

Inv. Pesq.	45 (1)	págs. 211-230	marzo 1981
------------	--------	---------------	------------

Biomasa fitoplanctónica y producción primaria en el Mediterráneo occidental, a principios de otoño *

MARTA ESTRADA

Instituto de Investigaciones Pesqueras de Barcelona.
Paseo Nacional, s/n. Barcelona-3.

Palabras clave: Fitoplancton, biomasa, clorofila, producción primaria, Mediterráneo occidental.

Key words: Phytoplankton, biomass, chlorophyll, primary production. Western Mediterranean.

RESUMEN: Durante la campaña oceanográfica «Mediterráneo I», llevada a cabo en octubre de 1976, en el Mediterráneo Occidental, se midieron los pigmentos fotosintéticos y la fijación de ^{14}C en una serie de estaciones localizadas entre 5° E y la costa española, desde el cabo de Creus al cabo de Gata. Las concentraciones medias de clorofila *a* en la columna de agua entre la superficie y los 100 m de profundidad iban desde 0,14 a 0,79 mg m^{-3} . En profundidades comprendidas entre 50 y 100 m, las concentraciones de clorofila mostraban un máximo muy marcado, asociado con el primer máximo de nitrito. La producción primaria estimada varió desde menos de 10 hasta 421 $\text{mg C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$. La biomasa de fitoplancton y la producción presentaban valores relativamente altos en algunos puntos cercanos a la costa catalana y se incrementaban gradualmente hacia el sur del área estudiada.

La capacidad fotosintética (mg C fijado por mg clorofila *a* por h) era más baja durante la noche que durante el día. El fitoplancton superficial mostró una capacidad fotosintética mayor al ser expuesto a luz intensa, y una capacidad fotosintética menor bajo luz difusa que el fitoplancton de zonas más profundas.

SUMMARY: PHYTOPLANKTON BIOMASS AND PRIMARY PRODUCTION IN THE WESTERN MEDITERRANEAN, AT THE BEGINNING OF AUTUMN. During the cruise «Mediterráneo I», carried out in October 1976, in the western Mediterranean basin, photosynthetic pigments and ^{14}C uptake were measured at a number of stations located between 5° E and the Spanish coast, from the Cape of Creus to the Cape of Gata. Average chlorophyll *a* concentrations in a water column between surface and 100 m depth ranged from 0.14 to 0.79 mg m^{-3} . At depths from 50 to 100 m, chlorophyll concentrations showed a marked maximum, associated with the first nitrite maximum. Estimated primary production ranged from less than 10 to 421 $\text{mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$. Phytoplankton biomass and production showed relatively high values at some spots near the Catalan coast and increased gradually towards the south of the studied area. Photosynthetic capacities (mg C fixed per mg chlorophyll *a* per h) appeared to be lower during the night than during the day. Surface phytoplankton showed higher photosynthetic capacity when exposed to bright light and lower photosynthetic capacity under dim light than phytoplankton of deeper layers.

INTRODUCCIÓN

Aunque el Mediterráneo ha sido objeto de numerosos estudios oceanográficos, la mayoría de éstos se han limitado a zonas próximas a la costa, escogidas en función de la proximidad de algún laboratorio, y quedan por

* Recibido el 10 de septiembre de 1980.

investigar importantes problemas de tipo general. La escasez de datos es aún más importante en los aspectos biológicos que en los físicos y químicos, ya que éstos se han beneficiado de los aportes de una serie de campañas exploratorias, dedicadas, sobre todo, al estudio de la circulación y de la formación invernal de aguas profundas (véase, por ejemplo, NIELSEN, 1912; SVERDRUP et al., 1942; MILLER, 1963; LACOMBE, 1973; GERGES, 1974; HOPKINS, 1978), SOURNIA (1973) presenta una revisión muy completa de los estudios sobre producción primaria en el Mediterráneo publicados hasta 1973. La mayoría de las estaciones citadas en este trabajo están próximas a la costa. Como ejemplo de estudios en mar abierto, de escala relativamente importante, pueden citarse los de FURNESTIN (1973) y MINAS (1971), pero en ningún caso se ocuparon estaciones de alta mar entre la costa catalana y las Baleares.

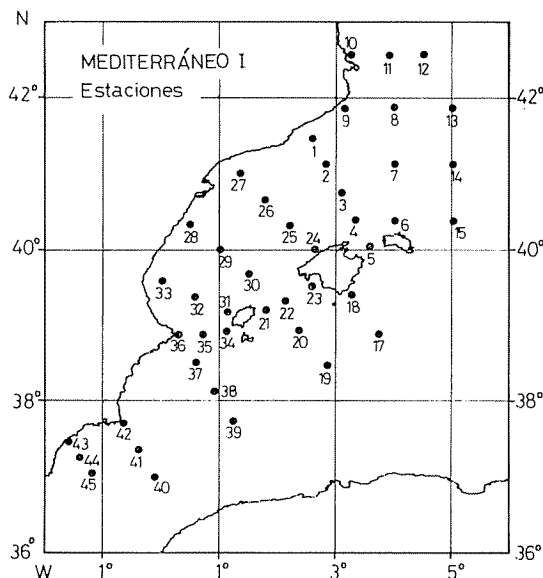


FIG. 1. Situación de las estaciones de la campaña Mediterráneo I.

En 1976, el Instituto de Investigaciones Pesqueras puso a punto un proyecto de estudio general del Mediterráneo occidental, cuyos objetivos básicos eran, desde el punto de vista hidrográfico, el esclarecimiento de los procesos de circulación del agua y enriquecimiento de la zona fótica en el área de estudio, y desde el punto de vista fitoplanctónico, el estudio de la dinámica de las poblaciones de fitoplancton y sus relaciones con las condiciones hidrográficas, y la estimación de la producción primaria en la zona estudiada. Se había planeado la realización de cuatro campañas con el B/O Cornide de Saavedra, en diferentes épocas del año. De ellas, sólo se realizaron dos, una

en otoño (Mediterráneo I) y otra en primavera (Mediterráneo II), pero esta última se dedicó, principalmente, a la investigación de problemas pesqueros.

En este trabajo se estudian las distribuciones de biomasa fitoplanctónica, medida a través de la concentración de pigmentos fotosintéticos, y de producción primaria, estimada a partir de experimentos de asimilación de ^{14}C , durante la campaña Mediterráneo I (fig. 1), y se discuten las relaciones entre estas distribuciones y las estructuras hidrográficas. Los datos básicos de la campaña Mediterráneo I, que tuvo lugar del 6 de octubre al 5 de noviembre de 1976, pueden hallarse en VIVES (1979).

MATERIAL Y MÉTODOS

La figura 1 muestra la posición de las estaciones ocupadas durante la campaña. En cada estación se llevaron a cabo dos tiradas de botellas hidrográficas. En una de ellas, por medio de botellas de PVC tipo Niskin de 4 l, equipadas con termómetros reversibles, se tomaba agua de profundidades entre 0 y 1000 m, para determinación de temperatura, salinidad, oxígeno, nitrato, nitrito, fosfato y silicato. En la otra tirada, realizada con botellas Niskin de 30 l de capacidad, se sacaba agua de 0, 20, 50, 75 y 100 m de profundidad, que se depositaba en bidones de polietileno de 30 l y se utilizaba para determinaciones biológicas. Además, en cada estación se medían diversos parámetros meteorológicos y se realizaban perfiles de temperatura por medio de una sonda Martek. En las estaciones diurnas se determinaba también la profundidad de desaparición del disco de Secchi. En general, se visitaban dos estaciones por día, pero las horas de llegada a cada una eran variables.

Para determinación de la clorofila *a* se tomaban alrededor de 8 litros de agua de cada uno de los niveles (0, 20, 50, 75 y 100 m) de toma de muestras de la tirada especial para biología. El agua se filtraba a través de un filtro de fibra de vidrio Whatman GF/C, de 5,5 cm de diámetro. Terminada la filtración, se introducía el filtro en un tubo de vidrio Pyrex que contenía unos 6 ml de acetona 90 %, se tapaba herméticamente y se colocaba, a oscuras, en una nevera. Pasadas 24 horas, se trituraba el filtro en un homogenizador de vidrio, por medio de un pistón de Teflon; la suspensión resultante se hacía pasar a través de varios filtros de fibra de vidrio para separar las partículas del extracto acetónico. Mediante un espectrofotómetro Perkin-Elmer se registraba la absorbancia del extracto de manera completa entre 350 y 750 nm. La lectura a 664 nm se repitió después de acidificación del extracto con dos gotas de HCl 1 N, y se calculó la relación (F_0) entre la primera y la segunda lecturas, que se tomó como índice de la proporción de feofitinas (LORENZEN, 1967).

La fórmula empleada para el cálculo de la concentración de clorofila fue (JEFFREY y HUMPHREY, 1975):

Clorofila *a*, $\text{mg m}^{-3} = (11,85 D_{664} - 1,54 D_{647} - 0,08 D_{630}) V/S$, donde: D_{664} , D_{647} y D_{630} son las densidades ópticas a 664, 647 y 630 nm, después de restada la densidad óptica a 750 nm, tomada como blanco; V es el volumen de agua filtrado, en litros, y S es el volumen de extracto acetónico, en mililitros. Tanto en el caso de la clorofila medida espectrofotométricamente, como en el de las determinaciones por fluorimetría, se consideró preferible no utilizar ninguna corrección para la concentración de feofitina, porque los errores de lectura debidos a las bajas concentraciones de pigmento existentes hacían muy probable que la pretendida corrección introdujera errores importantes.

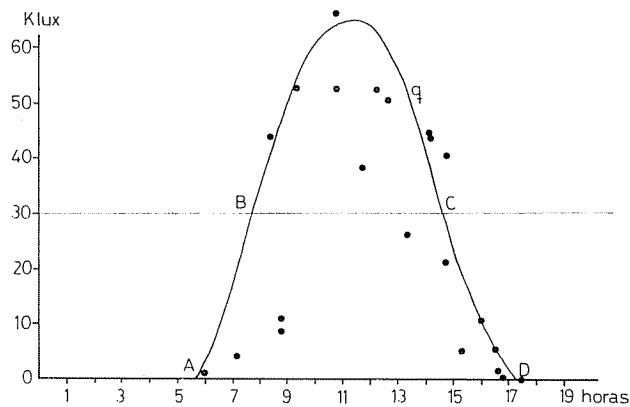


FIG. 2. Valores de iluminación solar, en Klux, medidos, a diferentes horas del día, durante las estaciones de Mediterráneo I. La curva *q* ha sido trazada por aproximación visual.

A partir de la estación 22 se realizaron también determinaciones de clorofila por fluorimetría (YENTSCH y MENZEL, 1963 HOLM-HANSEN *et al.*, 1965). Para ello, se tomaban de la tirada de botellas Niskin pequeñas, cantidades de agua del orden de 0,1 litros para los niveles 0, 5, 10, 20, 30, 40 y 50 m, y de 0,2 a 0,5 litros para las profundidades de 75, 100, 150, 200, 300, 400 y 600 m. Cada muestra se filtraba a través de un filtro de fibra de vidrio Whatman GF/C, de 2,5 cm de diámetro, previa adición de 1 ml de suspensión de Mg CO_3 al 1 %. Seguidamente, se introducía el filtro en un homogenizador de vidrio con pistón de Teflon y se trituraba tras añadir unos ml de acetona 90 %. La suspensión resultante se vertía en un tubo de vidrio Pyrex y se completaba con acetona 90 % un volumen determinado (en este caso, de 10,6 ml). Los tubos se guardaban en una nevera, a oscuras, durante una media hora; pasada ésta, se agitaban y centrifugaban durante 10 minutos. La lectura de la fluorescencia se realizó utilizando el mismo tubo como cubeta, en un fluorómetro Turner 111, equipado con un filtro primario 110-922 y un secundario

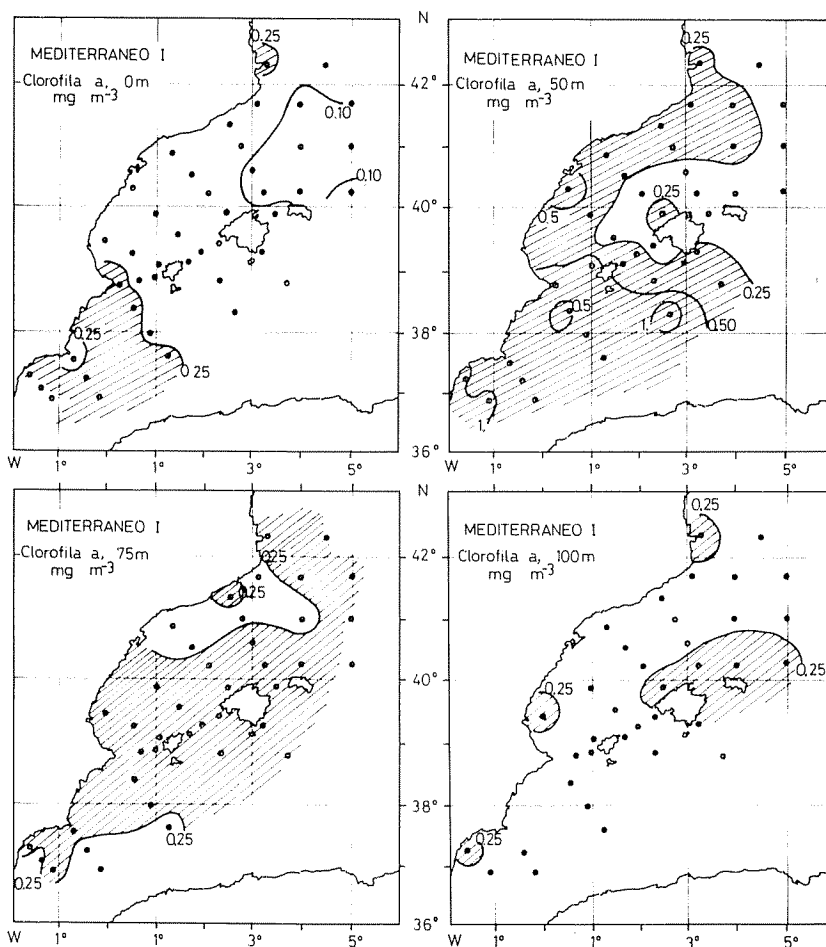


FIG. 3. Distribución de la concentración de clorofila *a* (mg m⁻³), determinada espectrofotométricamente, a 0, 50, 75 y 100 m de profundidad.

110-921. De las lecturas se restó un blanco obtenido con una solución de acetona 90 %. La lectura de fluorescencia se repitió después de añadir al extracto dos gotas de H Cl 1N y se calculó, como en el caso de la clorofila espectrofotométrica, la relación (F_f) entre los valores de fluorescencia antes y después de la acidificación. Las proporciones de feofitina indicadas en las figuras 5 y 6, se han calculado aceptando para la clorofila pura un F_e (determinaciones espectrofotométricas) de 1,7 (LORENZEN, 1967) y un F_f (determinaciones fluorimétricas) de 1,94 (el valor máximo observado en la campaña). Hay que señalar, no obstante, que el valor 1,7 parece demasiado bajo en el caso

del presente estudio. Por ello las proporciones de feopigmentos indicadas en las figuras 5 o 6 tienen sólo un valor relativo dentro de cada método.

El factor para estimar la concentración de clorofila a partir de la lectura del fluorómetro se obtuvo determinando en un espectrofotómetro Perkin-Elmer la absorbancia de extractos de pigmentos que después se diluyeron y se leyeron en el fluorómetro.

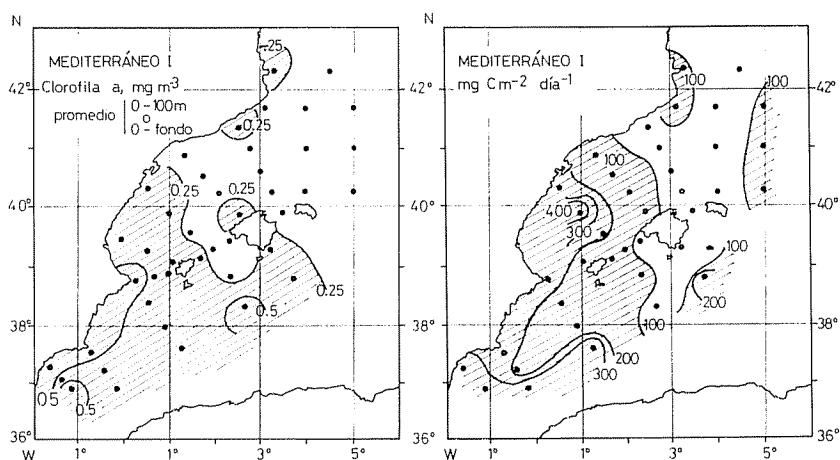


FIG. 4. Izquierda: Concentración media de clorofila *a* (mg m⁻³, determinaciones por espectrofotometría) para una capa de 0 a 100 m de profundidad, ó de 0 m hasta el fondo si éste estaba situado a menos de 100 m.

Derecha: Asimilación de carbono en mg C m⁻² día⁻¹.

El agua utilizada para las determinaciones de clorofila *a* según los métodos fluorimétrico o espectrofotométrico procedía de distintas tiradas de botellas, separadas a veces por un intervalo de tiempo de varias horas. Por ello, la comparación de los resultados derivados de cada método para las mismas estaciones y profundidades nominales ha de interpretarse con precaución. No obstante, el coeficiente de correlación lineal entre los pares de valores fluorimétricos y espectrofotométricos fue 0,84 para 105 pares de datos. La ecuación de regresión entre las determinaciones fluorimétricas (Cl_f, mg m⁻³) y espectrofotométricas (Cl_e, mg m⁻³) fue:

$$Cl_f = 0,95 Cl_e + 0,01$$

Las experiencias de asimilación de ¹⁴C se llevaron a cabo siguiendo básicamente el método de MARGALEF (1972), pero utilizando unos incubadores distintos (ESTRADA, 1980). Éstos consistían en tres cajas de plástico opaco, situadas en cubierta, a través de las cuales circulaba agua marina de su-

perficie, para refrigeración. La parte superior de dos de los incubadores estaba cubierta con rejillas de acero inoxidable que dejaban pasar 10 % de la luz incidente, en uno de ellos, y 1 % en el otro. Para los experimentos, en cada estación se elegían tres profundidades; éstas fueron, en general, 0, 50 y 75 m; sólo en unas pocas estaciones de menor transparencia del agua se tomaron 0, 20 y 50 m. Con agua de cada uno de los bidones correspondientes se llenaban tres grupos de tres botellas de vidrio Pyrex, de unos 100 ml de capacidad; dos de las botellas («claras») eran transparentes; la tercera («oscura») estaba cubierta con cinta adhesiva negra para impedir el paso de la

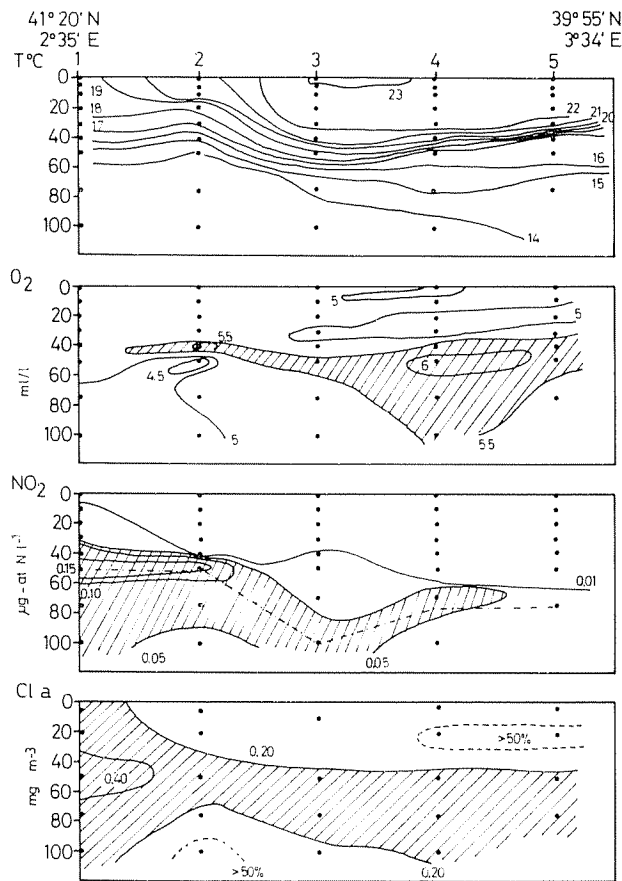


FIG. 5. Distribuciones verticales de temperatura ($T^{\circ}\text{C}$), concentración de oxígeno (O_2 , ml/l), nitrito (NO_2 , $\mu\text{g-at N l}^{-1}$) y clorofila *a* (*Cl a*, mg m^{-3} , determinaciones por espectrofotometría) para una sección entre las estaciones 1 ($49^{\circ} 20' \text{ N}-2^{\circ} 35' \text{ E}$) y 5 ($39^{\circ} 55' \text{ N}-3^{\circ} 34' \text{ E}$). La línea discontinua en el perfil de nitrito señala la profundidad del máximo. Las líneas discontinuas en el de clorofila engloban zonas con proporción de feofitina superior a la de clorofila *a* ($> 50\%$).

luz. A continuación, se inyectaban en cada botella 4 μCi de $\text{Na H}^{14}\text{CO}_3$, y se colocaba cada grupo de tres botellas en los incubadores de 100 %, 10 % y 1% de intensidad luminosa incidente. La iluminación era natural, durante el día, y artificial, conseguida por medio de una lámpara de halógeno-tungsteno, durante la noche. Los tiempos de incubación oscilaban entre dos y tres horas.

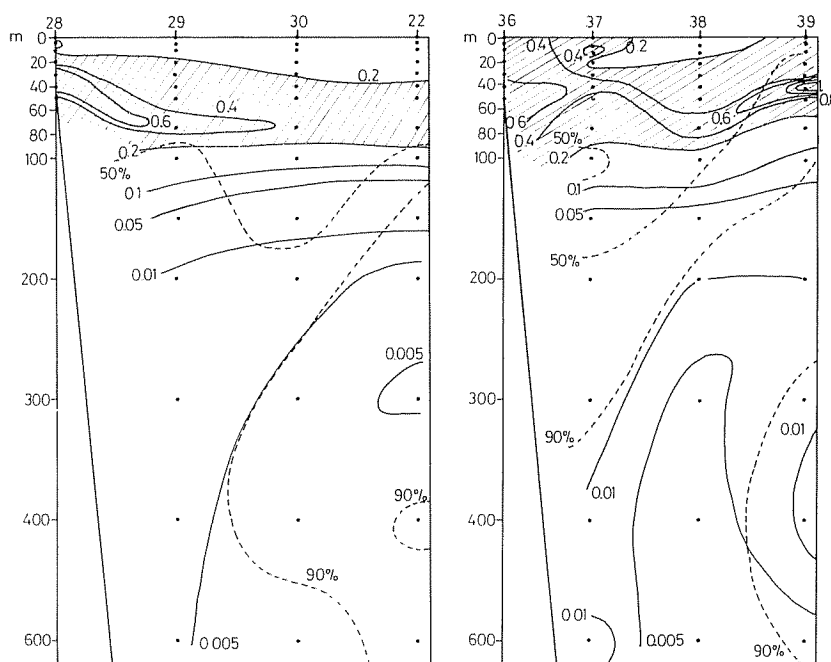


FIG. 6. Distribución vertical de la concentración de clorofila (mg m^{-3} , determinaciones por fluorimetría) para dos transectos comprendidos entre las estaciones 28 ($40^{\circ} 11,8' \text{N}-0^{\circ} 29,2' \text{E}$) y 22 ($39^{\circ} 12' \text{N}-2^{\circ} 8' \text{E}$) y las estaciones 36 ($38^{\circ} 44,5' \text{N}-0^{\circ} 17,5' \text{E}$) y 39 ($37^{\circ} 36' \text{N}-1^{\circ} 14' \text{E}$). Los números en la parte superior de la figura indican las estaciones. Las líneas discontinuas indican el límite superior de porcentajes de feofitina iguales o mayores al 50 % o al 90 % del total de clorofila *a* + feofitina.

De cada uno de los niveles de muestreo, se llenaron e inocularon dos botellas adicionales (una clara y una oscura), que se colocaron en un incubador situado en uno de los laboratorios del barco, iluminado con lámparas fluorescentes y refrigerado por medio de un flujo continuo de agua marina de superficie. Durante el día, se tomaron medidas de iluminación en cubierta, por medio de un fotómetro para fotografía, regulado a 100 ASA, cuyos valores de velocidad para un diafragma de 11 fueron transformados en lux (Vives, 1979). Los datos obtenidos se han representado en la figura 2. Por

medio de un aparato similar se determinó la iluminación incidente, con las lámpara encendidas, en los incubadores exteriores, durante la noche, y en el incubador interior. Los valores obtenidos, a nivel de la superficie del agua fueron 20.000 lux para el incubador exterior a 100 % de iluminación y 23.000 lux para el interior. Naturalmente, la iluminación realmente recibida por las algas dentro de las botellas, era menor, debido a la existencia de pérdidas por diversos mecanismos (reflexión en la superficie del agua, de la botella, etc.). Hay que señalar, también, que los valores fotométricos de iluminación, debido a variaciones en la composición espectral de la luz y al distinto espectro de acción de las diversas longitudes de onda, son una medida muy pobre de la luz en relación con la fotosíntesis, por lo que los valores en lux citados han de considerarse solamente como orientativos.

Después del período de incubación, se filtraba el agua de cada botella a través de un filtro Millipore de 0,8 μm nominales de diámetro de poro; seguidamente, se pasaban unos ml de HCl 0,001 N en agua de mar, y se dejaba secar el filtro al aire. Posteriormente, los filtros se introdujeron en viales con una solución de Fluoralloy en tolueno y se determinó su emisión beta por medio de un contador de centelleo Beckman LS 150. Hubo que desechar los datos de las estaciones 32 a 35 a causa de la utilización de una partida de tolueno defectuosa.

Debido a los bajos valores de fijación de carbono esperados en el Mediterráneo, se tomaron precauciones para disminuir las fuentes de error en las medidas. Las botellas de vidrio Pyrex utilizadas en las incubaciones se enjuagaban con HCl 1N y agua abundante después de cada experimento. Por otra parte, como hubo que reutilizar los viales, las cuentas o impactos por minuto se determinaron dos veces, una con la solución de tolueno-Fluoralloy, pero sin el filtro, y otra tras añadir éste. Se utilizó la diferencia entre las dos determinaciones y se descartaron los viales que dieron en la primera lectura valores excesivamente altos.

La tasa de asimilación de carbono, en $\text{mg m}^{-3}\text{h}^{-1}$, se obtuvo mediante las fórmulas (CPM indica cuentas por minuto):

$$\left(\frac{\text{CPM botella clara 1} + \text{CPM botella clara 2}}{2} \right) \times F, \text{ para las botellas claras,}$$

y $\text{CPM botella oscura} \times F$, para la oscura.

$$F = \frac{\text{concentración de C inorgánico, mg m}^{-3} \times 1,05}{\text{CPM solución radiactiva añadida} \times \text{tiempo de incubación, h}}$$

El factor 1,05 sirve, teóricamente, para compensar una menor movilidad metabólica de ^{14}C en relación con el ^{12}C (STRICKLAND y PARSONS, 1968).

Para los cálculos se aceptó un contenido de carbono inorgánico en el agua de mar de 26.000 mg m^{-3} . Los valores de fijación de carbono en las botellas oscuras fueron en general muy bajos y poco variables de unas muestras

a otras. Para los cálculos de producción por unidad de superficie y asimilación de carbono por unidad de clorofila se utilizó la diferencia entre la fijación de carbono de las botellas claras y oscuras.

Los valores integrados de fijación de carbono para la columna de agua se obtuvieron siguiendo el método gráfico de MARGALEF (1972). Las tasas de asimilación de carbono por unidad de superficie y día se estimaron de la siguiente manera: Se trazó, por aproximación visual, una envolvente (curva *c*) de los valores de iluminación de la figura 2. A partir del examen de esta curva y del de las tasas de fijación de carbono por unidad de clorofila de las muestras correspondientes a las diversas horas del día, se decidió considerar como equivalentes, a los efectos de producción primaria en la columna de agua, las condiciones de luz entre las 8 y las 14:30 GMT, en que la iluminación a nivel de la superficie del agua era superior a 30.000 lux. Para transformar las tasas de fijación de carbono por hora a valores por día, se aceptó, además, que por debajo de estos 30.000 lux, la actividad fotosintética era proporcional al flujo luminoso. Esta suposición está apoyada por las características de las curvas de fotosíntesis en función de la iluminación y ha sido utilizada frecuentemente en estudios oceanográficos (PLATT et al., 1977; WINTER et al., 1975). Los factores para transformar la fijación de carbono por hora, en fijación de carbono por día se obtuvieron calculando, para cada hora, la relación entre la integral de la curva ABCD (fig. 2), limitada por los extremos de la curva y la línea correspondiente a $I = 30.000$ lux, y la integral de la parte de la curva ABCD correspondiente a la hora considerada. En el cuadro 2 se dan los factores así obtenidos. Para las incubaciones nocturnas se aceptó el valor 35, promedio de los obtenidos en campañas anteriores, a partir de series de incubaciones repetidas a lo largo de 24 horas (MARGALEF, 1972; ESTRADA, 1974), realizadas en condiciones similares.

Es evidente que el sistema propuesto para obtener la fijación diurna de carbono presenta multitud de defectos, pero son similares a los de otros métodos posibles. Por otra parte, los factores del cuadro 2 son muy parecidos a los obtenidos, a partir de otras suposiciones, en otras campañas (MARGALEF, 1972; ESTRADA, 1974). Entre las 9:30 y las 15:30, los factores quedaban comprendidos, en la mayor parte de los casos, entre 8 y 10; la cifra 8,8, obtenida en el presente estudio, para la parte central del día, concuerda muy bien con los resultados anteriores.

RESULTADOS

En la evaluación de los resultados de una campaña de las características de Mediterráneo I, hay que tener en cuenta los problemas derivados de la falta de sinopticidad de las estaciones. En la zona mediterránea, otoño es una época de meteorología inestable y durante la realización de algunos transectos ocurrieron temporales que pudieron influir de manera importante en las dis-

CUADRO 1

Fijación de carbono, por hora y por día, en la columna de agua

<i>Estación</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>12</i>	<i>13</i>	<i>14</i>	
Fijación de carbono	1,69 59	4,62 65	0,04 1	4,93 43	1,38 48	8,74 77	2,16 75	20,07 177	5,29 128	7,09 62	4,13 145	15,38 135	
<i>Estación</i>	<i>15</i>	<i>17</i>	<i>18</i>	<i>19</i>	<i>20</i>	<i>21</i>	<i>22</i>	<i>22</i>	<i>24</i>	<i>25</i>	<i>26</i>	<i>27</i>	
Fijación de carbono	5,19 187	8,35 292	0,17 6	0,75 26	3,54 124	12,03 135	4,02 141	4,19 59	5,82 204	18,86 166	5,08 178	13,87 122	
<i>Estación</i>	<i>28</i>	<i>29</i>	<i>30</i>	<i>31</i>	<i>36</i>	<i>37</i>	<i>38</i>	<i>39</i>	<i>40</i>	<i>41</i>	<i>42</i>	<i>43</i>	<i>45</i>
Fijación de carbono	6,40 224	12,01 420	24,36 214	5,54 194	6,50 228	15,25 134	5,69 199	43,97 387	12,04 421	19,51 172	8,45 296	9,46 331	29,38 329

tribuciones de parámetros oceanográficos. No obstante, aunque el detalle de las distribuciones sea discutible, pueden apreciarse claramente en ellas ciertas tendencias generales.

La figura 3 presenta la distribución de la concentración de clorofila *a* (espectrofotométrica) a 0, 50, 75 y 100 m. En la figura 4 se ha representado la concentración promedio de clorofila para una columna de agua de 0 a 100 m (o de 0 m hasta el fondo en los casos de profundidad menor de 100 m). Como puede verse en las figuras, las máximas concentraciones de clorofila *a* se dan en ciertos puntos próximos a la costa (Cabo de Creus, Barcelona, desembocadura del Ebro) y en las estaciones de los transectos situados más al sur. Existe un claro aumento general de las concentraciones medias de clorofila hacia el sudoeste de la zona estudiada. La distribución vertical de la concentración de clorofila (figs. 5-6) ofrece, como característica más importante, la presencia de un claro máximo subsuperficial, de situación más profunda en las zonas más pobres. De ahí que, mientras que la distribución de clorofila a 0, 20 y 50 m presenta una imagen parecida a la de la concentración media, con valores crecientes de 0 a 50 m, las concentraciones más elevadas a 75 y 100 m se dan en las zonas de menor concentración media (fig. 3). Las variaciones del cociente D_{430}/D_{664} (véase cuadro 3) fueron en general poco significativas, con la excepción de la tendencia a valores más bajos hacia el sur, en consonancia (MARGALEF, 1965) con la mayor producción de esta área. La proporción de feofitina (figs. 5-6) se mantuvo relativamente constante y generalmente inferior a 30 % entre 0 y 75 m, pero mostró aumentos muy marcados en algunas de las muestras de 100 m.

Los perfiles de la figura 6, obtenidos a partir de determinaciones fluorimétricas, permiten completar las características de la distribución de clorofila

CUADRO 2

Factores para estimar la fijación de carbono por día a partir de la fijación por hora, en función de la hora central (GMT) de incubación

	<i>Factores</i>
Incubaciones diurnas	
Hora central de incubación entre:	
6:30- 7:30	14,1
7:30-14:30	8,8
14:30-15:30	11,2
15:30-16:30	24,1
Incubaciones nocturnas con luz artificial	35,0

a (incluidas las feofitinas derivadas de ella) a partir de 100 m de profundidad. Como puede observarse en las figuras, la concentración de pigmentos fotosintéticos en las capas profundas aumenta cerca de la costa, al mismo tiempo que disminuye la proporción de feofitina. Aunque la estación 45 es claramente más rica que las demás, no se aprecian diferencias norte-sur paralelas a las de la concentración de clorofila *a* en las capas superiores.

CUADRO 3

Valores medios (\pm error standard de la media) de diversos parámetros para las muestras incubadas durante el día, entre las 9 y las 14:30 GMT, y durante la noche. Clor *a* = clorofila *a*, determinaciones espectrofotométricas; D_{430}/D_{664} = relación entre densidades ópticas a 430 y 664 nm; F_c = relación entre densidades ópticas a 664 nm, antes y después de acidificar. NO₃ = nitrato. Se da entre paréntesis el número de muestras.

Fijación de carbono, mg C (mg clorofila *a*)⁻¹ h⁻¹

Profundidad de muestreo (m)	Incubadores exteriores			Incubador interior	
	Iluminación:	Solar		Artificial	
	100 %	10 %	1 %	100 %	
Día	0	2,46 \pm 0,44 (11)	1,09 \pm 0,19 (11)	0,08 \pm 0,04 (11)	2,42 \pm 0,33 (11)
	20/50	1,10 \pm 0,29 (11)	1,02 \pm 0,16 (11)	0,04 \pm 0,04 (11)	1,54 \pm 0,27 (11)
	50/75	0,22 \pm 0,04 (11)	0,67 \pm 0,11 (11)	0,11 \pm 0,03 (11)	0,83 \pm 0,13 (9)
Profundidad de muestreo (m)	Incubadores exteriores			Incubador interior	
	Iluminación:	Artificial		Artificial	
	100 %	10 %	1 %	100 %	
Noche	0	1,00 \pm 0,17 (17)	0,09 \pm 0,03 (17)	— 0,05 \pm 0,05 (16)	1,11 \pm 0,14 (16)
	20/50	0,96 \pm 0,15 (16)	0,17 \pm 0,03 (17)	— 0,01 \pm 0,01 (17)	1,17 \pm 0,15 (17)
	50/75	0,67 \pm 0,10 (16)	0,29 \pm 0,04 (17)	0,01 \pm 0,02 (14)	0,59 \pm 0,11 (16)

Profundidad de muestreo (m)	Clor <i>a</i> mg m ⁻³	D_{430}/D_{664}	F_c	NO ₃ μ g-at N l ⁻¹	
Día	0	0,18 \pm 0,03	4,77 \pm 0,60	1,60 \pm 0,09	0 \pm 0 (11)
	20/50	0,28 \pm 0,03	4,03 \pm 0,14	1,76 \pm 0,05	0,06 \pm 0,04 (11)
	50/75	0,33 \pm 0,05	4,20 \pm 0,16	1,78 \pm 0,04	1,35 \pm 0,48 (11)
Noche	0	0,20 \pm 0,03	4,13 \pm 0,19	1,62 \pm 0,06	0 \pm 0 (17)
	20/50	0,39 \pm 0,04	3,69 \pm 0,14	1,70 \pm 0,06	0,05 \pm 0,03 (17)
	50/75	0,49 \pm 0,07	4,18 \pm 0,27	1,65 \pm 0,09	1,04 \pm 0,24 (17)

Las tasas de fijación de carbono por m² y día, derivadas de las experiencias de fijación de ¹⁴C, se dan en el cuadro 1. La fijación de carbono a la luz fue mucho más alta que a la oscuridad excepto en las muestras sometidas a iluminación muy deficiente (iluminación artificial atenuada al 1 %). Sin embargo, las correlaciones entre fijación de carbono a la luz y a la oscuridad fueron significativas en bastantes grupos de muestras; esto no indica que deba haber una relación directa entre ambos parámetros; podría deberse, por ejemplo, la presencia a una mayor biomasa bacteriana en las muestras con más fitoplancton. Los coeficientes de correlación entre la concentración de clorofila y la tasa de asimilación de carbono en las botellas claras fueron significativamente positivos (cuadro 4) excepto en un caso en que podía suponerse la presencia de fenómenos de inhibición y en los grupos de muestras sometidos a iluminación del 1 %, en los que concentraciones de clorofila elevadas pueden contribuir, por efectos de auto-sombreado («self-shading») a una disminución importante de la luz disponible. En general, no hubo correlaciones significativas entre la concentración de clorofila y la fijación de carbono a la oscuridad.

La distribución de la tasa de asimilación de carbono por m² y día (fig. 4 derecha) presenta características similares a la de la concentración promedio de clorofila *a* (fig. 4, izquierda). Existen zonas de producción primaria relativamente alta cerca de la costa y un aumento global de la producción hacia el sur y el oeste de la zona estudiada.

CUADRO 4

Coefficientes de correlación de Spearman entre tasa de fijación de carbono (mg C h⁻¹), en botellas claras y oscuras, y concentración de clorofila (mg m⁻³) para grupos de muestras de profundidades distintas y sometidas a diversas intensidades luminosas. De las muestras tomadas durante el día, se han considerado sólo las incubadas entre las 9 y las 14:30 h. Se da entre paréntesis el número de muestras considerado en cada caso. Se han puesto en cursiva los coeficientes de correlación significativos para $p \leq 0,05$

Profundidad de muestreo (m)	Botellas «claras»				Botellas «oscuras»				
	Iluminación:				Iluminación:				
	Incubadores exteriores		Incubador interior		Incubadores exteriores		Incubador interior		
	100 %	10 %	1 %	100 %	100 %	10 %	1 %	100 %	
Día	0	0,59 (11)	0,68 (11)	0,60 (11)	0,75 (11)	0,35 (11)	0,06 (11)	0,18 (11)	0,24 (11)
	20/50	0,43 (11)	0,56 (11)	0,21 (11)	0,51 (11)	0,24 (11)	0,15 (11)	0,13 (11)	0,14 (11)
	50/75	0,53 (11)	0,72 (11)	0,54 (11)	0,83 (11)	0,54 (11)	0,31 (11)	0,28 (11)	0,63 (11)
Noche	0	0,65 (17)	0,47 (17)	0,23 (17)	0,66 (16)	0,39 (17)	0,34 (17)	0,40 (16)	-0,08 (17)
	20/50	0,57 (17)	0,51 (17)	0,42 (17)	0,64 (17)	0,30 (16)	0,46 (17)	0,35 (17)	0,43 (17)
	50/75	0,79 (17)	0,76 (17)	0,35 (17)	0,93 (17)	0,39 (16)	0,24 (17)	0,40 (14)	0,35 (17)

La comparación de los índices de asimilación o capacidad fotosintética (mg de carbono fijado por mg de clorofila por hora) en relación con la profundidad de procedencia de las muestras y la intensidad de iluminación (cuadro 3) proporciona algunos resultados interesantes. Durante el día, las muestras de superficie expuestas a 100 % de iluminación dan valores de fijación de carbono por unidad de clorofila (fig. 7) semejantes en el incubador de cubierta y en el del laboratorio, iluminado con luz artificial; en cambio, las muestras de 20/50 y 50/75 m presentan una clara fotoinhibición en las incubaciones realizadas bajo 100 % de luz solar (se han considerado solamente las incubaciones efectuadas entre las 9 y las 14:30 GMT, para evitar efectos importantes de las variaciones diurnas de iluminación). Las muestras más profundas son las que presentan un índice de asimilación mayor a 1 % de luz solar, aunque las diferencias con los demás grupos de muestras no puede considerarse significativa. Los bajos índices de asimilación de las muestras de 20/50/75 m a 100 % de iluminación no pueden atribuirse a factores como una mayor proporción de feofitinas o una menor concentración de nutrientes en las zonas

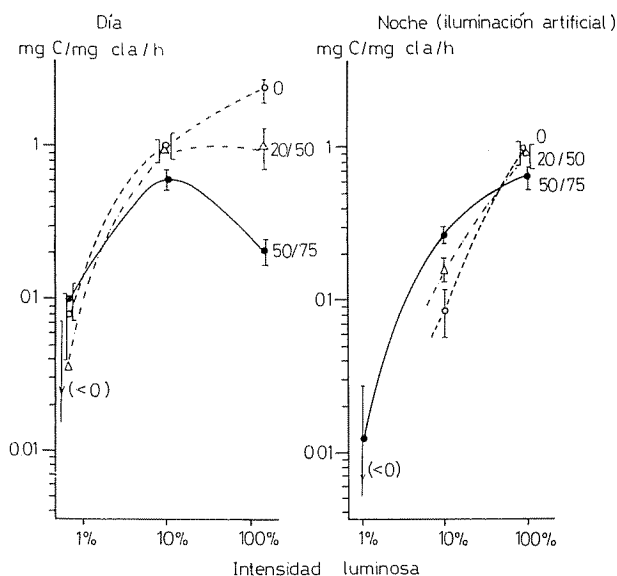


Fig. 7. Valores medios de carbono fijado, por mg de clorofila (determinaciones espectrofotométricas) y por hora, durante el día (izquierda) y durante la noche (derecha), con fuente de luz artificial, en los incubadores de cubierta, bajo valores del 100 %, 10 % y 1 % de la iluminación incidente. Las líneas verticales indican el intervalo entre (media + error standard de la media) y (media - error standard de la media), valor, este último, que era menor que cero para varios de los grupos de muestras sometidos al 1 % de la intensidad luminosa incidente. O: muestras procedentes de 0 m; Δ : muestras procedentes del nivel intermedio (20/50 m); \bullet : muestras procedentes del nivel profundo (50/75 m). Los índices de asimilación de carbono para las muestras de los niveles superiores expuestas a 1 % de iluminación artificial fueron, en promedio, prácticamente nulos, y no se han señalado en el gráfico.

más profundas. Las diferencias indicadas por F_c (relación entre las lecturas espectrofotométricas, antes y después de acidificar el extracto acetónico) son pequeñas y, en todo caso, indican una proporción media de feofitina mayor a 0 m. Por otra parte, la concentración de nutrientes aumenta con la profundidad (cuadro 3). En las incubaciones realizadas en el incubador exterior, durante la noche, los resultados son parecidos, aunque con disminuciones muy poco marcadas de los índices de asimilación de las muestras profundas a 100 % de iluminación y con valores de asimilación prácticamente nulos para las muestras de superficie y de 20/50 m a 1 % de iluminación. Evidentemente, en todos estos resultados influyen propiedades de las fuentes de iluminación, solar o artificial, que no pueden sintetizarse en una cifra de lux.

Los índices de asimilación de las muestras incubadas con luz artificial, en el laboratorio, fueron menores en las muestras nocturnas que en las diurnas. Por otra parte, los índices de asimilación de las muestras nocturnas fueron menores a 100 % que a 10 % de iluminación, lo que puede interpretarse, lo mismo que en el caso de las muestras profundas de la figura 7, como debido a algún efecto de fotoinhibición. En general, las diferencias entre valores diurnos y nocturnos (cuadro 3) no son significativas individualmente, pero consideradas en conjunto, indican un motivo de variación coherente. Naturalmente, como las estaciones muestreadas fueron distintas durante el día y la noche, es imposible extraer la parte que puedan jugar variaciones en las condiciones hidrológicas del medio o en la composición de las poblaciones de fito y zooplancton, en las diferencias observadas. No obstante, el examen del cuadro 3 no revela tendencias de variación de importancia suficiente para atribuirles los menores índices de asimilación nocturnos. Por otra parte, las concentraciones de zooplancton fueron en general bajas y no hay evidencia de variaciones que pudieran influir en los resultados de las experiencias de fijación de carbono consideradas en el cuadro (VIVES, 1978). Los resultados de las incubaciones en el laboratorio sugieren, pues, la existencia de variaciones circadianas de capacidad fotosintética. Es posible que se trate de un ritmo endógeno, aunque, dadas las condiciones de trabajo, este aspecto no puede probarse.

DISCUSIÓN

Existen pocos datos que permitan contrastar los obtenidos en este estudio, sobre todo en lo que hace referencia a las zonas de alta mar y a la mitad sur del área explorada. En general, tanto las concentraciones de clorofila como las tasas de asimilación de carbono se sitúan dentro del rango de valores típicos del Mediterráneo occidental (MARGALEF et al., 1966; MARGALEF y HERRERA, 1966; MARGALEF y BALLESTER, 1967; SOURNIA, 1973; SALAT et al., 1978).

Los índices de asimilación hallados para las muestras sometidas a con-

diciones de iluminación favorables no son demasiado bajos si se comparan con valores obtenidos utilizando métodos similares en zonas ricas como la de afloramiento del noroeste de África (MARGALEF, 1972; ESTRADA, 1974, 1980). La existencia, en la zona estudiada durante Mediterráneo I, de concentraciones de clorofila y cifras de producción primaria apreciables, frente a concentraciones de nutrientes indetectables, sugiere un elevado dinamismo de los elementos nutritivos, que pasarían del exterior al interior de los organismos, y viceversa, sin llegar a acumularse en el medio. SOURNIA (1973) cita consideraciones parecidas en relación con lo que denomina «paradoja del Mediterráneo», es decir, su producción primaria moderada a pesar de su pobreza en reservas nutritivas. La importancia de los procesos de reciclado en una zona oligotrófica como el Mediterráneo ha sido subrayada por MINAS (1970), COSTE (1971) y COSTE *et al.* (1972), entre otros.

La situación hidrográfica hallada durante Mediterráneo I es la de estratificación típica de finales de verano-comienzos de otoño. La termoclina aparece más o menos marcada en todas las estaciones, y la concentración de nutrientes en las capas superficiales es nula en prácticamente toda el área estudiada.

La distribución de pigmentos fotosintéticos presenta el máximo subsuperficial característico de la época de estratificación (MARGALEF *et al.*, 1966). En posiciones parecidas a las del máximo de clorofila aparece el máximo de nitrito, lo que apoya la hipótesis de la intervención de las algas en su formación (VACCARO y RYTHER, 1960; BLASCO, 1971). En muchas estaciones es también aparente un máximo de oxígeno, situado a profundidades próximas al de clorofila, aunque sus relaciones con éste no están tan claras como en el caso del nitrito. En líneas generales, la posición de estos máximos, sobre todo en el caso de clorofila *a* y nitrito, se superpone a la de la termoclina, pero la separación entre las profundidades de toma de muestras a estos niveles no permite hacer demasiadas precisiones. Parece lógico suponer que el retardo de la difusión turbulenta a su través que representa la termoclina juega un papel importante en la acumulación de fitoplancton, que en esta zona recibiría nitratos y otros nutrientes de las capas más profundas, pero estaría sometido a una iluminación deficiente, que favorecería la excreción de nitrito. La menor profundidad y mayor concentración del máximo de nitrito en las zonas más ricas están de acuerdo con esta hipótesis y con las conclusiones de HERBLAND y VOITURIEZ (1979), que lo consideran como un indicador de producción nueva. Los resultados expuestos en la figura 4 y el cuadro 2 indican que el fitoplancton de las capas profundas en que se sitúan estos máximos muestra evidencia de adaptación a bajas intensidades luminosas y presenta una capacidad fotosintética comparable a la del de las capas superficiales, si se excluye el marcado efecto de fotoinhibición que se manifiesta cuando se le somete a intensidades luminosas similares a las recibidas en superficie. No obstante, la baja intensidad luminosa recibida a nivel de gran parte del máximo de clorofila (del orden del 1 % de la de superficie, según el nomo-

grama de MARGALEF, 1972) hace que, a pesar del mejor suministro de sales nutritivas, los perfiles verticales de producción primaria estimados no presenten un máximo paralelo al de biomasa fitoplanctónica.

La producción relativamente alta de la zona costera del sur del Ebro (estaciones 28, 29, 33) puede relacionarse con una elevación de agua profunda, probablemente asociada a la existencia de la plataforma (A. CRUZADO y J. SALAT, comunicación personal) que se traduce en la presencia de concentraciones importantes de nutrientes a partir de 50 m de profundidad. El resto de la zona de biomasa fitoplanctónica y producción primaria relativamente altas del sudoeste de la zona estudiada corresponde, en gran parte, a la presencia de agua atlántica (véase SALAT y CRUZADO, en prensa). La existencia de producciones más elevadas en áreas influida por las aguas atlánticas, en la parte sur del Mediterráneo occidental, ha sido citada por COSTE *et al.* (1969) y por FURNESTIN (1973). MARGALEF y HERRERA (1963) y MARGALEF y CASTELLVÍ (1967) destacan el efecto intensificador de la producción, en las costas catalano-levantinas, de la llegada, en primavera, de aguas superficiales relativamente nutritivas, procedentes del sur y sudeste y portadoras de un plancton de tipo oceánico. Sería muy interesante la realización de exploraciones que permitieran estudiar, de forma detallada, el origen y distribución de las masas de agua citadas y sus relaciones con la producción fitoplanctónica en el Mediterráneo occidental. Durante Mediterráneo I, el gradiente de producción asociado a las aguas atlánticas parecía deberse más que a un efecto directo de estas aguas, muy pobres en nutrientes por encima de la termoclina, a las estructuras hidrográficas relacionadas con ellas, que presentaban capas de agua con concentraciones detectables de nutrientes relativamente próximas a la superficie. Por otra parte, la menor temperatura de las aguas de superficie en la zona sur del área estudiada, que pudo deberse, en parte, a la variación estacional entre el comienzo y el fin de la campaña, disminuyó el gradiente térmico y favoreció los procesos de mezcla vertical.

La mayor concentración de pigmentos fotosintéticos (clorofila *a* y feofitinas) en las capas profundas, cerca de la costa, puede atribuirse a la mayor producción primaria de las zonas costeras; probablemente, la concentración de pigmentos en profundidad refleja el valor integrado, para un período largo de tiempo, de la producción fitoplanctónica en la zona fótica.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco las sugerencias del Dr. MARGALEF, la colaboración del Dr. VIVES, jefe de campaña y la valiosa ayuda del Sr. MIQUEL VICENS en la toma de muestras y realización de determinaciones a bordo. Las mediciones de luz corrieron a cargo del Sr. JORDI SALAT. La Srta. CRISTINA BAS prestó ayuda técnica y confeccionó los dibujos.

BIBLIOGRAFÍA

- BLASCO, D. — 1971. *Acumulación de nitritos en determinados niveles marinos por acción del fitoplancton*. Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona, 223 pp.
- COSIE, B. — 1971. Circulation et évolution des composés de l'azote et du phosphore (en particulier des sels nutritifs) dans le bassin occidental de la Méditerranée. Influence sur la production organique. *Thèse Doct. Sci. nat. Univ. Aix-Marseille* (núm. CNRS: AO. 4495), 1-255.
- COSTE, B.; J. GOSTAN y H. J. MINAS. — 1972. Influence des conditions hivernales sur les productions phyto- et zooplanctoniques en Méditerranée nord-occidentale. I. Structures hydrologiques et distribution des sels nutritifs. *Mar. Biol.*, 16 (4): 320-348.
- COSIE, B.; H. J. MINAS y P. NIVAL. — 1969. Distribution superficielle des taux de production organique primaire et des silicoflagellés entre la Sardaigne et la Tunisie (tévrier 1968). *Téthys*, 1 (3): 573-580.
- ESTRADA, M. — 1974. Photosynthetic pigments and productivity in the upwelling region of NW Africa. *Ibidem*, 6 (1-2): 247-260.
- 1980. Phytoplankton biomass and production in the upwelling region of NW Africa. Relationships with hydrographic parameters. *Mar. Biol.*, 60: 63-71.
- FURNESTIN, M. L. — 1973. Phytoplankton et production primaire dans le secteur sud-occidental de la Méditerranée. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 37 (1): 19-68.
- GERGES, M. A. — 1974. Analogy in the oceanographic processes in the Mediterranean Sea and estuaries. En: *Processus de formation des eaux océaniques profondes: Colloques Internationaux du C.N.R.S.*, 215: 127-133.
- HERBLAND, A. y B. VOITURIEZ. — 1979. Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic Ocean. *J. Mar. Res.*, 37 (1): 87-101.
- HOLM-HANSEN, O.; C. J. LORENZEN; R. W. HOLMES y J. D. H. SIRICKLAND. — 1965. Fluorometric Determination of Chlorophyll. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 30 (1): 3-15.
- HOPKINS, T. S. — 1978. Physical Processes in the Mediterranean Basins. En: B. KJERFVE (ed.). *Estuarine transport processes*. University of South Carolina Press, Columbia, South Carolina, 269-310 pp.
- JEFFREY, S. W. y G. F. HUMPHREY. — 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, c_1 and c_2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanz.*, 167: 191-194.
- LACOMBE, H. — 1973. Aperçus sur l'apport à l'océanographie physique des recherches récentes en Méditerranée. *Bulletin de l'Etude en Commun de la Méditerranée*, 7: 5-25.
- LORENZEN, C. J. — 1967. Determination of Chlorophyll and Phaeo-Pigments: Spectrophotometric Equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12: 343-346.
- MARGALEF, R. — 1965. Ecological correlations and the relationship between primary productivity and community structure. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18. Supl.: 355-364.
- 1972. Fitoplancton de la región de afloramiento del noroeste de África. *Res. Exp. Cient. B/O Cornide*, 1: 23-51.
- MARGALEF, R. y A. BALLESTER. — 1967. Fitoplancton y producción primaria de la costa catalana, de junio de 1965 a junio de 1966. *Inv. Pesq.*, 31 (1): 165-182.
- MARGALEF, R. y J. CASTELLVÍ. — 1967. Fitoplancton y producción primaria de la costa catalana, de julio de 1966 a julio de 1967. *Ibidem*, 31 (3): 491-502.
- MARGALEF, R. y J. HERRERA. — 1963. Hidrografía y fitoplancton de las costas de Castellón, de junio de 1959 a junio de 1960. *Ibidem*, 22, 49-109.
- 1966. La producción primaria en las aguas del puerto de Barcelona. *Ibidem*, 30: 45-48.
- MARGALEF, R.; J. HERRERA; M. STEYAERT y J. STEYAERT. — 1966. Distribution et caractéristiques des communautés phytoplanktoniques dans le bassin tyrrhénien de la Méditerranée en fonction des facteurs ambiants et à la fin de la stratification estivale de l'année 1963. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 42 (5): 1-56.
- MILLER, A. R. — 1963. Physical oceanography of the Mediterranean Sea: a discourse. *Rapp. Proc. verb. Réun. Comm. int. Explor. Scient. Mer Médit.*, 17: 857-871.

- MINAS, H. J. — 1970. La distribution de l'oxygène en relation avec la production primaire en Méditerranée nord-occidentale. *Mar. Biol.*, 7 (3): 181-204.
- 1971. Resultats préliminaires de la campagne MEDIPROD I du *Jean-Charcot* (1-15 mars et 4-17 avril 1969). *Inv. Pesq.*, 35 (1): 137-146.
- NIELSEN, J. N. — 1912. Hydrography of the Mediterranean and adjacent waters. *Report of the Danish Oceanographical Expedition, 1908-1910*. Copenhagen.
- PLATT, T.; K. L. DENMAN y A. D. JASSBY. — 1977. Modeling the productivity of phytoplankton. En: E. D. GOLDBERG (ed.). *The Sea: Ideas and Observations on Progress in the Study of the Seas*. Vol. VI. John Wiley, New York, 807-856 pp.
- SALAT, J. y A. CRUZADO. (En prensa.) Masses d'eau dans la Méditerranée Occidentale. *Rapp. Proc. verb. Réun. Comm. int. Explor. Scient. Mer. Médit.*
- SALAT, J.; J. FONT y A. CRUZADO. — 1978. Datos oceanográficos frente a Barcelona. *Datos Informativos*, 5: 1-73.
- SOURNIA, A. — 1973. La production primaire planctonique en Méditerranée. Essai de mise à jour. *Bulletin de l'Étude en Commun de la Méditerranée*, 5: 1-128.
- STRICKLAND, J. D. H. y PARSONS, T. R. — 1968. A Practical Handbook of Seawater Analysis. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 167: 1-311.
- SVERDRUP, H. U.; M. W. JOHNSON y R. H. FLEMING. — 1942. *The Oceans, Their Physics. Chemistry and General Biology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J., 1087 pp.
- VACCARO, R. F. y J. H. RYTHER. — 1960. Marine phytoplankton and the distribution of nitrite in the sea. *J. cons. perm. int. Explor. Mer*, 25: 260-271.
- VIVES, F. — 1978. Distribución de la población de copépodos en el Mediterráneo occidental. *Res. Exp. Cient. B/O Cornide*, 7: 263-302.
- 1979. Campaña «Mediterráneo I» (octubre-noviembre 1976). *Datos Informativos*, 7: 1-164.
- WINTER, D. F.; K. BANSE y G. C. ANDERSON. — 1975. The Dynamics of Phytoplankton Blooms in Puget Sound, a Fjord in the Northwestern United States. *Mar. Biol.*, 29: 139-176.
- YENTSCH, C. S. y MENZEL, D. W. — 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, 10: 221-231.