durante el calentamiento típico producido por El Niño 1991-92 (Escribano & Rodríguez 1995). Igualmente, al menos durante enero, una gran abundancia de zooplancton gelatinoso (sifonóforos, medusas, apendicularias, salpas, dolóolidos) estuvo presente en el área de estudio. El rol trófico y estructurador de comunidades pelágicas de estos organismos ha sido pobremente estudiado en las costas del SCH, del mismo modo que su posible importancia como organismos indicadores de eventos El Niño. Durante enero 1997, una sola especie de salpa, *Salpa fusiformis*, fue capaz de consumir entre 0 y 60% de la PP, con un promedio de 16% (la gran variabilidad en las tasas de consumo se deben a que estos organismos forman densas agrupa-

ciones). Esto es muy significativo si consideramos que todo el zooplancton quitinoso agrupado utilizó una fracción menor de la PP que fluctuó entre 4 y 33% (promedio 14%). Estas diferencias podrían ser aun mayores en datos no corregidos por pérdida de pigmentos a compuestos incoloros en copépodos. Para esta comparación se asumió que un 100% de los pigmentos ingeridos son transformados a compuestos incoloros no fluorescentes (Stevens & Head 1998).

Observaciones de microscopía de pellet fecales de copépodos y eufáusidos demostraron (por transparencia a través de la membrana peritrófica) la presencia de abundantes lóricas de tintínidos y restos de exoesqueletos de crustáceos, lo que indica que estos individuos utilizan, además de fitoplancton, otras fuentes de alimento como detritus, micro- y mesozooplancton (González et al. manuscrito).

El promedio de biomasa de zooplancton (peso seco promedio en los primeros 150 m de la columna de agua) en las estaciones costeras disminuyó un orden de magnitud desde enero 1997 ($21.4 \text{ mg PS m}^{-3}$) a julio 1997 (4 mg PS m^{-3}). Similarmente, las tasas de respiración de la comunidad microplanctónica disminuyeron desde $2\,034.3$ a $705.1 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en similares períodos. Esto hizo suponer un fuerte efecto de El Niño sobre el zooplancton en estas zonas, sin embargo, durante enero de 1998 la biomasa zooplanctónica ($24.6 \text{ mg PS m}^{-3}$) y las tasas de respiración del microplancton ($1\,694.6 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) alcanzaron en la costa valores similares a los de enero 1997 o “pre-El Niño”. Es muy difícil separar los efectos de estacionalidad con los de El Niño, por lo que probablemente una combinación de estos dos factores explicarían los cambios observados. La ASTE del zooplancton no mostró diferencias significativas entre enero y julio de 1997 y esto se puede explicar por el marcado cambio observado en la composición de la comunidad zooplanctónica desde una dominancia de zooplancton gelatinoso en enero de 1997 a zooplancton quitinoso en julio de 1997.

Estaciones costeras cercanas a las bahías fueron las que presentaron las mayores concentraciones de *chl-a* registradas, por ejemplo la estación 1 presentó valores de hasta 9 mg *chl-a* m⁻³ a 2 m de profundidad (lo que integrado a la capa fótica sería > 160 mg m⁻²) durante enero (Fig. 10b). Estas áreas que presentaron esporádicamente una alta acumulación de pigmentos coincidieron con las estaciones en las que la pCO₂ en el agua fue menor que en la atmósfera (aproximadamente 355 μ atm) (Fig. 10). Durante este estudio, que contempló períodos pre-El Niño y El Niño, la secuestración de carbono hacia capas profundas del océano consideró sólo una mínima parte de la PP (3 a 8%), lo que sugiere que el sistema estudiado tiene un eficiente reciclamiento (ya sea por pastoreo del zooplancton o por actividad microbiana) de la materia orgánica generada durante enero y julio de 1997, similar a lo que ocurre en sistemas oceánicos oligotróficos (Doney 1997).

Durante este estudio, el COP estuvo principalmente representado por material fecal, a diferencia de otras áreas u otros períodos donde la sedimentación de COP ocurre principalmente a través de agregados de fito-detritus (nieve marina) (ver Smetacek 1985). El transporte activo y pasivo de material biogénico particulado y disuelto a zonas profundas del océano es lo que a veces se ha denominado "bomba biológica". Desafortunadamente, no se instalaron trampas de sedimentos en las estaciones en que el pCO₂ en el agua fue <355 μ atm, lo que habría aportado mayor información para la validación de esta hipótesis. Cuando este transporte al océano profundo es alto, puede reducir la pCO₂ en la superficie del océano e inducir un flujo neto de CO₂ desde la atmósfera al océano. El carbono depositado en la zona profunda (a diferencia del carbono superficial que puede ser reciclado y entrar nuevamente en equilibrio con la atmósfera) es retirado del equilibrio océano-atmósfera al entrar en un ciclo en escala de tiempo de milenios.

En general se sugiere que el flujo vertical promedio de COP, y en particular el

contenido en material fecal, resulta de una combinación de tres factores: (1) La composición del zooplancton en el área de estudio; cuando el grupo dominante son los copépodos calanoídeos, solamente entre un 0.4 y 9% de los pellet producidos en la zona fótica son exportados hasta 300 m de profundidad. Por el contrario, cuando el grupo dominante son los eufáusidos, una significativa fracción (8 a 45%) del material fecal producido se colectó a 300 m. (González et al. manuscrito) (2) Una relativamente alta abundancia de copépodos ciclopoídeos de los generos *Oncaea*, *Corycaeus* y *Oithona*, los cuales han sido reportados como consumiendo agregados de fito-detritus (Lampitt 1996) y pellet fecales producidos por copépodos calanoídeos (González & Smetacek 1994), lo que sugiere que estos animales podrían actuar como filtros naturales a la sedimentación de COP. (3) La composición y abundancia del fitoplancton y microzooplancton, que constituyen las fuentes potenciales de alimento para el metazooplancton (González et al. manuscrito).

El proyecto realizado indica que eventos de macroescala como El Niño produjeron importantes alteraciones biológicas, físicas y químicas en el sistema de surgencias frente a la Península de Mejillones. La relevancia y complejidad de diferentes vías (respiración, pastoreo, sedimentación, advección, etc.) en la estimación del flujo de carbono en este sistema de borde oriental enfatizan la necesidad de estudios multidisciplinarios para poder estudiar procesos biogeoquímicos.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestros sinceros agradecimientos al capitán y tripulación del B/C "Abate Molina" por su profesional cooperación en los trabajos de terreno. Los siguientes colaboradores: L Castro, N Lefèvre, A Kusch, V Muñoz, P Mejías, G Asencio, L Rodríguez, Y Eissler, C Vera, R González, V Ortiz, F Pagès, S Hormazábal,

M Gutiérrez, B Jacob, P Montero, J Torres y J. Henríquez, estuvieron involucrados en diversos aspectos del trabajo en terreno o laboratorio en el marco de este proyecto, por lo que agradecemos su entusiasta y vital cooperación. Trabajo financiado por el proyecto Fondecyt N° 5960002-1996 del Programa Sectorial Biomas y Climas Terrestres y Marinos del Norte de Chile. El Programa FONDAP de Oceanografía y Biología Marina financió un crucero extra realizado en enero de 1998.

LITERATURA CITADA

- ALHEIT J & PA BERNAL (1993) Effects of physical and biological changes on the biomass yield of the Humboldt Current System 53-68. En: Large Marine Ecosystems. Sherman K, LM Alexander & B D Gold (eds.) American Association for the Advancement of Science Press, Washington D C.
- ARISTEGUI J & MF MONTERO (1995) The relationship between community respiration and ETS activity in the ocean. *Journal of Plankton Research* 17: 1563-1571.
- AVARIA S & P MUÑOZ (1987) Effects of the 1982-1983 El Niño on the marine phytoplankton off Northern Chile. *Journal of Geophysical Research* 92: 14,369-14,382.
- AZAM F (1998) Microbial control of oceanic carbon flux: The plot thickens. *Science* 280: 694-696.
- BACASTOW R & E MAIER-REIMER (1991) Dissolved organic carbon in modeling oceanic new production. *Global Biogeochemical Cycles* 5: 71-85.
- BARBER RT & FP CHAVEZ (1983) Biological consequences of El Niño. *Science* 222: 1203-1210.
- BARBER RT, MP SANDERSON, S LINDLEY, F CHAI, J NEWTON, C TRESS, D FOLEY & F CHAVEZ (1996) Primary productivity and its regulations in the equatorial Pacific during and following the 1991-1992 El Niño. *Deep-Sea Research* 43: 933-969.
- BIDIGARE RR & ME ONDRUSEL (1996) Spatial and temporal variability of phytoplankton pigment distribution in the central equatorial Pacific Ocean. *Deep-Sea Research* 43: 809-833.
- CALIENES R, O GUILLEN & N LOSTAUNAN (1985) Variabilidad espacio temporal de clorofila, productividad primaria y nutrientes frente a la costa peruana. *Boletín Instituto del Mar del Perú* 10: 1-44.
- COLE JJ, S FINDLAY & ML PACE (1988) Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Marine Ecology Progress Series* 43: 1-10.
- COOPER D J, AJ WATSON & RD LING (1998) The seasonal cycle of pCO₂ along a North Atlantic shipping route (UK to Jamaica). *Marine Chemistry* (in press).
- DANERI G, VA TRONCOSO, S SPITZY, B JACOB & P MONTERO (1998) Dissolved organic carbon and bacterial production measurements in the eastern boundary current system off Chile. Enviado a *Deep-Sea Research*.
- DONEY SC (1997) The ocean's productive deserts. *Nature* 389: 905-906.
- ESCRIBANO R & L RODRÍGUEZ (1995) Seasonal size variation and growth of *Calanus chilensis* Brodsky in northern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 373-382.
- EISSLER Y & RA QUIÑONES (1998) Microplanktonic respiration off Antofagasta (Northern, Chile) during non-ENSO and ENSO conditions (1997-98). Enviado a *Journal of Plankton Research*.
- FIEDLER P, F CHAVEZ, D BEHRINGER & S REILLY (1992) Physical and biological effects of Los Niños in the eastern tropical Pacific, 1986-1989. *Deep-Sea Research* 39: 199-219.
- FUHRMAN JA (1992) Bacterioplankton roles in cycling of organic matter: The microbial food web. En: Falkowski PG & AD Woodhed (eds) *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*: 361-383. Plenum Press, New York.
- FUHRMAN JA & F AZAM (1982) Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: Evaluation and field results. *Marine Biology* 66: 109-120.
- GIORGIO DEL PA, JJ COLE & A CIMBLERIS (1987) Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems. *Nature* 385: 148-151.
- GONZALEZ HE & V SMETACEK (1994) The possible role of the cyclopoid copepod *Oithona* in retarding vertical flux of zooplankton faecal material. *Marine Ecology Progress Series* 113: 233-246.
- GONZALEZ HE, S GONZÁLEZ & G-J BRUMMER (1994) Short-term sedimentation pattern of zooplankton, faeces and microplankton at a permanent station in the Bjørnafjorden (Norway) during April-May 1992. *Marine Ecology Progress Series* 105: 31-45.
- GUNDERSEN K (1991) Sampling precision and preservation of sediment trap material. In: Wassmann P, A-S Heiskanen & O Lindahl (eds.) Vol. 2: 6-35. *Sediment trap studies in the Nordic Countries*.
- HUYER A, RL SMITH & T PALUSZKIEWICZ (1987) Coastal upwelling of Peru during normal and El Niño times, 1981-1984. *Journal of Geophysical Research* 92: 14297-14307.
- KIØRBOE T (1993) Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. *Advances in Marine Biology* 29: 1-72.
- KNAP AH, AF MICHAELS, R DOW, R JHONSON, K GUNDERSEN, J SORENSEN, A CLOS, F HOWSE, M HAMMER, N BATES, A DOYLE & T WATERHOUSE (1993) U. S. Joint Global Flux Study, Bermuda Atlantic Time-Series Study. BATS Method Manual Version 3, 108 pp.
- LAMPITT R S (1996) Snow falls in the open ocean. En: Summerhayes CP & SA Thorpe (eds) *Oceanography: An Illustrated guide*. 96-112. Manson Publishing, Southampton.
- LAMPITT RS, E FAHRBACH, B SCHNEIDER, RR SCHNEIDER, SV SMITH, JR TOGGWEILER, AJ WATSON & B ZEIZSCHEL (1995). Group report: Does upwelling have a significant influence on the global carbon cycle?. En: Summerhayes C P, K-C Emeis, M V Angel, R L Smith & B Zeitzsche (eds) *Upwelling in the Ocean. Modern and Ancient Records*. 383-404. John Wiley & Sons Ltd, Oxford.
- LEE S & JA FUHRMAN (1987) Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Applied and Environmental Microbiology* 53: 1298-1303.
- LEFEVRE N A, A WATSON, J RUTLLANT & G DANERI (1998). CO₂ fluxes in the coastal upwelling off Chile in January and July 1997. Manuscripto enviado a *Journal of Geophysical Research*.

- MACKAS D & R BOHRER (1976) Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding pattern. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 25: 77-85.
- MACKAS D, L WASHBURN & S SMITH (1991) Zooplankton community pattern associated with a California Current cold filament. *Journal of Geophysical Research* 96: 14,781-14,797.
- MANN KH & JR N LAZIER (1991) Dynamics of marine ecosystems. Biological - physical interactions in the oceans. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 462 pp.
- MARIN V, L RODRIGUEZ, L VALLEJOS, J FUENTESECA & E OYARCE (1993) Efectos de la surgencia costera sobre la productividad primaria primaveral de bahía Mejillones del Sur (Antofagasta, Chile). *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 479-491.
- MONTECINO V, G PIZARRO & D QUIROZ (1996) Dinámica fitoplanctónica en el sistema de surgencia frente a Coquimbo (30°S) a través de la relación funcional entre fotosíntesis e irradiación (P-I). *Gayana Oceanologica* 4: 139-151.
- MURRAY J W, R T BARBER, M ROMAN, M BACON & R FEELY (1994) Physical and biological controls on carbon cycling in the equatorial Pacific. *Science* 266: 58-65.
- OWENS T G & F D KING (1975) The measurement of respiratory electron-transport-system activity in marine zooplankton. *Marine Biology* 30: 27-36.
- PACKARD T T (1985) Measurement of electron transport activity of microplankton. En: HW Jannasch & PJ LE B. Williams (eds) *Advances in Aquatic Microbiology*: 207-261. Academic Press, Oxford.
- PACKARD T T & PJ LE B WILLIAMS (1981) Rates of respiratory oxygen consumption and electron transport in sea surface seawater from the northwest Atlantic. *Oceanologica Acta* 4: 351-358.
- PELTZER ET & NA HAYWARD (1996) Spatial distribution and temporal variability of total organic carbon along 140°W in the equatorial Pacific Ocean, 1992. *Deep-Sea Research* 43: 1155-1180.
- PILSKALN C, J PADUAN, F CHAVEZ, R ANDERSON & W BERELSON (1996) Carbon export and regeneration in the coastal upwelling system of Monterey Bay, central California. *Journal of Marine Research* 54: 1149-1178.
- PORTER KG & YS FEIG (1980) The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnology and Oceanography* 31: 1010-1021.
- QUIÑONES RA & Y EISSLER (1998) The relationship between planktonic community respiration and size in the Humboldt Current System. *Enviado a Marine Ecology Progress Series*.
- REID FM, CB LANGE & MM WHITE (1985) Microplankton species assemblages at the Scripps Pier from March to November 1983 during the 1982-1984 El Niño event. *Botanica Marina*. 28: 443-452
- RELEXANS JC & H ETCHEBER (1985) La mesure de l'activité des systèmes transporteurs d'électrons (ETS) : Methodologie. Application au domaine estuarien. *Océanis* 11: 443-459.
- RUTLLANT J (1990) Natural desertification mechanisms along the arid west coast of South America. *Proceedings Conference on Sand Transport and Desertification in Arid Lands*. En: El-Baz F, I El-Tayed & M Hassan (Eds) Khartoum, Sudan, November 1985: 235-252. World Scientific Press.
- SHANNON LV (1985) The Benguela ecosystem Part I. Evolution of the Benguela, physical features and processes. *Oceanography and Marine Biology Annuals Review* 23: 105-182.
- SMETACEK V (1985) Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. *Marine Biology* 84: 239-251.
- SMETACEK V, R SCHAREK & E-M NÖTHIG (1990) Seasonal and regional variation in the pelagial and its relationship to the life history cycle of krill. En: Kerry KR & G Helpel (eds) *Antarctic Ecosystems: Ecological change and conservation*: 103-114. Springer, Berlin Heidelberg.
- SOBARZO M & D FIGUEROA (1998) The physical structure of a cold filament near Peninsula of Mejillones, Antofagasta, Chile, during January 1997. *Enviado a Journal of Geophysical Research*.
- STEELE J H (1974) The structure of marine ecosystems. Harvard University Press, Cambridge.
- STEEMAN NIELSEN E (1952) The use of radiocarbon (14C) for measuring organic production in the sea. *Journal du Conseil pour le Permanent International Exploration de la Mer* 18: 117-140.
- STEVENS CJ & E J H HEAD (1998) A model of chlorophyll-a destruction by *Calanus* spp. and implications for the estimation of ingestion rates using the gut fluorescence method. *Limnology and Oceanography* (in press).
- STRAYER D (1988) On the limits to secondary production. *Limnology and Oceanography* 33: 1217-1227.
- STRICKLAND JD & TR PARSONS (1972) *A Practical Handbook of Seawater analysis*. *Bulletin of Fisheries of the Research Board of Canada* 167: 1-310.
- STRUB P, M KOSRO & A HUYER (1991) The nature of the cold filaments in the California Current System. *Journal of Geophysical Research* 96: 14,743-14,768.
- US JGOFS (1993) *BATS Methods Manual Version 3*. Bermuda Atlantic Time Series Study. 103 pp.
- WALSH JJ (1981) A carbon budget for overfishing off Peru. *Nature* 290: 300-304.
- WICKS RJ & RD ROBERTS (1987) The extraction and purification of DNA labelled with (methyl-) Thymidine in aquatic bacterial production studies. *Journal of Plankton Research* 9: 1159-1166.
- WILLIAMS PJ LE B & NW JENKINSON (1982) A transportable microprocessor controlled precise Winkler titration suitable for field station and shipboard use. *Limnology and Oceanography* 27: 576-584.
- WYRTKI K (1975) El Niño: The dynamic response of the equatorial Pacific to atmospheric forcing. *Journal of Physical Oceanography* 5: 572-584.
- ZAR JH (1984) *Biostatistical analysis*. 2nd Ed, Prentice Hall, New Jersey.