

El Sistema de la Corriente de Canarias

Hernández-León¹, S., M. Gómez², J. Aristegui³ y C. Almeida⁴

¹ Licenciado en Ciencias Biológicas en junio de 1980. Doctor en Ciencias Biológicas en septiembre de 1986. Premio del Gobierno de Canarias a la Mejor Tesis Doctoral en 1986. Profesor Titular de Universidad en Zoología Marina y Sistemas Pelágicos y Bentónicos en la Facultad de Ciencias del Mar de la Universidad de Las Palmas de GC. Estancias en el Centre Oceanologique de Brest, Francia, y en el Bigelow Laboratory for Ocean Sciences, Estados Unidos. Vicedecano de la Facultad de Ciencias del Mar durante el periodo 1994-1998. Ha impartido dieciséis cursos de doctorado y ha llevado siete direcciones de Programa de Doctorado en Oceanografía Biológica. Ha escrito medio centenar de publicaciones, la mayoría en revistas internacionales y ha participado en veinte proyectos de investigación siendo investigador principal en cuatro de ellos. Ha dirigido cuatro Tesis doctorales y posee más de treinta presentaciones en congresos, la mayoría internacionales. Ha realizado más de cuarenta campañas oceanográficas, cinco de ellas en áreas polares.

² Licenciada en Biología Marina por la Universidad de La Laguna y Doctora en Ciencias del Mar por la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Comenzó su trayectoria investigadora en el campo de la Ecofisiología de organismos planctónicos en octubre de 1986, cuando se incorpora al grupo de trabajo en Oceanografía Biológica de la ULPGC. Se especializa en el estudio de la biomasa, composición taxonómica y actividad metabólica del zooplancton. Ha participado como investigadora en catorce proyectos de investigación, de los cuales cuatro son europeos y es investigadora principal de dos proyectos destinados a la obtención de las tasas metabólicas máximas del zooplancton y al estudio de la producción secundaria debida a esta comunidad. Ha tomado parte en un total de quince campañas oceanográficas, nacionales e internacionales, analizando muestras de diversas áreas oceanográficas (Atlántico Norte, Mar Báltico, Atlántico Subtropical, Región de Canarias y Antártida). Los resultados de estas investigaciones se han visto publicados en numerosas revistas de investigación entre las que destacan *Journal of Plankton Research*, *Deep-Sea Research*, *Polar Biology*, *South African Journal of Marine Science* o *Cytometry*, entre otras. Asimismo, es autora de textos docentes. En la actualidad es Profesora titular de Biología Animal de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria y Vicedecana de Calidad Docente de la Facultad de Ciencias del Mar, donde imparte Zoología Marina.

³ Licenciado en Ciencias Biológicas en junio de 1979 por la Universidad de La Laguna, Doctor en Ciencias Biológicas en septiembre de 1984. Profesor Titular de Ecología en la Facultad de Ciencias del Mar de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Ha realizado estancias en el Instituto de Mazatlán, México, el Instituto de Estudios Avanzados, del CSIC, Blanes, el Bigelow Laboratory for Ocean Sciences, USA, el Brookhaven National Laboratory, USA, y el School of Ocean Sciences, Bangor. Actualmente es Secretario de la Facultad de Ciencias del Mar. Ha impartido clase en tercer curso de la carrera de "Sistemas Pelágicos y Bentónicos" desde 1984, siendo el responsable de la asignatura. Ha impartido más de treinta cursos de doctorado y masters. Director del Programa de Oceanografía Biológica en varias ocasiones. Coordinador del Programa Interdepartamental de Oceanografía. Coordinador del módulo de Ecología del Master en Medio Ambiente Litoral y Marino. Ha publicado alrededor de cuarenta artículos de investigación en revistas internacionales. Ha presentado numerosas comunicaciones en congresos internacionales. Evaluador de Proyectos de investigación de la CICYT, NERC (Inglaterra), CONAYCIT (Argentina) y MAST (Unión Europea). Evaluador de artículos en diversas revistas nacionales e internacionales. Ha participado en más de veinte proyectos de investigación, nacionales e internacionales, siendo investigador principal en siete de ellos. Ha dirigido seis Tesis doctorales. Ha participado en más de cuarenta campañas oceanográficas nacionales e internacionales.

⁴ Licenciado en Ciencias del Mar en junio de 1988, Doctor en Ciencias del Mar en septiembre de 1996. Realiza estancias en el Institut für Ostseeforschung de Warnemünde, Alemania y en la Universidad de Bergen, Noruega. Ha impartido dos cursos de doctorado. Ha realizado catorce publicaciones, la mayoría en revistas internacionales y ha participado en seis proyectos de investigación. Ha realizado más de quince campañas oceanográficas, dos de ellas como Jefe de Campaña y una de ellas en áreas polares.

INTRODUCCIÓN

El sistema de la Corriente de Canarias es uno de los cuarenta y nueve grandes ecosistemas marinos del planeta (SHERMAN, 1993). Éstas son amplias regiones geográficas generalmente mayores de doscientos mil Km² que se caracterizan por su batimetría, hidrografía y productividad y que albergan poblaciones marinas que han adaptado sus estrategias reproductivas, de crecimiento y alimentación (SHERMAN Y ALEXANDER, 1989). La Corriente de Canarias alberga una de las cuatro áreas de afloramiento más importantes del mundo y por tanto de mayor riqueza en pesquerías. Sin embargo, LONGHURST (1998) en su Geografía ecológica del mar no lo clasifica como Sistema de la Corriente de Canarias. Este autor distingue entre las provincias del giro tropical-subtropical noratlántico y la provincia oriental del bioma costero del Atlántico. Es decir, distingue las aguas oligotróficas del giro subtropical de las aguas eutróficas del afloramiento del Sahara. En cualquier caso, nosotros vamos a considerar esta amplia región geográfica como un sistema que tiene dos vertientes muy claras que son precisamente las aguas oceánicas y la región costera ligada al fenómeno de afloramiento del oeste africano. Sin embargo, haremos hincapié en las conexiones entre ambas áreas puesto que probablemente sea una de las características que distinguen este sistema de otros ligados a las otras grandes áreas de afloramiento que encontramos en el Sistema de la Corriente de California, Humbolt o Benguela. Queremos, sin ser exhaustivos, dar una visión amplia de este sistema con el objeto de abrir nuevas perspectivas en el conocimiento de sus características ecológicas y en especial enfatizar la necesidad de un minucioso estudio entre el marco físico y la diversidad biológica.

Durante los últimos quince años nuestra percepción sobre las características de la Corriente de Canarias ha cambiado sustancialmente debido por un lado al incremento que ha tenido el potencial investigador de los laboratorios que operan en el área y por otro el significativo avance de las nuevas tecnologías, en especial el

desarrollo de ordenadores y sensores. El esfuerzo investigador de laboratorios ajenos al área no es despreciable y aunque no es comparable al realizado durante la década de los años 70 durante el programa CINECA (Cooperative Investigation of the Northern part of the East Central Atlantic), el área de Canarias ha seguido siendo de interés para que numerosos países que, en cooperación con los laboratorios canarios, han ayudado en el avance del conocimiento sobre las características de la Corriente de Canarias. Como ejemplo podemos citar los proyectos europeos "Coastal Transition Zone: Islas Canarias" y "Canary Azores Gibraltar Observations" (CANIGO).

Otro de los avances destacados ha sido sin duda el estudio de los fenómenos a mesoscala que en parte ha sido el motor de la oceanografía biológica en el área durante la última década del siglo XX. El desarrollo de las técnicas de teledetección ha permitido obtener imágenes sinópticas de la distribución de temperatura y clorofila de las capas superficiales del océano. Esta nueva herramienta ha supuesto una pequeña revolución dado que el esfuerzo a bordo de buques oceanográficos ha podido ser dirigido, evitando el muestreo "a ciegas" anterior a la aparición de dichos sensores remotos. El descubrimiento de una enorme y compleja variabilidad mesoscalar relacionada con la presencia de remolinos ciclónicos y anticiclónicos así como de filamentos de agua aflorada que se inyectan en el océano oligotrófico, ha incidido una vez más sobre la importancia que la física del océano tiene sobre el desarrollo de las comunidades. Dedicaremos una parte importante de este capítulo a estudiar dicho efecto y sus consecuencias sobre la diversidad pelágica.

Sin embargo, veremos que no toda la variabilidad puede ser explicada por el efecto de los procesos físicos. Aunque el desarrollo de las comunidades está íntimamente ligado al desarrollo de determinados fenómenos físicos (p.e., mezcla vertical y desarrollo del máximo de biomasa en la cadena trófica), la estructura de ese ecosistema va a depender también de fenómenos estrictamente biológicos como el pastaje y la predación. La intensidad de

ambos fenómenos originará cambios trascendentales en el desarrollo de las comunidades, algo que hemos ignorado durante mucho tiempo en oceanografía biológica. Se ha observado recientemente que la predación en el océano puede modificar el flujo de materia y energía (HERNÁNDEZ-LEÓN, 1998), tal y como lo hace el pastaje. Sin embargo, cabe preguntarnos sobre los efectos que estas interacciones meramente biológicas pueden producir en la presencia o ausencia de determinadas especies. Pensamos que se abren aquí nuevas e inexploradas vías para el estudio de la diversidad en el océano. Queremos que este trabajo contribuya al desarrollo de este tipo de investigaciones.

1. LA CORRIENTE DE CANARIAS

La rama descendente de la Corriente del Golfo ha sido denominada genéricamente como la Corriente de Canarias. Podríamos decir que es el borde oriental del giro subtropical del Atlántico Norte. Es una corriente relativamente templada para la latitud donde se encuentra debido al enfriamiento de las aguas del giro subtropical en su paso por la región de los vientos de oeste (westerly winds) en la latitud de las Islas Azores. La temperatura superficial varía entre 18 y 23°C aunque en la costa africana, debido al afloramiento, los valores pueden alcanzar los 14°C. De la misma forma, la salinidad varía entre 36 y 37psu. Bajo la capa de mezcla encontramos el Agua Central Noratlántica hasta los 800 m de profundidad y bajo ésta se encuentra Agua Mediterránea y Agua Antártica Intermedia. En la región de Cabo Blanco (20-21°N) se encuentra el límite entre el Agua Central Noratlántica y el Agua Central Suratlántica. Esta última posee una concentración de nutrientes más elevada que la del norte lo que origina importantes pulsos productivos cuando aflora tanto en Cabo Blanco como al sur (Mauritania principalmente) durante el desplazamiento meridional de los Vientos Alisios en invierno.

Sin embargo, no es fácil definir la Corriente de Canarias debido principalmente a su variabilidad y a la incertidumbre que tenemos sobre su dirección y el volumen de agua que

transporta. Aunque se conoce que el transporte neto es hacia el sur, la variabilidad de dicho transporte durante el ciclo anual es significativa (FEDOSEEV, 1968). Aproximadamente la mitad del transporte en la columna de agua desde la superficie hasta los 800 m se lleva a cabo en los primeros 200 m (STRAMMA, 1984). La variación estacional es su característica principal. Ésta ha sido descrita por STRAMMA & SIEDLER (1988) y en general presenta dos situaciones bastante definidas en relación a los dos periodos más significativos en el área, el verano época en la que soplan con mayor intensidad los Vientos Alisios, y el invierno caracterizado por la ausencia o mayor debilidad de estos vientos al norte del paralelo 21. De abril a septiembre el transporte hacia el sur cerca de la costa africana es mayor que de octubre a marzo. En general existe una mayor extensión este-oeste y menor norte-sur durante el verano que en invierno. Estas dos situaciones muestran tres ramas (Fig. 1) en la Corriente de Canarias cuya posición varía en ambos periodos.

Sin duda, una de las características más importantes desde el punto de vista de la oceanografía es la presencia del Afloramiento del Noroeste Africano. La acción de los Vientos Alisios, que soplan paralelos a esta costa durante una gran parte del año, originan que la masa de agua se transporte hacia el océano (transporte de Ekman) dando lugar a que las aguas profundas, frías y ricas en nutrientes, ocupen el lugar de éstas. La enorme inyección de nutrientes en la capa fótica produce un espectacular incremento de la producción primaria y de toda la trama trófica. Para hacernos una idea de las implicaciones de este fenómeno basta decir que las cuatro áreas de afloramiento más importantes del mundo (Sahara, California, Perú y Benguela) producen más del 30% de las pesquerías del planeta. El afloramiento es un fenómeno que aparece durante todo el año con mayor o menor intensidad y es una característica del área (Fig. 2). La imagen de temperatura promediada muestra valores más bajos en la costa africana mientras que, en el área oceánica, los valores de temperatura se incrementan a lo largo de la Corriente de Canarias en su recorrido hacia la zona tropical. El simple estudio de la

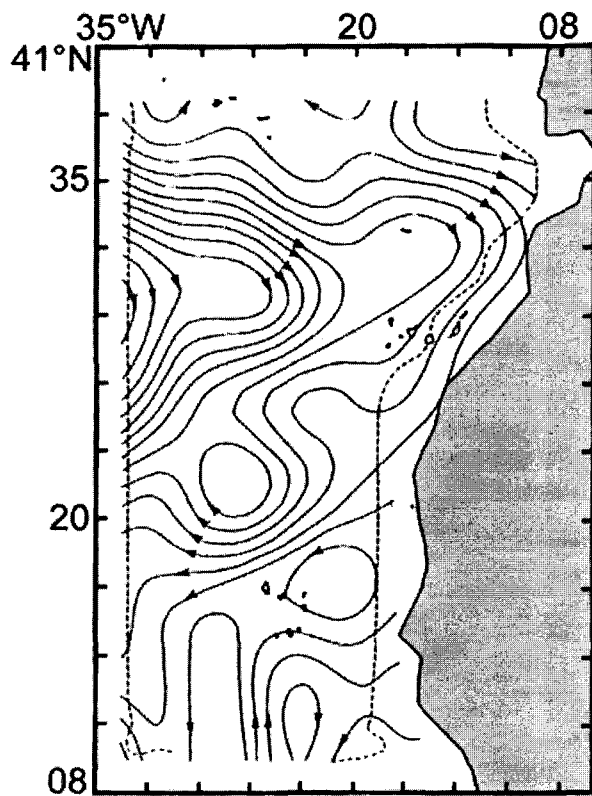


Figura 1. Transporte integrado desde 0 a 800 m de profundidad obtenido mediante perfiles de densidad. Cada línea de flujo representa un valor de $10^6 \cdot \text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Tomado de STRAMMA (1984).

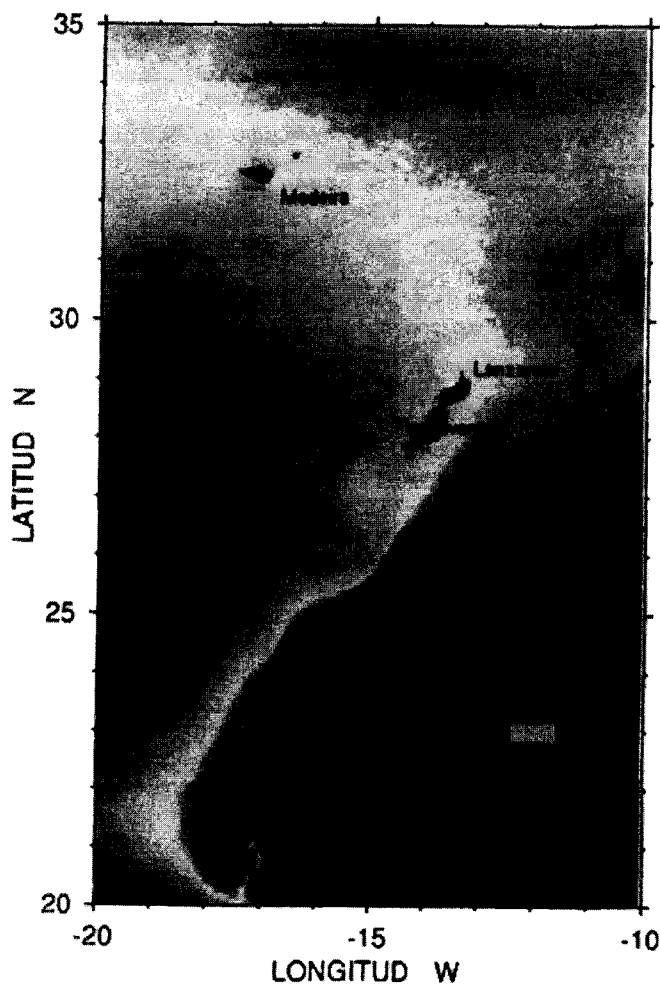


Figura 2. Valor medio de la temperatura media superficial obtenida mediante satélite (sensor AVHRR) para el periodo desde 1981 a 1991. Tomado de BARTON *et al.* (1998).

temperatura muestra la complejidad de la zona. Por un lado, existe un gradiente nortesur debido a la disminución de la latitud. Por otro, un gradiente desde la zona costera africana, donde se produce el afloramiento, hacia el océano. Este gradiente es más acusado ya que el agua toma rápidamente la temperatura del ambiente. Cuando se estudia la salinidad se observa que la influencia del afloramiento se extiende algo más hacia el océano (MASCAREÑO, 1972). Estos gradientes pueden percibirse en el estudio de la producción primaria y de la biomasa fitoplanctónica. Los altos valores de clorofila que se registran en el afloramiento africano debido a la surgencia de estas aguas profundas desaparecen rápidamente hacia el océano de tal forma que apenas aparecen valores medianamente altos más allá del borde de la plataforma del continente africano, salvo en las intrusiones o filamentos de agua aflorada que circulan hacia el océano. Por tanto, debemos diferenciar claramente las aguas que se encuentran bajo la influencia del afloramiento de aquellas, más pobres en Nutrientes y Fitoplancton, del área oceánica caracterizada por ser una zona donde la capa superficial del océano permanece estratificada durante gran parte del año, impidiendo el flujo de nutrientes hacia la capa fótica.

En el área de la Corriente de Canarias, como se puede ver, la variabilidad de los organismos planctónicos que la habitan debe ser importante debido a la variedad de situaciones físicas que podemos encontrar. Como veremos, la composición taxonómica del plancton de las zonas de afloramiento va a diferir de los organismos que podemos encontrar en la zona oceánica. En general, encontraremos especies típicas de las distintas masas de agua. Incluso cuando estudiamos una especie ubiquista podremos diferenciar características morfológicas en aquellas que habitan en aguas del afloramiento de aquellas de aguas más cálidas, oligotróficas. En una comparación del tamaño del Copépodo *Temora stylifera* entre las aguas del afloramiento y las más pobres que rodean el Archipiélago Canario, CARNERO (1975) encuentra que el tamaño de esta especie disminuye significativamente desde la costa africana hacia las islas más oceánicas. No cabe duda

que la respuesta del desarrollo es diferente en zonas con diferente riqueza alimenticia.

Para comprender la influencia que puede tener la variabilidad física sobre la presencia de las distintas especies estudiaremos la producción, primeramente, en el contexto general del giro subtropical y de la Corriente de Canarias. Posteriormente, haremos énfasis en la importante y característica variabilidad mesoscalar de la Corriente de Canarias. Abordaremos la influencia que tienen estructuras físicas como los remolinos y filamentos del afloramiento en la presencia o ausencia de los organismos planctónicos.

1.1. La producción en el Giro Subtropical

Estas inmensas áreas del océano han sido comúnmente consideradas como muy oligotróficas debido a la permanente estratificación de las zonas subtropicales. En un estudio llevado a cabo en un transecto este-oeste de 2800 Km en el Atlántico tropical (21°N) hemos podido observar que en efecto los valores de producción primaria y de biomasa tanto del fitoplancton como del zooplancton se situaron en los rangos más bajos de la literatura (HERNÁNDEZ-LEÓN *et al.*, 1999). El estudio taxonómico del zooplancton en dicho transecto mostró un declive de Copépodos calanoides pequeños hacia el océano mientras que los calanoides medianos mostraron una tendencia opuesta, incrementándose hacia el centro del giro subtropical, en paralelo con la tendencia general de los índices del metabolismo y crecimiento estudiados. Esta tendencia opuesta a lo que cabría esperar con un incremento de los organismos de mayor tamaño y una mayor actividad metabólica hacia el océano se explicó en base a la presencia de cadenas de Cianobacterias del género *Trichodesmium* en la mitad oeste del citado transecto. Estos organismos fijadores de nitrógeno atmosférico suelen presentar incrementos importantes en las zonas subtropicales. Se conoce que ciertos organismos mesozooplancónicos se alimentan de *Trichodesmium* o de los organismos asociados con estas Cianobacterias como pueden ser los Protistas (CARPENTER, 1983). Este incremento de Copépodos de mediano

tamaño es sin duda una de las facetas que se deben estudiar en el futuro desde el punto de vista de la taxonomía.

Mediante el estudio de la actividad metabólica del zooplancton se observó también que existen fenómenos que incrementan el flujo de energía en estas zonas "pobres" del Atlántico. En efecto, a lo largo del transecto se registró la presencia de ondas de Rossby cuya longitud de onda fue de 620-830 Km y que se producen por el efecto del desplazamiento meridional y la estacionalidad de los Vientos Alisios. Estas ondas fueron analizadas por la diferencia entre las isotermas de 15 y 18°C y se pudo observar que el metabolismo del micro y mesoplancton se incrementó en fase con este fenómeno físico (Fig. 3). La variabilidad mesoscalar relacionada con la presencia de estas ondas debe favorecer un incremento de la producción en estas zonas. Curiosamente estos incrementos de la producción sólo se observaron midiendo la actividad de los organismos pero, sin embargo, no se observaron como incrementos de la abundancia y biomasa tanto del fitoplancton como del zooplancton. Como podemos observar, el océano oligotrófico no parece ser tan estable como aprendimos en los libros de texto. El incremento del flujo de energía detectado en el zooplancton nos hace pensar que probablemente no estemos midiendo todas las transferencias de materia en estas zonas de aguas azules del planeta.

1.2. El ciclo de producción oceánico

Las cálidas temperaturas subtropicales hacen que las aguas superficiales del océano adquieran calor y formen una

Durante el máximo de biomasa de fitoplancton en el ciclo anual, la mayor concentración de clorofila se localiza cerca de la superficie mientras que durante el resto del año aparece alrededor de la nutriclina, formando un "Máximo Profundo de Clorofila". La nutriclina coincide aproximadamente con la profundidad de la termoclina. Esta es una situación típica de los sistemas tropicales y subtropicales. Los valores de clorofila encontrados durante el año son del orden de 0,05-0,2 mg clorofila $a \cdot m^{-3}$ en superficie, mientras que en el

termoclina estacional muy acentuada. Ésta varía su profundidad con la época de año aunque tiende a situarse sobre los 80-100 m de profundidad. La termoclina forma una importante barrera para el flujo de nutrientes hacia las capas superficiales, iluminadas, impidiendo un desarrollo significativo de los productores primarios. Por tanto, tendremos una muy amplia zona central del giro subtropical cuya producción biológica es relativamente baja. Sólo durante el invierno, con el enfriamiento de la capa superficial del mar, la termoclina estacional va siendo erosionada, debilitada, y por tanto se va a permitir un pequeño flujo de nutrientes que dará lugar al denominado Máximo de Finales de Invierno. Durante este periodo se incrementa la producción primaria y se puede observar un notorio incremento de la biomasa de fitoplancton (DE LEÓN & BRAUN, 1973; BRAUN, 1980) que desaparece en cuanto se reestablece la termoclina estacional (Fig. 4). Durante el resto del año, los valores son bajos y la biomasa del fitoplancton aparece asociada a la termoclina estacional originando el denominado Máximo Profundo de Clorofila. DE LEÓN & BRAUN (1973) muestrearon en una estación fuera de la plataforma de la Isla de Tenerife y, como ellos, vamos a considerarla como ejemplo de una situación típica oceánica pues dicha estación se realizó en el norte de Tenerife, en una zona *a priori* poco perturbada por la isla. Sin embargo, no se puede descartar alguna influencia de la pequeña plataforma insular. Utilizaremos el mismo criterio para los trabajos posteriores realizados en la misma zona (BRAUN, 1981; FERNÁNDEZ DE PUELLES & GARCÍA-BRAUN, 1996, entre otros).

máximo profundo de clorofila se alcanza 0,2-0,3 mg clorofila $a \cdot m^{-3}$ (BRAUN, 1980; BRAUN & REAL, 1984). Durante el máximo de invierno estos valores pueden alcanzar 1,0-1,5 mg clorofila $a \cdot m^{-3}$ en superficie, siendo cerca de la termoclina de 0,75. BRAUN & REAL (1981) encuentran que el 93% de la biomasa del fitoplancton y el 97% de la producción primaria se debe a las células <60 μm . El fitoplancton de red posee poca importancia incluso durante el periodo productivo a finales de invierno, con valores medios de unas 13 células. ml^{-1}

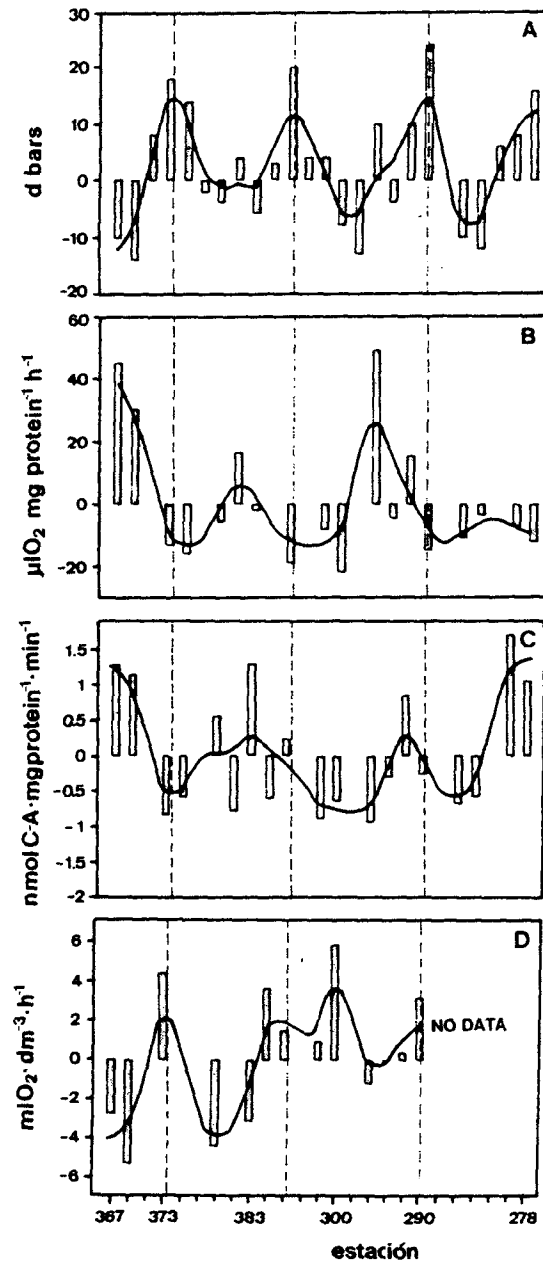


Figura 3. Comparación de las desviaciones de (A) la distancia entre las isotermas de 15 y 18°C mostrando las ondas de Rossby, (B) la actividad específica del índice del metabolismo (ETS), (C) del índice de crecimiento (ATC) del mesozooplankton, y (D) del índice del metabolismo (ETS) en el microplankton. Tomado de HERNÁNDEZ-LEÓN *et al.* (1999).

(BRAUN, 1980). En un trabajo posterior, BRAUN *et al.* (1985) encuentran que el ultraplankton (<10 μm) constituyó el 73% de las células contadas, el 64% de la producción primaria y el 77% de la clorofila. Trabajos recientes han confirmado el predominio de fitoplancton picoplanctónico (<2 μm), durante la mayor parte del año en aguas oceánicas de Canarias. En particular, Cianobacterias del tipo *Synechococcus* y *Prochlorococcus*, con abundancias de 10⁴ y 10⁵ células·ml⁻¹,

respectivamente, dominan las aguas superficiales iluminadas, mientras que pequeños flagelados autotróficos, con abundancias de 10³ células·ml⁻¹, son los principales componentes del máximo profundo de clorofila (BALLESTEROS, 1994). La contribución de estas células a los valores absolutos de clorofila y producción es obviamente importante. Entre un 50 y un 90% de la clorofila y la producción primaria se debe a células del picoplancton (MONTERO, 1993; BASTERRETxea, 1994).

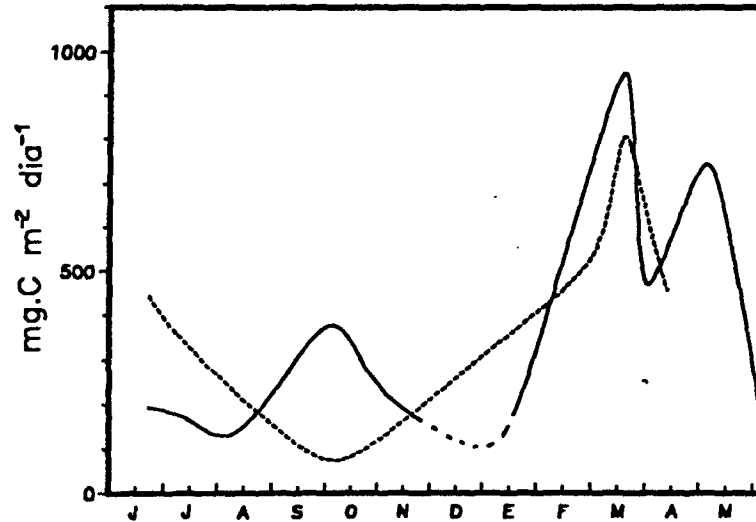


Figura 4. Ciclo de producción primaria en Canarias en los 1971-72 (línea continua) y 1975-76 (línea de trazos). Redibujado por BASTERRETxea (1984) a partir de DE LEÓN & BRAUN (1973) y BRAUN (1980).

La contribución es más importante cuanto más alejado se está de la influencia del afloramiento, y cuanto mayor es la estratificación en la columna de agua (BASTERRETxea & ARÍSTEGUI, 2000). En general, las células pequeñas del fitoplancton dominan en condiciones de alta irradiancia y baja concentración de nutrientes, mientras que en las zonas donde hay surgencia (por ejemplo, las aguas del afloramiento o el centro de los remolinos ciclónicos) o mezcla de agua profunda con nutrientes (sistemas frontales) proliferan las células de mayor tamaño. El ciclo oceánico de producción primaria (DE LEÓN & BRAUN, 1973; BRAUN, 1980) es similar al descrito por MENZEL & RYTHER (1960) para el Mar de los Sargazos. Los valores que se alcanzan durante el máximo de invierno son del orden de $800-1000 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, mientras que los valores mínimos, cercanos a $100 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, se producen durante el verano. Estos valores pueden incluso ser menores en periodos de alta estratificación de la columna de agua (BASTERRETxea, 1994). La producción media anual es de unos $200 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, un valor característico de regiones oligotróficas.

La distribución vertical de la producción primaria se caracteriza por presentar su máximo alrededor de los 40 m de profundidad (DE LEÓN & BRAUN, 1973; BRAUN, 1980), por encima del máximo profundo de clorofila. El máximo de

producción primaria y de clorofila raramente coinciden en aguas oceánicas. Esto se puede deber a un pastaje selectivo del zooplancton sobre las células con mayores tasas de crecimiento y/o a una distribución vertical acusada de células de fitoplancton con diferentes relaciones clorofila/biomasa. En efecto, aunque los máximos profundos de clorofila se corresponden también con máximos en el número de células (BALLESTEROS, 1994), el fitoplancton que predomina en la capa de mezcla (Cianobacterias de los tipos *Synechococcus* y *Prochlorococcus*) es de menor tamaño y con una concentración de clorofila por célula menor que el Fitoplancton dominante del máximo profundo de clorofila, compuesto por pequeños Flagelados (pelagofitas y haptofitas). Es por lo tanto probable que las tasas de producción y pastaje (por Flagelados heterotróficos) de las Cianobacterias (con tamaños similares a las bacterias heterotróficas) sean mucho mayores que las del resto del fitoplancton, lo que explicaría el máximo de producción primaria medido como asimilación de carbono inorgánico.

El zooplancton muestra también un incremento de la biomasa durante el máximo de finales de invierno (BRAUN, 1981) mientras que durante el resto del año los valores permanecen bajos. Los valores medios de biomasa en 0-200 m se encuentran en el rango 390-669 mg peso

seco·m⁻² (YASHNOV, 1962, BRAUN, 1981) y se corresponden con aproximadamente el 50% de la biomasa existente en la columna de agua hasta 1000 m de profundidad. La biomasa en la zona oceánica al sur del Archipiélago Canario es mayor (1370 mg peso seco·m⁻² en 0-200 m, HERNÁNDEZ-LEÓN *et al.*, 1984) debido, como veremos, a la variabilidad mesoscalar típica de esta zona.

En un estudio del ciclo anual de Copépodos superficiales (0-20 m) realizado por CORRAL (1970) obseva que existen especies como *Oithona plumifera* que aparecen bien representadas durante todo el año mientras que otras especies lo están sólo durante una parte del ciclo anual como *Acartia negligens* en primavera y verano o *Lucicutia flavicornis* en otoño y parte del invierno. Otras especies aparecen durante todo el año salvo durante el máximo de finales de invierno como es el caso de *Temora stylifera* y *Clausocalanus arcuicornis*. Sin duda, una característica importante de este ciclo anual fue la variabilidad de aproximadamente 30 días encontrada en las especies más representativas. Esta variación cíclica la discutiremos más adelante.

FERNÁNDEZ DE PUELLES & GARCÍA-BRAUN (1996) encuentran que los géneros de Copépodos más comunes fueron *Oncaea* (18%), *Clausocalanus* (18%), *Oithona* (17%) y *Paracalanus* (7%). Esto contrasta con los resultados de CORRAL (1970) que encuentra que las especies más comunes durante un ciclo anual fueron *Oithona plumifera* (23%), *Nannocalanus minor* (10%), *Temora stylifera* (9%) y *Acartia negligens* (6%). Las diferencias pueden ser explicadas por los rangos de profundidad muestreados. Mientras CORRAL (1970) sólo muestreó los 20 primeros metros de profundidad, FERNÁNDEZ DE PUELLES & GARCÍA-BRAUN (1996) lo hicieron en 0-200 metros. Esta sustancial diferencia explica que *Clausocalanus* sólo apareciera en un 4% en las muestras de CORRAL (1970) mientras que para FERNÁNDEZ DE PUELLES & GARCÍA-BRAUN (1996) fue una de las especies más importantes.

Parece claro que en la zona oceánica de la Corriente de Canarias se requiere un mayor esfuerzo para conocer el

papel de, al menos, las especies mejor representadas como *Oithona plumifera* y *Clausocalanus arcuicornis*. En el futuro se debería estudiar la distribución, estacionalidad y fisiología (alimentación, metabolismo y crecimiento) de estas especies con el objeto de conocer de que forma los cambios climáticos a corto y largo plazo influyen sobre el ecosistema pelágico. Esta es una filosofía que se realiza desde hace casi una década en el Atlántico Norte donde *Calanus finmarchicus* juega un papel central como eslabón entre los niveles inferiores y superiores de la trama trófica.

2. EL AFLORAMIENTO

El área de afloramiento se extiende *a grosso modo* desde los 15 a 33°N cubriendo una impresionante área de la costa africana. Sin embargo, el afloramiento no ofrece una continuidad a lo largo de esta costa, apareciendo núcleos donde la surgencia es más patente. Normalmente estos centros de afloramiento se localizan coincidiendo con determinados accidentes topográficos como pueden ser los cabos. Así, los centros más importantes se encuentran en Cabo Ghir, Cabo Juby, Cabo Bojador y Cabo Blanco en el área norte de la zona. Como veremos, la intensidad de estos afloramientos vendrá condicionada por la estacionalidad y por la hidrografía.

La característica principal de un área de afloramiento, aparte del fenómeno físico, es su productividad biológica debido a la fertilización de las aguas superficiales. La alta productividad implica el acortamiento de la cadena trófica y una más baja diversidad. Sin embargo, esta alta productividad no se manifiesta siempre en altas biomásas si no existen procesos de estabilidad de la columna de agua. Ocurriría algo similar al desarrollo del máximo primaveral en aguas templadas. En estas aguas, el florecimiento (la alta biomasa de fitoplancton) no se produce hasta que no se estratifica la columna de agua. Al final del invierno existen muchos nutrientes e incluso luz pero las células no se acumulan. El "bloom" se produce porque la columna de agua adquiere estabilidad y todavía no han crecido las poblaciones de herbívoros, no hay pastaje o éste no supera al crecimiento de las células. En las zonas de

afloramiento tiene lugar un proceso similar. El agua profunda recorre la plataforma y aflora justo en la costa donde aparece la menor temperatura, la menor salinidad y la máxima concentración de nutrientes. El incremento de clorofila, sin embargo, se produce con un cierto desfase coincidiendo con un declive severo en las concentraciones de silicatos. El aumento en la biomasa del zooplancton aparecerá también desfasado de este de clorofila y hacia el océano (POSTEL, 1990).

En invierno la clorofila muestra valores comprendidos entre 0,14 y 1,75 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ en los 50 primeros metros mientras que en verano los valores se sitúan en el intervalo 1-4 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ y alcanzando valores de hasta 14 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ (GRALL *et al.*, 1974; BRAUN & DE LEÓN, 1974; BRAUN *et al.*, 1976). La distribución vertical muestra un máximo superficial o subsuperficial en las estaciones más próximas a la costa y a medida que nos alejamos de ésta, el máximo de clorofila se encuentra cada vez a mayor profundidad situándose cerca de la termoclina en las aguas más oligotróficas (BRAUN & DE LEÓN, 1974; GRALL *et al.*, 1974; BASTERRETxea & ARÍSTEGUI, 2000). El sistema de afloramiento depende, en general, del campo de vientos, del bombeo de Ekman y de la topografía, pero también depende de las variaciones del viento a corto plazo. Se ha observado que la variabilidad temporal de la clorofila sobre la plataforma depende de los pulsos de viento diarios y, por tanto, del sistema de afloramiento (GRALL *et al.*, 1982). Estos autores observaron importantes variaciones diarias de la producción primaria ligadas al ciclo diario en la intensidad del Alisio. Cuando el viento sopla con mucha intensidad provoca la aparición de agua aflorada en superficie pero a su vez crea una mezcla tal que previene un incremento notorio de la producción primaria debido principalmente a la limitación de luz. Cuando el viento cesa, la producción primaria se incrementa debido a que la mezcla vertical se reduce. El mayor incremento de la producción primaria (hasta 3 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$) se observa cuando se produce la advección de agua costera cálida, cuando se reduce la mezcla vertical.

Los valores de producción primaria en la época de invierno oscilan entre 180 y

1700 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ cuando existen pulsos de afloramiento (GRALL *et al.*, 1974) mientras que cuando no se observan estos pulsos los valores pueden ser extraordinariamente bajos y mostrar valores muy por debajo de 200 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ (BRAUN *et al.*, 1976). En la época de máxima intensidad del afloramiento los valores se sitúan en el intervalo 2,1-5,3 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ (BRAUN & DE LEÓN, 1974; GRALL *et al.*, 1974; BASTERRETxea & ARÍSTEGUI, 2000). Fuera de la plataforma los valores descienden por debajo de los 0,5 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ hasta situarse en valores de 0,2 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ en las aguas típicamente oligotróficas salvo en los filamentos de agua aflorada que se introducen en el océano donde los valores pueden alcanzar 1 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$.

2.1. El ciclo de producción en el área de Afloramiento

Como hemos visto, el incremento de la productividad en la zona del afloramiento dependerá del fenómeno que origina el proceso físico, los Vientos Alisios. La periodicidad de estos vientos, con máximos en verano en su zona norte, determinará la estacionalidad y el reforzamiento de la subida de aguas profundas. Sin embargo, el afloramiento del noroeste africano presenta zonas bien diferenciadas a este respecto. La zona norte presenta varios núcleos de afloramiento como son los de Cabo Ghir, Cabo Juby y Cabo Bojador que se encuentran en el recorrido de los Alisios y cuya estacionalidad es clara. Sin embargo, en Cabo Blanco el afloramiento aparece durante todo el año debido a que en esta zona los Vientos Alisios soplan durante todo el ciclo anual. En efecto, durante el verano estos vientos soplan en la zona situada al norte de Cabo Blanco mientras que durante el invierno existe un desplazamiento meridional de estos vientos, debilitándose en el norte e intensificándose al sur de Cabo Blanco. Este fenómeno se observa no sólo en la intensificación estacional del afloramiento sino en el incremento de zooplancton (POSTEL, 1990) que sigue el mismo patrón que la intensidad del viento y del transporte de Ekman.

Esta variabilidad en la intensidad y la constancia de los vientos influye de

forma dramática sobre la composición de la comunidad del fitoplancton y los valores de producción primaria. En periodos de alta intensidad de viento, el agua que aflora presenta un contenido mayor en nitratos y silicatos, lo que favorece el desarrollo de diatomeas grandes y el incremento de la producción primaria. Durante el verano, en época de afloramiento intenso, se han observado concentraciones de clorofila de $180 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$ y valores de producción primaria de más de $2 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, en la costa Africana, entre Cabo Guir y Cabo Bojador, más de 5 veces los valores característicos de aguas oceánicas (BASTERRETXEA & ARÍSTEGUI, 2000). La mayor parte de esta clorofila y producción se debe a Diatomeas de gran tamaño, que alcanzan concentraciones de más de $200 \text{ células}\cdot\text{ml}^{-1}$ (KENNEWAY & TETT, 1994) y contribuyen con más del 75% a la clorofila total (VAN LENNING, 2000). El resto de la clorofila se debe a grupos con una representatividad menor, como las haptofitas, criptofitas y prasinofitas, con una ausencia casi total de cianobacterias.

La fauna planctónica presenta una composición distinta en época de afloramiento y fuera de ella. Merece nuestra atención la presencia de determinadas especies indicadoras del afloramiento. Entre éstas, el copépodo *Calanoides carinatus* es quizás la especie más indicativa de este fenómeno. Durante el invierno permanece en hibernación en las zonas profundas mientras que durante el periodo de afloramiento aparece en superficie. Fuera del área de afloramiento *C. carinatus* es una especie mesopelágica cuya población aparece en su mayor parte como copepodito V (BAINBRIDGE, 1960, VIVES, 1975). Durante la época de afloramiento es una especie que es capaz de aprovechar la enorme biomasa de diatomeas que se genera sobre la plataforma. Su máxima abundancia aparece en los núcleos de agua aflorada, en los máximos de producción primaria, apareciendo a mayor profundidad a medida que nos alejamos del centro de la surgencia hacia las aguas cálidas, estratificadas (VIVES, 1975). Su comportamiento de migración estacional recuerda a especies como *Calanus finmarchicus* y *Calanoides acutus* en aguas del Atlántico Norte y del Océano Sur,

respectivamente, o a *Calanus helgolandicus* en el afloramiento de Baja California. Son especies de gran tamaño, herbívoras y capaces de almacenar lípidos.

En relación a otros Copépodos, aparecerán especies típicas de las aguas afloradas y especies típicas de aguas oligotróficas o incluso de periodos en los cuales el afloramiento se debilita o desaparece. VIVES (1974, 1975) observa la presencia de los copépodos *Calanoides carinatus*, *Temora stylifera*, *Paracalanus parvus*, *Ctenocalanus vanus*, *Metridia lucens*, *Acartia danae*, *Oncaea curta* y *Calanus helgolandicus* durante la estación de afloramiento mientras que durante las otras estaciones aparecieron *Nannocalanus minor*, *Neocalanus gracilis*, *Oithona frigida*, *Rhincalanus cornutus* y *Eucalanus subtenuis* entre otros. Esta variabilidad debe ser considerada cuando se afronten trabajos sobre diversidad en el área de la Corriente de Canarias.

Otros grupos como son los Eufausiáceos constituyen elementos clave en el ecosistema pelágico. Se encuentran a caballo entre el plancton y el necton. Son organismos con hábitos tanto herbívoros como predadores y realizan importantes migraciones verticales. Existen tres géneros importantes que son *Euphausia*, *Nyctiphanes* y *Nematoscelis*, siendo las especies más importantes en el noroeste africano *Euphausia khronii*, *Nyctiphanes couchii*, *N. capensis* y *Nematoscelis megalops*. *Euphausia khronii* es muy abundante y constituye el 80-90% de todos los Eufausiáceos en el área de Río de Oro y Mauritania. Otros organismos como *Thalia democratica* (Tunicados) son indicadores de las aguas del talud continental y aparecen formando enjambres, manchas con altas densidades de individuos.

2.2. Filamentos

Pese a que estas estructuras mesoscalares se conocen desde hace más de veinte años (TRAGANZA *et al.*, 1980), no es hasta finales de los años 80 cuando se comienza su estudio con cierta meticulosidad, precisamente en la Corriente de California. En la Corriente de Canarias, los primeros estudios se basan en estudios realizados mediante teledetección (VAN

CAMP *et al.*, 1991; HERNÁNDEZ-GUERRA *et al.*, 1993) en los cuales se observa que los filamentos de afloramiento son estructuras muy comunes en toda la zona del afloramiento. La causa por la cual se producen estas intrusiones de agua aflorada en el océano son variadas. Las podríamos agrupar en: (1) El efecto de la convergencia de dos masas de agua cerca de la costa, originando lenguas de agua unidireccionales hacia el océano que pueden terminar en forma de "T" o "Seta" (IKEDA & EMERY, 1984). (2) El efecto de un remolino que se mueve lentamente cerca y paralelo a la costa (MOOERS & ROBINSON, 1984). Estos remolinos pueden capturar agua aflorada y desplazarla hacia el océano generando un filamento. (3) El efecto de una corriente de chorro (jet) costera que oscila alternativamente desde la costa hacia el océano generando meandros y desplazando agua aflorada hacia el océano.

Los filamentos son estructuras relativamente superficiales pues no alcanzan más allá de los 80-100 metros de profundidad. En la Corriente de Canarias se pueden apreciar extensos filamentos, especialmente entre Cabo Ghir y Cabo Blanco. En ocasiones alcanzan tales dimensiones que se les ha denominado genéricamente como filamentos gigantes. En el área de Canarias es muy común observar la formación de filamentos entre Cabo Juby y Cabo Bojador. Este o estos filamentos (pueden observarse más de uno al mismo tiempo) están ligados a la presencia de un remolino ciclónico cuasi-permanente atrapado entre Gran Canaria, Fuerteventura y el talud de la plataforma africana (Fig. 5). Parte del agua aflorada en la costa africana es atrapada por este remolino y proyectado hacia el océano de tal forma que el agua menos salina y más fría del afloramiento puede observarse formando una corriente (jet) hacia el mar abierto. En ocasiones otros remolinos inducidos por islas (especialmente Fuerteventura) derivan paralelos al borde del talud africano capturando agua aflorada y generando filamentos. Este fenómeno infiere una importante complejidad en el estudio de la dinámica de estas estructuras.

Las consecuencias biológicas del filamento son claras y se pueden percibir en las imágenes de clorofila de los sensores

remotos (Fig. 6). Estas estructuras mesoscalares están transportando materia orgánica desde el área del afloramiento hacia el océano oligotrófico. El zooplancton generado sobre la plataforma africana es transportado a su vez fuera de su hábitat natural. Este efecto es aún mayor que el observado con la biomasa fitoplanctónica. En efecto, HERNÁNDEZ-LEÓN *et al.* (en prep.), en un estudio realizado en agosto de 1993, observaron que la clorofila disminuyó drásticamente a lo largo del filamento, incluso más rápidamente que la producción primaria. La clorofila es muy alta cerca de la costa porque las células grandes tienen una concentración clorofila/carbono mucho más alta que las células pequeñas. Puede ocurrir que si pudiésemos medir la biomasa real, es posible que las diferencias no fuesen tan grandes en el gradiente de disminución hacia el océano de la biomasa y la producción. Sin embargo, el zooplancton mostró valores altos en todo el área afectada por el filamento (Fig. 7). En efecto, estos organismos tienen tiempos de generación mucho mayores que las células fitoplanctónicas y por tanto, aún en ausencia de alimento, pueden sobrevivir durante más tiempo y ser transportados hacia el océano. Es curioso que en este estudio el pastaje estimado disminuyó paulatinamente hacia el océano al igual que los índices del metabolismo (sistema de transferencia de electrones). Por el contrario, el índice de crecimiento utilizado (la actividad de la aspartato transcarbamilasa) mostró un ligero incremento a lo largo del filamento indicando que los organismos no parecieron estar limitados por el alimento. Cuando se calculó la ingestión (alimento pigmentado más el no pigmentado) se pudo observar que estos organismos deben ingerir microzooplancton para poder mantener sus requerimientos metabólicos. Es decir, el zooplancton cuyo origen estaba en la plataforma africana pudo ser transportado hacia aguas muy lejanas a su origen sin una pérdida notable de actividad. Sin embargo, la tendencia de la biomasa en el gradiente desde la costa africana hacia las islas fue de clara disminución (Fig. 8). Si los organismos no presentaron una disminución efectiva de sus requerimientos y

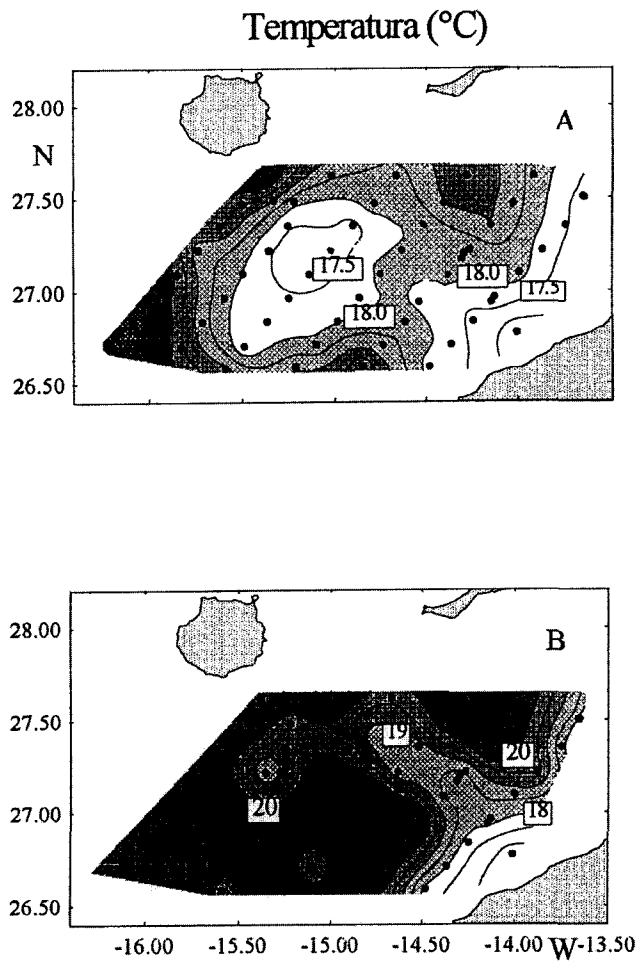


Figura 5. Temperatura a 50 m de profundidad (A) mostrando el remolino ciclónico atrapado entre la costa africana y Canarias y que origina el filamento que se observa en la temperatura a 25 m (B).

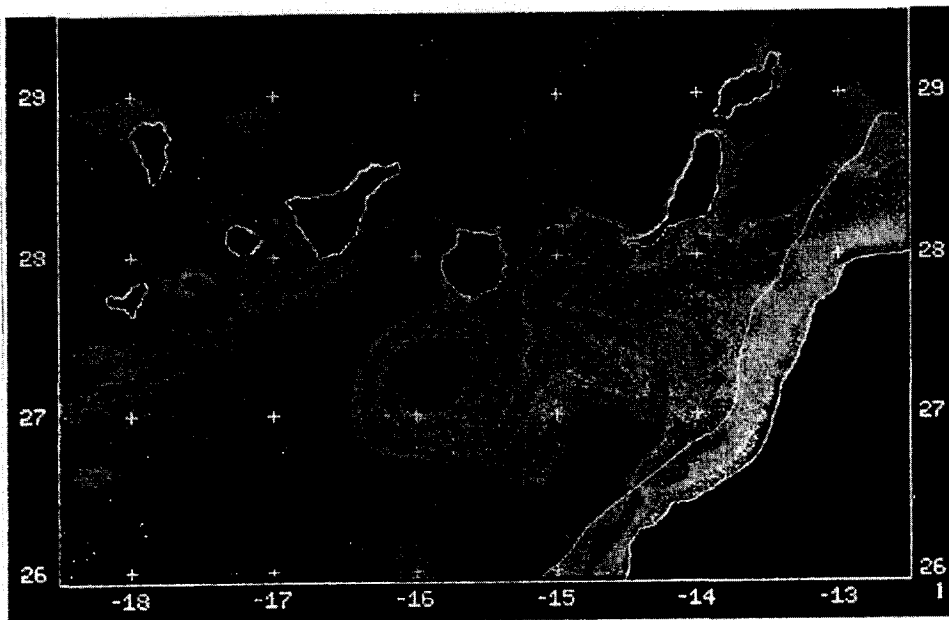


Figura 6. Imagen de clorofila tomada por el sensor CZCS mostrando un filamento del afloramiento que termina en un remolino anticiclónico generado por la Isla de Gran Canaria. Tomado de PACHECO y HERNÁNDEZ-GUERRA (1999).

presentaron la misma actividad de crecimiento ¿por qué disminuye su biomasa? Posteriormente intentaremos responder a esta pregunta.

La composición faunística de estas aguas afloradas mostró una clara dominancia de Copépodos, caracterizados por ser de tamaño mediano y pequeño, presentando numerosas fases larvarias. A lo largo del filamento se observó un cambio en la composición taxonómica de este grupo, apareciendo especies de tamaño superior y con mayor contenido lipídico. El número de Apendiculariáceos fue también bastante representativo ($21 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$). Otros grupos que presentaron a su vez una importancia relativa fueron los Cladóceros ($10 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$) y los organismos que constituyen el plancton gelatinoso. La abundancia de estos grupos disminuyó a lo largo del filamento. Por el contrario, los adultos y las fases larvarias de otros grupos de Crustáceos fueron más abundantes en las zonas más cercanas a las islas que en las zonas de afloramiento.

Otra prueba del transporte neto que realizan los filamentos fue puesto de manifiesto por RODRÍGUEZ *et al.* (1999) estudiando la distribución de larvas de Peces en las zonas afectadas por el filamento. Estos autores encontraron que el 94% de las larvas encontradas en el filamento tenían un origen claramente nerítico. Destacó claramente la especie *Sardina pilchardus* que mostró una correlación significativa entre las menores temperaturas del filamento y su abundancia. Por el contrario, las larvas de especies oceánicas se vieron excluidas prácticamente del filamento del afloramiento. Esto muestra el origen nerítico de las aguas que conforman el filamento y muestra también que una importante cantidad de materia orgánica se transporta hacia el océano.

3. EL EFECTO DE ISLA

Desde hace tiempo se conoce que la biomasa planctónica se incrementa alrededor de las islas oceánicas. Estos incrementos se deben a las perturbaciones que producen las islas en la circulación general oceánica. Este enriquecimiento es,

sin duda, importante para los niveles tróficos superiores como son los peces pelágicos medianos que influyen a su vez en la presencia de túnidos cerca de islas subtropicales (BLACKBURN, 1965; SUND *et al.*, 1981). La presencia de las Islas Canarias en el paso de la Corriente de Canarias es una característica del área de estudio y probablemente distingue a este sistema de aquellos de características similares como California, Perú o Benguela. El Archipiélago Canario cubre un frente de unos 600 Km perpendicular al flujo principal de este borde oriental del giro subtropical. Por tanto, sus efectos tanto físicos como biológicos deben considerarse en los estudios oceanográficos de la Corriente de Canarias. Vamos a considerar cuáles son los mecanismos involucrados en estos aumentos de biomasa y las consecuencia que generan en la circulación general.

3.1. El ciclo de producción en la plataforma de las Islas Canarias

En la zona costera alrededor de las Islas Canarias, el ciclo de producción es muy similar al que podemos observar en el océano abierto. Los valores de clorofila en aguas costeras de la Isla de Tenerife encontrados por BRAUN *et al.* (1985) estuvieron en el rango de $0,42\text{-}0,67 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ para los meses de noviembre a febrero mientras que para el resto del año la media fue de $0,18 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$. BRAUN & REAL (1984) realizan una comparación entre aguas costeras y oceánicas a lo largo de un ciclo anual y observan que los valores no difieren sustancialmente, siendo los valores costeros por término medio un 25% superiores. Sin embargo, HERNÁNDEZ-LEÓN & MIRANDA-RODAL (1987) no encuentran diferencias significativas en los valores medios de clorofila superficial en zonas de plataforma de las islas y fuera de ellas. Probablemente estos valores de superficie no reflejan el valor integrado en la columna de agua dado que la distribución vertical de la clorofila viene marcada por un aumento de su concentración ($0,5\text{-}0,6 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$) coincidente con un ligero descenso de la temperatura cerca del fondo (BRAUN & REAL, 1984).

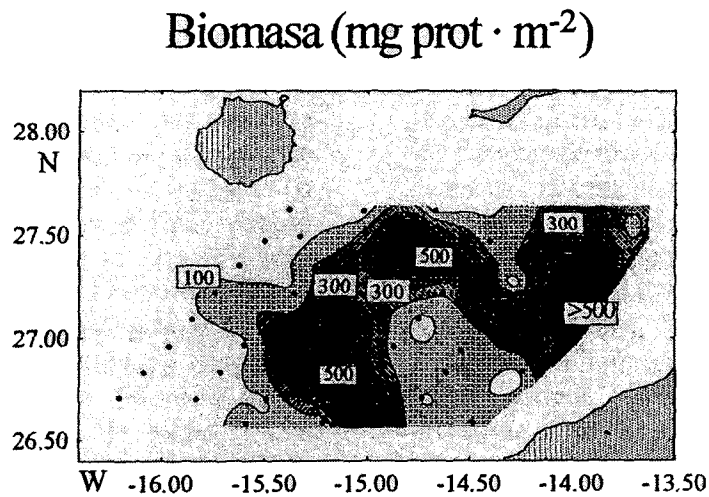


Figura 7. Biomasa del zooplancton ($>1000 \mu\text{m}$) en un filamento generado a partir del afloramiento africano.

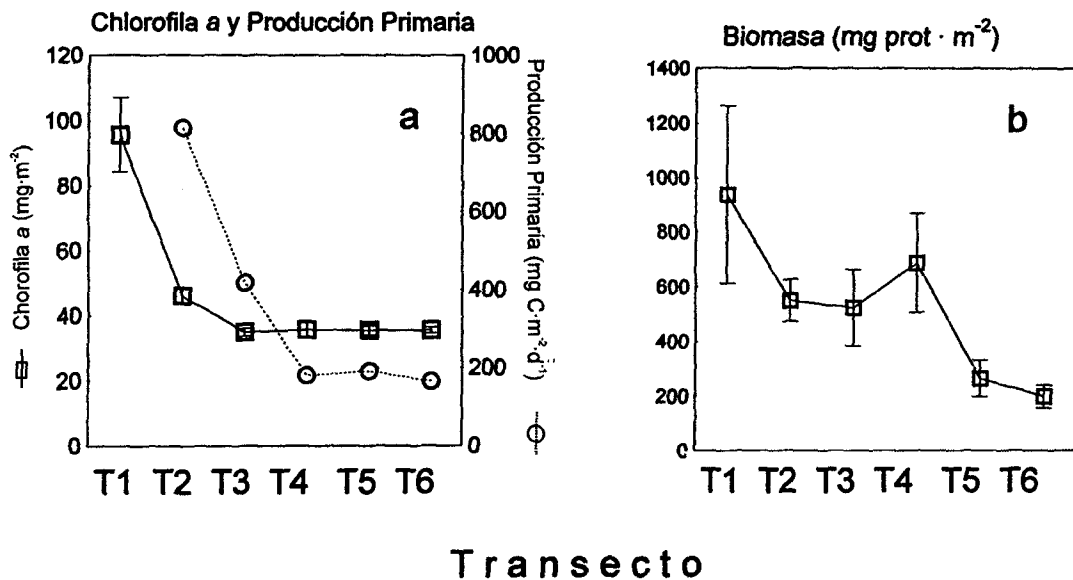


Figura 8. Valores medios de clorofila, producción primaria y biomasa de zooplancton en seis transectos paralelos a la costa africana mostrando el descenso de los autótrofos y la persistencia de los organismos del zooplancton hacia el océano.

BRAUN *et al.* (1985) observan los máximos valores de producción primaria en Febrero ($2,54 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$) mientras que el resto del año los valores fueron bajos ($0,81 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$). Sin embargo, BRAUN & REAL (1984) encuentran que la producción primaria fue el doble en la zona costera. El máximo se produjo a finales de invierno, coincidiendo con el ciclo oceánico. Estos autores encontraron que también el ultraplancton es la fracción de talla más importante en la zona costera, siendo el 71% de las células contadas, el 63% de la producción y el 78% de la clorofila. El estudio más exhaustivo

sobre un ciclo costero de biomasa y producción planctónica se llevó a cabo al oeste de la isla de Gran Canaria, desde finales de otoño a principios de verano, con una periodicidad de muestreo entre una semana y quince días (ARÍSTEGUI *et al.*, 2001). Este detallado muestreo permitió observar un desfase en los máximos de producción primaria y clorofila, probablemente debido a diferentes factores bióticos y abióticos que controlan el inicio y la sucesión en el ciclo planctónico. El inicio del pico máximo de producción primaria se produce a mediados de febrero,

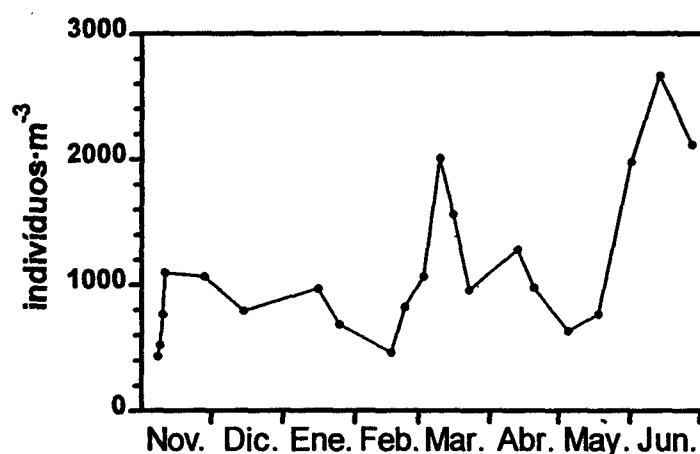


Figura 9. Evolución de la abundancia del mesozooplankton en una zona de plataforma al este de Gran Canaria.

Alisio puede provocar una mayor mezcla vertical sobre la plataforma, las acumulaciones de zooplankton observadas en estas áreas de sotavento de las islas (HERNÁNDEZ-LEÓN, 1988b, 1991, GÓMEZ, 1991) debido a la dinámica de los remolinos (ver más adelante) pueden producir dichos incrementos de la biomasa.

Estas áreas de frentes limitrofes entre las zonas de turbulencia y de calma, a ambos lados de la estela producida por la isla, presentaron un elevado número de individuos caracterizados por tener una biomasa individual menor que la de los organismos situado en zonas de calma (Fig 12). Esto se debe a que las perturbaciones en un ecosistema se traducen en un incremento de la biomasa del zooplankton de pequeña talla y con altas tasas de renovación (RODRÍGUEZ & MULLIN, 1986). En la caracterización de la comunidad zooplanctónica, es de destacar el importante papel que tienen los apendiculariáceos, que presentaron un aumento en su abundancia (35%) y biomasa, coincidente con el máximo en el número de células fitoplanctónicas.

En cuanto a la distribución vertical de esta comunidad, en la época del máximo de biomasa los copépodos se sitúan en el estrato más superficial donde se encuentra el máximo de producción primaria. Posteriormente en los meses de mayo y junio (Fig.13), se observó un pico de menor magnitud en el estrato de 25-50 m asociado al máximo profundo de clorofila. La misma pauta observada para Copépodos apareció

en Apendiculariáceos. Los Cladóceros presentaron una distribución típicamente nerítica asociada a las capas más superficiales y con máximos a principios de verano, coincidentes con el aumento de la temperatura del agua.

3.2. El sistema de remolinos

En los primeros trabajos realizados sobre la biomasa de zooplankton alrededor de la isla de Gran Canaria (HERNÁNDEZ-LEÓN, 1988a) se observó que los valores de biomasa eran por término medio significativamente más altos que los aportados por otros autores en el área de Canarias. Cuando se estudió con más detalle la distribución de biomasa alrededor de la isla se pudo apreciar que existían zonas relacionadas con el campo de cizallamiento del viento que mostraban valores mucho más altos (HERNÁNDEZ-LEÓN, 1988b). En un trabajo posterior (HERNÁNDEZ-LEÓN, 1991) se pudo confirmar que existían zonas donde la biomasa era, en valores medios, del orden de diez veces superiores a las comúnmente encontradas en las aguas oligotróficas que caracterizan esta región. Mediante el estudio del metabolismo de estos organismos se pudo inferir que los núcleos de mayor biomasa encontrados a sotavento de las islas no se debían a zonas de mucha mayor productividad dado que los valores metabólicos estuvieron dentro del rango esperado para aguas oligo o mesotróficas. Este fenómeno sugería que los altos valores

coincidiendo con las temperaturas del agua más bajas (<18,5°C), y presumiblemente en respuesta a una entrada constante de nutrientes en la zona eufótica por procesos de mezcla. El incremento en producción primaria se ve reflejado en un aumento en la concentración de clorofila, debido principalmente a células >2 µm. Un mes después del inicio del pico se alcanza el máximo en producción primaria. Sin embargo, la clorofila aumenta y desciende varias veces a lo largo del ciclo como respuesta a la presión de pastaje. Los cambios en clorofila pueden ser también producto de la sucesión de especies de fitoplancton, ya que las células >2 µm son responsables principalmente de la producción y biomasa en las primeras fases del "máximo", mientras que las células <2 µm lo son de las fases finales. El desacoplamiento entre los máximos de producción primaria y clorofila, sugiere que la producción primaria (sobre todo en sus primeras fases) podría estar controlada por la disponibilidad de nutrientes, mientras que la biomasa podría estar controlada por el consumo de los herbívoros (principalmente microzooplancton) y sus predadores, que controlarían estrechamente la abundancia de estos herbívoros. Estos resultados coinciden con el estudio de ARÍSTEGUI (1990) que encontró una clara relación inversa entre la clorofila y la biomasa de mesozooplancton en las aguas costeras de Canarias en el periodo primaveral, a diferencia de lo que ocurría durante el resto del año.

El incremento de zooplancton no aparece como un solo máximo sino que por el contrario aparecen varios picos de abundancia (Fig. 9). El grupo de zooplancton más importante fueron los copépodos que constituyeron el 60-95% del Zooplancton (Fig 10). Su número siguió la misma pauta que el número total de animales. Sin embargo, las poblaciones de Copépodos fueron claramente distintas, estando formada en marzo por individuos de gran tamaño, portando una puesta, y en junio por especies de pequeño tamaño y diversos estados juveniles. Los géneros más comunes de Copépodos (Fig. 11) fueron *Clausocalanus* (33%), *Oncaea* (24%) y *Oithona* (16%). Estos tres géneros conjuntamente con *Temora* y *Paracalanus*

constituyeron el 83% de los encontrados sobre la plataforma. Al igual que discutimos al hablar de la biomasa, la mayor productividad de las zonas del sur de las islas puede modificar el panorama de las especies dominantes. Así, en el área oceánica, *Clausocalanus*, *Oncaea*, *Oithona* y *Paracalanus* constituyeron el 60% de los géneros presentes (FERNÁNDEZ DE PUELLES & GARCÍA-BRAUN, 1996) teniendo los tres primeros una importancia similar (18%).

Otros grupos como Apendiculariáceos presentaron incrementos que se correspondieron con los de Copépodos, con un 15-30% de abundancia relativa. Este grupo presentó sus valores máximos a finales de marzo, principios de abril, estrechamente relacionados con un pico de fitoplancton de las fracciones de talla más pequeñas. Los Cladóceros mostraron también incrementos significativos en épocas muy puntuales (al final de la primavera) representando hasta un 20% de la abundancia, resultado coincidente con el encontrado por MINGORANCE (1983, 1987a, b). El resto de los grupos varió en función de la época del año, con una importancia siempre inferior al 5%. Podríamos resumir que la importancia relativa de los organismos suspensívoros y carnívoros, reflejó dos situaciones diferentes. Por un lado, la época de mayor producción en el área de Canarias, coincidente con el invierno y la primavera, caracterizada por un máximo en el número de individuos suspensívoros. Es de destacar que el aumento en importancia de este grupo se debe principalmente a Ostrácodos y Apendiculariáceos, pues el porcentaje de Copépodos no varía excesivamente. Por otra parte, finales de verano y otoño son las épocas más estables y menos productivas y se corresponde con una mayor presencia de carnívoros.

La distribución del Zooplancton en las zonas de plataforma al sur de la isla de Gran Canaria, esta caracterizada por la aparición de gradientes de biomasa coincidiendo con la máxima intensidad de los Vientos Alisios en las zonas de cizallamiento del viento (HERNÁNDEZ-LEÓN, 1988a; GÓMEZ, 1991; ARÍSTEGUI *et al.*, 1989; GÓMEZ & HERNÁNDEZ-LEÓN, 1997). El origen de este máximo no está claro pues aunque la mayor intensidad del

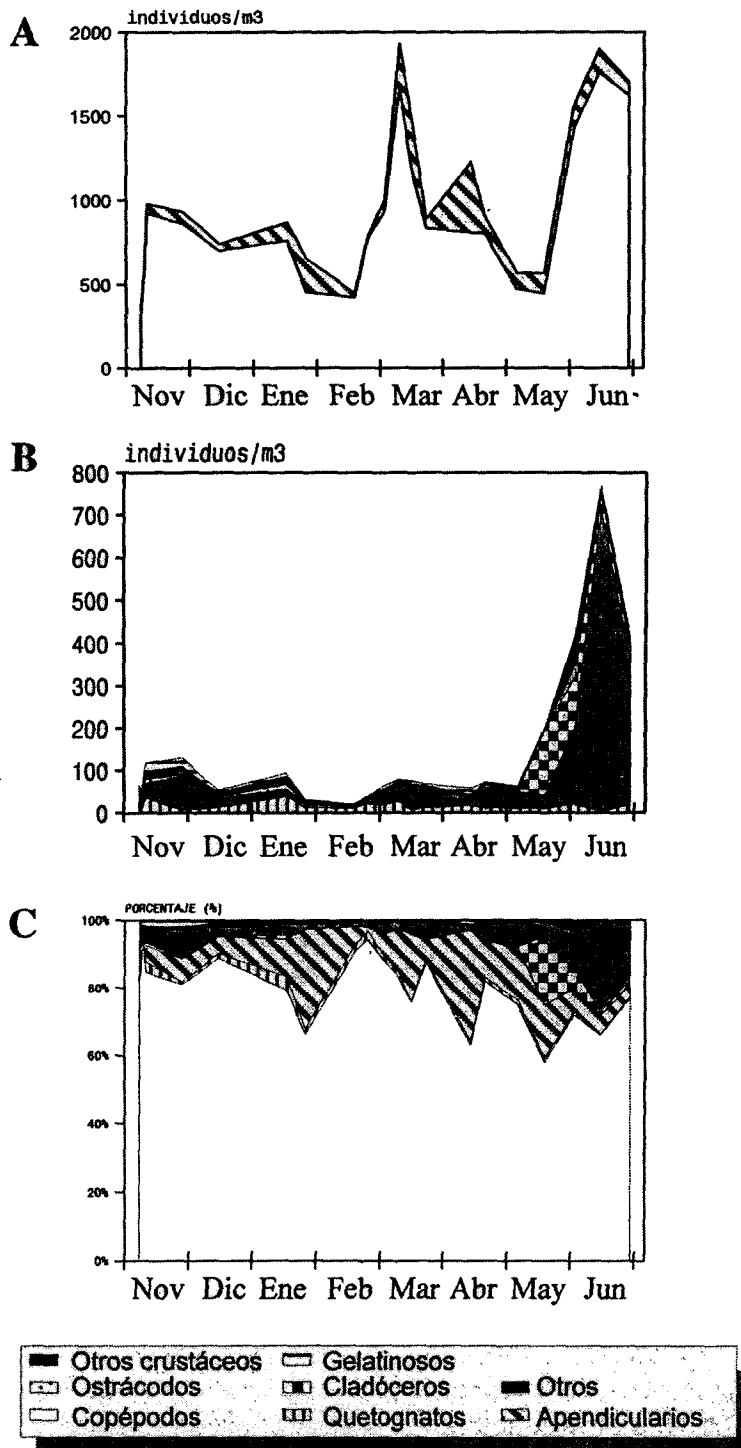


Figura 10. Composición taxonómica y porcentaje de organismos del zooplancton en una zona de plataforma al este de Gran Canaria.

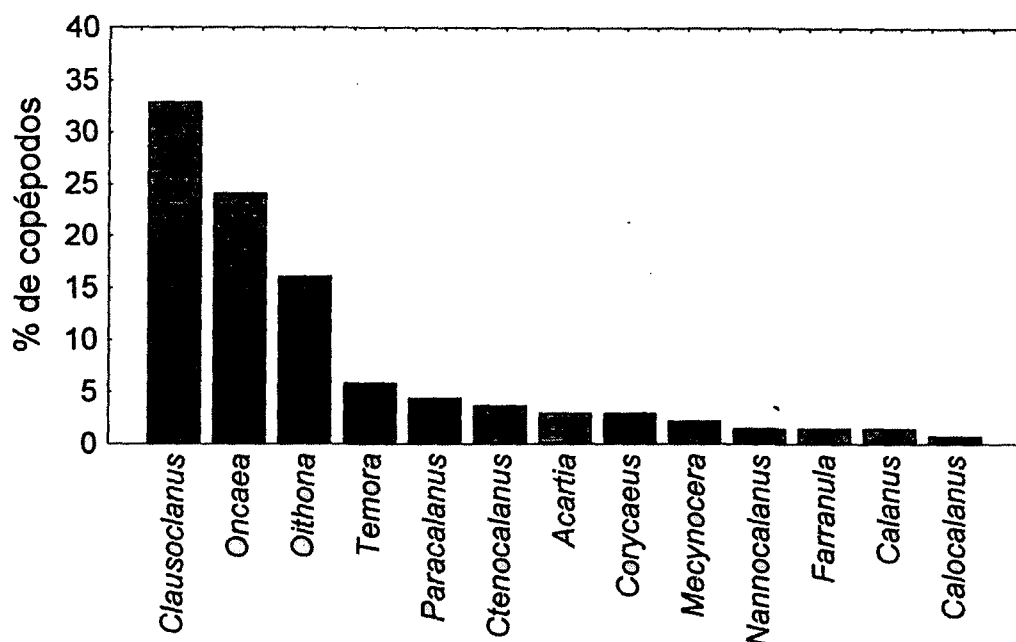


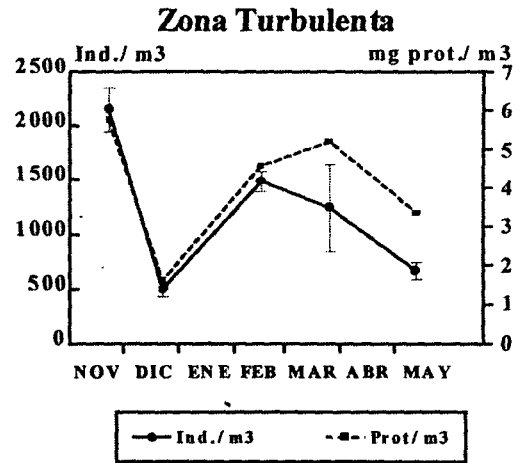
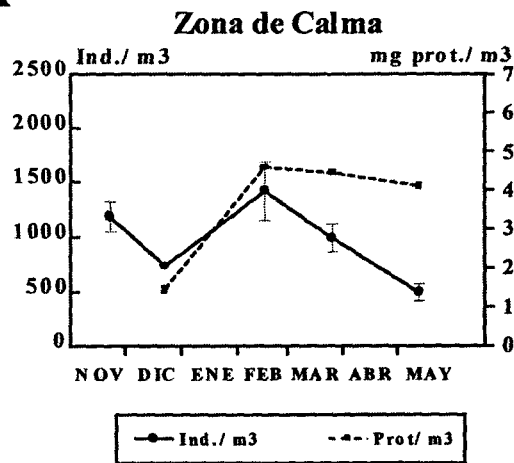
Figura 11. Principales géneros de Copépodos encontrados en una zona de plataforma al sur de Gran Canaria en el estudio de HERNÁNDEZ-LEÓN (1988).

de biomasa se podrían deber a incrementos del crecimiento y reproducción del Zooplancton alrededor de la isla, a surgencias no identificadas, o a causas relacionadas con la acumulación de la biomasa debido a fenómenos estrictamente físicos. HERNÁNDEZ-LEÓN & MIRANDA-RODAL (1987) mostraron que estos núcleos de mayor biomasa se podían observar en todas las islas que componen el Archipiélago Canario. Estas mayores biomásas sugerían que existía un Efecto de Masa de Isla (DOTY & OGURI, 1956) debido a la mezcla vertical en la plataforma de la isla, al efecto de ondas internas de marea, a la regeneración de nutrientes en los sedimentos de la estrecha plataforma, a la presencia de remolinos generados por las islas y/o al aporte de nutrientes por escorrentías y aportes fluviales. A partir del final de los años 80 no cabe duda que fue un desafío importante identificar el origen de estos incrementos de biomasa pues los fenómenos implicados podrían cambiar la definición típica oligotrófica que tenían nuestras aguas.

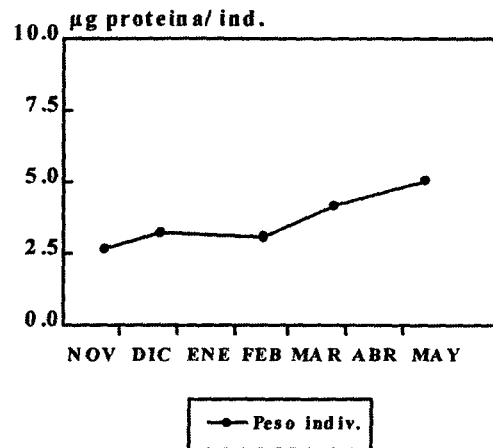
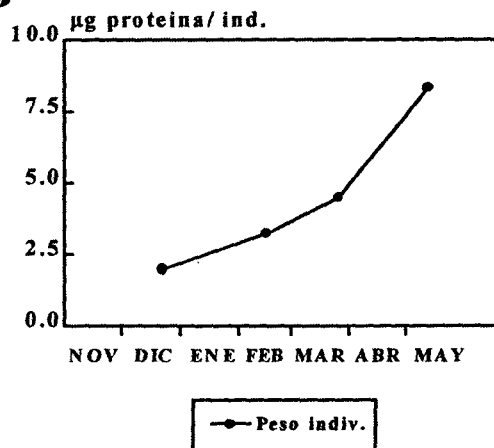
Parecía claro que las escorrentías y aportes del agua provenientes de las lluvias deberían tener una importancia mínima debido a la aridez característica de las Islas Canarias. Aunque este aporte no es descartable, no parecía de gran importancia

debido a que las escasas lluvias invernales son recogidas en embalses. Sin embargo, los otros procesos debían ser estudiados. Posteriormente se ha demostrado que tanto las ondas internas (SANGRÁ *et al.*, 2001) como la regeneración de nutrientes en el sedimento (TORRES, 1991), unido a la mezcla vertical sobre la plataforma (ARÍSTEGUI *et al.*, 2001) podían incrementar la cantidad de nutrientes disponibles para la producción primaria en el sistema pelágico. Pero sin duda el descubrimiento de la inducción de remolinos ciclónicos y anticiclónicos a sotavento de las islas cambió nuestra percepción de los procesos de tipo oceanográfico que se producen alrededor de las Islas Canarias. Las primeras imágenes de temperatura superficial del mar que recibíamos parecían mostrar que existían remolinos de núcleo frío, por tanto ciclónicos, que se situaban a sotavento de las islas. Concretamente, al suroeste de Gran Canaria aparecían núcleos muy patentes de agua fría. Este tipo de señales a sotavento de las islas es tan persistente que incluso se pueden apreciar en imágenes de satélite promediadas para varios años (ver Fig. 2). Siguiendo la pista de esta imágenes pronto pudimos comprobar *in situ* que aquellas señales se correspondían con estructuras en forma de cúpulas en los remolinos ciclónicos

A



B



C

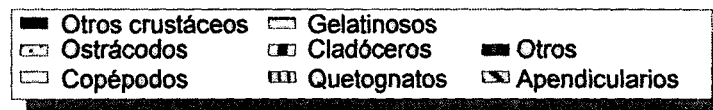
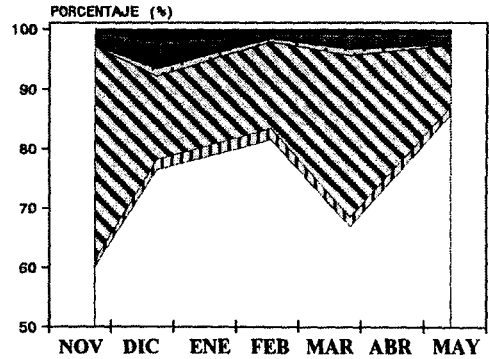
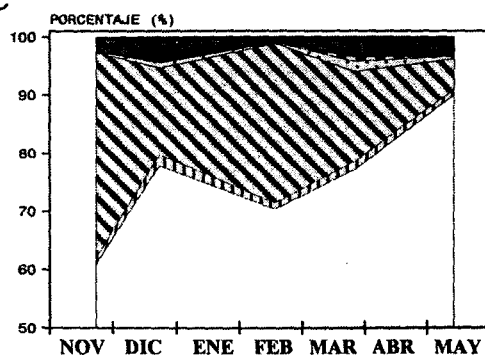


Figura 12. Comparación de la comunidad zooplánctónica en zonas de turbulencia y de calma al suroeste de Gran Canaria. A) Biomasa y abundancia del mesozooplancton, B) Peso individual de los organismos, C) Composición porcentual de los diferentes grupos. Tomado de GÓMEZ y HERNÁNDEZ-LEÓN (1997).

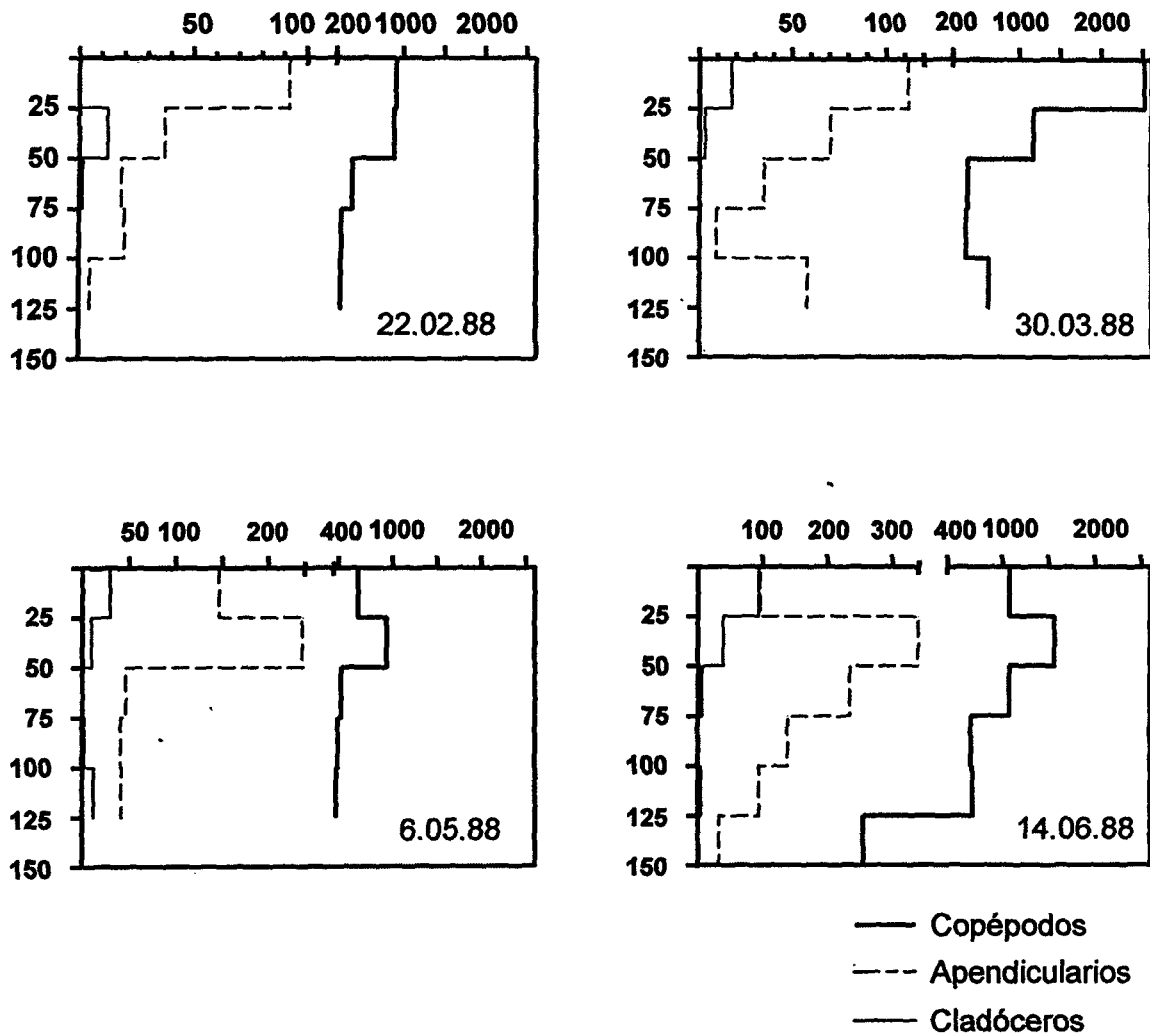


Figura 13. Distribución vertical de Copépodos, Apencilariáceos y Cladóceros en una zona de plataforma al sur de Gran Canaria.

(elevación de las isothermas) y de hundimientos en los anticiclónicos. En sucesivas campañas se pudo estudiar la generación de auténticas calles de remolinos que produce la Corriente de Canarias en su encuentro con las islas (ARÍSTEGUI *et al.*, 1994, 1997). La importancia de este fenómeno era crucial no sólo para explicar las diferencias de biomasa encontradas sino para tratar de dar una respuesta a los altos niveles de energía encontrados analizando los correntímetros fondeados al sur del archipiélago (MÜLLER & SIEDLER, 1992) y que se pueden explicar por la importante actividad mesoscalar. Antes de este hallazgo se pensaba que la Corriente de Canarias fluía de forma “casilaminar” por los canales que forma el archipiélago. Sin embargo, el rango de las estimas de corrientes geostroficadas al sur de

las islas fue siempre muy amplio (FEDOSEEV, 1970; STRAMMA, 1984; MOLINA & LAATZEN, 1986) indicando que los procesos de mesoscala debían dar lugar a dicha variabilidad. El problema en aquellos momentos se debía a las escalas utilizadas en estos estudios pioneros, cuyo objetivo era definir el contexto de la Corriente de Canarias. Téngase en cuenta también el drástico cambio que ha experimentado la oceanografía con el advenimiento de la teledetección. En el tiempo en el que se realizaron los trabajos aludidos, los muestreos se realizaban prácticamente a ciegas y se invertía un mayor esfuerzo en cubrir un área grande en perjuicio de la mesoscala.

La simulación numérica de la generación de remolinos al sur de la Isla de Gran Canaria (SANGRÁ, 1995), confirma

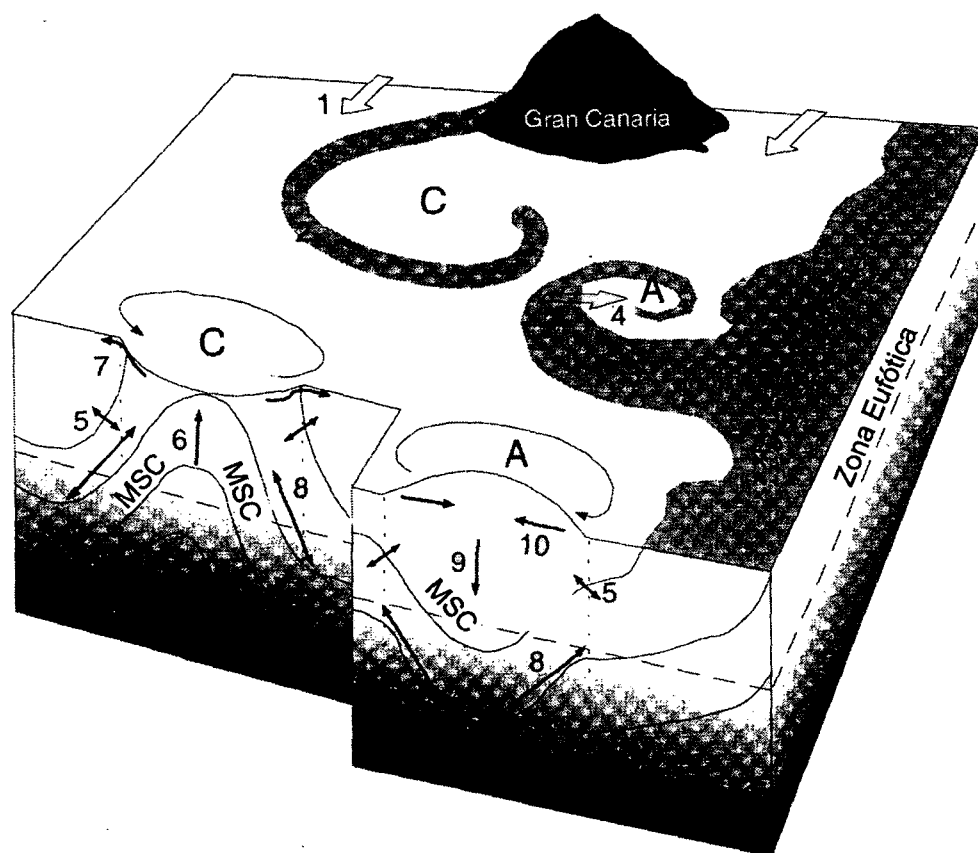


Figura 14. Esquema de los procesos verticales y horizontales asociados con los remolinos ciclónicos (C) y anticiclónicos (A) generados por islas. (1) flujo superficial, (2) advección de agua costera durante la formación del remolino, (3) agua del afloramiento capturada por el remolino anticiclónico, (4) intercambio lateral de clorofila entre la periferia y el centro del remolino, (5) mezcla diapícnica, (6) elevación de la termoclina, (7) advección radial hacia la periferia del remolino, (8) mezcla isopícnica, (9) hundimiento de la termoclina, y (10) advección radial hacia el centro del remolino. Tomado de ARÍSTEGUI *et al.* (1997).

que con un flujo incidente de $0,18 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (dentro del rango de valores medidos y calculados en la literatura) se puede producir un tren de remolinos de von Karman al sur de la isla, ya que el número de Reynolds resultante ($Re = 100$) sería mayor que el número teórico ($Re = 60$) necesario para que se desprendan remolinos. El hecho de que la perturbación del flujo incidente por la isla sea suficiente para que se produzcan y desprendan remolinos, no excluye sin embargo la posibilidad de que el forzamiento atmosférico (bombeo de Ekman en los flancos de la isla) favorezca o intensifique la formación de éstos, tal y como se ha observado en la isla de Hawaii (PATZERT, 1969; FLAMMENT, 1994).

La presencia de remolinos ciclónicos y anticiclónicos generados por las islas muestra serias implicaciones en oceanografía biológica. Primero, los remolinos ciclónicos, en su proceso de

formación están en desequilibrio geostrofico, como lo indican sus estructuras irregulares y asimétricas. Para compensar el desplazamiento ageostrofico de agua superficial se produce un transporte advectivo de agua profunda hacia la superficie. La manifestación más clara de este proceso aparece en la elevación brusca de isopícnas hacia la superficie y en el transporte de aguas enriquecidas en sales nutrientes hacia la región iluminada. Los procesos implicados son variados y están bien tipificados en la Figura 14. Esta surgencia produce valores de producción primaria en su centro del orden de cinco veces mayores que los valores comúnmente encontrados en el área (BASTERRETxea, 1994). Una característica importante encontrada es que si bien la mayor producción se encontró en el centro del remolino, los valores más altos de biomasa del fitoplancton aparecieron en el borde del remolino. Es más, el remolino en su

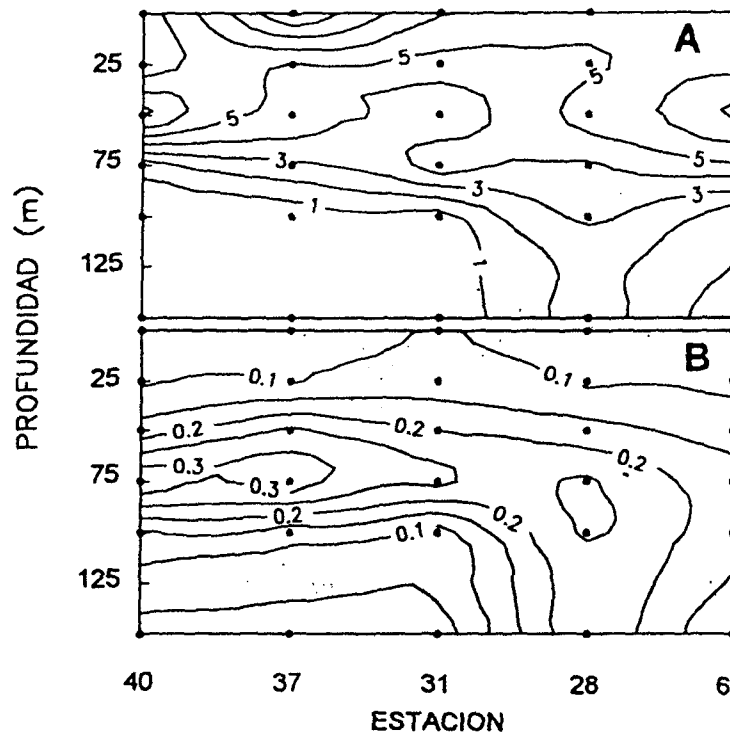


Figura 15. Distribución vertical de la clorofila (A) y del número de bacterias (B) mostrando el hundimiento de estos organismos en el remolino anticiclónico generado al sur de la Isla de Gran Canaria. Tomado de MONTERO (1993) y BALLESTEROS (1994).

desplazamiento produce una estela de mayor biomasa de autótrofos producida en parte por dicho transporte centrífugo y en parte por el posible arrastre de fitoplancton producido en la zona costera de la isla. Por otro lado, el remolino anticiclónico mostró un hundimiento de las isotermas que se reflejó también en el hundimiento de Fitoplancton (ARÍSTEGUI *et al.*, 1994) y de Bacterias (BALLESTEROS, 1994). Por tanto, el sistema de remolinos descrito actúa como una fuente (surgencia) en el remolino ciclónico y como un sumidero en el remolino anticiclónico (Fig. 15). La importancia de estos transportes verticales es tal que se ha llegado a sugerir que el efecto de estos remolinos en el flujo de nutrientes es incluso más importante que la zona de afloramiento debido a los importantes valores en las velocidades ascendentes ($40\text{-}50\text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$) observadas en el núcleo de los remolinos ciclónicos (BARTON *et al.*, 1998).

Cuando tratamos de explicar la distribución del Zooplancton vemos que el marco físico es también importante. Por un

lado, el incremento de la producción primaria en el núcleo del remolino ciclónico se ve reflejado en un incremento del metabolismo del Zooplancton (Fig. 16) como efecto de una mayor ingestión en esta zona. Sin embargo, la biomasa de zooplancton en ese núcleo muestra los mínimos valores. En el borde del remolino se incrementa el crecimiento y aumenta la biomasa de Zooplancton por el mismo efecto centrífugo que desplazaba al Fitoplancton. Por supuesto, parte de esta biomasa se transfiere hacia el remolino anticiclónico donde, debido a su efecto centrípeto, va a acumularse el Zooplancton. En este caso, el Zooplancton no se hunde como en el caso del Fitoplancton y las Bacterias ya que tienen una pequeña capacidad de natación y les permite situarse en los estratos superficiales con mayor cantidad de alimento. Por tanto, el efecto es una acumulación en la zona del remolino anticiclónico. Estas acumulaciones explican las altas biomásas de Zooplancton que aparecen normalmente al sur de la isla de Gran Canaria y que fueron encontradas en

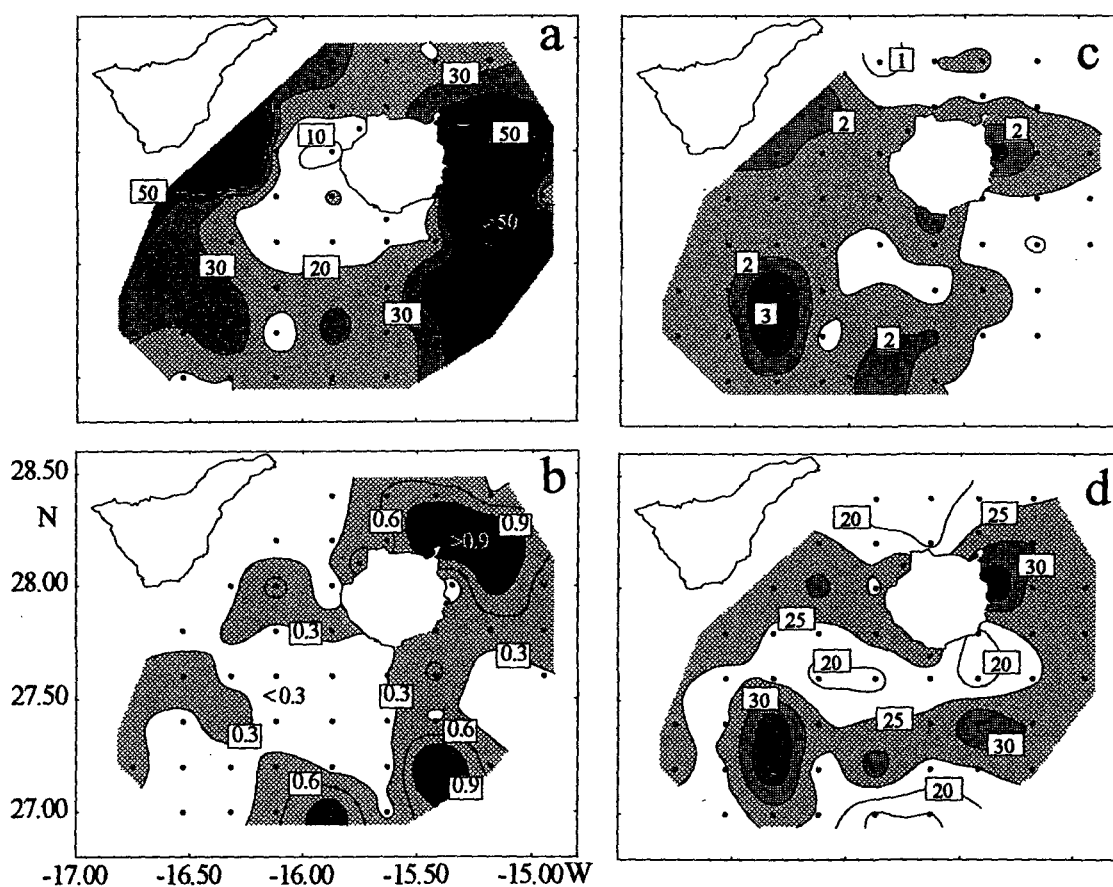


Figura 16. Biomasa del zooplancton (A), fluorescencia del tracto digestivo (B), índices de la respiración (C), excreción de amonio (D) y crecimiento (E) del zooplancton en el área afectada por los remolinos al sur de la Isla de Gran Canaria. Obsérvese la menor biomasa y los mayores valores de fluorescencia y metabolismo en el centro del remolino ciclónico.

los trabajos pioneros de HERNÁNDEZ-LEÓN (1988a,b; 1991) y HERNÁNDEZ-LEÓN & MIRANDA-RODAL (1987).

Cuando estudiamos la composición de los grupos faunísticos en el área de los remolinos (Fig. 17), podemos observar que en el centro del remolino ciclónico el grupo que mayor porcentaje presenta son los Copépodos (90%) disminuyendo su representación hacia los bordes del remolino (70%). Por el contrario el número de Quetognatos, Apendiculariáceos y Cladóceros aumenta progresivamente hacia los bordes del remolino coincidiendo con la mayor biomasa fitoplanctónica. En las zonas más oceánicas alejadas de la influencia de la plataforma y de los remolinos aparece una mayor representación de Ostrácodos y Gelatinosos. BECKMAN *et al.* (1978)

encuentran resultados similares en los extremos de un remolino ciclónico de grandes dimensiones en el Atlántico Norte. Asimismo se observa una mayor abundancia de huevos y larvas de peces en los extremos del remolino ciclónico, lo que coincide con lo encontrado por LOBEL & ROBINSON (1986) en Hawaii. Por su parte, la comunidad zooplanctónica que aparece asociada al remolino anticiclónico está caracterizada por la presencia de Copépodos de gran talla $>500 \mu\text{m}$, Quetognatos y organismos gelatinosos.

4. LAS CAPAS PROFUNDAS DE REFLEXIÓN

Un componente importante y desafortunadamente poco estudiado del sistema oceánico son los organismos que componen la capa profunda de reflexión

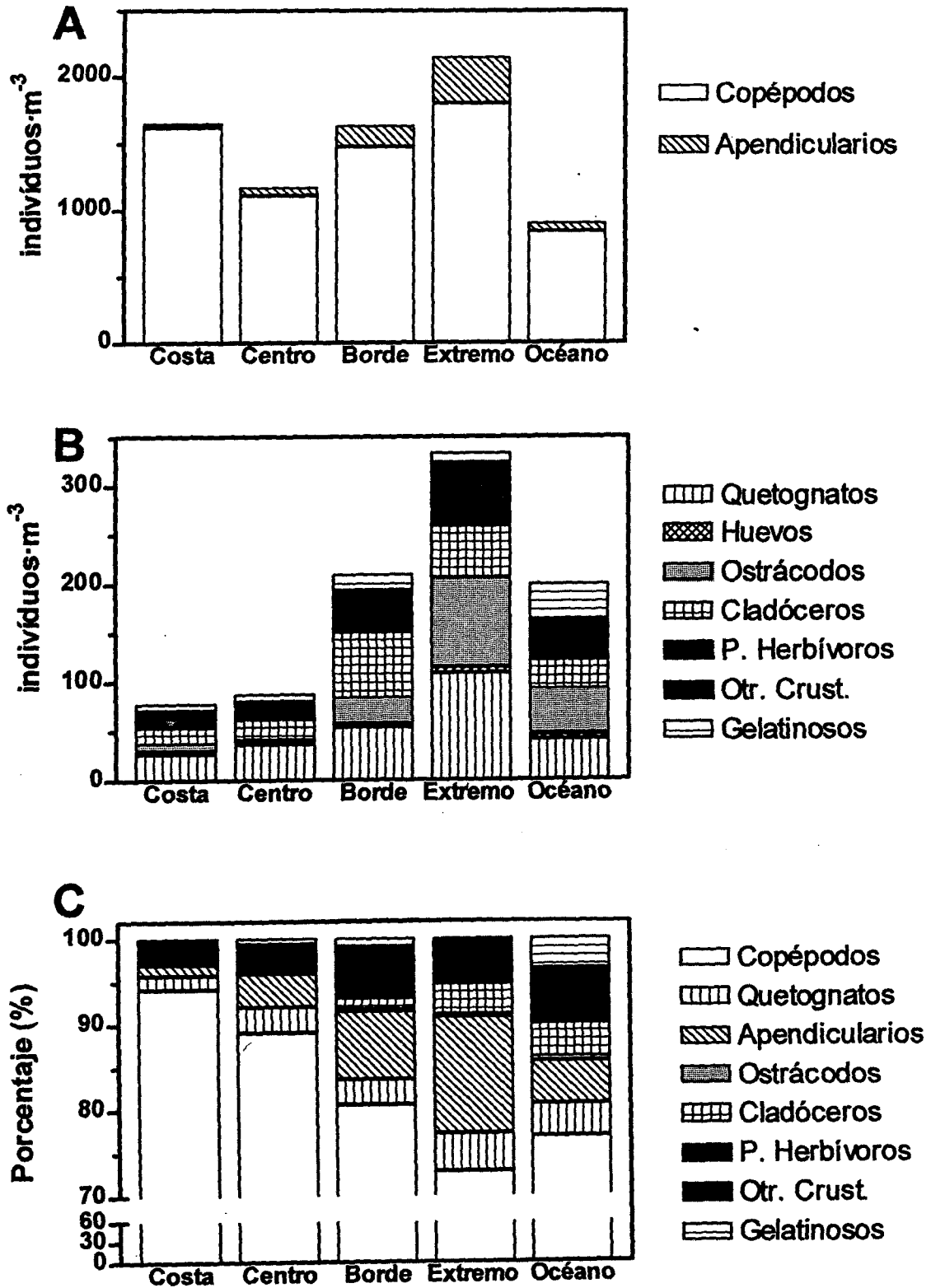


Figura 17. Distribución de los grupos del zooplancton en relación a un remolino ciclónico.

(deep scattering layer, DSL). En la Corriente de Canarias se sitúa entre los 400 y 600 metros de profundidad durante las horas diurnas. Una parte de estos organismos son migradores interzonales que se desplazan al atardecer hacia los estratos superficiales para alimentarse. Precisamente es en el área de Canarias (al sur de la Isla de Fuerteventura) donde BODEN & KAMPA (1967) y BLAXTER & CURRIE (1967) pusieron de relieve que el ritmo nictimeral de estas comunidades sigue la pauta del denominado isolumen. Los organismos se localizan en un rango de profundidad dependiente de la intensidad lumínica, induciendo sus movimientos verticales. La sensibilidad de estos migradores a estos isolúmenes es tal que modifican su posición vertical sólo con el paso de una nube o con la luminosidad lunar.

Otra particularidad de los componentes de la capa de reflexión profunda es su talla. En efecto, está constituida por organismos de talla superior al rango 1-10 mm. HERNÁNDEZ-LEÓN *et al.* (2001a) observan que la biomasa de organismos que migran está formada en un 73% por organismos mayores de 1 mm. Esta particularidad hace que se les pueda detectar fácilmente con ecosondadores que trabajan a bajas frecuencias (p.e., 38 KHz se utiliza para la detección de Peces). Esta tecnología ha puesto de manifiesto las principales características de su distribución vertical y migraciones. En el área de Canarias se observan dos capas, una sobre los 400 m y otra más importante por debajo de la anterior hasta los 600 m. Al atardecer se puede observar que la capa superior inicia la migración independientemente de otras secundarias que surgen de la inferior. El proceso contrario ocurre al amanecer. Capturas realizadas con una red Longhurst-Hardy Plankton Recorder (LHPR) muestran que durante las horas del atardecer aparece una gran variedad de picos de biomasa en la vertical como reflejo de la migración independiente de cada una de estas capas (HERNÁNDEZ-LEÓN *et al.*, 2001a) y que probablemente corresponden a distintas especies.

La fauna migrante presenta más de un 70% de su biomasa compuesta por

predadores y su composición es muy variada, estando integrada por Copépodos (principalmente *Pleuromamma*), Eufausiáceos, Peces mesopelágicos, Crustáceos Decápodos y Sifonóforos principalmente. Numerosos trabajos han descrito la compleja composición específica en las aguas del Atlántico (ver ROE, 1972, 1974, 1983, 1984; ROE *et al.*, 1984; RUDAYAKOV, 1979, ANGEL, 1989, entre otros). Todos estos organismos migran para alimentarse principalmente del Zooplancton no migrador que habita en la capa fótica. Así, se sabe que los Eufausiáceos se alimentan de Diatomeas si éstas se encuentran en abundancia, mientras que por el contrario predan sobre el mesozooplancton cuando las concentraciones de Fitoplancton de gran tamaño son pequeñas (STUART & HUGGETT, 1992). Este es sin duda el escenario que encontramos en gran parte de la Corriente de Canarias. Se sabe también que los Peces mesopelágicos se alimentan de Copépodos en una proporción muy alta (ver p.e., HOPKINS & GARTNER, 1992; KINSEY & HOPKINS, 1994). Por tanto, estos migradores van a estar transfiriendo una importante parte de la producción biológica de la zona fótica hacia los estratos profundos del océano. LONGHURST *et al.* (1990) mostraron que los migradores verticales pueden transportar una importante fracción del flujo total de carbono particulado que desde la superficie se sedimenta hacia los estratos profundos del océano dado que ingieren en superficie y respiran carbono en profundidad. Se ha estimado que este transporte constituye entre un 4 y un 34% del flujo gravitacional, el que medimos en las trampas de sedimento (LONGHURST *et al.*, 1990; DAM *et al.*, 1995; EMERSON *et al.*, 1997; LE BORGNE & RODIER, 1997; RODIER & LE BORGNE, 1997; ZHANG & DAM, 1997; STEINBERG *et al.*, 2000). HERNÁNDEZ-LEÓN *et al.* (2001a) observan que el flujo debido a la respiración en profundidad es similar al obtenido por otros autores en áreas similares, siendo del orden del 20-28% del flujo particulado. Por otro lado, el flujo debido a la ingestión de fitoplancton ha sido estimada en un 11-14% del flujo gravitacional (HERNÁNDEZ-LEÓN *et al.*,

2001a) mientras que poco se sabe la importancia del flujo debido a la ingestión de otros componentes animales del Plancton.

En cualquier caso, los migradores interzonales y la capa profunda de reflexión constituyen uno de los últimos eslabones de la trama alimentaria pelágica. Por tanto, en las áreas de afloramiento una parte, aún sin evaluar, de la muy importante producción de estos sistemas debe redireccionarse hacia estos organismos mesopelágicos. Una parte importante del mesozooplankton debe ser predado por estos organismos, explicando la drástica disminución del Zooplankton fuera de la plataforma africana, aún cuando presentan valores altos en los índices de crecimiento (ver arriba al hablar de los filamentos). De hecho, BORDES (datos no publicados) ha observado mediante muestreos acústicos que la capa profunda de reflexión posee un mayor grosor en las zonas cercanas al afloramiento y que a medida que nos desplazamos hacia el océano dicha capa se hace más débil.

La composición y dinámica de esta fauna mesopelágica debe ser objeto de mayor investigación dado que tanto sus componentes como su papel en el sistema pelágico no se conoce muy bien. Cabe decir que las enormes densidades de Peces mesopelágicos que se encuentran en el talud de la plataforma continental africana deben ser objeto de atención. Parece no haber duda que en estas zonas la biomasa de estos Peces es de varios millones de toneladas (GJØSAETER & BLINDHEIM, 1982). Tanto su importancia desde el punto de vista de la biomasa como el impacto en la fase terminal del afloramiento no han sido prácticamente consideradas en los estudios de estas áreas del giro subtropical.

5. EL CICLO LUNAR

Hemos podido observar en los apartados anteriores la dependencia que existe entre los fenómenos productivos y la física del océano. Tanto el crecimiento como la agregación y acumulación de organismos están íntimamente relacionados con la presencia de algún fenómeno físico como pueden ser los afloramientos, los filamentos o bien los remolinos. Sin embargo, no todos los procesos que

condicionan la presencia o ausencia de especies está relacionado con el marco físico. Existen fenómenos estrictamente biológicos como el pastaje y la predación que producen variaciones en la estructura de las comunidades. Aunque curiosamente los factores como la predación han sido de alguna forma olvidados durante mucho tiempo en oceanografía biológica, ciertos resultados recientes obtenidos precisamente en las aguas de la Corriente de Canarias nos servirán de ejemplo para ilustrar el efecto de la predación y su importancia en la presencia o ausencia de determinadas especies.

HERNÁNDEZ-LEÓN (1998) estudiando el ciclo anual de las especies más comunes de Copépodos de Canarias encontró una extraordinaria variabilidad en la abundancia del epizooplankton (0-20 m). Observó una curiosa sucesión de picos a lo largo del ciclo anual que no se correspondía con ningún tipo de distribución anual estudiada hasta entonces en el área de Canarias. Curiosamente en este muestreo superficial no apareció el máximo de finales de invierno pero sí una sucesión de incrementos que se sucedían cada mes. Curiosamente, estos picos coincidían de forma aproximada con los días de luna llena en un porcentaje elevado de casos (Fig. 18). Posteriormente, analizando datos históricos de abundancia de zooplankton, HERNÁNDEZ-LEÓN *et al.* (2001b) observaron que al estandarizar los datos de dos ciclos anuales, la mayor abundancia estuvo relacionada también con los días de luna llena mientras que los valores más bajos de abundancia se encontraron durante la luna nueva. Esta variabilidad mostró una gran similitud con el trabajo de GLIWICKS (1986) en lagos africanos donde los copépodos presentaron también un ritmo lunar con máximos alrededor de la luna llena y mínimos durante la luna nueva. Este autor mostró que el fenómeno estuvo relacionado con la predación por parte de los peces y su distinta presión depredadora durante las noches oscuras e iluminadas. La explicación de esta variabilidad en el océano está relacionada con el distinto comportamiento que poseen los migradores verticales de las capas profundas de reflexión respecto a la iluminación de las capas superficiales del océano durante la

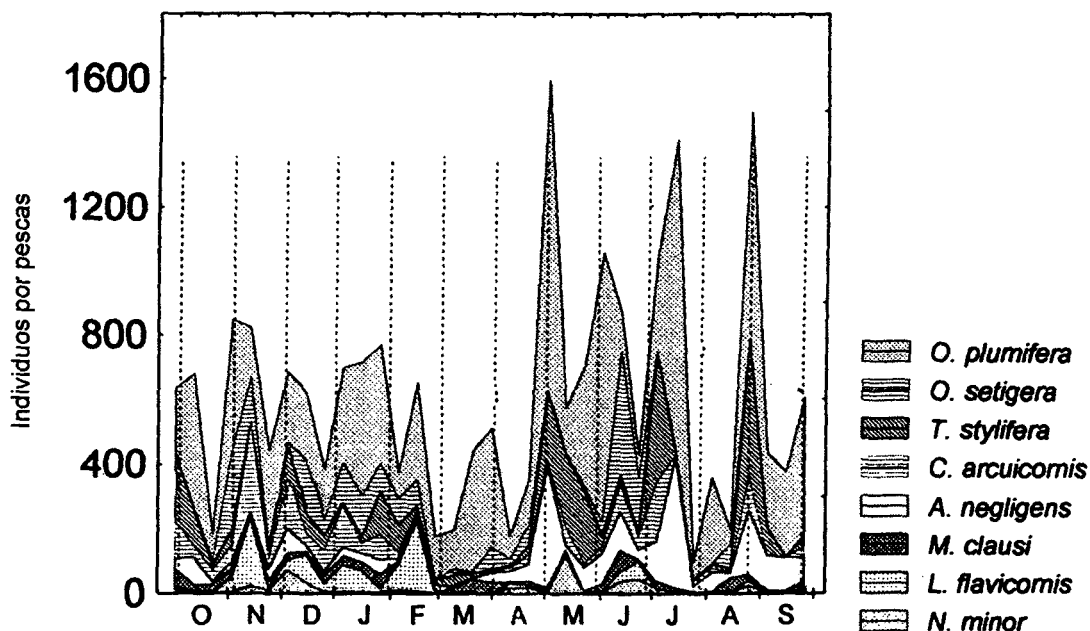


Figura 18. Abundancia de las especies más comunes en los primeros 20 m de profundidad durante un ciclo anual. Las líneas verticales indican la luna llena. Tomado de HERNÁNDEZ-LEÓN (1998)

noche. Se sabe desde hace tiempo que los migradores verticales siguen la pauta de determinados isolúmenes (ver arriba). Durante el día se sitúan entre 400 y 500 m de profundidad en un nivel de luminosidad constante. Se mueven a una determinada intensidad de luz. Este efecto se ha observado también con la luz lunar (ver BLAXTER, 1974) y de hecho cuando ascienden hacia la superficie al atardecer no llegan a la capa de mezcla si la iluminación lunar es importante. Se sitúan entonces por debajo de los 100 m de profundidad dependiendo de la intensidad de la iluminación lunar. Incluso cuando se produce un eclipse de luna se ha podido observar el ascenso de los migradores hasta la superficie durante el eclipse y su posterior descenso una vez que la luna vuelve a brillar (TARLING *et al.*, 1999). Como hemos visto, se sabe que un muy alto porcentaje de los organismos migradores tienen hábitos predadores. Por tanto, la particularidad de una presencia o ausencia de estos migradores en la capa de mezcla, allí donde se encuentra la mayor biomasa de mesozooplankton en el océano, implicará que exista una mayor o menor presión depredadora. Es lógico pensar que durante los días de luna nueva la depredación sea muy intensa mientras que en las noches

iluminadas el zooplankton y especialmente los pequeños Copépodos de la capa de mezcla puedan crecer y reproducirse y por tanto aumentar su abundancia y biomasa.

Con el objeto de estudiar si estos cambios observados en la abundancia de organismos se reflejaba en cambios de biomasa, en mayo de 1999 se estudió un ciclo lunar en aguas situadas al norte de Gran Canaria, en una zona *a priori* no afectada por el efecto de isla (BARTON *et al.*, 1998). Se pudo comprobar que la biomasa en todas las fracciones de talla estudiadas (desde 100 a más de 1000 μm) mostraron mayores biomásas durante los días de luna llena mientras que descendió después de la luna llena siendo mínimas durante la luna nueva. Las implicaciones de este nuevo fenómeno oceanográfico son claras. Una mayor depredación durante un determinado periodo del ciclo lunar implica que los migradores estén transportando mediante la ingestión una importante cantidad de materia orgánica hacia los estratos profundos del océano. Este es un aspecto poco estudiado de la bomba biológica en el océano. Dicha importancia se ve corroborada, al menos en parte, por el trabajo de KHRIPOUNOFF *et al.* (1998) que observaron que la sedimentación en la Corriente de Canarias sufrió variación con

el ciclo lunar. Por supuesto, el lector podrá reconocer la importancia de este fenómeno para la diversidad pelágica ya que dicha predación puede afectar a unas especies más que a otras.

En un trabajo posterior, se observó que esta variabilidad de la biomasa con el ciclo lunar posee dos modelos según lo estudiemos durante el máximo de finales de invierno, durante el periodo productivo, o durante el periodo de menor crecimiento de la comunidad del Zooplancton. En efecto, el máximo de Zooplancton durante los meses de mayor productividad se encontró desfasado de la luna llena, apareciendo en cuarto menguante. Este desfase es debido a que durante dicho periodo el crecimiento de la población es mayor que el efecto de la predación por lo que la biomasa sigue creciendo hasta el momento en el que la presión predatora supera al crecimiento de la comunidad durante el periodo oscuro de la luna. En este punto, la biomasa disminuyó para volver a recuperarse durante el siguiente ciclo lunar. Un fenómeno curioso acontecido durante el estudio fue la extraordinaria tormenta de polvo en suspensión proveniente del Sahara a finales de febrero de 2000. Justo después de este evento se observó el mayor crecimiento de zooplancton. Este incremento se pudo observar por la importancia de los organismos de pequeño tamaño (los comprendidos entre 100-200 y 200-500 μm). Este incremento se produjo durante la luna nueva, apenas prosperó y prácticamente desapareció en unos días, no observándose incremento alguno en los organismos de mayor talla ($>1000 \mu\text{m}$). No sabemos que hubiese podido ocurrir de haberse producido durante el periodo claro del ciclo lunar pero podemos pensar que la coincidencia con el ciclo lunar puede dirigir la magnitud de los máximos de biomasa a finales de invierno. Esta particularidad debe ser explorada.

Volviendo a analizar los datos de biomasa sobre la plataforma de las islas encontramos que el máximo de finales de invierno mostró incrementos de biomasa que estuvieron separados en el tiempo por un intervalo de aproximadamente unos 30 días. Curiosamente, dichos picos de biomasa aparecieron durante el periodo oscuro del ciclo lunar y no al final del

periodo claro. La relación con el ciclo lunar descrito puede estar en el desfase observado durante el ciclo productivo y el desfase que la dinámica marina (recirculación en bahías y corrientes de marea) ejerce sobre la deriva planctónica hasta que la biomasa del Zooplancton se manifiesta sobre la plataforma en la zona costera estudiada (fondos muy someros). Este fenómeno sugiere que los incrementos de Zooplancton observados sobre la plataforma pueden ser consecuencia de los incrementos observados en el área oceánica y que por efecto de la dinámica marina, los organismos son importados hacia las aguas de la plataforma insular.

Lo que parece claro de lo dicho anteriormente es que este ciclo lunar que hemos observado en el Zooplancton debe tenerse en cuenta a la hora de estudiar la composición taxonómica de esta comunidad pues el efecto de la predación debe tender a estructurar las comunidades, permitiendo que unas especies puedan sustituir a otras cuando las primeras dejan de competir con ellas. Este fenómeno no ha sido analizado en el sistema pelágico y sin duda abre nuevas avenidas para el estudio de la diversidad en las áreas subtropicales del océano.

6. LAS PESQUERÍAS

En la región del afloramiento el 75% de las capturas de peces corresponden a pocas especies como es de suponer en una zona de alta productividad y baja diversidad. Los organismos más abundantes son los Clupeidos (*Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita* y *Engraulis encrasicolus*) seguidos del género *Trachurus* (jurel) y de los espáridos (*Sparidae*). En el borde del talud aparecen las caballas (principalmente *Scomber japonicus*) cuya alimentación es más dependiente del Zooplancton de mayor tamaño tales como Eufausiáceos, organismos que realizan importantes migraciones verticales. La predominancia de Clupeidos es típica de todas las zonas de afloramiento del planeta. PALOMERA & RUBIÉS (1982) encontraron que el 94% de las larvas muestreadas en Cabo Blanco fueron de *S. pilchardus*. RODRÍGUEZ *et al.* (1999) encuentran también que el 94% de las larvas muestreadas en un filamento de

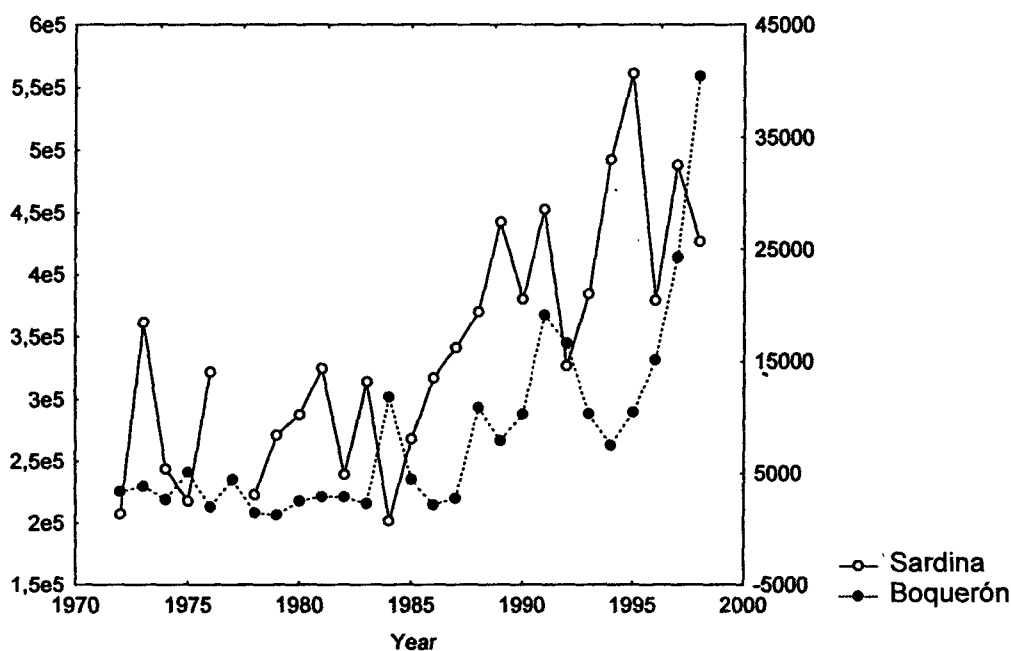


Figura 19. Abundancia de sardina y boquerón en el área de afloramiento del Sahara. Datos tomados de los ficheros de FAO.

agua aflorada cerca de Cabo Juby pertenecieron a *S. pilchardus*. Ésta especie domina la zona norte del área, más fría, mientras que *S. aurita* habita en las aguas más cálidas de la zona sur. Estos rangos en sentido amplio varían con las estaciones pues ambas especies migran desde sus respectivas áreas hacia el norte durante el verano.

Las capturas tanto de boquerón como de sardina han aumentado significativamente durante los últimos 15 años en la región (Fig. 19). Las capturas de *S. pilchardus* son mucho mayores que las de *E. encrasicolus* pero muestran incrementos de la segunda especie coincidiendo con decrementos de la primera. Sin embargo, el denominado par clupeido, la alternancia que se suele observar en las series temporales entre éstos dos géneros, no parece tan claro como en otras áreas de afloramiento como Benguela. La sucesión de especies parece ser un ciclo común en estas áreas productivas de los océanos. Así, en Africa del Sur se ha observado que *Engraulis* y *Sardina* muestran una clara alternancia (CRAWFORD *et al.*, 1989). También se observa alternancia entre los géneros *Trachurus* y *Sardina*. En el afloramiento de la Corriente

de Canarias se ha descrito (DOMANEVSKIJ, 1995) que *Trachurus* fue el género dominante durante los años setenta; durante el principio de los ochenta fue la caballa (*S. japonicus*) y ahora es *Sardina*. Estos cambios en la estructura de las comunidades de Peces deben ser objeto de estudio pues nos indican que la variabilidad de las pesquerías puede ser debida a factores estrictamente naturales y no necesariamente al esfuerzo pesquero. Cada día existe un mayor número de datos que apoyan esta visión que, por otra parte, no es diferente de la conocida como Ciclo de Russell en el Mar del Norte donde el arenque (*Clupea harengus*) fue sustituido por *Sardina pilchardus* y esta posteriormente por la caballa (*Scomber scombrus*) coincidiendo con la variabilidad climática. También se sabe que las pesquerías de estos pelágicos varía de la misma forma en áreas tan alejadas como Japón, California, Perú o África del Sur (KAWASAKI, 1983). Sin duda debe existir una "teleconexión" que puede ser de tipo climático, cuyo esclarecimiento es un importante sujeto de investigación en nuestros días. Poco se sabe también de qué manera afecta esta "teleconexión" a las principales pesquerías de la Corriente de

Canarias. Sin duda, estos factores climáticos deben ser objeto de estudio en un futuro próximo conjuntamente con los cambios que se pueden producir en la conexión trófica entre la productividad y las pesquerías, el zooplancton.

En este sentido, ALVARIÑO (1980) observó una mayor abundancia de larvas de *Engraulis* en el afloramiento de California coincidiendo con una mayor abundancia de Copépodos y/o Eufausiáceos. Por el contrario, la ausencia de larvas coincidió con una mayor concentración de predadores como Procordados, larvas de Decápodos, Pterópodos, Heterópodos y Poliquetos. VERHEYE & RICHARDSON (1998) encontraron por su parte que la mayor concentración de larvas de *Engraulis* en el afloramiento de Benguela coincidió con la mayor densidad de Crustáceos planctónicos de pequeño tamaño (<900 µm) mientras que la presencia de larvas de *Sardina* fue mayor cuanto mayor fue la concentración de crustáceos de mayor tamaño (>900 µm). Estos aspectos que consideran al zooplancton como eje entre la física marina (y por tanto la productividad) y el reclutamiento pesquero están escasamente estudiados en la Corriente de Canarias.

En relación a los recursos demersales, las especies más características del banco Sahariano han sido tradicionalmente los Espáridos, especialmente las especies del género *Pagellus*. Sin embargo, a partir de los años 60 comenzó la pesquería intensiva de Cefalópodos que sin duda es el recurso de mayor valor, representando en los años 70 el 40% de las capturas comerciales (BRAVO DE LAGUNA, 1982). Diversos autores (GARCÍA CABRERA, 1968, 1969, BAS *et al.*, 1970) han argumentado que la pesquería intensiva de espáridos después de la segunda guerra mundial produjo un decremento significativo de las capturas. Al mismo tiempo se observó un incremento en la abundancia de Cefalópodos (especialmente *Octopus*). En los años 40 la captura de éstos fue insignificante (NAVARRO *et al.*, 1943) y fue aumentando durante los 60 y 70. En la actualidad ésta sigue siendo una pesquería muy importante por lo que parece que la hipótesis de la sobreexplotación puede justificar que este cambio no sea debido a variaciones

naturales. Los Espáridos poseen una tasa de renovación mucho más lenta que la de los Cefalópodos por lo que éstos pueden llegar a ser dominantes si de alguna forma se justifica que pueda existir una interacción entre ambos tipos. Una forma de explicarlo podría estar relacionado con el control que teóricamente pueden realizar los Espáridos sobre la puesta y fases juveniles de Cefalópodos. Al liberar esta presión predatora (control *top-down*) debido a la sobrepesca, se cambia la estructura del ecosistema.

Curiosamente la investigación pesquera ha recibido una atención importante en el área pero, sin embargo, las grandes cuestiones acerca de las espectaculares variaciones en las capturas tanto de pelágicos como de demersales están todavía sin resolver. Las pesquerías relacionadas con los túnidos también constituyen un claro ejemplo. En este caso los problemas son aún mayores debido al impresionante área que cubren estos organismos en sus desplazamientos. Esta amplia distribución supera el propósito de esta revisión de la Corriente de Canarias pero debemos decir que su conocimiento en relación a desplazamientos y variabilidad temporal en escalas de decenas de años presenta también serias lagunas.

7. HACIA OTRO NIVEL DE INTEGRACIÓN EN OCEANOGRAFÍA BIOLÓGICA

Como hemos visto, tanto los factores físicos como los estrictamente biológicos estructuran las comunidades marinas y promueven que aparezcan o no determinadas especies. Sin embargo, el estudio de los componentes del plancton en las aguas de la Corriente de Canarias siempre ha tenido una vertiente excesivamente taxonómica en un sentido clásico. El afán de los distintos investigadores por encontrar y describir nuevas especies es sin duda loable, de un mérito y tesón digno de mencionar pero que muchas veces ha quedado en la mera descripción de especies. Aunque muchos investigadores han puesto énfasis en las particularidades del habitat donde se encuentran las distintas especies, en pocas ocasiones se han realizado estudios taxonómicos sobre la influencia de

determinados fenómenos físicos (remolinos, filamentos) o biológicos (predación) sobre la comunidad resultante. En los últimos años, el enfoque del proyecto internacional GLOBEC (Global Ocean Ecosystem Dynamics) ha sido centrarse en determinadas especies que poseen un papel importante dentro del ecosistema (especies "target") y estudiar su distribución, estacionalidad, presencia y ausencia,... en relación a los fenómenos físicos y biológicos. La intención de estos estudios es poder comprender de qué manera los cambios climáticos que se producen en nuestro planeta a diferentes escalas influyen sobre la presencia o ausencia, la distribución, fisiología, reproducción,... de estas especies clave. Este enfoque es ligeramente parcial pues aislándonos en el estudio de una o unas pocas especies podemos tener una visión muy parcial de lo que acontece en ese ecosistema. Por citar un ejemplo basta traer a la memoria el caso de los Peces. Imaginemos por un momento que por dificultades técnicas no podamos abarcar el estudio de las distintas especies pelágicas y nos centremos sólo en una. Podríamos conocerlo todo o casi todo sobre esa especie pero ¿podremos realmente llegar a interpretar por qué su abundancia aumenta o disminuye sin tomar en cuenta a las otras especies? Se conocen muchos casos en la naturaleza en que la aparición de un competidor cambia el panorama de las relaciones competitivas en un ecosistema. Una especie puede competir en una amplia gama de características biológicas con otra. En ocasiones, la segunda especie puede incrementar su abundancia pues la otra especie presenta densidades tan bajas (p.e., por sobrepesca) que libera un recurso que es inmediatamente aprovechado. En Peces, los cambios climáticos unido a éstos factores biológicos han motivado la sustitución de una especie por otra u otras (recuérdese el ciclo de Russell). Si volvemos al Plancton, la complejidad se acrecienta debido a la gran variedad de especies que entran en juego pero ¿podemos olvidarnos prácticamente de todas ellas? No obviamos la tremenda dificultad que conlleva este tipo de estudios. En realidad, ni siquiera es fácil encontrar especialistas en un determinado grupo

como para pretender estudiarlos todos. Sin embargo, parece claro que cuanto mejor conozcamos el funcionamiento multiespecífico de un ecosistema, mejor entenderemos el devenir de las comunidades que la componen. Somos conscientes de la dificultad que entraña lo que proponemos pero tampoco parece algo extraordinariamente inabordable estudiar la dinámica de las distintas especies que representen al menos el 50% de la importancia de cada grupo en relación a la presencia de un fenómeno físico determinado. Por ejemplo, el estudio de un filamento o de un sistema de remolinos debe ser estudiado en su totalidad en relación a la presencia y sucesión de especies en el desarrollo del mencionado fenómeno físico. Realizando un símil muy actual, el estudio de los componentes del sistema planctónico en relación a un fenómeno físico (p.e., la respuesta del ecosistema a un cambio climático) debe ser analizada como si se tratara de describir el mapa genético de una especie. Parece claro que los tremendo esfuerzos que se realizan hoy en día para descifrar el mapa genético es el primer paso para entender la fisiología de esa especie. Sólo conociendo el mapa genético, conociendo cada uno de sus componentes, podremos abordar la solución a numerosas enfermedades que de una u otra forma poseen una respuesta en los genes. De la misma forma, sólo conociendo los principales componentes del ecosistema (y no de un sólo grupo taxonómico) podremos llegar a entender como funciona y podremos llegar a entender el devenir de la comunidad en relación al fenómeno físico en cuestión. Por supuesto, el estado actual de los estudios taxonómicos no es alentador. No disponemos en la actualidad de herramientas capaces de procesar un enorme número de muestras (necesarias normalmente para describir un fenómeno a mesoscala, por ejemplo) y desafortunadamente es difícil conseguir financiación para este tipo de estudios. En las últimas décadas nos hemos "olvidado" que las comunidades están formadas por especies y aunque el avance en el terreno de la fisiología aplicada a los estudios oceanográficos nos ha proporcionado un gran avance en el conocimiento del funcionamiento de las relaciones entre el

marco físico y el desarrollo de las comunidades, nos falta comprender los mecanismos por los cuales el paisaje marino tiene una determinada estructura y no otra. Debemos ir hacia un nuevo nivel que permita la integración entre los estudios fisiológicos y ecológicos incluyendo la herramienta de los estudios taxonómicos. La inclusión de estudios pormenorizados de la respuesta de las distintas especies y sus

interacciones nos permitirá conocer dónde, cómo, cuando y por qué se encuentran los organismos en un determinado marco físico y geográfico. Este es el verdadero propósito de la oceanografía biológica. Iniciativas como las que se proponen en esta Memoria podrían ser la chispa de un tipo de estudios más integrados sobre el plancton en el siglo XXI.

NOTA DE LOS AUTORES

Este capítulo ha sido financiado en parte por los proyectos MESOPELAGIC (CICYT, MAR97-1036), PELAGIC (UE, IFD97-1084) y "Biodiversidad Pelágica de Canarias" (MAR1999-0722E).

BIBLIOGRAFÍA

- ALVARIÑO, A., 1980. The relation between the distribution of zooplankton predators and anchovy larvae. *CalCOFI Rep.* 21: 150-160.
- ANGEL, M.V., 1989. Does mesopelagic biology affect the vertical flux? En: *Productivity of the Ocean: Present and Past*. V. S. Berger, V. S. Smetacek and G. Wefer, eds., pp. 155-173.
- ARÍSTEGUI, J., 1990. La distribución de la clorofila *a* en aguas de Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 6: 61-71.
- ARÍSTEGUI, J., S. HERNÁNDEZ-LEÓN, M. GÓMEZ, L. MEDINA, A. OJEDA & S. TORRES, 1989. Influence of the north trade winds on the biomass and production of neritic plankton in Gran Canaria. En: *Topics in Marine Biology*. J. D. Ros, ed., *Scient. Mar.* 53: 223-229.
- ARÍSTEGUI, J., P. SANGRÁ, S. HERNÁNDEZ-LEÓN, M. CANTÓN, A. HERNÁNDEZ-GUERRA Y J.L. KERLING, 1994. Island-induced eddies in the Canary Islands. *Deep-Sea Res. I.* 41: 1509-1525.
- ARÍSTEGUI, J., P. TETT, A. HERNÁNDEZ-GUERRA, G. BASTERRETxea, M.F. MONTERO, K. WILD, P. SANGRÁ, S. HERNÁNDEZ-LEÓN, M. CANTÓN, J.A. GARCÍA-BRAUN, M. PACHECO & E.D. BARTON, 1997. The influence of island-generated eddies on chlorophyll distribution: A study of mesoscale variation around Gran Canaria. *Deep-Sea Res. I.* 44: 71-96.
- ARÍSTEGUI, J., S. HERNÁNDEZ-LEÓN, M. F. MONTERO & M. GÓMEZ, 2001. The seasonal planktonic cycle in coastal waters of the Canary Islands. *Sci. Mar.* (en prensa).
- BAINBRIDGE, V., 1960. Occurrence of *Calanoides carinatus* in the plankton of the Gulf of Guinea. *Nature.* 188: 932-933.
- BALLESTEROS, S., 1994. *Influencias de las estructuras mesoescales sobre la distribución y abundancia de bacterias y cianobacterias en aguas de Canarias*. Tesis Doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 114 pp.
- BARTON, E. D., J. ARÍSTEGUI, P. TETT, M. CANTÓN, J. GARCÍA-BRAUN, S. HERNÁNDEZ-LEÓN, L. NYKJAER, C. ALMEIDA, J. ALMUNIA, S. BALLESTEROS, G. BASTERRETxea, J. ESCÁNEZ, L. GARCÍA-WEILL, A. HERNÁNDEZ-GUERRA, F. LÓPEZ-LAATZEN, R. MOLINA, M. F. MONTERO, E. NAVARRO-PÉREZ, J. M. RODRÍGUEZ, K. VAN LENNING, H. VÉLEZ & K. WILD, 1998. The transition zone of the Canary Current upwelling region. *Prog. Oceanogr.* 41: 455-504.
- BAS, C., E. MORALES & J. M. SAN FELIÚ, 1970. Pesquerías de cefalópodos en el Banco Sahariano. *Publ. téc. Junt. Est. Pesca.* 9: 129-151.
- BASTERRETxea, G., 1994. *Influencia de las estructuras oceanográficas mesoscales sobre la producción primaria en la región Canaria*. Tesis Doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 113 pp.

- BASTERRETXEA, G. & J. ARÍSTEGUI, 2000. Mesoscale variability in phytoplankton biomass distribution and photosynthetic parameters in the Canary-NW African coastal transition zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 197: 27-40.
- BECKMANN, W., A. AURAS & CH. HEMLEBEN, 1987. Cyclonic cold-core eddy in the eastern North Atlantic. III Zooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 3:165-173.
- BLACKBURN, M., 1965. Oceanography and the ecology of tunas. *Oceanogr. mar. Biol. A. Rev.* 3: 299-322.
- BLAXTER, J. H. S., 1974. The role of light in the vertical migration of fish, a review. En: *Light as an ecological factor, II*. G.C.B.R.A.R.O. Evans, eds., Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 189-210.
- BLAXTER, J. H. S. & R. I. CURRIE, 1967. The effects of artificial lights on acoustic scattering layers in the ocean. *Symp. Zool. Soc. London.* 19: 1-14.
- BODEN, B. P. & E. M. KAMPA, 1967. The influence of natural light on the vertical migrations of an animal community in the sea. *Symp. Zool. Soc. London.* 19: 15-26.
- BRAUN, J. G., 1980. Estudios de producción en aguas de las Islas Canarias. I. Hidrografía, nutrientes y producción primaria. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 285: 140-154.
- BRAUN, J. G., 1981. Estudios de producción en aguas de las Islas Canarias. II. Producción del zooplankton. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 290: 89-96.
- BRAUN, J. G. & A. R. DE LEÓN, 1974. Variaciones en la producción primaria en aguas canario-africanas. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 176: 1-24.
- BRAUN, J. G., J. ESCÁNEZ & A. R. DE LEÓN, 1976. Observaciones químicas y biológicas en el NW de Africa, entre Cabo Juby y Cabo Ghir. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 209: 1-11.
- BRAUN, J. G. & F. REAL, 1981. Algunas comparaciones entre el nanoplancton y el fitoplancton de red en aguas de las Islas Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 167: 1-24.
- BRAUN, J. G. & F. REAL, 1984. Estudios de producción en la bahía de Antequera: una comparación con aguas oceánicas. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 291: 97-105.
- BRAUN, J. G., I. ORZÁIZ, J. D. DE ARMAS & F. REAL, 1985. Productividad y biomasa del ultraplancton, nanoplancton y fitoplancton de red en aguas de las Islas Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 2: 192-204.
- BRAVO DE LAGUNA, J., 1982. Distribution and abundance of demersal resources of the CINECA region. *Rapp. P. -v. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 180: 432-446.
- CARNERO, H., 1975. Estudio comparado de las poblaciones de *Temora Styliifera* (Dana) de la costa del Sahara Español (Cabo Jubi) y del archipiélago Canario (Fuerteventura y Tenerife). *C. de Biol. Mar.*, 32 pp.
- CARPENTER, E. J., 1983. Physiology and ecology of marine planktonic *Oscillatoria* (*Trichodesmium*). *Mar. Biol. Lett.* 4: 69-85.
- CORRAL, J., 1970. *Contribución al conocimiento del plancton de Canarias*. Tesis Doctoral, Universidad de Madrid, 343 pp.
- CRAWFORD, R. J. M., L. V. SHANNON & P. A. SHELTON, 1989. Characteristics and management of the Benguela as a large marine ecosystem. En: *Biomass yields and geography of large marine ecosystems*. AAAS Selected Symposia Series. Westview Press, Inc., Colorado. pp. 169-219.
- DAM, H. G., M. R. ROMAN & M. J. YOUNGBLUTH, 1995. Downward export of respiratory carbon and dissolved inorganic nitrogen by diel-migrant mesozooplankton at the JGOFS Bermuda time-series station. *Deep-Sea Res. II.* 42: 1187-1197.
- DE LEÓN, A. R. & J. G. BRAUN, 1973. Ciclo anual de la producción primaria y su relación con los nutrientes en aguas de Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 167: 3-24.
- DOMANEVSKIJ, L. N., 1995. Dynamics of the structure of neritic ichthyocenose in the Central East Atlantic. En: *Biology and population dynamics of fishes and invertebrates in the Atlantic Ocean*. Russia Atlantniro, Kaliningrad, pp. 6-16.
- DOTY, M. S. & M. OGURI, 1956. The Island mass effect. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 22: 33-37.
- EMERSON, S., P. QUAY, D. KARL, C. WINN, L. TUPAS & M. LANDRY, 1997. Experimental determination of the organic carbon flux from open-ocean surface waters. *Nature.* 389: 951-954.

- FEDOSEEV, A., 1970. Geostrophic circulation of surface waters on the shelf of North-West Africa. *Rapp. P. -v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.* 159: 32-37.
- FERNÁNDEZ DE PUELLES, M. L. & J. GARCÍA-BRAUN, 1996. Micro and mesozooplankton in Canarian waters (28°30'N, 16°06'W). En: *Oceanography and Marine Resources in the Eastern Central Atlantic*. J. A. Llinás, J. A. González and M. J. Rueda, eds., DGUI Gobierno de Canarias-Cabildo Insular de Gran Canaria, pp. 69-89.
- FLAMMENT, P., 1994. Wind-driven oceanic processes in the lee of the island of Hawaii. *Annales Geophysicae*, 12: C268.
- GARCÍA CABRERA, R. C., 1968. Biología y pesca del pulpo (*Octopus vulgaris*) y choco (*Sepia officinalis*) en aguas del Sáhara Español. *Publ. téc. Junt. Est. Pesca.* 7: 141-198.
- GARCÍA CABRERA, R. C., 1969. Pulpos y calamares en aguas del Sáhara Español. *Publ. téc. Junt. Est. Pesca.* 8: 75-103.
- GJØSAETER, J. & J. BLINDHEIN, 1982. Observations on mesopelagic fish off Northwest Africa between 16° and 27°N. *Rapp. P. -v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.*, 180: 391-398.
- GLIWICZ, Z. M., 1986. A lunar cycle in zooplankton. *Ecology*. 67: 883-897.
- GÓMEZ, M., 1991. *Biomasa y actividad metabólica del zooplancton en relación con un efecto de masa de isla en aguas de Gran Canaria*. Tesis Doctoral. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 236 pp.
- GÓMEZ, M. & S. HERNÁNDEZ-LEÓN, 1997. Estudio de la comunidad mesozooplanctónica en relación a un efecto de isla en aguas de Gran Canaria. *Vieraea*. 26: 11-21.
- GRALL, J. R., P. LABORDE, P. LE CORRE, J. NEVEUX, P. TRÉGUER & A. THIRIOT, 1974. Caractéristiques trophiques et production planctonique dans la région sud de l'Atlantique marocain. Résultats des campagnes CINECA-Charcot I, II et III. *Tethys*. 6: 11-22.
- GRALL, J. R., P. LE CORRE & P. TRÉGUER, 1982. Short-term variability of primary production in coastal upwelling off Morocco. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 180: 221-227.
- HERNÁNDEZ-GUERRA, A., J. ARÍSTEGUI, M. CANTÓN & L. NYKJAER, 1993. Phytoplankton pigment patterns in the Canary Islands area as determined using coastal zone colour scanner data. *Int. J. Remote Sens.* 14: 1431-1437.
- HERNÁNDEZ-LEÓN, S., 1988a. Annual cycle of mesozooplanktonic standing stock over an island shelf area in Canary Island waters. *Inv. Pesq.* 52: 3-16.
- HERNÁNDEZ-LEÓN, S., 1988b. Gradients of mesozooplankton biomass and ETS activity in the wind-shear area as evidence of an island mass effect in the Canary Island waters. *J. Plankton Res.* 10: 1141-1154.
- HERNÁNDEZ-LEÓN, S., 1991. Accumulation of mesozooplankton in a wake area as a causative mechanism of the "island-mass effect". *Mar. Biol.* 109: 141-147.
- HERNÁNDEZ-LEÓN, S., 1998. Annual cycle of epiplanktonic copepods in Canary Island waters. *Fisheries Oceanogr.* 7: 252-257.
- HERNÁNDEZ-LEÓN, S., O. LLINÁS & J. G. BRAUN, 1984. Nota sobre la variación de la biomasa del mesozooplankton en aguas de Canarias. *Inv. Pesq.* 48: 495-508.
- HERNÁNDEZ-LEÓN, S. & D. MIRANDA-RODAL, 1987. Actividad del sistema de transporte de electrones y biomasa del mesozooplankton en aguas de las Islas Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 4: 49-61.
- HERNÁNDEZ-LEÓN, S., L. POSTEL, J. ARÍSTEGUI, M. GÓMEZ, M. F. MONTERO, S. TORRES, C. ALMEIDA, E. KÜHNER, U. BRENNING & E. HAGEN, 1999. Large-scale and mesoscale distribution of plankton biomass and metabolic activity in the Northeastern Central Atlantic. *J. Oceanogr.*, 55: 471-482.
- HERNÁNDEZ-LEÓN, S., M. GÓMEZ, M. PAGAZAURTUNDUA, A. PORTILLO-HAHNEFELD, I. MONTERO & C. ALMEIDA, 2001a. Vertical distribution of zooplankton in Canary Island waters: implications for export flux. *Deep-Sea Res. I.* 48: 1071-1092.
- HERNÁNDEZ-LEÓN, S., C. ALMEIDA, L. YEBRA, J. ARÍSTEGUI, J. FERNÁNDEZ DE PUELLES & J. GARCÍA-BRAUN, 2001b. Zooplankton biomass in subtropical waters: Is there a lunar cycle? *Sci. Mar.* (en prensa)

- HOPKINS, T. L. & J. V. GARTNER, JR., 1992. Resource-partitioning and predation impact of a low-latitude myctophid community. *Mar. Biol.* 114: 185-197.
- IKEDA, M. & W. J. EMERY, 1984. Satellite observations and modelling of meanders in the California Current System off Oregon and northern California. *J. Phys. Oceanogr.* 14: 3-12.
- KAWASKI, T., 1983. Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their numbers? - biological basis of fluctuation from the viewpoint of evolutionary ecology. En: *Reports of the Expert Consultation to Examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources*. G. D. Sharp and J. Csirke, eds., FAO Fish. Rep., pp. 1065-1080.
- KENNEWAY, G. M. & P. TETT, 1994. *A scanning electron microscope study of flagellate assemblies from the Hespérides Cruise 9308*. Data Report 0031-17, School of Ocean Sciences, University of Wales, Bangor, UK.
- KHRIPOUNOFF, A., A. VANGRIESHEIM & P. CRASSOUS, 1998. Vertical and temporal variations of particle fluxes in the deep Tropical Atlantic. *Deep-Sea Res. I.* 45: 193-216.
- KINSEY, S. T. & T. L. HOPKINS, 1994. Trophic strategies of euphausiids in a low-latitude ecosystem. *Mar. Biol.* 118: 651-661.
- LE BORGNE, R. & M. RODIER, 1997. Net zooplankton and the biological pump: a comparison between the oligotrophic and mesotrophic equatorial Pacific. *Deep-Sea Res. II.* 44: 2003-2023.
- LOBEL, P. S. & A. R. ROBINSON, 1986. Mesoscale eddy transports and their impact on the larval phase of Hawaiian reef fishes. *Rep. Metereol. Oceanogr.* 20: 18 pp.
- LONGHURST, A. R., 1998. *Ecological geography of the sea*. Academic Press. San Diego. 358 pp.
- LONGHURST, A. R., A. W. BEDO, W. G. HARRISON, E. J. H. HEAD & D. D. SAMEOTO, 1990. Vertical flux of respiratory carbon by oceanic diel migrant biota. *Deep-Sea Res. I.* 37: 685-694.
- MASCAREÑO, D., 1972. Algunas consideraciones oceanográficas de las aguas del Archipiélago Canario. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 158: 1-79.
- MENZEL, D. W. & J. H. RYTHER, 1961. Zooplankton in the Sargasso sea off Bermuda and its relation to organic production. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 26: 250-258.
- MINGORANCE, M. C., 1983. *Introducción al estudio del ciclo anual del zooplancton de la isla de Tenerife, con especial atención al grupo de los cladóceros*. Tesis de Licenciatura, Universidad de La Laguna, 109 pp.
- MINGORANCE, M. C., 1987a. Observaciones sobre los cladóceros (crustacea) recolectados en una estación al sur de El Hierro (Islas Canarias). *Vieraea*, 17: 7-10.
- MINGORANCE, M. C., 1987b. Contribución al estudio de los cladóceros marinos de las islas orientales del Archipiélago Canario. *Vieraea*. 17: 151-153.
- MOLINA, R. & F. L. LAATZEN, 1986. Corrientes en la región comprendida entre las islas Canarias orientales, Marruecos y las islas Madeira. Campaña <Norcanarias I>. *Revista de Geofísica*. 42: 41-52.
- MONTERO, M. F., 1993. *Respiración y actividad ETS en microplancton marino. Variabilidad del ETS en aguas de Canarias*. Tesis Doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 194 pp.
- MOOERS, C. N. K. & A. R. ROBINSON, 1984. Turbulent jets and eddies in the California Current and inferred cross-shore transports. *Science*. 223: 51-53.
- MÜLLER, T. J. & G. SIEDLER, 1992. Multiyear current time series in the eastern North Atlantic Ocean. *J. Mar. Res.* 50: 1-37.
- NAVARRO, F. DE P., F. LOZANO, J. M. NAVAZ, E. OTERO & J. SAINZ PARDO, 1943. La pesca de arrastre en los fondos de Cabo Blanco y del Banco de Arguín (Africa Sahariana). *Trav. Inst. Esp. Oceanogr.* 18: 225 pp.
- PALOMERA, I. & P. RUBIÉS, 1982. Kinds and distributions of fish eggs and larvae off Northwest Africa in April/May 1973. *Rapp P. -v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.* 180: 356-358.
- PATZER, W. C., 1994. *Eddies in Hawaiian waters*. Report No. HIG-69-8. Institute of Geophysics, University of Hawaii, 51 pp.

- POSTEL, L., 1990. *Die Reaktion des Mesozooplanktons, speziell der Biomasse, auf küstennahen Auftrieb vor Westafrika*. Doctoral thesis, Institut für Meereskunde. Warnemünde, 127 pp.
- RODIER, M. & R. LE BORGNE, 1997. Export flux of particles at the equator in the western and central Pacific ocean. *Deep-Sea Res. II*. 44: 2085-2113.
- RODRÍGUEZ, J. & M. MULLIN, 1986. Diel and interannual variation of size distribution of oceanic zooplanktonic biomass. *Ecology*. 67: 215-222.
- RODRÍGUEZ, J. M., S. HERNÁNDEZ-LEÓN & E. D. BARTOÑ, 1999. Mesoscale distribution of fish larvae in relation to an upwelling filament off Northwest Africa. *Deep-Sea Res. I*. 46: 1969-1984.
- ROE, H. S. J., 1972. The vertical distribution and diurnal migrations of Calanoid copepods collected on the SONDA Cruise 1965. I. The total population and general discussion. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 52: 277-314.
- ROE, H. S. J., 1974. Observations on the diurnal vertical migrations of an oceanic animal community. *Mar. Biol.* 28: 99-113.
- ROE, H. S. J., 1983. Vertical distributions of euphausiids and fish in relation to light intensity in the Northeastern Atlantic. *Mar. Biol.* 77: 287-298.
- ROE, H. S. J., 1984. The diel migrations and distributions within a mesopelagic community. *Prog. Oceanogr.* 13: 269-318.
- ROE, H. S. J., M. V. ANGEL, J. BADCOCK, P. DOMANSKI, P. T. JAMES, P. R. PUGH & M. H. THURSTON, 1984. The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the North East Atlantic. *Prog. Oceanogr.* 13: 245-511.
- RUDYAKOV, YU. A., 1979. Diurnal vertical migrations of pelagic animals in the Canary Islands area. *Oceanology*. 19: 196-199.
- SANGRÁ, P., 1995. *Perturbación de un flujo geofísico por un obstáculo: aplicación a la Isla de Gran Canaria*. Tesis Doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 200 pp.
- SANGRÁ P., G. BATERRETxea, J. L. PELEGRÍ & J. ARÍSTEGUI, 2001. Chlorophyll increase by internal waves in the shelf-break of Gran Canaria Island (Canary Islands). *Sci. Mar.* (en prensa).
- SHERMAN, K., 1993. Large marine ecosystems as global units for marine resources management - An ecological perspective. En: *Large Marine Ecosystems. Stress, Mitigation and Sustainability*. K. Sherman, L. M. Alexander and B. D. Gold, eds., AAAS Publications, Washington, pp. 3-14.
- SHERMAN, K. & L. M. ALEXANDER, 1989. *Biomass yields and geography of large marine ecosystems*. AAAS Selected Symposia Series. Westview Press, Inc., Colorado. 493 pp.
- STEINBERG, D. K., C. A. CARLSON, N. R. BATES, S. A. GOLDTHWAIT, L. P. MADIN & A. F. MICHAELS, 2000. Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Res. I*. 47: 137-158.
- STRAMMA, L., 1984. Geostrophic transport in the Warm Water Sphere of the eastern subtropical North Atlantic. *J. Mar. Res.* 42: 537-558.
- STRAMMA, L. & G. SIEDLER, 1988. Seasonal changes in the North Atlantic Subtropical Gyre. *J. Geoph. Res.* 93(C7): 8111-8118.
- STUART, V. & J. A. HUGGETT, 1992. Prey selection by *Euphausia lucens* (Hansen) and feeding behaviour in response to a mixed algal and animal diet. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 164: 117-133.
- SUND, P. N., M. BLACKBURN & F. WILLIAMS, 1981. Tunas and their environment in the Pacific Ocean: a review. *Oceanogr. mar. Biol. A. Rev.* 19: 443-512.
- TARLING, G. A., F. BUCHHOLZ & J. B. L. MATTHEWS, 1999. The effect of lunar eclipse on the vertical migration behaviour of *Meganctiphanes norvegica* (Crustacea: Euphausiacea) in the Ligurian Sea. *J. Plankton Res.* 21: 1475-1488.
- TORRES, S., 1991. *Regeneración de amonio en aguas de Canarias mediante estudios de actividad GDH en zooplancton y ETS en meiofauna*. Tesis Doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 203 pp.
- TRAGANZA, E. D., D. A. NESTOR & A. K. MCDONALD, 1980. Satellite observations of a cyclonic upwelling system and giant plume in the California current. En: *Coastal Upwelling, Coastal*

- and Estuarine Science*. F. A. Richards, ed., Vol. 1, American Geophysical Union, Washington DC, pp. 228-241.
- VAN CAMP, L., L. NYKJAER, E. MITTELSTAEDT & P. SCHLITTENHARDT, 1991. Upwelling and boundary circulation off Northwest Africa as depicted by infrared and visible satellite observations. *Prog. Oceanogr.* 26: 357-402.
- VAN LENNING, K., 2000. *Variabilidad en la biomasa y estructura de las comunidades de fitoplancton en aguas de Canarias, determinada mediante análisis de pigmentos por HPLC*. Tesis Doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 270 pp.
- VERHEYE, H. M. & A. J. RICHARDSON, 1998. Long-term increase in crustacean zooplankton abundance in the southern Benguela upwelling region (1951-1996): bottom-up or top-down control? *Ices J. Mar. Sci.* 55: 803-807.
- VIVES, F., 1974. Le zooplancton et les masses d'eau des environs du Cap Blanc. *Tethys*. 6: 313-318.
- VIVES, F., 1975. Zooplancton et Hydrographie des environs du Cap Blanc (NO. de l'Afrique). *CIEM CM 1975/L:10.6*.
- YASHNOV, V. A., 1962. Vertical distribution of the mass of Zooplankton in the tropical region of the Atlantic Ocean. *Oceanology*. 4: 136-141.
- ZHANG, X. & H. G. DAM, 1997. Downward export of carbon by diel migrant mesozooplankton in the central equatorial Pacific. *Deep-Sea Res. II*. 44: 2191-2202.