

INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION
COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL

Bulletin — Boletín
Vol. 14, No. 2

**ON THE CLIMATOLOGY, OCEANOGRAPHY AND
FISHERIES OF THE PANAMA BIGHT**

**ESTUDIO SOBRE LA CLIMATOLOGIA, OCEANOGRAFIA
Y PESQUERIAS DEL PANAMA BIGHT**

by — por
Eric D. Forsbergh

La Jolla, California

1969

CONTENTS — INDICE

ENGLISH VERSION — VERSION EN INGLES

	Page
ABSTRACT	49
INTRODUCTION	49
ACKNOWLEDGEMENTS	52
PART I. CLIMATOLOGY	53
The Intertropical Convergence Zone	53
Evaporation from the Panama Bight	59
Rainfall over the Panama Bight	62
Rainfall over the watersheds and fresh-water runoff	66
Climatological factors and salinity	70
PART II. OCEANOGRAPHY	70
Methods used on ACENTO cruises	70
The data and their treatment	74
Diel variations	74
Sea-surface temperature	74
Surface chlorophyll <i>a</i>	75
Surface carbon fixation	76
Zooplankton volumes	76
Depths of maxima of certain properties	77
Circulation	77
Sea level	78
Geographic distributions of properties and features	80
Mixed layer depth	80
Sea-surface temperature and salinity	81
Plant micronutrients	86
Dissolved oxygen	88
Phytoplankton pigments	89
Phytoplankton production	90
Transparency	90
Zooplankton	91
Geographic displacement of trophic levels	92
Vertical distributions of properties and features	94
At 5°N, 79°W	94
At 5°N, 77°35'W	95
At 8°30'N, 79°25'W	96
Mean distributions in the ACENTO area	98
Summary of seasonal variations	99
The ACENTO area and the fixed station at 8°45'N, 79°23'W	100
Estimates of upwelling	105
Primary production estimated from micronutrient depletion	106
Nitrogen:phosphorus ratio	109
Effects of runoff on primary production	110
PART III. FISHERIES	113
Annual catches in the principal fisheries	113
Geographic distribution of tuna abundance	114
Tuna and oceanography	116
Upwelling	116
Temperature	118
Salinity and osmotic pressure	118
Thermocline topography	119
Dissolved oxygen	119
Transparency	121
Zooplankton	121
Temperature and salinity fronts	122
Tuna food	123
Bottom topography	124
The Panama Bight and the Gulf of Tehuantepec	125
Evaluation	126
Anchoveta	127
Shrimp	131
Spiny lobster	135
Scallop	136
Pearl oyster	136
Whale	136
SUMMARY	138
SYMBOLS AND ABBREVIATIONS	142
FIGURES—FIGURAS	144
TABLES—TABLAS	219

VERSION EN ESPAÑOL — SPANISH VERSION

	Página
EXTRACTO	260
INTRODUCCION	260
RECONOCIMIENTO	263
PARTE I. CLIMATOLOGIA	265
Zona de Convergencia Intertropical	265
Evaporación en el Panamá Bight	271
Pluviosidad en el Panamá Bight	274
Pluviosidad en las vertientes, y drenaje de agua dulce	278
Factores climatológicos y salinidad	283
PARTE II. OCEANOGRAFIA	283
Métodos usados en los cruceros de ACENTO	283
Los datos y su procesamiento	287
Variaciones diurnas	288
Temperatura superficial del mar	288
Clorofila <i>a</i> de la superficie	289
Fijación del carbono superficial	289
Volúmenes de zooplancton	290
Profundidad del máximo de ciertas propiedades	290
Circulación	291
Nivel del mar	293
Distribución geográfica de las propiedades y características	294
Espesor de la capa mixta	294
Temperatura y salinidad superficial del mar	295
Micronutrientes de las plantas	300
Oxígeno disuelto	304
Pigmentos de fitoplancton	304
Producción de fitoplancton	305
Transparencia	306
Zooplancton	307
Desplazamiento geográfico de los niveles tróficos	307
Distribución vertical de las propiedades y características	310
A los 5°N 79°W	310
A los 5°N 77°35'W	311
A los 8°30'N 79°25'W	312
Media de las distribuciones en el área de ACENTO	314
Resumen de las variaciones estacionales	315
El área de ACENTO y la estación permanente a los 8°45'N 79°23'W	316
Estimaciones del afloramiento	322
Estimación de la producción primaria según el agotamiento de los micronutrientes	323
Razón nitrógeno:fósforo	326
Efectos del drenaje sobre la producción primaria	328
PARTE III. PESQUERIAS	330
Capturas anuales en la pesquerías principales	330
Distribución geográfica de la abundancia de los túnidos	332
Oceanografía y túnidos	334
Afloramiento	334
Temperatura	336
Salinidad y presión osmótica	337
Topografía de la termoclina	337
Oxígeno disuelto	338
Transparencia	339
Zooplancton	340
Frentes de temperatura y salinidad	341
Alimento de los túnidos	342
Topografía del fondo	343
El Panamá Bight y el Golfo de Tehuantepec	343
Evaluación	346
Anchoveta	346
Camarones	350
Langoeta	356
Concha de peregrino	356
Ostra perlera	356
Ballenas	357
RESUMEN	359
SÍMBOLOS Y ABREVIACIONES	362
LITERATURE CITED—BIBLIOGRAFIA CITADA	365

ON THE CLIMATOLOGY, OCEANOGRAPHY AND FISHERIES OF THE PANAMA BIGHT

by

Eric D. Forsbergh

ABSTRACT

Seasonal changes in the climatology, oceanography and fisheries of the Panama Bight are determined mainly by the latitudinal movements of the ITCZ over the region. Evaporation is about 980 mm annually. Rainfall is probably much less than previous estimates because of a discontinuity in the ITCZ. Freshwater runoff from the northern watershed varies from $22 \times 10^9 \text{ m}^3/\text{mo}$ in October-November to $11 \times 10^9 \text{ m}^3/\text{mo}$ in February-March; from the southeastern watershed it varies from $16 \times 10^9 \text{ m}^3/\text{mo}$ in April-June to $9 \times 10^9 \text{ m}^3/\text{mo}$ in October-December. Total annual runoff is about $350 \times 10^9 \text{ m}^3$.

A marked salinity front is found at all seasons off the eastern shore. In the northern part of the Bight temperatures in the upper layers remained fairly constant from May to November; by February the mean temperature had decreased by 4°C and sharp gradients existed in the geographic distributions. Salinities in the upper layers decreased steadily from May to November; by February the mean salinity had increased by 2.5‰. The mean depth of the mixed layer increased from 27 m in May to 40 m in November; by February upwelling decreased it to 18 m. Between November and February upwelling had doubled the amount of $\text{PO}_4\text{-P}$ and tripled that of $\text{NO}_3\text{-N}$ in the euphotic zone; surface phytoplankton production and standing crop, and zooplankton concentrations also doubled during this period. Upwelling was about 1.5 m/mo during May-November and about 9.0 m/mo during November-February, the annual total is about 48 m. Mean primary production is about $0.3 \text{ gC}/\text{m}^2\text{day}$ during May-December and about $0.6 \text{ gC}/\text{m}^2\text{day}$ during January-April; annual production is about $140 \text{ gC}/\text{m}^2$. A thermal ridge occurred in February running from the northern to the southwestern part of the Bight. Within this ridge was a marked thermal dome coinciding with the center of the cyclonic circulation cell. Upwelling in the dome averaged 16 m/mo in November-February.

The fisheries of the Panama Bight annually produce about 30,000 metric tons of food species and about 68,000 m.t. of species used for reduction. Most attempts to further the understanding of tuna ecology were unsuccessful. The apparent abundances of yellowfin and skipjack in the northern part of the Bight appear to be related to the seasonal cycle of upwelling and enrichment, as abundances are greatest in April and May when food appears to be plentiful. The life-cycle of the anchoveta in the Gulf of Panama also appears to be related to upwelling; the species mass varies from about 39,000 m.t. in December to about 169,000 m.t. in April. About 19.1×10^{12} anchoveta eggs are spawned annually. The life-cycles of shrimp in the Panama Bight appear to be related to upwelling as catches are greatest in May-July, about 3-5 months after peak upwelling, and annual catches are inversely correlated with sea level.

INTRODUCTION

The functions of the Inter-American Tropical Tuna Commission are (i) to investigate the effects of the fisheries upon the stocks of tropical tunas and tuna-baitfishes in the eastern Pacific Ocean, (ii) to investigate the ecologies of these species, and (iii) to recommend conservation measures based upon the resulting evidence. A statistical approach to the study of tuna ecology requires the description of temporal and spacial distribution of the many properties of the environment which may, directly or indirectly, influence the tunas. Such a study must be based upon large amounts of climatological, oceanographic and fisheries data.

Only in recent years, however, have adequate oceanographic data been collected in the eastern tropical Pacific to permit attempts at analyses of ecological relationships. The Panama Bight was selected by Commission investigators in 1964 as a suitable region for conducting a seasonal series of oceanographic surveys basic to the study of tuna ecology, such as those previously conducted by the Scripps Tuna Oceanography Research Group in the Gulf of Tehuantepec (Blackburn 1962, 1963).

Nichols and Murphy (1944) first designated the waters between the Gulf of Panama and Punta Santa Elena, Ecuador as the "Panama Bight" and the region was defined more precisely by Wooster (1959):

"... as that part of the eastern tropical Pacific Ocean that lies between the Isthmus of Panama (about latitude 9°N) on the north and Punta Santa Elena (about latitude 2°S) on the south and that extends westward from the coasts of Panama, Colombia, and Ecuador to about longitude 81°W ."

This definition has been used in the present study with the exception that, because of oceanographic considerations, Punta Galera at $0^{\circ}50'\text{N}$ rather than Punta Santa Elena was chosen to mark the southern limit of the region (Figs. 4, 5).

The first oceanographic expedition to survey the Gulf of Panama systematically was that of the U.S.S. *Hannibal* in March 1933 and the results are given by Fleming (1935, 1940). Tides and tidal currents in the Gulf were analyzed by Fleming (1938). Many of the studies on the climatology, oceanography and fisheries of the Gulf since 1938 have been published by the Commission; the principal ones are those of Bayliff (1963a, 1964, 1966), Bennett (1965), Forsbergh (1963), Howard and Landa (1958), Schaefer, Bishop and Howard (1958), Simpson (1959), and Smayda (1963, 1965, 1966). Ecological conditions in the Gulf of Panama have been summarized by Smayda (1966).

An excellent description of the physiography, climate, vegetation and culture of the Panama Bight's eastern shore and adjacent lowlands is given by West (1957). The waters of the eastern part of the Panama Bight remained among the least known of the western hemisphere until Robert Cushman Murphy explored them in September 1937 aboard a 38-foot boat and again in February-March 1941 as the leader of an oceanographic expedition of the American Museum of Natural History aboard the schooner *Askoy*. Oceanographic results of the expeditions are given by Murphy (1938, 1939, 1941, 1942, 1944a-f, 1945), Nichols and Murphy (1944) and Wooster (1959). Measurements by other expeditions in the Panama Bight, prior to the ACENTO program, were limited to those obtained on widely-spaced cruise tracks which formed only a small part of surveys encompassing large areas of the eastern tropical Pacific Ocean.

Some of the possible biological effects of opening a sea-level canal in Central America are discussed by Rubinoff (1968a, b, 1969), Briggs (1968, 1969a, b), Sheffey (1968, 1969), Mueller (1969) and Topp (1969). At the time of writing, bioenvironmental studies of eastern Panama and northwestern Colombia, some including the northern part of the Panama

Bight, are being completed by the agents of the Atlantic Pacific Inter-oceanic Canal Study Commission. A series of twenty articles, by various authors, summarizing some of the results of these studies is being published by the American Institute of Biological Sciences in *BioScience* beginning with Vol. 19 No. 2. A symposium entitled "The Sea-Level Panama Canal: Marine Biological Effects" is to be presented in December 1969 at the meeting of the American Association for the Advancement of Science in Boston (Anonymous 1969b).

The oceanographic program conducted by the Commission in 1965-66 was entitled "The Augmented Colombian El Niño Tuna Oceanography (ACENTO) Program" since it was a continuation and expansion of the surveys conducted jointly by the Republic of Colombia and the Commission during 1963-65 (Inter-American Tropical Tuna Commission 1966, 1967a) as part of the international El Niño Project designed to study the coastal waters of western South America from Panama to northern Chile. The following agencies participated in the El Niño Project: Empresa Puertos de Colombia; Instituto Nacional de Pesca del Ecuador; Instituto del Mar del Peru; Instituto de Fomento Pesquero, Republic of Chile; and the Commission.

The ACENTO cruises were conducted aboard the R/V *Bocas de Ceniza*, a survey vessel of the Empresa Puertos de Colombia. The cruises were scheduled to take place every 3 months, so as to obtain data in each quarter-year from which a description of the seasonal cycle in the variations of oceanographic properties and features might be attempted. The periods of the cruises were as follows:

ACENTO 1	21 May - 4 June 1965
ACENTO 2	19-30 August 1965
ACENTO 3	18 November - 1 December 1965
ACENTO 4	17 February - 6 March 1966

The cruises began and ended at Balboa, C.Z. Cruise tracks and station positions are shown in Figures 18 and 19.

The oceanographic data collected during the ACENTO program have been published by the Instituto Nacional de Pesca del Ecuador, Casilla 5918, Guayaquil, Ecuador, (Inter-American Tropical Tuna Commission 1967b), and copies may be obtained by writing to the director of either the Commission or the Instituto. Some preliminary results have been published in Inter-American Tropical Tuna Commission (1967c, 1968). Other studies based, in part, upon the ACENTO data are those of Stevenson (1970) and Stevenson, Santoro and Guillén (*unpublished*).

The first comprehensive analysis of the climatology and oceanography of the Panama Bight was that of Wooster (1959) based, in part, upon data collected during the *Askoy* Expedition. The present study is a description of the gross features of the climatology, oceanography and fisheries of the Panama Bight, based upon much additional data, and an attempt to analyze some of their interrelationships. The climatological part of the study is

based upon data collected at weather stations located on the Bight's watersheds, and on previously published meteorological studies and climatological atlases of the region; the oceanographic part is based mainly upon data collected during the ACENTO cruises; and the fisheries part is based upon estimates of apparent abundance of tunas, anchoveta and shrimp for varying periods between 1951 and 1967. In addition to corroborating most of Wooster's conclusions, this study describes some previously unknown features and fluctuations of environmental properties and their interrelationships.

Many of the analyses of interrelationships are based upon averages from many years of record. The objection may be raised that meaningful variations in any one year are obscured by this treatment. This is the intention since one purpose is to reveal the broad seasonal patterns of variation which are the best estimates of what may be expected in a normal year, and since the distribution and amount of data for non-conservative properties are usually insufficient in any one year to permit analyses of short-term variations.

Analyses of short-term variations in the Panama Bight require that many more weather stations be established in eastern Panama and western Colombia; that many more sea-surface temperatures and meteorological data be obtained from ships at sea; that meteorological and oceanographic properties be continuously monitored, perhaps by telemetered buoys at several ocean stations and by weather satellites; and that better measures of apparent abundance be obtained from the various fisheries. A basic understanding of the dynamics of the area will have to wait, therefore, until data from such programs become available.

ACKNOWLEDGMENTS

Acknowledgment is extended to Mr. Edward B. Bennett¹, who conceived of the ACENTO program and planned the cruises, to Dr. Eduardo Rico P. of Bogotá, Colombia, who, by his invaluable assistance and advice, helped us realize the program and participated in the first cruise, and to Sr. Luis E. Palacios, Director of Empresa Puertos de Colombia, who authorized the use of the R/V *Bocas de Ceniza* for conducting the survey.

Investigators who participated in the ACENTO cruises and the organizations with which they were affiliated are as follows: E. Rico P., Apron Limitada, Bogotá, Colombia; B. Molano, J. Ramírez, and B. Vasquez, Empresa Puertos de Colombia; J. I. Borrero H., A. Patiño and A. Regalado, Universidad del Valle del Cauca, Cali, Colombia; R. Ruiz, Departamento de Pesca, Republic of Panama; E. B. Bennett, E. L. Díaz², E. D. Forsbergh, J. Joseph, W. L. Klawe, and C. M. Love, Inter-American Tropical Tuna Commission. The scientific personnel is indebted to the officers and crew

¹Now with the University of Hawaii, Honolulu, Hawaii.

²Now with the Departamento de Investigaciones Ictiológicas y Faunísticas, Corporación Autónoma Regional de los Valles del Magdalena y del Sinú (C.V.M.), Cartagena, Colombia.

of the R/V *Bocas de Ceniza* for their splendid cooperation, particularly to Captains B. Córdoba and F. Satizabal, and to the ship's hydrographic party consisting of E. Martínez, O. Moreno, J. Sánchez, M. Victoria and J. P. Villota.

I wish to thank the staff of the Gorgas Hospital, C.Z. for providing laboratory space, the administration of the Panama Canal Cold Storage Facility for storing the frozen samples, and D. L. Gittings of the Bureau of Commercial Fisheries, La Jolla, California for assistance in locating publications. I am also grateful to the following Commission personnel: E. L. Diaz for acting as interpreter during the cruises; R. W. Wagner for supervising the chemical analyses; W. H. Bayliff for assistance in the analysis of the anchoveta dynamics; W. L. Klawe and M. R. Stevenson for helpful criticism; C. L. Peterson for editorial advice; J. L. Engelhardt, R. C. Kinslow and J. M. Shepard for drawing the figures; and L. Dupart, S. M. Egan, and C. Legier for translating and typing the manuscript.

I wish also to thank the following persons and agencies for generously supplying unpublished data: R. Lombo T., A. Palacio R., S. Ramirez M. and F. Ruan R., Division Recursos Naturales, Republic of Colombia; L. E. Quesada, Direccion de Estadisticas y Censo, Republic of Panama; J. L. de Obarrio and A. Franqueza, Departamento de Pesca, Republic of Panama; W. H. Bayliff and B. J. Kwiecinski, FAO; Servicio Cooperativo Interamericano de Fomento Economico; J. A. Betts, C. J. Brown, W. H. Esslinger, and H. J. Million, Panama Canal Company; M. Blackburn, Scripps Tuna Oceanography Research Group, U.S. Bureau of Commercial Fisheries; A. R. Longhurst and C. M. Love, EASTROPAC Project; J. Lindstrom, NASA; W. H. Haggard, M. H. Winn and C. R. Muirhead, ESSA; J. Churgin, National Oceanographic Data Center, Washington, D.C.; U.S. Coast Guard; V. R. Suomi, University of Wisconsin; and Texas A & M University.

The American Geographical Society, the American Museum of Natural History, the Buckland Foundation, the Collins Clear-Type Press, the Louisiana State University Press and the McGraw-Hill Book Company kindly permitted the use of quotations from copyrighted publications.

Finally, I am most grateful to the following persons for critically reviewing parts of the manuscript: W. H. Bayliff, J. Bjerknes, M. Blackburn, J. Joseph, F. R. Miller, R. C. Murphy and W. S. Wooster.

PART I. CLIMATOLOGY

The Intertropical Convergence Zone

The Panama Bight lies in the zone of low atmospheric pressure girdling the globe near the equator known as the Equatorial Low Pressure Trough (ELPT) where, according to the classical climatological description, trade winds converge from each hemisphere to form the Intertropical Convergence Zone (ITCZ) with which are associated a broad band of weak variable winds (known as the "doldrums"), cumuliform cloud masses and frequent and heavy rainfall.

In recent years weather satellites have furnished many extraordinary photographs of the cloud cover over this zone. The ITCZ is clearly indicated by the band of clouds, shown in Figure 1 (facing p. 45), stretching across the eastern Pacific between 0° and 10°N . From such photographs, Johnson (1963) has described some of the characteristics of "the ITC" which he defines as referring to "... The phenomena present in the real atmosphere ..." rather than to the classical concept of the ITCZ. He states that "the ITC" may be considered as a zone of atmospheric activity, usually convective, but which "... may include waves, vortices, and tropical cyclones ...", and is most often discontinuous. Although he differentiates between the classical concept of the ITCZ and the cloud phenomena photographed, the complexity of the phenomena implies that the classical concept as applied in the analyses of the present study should be viewed as an aid to understanding seasonal fluctuations rather than a description of actual conditions. Johnson's (1963) description follows:

"... Outstanding characteristics of the zone of 'the ITC' are: 1) its distinctness from and contrast with the adjacent zones; 2) the significant variety of systems that occur within it; 3) its associated vortices; 4) the high degree of variability with time of its system; 5) the relatively open and very open or gap conditions within it; 6) its persistence as a zone of enhanced activity; 7) its restricted latitudinal but considerable longitudinal extent; 8) its marked regional differences in intensity, extent, and types of component systems."

On the other hand, Alpert (1945) states that secondary convergence zones are often present in the region, so what appears to be a rapid movement may, at times, actually be the formation and dissipation of separate convergence zones. According to F. R. Miller (*p.c.*), two tropical convergence zones are frequently observed simultaneously north and south of the equator in the central equatorial Pacific, and they occasionally extend into the eastern equatorial Pacific. Photographs of cloud cover taken by the ATS weather satellite during 1967 (Goddard Space Flight Center 1967) frequently show what appears to be a secondary convergence zone located about $5\text{--}20^{\circ}$ of latitude south of the ITCZ over the eastern and central Pacific, sometimes extending across the entire Pacific.

Using Crowe's (1951) analysis of the doldrums as a basis, Wooster (1959) has summarized the general climatological features of the Panama Bight.

"Seasonal contrasts in weather within the Panama Bight are related to movement of the doldrum wedge and the Intertropical Convergence that lies within it.

"In northern winter (January to March), the doldrums lie farther south, covering all the Panama Bight except the Gulf of Panama. This is the dry season in Panama, when the Caribbean trades usually extend across the low lands of the Isthmus into the Gulf, or even farther south. ... At the same time, the Intertropical Convergence, accompanied by heavy rains, lies across the coast near the Ecuador-Colombia border, bringing the rainy season to the southern part of the Panama Bight.

"In northern summer (July to September), the doldrums lie farthest north, with the Intertropical Convergence and its associated heavy rains being found north of Panama. ..."

"Most of the Panama Bight is dominated by southwest winds from June through November. These winds are part of the 'southeast' trade-wind

circulation, which in the region of the Panama Bight curves towards the northeast, roughly paralleling the coast."

The means of several determinations from various sources of the monthly latitudinal positions of the ITCZ and associated phenomena were assumed to be better estimates of the actual mean monthly positions than those based upon any one source. The reasons for this assumption are: (i) that the various climatological atlases are based, in part, upon different data, and (ii) that the scarcity of meteorological data in the eastern tropical Pacific requires that their interpretation be largely subjective.

Bennett (1966b, Fig. 4) presents the monthly latitudinal positions of isobars on a line between the South Pacific High Pressure Cell and a position north of Cuba; this line cuts across the western Panama Bight at an angle of about 15° to the meridian. Assuming that in any month the latitude of minimum pressure lies midway between the latitudes of the minimum isobars found in all months (1012.5 mb; 1010 mb isobars are shown in February and March—the midpoint between them coincides with that for the 1012.5 mb isobars in February, but the midpoint in March is about 2° south of that for the 1012.5 mb isobars), and that the latitude of minimum pressure represents the mean position of the ELPT, the midpoint between the 1012.5 mb isobars is taken to be the best estimate of the mean monthly position of the ELPT (Table 1, Row E; Fig. 3).

The monthly positions of the ITCZ at 80°W as shown by Crowe (1951, Figs. 2, 3, 4) are presented in Table 1, Row A. With the exception of August, the pattern is similar to that of the ELPT. Crowe's attempt to show the positions of the ITCZ is apparently based on his analysis of the doldrums, defined as the area "where less than 50 per cent of *all* winds blow from the predominant quadrant" but he does not describe how the positions were determined. Since lightness of winds, as well as variability, is characteristic of the doldrums, according to the classical definition, comparison was made with the monthly position of the zone of light winds at 80°W as indicated by the maximum percent frequency of winds $\leq$ Beaufort 3 shown in the *Marine Climatic Atlas of the World* (U.S. Navy 1959) and in the *Atlas of Climatic Charts of the Oceans* (Weather Bureau 1938) and presented in Table 1, Rows B and C. Again, the pattern is similar to Crowe's pattern of the ITCZ except for August which suggests that his position for this month is too far north. Ellis (1962) states that the ITCZ is only found north of the Isthmus of Panama (at about 9°N) in September and October. Crowe's position of 13°N for August, therefore, is presumed to be erroneous and a position of 9.5°N , derived by averaging his July and September positions, has been substituted instead (Table 1, Row A). The best estimate of the mean monthly position of the ITCZ is taken to be the average of the three sets of positions—Crowe's and those derived from the two Atlases—and is presented in Table 1, Row D and Figure 3.

Frequent and heavy rains are another characteristic associated with the ITCZ because of the relatively large amounts of convective activity in the atmosphere and the resulting condensation. Monthly latitudinal posi-

tions of the maximum percent frequency of rainfall at 80°W were obtained from *Monthly Meteorological Charts of the Eastern Pacific Ocean* (Air Ministry 1956), and U.S. Navy (1959), and the positions averaged to obtain the best estimate of the mean monthly position of maximum rainfall frequency (Table 1, Row F, G, H; Fig. 3).

Alpert (1945) has attempted to show the mean monthly latitudinal positions of the ITCZ between 90°W and 95°W. Although this area is about 700 miles west of the Panama Bight, it is of interest to compare the estimates of the relative seasonal positions of the ITCZ, the ELPT and maximum rainfall frequency there with those at 80°W. Alpert's positions are based on hourly weather observations made daily by patrol aircraft from February 1942 to January 1944; although the data span only 2 years, Alpert states:

"The grand total of observations available from the aircraft patrols in the area from 10°N to 5°S . . . is two to four times as great as the grand total of observations for all months, 1885-1933, from the surface ship-reports used in the 'Atlas'" (refers to Weather Bureau 1938).

"The position of the intertropical convergence zone on the daily charts is usually clearly defined by a 90 to 180-degree wind shift between southeast, south or southwest winds of the Southern Hemisphere air stream and east, northeast, north and northwest or west of the Northern Hemisphere air stream. . . ."

The ITCZ may fluctuate far from the mean monthly positions (see Alpert's Table I), and

"In certain months a distance of 300-500 miles (5-9 latitude degrees) separates the extreme northern and southern daily positions of the convergence zone. It is not yet certain whether the convergence zone actually moves as an entity within these limits, or forms, moves, dissipates and reforms again in a new location, existing as an entity only for isolated periods of one to several consecutive days."

The mean monthly latitudinal positions of the ITCZ as shown by Alpert (1945) are given in Table 1, Row J. Crowe (1951) criticized the positions which Alpert gave for August-October as being too far south, and implied that the data may be reinterpreted to show that the ITCZ is between 10°-14°N in these months. (For purposes of comparison, Alpert's positions for the area between 90° and 95°W are considered to fall halfway between these meridians, that is, 92°30'W.) Crowe's positions for the ITCZ at 92°30'W and the positions of the zone of light winds, from Weather Bureau (1938), at the same longitude are given in Table 1, Rows I, K (U.S. Navy 1959 was not used as a source for positions of the zone of light winds at 92°30'W since these were difficult to determine owing to the complexity of the wind field caused by strong northerlies blowing across the Gulf of Tehuantepec). The positions of Alpert, of Crowe and of the zone of light winds were averaged to obtain what is here considered to be the best estimate of the mean monthly position of the ITCZ at 92°30'W (Table 1, Row L; Fig. 3).

The mean monthly latitudinal position of the ELPT at 92°30'W was estimated by finding the positions midway between the 1012.5 mb isobars on charts of sea level pressure: the first set of positions was determined

from the northern hemisphere isobars shown in *Normal Weather Charts of the Northern Hemisphere* (Weather Bureau 1952) and the southern hemisphere isobars shown in Air Ministry (1956); the second set of positions was determined from U.S. Navy (1959). The means of the two sets of positions are taken to be the best estimate of the mean monthly positions of the ELPT at 92°30'W (Table 1, Rows M, N, O; Fig. 3).

The latitudinal positions of maximum rainfall frequency at 92°30'W were obtained from the same source as those at 80°W and are given, along with the mean position in Table 1, Rows P, Q, R. For March and April Air Ministry (1956) shows maxima in rainfall frequency at 6°S and 5°S respectively, whereas U.S. Navy (1959) shows maxima at 5°N. The discrepancies in the position of maximum rainfall frequency from the two atlases may possibly reflect the existence of two convergence zones in the region during March and April. For simplicity and consistency of treatment, however, the average of the latitudinal values was accepted as the best estimate of mean monthly position.

Figure 3 shows an excellent agreement in the relative monthly latitudinal positions of the ITCZ at 80°W and at 92°30'W, and a poorer agreement in those of the ELPT and maximum rainfall frequency. All three of the features are farther south at 80°W than at 92°30'W because of the southward sloping of the ITCZ towards the South American Continent (Crowe 1951). The consistency of the relative positions of the ITCZ at both longitudes suggests that the positions at 80°W are, after all, fairly reliable estimates.

As a rule, the ITCZ does not coincide with the ELPT but, relative to it, is usually displaced toward the summer hemisphere (F. R. Miller, *p.c.*). This is clearly shown at 80°W (Fig. 3) where, during January-April the mean displacement of the ITCZ is 1° of latitude south of the ELPT, and during May-December the mean displacement is 2.8° north of it. At 92°30'W, however, the usual condition does not appear to exist during January-April when the mean displacement is 1° north or toward the winter hemisphere rather than the summer one; during May-December the mean displacement is consistent with that at 80°W, being 3.5° to the north or toward the summer hemisphere.

From Figure 3 it may be seen that the latitudinal movements of the ITCZ and its associated phenomena tend to follow those of the sun's declination, with the following exceptions: the amplitude of latitudinal ranges is smaller; the mean annual positions are several degrees north of the equator; a lag period of about 2 months appears to exist between the southernmost position of the ITCZ in February and the winter solstice in December; and a southerly depression centered in July results in maximum northerly positions in June and September-October rather than a single maximum in August, which could be expected from a two-month lag of the ITCZ relative to the summer solstice in June.

This southerly depression of the ITCZ in July, with its associated

secondary rainfall minimum on the Pacific coast known as the *veranillo* or *veranito de San Juan* (Murphy 1939; Alpert 1945, 1946a, 1946b; Garbell 1947; Hydrographic Office 1948; West 1957; Ellis 1962; Portig 1965; Bennett 1966b) has been explained as being caused by a temporary intensification of the north Atlantic anticyclone (also known as the Azores or Bermuda High Pressure Cell) in July forcing it and the ELPT southward. Ellis (1962) states:

"The classical explanation of the July *veranillo* has been that a convective rainfall maximum follows the seasonal movement of the sun as it passes northward over the Isthmus in mid April and back southward in late August. Allowing for a lag of about one month this would give rainfall maxima in May and October with a primary minimum following the winter solstice and a secondary minimum after the summer solstice, roughly in July. This does, in fact, approximate the actual pattern. However, it is obvious from a consideration of wind flow that the intertropical convergence zone does not pass north of the Isthmus in the wake of the sun and southward in October as would be expected from purely astronomical considerations. It is true that some authorities place the mean position of the convergence zone north of Panama in summer. Yet the wind across the Isthmus in June, July, and August is predominantly from the northeast, a fact inconsistent with the belt of lowest pressure at the surface being north of Panama during these months. In the routinely prepared synoptic maps of weather stations in the Panama area it is unusual to find the intertropical convergence zone drawn north of the Isthmus during the summer months. It is not until September and October that southerly winds predominate and the convergence zone is frequently found to the north of the Isthmus."

The secondary rainfall minimum during the July *veranillo* may be seen at stations in the Panama Bight's northwestern and northeastern watersheds (Tables 4, 5). Figure 3 indicates that, over the Panama Bight and adjacent regions, the ITCZ with its associated heavy rains is at its most southerly position at about 1°S during February and March and at its most northerly position at about 10°N during October.³

In view of the foregoing considerations, Wooster's (1959) description of the climatology of the Panama Bight, quoted on page 54, should be slightly modified: from January to March the ITCZ is likely to be between 0° and 1°S rather than at the Ecuador-Colombia border (1°20'N); and the ITCZ is likely to be north of Panama only during September and October rather than from July to September.

Because the Panama Bight lies within the range of the mean monthly latitudinal positions of the ITCZ, it is under the dominance of winds from either the northerly or southwesterly quadrants (Fig. 9). The northern and southern halves of the Bight, lying on either side of the mean annual position of the ITCZ along 80°W, are complementary relative to these predominant winds: the mean monthly frequencies of northerly winds exceed 60% during 6 months (December-May) in the northerly half but exceed only 30% during 3 months (January-March) in the southern half; those of southwesterly winds exceed 60% during 9 months (April-December) in

³Since the completion of the manuscript, monthly charts showing wind direction, position of the ITCZ and precipitation frequency have been received from L. J. Allison, Goddard Space Flight Center, NASA. These show the latitudinal positions of the ITCZ at 80°W to range from 1°N in February to 8°N in July-October with a mean annual position near 6°N, and the mean annual position of the maximum percent frequency of rainfall to be near 5°N in the Panama Bight.

the southern half, but exceed only 30% during 5 months (July-November) in the northern half.

The migrations of the ITCZ are reflected in the mean monthly rainfall at stations on or near the coast (Fig. 10) from Balboa, C.Z. at 8°58'N to Bahía de Caraquez, Ecuador at 0°36'S. In the north, the period January-April is the dry season whereas in the south it is the rainy season; at Buenaventura, Colombia, near the mean position of the ITCZ, rainfall is heavy throughout the year. West's (1957) map of annual rainfall (Fig. 8) suggests that the mean annual latitudinal position of the ITCZ over the Pacific lowlands of Colombia must lie somewhere between 1°N and 6°N where rainfall exceeds 5000 mm annually. Values exceeding 6000 mm annually at Istmina, Andagoya, Buenaventura, Bajo Calima, Mongon and La Guayacana suggest that the mean annual position is between 1°N and 5°N (Table 5; Fig. 7). Annual distribution of rainfall at Buenaventura, Bajo Calima and Dagua and of sea-surface salinity at Buenaventura indicate that these stations lie north of the mean annual position; annual distributions at Tumaco, Mongon and Limones-San Lorenzo and sea-surface salinity at Tumaco indicate that these stations lie south of the mean annual position (Table 5; Figs. 8, 14). Figure 10 suggests that the mean annual position lies somewhere between Buenaventura and Tumaco. So, it appears that the mean annual position of the ITCZ over the Panama Bight's eastern watershed is around 3°N. As Garbell (1957), Crowe (1951), Mintz and Dean (1952), and Kendrew (1953) have shown, the position of the ITCZ in January and February slopes toward the south on nearing the coast and continues to do so over land reaching as far as the Tropic of Capricorn. This southward deflection over the eastern Pacific is also evident in many of the photographs taken by the ATS-1 satellite during January-March 1967 (Goddard Space Flight Center 1967). The effects of this deflection are clearly seen in the estimates of the mean annual positions obtained herein: 8.1°N at 92°30'W, 5.3°N at 80°W and 3°N at the coast.

Mean monthly incident radiation in the Canal Zone's Pacific side (Table 2; Fig. 11) is inversely related to rainfall at Balboa, and reflects the variation in cloud cover associated with the movements of the ITCZ. The only other station near the Panama Bight where radiation has been measured is Portoviejo, Ecuador (Table 3); here mean monthly radiation, based upon data for only 4 years, is not clearly related to the movements of the ITCZ and to the rainfall regime in the area.

Evaporation from the Panama Bight

Values of mean monthly evaporation were estimated after the method of Jacobs (1951) based on his Equation IV (3):

$$E = k (e_w - e_a) W_a \quad (1)$$

where

E = evaporation in 10^{-3} cm/hr,

k = the factor which for hourly values may be expected to lie be-

- tween 2.8×10^{-4} (for wind velocities, W , less than the critical velocity of 6.5 m/sec) and 9.8×10^{-4} (for $W > 6.5$ m/sec),
 e_w = vapor pressure at the sea surface in mb (0.98 times the vapor pressure over pure water at t_w , the sea surface temperature),
 e_a = vapor pressure at height a (6 m) in mb, and
 W_a = wind velocity at height a (6 m) in m/sec.

For climatological data, which consist of mean monthly or seasonal values rather than hourly values, Jacobs found that 6×10^{-4} was the correct value for k over seas where wind velocities (W) average 5.4 to 8.4 m/sec. Over the Panama Bight, however, the mean velocity is 4.1 m/sec (Table 9), so k may be expected to be less than 6.0×10^{-4} . Making the assumption that the substitution of climatological data for hourly values will not greatly change the relationship, the following equation may be derived from Jacobs' (1951) Equations IV(2) and IV(3):

$$k = n 2.8 \times 10^{-4} + m 9.8 \times 10^{-4} \quad (2)$$

where

- n = mean annual percentage frequency for $W < 6.5$ m/sec,
 m = mean annual percentage frequency for $W > 6.5$ m/sec and,
 $n + m = 100\%$.

Monthly percentage frequencies for $W > 6.5$ m/sec ($\geq$ Force 4 Beaufort) were obtained from the wind rose at $7^\circ\text{N } 78^\circ\text{W}$ in the northern part of the Panama Bight shown in Air Ministry (1956) and, since observations were few in the southern part, from the rose to the southwest at $2^\circ 30'\text{N}$, $82^\circ 30'\text{W}$. The mean annual percentage frequency for $W > 6.5$ m/sec was 24% for the northern region and 28% for the southwestern region; the mean of these values, 26%, was accepted as the value of m for the Panama Bight which, when substituted into Equation 2, yields $k = 4.6 \times 10^{-4}$. Jacobs' (1951) Equation IV(3), thus modified for the Panama Bight, becomes:

$$E = 4.6 \times 10^{-4} (e_w - e_a) W_a. \quad (3)$$

Since

$$R = \frac{e_a}{e_s},$$

then

$$e_a = R e_s$$

where

R = relative humidity in percent, and

e_s = saturation vapor pressure in mb at t_a , the air temperature at height a .

By substituting $R e_s$ in Equation 3, the evaporation may be estimated from the available data by the following equation:

$$E \approx 4.6 \times 10^{-4} (e_w - R e_s) W_a. \quad (4)$$

This method (Equations 2 and 4) of estimating evaporation from climatological data may be tested by using the data presented in Table 8 and

comparing the results to direct measurements of evaporation measured at three locations on the Isthmus of Panama using standard U.S. Weather Bureau class A land evaporation pans. Since $m = 26\%$ for mean velocities of 4.1 m/sec over the Panama Bight (Table 9), it was assumed that for winds with a mean velocity of 2.0 m/sec over the Isthmus (Madden Dam, Table 8), m would be proportionally smaller, or $m \approx 13\%$. Substituting $m = 13\%$ into Equation 2 yields a value of 3.7×10^{-4} for k . After Equation 4, the evaporation equation for lakes in the Isthmus thus becomes:

$$E = 3.7 \times 10^{-4} (e_t - Re_s) W_a \quad (5)$$

where

E = mean annual evaporation in 10^{-3} cm/hr, and

e_t = vapor pressure at the lake surface at t , the lake surface temperature.

The mean evaporation rate E , for the Isthmian lakes, is thus estimated to be 9.3×10^3 cm/hr, equivalent to 820 mm/year.

The mean annual evaporation from pans was 1289 mm (Table 8). Values measured by the use of pans are most always considerably greater than actual evaporation values from lakes. This may be corrected by the use of a pan coefficient, which is the ratio of lake to pan evaporation. The mean pan coefficient of four large lakes (Salton Sea, California; Lake Mead, Nevada; Lake Hefner, Oklahoma; and Lake Mendota, Wisconsin, from Table 21 in Sellers 1965) was 0.69. Correcting the pan values by multiplying by this coefficient gives a mean annual evaporation of 890 mm which is not considered significantly different from the estimated value of 820 mm and which suggests that Equations 1 and 2 with climatological data do yield fairly accurate estimates.

Mean monthly evaporation from the Panama Bight was estimated by the use of Equation 4 and the data given in Table 9. Mean monthly air temperature (t_a), was estimated by averaging the monthly values given in Weather Bureau (1938) for the northern and southern portions of the area east of 80°W . Mean monthly wind velocity (W) was estimated by averaging velocities over the northern and southern portions of the Panama Bight east of 80°W given in Hydrographic Office (1948). The total number of observations per month ranges from 319 to 450 for the area north of 5°N , but for the area south of 5°N observations are few, ranging from 48 to 76; the mean annual velocity is 4.1 m/sec. It was assumed that values of t and W from ships were not significantly different from t_a and W_a when $a = 6$ m as required in Equation 1. Values of relative humidity (R) were obtained from all bathythermograph cards from the Panama Bight filed in the archives of the National Oceanographic Data Center in Washington, D.C. in March 1967. These data were insufficient for the estimation of mean monthly evaporation since the number of 1° areas in which observations were made ranged from one to 17 per month out of a possible 26, and the monthly means of all areas combined varied

erratically, being based on as few as two observations. The mean annual value of R , found by averaging the monthly means, is 82.5% and is considered a reliable estimate. Since no available atlases present the monthly distribution of R over the Panama Bight, observations made at meteorological stations on the shores of the Bight were used (Balboa Heights, C.Z., elevation 30 m, R measured 12 times daily; Esmeraldas, Ecuador, elevation 6 m, R measured 3 times daily). The means of monthly values at the two stations were calculated and assumed to approximate average relative humidity over the Bight, since the stations are located at its opposite ends, equidistant (about 445 km) from the mean position of the ITCZ at about 5°N. The mean annual value of R at the meteorological station was 82.8% compared to that of 82.5% from the bathythermograph cards, suggesting that the station data do, in fact, represent conditions over the Panama Bight.

The monthly evaporation rate E , estimated by Equation 4, was then converted to the height of the water column evaporated (Table 9); monthly values range from 65 mm to 96 mm and the annual total is estimated to be 978 mm. Jacobs' (1951) Figure 5 shows the 0.2 cm/day isopleth of mean evaporation for the year running north and south in the western part of the Panama Bight at 80°W with most of the Bight having a rate <0.2 cm/day or <730 mm/year, considerably less than that estimated in this paper. The mean annual evaporation for the Pacific Ocean between 0° and 10°N is 1120 mm (calculated from Jacobs), so evaporation from the Panama Bight, being 978 mm, is about 87% of the mean for the Pacific Ocean at the same latitudes.

Rainfall over the Panama Bight

Mean annual rainfall over all parts of the Panama Bight might be expected to be considerable since the Bight lies within the range of the mean monthly latitudinal positions of the ITCZ (9°N–1°S) as estimated in Table 1 and Figure 3; furthermore, rainfall might be expected to be maximal at 5°N—the mean annual position of the ITCZ. Jacobs (1951, Figs. 38, 39) shows the maximal rainfall over the Pacific Ocean to be between 0° and 10°N where the annual value is about 1600 mm. Mean annual rainfall over the shores of the Panama Bight is considerable: near the northwestern shore it is 1700 mm (mean for Balboa Heights, Taboga Island, Santa Clara, Chitré, Tonosí; Table 4); near the eastern shore it is 5100 mm (mean for Mutis, Nuquí, Buenaventura; Table 5); near the southeastern shore it is 1900 mm (mean for Tumaco, Limones-San Lorenzo, Esmeraldas; Table 5); the mean for all three shores is 2900 mm. Cocos Island (5°32'N, 87°04'W; elevation 589 m), about 360 miles west of the Bight, is subject to frequent and heavy rains which account for its thick vegetation and numerous waterfalls (Hydrographic Office 1951). The only records of rainfall at Cocos Island were obtained by Slud (1967) whose weekly values are summed to obtain the approximate monthly values:

February 27-April 2, 1963	402 mm,
April 3-28	652 mm,

indicating that the magnitude of rainfall is similar to that in the Colombian Chocó.

Jacobs (1951, Fig. 37) shows an annual rainfall value of about 2000 mm over the Panama Bight, and Riehl (1954, Fig. 3.2) shows a value of about 3000 mm. Jacobs' chart is based on Wuest's (1936) estimates of rainfall and Riehl's on Meinardus' (1934). Riehl states:

"Wuest's work implies an annual rainfall depth of the world of 70 cm; the data of Meinardus . . . a depth of 100 cm. This difference lies entirely within the range of error of the data and calculations."⁴

Jacobs' and Riehl's charts, however, are based on data averaged over 10° areas so any definition of distribution over the Panama Bight is lost. Figure 3 shows that the maximum frequency of rainfall at 80°W appears to be concentrated between 1°N and 8°N, but these frequencies were taken from atlases (Air Ministry 1956; U.S. Navy 1959) which are drawn from averages based on data over 5° areas which is still too large an area to permit sufficient definition to describe rainfall distribution. Weather data collected on ACENTO and EASTROPAC cruises are insufficient to even suggest the rainfall distribution over the Bight. Actual measurements of rainfall over this region have only recently been initiated on EASTROPAC cruises and many years of data will be required before a meaningful spacial and seasonal distribution, based on averages over 1° areas, may be estimated.

Malpelo Island (3°59'N, 81°35'W; length 2 km; elevation 258 m), located just west of the Panama Bight about halfway between Cocos Island and the Colombian coast, is practically bare rock and almost devoid of vegetation (Townsend 1895; Murphy 1945; Hydrographic Office 1960) and appears to have very little rainfall though, from preceding considerations, one would expect heavy rainfall there. Murphy (1945) attributes the virtual absence of plant life to insufficient rainfall and notes that, in March 1941, skies near Malpelo were clear and cloudless while the usual heavy rains were falling along the Colombian coast.

Some rain, however, must at least fall occasionally on Malpelo Island since Malaspina and de Bustamante (1885), cited in Foreign Office (1920), report an account of a shipmaster, desperate for water, who "once landed on a shelf of rock on the north face of the island, and after clambering up thirty steps hewn out by hand, came upon a large pool of rain-water" from which he filled some casks. In March 1941, members of the *Askoy* Expedition also found pools of water that had apparently seeped from the rock, and whose source Murphy (1945) attributes to seasonal rainfall. McConnell (1943) mentions that "water is said to ooze from the rocks 20 to 50 feet above the sea throughout the entire year." A geological survey conducted by the Servicio Geológico of the Colombian Government

⁴From "Tropical Meteorology" by H. Riehl, Copyright 1954, used by permission of McGraw-Hill Book Company.

in 1953 (from Informe No. 817 *In Rico, unpublished*) reported a small amount of rain-water on the island. During ACENTO 4 on February 19, 1966, the scientific party went ashore and noticed some water in the bottom of several crevasses about 50 m above sea level at the base of the almost perpendicular rock face which also had a small amount of water apparently seeping from it in one place; the only terrestrial vegetation seen was on the tops of the island and adjacent islets and appeared to consist of scattered clumps of grass or low bushes; no attempt was made to reach the top owing to lack of time and to the precipitous walls.

Townsend (1895) mentions several kinds of sea birds "swarming" about the summit of Malpelo Island; on ACENTO 2, 3, 4 many sea birds were observed roosting on, and flying about, the island. Murphy (1945) notes that the masked booby, *Sula dactylatra*, is the principal species of bird on the island and estimated the population in March 1941 at 25,000 individuals; Hutchinson (1950) estimated that 15,000 pairs breed on the island. The absence of whitish accumulations of guano (McConnell 1943), which would be expected on rocks in an area of rare or no rainfall and large concentrations of sea birds, indicates that rainfall is sufficient to wash most of it into the sea (Hutchinson 1950). Some guano, however, remains in the interstices of the rock and, over the years, has altered its composition by phosphatization (McConnell 1943; Servicio Geográfico de la República de Colombia, Informe Nos. 636 and 817 *In Rico, unpublished*).

Describing the mountainous northern Pacific coast of Colombia, Murphy (1939) writes:

"Rocky islets are numerous everywhere; the southernmost are the spectacular stacks of Cabita (Cuevita) Bay. All save the most seaward of these islands are forested, like the mainland, to the very wash of the waves . . . In a few places, however, as at Cruces Point, outside Cupica Bay, the terrestrial vegetation of the island chains gradually thins out as they extend into the Pacific, so that the outermost spray-spattered members appear almost as bare as their counterparts in arid western Ecuador . . . Cape Marzo . . . is densely wooded, but the Octavia Islets, which are at the tip of a shoal two miles or more offshore, possess no more conspicuous plant life than small and spare shrubs."⁵

On the *Askoy* Expedition in February-March 1941, the heavy rains near the Colombian coast would cease on cruising "a few tens of miles" offshore (Murphy 1944d). Murphy (1945) states:

"It is reported that the altitude of Malpelo is sufficient to precipitate occasional heavy showers that fall on the ocean a mile or so to the leeward, so that a vessel cutting across down wind may enter rain while the rock itself remains unsprinkled."

Murphy (1939) describes the remarkable alternation of small wet and large dry areas along the coast of southwestern Ecuador. The *Sailing Directions for South America* (Hydrographic Office 1960) mentions several heavily wooded areas along this coast. Charts show that these wet and wooded areas lie to the northeast of elevations such as capes or islands and, since the prevailing winds are from the southwest, it appears that orographic lifting of the air stream by such barriers results in rainfall on the lee or

⁵By permission of the American Geographical Society.

northeastern sides. Murphy (1936) notes that the higher islands of the Galapagos Archipelago have a vegetation characteristic of arid regions to an elevation of about 250 m, above which the vegetation increases with altitude. Salango and La Plata Islands, off the southwest coast of Ecuador, have maximum elevations of 160 and 180 m, respectively, and appear fairly dry, which is consistent with Murphy's observations of the Galapagos. The small island of Tumaco, although it is 4° of latitude farther north and adjacent to the rainy lowlands of Colombia "... is dry, sunny and sandy with only stunted vegetation" (Richardson, *in* Chapman 1917, quoted by Murphy 1936). Gorgona Island, however, while only 1° of latitude farther north than Tumaco Island, and 15 miles from the coast, resembles Cocos Island in being about the same size, extremely rainy and almost completely covered with thick vegetation; Murphy (1939) attributes the heavy rainfall to sufficient orographic lifting of the air stream caused by its 400 m elevation.

Murphy (1926, 1936, 1939, 1944a, b, 1945) concludes that there is a strong gradient of rainfall running along the northwest coast of South America with little rainfall to the west over the ocean and much rainfall to the east over the land. Prevailing onshore winds (Fig. 2; Weather Bureau 1938; Air Ministry 1956) with a high relative humidity (82.5%) also support Murphy's (1939) conclusions that heavy rainfall and thunderstorms are convectional and of orographic origin; he writes "... it is likely that in no other part of the world does precipitation depend to so great an extent on the effect of mountains and sea winds."⁶

Since, from these considerations, annual rainfall over the Panama Bight is apparently much less than that over its shores (2900 mm), Jacobs' (1951) and Riehl's (1954) estimates of 2000 mm and 3000 mm respectively, for the Bight, appear to be too high. Unfortunately no better estimates are possible until sufficient actual rainfall data over the region are collected, and the estimation of the complete monthly water balance must be delayed until then.

If this region between Malpelo Island and the Colombian coast actually does have relatively little rainfall, the ITCZ must be discontinuous there a good part of the time, and its apparent presence as indicated in Figure 3 must be an artifact of drawing isopleths based on averages over 5° areas. F. R. Miller (*p.c.*) has suggested that this apparent lack of rainfall may be explained by the absence of a positive wind convergence in the area. Examination of charts of surface winds shown in the Weather Bureau Atlas (1938) and in the Air Ministry Atlas (1956) shows that a horizontal divergence and a velocity convergence coexist near Malpelo Island during most months and, since the components are of opposite sense and "tend to nullify each other" (Riehl 1954),⁷ little rainfall can be expected in such a meteorologically inactive region. Maps of mean surface winds presented

⁶By permission of the American Geographical Society.

⁷See footnote on p. 63.

by Mintz and Dean (1952) show a major col or neutral point in the convergence-divergence field (indicated by intersecting streamlines) centered at about 4°N 85°W in January and at about 8°N 85°W in July. Figure 2, constructed by F. R. Miller, shows a major col centered at 0°, 82°W on the basis of observations at 1500 GMT during EASTROPAC 13 and 14 in January-March 1967, and one at 1°30'N, 81°W on the basis of all available observations during a 5-day period in February 1967. The presence of this col indicates that the ITCZ is, in fact, discontinuous over the western part of the Panama Bight. If it occurs during a good part of the year, as seems to be the case, it might partly explain the area's apparent low rainfall relative to that at Cocos Island and the Colombian coast which both lie in areas where winds are frequently convergent.

Rainfall over the watersheds and fresh-water runoff

The mean monthly runoff from the northwestern watershed of the Panama Bight (west of the Río Pacora at 79°17'W, Fig. 6) was estimated by averaging the mean monthly rainfall at 17 stations in the watershed (Table 4). It was not possible to use Thornthwaite's (1948) method of estimating actual evapotranspiration* and runoff since air temperature records were not available for most stations in the watershed. C. W. Thornthwaite Associates (1964) presents water balance data for seven stations in Panama and the Canal Zone but only three are in the northwestern watershed; the runoff has been calculated from his values of water surplus using Thornthwaite's (1948) assumption that 50% of the water available for runoff in any month is held over until the following month. The mean annual values for the seven stations combined are: precipitation—2497 mm; actual evapotranspiration—1385 mm; and runoff—1112 mm (Table 6).

The difference between the mean annual rainfall of 2702 mm and the mean annual runoff of 1762 mm for a 44-year period (1914-1957) in the Gatun Lake Drainage Basin, Canal Zone and Panama (from Figure entitled "Mean weighted rainfall and runoff of the Gatun Lake Basin" in Panama Canal Company 1958) was 940 mm which may be attributed to actual evapotranspiration.

To verify this value the actual evapotranspiration for another similar drainage basin was calculated. The Gatun Lake Basin, the Republic of Panama, and the Amazon River Basin, all share similar climates: tropical rainforest, Af and Am, in parts and tropical Savanna, Aw, in others, according to Trewartha's (1954) modification of Köppen's classification of climate. The limits of the Amazon and Tocantins Rivers Basin are shown in White, James and Parsons (1965) but, in the present study the Tocantins River Basin is excluded since it is not really a branch of the Amazon. The annual amount of rainfall over the Amazon Basin was estimated at $12,270 \times 10^9 \text{ m}^3$ by integrating the areas between isohyets (lines of equal

*The amount of moisture lost to the atmosphere by evaporation from the soil and transpiration by plants.

rainfall, shown in Clarendon Press 1965) by planimeter, multiplying the resulting area values by the mean of limiting isohyets, and summing the products. Dividing the total amount of rainfall by the Basin's total area of 5,960,000 km² (Davis 1964) yields a mean annual rainfall of 2060 mm, not significantly different from the value of 2024 mm for the Panama Bight's northwestern watershed. The Amazon's flow was measured by the U.S. Geological Survey in collaboration with the University of Brazil and the Brazilian Navy during July and November 1963 by a method with a precision of $\pm 5\%$ and the mean annual flow was estimated to be 212,000 m³/sec (Davis 1964), equivalent to a total annual runoff of $6,680 \times 10^9$ m³ which, when divided by the Basin's area, yields a mean annual runoff of 1120 mm (according to Ungemach, *unpublished*, the outflow of the Río Negro, a tributary of the Amazon, was 27,000 m³/sec on April 13, 1966; on this basis the total runoff of the Río Negro Basin was calculated to be 1300 mm annually). Subtracting runoff from rainfall leaves a value of 940 mm which may be attributed to actual evapotranspiration and is identical to that obtained for the Gatun Lake Basin. It is assumed therefore that 940 mm is a reasonable estimate of actual evapotranspiration for the northwestern watershed of the Panama Bight. Subtracting this value from 2024 mm, the mean annual rainfall for the watershed, leaves an estimated annual runoff of 1084 mm, not very different from the value of 1112 mm derived from data at the seven stations given in C. W. Thornthwaite Associates (1964).

Measurements of the flow of eight rivers in the Republic of Panama were made by the Panama Canal Company and the Servicio Cooperativo de Fomento Económico during 1956 and 1957 (Table 7). The flow-rates of the Gatun Lake Basin Rivers were measured by the Canal Company according to procedures described in Corbett *et al.* (1943); most of the measurements were made using the "two-point method" in which velocities are measured at depths 20% and 80% of the total depth. It is assumed that the same methods were used by the Servicio Cooperativo in measuring the flow-rates of the Ríos Grande and Santa María. The total measured monthly runoff for the Panamanian rivers, when divided by the total drainage area is given in millimeters in Table 7, Row F. The measured annual runoff of these rivers is 1813 mm which is 67% greater than the estimated value of 1084 mm for the northwestern watershed. This may be caused, in part, by a greater mean rainfall in these river basins (2702 for the Gatun Lake Basin) than in the entire northwestern watershed (2024 mm). One of the 2 years during which the river-flow was measured, 1957, was a particularly dry year, the year of the Great Caribbean Drought, so the actual runoff from these rivers in normal years would be expected to be considerably greater than 1813 mm. The measured annual runoff of these Panamanian rivers is, therefore, not considered a reliable basis for estimating the runoff of the northwestern watershed, but the relative monthly values of runoff for these rivers are considered to reflect actual

runoff in the northwestern watershed, so the percent of annual measured runoff was calculated for each month and multiplied by the accepted annual value of 1084 mm to obtain the estimated monthly runoff for the northwestern watershed (Table 7, Row H). Values of monthly runoff thus estimated are significantly correlated ($r=0.95$, $P<0.01$) with those given in Table 6, calculated by the Thornthwaite method. The monthly runoff (in mm) was then multiplied by the northwestern watershed's area of 13,300 km² to obtain the total monthly runoff for the watershed (Table 10) which varies by a factor of 6.5 from $0.35 \times 10^9 \text{ m}^3$ in April to $2.29 \times 10^9 \text{ m}^3$ in October.

The limits of the eastern watershed of the Panama Bight are shown in Figure 7, after Nichols and Murphy (1944, Fig. 1). Average annual rainfall distribution (Fig. 8) over most ($0^\circ 25' \text{N}$ to $9^\circ 00' \text{N}$) of the eastern watershed, and rainfall distribution in February, May, July and October have been estimated by West (1957, maps 5-10); he states that "the Pacific lowland area of Colombia is probably the wettest section of the New World . . ." and "Owing to the paucity and unreliability of weather data even a gross description of the climate of the Pacific lowland is difficult."⁹ The total amount of rainfall over the portion of the watershed shown by West was estimated by integrating the areas between isohyets by planimeter, multiplying the resulting area values by the mean of limiting isohyets, and summing the products; dividing the total amount of rainfall by the area yields the values presented in Table 5, Row V. All available data for rainfall from stations in the eastern watershed (Fig. 7) with 3 or more years of record (except in northern Ecuador and southern Colombia, where a number of stations were omitted to maintain a fairly even distribution) are given in Table 5. Values for February, May, July, October and the mean value for all months (annual value divided by 12) are significantly correlated ($r=0.88$, $P=0.05$) with those derived from West. The annual value for the watershed stations is 3866 mm compared to 4281 mm derived from West.

At each station the water surplus remaining after actual evapotranspiration and storage in the soil has been obtained from C. W. Thornthwaite Associates (1965) or has been calculated from rainfall and temperature data according to Thornthwaite's (1944) method using instructions and tables in Thornthwaite and Mather (1957) and assuming that the maximum capacity of the soil for storage of moisture is 300 mm of water, as in C. W. Thornthwaite Associates (1965). The runoff at each station (Table 5) was calculated from the water surplus assuming that half of the surplus runs off each month since, according to Thornthwaite and Mather:

" . . . for large watersheds only about 50 per cent of the surplus water which is available for runoff in any month actually does run off. The rest of the surplus water is detained on the watershed and made available for runoff the next month."

⁹By permission of the Louisiana State University Press.

Because the climatic regime and, therefore, monthly rainfall and runoff (Figs. 9, 10, 12) tend to be complementary on opposite sides of the ITCZ, the eastern watershed was divided by a line arbitrarily drawn at about 3°N (broken line in Fig. 7), the mean annual position of the ITCZ, into northern and southern parts henceforth referred to as the northeastern and southeastern watersheds. The mean annual runoff from 10 stations in the northeastern watershed is 3,250 mm; that from 10 stations in the southeastern watershed is 1,859 mm. The volume of runoff was estimated by multiplying runoff (in mm) by the area of the watershed (Table 10). The values for the northeastern and northwestern watersheds may be combined since they have similar climatic regimes, both being north of the mean position of the ITCZ: the combined area is approximately 72,300 km² and the combined runoff, including discharge from the Panama Canal, is greatest in October and November with $22-23 \times 10^9 \text{ m}^3$ per month, and least in February and March with $11 \times 10^9 \text{ m}^3$ per month; the annual total is $207 \times 10^9 \text{ m}^3$. Runoff from the southeastern watershed, with an area of approximately 78,000 km², is greatest in April, May and June with $15-17 \times 10^9 \text{ m}^3$ per month and least in September, October and November with $9 \times 10^9 \text{ m}^3$ per month; the annual total is $145 \times 10^9 \text{ m}^3$. Annual runoff for the Colombian watershed, with an area of 77,446 km² (Instituto Geográfico Agustín Codazzi 1967), estimated from 13 stations (Table 5) is $275 \times 10^9 \text{ m}^3$ (mean annual rainfall is 4950 mm, mean annual evapotranspiration is 1404 mm, and mean annual runoff is 3546 mm).

For all watersheds combined, the runoff into the Panama Bight is greatest in May and June with $34 \times 10^9 \text{ m}^3$ per month, and least in February and March with 25 and $23 \times 10^9 \text{ m}^3$ per month; the annual total is $350 \times 10^9 \text{ m}^3$ (Table 10; Fig. 12); the amplitude is seen to be relatively small, maximum runoff in May being only 46% greater than minimum runoff in March. McHugh (1967) estimates the runoff between El Salvador and Ecuador as 300,000 ft³/sec, or $270 \times 10^9 \text{ m}^3$ /year; this is apparently too low since the runoff into the Panama Bight alone exceeds this value by 30%. The magnitude of the annual runoff into the Panama Bight can be visualized perhaps better when compared to the discharge of major rivers as shown below:

	Annual discharge (10^9 m^3)	Drainage area (km ²)	Reference
Panama Bight watershed	350	150,000	Table 10
Amazon River	6,680	5,960,000	Davis (1964)
Congo River	1,250	3,690,000	Grove (1965)
Yangtze River	625	1,960,000	Spencer (1965)
Mississippi River	550	2,220,000	Davis (1964)
Columbia River	230	670,000	Owen (1968)
Nile River (at Aswan)	93	2,850,000	Hurst (1965)
World watershed	36,160	148,578,000	Davis (1964)

The runoff into the Bight is one twentieth of the discharge of the Amazon,

the world's greatest river; one quarter that of the Congo; half that of the Yangtze, the largest river flowing into the Pacific Ocean; more than half that of the Mississippi, the largest river in North America; one and one half times that of the Columbia, the largest flowing into the eastern Pacific; and four times that of the Nile. The runoff per unit of area for the Bight's watershed is twice that of the Amazon Basin and seven times that of the Congo Basin, though all areas lie in the equatorial rain belt. The watershed area comprises only 0.1% of the world watershed but the runoff comprises 1% of the world runoff.

Climatological factors and salinity

Wooster (1959) attempted to estimate the effects of rainfall and runoff on the coastal surface salinities of the Panama Bight on the basis of the following assumptions: (i) that "average annual river discharge from the Pacific watershed of Colombia is 8000 cubic meters per second," equivalent to $250 \times 10^9 \text{ m}^3/\text{year}$ (discharge rate given by Manuel 1955, where he has apparently equated the amount of runoff with the amount of rainfall; the value is, however, a good estimate, differing little from the $275 \times 10^9 \text{ m}^3$ estimated for the Colombian watershed in the present study); (ii) that "total annual precipitation over the area is 300 cm, and the seasonal precipitation and evaporation can be estimated by the methods of Jacobs (1951)"; and (iii) that "fresh water added to the surface layer of the region being examined is neither carried out of the region nor mixed with deeper waters." Wooster's estimates are as follows:

"... during the period June to August the salinity of a 10-meter layer of water 300 miles long by 60 miles wide could be reduced by rainfall and runoff from 33 parts per mille to 28 parts per mille in 78 days. During the rainiest period, September to November, only 65 days would be required, while during the period December to May 172 days are necessary."

Although better estimates of mean monthly runoff into the Panama Bight and mean monthly evaporation therefrom were calculated herein, it is not yet possible to estimate mean monthly rainfall owing to the lack of sufficient direct rainfall data and to the apparent climatological complexity of the area. Wooster's estimates of the effects of runoff, rainfall and evaporation on the surface salinity of the Panama Bight therefore will remain the best available until sufficient measurements of actual rainfall over the Bight have been made.

PART II. OCEANOGRAPHY

Methods used on ACENTO cruises

Hydrographic stations were spaced according to the expected decrease in gradients of properties with increased distance from shore, ranging from 10-mile intervals near shore to 90-mile intervals offshore (Figs. 18, 19). Substations were spaced at approximately 10-mile intervals between hydrographic stations. At substations, surface water was collected regularly while underway for measurements of temperature, salinity and phytoplankton pigments. At selected substations, surface water was collected for measurements of nutrient salts and carbon fixation by phytoplankton.

A single Nansen-bottle cast was made at each hydrographic station. At depths greater than 300 m, 10 bottles were lowered to nominal depths ranging from 10 to 300 m. At depths less than 300 m, the deepest bottle was placed at a nominal depth of 3 m above the bottom. Actual depths of sampling were determined thermometrically or trigonometrically. Surface samples were collected with a bucket.

The precision of the measurements, if known, is defined as the 95% confidence limit of random errors (Strickland and Parsons 1965).

Subsurface temperatures were determined with two protected reversing thermometers on each Nansen bottle. Bathythermograph lowerings were made to about 125 m or, in shallower water, to the bottom. Surface temperatures were determined by bucket thermometer. The precision of the mean measurement of two reversing thermometers is about $\pm 0.02^{\circ}\text{C}$ (Wooster and Taft 1958). The precision of the bucket thermometers used is about $\pm 0.1^{\circ}\text{C}$.

Water samples for salinity determinations were stored in the shade in serum bottles capped with double-sealing rubber stoppers. Determinations were made ashore using a CSIRO inductive salinometer. Precision of the method is about $\pm 0.003\text{‰}$ (Brown and Hamon 1961).

Water samples for determination of dissolved oxygen were drawn immediately after removing the Nansen bottles from the hydrographic wire, and analyses were begun within 15 minutes thereafter. During ACENTO 1-3 the Winkler sodium thiosulfate titration was used which has a precision of about ± 0.03 ml/L (Strickland and Parsons 1965). During ACENTO 4, the modified technique for the Winkler method developed by the Chesapeake Bay Institute was used (Carpenter 1965a). The precision of this method is about 0.1% (Carpenter 1965b).

Water samples for analyses of plant micronutrients were drawn into 250-ml polyethylene bottles, then frozen in air at -10° to -20°C and stored at these temperatures. During air shipment to San Diego, California, they were packed in dry ice. Maximum storage time before analysis was 53 days. The effect of frozen storage on the accuracy of the determinations was not ascertained, but Riley (1965) states that samples quick-frozen in a 40% glycol bath are stable for several months for determinations of $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NO}_2\text{-N}$ and $\text{SiO}_4\text{-Si}$. Stefanson and Richards (1963) have shown a good agreement between samples analyzed immediately and those analyzed after a period of frozen storage (their samples for $\text{PO}_4\text{-P}$ were stored for 4 weeks, those for $\text{NO}_2\text{-N}$ for 2 weeks, and those for $\text{SiO}_4\text{-Si}$ for 10 weeks). W. H. Thomas (*p.c.*) has found losses of 9 to 22% in concentrations of $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{SiO}_4\text{-Si}$ and $\text{NH}_3\text{-N}$ analyzed after 37 days of frozen storage. Analyses were conducted at the Commission's La Jolla laboratory. The samples were thawed overnight, allowed to reach room temperature, and filtered through Whatman No. 42 filter paper before analysis. The methods used are described by Strickland and Parsons (1965): for inorganic, soluble, reactive phosphate-phosphorus ($\text{PO}_4\text{-P}$), by

the ascorbic acid, potassium antimonyl-tartrate method based on that of Murphy and Riley (1962); for reactive silicate-silicon ($\text{SiO}_4\text{-Si}$), using metol-sulfite and oxalic acid to reduce the silico-molybdate complex (Mullin and Riley 1955a); for inorganic nitrite-nitrogen ($\text{NO}_2\text{-N}$), based on the method of Shinn (1941), using sulfanilamide and N-(1-naphtyl)-ethylenediamine for color development; and for ammonia-nitrogen ($\text{NH}_3\text{-N}$ and a fraction of the nitrogen in amino acids), based on the method of Richards and Kletsch (1964) by oxidation with alkaline hypochlorite and subsequent determination of nitrite. The analysis for inorganic nitrate-nitrogen ($\text{NO}_3\text{-N}$) is based on the method of Mullin and Riley (1955b), using hydrazine reduction and subsequent determination of nitrite, and is described in Strickland and Parsons (1960). The precisions of the analyses are as follows: $\text{PO}_4\text{-P}$, $\pm 0.03 \mu\text{g-at/L}$; $\text{SiO}_4\text{-Si}$, $\pm 0.3 \mu\text{g-at/L}$ at the $10 \mu\text{g-at/L}$ level and $\pm 1.4 \mu\text{g-at/L}$ at the $60 \mu\text{g-at/L}$ level; $\text{NO}_3\text{-N}$, $\pm 0.3 \mu\text{g-at/L}$ at the $4.5 \mu\text{g-at/L}$ level and $\pm 1.3 \mu\text{g-at/L}$ at the $30 \mu\text{g-at/L}$ level; $\text{NO}_2\text{-N}$, $\pm 0.03 \mu\text{g-at/L}$; and $\text{NH}_3\text{-N}$, $\pm 0.1 \mu\text{g-at/L}$ (Strickland and Parsons, 1960, 1965).

Surface water for pigment analysis was collected with a bucket. During ACENTO 1-3, 500 ml of water were filtered; during ACENTO 4, 250 ml of water were filtered and subsurface samples were obtained from Nansen bottles. Water samples were stored in the dark at laboratory temperature up to 3 hours before filtering; the mean storage time was about 1 hour. Samples were filtered through Whatman GF/C glass filters upon which a thin layer of magnesium carbonate had been applied by suction in order to prevent acidification with consequent loss of chlorophyll and to act as a fine filter to retain the smaller organisms (C. J. Lorenzen, *p.c.*). Suction was maintained at pressures between 25 and 35 cm of mercury during filtration. After filtration the filters and phytoplankton were immediately frozen without drying since there is evidence that drying may destroy some of the pigments (C. J. Lorenzen, *p.c.*). The samples were stored in the dark at -10° to -20°C for up to 6 weeks for ACENTO 1-3 and up to 8 weeks for ACENTO 4; they were packed in dry ice during air shipment to San Diego. The glass filters bearing the magnesium carbonate and phytoplankton were ground for 30 seconds in an electrically-driven tissue grinder. Samples from ACENTO 1 and 2 were ground with a Teflon pestle which wore rapidly with use. To avoid the possibility of incomplete disintegration of the phytoplankton cells by use of a pestle subject to wear, a tapered glass pestle was substituted for samples from ACENTO 3 and 4 and showed no wear after considerable use. Determination of chlorophyll *a* and phaeo-pigments were made using the fluorometric method of Yentsch and Menzel (1963) with modifications and equations according to Lorenzen (1966). The fluorometers were calibrated against chlorophyll *a* values obtained by the spectrophotometric method of Richards with Thompson (1952) using the formula given by Strickland and Parsons (1965). The precision of the method is about $\pm 10\%$ (Yentsch and Menzel 1963). For comparison with results obtained by filtration through cellu-

lose-ester filters, the values obtained with glass filters should probably be increased by 25% (Forsbergh and Broenkow 1965; Humphrey and Wootton 1966). C. J. Lorenzen (*p.c.*), however, has found no such differences between the two types of filters.

The rate of carbon fixation by surface phytoplankton was measured by the radiocarbon (carbon¹⁴) method of Steemann Nielsen (1952). Samples of surface water were collected with a polyethylene bucket and were incubated at sea-surface temperature under natural light between sunrise and noon or between noon and sunset. The radiocarbon solution, the filtration equipment, and the membrane filters (mean pore diameter, 0.3 microns; maximum pore diameter, 0.5 microns) were supplied by the International Agency for ¹⁴C Determination at Charlottenlund, Denmark which also performed the standardization, countings and calculations. The same radiocarbon solution was used on all cruises. Twenty microCuries of radioactivity were added to each sample. Standardization of total activity was determined using carbon uptake by *Chlorella* (Steemann Nielsen 1965) which gives calculated values of carbon fixation which are 45% greater than those based on standardization by the precipitation of barium carbonate. One dark bottle and two clear bottles were used in each experiment. Fixation in the dark bottle was subtracted from that in the clear bottles to correct for non-photosynthetic uptake of carbon. The dark fixation ranged from 1% to 58% of that in the light, with a median of 9%. Precision at the 15 mgC/m³ day level is ± 1.5 mgC/m³ day (from Strickland and Parsons 1965).

The transparency of the water was estimated by means of a Secchi disk. From the vessel used on these cruises, it was not practical to view the disk in the correct manner to eliminate surface reflections (Cialdi and Secchi 1865; Tyler 1968), such as by the use of a glass-bottomed box or a face mask. The values given are inaccurate, therefore, because surface reflections cause the disk to disappear from view at lesser depths. The discrepancy between depths measured with and without a viewer increases with depth: a measurement of 35 m with a viewer becomes around 25 m without a viewer (Fig. 75) depending upon cloud cover and sea state. The vertical absorption coefficient per meter (k) is given by the expression $\frac{1.7}{D}$ where D is the depth in meters at which the disk disappears from sight. The depth of 1% of surface light, which approximates the compensation depth or the depth of the euphotic zone, was estimated by multiplying D by 2.5.

Zooplankton was collected with nets, 1 meter across the mouth, made of nylon grit-gauze (Nitex No. 452 in the body, aperture size 0.452 mm; Nitex No. 295 in the rear section and cod-end, aperture size 0.295 mm). During ACENTO 1, oblique tows were made to a depth of about 300 m; about 10 minutes were required to lower the net and 20 minutes to raise it. During ACENTO 2-4, oblique tows were made to a depth of about 140

m; about 4 minutes were required to lower the net and 8 minutes to raise it. A Tsurumi flowmeter was used to estimate water flow, and the total volume of water strained was calculated by the method of South Pacific Fishery Investigations (1953). For the 300-m tows a mean of 770 m³ of water was strained per tow, with a range of 530 m³ to 1000 m³; for the 140-m tows, the mean was 380 m³ with a range of 160 m³ to 780 m³. Values of zooplankton concentration obtained from 300-m tows and those obtained from 140-m tows are not strictly comparable; values given for ACENTO 1 are probably too low relative to those of ACENTO 2-4 since, in the eastern tropical Pacific, most of the zooplankton is believed to be "located in the 0-140 m layer, especially in areas of average or high concentrations" (Blackburn 1966). Volumes of wet zooplankton were measured by displacement after removal of organisms longer than 5 cm. Concentrations of zooplankton are given in milliliters per 1000 m³ of water strained (ml/10³m³) and have been calculated to two significant figures. Griffiths (1963), using total variance, has shown that the 95% confidence limits of a single oblique tow are $\frac{1}{3}$ and 3 times the value of the tow.

The data and their treatment

All the meteorological and oceanographic data collected during the ACENTO cruises are given in the ACENTO data report (Inter-American Tropical Tuna Commission 1967b). Most all the maps showing isopleths representing the geographic distributions of oceanographic properties and features were constructed by the writer, and are based upon his own subjective judgments in interpolation, extrapolation and selection of intervals; exceptions are Figure 2, constructed by F. R. Miller, and Figure 26, constructed by E. B. Bennett. From temperature-depth traces on bathythermograph cards, the thickness of the mixed, or upper isothermal,¹⁰ layer of water, was estimated by the depth of the point of intersection of straight lines drawn tangent to those portions of the trace representing the mixed layer and the upper part of the thermocline. Various sized circles were used to represent the distributions of properties which could not be represented reliably by isopleths, either because of the high variability of the non-conservative properties, or because of insufficient data.

Diel variations

Sea-surface temperature

The diel variation of sea-surface temperature in tropical regions of the Atlantic Ocean has been described by Kuhlbrodt and Reger (1938, Table 60, Fig. 44) in an analysis of data from the German "Meteor" expedition in 1925-27 (Fig. 17). The minimum occurred at 0400 hours and the

¹⁰The upper isothermal layer is usually referred to as the "mixed layer" because it most often is formed by the mixing action of the wind. But in regions with weak winds and strongly influenced by fresh-water runoff, such as the eastern part of the Panama Bight, the upper isothermal layer is usually not well mixed due to the high stability caused by sharp salinity gradients in the upper 10 m. This should be borne in mind whenever the "mixed layer" is referred to.

maximum at 1400 and 1500 hours; the mean daily range at the equator was 0.28°C ; the temperature increased during 10 hours and decreased during 13 hours; and the temperature was higher than the daily mean temperature from 1000 hours to 2000 hours (Roll 1965).

The data collected during the ACENTO cruises were analyzed to determine whether a similar diel variation of the sea-surface temperature existed in the Panama Bight. To reveal such a variation it was necessary to minimize the relatively large variations from other sources. This was accomplished by grouping the data from all cruises ($N=489$) in 24 overlapping 3-hour intervals to obtain sufficiently large sample sizes ($N=51-74$) in each interval for most of the mean values to be significant, and a sufficient number of points to plot the diel curve (Table 15; Fig. 17). The values computed are 3-hour running means, that is, a sequence of averages from 3-hour periods each computed from measurements in the latter 2 hours of the preceding period and the hour following the preceding period in the 24-hour cycle.

Short-term variations such as the secondary peak at 0100-0200 hours appear in the ACENTO data and are probably not of diel origin. A smooth curve was drawn through the points to eliminate these short-term variations (Fig. 17). The curve for the Panama Bight is almost identical to that for the tropical Atlantic, with the exception that the amplitude is much greater, being 0.72°C compared to 0.28°C (and with the exception of the small secondary peak at 0100-0200 hours if considered significant). This relatively large amplitude may be partly explained by the maximum angles of zenith sun at the equator resulting in greater heating of surface waters during the day, and by the location of the Panama Bight in the doldrum zone, where light winds cause a minimum disturbance of the heated surface layer. Kuhlbrodt and Reger (1938, Table 60) showed the "Meteor" data from near the equator to have a greater amplitude (0.34°C) than that for the entire tropic zone.

The smooth curve of diel variation of sea-surface temperature was used to correct measured surface temperatures for time of collection according to the right-hand scale in Figure 17. The corrected values were then used to construct the maps of the geographic distributions of temperature during each ACENTO cruise (Figs. 24, 25).

Surface chlorophyll a

Diel variations in concentrations of chlorophyll *a* and phytoplankton biomass in surface waters have been observed in widely distributed regions (Table 16) but the periodicity observed by the various investigators appears to be quite inconsistent, maxima and minima not being limited to any particular periods of the day. The amplitude of the periodicity, however, is fairly consistent, the mean ratios of maximum to minimum concentrations ranging from near 1:1 to 4:1.

To show the geographical distribution of chlorophyll *a* concentration in surface water, values should probably be corrected for the effects of diel

periodicity. No experiments have been conducted, however, to determine the periodicity in the Panama Bight, so an attempt was made to estimate it by analysis of the chlorophyll *a* concentrations measured during the ACENTO cruises. The method of analysis was similar to that described for revealing diel variations of sea-surface temperature. The data from all cruises ($N=476$) were grouped by 24 overlapping, 3-hour intervals and medians ($N=49-75$), rather than arithmetic means, were selected as measures of central tendency because medians are less biased by the extreme values often found in chlorophyll *a* measurements (Table 15; Fig. 17). Median values were greatest from 0800 to 1500 hours and least from 1900 to 0300 hours. Correction factors for time of sampling were obtained from the smooth curve drawn by eye through the points in Figure 17, and are based upon the mean (0.174 mg/m^3) of the 24 median values (Table 15). The corrected values were then used to construct the maps of the geographic distribution of chlorophyll *a* (Figs. 48, 49).

Surface carbon fixation

Diel variations in carbon fixation by marine phytoplankton have been observed by a number of investigators, among them: Doty and Oguri (1957), Verduin (1957), Yentsch and Ryther (1957), Shimada (1958), Holmes and Haxo (1958), Ryther and Menzel (1961), Ryther, Menzel and Vaccaro (1961), Lorenzen (1963), McAllister (1963), El-Sayed and Mandelli (1965), Angot and Gérard (1966), Angot (1967), Newhouse, Doty and Tsuda (1967), and Sournia (1967). Values of carbon fixation at the surface measured during the ACENTO cruises were therefore grouped by time of collection and period of incubation and tested for significant differences between groups. Samples collected at sunrise and incubated from sunrise to noon had a median fixation rate of $8.0 \text{ mgC/m}^3 \text{ day}$ and those collected at noon and incubated from noon to sunset had a median rate of $7.2 \text{ mgC/m}^3 \text{ day}$. This difference was not significant according to the median test, so the maps of surface fixation (Figs. 50, 51) were not corrected for diel variation.

Zooplankton volumes

Systematic differences between volumes of zooplankton obtained by oblique hauls at night and those obtained during the day have been observed frequently. Mean night:day ratios measured during various cruises in the eastern Pacific are as follows:

Region	Mean night:day ratios	Source
Hawaii and equatorial Pacific	1.5	King and Hida (1954, 1957)
Eastern tropical Pacific	1.2	Blackburn (1966, Table 1)
Eastern tropical Pacific	1.3-1.5	Bennett (1963)
Peru Current	1.0	Forsbergh and Joseph (1964, Table 9)
Eastern Pacific	1.1-1.8	Unpublished data, EASTROPAC Project, Cruises 11-14, 20, 30
Panama Bight	1.2	This paper

A ratio of 1.2:1 was obtained for all ACENTO cruises combined but neither the means nor the medians proved significantly different when tested by the rank and median tests, respectively. The maps of zooplankton concentrations (Figs. 54, 55), therefore, were not corrected for time of collection.

Depth of maxima of certain properties

If the diel variations in the apparent abundance of zooplankton in the upper 300 m of water are explained by vertical migration (as suggested by the movements of the deep scattering layer), then diel variations may be expected to occur in the vertical distributions of chlorophyll *a* owing to grazing, and in the vertical distributions of phaeo-pigments, $\text{NH}_3\text{-N}$, $\text{NO}_2\text{-N}$, properties partly derived from zooplankton faeces (Lorenzen 1967). The depths where maxima in these properties occurred during ACENTO 4 (the only ACENTO cruise where subsurface measurements of chlorophyll *a*, phaeo-pigments, and $\text{NH}_3\text{-N}$ were made) were separated into groups measured during the day and ones measured at night; the median values, however, were not significantly different, suggesting that no marked diel differences in the vertical distribution of these properties exists in the Panama Bight.

Circulation

Schott (1931) described the general circulation of surface waters in the Panama Bight as being counter-clockwise, and more intense in the winter owing to northerly winds over the Gulf of Panama at this time than during the summer; he observed that a westward current exists south of Punta Mala with speeds up to 2 knots or 1 m/sec, and that in February-March a convergence running from the Peninsula de Azuero to Malpelo Island was formed between the current from the Gulf of Panama and one from the northwest.

Wooster (1959), on the basis of ship drift observations, mapped the average seasonal circulation of surface waters in the Panama Bight (Fig. 15), which he summarized as follows:

"... these average charts suggest that the surface waters of the Panama Bight circulate in the counter-clockwise sense, being fed from the west in the southern and central parts and discharge to the west in the northern part. During the winter, currents are stronger over most of the Bight, and supply from the west apparently takes place farthest south."

He named the northward-flowing surface current along the Bight's eastern shore the "Colombia Current."

Sund (*unpublished*), from surface and subsurface temperature distributions, deduced some general features of the circulation in the Gulf of Panama:

"Upwelling is evident ... during surveys made in March 1955, April 1956, March 1957 and 1958, and April 1959. The isotherm patterns indicate a southward flow of upwelled water at the surface out of the Bay of Panama and perhaps also out of San Miguel Bay in the eastern side of the Gulf. Cool water apparently enters the Gulf along and above a trough in the western side, about half-way between the western coast of Panama and the Archipiélago de las Perlas. This inflow is present during times of upwelling as well as during times when warm water is present throughout the area.

In a few instances, the pattern of isotherms indicates a general counter-clockwise circulation at and near the surface."

Cyclonic circulation in the north half of the Panama Bight during EASTROPIC Expedition in November 1955 is suggested from Bennett's (1963, Figs. 5, 6) maps of surface currents and geopotential topography.

The most recent charts of monthly surface currents in the tropical Pacific, based on ship drift observations, are those of Wyrski (1965). He interpreted the circulation in the Panama Bight as follows:

"Off the coast of Colombia a cyclonic eddy of elliptic shape is developed. Its north-flowing branch along the coast is the Colombia Current. Its south-flowing branch leaves the Gulf of Panama in a south and southwesterly direction and is most strongly developed from December to April. During this period most of the water leaving the Gulf of Panama, where strong upwelling takes place, turns west and joins the anticyclonic circulation centered near 5°N, 88°W. During the remainder of the year the eddy off Colombia is more weakly developed."

Bennett (1965), from direct "measurements of currents at three depths at each of five locations," made an analysis of tidal, net and total currents in the western part of the Panama Bay during September-October 1958. Some of his conclusions concerning net and total currents follow:

- a. In general the current is the sum of tidal and net current components of about equal magnitude.
- b. The net current flows counterclockwise through the gulf and bay, and is part of the Colombia Current.
- c. The direction of flow of the net current was generally along the isobaths.
- d. Within the 10-fm (18 m) contour the speed of the net current was about 0.3 knots (0.15 m/sec) while farther offshore but within the 20-fm (36 m) contour the speed was 0.7 knots (0.35 m/sec). . . .
- m. The maximum total current, which would occur during tides of maximum spring range, would be about 1.5 knots (0.8 m/sec) in the area between Chame Point and Taboga Island."

Stevenson (1970), from geostrophic approximations, based on the ACENTO data, has mapped the seasonal circulation during 1965-66. He found a counter-clockwise, or cyclonic circulation with inflow in the south of the Bight from the south and southwest and outflow in the northwest varying from westward to southward. Stevenson's figures show the following: in May-June a partially-formed cyclonic cell was centered at 6°30'N, 79°30'W; in August an elliptical cell extended from 4°30'N to 7°N; in November no cell was present and the Colombia Current was intensified; and in February-March a well-defined cell was centered at 6°N, 79°W (Fig. 16). He also found that stability was low in the center of the cells, and that it was low in February-March in the northwestern part of the Bight because of wind-driven upwelling; and that stability was high along the Colombian coast because of the surface layer of low-salinity water from river runoff and the deflection of warm surface water to the right in the Colombia Current.

Cochrane (1967) also described a cyclonic circulation in the Panama Bight during January-February 1967; velocities in excess of 3 knots or 1.5 m/sec were measured in the southerly outflow off Punta Mala at the end of January.

Sea level

Patullo *et al.* (1955, Appendix I, Group 46) found a similar seasonal pattern of sea level fluctuations at seven Pacific coast tide stations from San José, Guatemala to Buenaventura, Colombia. Tumaco, Colombia (Table 14, Fig. 13) may be added to this group since the pattern is the same with a maximum depression occurring from February to April. Mean monthly sea level at Balboa, C.Z. is significantly correlated with that at Buenaventura ($r=0.97$, $P<0.01$) and with that at Tumaco ($r=0.91$, $P<0.01$). After correcting for the effects of atmospheric pressure, sea level at Balboa is still significantly correlated with that at Buenaventura ($r=0.94$, $P<0.01$).

The Air Ministry Atlas (1956) shows northerly winds prevailing in the northern part (north of 5°N) of the Panama Bight from December to April with the maximum velocity in February, and southwesterly winds prevailing from September to November with the maximum velocity in October. This is also evident in Figure 9.

In the Panama Bight, northerly winds during January-April drive surface waters southward which are then deflected southwestward by Ekman transport (Figs. 15, 16). This seaward transport in the western part tends to lower the sea level along the shores. Conversely, southwesterly winds during May-December drive surface waters northeastward which are then deflected eastward by Ekman transport; this shoreward transport in the eastern part tends to raise the sea level along the shores.

Fleming (1940) showed sea level and northerly winds at Balboa, C.Z. to be closely related, strong northerly winds from January to April causing a depression of the sea level at the head of the Gulf; Schaefer, Bishop and Howard (1958) found the relationship of mean monthly values to be highly correlated ($r=0.97$, $P<0.01$). Because no data were collected south of $3^{\circ}30'\text{N}$ during ACENTO 1, 2 and 3, it could not be determined whether velocities in the southern part of the Colombia Current were actually greater, as might be expected, during the months of prevailing southwesterly winds. Velocities north of Cabo Corrientes were greater during ACENTO 4 (February-March) than during the other cruises, but this is probably a compensatory response to the large transport out of the Panama Bight in its northwestern portion since velocities farther south were much less (Stevenson, 1970). If the thick mixed layer ($>45\text{m}$; Fig. 21) near the Colombian coast during ACENTO 3 (November) was caused by sinking of surface water, this may be interpreted as evidence of increased shoreward transport in the preceding months. The greatest speeds in the Colombia Current appear to have occurred during ACENTO 1, judging from the steep slope of the mixed layer depth off the Colombian coast at this time (Figs. 20, 22).

Thus the effects of wind variation in the northern and southern parts of the Panama Bight appear to complement each other, tending to lower the sea level from January to April and to raise it in the remaining months.

Geographic distributions of properties and features

Mixed layer depth

The seasonal distributions of the thickness of the upper isothermal, or mixed layer,¹¹ as measured during the ACENTO cruises, are shown in Figures 20 and 21. During ACENTO 1 a shallow thermal ridge with a depth <15 m extended from 6°N, 79°W southwestward toward Malpelo Island; mixed layer depth increased rapidly toward the continental shore in accordance with the dynamics of the cyclonic circulation cell, the waters being deflected to the right by Ekman transport and causing the thermocline to sink as they swirled counter-clockwise through the Bight; along 4°N the thickness increased from <15 m to >45 m in about 100 nautical miles. During ACENTO 2, the mixed layer showed no remarkable features, merely deepening towards the eastern shore. During ACENTO 3, the thermal ridge was again developed as during ACENTO 1 with the same NE-SW axis but was deeper (<25 m) and shifted slightly to the west; along the eastern shore the mixed layer was deeper and wider than during any other cruises, reflecting the increased velocity of the Colombia Current at this time (Stevenson, 1970). During ACENTO 4, a shallow thermal ridge extended through the entire Panama Bight from the Gulf of Panama southward toward the center of the Bight and then to the southwest. Two peaks are apparent within this ridge: one near the middle of the mouth of the Gulf with depths as shallow as 5 m, apparently a result of the strong wind-driven outflow from the Gulf causing a rising of the thermocline at its lefthand border (looking downstream); and another at 5°N, 79°W where no mixed layer was found, the thermocline actually reaching the surface and forming a marked thermal dome (Figs. 21, 23) which appears to be related to the well-defined circulation cell centered at 6°N, 79°W (Stevenson, 1970). The relationship may be explained by the fact that surface water is always carried away from the center of a cyclonic cell and must be replaced by water from below, which causes a shoaling of the thermocline at the center of the cell.

Wooster (1959, Fig. 15), from data collected in March 1941 during the *Askoy* Expedition, was the first to describe a thermal ridge or dome in the Panama Bight; this feature was discovered on the transect along 4°N extending from about 77°45'W to about 79°00'W. During SCOT Expedition in May 1958 a dome was found along 5°30'N between 78°30'W and 80°40'W (M. Blackburn, *In* Blackburn *et al.*, 1962a, Fig. 9). During ACENTO 4, the dome was found between 78°00'W and 79°45'W along 5°N (Fig. 23). There is no evidence of doming during ACENTO 1 in May-June (Fig. 22) although a dome was present in May 1958. Examination of unpublished temperature data from the EASTROPAC Project revealed the following: a dome was present between 3°30'N and 5°00'N along the transect between Punta Mariato and Punta Guascama in February 1967 during EASTROPAC 14; no evidence of doming was found between Punta Mariato

¹¹See footnote on p. 74.

and Cabo Manglares in August 1967 during EASTROPAC 47; and a dome was present between 3°20'N and 5°00' N along the latter transect in February 1967 during EASTROPAC 77. These observations indicate that a thermal dome centered around 5°N, 79°W is probably always present in the first quarter-year and may occur occasionally in the second quarter-year.

Sea-surface temperature and salinity

The seasonal distributions of surface salinity as measured during the ACENTO cruises are shown in Figures 26 and 27. One of the most remarkable oceanographic features of the Panama Bight is the marked front in surface salinity, with gradients as sharp as 3.0‰ in 20 nautical miles, which runs parallel to the eastern shore at all seasons. This front is apparently maintained by the large amounts of freshwater runoff from the rain forests of the eastern watershed, meeting high-salinity oceanic waters deflected shoreward by Ekman transport in the Colombia Current. Relatively little runoff occurs north of the Río Baudó at 5°N (Table 5; Fig. 7), so the northern part of the Panama Bight owes a good portion of its low-salinity surface water to runoff supplied in the southern part (by the Ríos Baudó, San Juan, Patia, Mira, Esmeraldas and many smaller rivers) and carried northward by the Colombia Current. The effects of the cyclonic circulation are clearly seen in the low-salinity plumes directed northward off the eastern shore during ACENTO 1 and 4, and westward across the mouth of the Gulf of Panama during ACENTO 1 and 2.

Surface salinities in the ACENTO area were greatest, with mean values of 31.8 and 31.7‰ during ACENTO 1 and 4 (Table 22), probably as a result of the following: (i) the small amount of runoff from the northern watershed during February-March (Table 10; Fig. 12); (ii) the small amount of rainfall over the north part of the Panama Bight during January-April (Table 4; Fig. 10); and (iii) the upwelling of more saline subsurface waters in February-March. Mean salinities decreased to 30.5‰ during ACENTO 2 and 29.1‰ during ACENTO 3, probably as a result of increasing runoff and rainfall into the north part of the Bight, and the absence of upwelling from May to December.

The seasonal distributions of sea-surface temperature in the Panama Bight as measured during the ACENTO cruises are shown in Figures 24 and 25. During ACENTO 1-3, as indicated by the mapping of three or less isotherms, the ranges decreased from 2.7°C in May-June, to 2.1°C in August, and to 1.8°C in November; during ACENTO 4, surface temperatures were extremely variable as indicated by the mapping of nine isotherms, and the range was 4.4°C with the maximum gradient running east-west just south of the Peninsula de Azuero. During all cruises surface temperatures were greatest in two regions: (i) along the eastern shore; and (ii) in the northwest about 50 miles south of Punta Muriato. Mean surface temperature in the ACENTO area (Table 22) was highest during

ACENTO 1, with a value of 28.3°C , probably as a result of the high values of total heat received by the ocean at the surface (Q_t) during January-April, as shown by Wyrski (1966a, Fig. 67) for the 10° area centered at 5°N , 85°W ; mean temperature decreased to 27.5°C during ACENTO 2 and to 27.2°C during ACENTO 3; mean temperature was not high (27.5°C) during ACENTO 4, in spite of the high values of Q_t in January and February because of the upwelling of colder subsurface waters.

During ACENTO 4, areas of low surface temperatures ($<25.5^{\circ}\text{C}$) coincided with those of high surface salinity ($>33\text{‰}$), low stability (Stevenson 1970) and with peaks of thermal ridges in the Gulf of Panama and in the center of the well-developed cyclonic circulation cell in the middle of the Panama Bight; the highest surface salinity (34.74‰) of any ACENTO cruise occurred during ACENTO 4 at 5°N , $79^{\circ}19'\text{W}$, just 19 miles west of the position where the thermocline was found to reach the surface. These observations indicate that marked upwelling occurs during February and March in at least two regions of the Panama Bight: (i) in the western half of the Gulf of Panama, already a well-documented phenomenon (Schott 1931; Fleming 1935, 1940; Schaefer 1957; Schaefer, Bishop and Howard 1958; Wooster 1959; Forsbergh 1963; Sund, *unpublished*; Smayda 1963, 1965, 1966; Stevenson 1970); and (ii) in the thermal dome at the center of the cyclonic cell described by Stevenson (1970).

To determine whether oceanographic conditions in the Panama Bight during the period of the ACENTO cruises were normal or anomalous, the distributions of surface salinity and temperature were compared to average monthly distributions as presented by Bennett (1966a) and Wyrski (1964a). Results of other expeditions in the area were also examined to determine some of the year-to-year variability in oceanographic conditions.

Bennett's (1966a) maps of average surface salinity show the following in the Panama Bight: in May salinities in the Gulf of Panama ($\sim 33\text{‰}$) and near the center of the Bight ($\sim 33.5\text{‰}$) approximate those observed during ACENTO 1, but there is no front evident along the eastern shore, probably owing to the scarcity of observations near the coast (there are no data for June and August); in November the area with salinities $<31\text{‰}$ is much greater than it was during ACENTO 3, but many of the data were collected during 1955, a year of extremely high rainfall in the Central American region (Bennett 1963); in February the salinity in the Gulf is $>33.5\text{‰}$ and in March it is $>34.5\text{‰}$ compared to about 33‰ during ACENTO 4, but the distribution in the Bight in March differs completely from that observed during ACENTO 4 in that no tongue of high salinity water is shown extending southward from the Gulf and no front is shown along the eastern shore. The few observations available to Bennett (1966a) in the Panama Bight and the process of averaging by 1° areas apparently precluded the revelation of some features of the distributions of surface salinity. It is impossible, therefore, to determine whether conditions during the ACENTO period were normal or anomalous from comparisons of

ACENTO salinity maps with Bennett's (1966a) maps of average surface salinity.

Wyrski's (1964a) maps of average surface temperature show the following for the Panama Bight: during May, June, August and November conditions are relatively isothermal (range $<2^{\circ}\text{C}$) as they were during these months of the ACENTO period (range $1.8\text{--}2.7^{\circ}\text{C}$) and mean temperatures differ little ($<1^{\circ}\text{C}$) from those of the ACENTO period; during February and March the ranges of average temperature were relatively large ($\sim 2.5^{\circ}\text{C}$ and $\sim 4.0^{\circ}\text{C}$) as during ACENTO 4 (4.4°C) but mean temperatures are about 2°C lower than during ACENTO 4 perhaps, in part, because of the scarcity of data from the warmer waters off the eastern shore; during February and March average temperatures in the western part of the Gulf of Panama ($<25^{\circ}\text{C}$, $<24^{\circ}\text{C}$) are similar to those during ACENTO 4 ($<25^{\circ}\text{C}$) and the tongues of colder water ($<25^{\circ}\text{C}$) extending southward from the Gulf are roughly similar in shape and direction to that shown for ACENTO 4 ($<26^{\circ}\text{C}$); and the strong gradient in surface temperature shown south of the Peninsula de Azuero is similar to that observed during ACENTO 4.

From these comparisons it appears that temperature conditions in the Panama Bight during ACENTO 1-3 were normal, but that they were somewhat anomalous during ACENTO 4 when mean surface temperature was about 2°C higher than normal. The latter conclusion is supported by the suggestion that upwelling may have been weak prior to the time of ACENTO 4 since sea level in the north half of the Panama Bight was higher than normal for several months preceding the cruise (Table 12; Fig. 59).

Schott (1931) commented on the sharp temperature front usually found south of the Peninsula de Azuero in February and March, attributing it to the convergence of warm water from the northwest and cold water from the Panama Bight. He noted that in March 1880 the S.M.S. *Vineta*, while on course WNW in the area 7°N , $81^{\circ}\text{--}82^{\circ}\text{W}$, found temperature to increase from 20.6°C to 25.5°C in the first 4 hours, and to 29.6°C in the next 8 hours. A similar gradient was observed during ACENTO 4 with temperature ranging from 25.3°C near the center of the Bight to 30.0°C , 80 miles to the WNW.

Perhaps the apparent front (Wooster 1959) observed during March 1941 on *Askoy* Expedition at about 4°N , $80^{\circ}30'\text{W}$ and described by Murphy (In Nichols and Murphy 1944) was part of the convergence shown by Schott (1931, Plate 21) as running south from Punta Mariato to Malpelo Island in his diagram of average currents in February and March.

Schott (1931, Fig. 4, Plate 22), principally from data collected during the *Albatross* Expedition, presented the distributions of surface temperature and surface salinity in the Panama Bight in March during an occurrence of the "El Niño" phenomenon of 1891: surface salinities in the Gulf of Panama were extremely high ($>34.5\text{‰}$) and a tongue of high-salinity

water ($>34.0\text{‰}$) extended from the Gulf toward the south-southwest almost to the equator, compared to moderate salinities in the Gulf ($>33.0\text{‰}$) and a tongue of moderate-salinity water ($>32.5\text{‰}$) extending only to 4°N during ACENTO 4; surface temperatures were extremely low in the Gulf of Panama ($22\text{--}23^{\circ}\text{C}$) and a tongue of cold water ($<25^{\circ}\text{C}$) extended southward as far as 3°N 83°W , compared to moderate temperatures in the Gulf ($\sim 25^{\circ}\text{C}$) and a tongue of cold water ($<26^{\circ}\text{C}$) extending southward only as far as 5°N during ACENTO 4.

Schott (1931, Plate 22) constructed surface isotherms relative to latitude and time for January-April during the "El Niño" phenomenon of 1925 from data collected by various ships on tracks along the coast of South America from Balboa, C.Z. to Valparaiso, Chile; surface temperatures were low ($<23^{\circ}\text{C}$) in the Gulf of Panama during most of February reaching a minimum of 18.0°C on February 18; cold water ($<25^{\circ}\text{C}$) extended southward from the Gulf in February and March, reaching as far as 2°S on February 22. Fleming's (1935) maps of surface temperature and salinity for the Gulf of Panama, based on data collected by the U.S.S. *Hannibal* during March 9-24, 1933, indicate that upwelling was much greater then than during ACENTO 4. Comparison of data from stations across the mouth of the Gulf, the only part of the Gulf adequately sampled during ACENTO 4, shows that in 1933 the range of surface temperature was $17.7\text{--}22.9^{\circ}\text{C}$ and that of surface salinity was $34.4\text{--}34.9\text{‰}$ (Hydrographic Office 1934) compared to $24.2\text{--}28.1^{\circ}\text{C}$ and $30.3\text{--}33.5\text{‰}$ during ACENTO 4.

Wooster (1959) compared oceanographic conditions in the Gulf of Panama in late February 1941 during *Askoy* Expedition with those during the cruise of the U.S.S. *Hannibal* (Hydrographic Office 1934): in 1941 surface salinities were low ($31.6\text{--}33.4\text{‰}$), surface temperatures were high ($>26^{\circ}\text{C}$), and strong haloclines and thermoclines were present compared to 1933 when surface salinities were high ($34.6\text{--}34.8\text{‰}$), surface temperatures were low (usually $<20^{\circ}\text{C}$), the thermocline was weak and there was virtually no halocline. He concluded that "whereas upwelling was well developed in 1933 it was weak or missing in 1941."

Bennett (1963, Fig. 8) mapped surface salinities and surface temperatures in the north part of the Panama Bight during EASTROPIC Expedition in November 1955. The coastal salinity front was poorly developed north of Cabo Corrientes, compared to the sharp front observed during ACENTO 3 which ran the length of the eastern shore and crossed the mouth of the Gulf of Panama to Punta Mala. This was probably caused by an unusually large amount of rainfall and fresh-water runoff into the north part of the Panama Bight since data supplied by the Panama Canal Company indicate that rainfall during 1955 and particularly during November was abnormally large along the shores of the Gulf of Panama: at Balboa Heights, C.Z. annual rainfall was 21% greater and November rainfall was 52% greater than the 68-year mean (Table 11); at Santa Clara, Panama annual rainfall was 6% greater and November rainfall was 37%

greater than the 24-year mean; at Tonosí, Panama annual rainfall was 20% greater and November rainfall was 55% greater than the 39-year mean. Surface temperatures appear to have been slightly lower during EASTROPAC than during ACENTO 3, possibly owing to the heavy rainfall. The EASTROPAC maps show a tongue of high salinity water ($>32\text{‰}$) at about 5°N which had apparently intruded from the west and caused a moderately developed salinity front along its northern edge in the middle of the Bight, in sharp contrast to the isohaline conditions found there during ACENTO 3 at the same time of year.

From January 1967 through April 1968 the EASTROPAC Project conducted a series of oceanographic cruises in the eastern tropical Pacific, covering the region from 20°N to 20°S between 119°W and the American coast. Cochrane (1967, Fig. 3, 4) mapped the distributions of surface salinities and temperatures in the Panama Bight during EASTROPAC 14 (January-February 1967). Surface temperatures at the mouth of the Gulf of Panama were slightly higher ($\sim 26^{\circ}\text{C}$) than average temperatures shown by Wyrski (1964a) for January and February ($<25^{\circ}\text{C}$ to 26°C), and surface salinities ($\sim 30\text{‰}$) were considerably lower than average salinities shown by Bennett (1966a) for these months ($>31\text{‰}$ to 33‰).

Examination of Cochrane's maps and EASTROPAC 14 data (unpublished data supplied by Texas A & M University and EASTROPAC Project) indicates that physical and chemical conditions in the Panama Bight were quite different from those existing during ACENTO 4 (1966). Surface isotherms during EASTROPAC 14 were redrawn independently of Cochrane's map and are shown in Figure 64. A tongue of high salinity water ($>31\text{‰}$), similar to that shown by Bennett (1963) during November 1955, was found across the western part of the Bight centered along 5°N . There was no indication whatever of the areas of high salinity found during ACENTO 4 at the mouth of the Gulf of Panama and at the center of the Bight. An area of low surface temperatures ($>26^{\circ}\text{C}$) in the center of the Bight was found slightly west of that observed during ACENTO 4, but there was no area of low surface temperature at the mouth of the Gulf such as that observed during ACENTO 4.

Surface temperatures in the Panama Bight during EASTROPAC 77 (January-February 1968) are shown in Figure 64. The pattern of isotherms in the northwestern part of the Bight is similar to that during ACENTO 4, but temperatures were lower by 1° - 2°C ; the 25°C isotherm in 1968 follows the 26.5°C isotherm in 1966. Deviations of sea level at Balboa, C.Z. from the 1951-67 mean (from Table 12) indicate that upwelling at the head of the Gulf of Panama was slightly less than normal in February 1966, considerably less than normal in January 1967 and near normal in January 1968; these months preceded the times during which the ACENTO 4, EASTROPAC 14 and EASTROPAC 77 cruises, respectively, were in the Panama Bight. Weak upwelling in January 1967 may explain the higher surface temperatures in the western part of the mouth of the Gulf during

EASTROPAC 14 relative to those during ACENTO 4; low surface temperatures in this area during EASTROPAC 77 relative to those during ACENTO 4 are not explained, however, by the negligible sea level deviation, although the stronger-than-normal northerly winds and the lower-than-normal surface temperature at Balboa, C.Z. suggest that upwelling should have been greater than normal in January 1968.

Plant micronutrients

The distributions of $\text{PO}_4\text{-P}$ concentrations at the surface during the ACENTO cruises are shown in Figures 28 and 29. During all of the cruises concentrations were very low, mostly less than $0.2 \mu\text{g-at/L}$; during ACENTO 4 a tongue of water with concentrations greater than $0.2 \mu\text{g-at/L}$ at the surface extended southward from the Gulf of Panama, which coincides with similar cold-water and high-salinity tongues (Figs. 25, 27), indicating that upwelling in the Gulf and in the center of the Bight result in some enrichment of surface waters. The fact that $\text{PO}_4\text{-P}$ concentrations are not greater in the low-salinity waters of the eastern shore than in the more saline offshore waters suggests that the fresh-water runoff is very low in $\text{PO}_4\text{-P}$ content; this suggestion is supported by the lateritic composition of the soil of the Panama Bight's entire watershed (McNeil 1964, p. 98) which is low in "phosphorus and other elements required by plants." Smayda (1966) found that $\text{PO}_4\text{-P}$ in the Gulf of Panama decreased during the rainy season and concluded that this was caused by biological utilization and the low concentrations in the runoff.

The distributions of $\text{NO}_3\text{-N}$ concentrations at the surface during the ACENTO cruises are shown in Figures 30 and 31. Concentrations were mostly less than $1.0 \mu\text{g-at/L}$ during all the cruises. Smayda (1966) suggested that the heavy rainfall washing $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{NH}_4\text{-N}$ from living and fallen leaves in the rain forests of the Gulf of Panama watershed might contribute significant amounts of micronutrients to the Gulf. If so, the amounts must be fairly small since, during the ACENTO cruises, concentrations of these micronutrients were no greater in low-salinity coastal waters than in high-salinity oceanic waters except for small areas near the San Juan Delta and the Bahía de Buenaventura where $\text{NO}_3\text{-N}$ concentrations were slightly higher during ACENTO 2 and 3. During ACENTO 1, a narrow band of relatively high $\text{NO}_3\text{-N}$ concentration ($>1.0 \mu\text{g-at/L}$) coincided with the salinity front off the eastern shore. The heavy river runoff into the Panama Bight must carry large amounts of vegetation to sea as does the Río Guayas into the Gulf of Guayaquil as Murphy (1936, 1939) has observed. Murphy (1939) mentions that off the Colombian coast the flotsam belt is "filled with drift ranging in sizes from leaves and nuts to gigantic trees" and observed that "vast quantities of vegetable rubbish and muddy debris are borne into the funnel (of the southward opening inlet of Puerto Utria, Colombia) during three quarters of the year. . . ."¹²

¹²By permission of the American Geographical Society

During Scot Expedition in May 1958, M. Blackburn (*p.c.*) frequently observed floating trees and debris on the transect between Cabo Corrientes and Balboa, C.Z.

Although little mention of such flotsam was recorded in the logbooks of the ACENTO cruises it is conceivable that the band of relatively high concentrations of $\text{NO}_3\text{-N}$ at the surface during ACENTO 1 may have been related to remineralization from decomposing vegetation concentrated at the salinity front by the convergence of oceanic waters of the Colombia Current and runoff-diluted coastal waters. The high value ($2.8 \mu\text{g-at/L}$) found at the surface of $6^\circ 22'\text{N}$, $78^\circ 50'\text{W}$ may also have been a result of decomposing detritus, perhaps caught in an eddy at the center of the cyclonic circulation cell. The fact that such a band of surface water high in $\text{NO}_3\text{-N}$ occurred in May-June (just after the peak runoff in May from the southeastern watershed, with which a corresponding amount of flotsam is likely to be associated) and did not occur during the other cruises when runoff was less, tends to support the hypothesis that the band was a result of the decomposition of flotsam.

During ACENTO 4 a high value of $3.0 \mu\text{g-at/L}$ $\text{NO}_3\text{-N}$ was found at $6^\circ 07'\text{N}$, $79^\circ 25'\text{W}$ since values at this station increased with depth as opposed to the usual distribution with a minimum at 10 m or 20 m, the high surface value in this case is attributed to upwelling. This conclusion is supported by the fact that this station falls near the centers of the high-salinity and cold-water tongues (Figs. 25, 27).

The distributions of $\text{SiO}_4\text{-Si}$ at the surface during ACENTO 1-3 (Figs. 32, 33) closely follow those of surface salinity, with areas of high concentration coinciding with areas of low salinity (Figs. 26, 27). A band of sharp gradients off the eastern shore tends to follow the salinity front. During ACENTO 4 (Fig. 33), maximum surface concentrations were much lower than during the other cruises, and gradients along the eastern shore were much reduced. This was probably due, in part, to increased mixing (caused by stronger winds in January and February; Table 9) of the surface layers with deeper waters having lower concentrations. The slightly higher values ($>2 \mu\text{g-at/L}$) at the center of the Bight during ACENTO 4 appear to be a result of upwelling since these stations lie in the tongues of high salinity and cold water (Figs. 25, 27) and values increase with depth. The preceding considerations suggest that much of the $\text{SiO}_4\text{-Si}$ available to the phytoplankton in the surface waters of the Panama Bight is supplied by freshwater runoff and that only a small part is supplied by upwelling.

The distributions of $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{SiO}_4\text{-Si}$ at 30 m during the ACENTO cruises are shown in Figures 34-39. During ACENTO 1, 3 and 4 the distributions closely followed those of mixed layer depth (Figs. 20, 21), areas of high concentration coinciding with areas of minimal thickness; this is to be expected as micronutrients in the thermocline usually increase rapidly with depth. During ACENTO 4, the distributions clearly reflect the presence of the thermal ridge (Fig. 23). During ACENTO 2, however,

micronutrients at 30 m were found in relatively high concentrations at 6°11'N, 79°25'W and at 7°30'N, 79°25'W although no well-defined thermal ridge was apparent; the mixed layer depth at these stations, however, was somewhat less than at adjacent stations, and Stevenson (1970) found an elliptical circulation cell extending from 4°30'N to 7°N at the center of which stability was low. These conditions indicate that such a slight ridging in isopleths of micronutrient concentrations might be expected in this area.

Analysis of the excreta of 11 marine and three fresh-water vertebrates (Baldwin 1949, Table 16) shows that an average of 51% of the total nitrogen content is in the form of $\text{NH}_3\text{-N}$. According to Lorenzen (1967) "the amount of phaeo-pigments . . . in the water-column is proportional to the rate of grazing, excretion and defecation" by herbivorous zooplankton. Data from Harris (1959, Table XII) indicate that, of the mean daily nitrogen requirements of phytoplankton in Long Island Sound about 55% is supplied by zooplankton excretion, about 35% by bacterial regeneration and transport and about 10% by excretion of bottom organisms. Concentrations of $\text{NH}_3\text{-N}$ and phaeo-pigments in the water-column during ACENTO 4 are given in Table 17, and the geographic distributions shown in Figures 61 and 63. Values of $\text{NH}_3\text{-N}$ ranged from 14 to 102 $\mu\text{g-at/m}^3$. Water-column $\text{NH}_3\text{-N}$ was significantly correlated with zooplankton concentration (for $\log_{10}\text{NH}_3\text{-N}$ vs. $\log_{10}$ zooplankton, $r = 0.31$, $P < 0.05$) and with water-column phaeo-pigments (for $\log_{10}\text{NH}_3\text{-N}$ vs. $\log_{10}$ phaeo-pigments, $r = 0.41$, $P < 0.01$). Both zooplankton volumes and phaeo-pigment concentrations were large south of the Península de Azuero during ACENTO 4 (Figs. 55, 63) where maximal $\text{NH}_3\text{-N}$ values occurred. The distribution of chlorophyll *a* in the water column (Fig. 62) appears unrelated to that of $\text{NH}_3\text{-N}$.

Thomas (1966) found that in the northeastern tropical Pacific the sum of $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NO}_2\text{-N}$ and $\text{NH}_3\text{-N}$ (ΣN) was a better measure of fertility than $\text{NO}_3\text{-N}$ alone. The distribution of ΣN at the surface during ACENTO 4 is shown, therefore, in Figure 60: concentrations ranged from 0.4 to 3.6 $\mu\text{g-at/L}$; the maximum at Station 42 was determined by the previously mentioned large $\text{NO}_3\text{-N}$ component there; values >1 $\mu\text{g-at/L}$ found throughout the northwestern part of the Panama Bight reflect the large component of $\text{NH}_3\text{-N}$ there; the narrow band with values >1 $\mu\text{g-at/L}$ along the eastern shore remains unexplained but can perhaps be attributed to remineralization of flotsam.

Dissolved oxygen

The distributions of the percentage saturation of dissolved oxygen at 10 m in the north part of the Panama Bight during the ACENTO cruises are shown in Figures 42 and 43; only during ACENTO 4 was the distribution noteworthy. During ACENTO 1 the percentage saturation was less than 100% for most of the area with the exception of the Gulf of Panama where values of 100% to 109% were measured. The percentage saturation

was also between 100% and 109% at practically all stations during ACENTO 2; at all stations during ACENTO 3, and at most stations during ACENTO 4, values were also between 100% and 109% with the exception of a line of five stations (connected by a dashed line in Fig. 43) with values between 71% and 90%. These low values indicate a ridge associated with the thermal ridge (Fig. 21) because of the sharp decrease of dissolved oxygen downward through the thermocline in the eastern tropical Pacific (Green 1967). The two high values of 116% and 117% south and east of the Península de Azuero during ACENTO 4 may have been the result of a high production in the area at the time as indicated by the high concentrations of chlorophyll *a* at the surface (Fig. 49).

Phytoplankton pigments

The distributions of chlorophyll *a* at the surface during the ACENTO cruises are shown in Figures 48 and 49. During ACENTO 1-3, concentrations offshore in the ACENTO area were <0.20 mg/m³, but during ACENTO 4 they exceeded this value. During ACENTO 1 two areas of relatively high concentrations (>0.40 mg/m³) are notable; one, a tongue coinciding with the low-salinity plume (Fig. 26) off the eastern shore; and another, coinciding with the apparent high-salinity intrusion south of the Península de Azuero. PO₄-P and NO₃-N at both the surface and at 30 m (Figs. 28, 30, 34, 36), however, remained low in these regions leaving this peculiar chlorophyll distribution unexplained. During ACENTO 4 variations offshore were large (0.10-3.30 mg/m³) as were variations in all other properties; the tongue of high concentration (>0.40 mg/m³) south of the mouth of the Gulf was roughly the same shape and size as the low-temperature and high-salinity tongues (Figs. 25, 27), but was displaced slightly to the west; it was displaced considerably westward of areas having high micronutrient levels at 0 m, 10 m, and 30 m (Figs. 29, 31, 33, 35, 37, 39-41). Chlorophyll *a* concentrations were low (<0.20 mg/m³) at the salinity maximum in the center of the Bight but were high (>0.40 mg/m³) to the east and west. This distribution may be interpreted as follows: newly upwelled water near the center of the thermal dome in the cyclonic circulation cell was low in phytoplankton and high in micronutrients, having originated below the euphotic zone; this water moved outward from the center of upwelling and by the time the rapidly growing phytoplankton had reached its peak abundance, it was located at some distance from the center. The remarkably high chlorophyll *a* values (up to 3.30 mg/m³) found southeast of Punta Mala are attributed, in part, to rapid growth in the nutrient-rich water upwelled in the Gulf at this time of year (Forsbergh 1963) and blown southward by the strong northerly winds (Figs. 15, 16, 57), and in part to the proximity of the thermal ridge to the northeast (Figs. 21) with its associated high micronutrient levels near the surface (Figs. 40, 41). The micronutrients (Figs. 29, 31, 33) in this presumably once-rich surface water apparently had been severely depleted by the phytoplankton.

Only during ACENTO 4 were subsurface measurements made of chlorophyll *a* and phaeo-pigments; concentrations in the water column are given in Table 17 and the geographic distributions are shown in Figures 62 and 63. Chlorophyll *a* values ranged from 13 to 41 mg/m² and phaeo-pigment values from 10 to 45 mg/m². As with chlorophyll *a* at the surface, chlorophyll *a* in the water column was low (19 mg/m²) near the center of the thermal dome at 5°N, 79°W and higher (26, 27 mg/m²) at adjacent stations; it was very high (35, 41 mg/m²) at and just south of the western part of the mouth of the Gulf of Panama. Phaeo-pigments in the water column were relatively high (≥ 25 mg/m²) south of the Peninsula de Azuero, reaching a maximum of 45 mg/m² at Station 4. Lorenzen (1967) concluded that "the quantity of phaeo-pigments in the water column is related to the quantity of herbivorous zooplankton." If Figure 63 reflects the distribution of herbivores, it is notable that the maximum concentration occurred about 80 nautical miles southwest and downstream (Fig. 56) from the maximum concentration of phytoplankton as indicated by distributions of chlorophyll *a* at the surface and in the water column, which, in turn, is located downstream from the upwelling areas of the Gulf of Panama (see p. 92).

Phytoplankton production

Primary production of surface phytoplankton as measured by carbon fixation is shown in Figures 50 and 51. Only during ACENTO 4 (February-March) were high rates of production (>40 mgC/m²day) found offshore; the maximum offshore rate was 63 mgC/m²day at 5°00'N, 79°38'W, 19 nautical miles west of the center of upwelling as indicated by maximum surface salinity (Fig. 27), and a rate of 42 mgC/m²day was found 35 miles north of this position; both positions are close to that of the secondary surface chlorophyll *a* maximum (Fig. 49). Similar values were found in February 1968 during EASTROPAC 77 as shown below (*unpublished data*, supplied by U.S. Coast Guard and EASTROPAC Project):

Date	Position	Carbon fixation	
		Surface (mgC/m ² day)	Water column (g C/m ² day)
Jan. 30, 1968	5°50'N, 78°06'W	—	0.75
Feb. 1, 1968	7°09'N, 79°57'W	51	1.16
Feb. 2, 1968	5°18'N, 80°30'W	65	1.19
Feb. 3, 1968	3°14'N, 79°47'W	6	0.52

$$\bar{x} = 0.90$$

A rate of 65 mgC/m²day was measured at 5°18'N, 80°30'W about 50 miles west-northwest of the maximum during ACENTO 4; and a rate of 51 mgC/m²day was measured about 20 miles south of Punta Mala.

Transparency

The geographic distributions of transparency as measured by Secchi disk during the ACENTO cruises are shown in Figures 52 and 53. Varia-

tions in the transparency of sea water depend mainly upon the amount and quality of suspended matter and dissolved pigments (Le Grand 1939, Holmes 1957). Transparency is usually low near shore owing to the effects of high concentrations of phytoplankton, and low in waters influenced by runoff due to the effects of pigments and terrigenous material in the river water (Small and Curl 1968). Secchi disk depth, D , was relatively small (<17 m) at all stations along the Panama Bight's eastern shore which were influenced by runoff as indicated by maps of surface salinity and $\text{SiO}_4\text{-Si}$ (Figs. 26, 27, 32, 33); during ACENTO 1, D was large (>24 m) off Punta San Francisco Solano but was very small (6 m) farther offshore in the low-salinity and high-chlorophyll plumes (Figs. 26, 48).

In oceanic waters, or in coastal waters not under the influence of runoff, transparency is mainly determined by phytoplankton concentration (Small and Curl 1968). During the Commission's Tagging Cruise No. 43, aboard the tuna boat *Julia B.* in June-July 1963, E. L. Díaz and the writer measured transparency and chlorophyll a (*unpublished data*) in the waters off Baja California, a desert region from which little or no runoff may be expected. Secchi depth, obtained by observing the disk through a viewer (glass-bottomed barrel) to eliminate reflections, was found to be inversely and highly correlated with surface chlorophyll a (for $\log_{10} D$ vs. $\log_{10} 100$ chlorophyll a , $r = -0.95$; $P < 0.01$; Fig. 75). During the ACENTO cruises the disk was observed without a viewer so the relationship is not likely to have been as good; nevertheless the shallowest depths ($D = 8$ m) measured in oceanic waters of the Panama Bight occurred during ACENTO 4 at stations 38 and 49, close to the position of maxima in surface chlorophyll a (Fig. 49).

Zooplankton

The geographic distributions of zooplankton volume are shown in Figures 54 and 55. Since these measurements include zooplankton from several trophic levels, the relationships between their distributions and those of the phytoplankton are likely to be more obscure than between those of the herbivores (had they been measured) and the phytoplankton. During ACENTO 1, volumes were high (>200 ml/ 10^3m^3) in the eastern part of the Panama Bight and at Station 3 south of the Península de Azuero. This distribution may perhaps be related to that of surface chlorophyll a (Fig. 48) where high values (>0.40 mg/ m^3) were found upstream from the centers of zooplankton abundance. During ACENTO 2, high zooplankton values were found only in the Gulf of Panama, the low values (≤ 200 ml/ 10^3m^3) outside the Gulf reflecting the low chlorophyll values throughout the area. During ACENTO 3, zooplankton values, with one exception, were low throughout the Bight reflecting the uniformly low chlorophyll a values. During ACENTO 4, zooplankton values were low in the southeast portion of the Bight and high in the northwest, roughly following the distribution of surface chlorophyll a , but with the maximum of 1000 ml/ 10^3m^3 occurring north of Malpelo Island about 180 nautical miles southwest of the chloro-

phyll a maximum, and about 100 nautical miles south-southwest of the phaeo-pigment maximum for the water column (see p. 90). This downstream displacement of the zooplankton maximum relative to the phaeo-pigment maximum is perhaps explained by the fact that zooplankton volumes comprise several trophic levels whereas phaeo-pigments indicate herbivore concentration only (Lorenzen 1967).

Geographic displacement of trophic levels

The geographic displacement of centers of abundance of various trophic levels away from centers of divergence or upwelling in the direction of surface current vectors, and the greater displacement of higher levels relative to lower ones, have been described by Sette (1955), King (1958), Murphy and Shomura (1958), Beklemishev and Pasternak (1960), Vinogradov and Voronina (1962), Blackburn (1962), Wickett (1967) and Longhurst (1967). Of the ACENTO cruises, only during ACENTO 4 was there sufficient variation in the distributions of properties and features to reveal such geographic displacement.

There were two centers of enrichment in the Panama Bight during ACENTO 4, one at the mouth of the Gulf of Panama and one near the center of the Bight (Figs. 21, 40, 41). Figure 56 shows the positions of minima in mixed layer depth and surface temperature and maxima in surface salinity, $\text{NO}_3\text{-N}$ at 5 m,¹³ surface chlorophyll a , phaeo-pigments in the water column and zooplankton volumes. In each area cold, high-salinity water rich in phytoplankton, as indicated by chlorophyll a , is located to the west of the positions of shallowest mixed layer and maximum micronutrient concentrations, as indicated by $\text{NO}_3\text{-N}$; the phaeo-pigment maximum (probably representing herbivore concentrations; see p. 90) is located downstream from the chlorophyll a maximum off Cabo Mala, and the zooplankton maximum (probably comprising a considerable proportion of carnivores, since phaeo-pigments are low at this position) is, in turn, located downstream from the phaeo-pigment maximum as previously noted; the relationships of the phaeo-pigment and zooplankton maxima to the high chlorophyll a area at the center of the Bight are not clear.

To examine more realistically the geographic relationships among thermal domes, areas of nutrient enrichment, and areas of high standing crop, selected isopleths were reproduced from Figures 21, 25, 41, and 49, and zooplankton and phaeo-pigment isopleths were constructed (Fig. 58). Again a southwestward progression of the areas within isopleths is evident, from the thermal ridge at the mouth of the Gulf through $\text{NO}_3\text{-N}$,

¹³A depth of 5 m was selected for $\text{NO}_3\text{-N}$ because photosynthesis is assumed to be maximum at about this depth from the following observations: off Baja California (IATTC, unpublished data) light saturation occurred at about 50% I_0 (the intensity of incident radiation) and mean transparency ($D = 18$ m) was similar to that in the Bight ($D = 17\text{-}21$ m); in the ACENTO area 60% I_0 occurred at about 5 m; and I_0 is about the same in both regions (Landsberg *et al.* 1965, Fig. 4). $\text{NO}_3\text{-N}$ concentrations at 5 m (Fig. 41) were estimated by averaging values at 0 m and 10 m. Surface measurements of temperature, salinity and chlorophyll a were used rather than interpolation at 5 m, because of the larger number of observations.

cold water, chlorophyll *a*, and phaeo-pigments to zooplankton; a westward progression from the thermal dome near the center of the Bight to chlorophyll *a* is also evident.

During January-March, a strong southward surface current exists in the western part of the Gulf of Panama and is directed southwestward after leaving the Gulf (Wooster 1959; Bennett 1965; Cochrane 1967; Stevenson, 1970; Figs. 15, 16). A northward subsurface current in the western half of the Gulf flowing along a trough in the bottom topography has been suggested by Sund (*unpublished*) and by Smayda (1966). Certainly the strong southward surface current and the marked upwelling at the head of the Gulf in February and March (Fleming 1940; Schaefer, Bishop and Howard 1958; Forsbergh 1963) imply the existence of a compensatory northward subsurface current. Stevenson (1970) found a northeastward subsurface current north of Malpelo Island during ACENTO 2 and 3, and from considerations of temperature, salinity and dissolved oxygen concentrations, concluded that it was derived from the Equatorial Countercurrent. It is not inconceivable that a portion, at least, of this current should flow into the Gulf of Panama beneath the southwestern outflow.

Vinogradov and Voronina (1962) found that the meridional displacement of the maximum concentration of carnivorous copepods, such as *Euchaeta*, relative to that of the herbivorous copepods was 60-160 miles requiring about 55-65 days; they also found that "the distance between the southern boundary of the region rich in mesoplankton and the corresponding boundary of the region of macroplankton is 150-540 miles" requiring about 63-88 days. During ACENTO 4, the displacement of 110 miles between maximum phytoplankton crop, as indicated by chlorophyll *a*, and maximum herbivore concentration, as indicated by phaeo-pigments, would, at a velocity of 1 knot (0.5 m/sec; Fig. 15), require only 4-5 days, and the displacement of 70 miles between maximum herbivore concentration and maximum total zooplankton would require only 3-4 days. This is obviously not sufficient time for the development of large standing crops of the higher trophic levels.

The above-mentioned hypothetical northeastward subsurface current flowing below the southwestward surface current and having a lower velocity might explain the apparent paradox in view of Hardy's (1958) hypothesis concerning the advantages of periodic vertical migration to zooplankton organisms. During the night, while in surface waters, the zooplankton would be transported southwestward but during the day, while in deeper waters, the zooplankton would be transported northeastward with the net result of keeping the herbivores near the source of phytoplankton production, and keeping the carnivores near the source of maximum herbivore production for a longer period of time. A similar situation is, in fact, described by Hardy (1958):¹⁴

¹⁴From *The Open Sea* by Sir Alistair Hardy, Copyright 1958, by permission of the Collins Clear-Type Press.

"In the Antarctic . . . there is the cold surface-current flowing away from the melting ice of the polar ice-cap. This cold current extends down almost to 100 meters, and below it is a warmer current of water flowing in the opposite direction—towards the pole—to take its place. Some of the antarctic euphausiids, such as *Euphausia frigida* and *E. triacantha*, maintain their geographical position by making a vertical migration of some 200 meters every day; they spend the night at the surface travelling north and come back during the day by travelling south in the reverse current down below."

If the zooplankton spends roughly an equal amount of time in each current, the expected higher velocities of the surface current relative to those of the subsurface current would explain the southwestward progression of maxima in zooplankton concentrations. The small net daily southwestward progression would permit sufficient time, perhaps around 60 days as suggested by the data of Vinogradov and Voronina (1962), for the growth necessary to reach such concentrations.

Vertical distributions of properties and features

The horizontal distributions of properties and features show three areas in the Panama Bight where large seasonal changes occur and where vertical distributions are therefore of particular interest: the first, at the location of the seasonal thermal dome at the center of the Bight, represented by distributions at 5°N, 79°W; the second, along the Bight's eastern shore where the effects of fresh-water runoff are greatest, represented by distributions at 5°N, 77°35'W; and the third, a center of seasonal wind-driven upwelling at the head of the Gulf of Panama (Sund, *unpublished*; Smayda 1966), represented by distributions at 8°30'N, 79°25'W. The seasonal distributions of temperature, salinity, σ_t , dissolved oxygen, $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{SiO}_4\text{-Si}$ at these locations are shown in Figures 66-68 (note the different scale for salinity and σ_t at 5°N, 77°35'W required by the low values near the surface). To estimate the net seasonal changes in the northern part of the Panama Bight, mean vertical distributions of the above-mentioned properties, with the addition of $\text{NO}_2\text{-N}$, were computed from values at standard depths at all stations in the ACENTO area having maximum depths of sampling ≥ 100 m (Table 20; Fig. 69). The distributions of $\text{NO}_2\text{-N}$ at the selected stations are not shown because the primary maximum associated with the thermocline (Brandhorst 1959; Wooster, Chow and Barrett 1965) may be expected to have been frequently missed owing to the wide spacing of the Nansen bottles; mean distributions of $\text{NO}_2\text{-N}$ for the ACENTO area are shown, however, because the maxima revealed are believed to represent the approximate depths and relative magnitudes of the true primary maxima.

At 5°N, 79°W

At 5°N, 79°W (Fig. 66), at the location of the seasonal thermal dome, the mixed layer deepened from 20 m to 42 m and the thermocline gradient increased from ACENTO 1 to ACENTO 3; by ACENTO 4, temperatures between 10 m and 50 m had greatly decreased, a thermocline with a large gradient had reached the surface, and its lower boundary was near 10 m.

From ACENTO 1 to ACENTO 3, salinities in the upper 50 m had decreased (owing to dilution by rainfall and runoff) and the halocline had deepened but its gradient remained the same; by ACENTO 4, salinities in the upper 50 m had increased greatly, and the halocline was found between the surface and 10 m. The distributions of the micronutrient concentrations are closely related to those of σ_t as both are a function of upwelling and as σ_t determines stability which limits the degree of vertical mixing. From ACENTO 3 to 4, micronutrient concentrations between 10 m and 50 m had greatly increased, the greater changes occurring in $\text{NO}_3\text{-N}$ and the lesser in $\text{SiO}_4\text{-Si}$. The distributions of dissolved oxygen are closely and inversely related to those of $\text{PO}_4\text{-P}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$ since the changes in the concentrations of those properties are mediated mainly by the reciprocal biochemical processes of photosynthesis and oxidation (Redfield 1958). The rapid depletion of micronutrients and the increase of dissolved oxygen in the euphotic zone (above the depth of 1% I_0 , Strickland 1965), the extreme low micronutrient levels and the high oxygen levels above the depth of 10% I_0 are all attributed to photosynthesis. Concentrations of $\text{NO}_3\text{-N}$ at the surface remained extremely low ($<0.5 \mu\text{g-at/L}$) during all cruises; during ACENTO 1, the concentration was this low to a depth of about 8 m, during ACENTO 2 and 3 it was this low to a depth of about 40 m, but by ACENTO 4, concentrations had greatly increased between 10 and 50 m.

At 5°N, 77°35'W

At 5°N, 77°35'W (Fig. 67) the vertical distributions of properties below 20 m from ACENTO 1 to ACENTO 3 were similar to those at 5°N, 79°W, 100 nautical miles westward near the center of the temporary thermal dome. During ACENTO 4, the clines in all properties were weaker and deeper than at 5°N, 79°W indicating a greater amount of vertical mixing, or a lesser amount of upwelling, or both, as might be expected at the periphery of a dome. From ACENTO 1 to ACENTO 3, the mixed layer deepened from 36 m to 52 m and the thermocline gradient increased; by ACENTO 4, the mixed layer had shoaled to 16 m. From ACENTO 1 to ACENTO 3, salinities between 10 m and 50 m decreased and the halocline deepened; from ACENTO 2 to ACENTO 3, the surface salinity decreased by 7‰ to 21.5‰ owing to maximal runoff from the Ríos Baudó and San Juan at this time (Table 10), resulting in an extremely sharp secondary halocline between the surface and 10 m. The distributions in the upper 20 m of the micronutrients relative to salinity suggest that the runoff is low in $\text{PO}_4\text{-P}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$ and high in $\text{SiO}_4\text{-Si}$ as previously indicated by the maps of these properties at the surface (Figs. 28-33). Below 20 m, the inter-relationships of the micronutrients, dissolved oxygen and σ_t are similar to those described at 5°N, 79°W. During all cruises the transparency was extremely low ($D = 8\text{-}13 \text{ m}$), probably owing to silt and detritus in the fresh-water runoff, so that 1% I_0 and 10% I_0 were well above the clines determined by photosynthetic activity. This indicates that their dis-

tributions must have been determined where the euphotic zone was about twice as deep as at this station, probably upstream in the Colombia Current but outside the influence of runoff.

At 8°30'N, 79°25'W

At 8°30'N, 79°25'W (Fig. 68), at the head of the Gulf of Panama, the seasonal distributions of properties in the upper 35 m are similar to those at 5°N, 79°35'W near the Colombian coast due, in part, to the effects of rainfall and fresh-water runoff. The depth of the mixed layer had increased from about 25 m during ACENTO 1 and ACENTO 2 to 40 m during ACENTO 3; by ACENTO 4, it had decreased to about 6 m with the thermocline's ascent of about 39 m (Table 21). Due to increased rainfall and fresh-water runoff from May to December (Tables 4, 10; Figs. 10, 12), salinities decreased in the upper 10 m from ACENTO 1 to ACENTO 2, and in the upper 40 m from ACENTO 2 to ACENTO 3; during ACENTO 1, the halocline was weak, by ACENTO 2 it was moderately developed, and by ACENTO 3 it was well developed with a gradient of 6‰ between 20 m and 60 m; by ACENTO 4, the salinity distribution approximated that of ACENTO 1, having greatly increased in the upper 50 m with the weakening of the halocline. The gradient in the pycnocline, being mainly determined by the large fluctuations in surface salinity, was least during ACENTO 1 and 4 and greatest during ACENTO 2 and 3.

During ACENTO 1-3, concentrations of $\text{PO}_4\text{-P}$ in the upper 35 m were very low ($<0.40 \mu\text{g-at/L}$) and those of $\text{NO}_3\text{-N}$ were very low or undetectable ($0.0\text{-}0.5 \mu\text{g-at/L}$); by ACENTO 4, however, concentrations between 10 m and 40 m had greatly increased. Concentrations of $\text{SiO}_4\text{-Si}$ in the upper 10 m were maximal during ACENTO 3 when dilution of the surface waters by rainfall and runoff was maximal. With the exception of the effects of heavy runoff during ACENTO 2 and 3, the relationships of the micronutrients, dissolved oxygen and σ_t are similar to those at the other two locations. The distributions of dissolved oxygen in the upper 50 m during ACENTO 1-3 were similar, with values around 4.7 ml/L ($\sim 105\%$ saturation) in the upper 35 m; by ACENTO 4, the zone of high gradients had ascended about 30 m, and the surface concentration had reached 5.74 ml/L (123% saturation), the latter probably as a result of increased photosynthesis (Table 24; Fig. 59).

Comparison of the vertical distributions of dissolved oxygen and micronutrients at 8°30'N, 79°25'W (Fig. 68) with average distributions for the Panama Bight (Fig. 69) reveals that concentrations of dissolved oxygen were much smaller, and that those of the micronutrients were much greater at the deeper sampling depths at 8°30'N, 79°25'W than were average concentrations for the Bight at the same depths. Comparison of values at the maximum depths of sampling at 8°30'N, 79°25'W with values at similar depths at stations farther to the south (Table 18) reveals gradients of increasing concentrations of dissolved oxygen and decreasing concentrations of $\text{PO}_4\text{-P}$ and $\text{SiO}_4\text{-Si}$ toward the north during ACENTO

1-3; a gradient in $\text{NO}_3\text{-N}$ was found only during ACENTO 1. Due to rough weather, the intermediate stations during ACENTO 4 were not sampled, but comparison of values at Stations 51 and 54 suggest that such gradients were poorly developed at this time.

The apparent decrease in dissolved oxygen and increase in $\text{PO}_4\text{-P}$ concentrations with proximity to the bottom (Z, Table 18) during ACENTO 1-3, suggests that $\text{PO}_4\text{-P}$ must be supplied to the lower part of the water column, perhaps through regeneration by bacterial decomposition of detritus accumulated on the bottom of the Gulf of Panama. The fact that there are sufficient quantities of diatoms (both alive and dead) and detritus on the bottom of the shallower parts (≤ 5 fathom) of the Gulf of Panama to provide a considerable proportion of the food of the adult anchoveta (Bayliff 1963a) which constitute a large species mass (Table 38) suggests that the bottom in adjacent deeper water may also be rich in organic material, from which sufficient amounts of $\text{PO}_4\text{-P}$ may be regenerated to affect concentrations at the depths in question (48-69 m).

Solution of $\text{SiO}_4\text{-Si}$ from quartz in bottom sediments or from frustules of dead diatoms (Armstrong 1965) accumulated on the bottom may contribute to the relatively high concentrations of this micronutrient in near-bottom waters at the head of the Gulf of Panama during ACENTO 1-3. Smayda's (1963) finding that diatoms are by far the principal class of phytoplankton in the Gulf of Panama supports the suggestion that the high $\text{SiO}_4\text{-Si}$ concentrations in nearbottom waters are a result of solution from diatom frustules.

Smayda (1966) observed that concentrations of $\text{PO}_4\text{-P}$ near the bottom at the fixed station ($8^\circ 45'\text{N}$, $79^\circ 23'\text{W}$) in the Gulf of Panama were considerably higher than those of the presumed sources of upwelled water in the Panama Bight and suggested that "phosphate may be released into the water column from the interstitial water of the bottom sediments through scouring and roiling during the incursion of the upwelled watermass."

Comparison of concentrations of dissolved oxygen and micronutrients at 68 m at ACENTO 3, Station 36 at the mouth of the Gulf of Panama with those 3 months later at 48 m at ACENTO 4, Station 54 at the head of the Gulf (Table 18) reveals no significant differences. Assuming that Smayda's (1966, Fig. 15) hypothesized northward movements of subsurface water during the upwelling season are correct, and that the water mass at 68 m at the mouth of the Gulf during ACENTO 3 was the same as that found at 48 m at the head of the Gulf during ACENTO 4, the similar concentrations of $\text{PO}_4\text{-P}$ at the two stations indicates that little $\text{PO}_4\text{-P}$ was gained by contact with the bottom sediments, contrary to Smayda's suggestion. In fact, the $\text{PO}_4\text{-P}$ level at $8^\circ 30'\text{N}$, $79^\circ 25'\text{W}$ at the maximum depth of sampling was lower during ACENTO 4, in the middle of the upwelling season, than during ACENTO 1-3, during the rainy season (a situation opposite to that described by Smayda at the fixed station); possible explanations are that the incoming water was moving too fast to

accumulate much $\text{PO}_4\text{-P}$, and that the rate of regeneration was slower in the colder upwelled waters.

Examination of the biweekly data presented by Forsbergh (1963, Appendix B) for the fixed station at $8^\circ 45'$, $79^\circ 23' \text{W}$ reveals extreme variations of dissolved oxygen and $\text{PO}_4\text{-P}$ at the maximum depth of sampling (roughly 5 m from the bottom); means and ranges are presented in Table 19. The most obvious explanation for these extreme ranges is that they are probably the effect of near-bottom tidal currents sweeping different water masses back and forth over the same spot. In the light of these observations, any positive conclusions concerning concentrations of dissolved oxygen and micronutrients near the bottom of the shallower parts of the Gulf of Panama must be delayed until a thorough survey is made, taking the effects of tidal and net currents into consideration.

The principal seasonal changes in oceanographic conditions common to these 3 selected locations are summarized as follows: from ACENTO 1 to ACENTO 3, the depth of the mixed layer increased from 20-35 m to 40-50 m, stability increased, gradients in the clines of all properties increased, and concentrations of $\text{PO}_4\text{-P}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$ were extremely low in the upper 40 m, all of which suggests that the rate of primary production must have been very low; from ACENTO 3 to ACENTO 4, the depth of the mixed layer decreased to 0-16 m, stability decreased, clines of all properties ascended 25-50 m, and the zone of low concentrations of $\text{PO}_4\text{-P}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$ was reduced to the upper 20 m, all of which indicates upwelling and a probable large increase in primary production.

Mean distributions in the ACENTO area

Examination of the maps showing the depths of the mixed layer and of surface properties (Figs. 20, 21, 24-33) suggests that the trends in the seasonal changes observed at the 3 selected stations are common to the entire Panama Bight. Therefore, to obtain a simplified picture of average conditions in the Panama Bight, curves were drawn based upon mean values of properties at standard depths from all stations in the ACENTO area with sampling depths ≥ 100 m (Table 20; Fig. 69). Because the clines of the various properties varied in depth from station to station the gradients shown, based upon mean values, are much smaller than actually existed at most stations. These gradients should be disregarded since only the relative distributions of the clines are of interest.

The vertical distributions representing average conditions for the ACENTO area are seen to be very similar to those described at the three selected locations. From ACENTO 1 to ACENTO 3 the clines of temperature, micronutrients and dissolved oxygen remained at a constant depth with the gradients increasing slightly; the halocline and pycnocline descended considerably, owing to dilution of the upper layer by rainfall and runoff, but the gradients remained constant and concentration of micronutrients were very low in the upper 30 m. From ACENTO 3 to ACENTO 4 the depth of the mixed layer decreased to about 10 m, the clines of all

properties measured ascended 20-30 m, and the zone low in micronutrients was reduced to the upper 10 m.

Summary of seasonal variations

The variations of properties and features in the northern part of the Panama Bight (ACENTO area, Fig. 5) for the months of the ACENTO cruises are summarized in Table 22. These variations are considered to be seasonal since they are assumed to form part of the annual cycle in evidence at the fixed station at 8°45'N, 79°23'W in the Gulf of Panama (see section following). In general, the greatest changes occurred between ACENTO 3 and ACENTO 4 reflecting the effects of the southward movement of the ITCZ (Fig. 3). At the Canal Zone northerly wind-stress index increased four-fold and incident radiation doubled between November and February. Upwelling in the Gulf in February is indicated by low sea-level and low surface temperatures at Balboa, C.Z. (Schaefer, Bishop and Howard 1958).

Mean temperature at 20 m was constant from May-June to November but had decreased 4°C by February-March, reflecting the marked upwelling at this time; the effects of upwelling on mean surface temperature were apparently obscured by the heating of the surface layer due to the high values of total heat received during January-April, causing the temperature to increase from November to February-March and to reach a maximum in May-June. Mean salinity at both the surface and at 20 m decreased steadily from May-June to November owing to the heavy rainfall and runoff into the northern part of the Bight during this period; by February-March, upwelling and decreased rainfall and runoff had caused the mean salinities to increase by 2.5‰. Mean mixed layer depth increased from May-June to November, but by February-March upwelling had caused it to decrease by 22 m. From the following table it is evident that the seasonal trend of mixed layer depth in the Panama Bight during the ACENTO period was similar to that indicated by isopleths in the maps of Wyrski (1964, Figs. 29-40) listed in the left-hand column:

	Mixed layer depth (m)	
	Panama Bight	Mean for ACENTO area
January	30	18
February	20	
March	10	
April	10-20	27
May	20	
June	20	
July	20-30	36
August	20-30	
September	30	
October	30	40
November	30, 40	
December	30, 40	

The mean depth of the euphotic zone varied little, ranging from 53 m in August to 44 m in February-March. As a result of upwelling mean $\text{PO}_4\text{-P}$ concentrations increased three-fold at the surface and doubled in the euphotic zone and mean $\text{NO}_3\text{-N}$ concentrations increased forty-fold at the surface and three-fold in the euphotic zone between November and February-March. In spite of the large amounts of $\text{SiO}_4\text{-Si}$ supplied to the surface layers by runoff between May and November, the effect of upwelling was evident in the occurrence of maximum mean values of $\text{SiO}_4\text{-Si}$ concentrations in February-March. Median surface chlorophyll *a* concentrations and estimated primary production rate doubled in February-March relative to the other seasons, mainly as a result of the enrichment of the euphotic zone by micronutrients. Median zooplankton biomass doubled between November and February-March and increased another 50% by May-June in response to the increased phytoplankton production in February-March. Of the months most closely corresponding to the periods of the ACENTO cruises, mean values of CPUE of yellowfin and skipjack by baitboats were lowest in November and greatest in May when zooplankton biomass and probably tuna food were also maximal.

The ACENTO area and the fixed station at 8°45'N, 79°23'W

To establish average seasonal values of some climatological and oceanographic properties at the head of the Gulf of Panama, means or medians of properties were determined for each month for the combined years of the survey conducted by the Commission from November 1954 to June 1959 at the fixed station at 8°45'N, 79°23'W (Schaefer, Bishop and Howard 1958; Forsbergh 1963; Smayda 1963, 1965, 1966). Monthly means of northerly (NE, N, NW) wind velocity and sea level at Balboa, C.Z. were calculated for the same period from Tables 11 and 12.

For purposes of analysis, Wooster (1959) has taken the sum of total miles of winds from the north and northwest for February and March, divided it by the number of hours in the 2-month period, and squared the product to obtain the "wind-stress index" since, as he notes:

"The force of friction of the wind on the sea surface, the wind stress, is proportional to the square of the speed of the wind relative to the water."

In the present analysis a slightly different index is used: the sum of all northerly winds for each month was divided by the number of hours in each month to obtain mean northerly wind velocity (m.p.h.) which, when squared, is the monthly wind-stress index.

Sampling depths for analysis of properties at the fixed station were selected for the following reasons. The 20 m depth was selected for temperature, salinity and $\text{PO}_4\text{-P}$ because: (i) shallower depths are more affected by events at the air-sea interface such as changes caused by incident radiation, evaporation, rainfall and runoff; (ii) it was the deepest depth which coincided with a standard depth during the ACENTO cruises; and (iii) it is close to the mean compensation depth of 23 m at the fixed station (Forsbergh 1963) where the net production of phytoplankton is zero and

the effect of the uptake of $\text{PO}_4\text{-P}$ by the phytoplankton is therefore minimal. The 10 m depth was selected for carbon fixation because the number of observations was far greater than at any other depth; and 10 m was selected for chlorophyll *a* to permit comparison with carbon fixation.

Because the variability within months was quite different for different properties, and the number of observations in all months are small, the various properties were treated differently in order to obtain monthly values of central tendency; the objective was to eliminate short-term variations and obtain smooth annual curves considered to be representative for an average year. The properties were divided into three classes according to variability: conservative, semi-conservative and non-conservative. Temperature and salinity were designated as conservative properties and the monthly means ($\bar{x}$) were accepted as representative. $\text{PO}_4\text{-P}$ was designated as a semi-conservative property; because the monthly means were not considered representative, the moving average of 3 months—the 3-month running mean (3-mrm) of the monthly means—was accepted as representative for the middle month. Biological properties such as carbon fixation, chlorophyll *a*, and zooplankton were designated as non-conservative but since means are biased by the extreme values frequently found among those properties, median values for each month were selected instead; the median values, however, did not result in a smooth annual curve considered to represent the average, so the 3-month running means were computed from the medians and accepted as representative for the middle month. Similarly, 3-month running means were computed from the monthly means of diatom concentration presented by Smayda (1966, Table 61). The accepted measures of central tendency—monthly means, medians and 3-month running means—of some of the properties measured at Balboa, C.Z. and at the fixed station are given in Table 23 and Figure 72.

For the comparison of properties at the fixed station and in the ACENTO area, it is assumed that seasonal variations at the times of the ACENTO cruises were those of an average year (p. 83). For each cruise, measures of central tendency of various properties at certain depths at most stations in the ACENTO area were selected for comparison with those at the fixed station at the corresponding time of the year. The standard depth of 20 m was selected for mean values of temperature, salinity and phosphate from all stations because it was the deepest standard depth corresponding to a sampling depth at the fixed station.

Median values of carbon fixation by surface phytoplankton in the ACENTO area were not considered to be reliable indices of water-column productivity because the sampling positions were different on each cruise, depending on the ship's position at dawn or mid-day, and because of light inhibition, *i.e.*, the inhibition of photosynthesis by high intensities of illumination to which surface phytoplankton is subject. Instead, the expression of Ryther and Yentsch (1957) for the estimation of production from incident radiation, transparency, and chlorophyll was used, with the modi-

fication that an assimilation ratio of 8.4 mgC/hr mg Chl *a* (Forsbergh 1963 derived a median ratio of 8.4 from various tropical data; Curl and Small 1965 obtained a mean ratio of 8.6 at light saturation 25 miles off the Oregon coast) was substituted for their ratio of 3.7 resulting in the expression

$$P = \frac{R}{k} \times \text{Chl } a \times 8.4 \quad (6)$$

where

P = mg carbon/m²day,

R = relative photosynthesis/m²day (from Ryther and Yentsch 1957, Fig 1),

k = extinction coefficient, and

Chl *a* = mg chlorophyll *a*/m².

Incident radiation data are necessary for the estimation of R , but no such measurements were made on the ACENTO cruises and the scattered measurements occasionally made by oceanographic vessels in the area are too few to establish mean expected values during the months of the ACENTO cruises. Incident radiation was, however, measured at five stations consecutively in the Canal Zone's Pacific watershed from January 1955 to February 1967 and the mean monthly values are presented in Table 2; the expected mean monthly radiation for a typical year was estimated by averaging values for all years of record (Table 2; Fig. 11). The mean annual radiation is 417 ly/day, equivalent to 152 Kcal/cm²year. Landsberg *et al.* (1965, Map 4) show the world distribution of incident radiation based on actual measurements and cloud cover over the land, and on cloud cover only over the sea; the Isthmus of Panama and all but the southernmost part of the ACENTO area lie between the 160 Kcal/cm²year isopleth to the north and the 140 Kcal/cm²year isopleth to the south. Thus the mean annual radiation in the ACENTO area is likely to be only slightly lower than that in the Canal Zone's Pacific watershed and, because the ACENTO area lies north of the mean position of the ITCZ, it is subject to a similar climatological regime as that of the Canal Zone. On these bases mean monthly radiation in the Canal Zone's Pacific watershed was used as an estimate of that in the ACENTO area; radiation during the ACENTO cruises was estimated for the middle day of each cruise by interpolation between monthly values of radiation, assumed to occur on the 15th day of each month. The data and the estimates of production are given in Table 24.

Formula (6) according to Ryther and Yentsch (1957) requires that the vertical distribution of phytoplankton be homogeneous. During the first three ACENTO cruises, no subsurface measurements of chlorophyll *a* were made so subsurface concentrations were assumed to be similar to those at the surface. During ACENTO 4 subsurface measurements were made, and median (md) values at various percentages of surface illumination (% I_0) for all stations combined did not differ greatly, as shown below:

% I_0	Chlorophyll a during ACENTO 4	
	md (mg/m ³)	N
100	0.28	28
31-53	0.22	18
11-30	0.33	19
4-10	0.30	20
0.5-3	0.22	26

Although the populations at each station during ACENTO 4 were not homogeneous—chlorophyll a concentration varying widely with depth—the average population over the entire ACENTO area may be regarded as homogeneous for the purpose of estimating the average productivity of the area. On the other hand, reduced stability during ACENTO 4 would have permitted more mixing and, therefore, a more homogeneous population of phytoplankton than during the previous cruises. Values of carbon fixation at the fixed station during the times of the year of the ACENTO cruises were calculated for the water column from values derived from measurements at 10 m (P_{10}) since there were not enough direct measurements of production between the surface and 15 m (P_{0-15}) to permit the estimation of acceptable monthly values. P_{0-15} was correlated with P_{10} ($r = 0.76$, $P < 0.01$, $N = 25$, from data in Forsbergh 1963) and application of Bartlett's (1949) method of fitting a straight line when both variables are subject to error, yielded the following relationship:

$$P_{0-15} = 130 + 11 P_{10} \quad (7)$$

where

P_{0-15} = carbon fixation between the surface and 15 m, in mg/m²day₂₄,
and

P_{10} = carbon fixed at 10 m in mg/m²day₂₄.

Values of P_{0-15} estimated in this way were increased by 10% to compensate for the unmeasured portion of the water column between 15 m and the compensation depth (Forsbergh 1963). The resulting values of water column production (P , Table 25) at the fixed station can then be compared with those estimated for the ACENTO area by the method of Ryther and Yentsch (1957). There was no significant correlation ($r = 0.83$, n.s.; Fig. 74).

For comparison with the ACENTO data, measures of central tendency at the fixed station at the times of the year of the ACENTO cruises were estimated, for the middle day of each cruise, by interpolation between accepted monthly measures of central tendency (Table 23) assumed to occur on the 15th day of each month; the interpolated values are shown in parentheses in Table 25. The following properties at the fixed station and in the ACENTO area were significantly correlated: temperature at 20 m

($r = 0.99$, $P = 0.01$); salinity at 20 m ($r = 0.99$, $P = 0.01$); $\text{PO}_4\text{-P}$ at 20 m ($r = 0.99$, $P = 0.01$); and chlorophyll a concentration ($r = 0.95$, $P = 0.05$). Water column productivity was not significantly correlated ($r = 0.83$ n.s.) and neither was zooplankton concentration ($r = 0.93$ n.s.). Plots of properties at the fixed station and in the ACENTO area are shown in Figure 74.

In conclusion, it appears that there is a similar seasonal variation in some of the physical, chemical and biological properties at the fixed station at the head of the Gulf of Panama and in the ACENTO area covering most of the northern half of the Panama Bight, since four out of six properties analyzed were positively and significantly correlated (temperature, salinity, $\text{PO}_4\text{-P}$, and chlorophyll a), and the remaining two were not significantly correlated (carbon fixation and zooplankton). Variations at the fixed station are therefore assumed to reflect variations occurring in the north half of the Panama Bight.

Examination of monthly estimates of variables at the fixed station (Table 23, Fig. 72) reveals some apparent relationships: the fertility of the euphotic zone (represented by $\text{PO}_4\text{-P}$ at 20 m) appears to respond closely to upwelling (represented by a decrease in sea level; note reversed scale) produced by northerly winds; the phytoplankton (represented by carbon fixation, chlorophyll a and diatom biomass) appears to respond closely to increased fertility. These energy levels and trophic levels, from wind to phytoplankton, are maximal in February or March and minimal between June and October; the zooplankton, however, reaches a peak abundance in May. There is evidently a 2- or 3-month lag period of the zooplankton maximum relative to the phytoplankton maximum, which may be explained as the period required for the zooplankton to reproduce and grow in response to the increased food supply.

Coefficients of correlation (r) and determination (r^2) for monthly estimates of variables at the fixed station are given in Table 26 and the best correlated relationships are illustrated in Figure 73. All of the best correlated relationships from wind to zooplankton, allowing lag periods of zero to 3 months, were highly significant ($P \leq 0.01$): for $\text{PO}_4\text{-P}$ and northerly wind-stress index, $r = 0.96$; for carbon fixed and $\text{PO}_4\text{-P}$, $r = 0.92$; for chlorophyll a and carbon fixed, $r = 0.97$; for diatom concentration and carbon fixed, $r = 0.92$; for zooplankton and chlorophyll a , $r = 0.90$, allowing a 2-month lag period; and for zooplankton and diatom concentration, $r = 0.88$, allowing a 3-month lag period.

Such relationships, however, are not to be expected from tests of individual observations, or of averages for individual months. Smayda (1966, Table 67, Fig. 66) did show, however, that the mean biomass of diatoms in individual months at the fixed station was significantly correlated to the "3-week winds." For the biomasses of zooplankton and phytoplankton at the fixed station, Smayda's Table 80 shows only one significant correlation at $P \leq 0.05$ and nine correlations at $P \leq 0.10$ for 72 ways of dividing and lagging the data.

Estimates of upwelling

The amount of upwelling taking place in the period between ACENTO 3 and ACENTO 4 may be estimated from the ascent of thermoclines and haloclines measured at regular intervals throughout the clines. The results are presented in Table 21: about 38 m of water were upwelled at 8°30'N, 79°25'W at the head of the Gulf of Panama; about 50 m were upwelled at 5°N, 79°W near the center of the thermal dome; and an average of about 27 m were upwelled in the ACENTO area. In the previous section it was concluded that the patterns of the seasonal fluctuations of oceanographic properties in the Panama Bight were similar to those measured in the Gulf of Panama where upwelling takes place mainly during January-April (Schaefer, Bishop and Howard 1958; Forsbergh 1963). The same period of upwelling is assumed, therefore, for the Panama Bight and estimates of upwelling rates are presented in Table 27. At 8°30'N, 79°25'W, the upwelling rate during January-April was estimated to be 0.40 m/day, compared to 0.60 m/day estimated by Forsbergh (1963) at the fixed station 15 miles to the north and by Fleming (1940) for the Panama Bight; these figures, however, are considered to be in agreement, owing to the crudity of the method used in the present analysis, particularly since the estimate is likely to be minimal because of the heating and dilution of the surface layer. At 5°N, 79°W, near the center of the thermal dome, the upwelling rate during January-April was estimated to be 0.52 m/day; and for the Panama Bight a mean rate of 0.30 m/day was estimated. Stevenson (1970), from estimates of geostrophic divergence and wind-stress gradients during ACENTO 4, obtained an upwelling rate of 45×10^{-4} cm/sec, or 3.9 m/day, in the central and northeastern part of the Bight. This is about 10 times the values obtained from the ascent of thermoclines and haloclines but this is not surprising considering that Stevenson's estimate was based on measurements over a 5-day period and the ones herein are based on the net differences over a 3-month period and thus conceal the magnitude of short-term variations.

The relatively shallow mixed layer found at the southwest of the ACENTO area during ACENTO 1 and 3 (Figs. 20, 21) indicates the presence of a weak thermal dome or part of a thermal ridge, expected from the patterns of cyclonic circulation described by Stevenson (1970), which implies some degree of upwelling. The fact that no effects of upwelling, such as cold water, were evident at the surface during this period (Figs. 24, 25) suggests, as Wyrski (1964b) has assumed for the Costa Rica dome, that the surface waters were in thermal balance, the colder upwelled water being heated by radiation during its ascent to the surface.

The maximum rate of upwelling allowing the maintenance of the thermal balance was estimated by the method of Wyrski (1964b) according to his Equation (3):

$$w(T_s - T_b) = \frac{Q}{\rho C} \quad (8)$$

where

- w = the rate of upwelling in cm/day,
- T_m = the temperature of the mixed layer in °C, in this case 27.5°C, the mean of average temperatures in the ACENTO area at 10 m during ACENTO 1-3, from Table 25.
- T_D = the temperature of the ascending water in °C, in this case 14.5°C, the means of average temperatures in the ACENTO area at 150 m, during ACENTO 1-3, from Table 25.
- Q = the total heat exchange (described by Wooster and Sievers *unpublished* as the "total heat received or lost by the ocean at the surface), in this case 65 ly/day, the mean of values for May-December in the Panama Bight, from Wyrski (1966a, Figs. 39-50),
- ρ = the density of sea water, assumed to be 1.025, and
- C = the specific heat of sea water, assumed to be 1 cal/cm³ °C.

The standard depth of 150 m was selected as the source of ascending water because Wyrski (1964b) assumed that at the Costa Rica Dome, the source was located between 75 m and 200 m and, owing to lack of evidence to the contrary, it was also assumed to be located within this range in the Panama Bight. The maximum rate of upwelling for the period May-December, estimated from this equation, and here assumed to be the average rate for the period, was 0.049 m/day, about one sixth that estimated for the period January-April. The total amount of upwelling, calculated from these two rates, is estimated to be 48 m/year; for comparison, estimates from other areas in the eastern tropical Pacific are presented in Table 27.

Primary production estimated from micronutrient depletion

Primary production in the Panama Bight may be estimated from the depletion of micronutrients by use of the following equation, modified from Wyrski (1964b).

$$\Delta M = w(M_D - M_m) \quad (9)$$

where

- ΔM = the loss of micronutrients in the water column in $\mu\text{g-at/m}^2\text{day}$,
- w = the rate of upwelling in m/day from Table 27,
- M_m = the concentration of micronutrients in the mixed layer in $\mu\text{g-at/m}^3$, and
- M_D = the concentration of micronutrients in the ascending water in $\mu\text{g-at/m}^3$.

M_m and M_D were obtained from mean values for the ACENTO area at 10 m and 150 m respectively, for $\text{PO}_4\text{-P}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$ (Table 20); vertical distributions just before the upwelling season were assumed to be identical with those during ACENTO 3 so data from this cruise were used to derive ΔM for January-April; values for M_m and M_D for May-December were obtained by averaging the mean values for ACENTO 1-3.

The depletion of $\text{PO}_4\text{-P}$ during January-April was thus calculated to be $530 \mu\text{g-at/m}^2\text{day}$ equivalent to a production of $0.65 \text{ gC/m}^2\text{day}$, assuming a C:P ratio of 40:1 for phytoplankton (Strickland 1960). $\text{NO}_3\text{-N}$ depletion for the same period was calculated to be $7400 \mu\text{g-at/m}^2\text{day}$ equivalent to a production of $0.62 \text{ gC/m}^2\text{day}$, assuming a C:N ratio of 6:1 (Strickland 1960). Similarly, during May-December $\text{PO}_4\text{-P}$ depletion was $84 \mu\text{g-at/m}^2\text{day}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$ depletion was $1200 \mu\text{g-at/m}^2\text{day}$, both equivalent to $0.10 \text{ gC/m}^2\text{day}$. For January-April, production values estimated from micronutrient depletion agree well with the value of $0.55 \text{ gC/m}^2\text{day}$ estimated for chlorophyll, radiation and transparency by the method of Ryther and Yentsch (1957). For May-December, however, production values estimated from micronutrient depletion are only about one third of that estimated from chlorophyll, radiation and transparency (Table 28). A similar discrepancy was observed in the Gulf of Cariaco, Venezuela (Curl 1960, Table 2) where production estimated from $\text{PO}_4\text{-P}$ depletion (Richards 1960, $0.14 \text{ gC/m}^2\text{day}$) was one third that estimated by the radiocarbon method ($0.48 \text{ gC/m}^2\text{day}$) and one tenth that estimated from chlorophyll, radiation and transparency ($1.40 \text{ gC/m}^2\text{day}$).

On EASTROPAC 77, the mean production rate measured by the radiocarbon method at four stations in the Panama Bight during January-February 1968 was $0.90 \text{ gC/m}^2\text{day}$ (p. 90, Table 28). That this value exceeds the estimates for ACENTO 4 by about 50% may, perhaps, be explained by the apparent stronger upwelling in 1968, as indicated by lower surface temperatures (Fig. 64).

Discussing phytoplankton production over deep water in stratified seas, Anderson and Banse (1963) state: "After the nutrient concentration is lowered, the rate of production will depend primarily on the rate of replenishment of nutrients but not necessarily on the amount found by direct analysis." They mention that in the Gulf of Maine 25% of the $\text{PO}_4\text{-P}$ was supplied by *in situ* regeneration (Ketchum 1947), and in the North Sea the proportion was 18% (Steele 1957). In oligotrophic tropical regions such as the Sargasso Sea, however, most of the micronutrients required for photosynthesis are believed to be supplied by regeneration above the deep permanent thermocline (Riley 1957; Anderson and Banse 1963). A portion of the required micronutrients not measured by the depletion method may be contributed to the surface layers by rapid regeneration, by rainfall and by runoff.

High concentrations of organic carbon, $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$, and $\text{NO}_2\text{-N}$ measured at the surface may be attributed, in part, to regeneration by the bacterial decomposition of organic matter accumulated there (Cooper 1937; Goering and Menzel 1965; Goering and Wallen 1967; Williams 1967). Jarvis (1967), using measurements of surface tension and potential, found greater concentrations of "surface-active material" at the surface in the Bay of Panama than below the surface. In the ACENTO area, mean concentrations of $\text{NO}_3\text{-N}$ were two to four times greater at the surface than

at 10 m during ACENTO 1-3, and those of $\text{NH}_3\text{-N}$ were 56% greater during ACENTO 4; no significant differences were observed for $\text{PO}_4\text{-P}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$ (Table 20).

Considerable amounts of micronutrients, particularly nitrogen, may be supplied by tropical rainfall (Deacon 1933; Ingam 1950; Weinmann 1955; Junge 1963; Menzel and Spaeth 1962; Goering and Menzel 1965; Vaccaro 1965; Williams 1967). Smayda (1966), from tropical data in the literature, assumed mean values of 0.47, 1.70 and 5.0 $\mu\text{g-at/L}$ for $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{NH}_3\text{-N}$, respectively, in rain water falling in the Gulf of Panama, and a mean $\text{PO}_4\text{-P}$ content of 0.65 $\mu\text{g-at/L}$ for runoff water. Maps of $\text{PO}_4\text{-P}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$ at the surface (Figs. 28-31) suggest, however, that runoff into the Panama Bight is very low in these micronutrients, much lower than Smayda's estimates for the Gulf. For the period May-December, based on the assumption of no upwelling and Forsbergh's (1963) production estimate of 0.37 $\text{gC/m}^2\text{day}$ from radiocarbon experiments, Smayda (1966) calculated that only about 10% of the $\text{PO}_4\text{-P}$ and inorganic nitrogen required for photosynthesis in the Gulf was supplied by rainfall and runoff, and concluded that "regeneration within the water column must provide the bulk of phosphate and nitrate requirements during the rainy season."

The difference between the estimate of production from the depletion of micronutrients (0.10 $\text{gC/m}^2\text{day}$) and the estimate from chlorophyll, radiation and transparency (0.29 $\text{gC/m}^2\text{day}$) during May-December in the ACENTO area is attributed, therefore, mainly to regeneration, with a small fraction to rainfall. Thus during May-December in the Panama Bight about one third of the micronutrients required for photosynthesis appears to be supplied by upwelling and about two thirds by *in situ* regeneration. During the *Galathea* Expedition the mean production rate measured by the radiocarbon method at three stations in the Panama Bight in May 1952 was 0.37 $\text{gC/m}^2\text{day}$, which is not considered significantly different from the 0.29 $\text{gC/m}^2\text{day}$ estimated for May-December for the ACENTO area (Table 28).

Mean production rates at the fixed station at $8^\circ45'\text{N}$, $79^\circ23'\text{W}$ are 0.75 $\text{gC/m}^2\text{day}$ during January-April and 0.37 $\text{gC/m}^2\text{day}$ during May-December (Forsbergh 1963) which agree fairly well with rates estimated for the ACENTO area. Annual production is 180 gC/m^2 at the fixed station compared to about 140 gC/m^2 in the ACENTO area (Table 28). The mean compensation depth, however, is 33 m at the fixed station compared to 48 m in the ACENTO area. Dividing water-column production by compensation depth yields annual production values of 5.4 gC/m^3 at the fixed station and 2.9 gC/m^3 in the ACENTO area. Thus the annual production per volume of water in the ACENTO area is about half that at the head of the Gulf of Panama even though water-column rates are not very different. This is significant in regard to the energy dynamics of the food chain, since the feeding efficiency of grazing animals depends, to a certain degree, upon the concentration rather than the total amount of phytoplankton in

the water column. Steemann Nielsen and Aabye Jensen (1957-1959) estimated production rates in equatorial divergences to be about 0.2-0.5 gC/m² day, equivalent to 73-180 gC/year, and Guillén and Izaguirre de Rondon (1968) found the mean annual production off Peru in 1964 to be 97 gC/m² between 4°S and 6°S and 162 gC/m² between 6°S and 18°30'S.

Nitrogen:phosphorus ratio

Of the principal micronutrients in the surface waters of the northeastern tropical Pacific, NO₃-N is the most important in limiting the growth of phytoplankton, because it is usually found in very low concentrations (Thomas 1966). In the Panama Bight minimum concentrations of NO₃-N were usually found around 10 m and 20 m, rather than at the surface, owing to accretion at the surface from rainfall and *in situ* regeneration. Because of the low precision of the analysis at small concentrations (± 0.3 μ g-at/L at the 4.5 μ g-at/L level), measured values of NO₃-N listed as 0.0 and 0.1 μ g-at/L may deviate considerably from the true concentration but it may be assumed they indicate that NO₃-N was either absent or present in trace quantities only. Indications that NO₃-N may severely limit production in a good portion of the euphotic zone that most seasons in the Panama Bight are shown below by the percentage of stations where measured concentrations at one or more depths was 0.0 or ≤ 0.1 μ g-at/L:

NO ₃ -N	ACENTO 1	ACENTO 2	ACENTO 3	ACENTO 4
0.0 μ g-at/L	35%	66%	55%	4%
≤ 0.1 μ g-at/L	57%	82%	82%	31%

Only during ACENTO 4 did NO₃-N values greater than 5 μ g-at/L, found by Thomas (1966) to be the rate-limiting concentrations for *Gymnodinium simplex* from the Costa Rica Dome, occur at and above 30 m in most of the Panama Bight (Figs. 36, 37).

Armstrong (1965) has reviewed measurements of N:P and NO₃-N:PO₄-P ratios (by atoms) found in phytoplankton and suspended matter, in sea water, and in uptake by phytoplankton. N:P ratios in phytoplankton are usually taken to be 15:1 or 16:1 but data in Parsons, Stephens, and Strickland (1961) indicate ratios may vary from 5.5:1 to 17.4:1. N:P ratios in suspended matter have been found to vary from 4.7:1 to 26:1 (Armstrong 1965). The NO₃-N:PO₄-P ratio in sea water is usually taken to be 15:1, but has been found to vary from a high of 19:1 to lower ratios in "restricted water or near the surface," sometimes as low as zero; these extreme low ratios are attributed to NO₃-N being depleted sooner than PO₄-P. Ratios of uptake of NO₃-N and PO₄-P by phytoplankton are usually 15:1 or 16:1 but have been found as high as 24:1.

Thomas (1966) showed mean NO₃-N:PO₄-P ratios in the surface waters of the northeastern tropical Pacific to vary between 0.8:1 and 8.0:1; at 15°N 100°W the ratio was 2.6:1 but the ratio of total nitrogen

($\Sigma N = NO_3-N + NO_2-N + NH_4-N$) to PO_4-P was 6.7. Off Peru, mean $NO_3-N:PO_4-P$ ratios were 1.7:1 and 2.4:1, and mean $\Sigma N:PO_4-P$ ratios were 2.4:1 and 3.8:1, in the surface film and at 15-20 m, respectively (computed from data in Williams 1967, Table 3); averaging values at both levels results in a $NO_3-N:PO_4-P$ ratio of 2.0:1 and a $\Sigma N:PO_4-P$ ratio of 3.1:1, which may be expected to approximate ratios in a surface sample taken by bucket. For three species of phytoplankton from the northeastern tropical Pacific, Thomas (1966) found that NO_2-N was a good source of N for one species, and that NH_4-N was for all three; he concluded that NO_3-N , NO_2-N and NH_4-N "taken together, would provide an adequate measure of the total nitrogen available to the phytoplankton," and that in the northeastern tropical Pacific ΣN was a better measure of fertility than NO_3-N alone.

Mean concentrations of micronutrients in the upper 200 m during the ACENTO cruises, and ratios derived therefrom are presented in Table 29. $NO_3-N:PO_4-P$ ratios varied from a low of 0.6:1 at 20 m to a high of 13.6:1 at 150 m, well within the range given by Armstrong (1965); as a result of upwelling, ratios in the upper 30 m were greatest during ACENTO 4, and the minimum occurred at the surface rather than at 10 or 20 m; maximum ratios (12.4:1 - 13.6:1) occurred at 150 and 200 m; the mean of all $NO_3-N:PO_4-P$ ratios between 30 m and 200 m was 14.7:1, close to the classical ratio for sea water of 15:1. During ACENTO 4 the $\Sigma N:PO_4-P$ ratio at the surface was 7.1:1, three times the $NO_3-N:PO_4-P$ ratio of 2.4:1; these ratios are similar to corresponding ones of 6.7:1 and 2.8:1 at 15°N 100°W.

Crude estimates of the uptake of micronutrients by phytoplankton and of the corresponding ratios were made by taking the differences in concentrations between adjacent standard depths as a measure of the uptake under the assumption that the decrease in concentrations with decreasing depth are caused by uptake. The ratios of the differences (Δ) are given in Table 29. The $NO_3-N:PO_4-P$ ratio varied from 7:1 to 19:1, but if the low ratios (7:1 - 11:1) at the head of each column are excluded for being influenced by reduced differences in NO_3-N owing to the addition of N from the surface (p. 107), the ratio varies from 12:1 to 19:1. After excluding the ratio of 7:1 at the head of the column (0 m), the $\Sigma N:PO_4-P$ ratio during ACENTO 4 varied from 12:1 to 16:1, close to the classical uptake ratios of 15:1 or 16:1, and well within the range of 5.5:1 to 17.4:1 for phytoplankton suggested by the work of Parsons, Stephens and Strickland (1961).

Effects of runoff on primary production

The outflow of rivers may affect the primary productivity of the sea by three principal means, the first two of which always reduce it and the third which may reduce it, increase it, or have no effect. These means are: (i) increasing the stability of the surface layers thereby reducing vertical mixing and the redistribution of micronutrients; (ii) reducing the

transparency and thereby the thickness of the euphotic zone; and (iii) changing the concentrations of micronutrients in the euphotic zone (Ryther, Menzel and Corwin 1967). The effects of the outflow of the Ríos Baudó and San Juan and lesser rivers on the productivity of the Panama Bight are compared with those which have been described for some other tropical and subtropical rivers such as the Nile, the Mississippi and the Amazon. The annual outflow into the Panama Bight is estimated at $350 \times 10^9 \text{ m}^3$ (Table 10).

Before the completion of the High Dam at Aswan, the primary production along the southeastern shore of the Mediterranean Sea increased tremendously during the Nile floods when the earthen dams in the Delta were opened each August (Steuer 1935; Liebman 1940; Aleem and Dowidar 1967). Aleem and Dowidar found that in the sea off Alexandria $\text{PO}_4\text{-P}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$ were extremely high and cell counts of diatoms increased by two to four orders of magnitude during the flood. Owing to the eastward-flowing long-shore current, the influence of the Nile is noticeable at least as far as Haifa Bay, 500 km along the coast to the northeast where Liebman measured a salinity decrease of 2‰ accompanied by a five-fold increase in phytoplankton crop from August to September. Riley (1937) found high concentrations of $\text{PO}_4\text{-P}$ and chlorophyll near the mouth of the Mississippi River during the period of high outflow. Thomas and Simmons (1960) found no overall statistical differences in surface production between the Mississippi River, the plume, and adjacent areas of the Gulf of Mexico at any given season; in May, during the period of maximum outflow, micronutrients and surface production were higher in the Gulf than during September-November, but concentrations of phytoplankton were not. Steemann Nielsen and Aabye Jensen (1957-1959) measured very low values of production off the Congo River estuary which they attributed, in part, to the very low transparencies in the outflow. Ryther, Menzel and Corwin (1967) found that the net effect of the Amazon River outflow was to decrease the productivity of the ocean: "the concentrations of nitrate, phosphate, and phytoplankton organisms were lower while the levels of silicate were appreciably higher."

Judging from the maps of surface properties during the ACENTO cruises (Figs. 26-33), the effects of runoff into the Panama Bight appear to be similar in some respects to those of the Amazon on the western tropical Atlantic. This might have been expected since both drainage basins are subject to a similar climate and are composed of lateritic soils (McNeil 1964; Smayda 1966) low in phosphorus and nitrogen and high in SiO_2 ; concentrations of $\text{PO}_4\text{-P}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$ in the waters of the Amazon are, in fact, very low (Klinge and Ohle 1964; Ryther, Menzel and Corwin 1967); concentrations of $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{NH}_3\text{-N}$ in the outflow of the Río Negro near Manaus, Brazil in April 1966 were 0.16, 1.2 and 1.1 $\mu\text{g-at/L}$, respectively (Ungemach, *unpublished*). The principal difference in the effects on the oceans of these outflows on either side of the South

American continent lies in the horizontal distributions of the low salinity water which are determined by the coastal currents: the outflow of the Amazon is spread far offshore by Ekman transport in the northwestward-flowing Guiana Current, whereas the outflow into the Panama Bight is kept close to the coast by similar transport in the northward-flowing Colombia Current.

To permit examination of the effects of river runoff in the Panama Bight more closely than is possible from maps of surface properties, surface observations and compensation depths along sections normal to the coast at 5°N and at 6°20'N are graphically presented in Figures 70 and 71.

At 5°N, about 50 nautical miles north of the San Juan delta, concentrations of SiO₄-Si and chlorophyll *a* were directly related to the proportion of river water as indicated by salinities, but concentrations of PO₄-P and NO₃-N were not significantly higher in the fresher water; the compensation depth was, as usual, inversely related to the proportion of river water. The high chlorophyll *a* values near shore may perhaps be attributed, in part, to the regeneration of micronutrients on the bottom in shallow water (Steemann Nielsen 1959) rather than to the effects of river water. The high chlorophyll *a* values on either side of the salinity maximum during ACENTO 4 are attributed to the effects of upwelling in the thermal dome near the center of the Bight.

The distributions of salinity and SiO₄-Si at 6°20'N show that the proportion of river water at the surface was smaller than at 5°N, and was high near the coast only during ACENTO 2-3. Only during ACENTO 4 were chlorophyll *a* values high near the coast indicating either that regeneration on the bottom probably was not the cause of high coastal chlorophyll *a* values at 5°N or that regeneration on the bottom may have decreased with distance downstream from the San Juan delta due to decreasing rates of sedimentation. In general, high values of PO₄-P, NO₃-N and chlorophyll *a* were not found in the low salinity water; exceptions to this were during ACENTO 1 when values were high in the offshore plume of low salinity water (Figs. 26, 30, 48), and during ACENTO 4 where high levels of PO₄-P and NO₃-N at the western end of the section are attributed to upwelling in the Gulf of Panama and in the thermal dome near the center of the Bight.

From the preceding observations, the increase in the surface production of the Panama Bight caused by river outflow appears to be limited to a narrow plume or to a narrow strip along the shore; within these areas, however, water column production is severely limited by high stability and a shallow euphotic zone. In short, the net influence of the rivers of the Panama Bight on its primary production appears to be negligible, placing this influence somewhere between that of the Mississippi River which results in a moderate increase in oceanic production, and that of the Amazon which results in a decrease in oceanic production.

PART III. FISHERIES

Annual catches in the principal fisheries

In recent years, the principal commercial fisheries of the Panama Bight have been the high seas fishery for yellowfin and skipjack, the Gulf of Panama fishery for anchoveta and thread herring (for reduction), and the shrimp fisheries along the coasts of Panama, Colombia and Ecuador. Annual catches are presented in Table 30. Most shrimp statistics are given as weights of headless shrimp, but from an ecological standpoint the weight of whole shrimp, representing the biomass, is more significant. Conversion factors from headless weight to whole weight were not available for the Panamanian and Colombian fisheries. Factors of 1.54 to 1.71 were obtained from data for three species in the Ecuadorian fishery (A. Orbes, *p.c.*). Factors for penaeid shrimps in the United States fishery in the Gulf of Mexico varied from 1.53 to 1.68 (Kutkuhn 1962; Christmas and Gunter 1965; Gunter 1967). A factor of 1.65 was derived from data in Kutkuhn (1966, Table 9) for *Penaeus duorarum* from the Gulf of Mexico of the same size as average white shrimp from the Gulf of Panama (Boerema 1961), and this factor is used herein.

Since 1963, catches of yellowfin and skipjack in the Panama Bight have been low due to the small amount of fishing effort after the conversion of most baitboats to purse seiners. From 1951 to 1963, annual catches of yellowfin ranged from 1,400 to 9,800 m.t. (metric tons) with a mean of 3,600 m.t., and annual catches of skipjack ranged from 1,700 to 9,300 m.t., with a mean of 3,800 m.t. From 1963 to 1966, the catches of anchoveta and thread herring combined doubled each year reaching 66,000 m.t. in 1966, and remained at this level in 1967 and 1968.

The Panamanian shrimp fishery has remained stable since 1961 with annual catches ranging from 9,100 to 11,600 m.t. with a mean of 10,000 m.t. The Colombian shrimp fishery remained stable at about 2,000 m.t. annually from 1961 to 1965. The small portion of the Ecuadorian shrimp fishery located in the Panama Bight produced from 600 to 800 m.t. annually from 1961 to 1963 (complete and up-to-date statistics for the Colombian and Ecuadorian fisheries are not available). The total shrimp catch in the Panama Bight is then estimated at about 13,000 m.t. of whole shrimp annually.

The shrimp taken by trawlers comprise only a small proportion of the biomass of animals captured: in the Florida fishery, the ratio of "trash" organisms to whole shrimp averaged about 1:1 on the Key West grounds and about 3:1 off the east coast (from Siebenaler 1952); in the Colombian fishery, 18% of the catch is shrimp, 12% is "white" or edible fish, and 70% is "trash" fish which is thrown back into the sea (EKA Consult de Colombia *n.d.*). The mean proportion of whole shrimp in seven hauls in the Gulf of Panama was 11% (derived from data supplied by A. Franqueza and B. J. Kwiecinski and converted to whole weights using the factor 1.65). According to B. J. Kwiecinski (*p.c.*), the portion of usable

shrimp taken in the Gulf of Panama and off the Pacific coasts of Nicaragua and El Salvador is less than 10% or, after converting to whole weight, less than 17%. Assuming that the percentages of edible fish and trash fish captured in the shrimp fishery of the Panama Bight are similar to those in the Colombian fishery, it is estimated that 8,700 m.t. of edible fish and 51,000 m.t. of "trash" fish are taken annually in the Panama Bight along with the 13,000 m.t. of shrimp. The tonnage of species other than shrimp actually landed by shrimp boats is, however, unknown. About 3,000 to 4,000 m.t. of species other than shrimp were taken annually off the Pacific coast of Colombia during 1963-66 (Table 30); about 4,500 m.t. of species other than shrimp were taken in 1964 by Ecuadorian fishermen in the waters between Punta Galera and the Ecuador-Colombia border (Table 30); Holston (1963) estimated the annual catch of fish marketed locally in Panama at not over 2,000 short tons, but 8,200 m.t. of fresh fish and 1,400 m.t. of shellfish were estimated by the Dirección de Estadística y Censo to have been consumed in Panamá in 1967 (Anonymous 1969a), the major portion probably originating in the Gulf of Panama (W. H. Bayliff, *p.c.*). Additional fisheries data for Panama and other Central American countries are given in González López (1967, 1968).

In 1967 the world's marine and freshwater fisheries produced about 39×10^6 m.t. of species used as food for humans and about 20×10^6 m.t. of species for reduction used as food supplement for domestic animals (Food and Agriculture Organization of the United Nations 1968). It is estimated from the preceding data that in recent years annual landings from the Panama Bight average about 30,000 m.t. of species used as food for humans, comprising about 0.1% of the world catch, and about 68,000 m.t. of species actually used for reduction, comprising about 0.3% of the world catch or, if "trash" fish are considered potentially usable for reduction, the latter figure could increase to 120,000 m.t. and 0.6% of the world catch.

Geographic distribution of tuna abundance

Since the objective of the ACENTO program was to learn more of the ecology of tropical tunas, the measures of apparent abundance of yellowfin and skipjack in the region (north of 0° and east of 83°W) of the Panama Bight during the period of the program was examined. The amount of fishing effort proved to be insufficient to obtain significant distributions of apparent abundance: during 1965, for instance, only 886 SDF (standardized-day's-fishing) by purse seiners and 32 SDF by baitboats were expended in the 43 statistical areas in question (Fig. 76). In order to obtain significant values of CPUE (catch per unit of effort = short tons/SDF) in enough statistical areas to permit analysis, it was necessary to group all years together, eliminating annual variations and thus reducing the study in this section, to the effects of areas and months. To compare the distributions of oceanographic properties and features

with the mean distributions of CPUE, it was assumed that values of the oceanographic variables measured during the ACENTO cruises were not significantly different from averages of those existing during the years of the fishery. This assumption is not unreasonable seeing that during the ACENTO period, mean monthly values of wind velocity at Balboa (Table 11) and of sea level in the north part of the Panama Bight (Fig. 59) do not differ greatly from the averages for the years of the fishery, and four of six properties measured during the period are significantly related to those measured during a 4½-year period at the fixed station at 8°45'N, 79°23'W (p. 104).

Estimates of mean seasonal and geographic distributions of apparent abundance of yellowfin and skipjack in the surface fisheries of the eastern Pacific are complicated by the change in the principal method of fishing in 1960 from live-bait to purse seines, and by regulation of the fishery since 1966. The fishery is regulated for yellowfin but not for skipjack, and is restricted after the quota has been reached: vessels at sea at the time of closure may continue to fish unrestrictedly, but for vessels sailing after the time of closure, yellowfin may comprise no more than 15% of the total catch (Inter-American Tropical Tuna Commission 1967c).

Values of CPUE for yellowfin and skipjack by baitboats and purse seiners in each of the 43 one-degree statistical areas (1° of latitude by 1° of longitude; Fig. 76) in the region of the Panama Bight were examined by year, quarter and month for the combined years 1951-66. Effort in each year was standardized to the mean efficiency of size class 4 baitboats (Shimada and Schaefer 1956) for the period. The total annual, quarterly and monthly catches in each statistical area for all years combined were divided by the total SDF to obtain mean values of annual, quarterly and monthly CPUE. The total effort in the region for the period 1951-66 was 27,490 SDF: 19,230 SDF by baitboats and 8,260 SDF by seiners (1953-66). The CPUE by seiners was not considered a reliable measure of apparent abundance for this region because of the small amount of effort in most areas and of the large variation in the size of catches. Analyzing the fishery of the entire eastern Pacific, Calkins (1963) found that for yellowfin "the coefficient of variation of the unweighted index of density (the total catch divided by the total effort) of seiners is 64.9% as opposed to 37.2% for baitboats," and that for skipjack "the unweighted index of density for seiners is 104.8% as compared with 48.2% for baitboats." Therefore, data from seiners were not used in the present analysis. By 1964 the seiners had almost completely replaced the baitboats in this region: during 1964-66 the effort by baitboats was only 160 SDF. So only data for the period 1951-63, during which a total of 19,070 SDF was expended by baitboats, were used to estimate the mean seasonal geographic distributions of the apparent abundance of yellowfin and skipjack.

The distributions of total effort and of CPUE for the 13-year period are presented in Figure 76. The effort by months in most of the statis-

tical areas was too small to obtain reliable estimates of CPUE so the data were grouped by quarter-years and are presented in Figures 77-80. In the early years of the fishery, some extremely large catches of yellowfin were made which greatly affects the CPUE in some of the areas, but CPUE in areas with effort ≥ 130 SDF was not greatly affected by extraordinary catches; therefore, in Figures 78-80, showing the distributions of quarterly CPUE, only data from areas with a minimum of 130 SDF (equivalent to an average of 10 SDF per year) are shown. Most of the statistical areas with a large amount of effort (≥ 1040 SDF; Fig. 76) are in the north of the region, because of good fishing for yellowfin (the more valuable species) in the northeast, and because of the proximity to the baiting areas of the Gulf of Panama. Some statistical areas, however, show a large amount of effort for a relatively small or moderate CPUE. The large catches of yellowfin occasionally made during the early years in some areas have apparently induced the fishermen to keep trying their luck there in subsequent years. For example: large amounts of effort (1103 and 1131 SDF) were expended in areas 05-080-12 and -13, which may be related to the fact that 400 tons of yellowfin were caught in 38 SDF in the former area during May 1951; 770 SDF were expended in area 00-080-17 where 354 tons of yellowfin were caught in 30 SDF in December 1951.

Tuna and oceanography

Blackburn (1965) has summarized most of the known and hypothesized relationships between oceanographic properties and features and the ecology of tunas. The properties and features examined herein which can perhaps be related to the apparent abundance of yellowfin, *Thunnus albacares*, and skipjack, *Katsuwonus pelamis*, in and around the Panama Bight include the following: upwelling, temperature, salinity, osmotic pressure, thermocline topography, dissolved oxygen, transparency, zooplankton, temperature and salinity fronts, tuna food and bottom topography.

Upwelling

The mean monthly values of fishing effort by baitboats and of apparent abundance (CPUE) of yellowfin and skipjack in the northern part of the Panama Bight (Commission statistical areas 00-075-23, -24, 05-075-03, -04, -08, -09, -10, -14, -15) during 1951-65 were compared with: (i) mean monthly values of northerly wind-stress index and sea level at Balboa, C.Z. during the same period (Table 32; Fig. 83); and (ii), with mean monthly values of zooplankton concentration at the fixed station at 8°45'N, 79°23'W during 1954-59 (Table 23; Fig. 83), because insufficient zooplankton data exist for the rest of the Bight and since fluctuations in some oceanographic properties in the ACENTO area and at the fixed station are related (p. 104).

Wind-stress index was greatest and sea level was lowest in February and March, zooplankton biomass was maximal about 3 months later in

May and June, the apparent abundances of yellowfin and skipjack were greatest in April and May, and fishing effort reached a peak in May.

Mean values of the variables for the 12 months for all years combined were tested for correlation allowing various lag periods. Coefficients of correlation (r) and determination (r^2) for the tested relationships are given in Table 33, and the best correlated relationships are illustrated in Figure 84. Sea level was closely related to northerly wind-stress index with $r = -0.97$ (no lag), as previously shown for different periods by Schaefer, Bishop and Howard (1958) for northerly winds and sea level, and by Wooster (1959) for northerly wind-stress index and sea level; for yellowfin abundance and sea level $r = -0.88$ (1 month lag); for skipjack abundance and sea level $r = -0.84$ (3 months lag); for yellowfin and skipjack abundance combined and sea level $r = -0.87$ (2 months lag); for yellowfin abundance and zooplankton biomass $r = 0.73$ (no lag); for skipjack abundance and zooplankton biomass $r = 0.84$ (no lag); for the $\log_{10}$ transformation of fishing effort and yellowfin and skipjack abundance combined $r = 0.90$ (no lag), and for the $\log_{10}$ transformation of fishing effort and northerly wind-stress index $r = 0.90$ (2 months lag).

The fact that the apparent abundance of tuna in the north part of the Panama Bight is high in April and May is possibly related to the abundance of tuna food. According to Alverson (1963a), zooplankton comprises a considerable portion of the stomach contents of yellowfin and skipjack. Tuna food might be expected to be high in May judging from maxima in zooplankton concentration occurring in May at the fixed station and in May-June (ACENTO 1) in the ACENTO area. Remarkably, the highest trophic level measured, that of man as represented by fishing effort, is still closely correlated with wind force, presumably through the many intervening links of the energy chain such as upwelling, nutrient enrichment, phytoplankton, herbivorous zooplankton, carnivorous zooplankton, tuna food, and tuna.

But the fact that tuna tend to be most abundant at the time of year when food is also likely to be most abundant is probably of significance. Other factors being equal, it is undoubtedly advantageous to the fish to arrive in a given area at the time that food is abundant and to depart when it ceases to be abundant. In the process of evolution, migratory patterns would probably have been selected which maximized the availability of food. Fink (*unpublished*), mainly on the basis of data from tagging experiments, has suggested migration patterns for yellowfin and skipjack in the eastern Pacific which appear to support this hypothesis: between 0° and 10°N both species are shown to be concentrated far offshore north of the Galapagos Archipelago in March, by April they are concentrated northeast of Malpelo Island, by May they are split into two branches, a minor one directed to the northwest and a major one directed toward the Gulf of Panama then southward along the coast of Colombia, and by June the northwestward-moving fish are concentrated around 7°N , 84°W , and

the southward-moving fish are found off the coast of southern Colombia and northern Ecuador.

CPUE by baitboats and purse seiners in statistical area 05-075 (Fig. 76) in the second quarter of each individual year when the largest catches are made were compared with mean values of sea level for various periods during the upwelling season of each year (Table 34), to determine if year-to-year differences in the apparent abundance of tuna might be related to year-to-year variations in upwelling. Plots of the various combinations of CPUE of yellowfin, of skipjack, and of yellowfin and skipjack combined, by baitboats, by purse seiners, and by baitboats and purse seiners combined, versus mean sea level during January-April, during February-March, and during the month with minimum sea level in the period January-April revealed no apparent relationships. It is concluded, therefore, that year-to-year variations in the intensity of upwelling have no effect upon the apparent abundance of tunas in the northern part of the Panama Bight.

Temperature

The range of mean monthly isotherms of surface temperature in the Panama Bight, from Wyrski's (1964a) atlas based on data collected during 1941-63, is 24°-28°C; the range of surface temperature measured during the ACENTO cruises was 24°-30°C. Thus surface temperatures in the Panama Bight most always fall within the ranges for commercial concentrations of yellowfin and skipjack, judging from the table below:

	Yellowfin	Skipjack	Source
Longline catches, Central Pacific (150°E-150°W)	18°-29°C at 90 m	19°-28°C at 90 m	IATTC (1967c, Fig. 17)
Baitboat catches, Eastern Pacific	20°-29°C at 0 m	18°-29°C at 0 m	Broadhead & Barrett (1964, Figs. 2, 5)
Baitboat catches, Eastern Pacific	20°-30°C at 0 m		Blackburn (1965)
Baitboat and seiner catches, Eastern Pacific		20°-29°C at 0 m	Williams (<i>unpublished</i>)

No relationship between distributions of surface temperature and of apparent abundance of these species may be expected in the Panama Bight since, according to Blackburn (1965):

"... it seems improbable that differences in abundance of tuna *within* the range limits of temperature ... are directly determined by differences in temperature to any appreciable extent."

Salinity and osmotic pressure

The importance of osmotic pressure as a factor in the ecology of teleost fishes recently has been reconsidered by Sakamoto (1962); he showed that the abundance of yellowtail, *Seriola quinqueradiata*, off Japan appeared to be related to osmotic pressure as well as to temperature. Owen (1968), noting that variations in osmotic pressure near the surface

are determined mainly by salinity variations, found that the CPUE of albacore, *Thunnus alalunga*, in the Columbia River plume was low in years when salinities were low and gradients in the boundaries were high. Bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, are found in waters with salinities ranging from 18‰ to 38‰ but not where salinity is 39‰ (Tiews 1963). No experiments have been conducted on the osmotic tolerances of tunas.

It appears, from Figures 26, 78-80, that good catches of yellowfin and skipjack (≥ 3 tons/SDF) in the Panama Bight were made in waters with surface salinities ≤ 32.5 ‰ or even ≤ 31 ‰, assuming that the salinity distribution during ACENTO 1 represented average conditions during the second quarter-year. In this quarter, when the CPUE is greatest, salinities ≤ 32 ‰ were usually found above 30 m (Fig. 69) and extremely low salinities off the eastern shore were usually found above 10 m.

Thermocline topography

Broadhead and Barrett (1964) found no relationship between mixed layer depth and CPUE of yellowfin by baitboats in a region of the eastern Pacific off Central America where variations in mixed layer depth were considerable. Green (1967) found that in the eastern Pacific the success of purse-seine fishing for tunas "was highest in thin mixed layers over thermoclines of sharp temperature gradients." The proportion of net sets in which fish were caught was greater in areas with mixed layer depth < 18.4 m than in areas with greater depths, and greater in areas with gradients $> 0.55^\circ\text{C}/\text{m}$ than in areas with lesser gradients. These results imply that the tunas are restricted to the mixed layer by their apparent reluctance to swim through the thermocline. Green, however, noted that "the results observed may not have been caused by temperature gradients alone, but temperature may be an index to a combination of ecological factors that act together to produce changes in the availability of tuna" such as the vertical distributions of dissolved oxygen and transparency. Comparison of the distributions of mixed layer depth during ACENTO 4 (Fig. 21) and of CPUE by baitboats in the first quarter of the year (Fig. 77) shows that CPUE is low and mixed layer depth is least in the center of the Bight. But since similar distributions of CPUE are also apparent in the third and fourth quarters (Fig. 77) when the mixed layer is relatively deep in the center of the Bight (Figs. 20, 21), the distribution in the first quarter is probably not related to thermocline topography but to other factors, one of which may be bottom topography (p. 124).

Dissolved oxygen

Other factors being equal, the vertical range of tunas must be limited by the depth of the lethal concentration of dissolved oxygen at *in situ* temperatures for the species in question, henceforth referred to as the lethal depth. If tunas feed well below the surface (Blackburn 1965 states that tunas are caught by Japanese longliners on hooks fished at depths of 80-160 m; Anonymous 1965b mentions that schools of skipjack have

been observed from a submarine at a depth of about 185 m near Hawaii) as well as near the surface in the eastern Pacific, the availability of food may be limited by the lethal depth: the shallower the lethal depth, the less the vertical range available to tunas in which to feed; or, if the food organisms tend to be concentrated below the lethal depth, perhaps in or below the pycnocline, little food may be available and the fish may leave the area.

Since skipjack in tanks died at concentrations of dissolved oxygen ≤ 3 ml/L at temperatures 25°-26°C (Anonymous 1965a; E. Lee, *p.c.*), the depths of the 3.00 ml/L concentration during the ACENTO cruises were mapped (Figs. 44, 45). Concentrations even greater than 3 ml/L may be lethal since Barrett and Connor (1962) suggested that at the temperatures of their experiments (26°-29°C) "yellowfin and skipjack tunas may well be living near to the environmental limit of their oxygen requirements," so the depths of the 4.00 ml/L concentrations were also mapped (Figs. 46, 47). But because temperature usually decreases with depth, the oxygen requirements of poikilothermic animals (tunas have body temperatures warmer than the surrounding water: Barrett and Hester 1964 and references therein; Carey and Teal 1966a, b, 1969) decrease with decreasing temperatures, intolerable concentrations of oxygen at depth would tend to be less than near the surface.

The distributions of the depths of the 3.00 and 4.00 ml/L concentrations of dissolved oxygen: (i) tend to follow those of mixed layer depth (Figs. 20, 21) because oxygen concentrations in the thermocline decrease sharply with depth in the eastern Pacific (Green 1967); (ii) are very similar to those of the micronutrients at 30 m (Figs. 34-39) with areas of shallow depth coinciding with those of high concentrations of micronutrients because, in the euphotic zone, both are largely determined by phytoplankton production which produces oxygen as it utilizes micronutrients; and (iii), follow those of surface temperature during ACENTO 4, reflecting the upwelling of cold, oxygen-poor water in the Gulf of Panama (Forsbergh 1963) and in the north part of the Panama Bight at this time of year.

The distributions of the depths of the 3.00 and 4.00 ml/L concentrations of dissolved oxygen during the ACENTO cruises were compared to those of CPUE of yellowfin and skipjack by quarters (Figs. 77-80). In the first quarter-year the lack of significant effort, and therefore of significant CPUE, in a meridional zone in the north part of the Panama Bight centered along 79°30'W and running from statistical area 05-075-15 south to area 00-075-20 (Fig. 77) coincides roughly with the zone where the depth of the 4.00 ml/L concentration of dissolved oxygen was less than 20 m during ACENTO 4 (Fig. 47). The low apparent abundance of tunas in this zone might be attributed to shallow lethal depths, but it could just as well be attributed to the shallow thermocline (Fig. 21; Green 1967) or to the low transparency indicated by shallow Secchi disk depths (Fig.

53) and high concentrations of chlorophyll *a* at the surface (Fig. 49). No relationships are apparent between CPUE in the remaining three quarters and the depths of the 3.00 ml/L and 4.00 ml/L concentrations of dissolved oxygen during ACENTO 1, 2 and 3.

Transparency

The transparency of the water may affect the ability of yellowfin and skipjack to see their prey (Blackburn 1965), as has been indicated by Murphy (1959) for albacore, and may also possibly affect the ability of schools to feed efficiently if feeding coloration (Strasburg and Marr 1961) is, in fact, a means of communication within the school.

From experiments on the visual perception of tunas based upon conditioned responses Nakamura (1968, *in press* and *p.c.*) found that the visual acuity of yellowfin was about 50% greater than that of skipjack at an index (α) of water clarity of 0.18 natural log per meter and at an illumination of 170 lux "which would prevail in surface waters in early morning or late evening." On the other hand, he estimated that a skipjack could detect the feeding coloration of another skipjack at a little over twice the distance that a yellowfin could detect that of another yellowfin because the feeding coloration of skipjack is much more pronounced than that of yellowfin (Anonymous 1967b).

The distributions of transparency, as indicated by Secchi disk measurements during the ACENTO cruises, are presented in Figures 52 and 53. As is generally the case, transparency increases with distance from shore (with the exception of ACENTO 4 Stations 38 and 49 located in recently upwelled water). Figure 76 shows that more skipjack are caught offshore and more yellowfin inshore which might possibly be related to the different visual acuities of the two species, skipjack perhaps preferring clearer water. In the first quarter-year (Figs. 77-80), no significant CPUE was made in statistical area 05-075-15 though significant ones were made in areas to the east and west. During ACENTO 4, the Secchi depth at Station 49, just south of the statistical area in question, was only 8 m; in waters having little terrigenous material, Secchi depths less than 12 m may be expected when surface concentrations of chlorophyll *a* exceed 0.80 mg/m³ (Fig. 75) as is the case for most of the area (Fig. 49). Blackburn (1965), quoting other authors, gives a range of Secchi depths of 15-35 m for good and optimum conditions for fishing tuna, so perhaps the fish are avoiding the area because of the low transparency. But it is just as likely that they may be doing so because of other properties or features previously mentioned such as shallow thermocline or low oxygen concentrations.

Zooplankton

Tunas feed mainly upon micronekton "of the order of 1-10 cm in their largest dimension" (Blackburn 1965) and to a lesser extent upon larger zooplankton. The second quarter-year was the only one with sufficient

statistical areas having significant effort (≥ 130 SDF; Fig. 77) in the ACENTO area for comparison of CPUE of yellowfin and skipjack with zooplankton concentrations (Fig. 54) measured during the ACENTO cruises. The distribution of yellowfin CPUE in the second quarter appears to follow that of zooplankton concentration during ACENTO 1 with maximal values to the northeast and minimal values to the southwest of the ACENTO area. To test this impression statistically, the mean values of zooplankton concentration in a statistical area and within 10 nautical miles of its border were computed for each area; some values were thus assigned to more than one area; only areas with two or more assigned values were used (Table 35). The objective was to obtain estimates of zooplankton concentration for areas in which no measurements had been made. The yellowfin CPUE was significantly correlated with the mean concentrations of zooplankton for 10 statistical areas ($r = 0.87$, $P < 0.01$; Fig. 81). Examination of Figure 81 reveals that only one area, represented by the point at the upper right (560 ml/10³m³, 5.47 tons/SDF), may have been responsible for the correlation. The correlation coefficient was therefore recalculated eliminating this area, but the relationship remained significant ($r = 0.72$, $P < 0.05$). No relationship between skipjack and zooplankton is apparent. In the first quarter, however, yellowfin and skipjack do not appear to be concentrated in the area of maximum concentration of zooplankton during ACENTO 4 (p. 91, Figs. 55, 77-80) but the fishing effort in most statistical areas was too little for CPUE values to be significant and permit a statistical test of a possible correlation.

Temperature and salinity fronts

According to Blackburn (1965):

"Drifting or weakly swimming biota (zooplankton) are believed to be carried towards a front from one or both sides and aggregated there, and strongly swimming biota (nekton) are thought to move into the front to feed on the aggregations."

A strong temperature front existed just south of the Península de Azuero, in the northwestern part of the Panama Bight during ACENTO 4 (Fig. 25) when the surface temperature gradient was 4°C in 50 nautical miles. Zooplankton concentrations were indeed high (410-760 ml/10³m³) in the front, but in the first quarter-year little fishing effort was expended there and the number of areas in which CPUE was significant (≥ 130 SDF) was small (Figs. 77-80). No such front was observed there in January-February 1967 during EASTROPAC 14 (Fig. 64) although there was one developed about 120 miles to the southwest running along 5°N between 82°W and 84°W (Cochrane 1967), but the maps of yellowfin and skipjack distribution show no significant effort or CPUE in this region either. A front similar to that of ACENTO 4 was observed in January-February 1968 during EASTROPAC 77 (Fig. 64). No other temperature fronts were observed during the ACENTO period or during EASTROPIC Expedition in October-December 1955 (Figs. 24, 25; Bennett 1963, Fig. 7).

A strong salinity front exists off the eastern shore of the Panama Bight at all seasons (Figs. 26, 27; Bennett 1963, Fig. 8) owing to the large amount of fresh-water runoff from the land. This salinity front is probably the most remarkable feature in the oceanography of the region. The map of surface concentrations of $\text{NO}_3\text{-N}$ during ACENTO 1 (Fig. 30) shows a narrow band of relatively high concentrations ($>1.0 \mu\text{g-at/L}$) coinciding with the salinity front off the eastern shore. This phenomenon apparently occurred only at and near the surface since values at 10 m are similar to those of adjacent stations. Because runoff from the southeastern watershed is maximal at this time (Table 10; Fig. 12), the band of high $\text{NO}_3\text{-N}$ could be the result of mineralization of organic detritus carried by river discharge and accumulated at the front (p. 86).

The relatively high concentrations of $\text{SiO}_4\text{-Si}$ ($>4 \mu\text{g-at/L}$) at the surface off the San Juan Delta and northward (Figs. 32, 33) may also be attributed to river discharge. The tongue of high surface concentrations of chlorophyll *a* near the eastern shore during ACENTO 1 (Fig. 48) may be the result of sufficient enrichment of surface waters by $\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{SiO}_4\text{-Si}$ to permit an efflorescence of phytoplankton. The high concentrations of zooplankton off the eastern shore during ACENTO 1 (Fig. 54) more likely may be attributed to the high standing crop of phytoplankton as indicated by surface concentrations of chlorophyll *a* rather than to aggregation from both sides of the salinity front.

Of the four cruises, only during ACENTO 1 can large concentrations of zooplankton be associated with the salinity front; concentrations in the vicinity of the front were small during the other cruises. During the second quarter, both yellowfin and skipjack (Figs. 77-80) appear to be concentrated in or near the salinity front which runs along 78°W and across the mouth of the Gulf of Panama. Values of CPUE around Tumaco and Colombia Bank during the first quarter may perhaps be related to the presence of the front near there as measured during ACENTO 4.

Tuna food

Alverson (1963a), from fish captured in his Area 10 (east of 80°W , north of 5°N) mostly in April and May, found that 81%, by volume, of the stomach contents of yellowfin were portunids (swimming crab), and that 73% of the stomach contents of skipjack were crustaceans, including 47% portunids. So, at least in the second quarter-year, portunids appear to supply a large proportion of the food of yellowfin and skipjack in the northern part of the Panama Bight. The low proportion (6.7%) of empty yellowfin stomachs suggests that the area is a good feeding ground for yellowfin at this time of year. Percentages for Area 10 and all areas combined of the eastern Pacific, taken from Alverson, are presented in Table 36. Murphy (1945) notes that in March 1941, swimming crabs (*Euphyllax dorei*) were "found at the surface for many miles around Malpelo."

Bottom topography

Comparison of the map of bottom topography (Fig. 4) with those of CPUE and effort by baitboats (Figs. 76-80), suggests that the apparent abundance of yellowfin and skipjack tends to be concentrated within about 100 miles of shore in and around the Panama Bight and near shallow spots and banks as noted by authors quoted in Alverson (1963a) for the eastern Pacific. In this region the best fishing areas have been the following: across the mouth of the Gulf of Panama and just north of the 43-fathom spot near the "Explosives dumping area" (H.O. Chart 1019); both inshore and offshore off the Colombian coast between Punta Marzo and Cabo Corrientes; White Star, Navigator and Malpelo Banks and Malpelo Island to the northwest; and Tumaco and Colombia Banks to the southeast (Fig. 4).

All of the shallow spots and banks lie beneath the moderate to strong surface currents of the Panama Bight's cyclonic circulation cell (Wooster 1959; Stevenson, 1970). Perhaps significantly, the 155- and 260-fathom spots, which were not good fishing areas, lie near the center of the cell where currents are likely to be minimal. To the northwest, the fish appear to be concentrated more to the west downstream of the line of shallow spots running along 82°W between Isla Coiba and White Star Bank, across which flows the current from the Gulf of Panama, than to the eastward or upstream side. Blackburn (1965) states:

"Fishermen consider that tunas tend to be locally abundant around islands and banks, and many charts of catch per effort confirm this. The reasons for the association are poorly known. Uda and Ishino (1958) showed, from observations in nature and with models, that islands and banks may deflect streams of water into semi-permanent downstream eddies. These eddies could concentrate plankton in various ways, and cyclonic eddies might increase its production."

In theory, the velocity of circulation over banks and shallow spots could be increased by the Venturi effect resulting, in the northern hemisphere, in increased Ekman transport to the right (looking downstream); the thermocline tends to sink in the right side of a current but to rise on the left side, permitting an increased rate of biological production there (Brandhorst 1958).

Another explanation for tunas being found near islands and banks, when the productivity of planktonic organisms is low, is that the tunas may find a supplementary food supply dependent, in turn, upon benthic rather than planktonic species (Schaefer 1961). Alverson (1963a) found that near the Revillagigedo Islands 37%, by volume, of the food of yellowfin consisted of plectognath fishes which feed mainly on benthic plants and animals. No such fishes were found in the stomachs of 13 yellowfin from his Area 12 (3°-6°N, 81°-84°W; including Malpelo Island and banks to the north) but the results, based upon such a small sample, are not considered conclusive.

The Panama Bight and the Gulf of Tehuantepec

Brandhorst (1958) found high standing crops of zooplankton in areas of the eastern Pacific where the thermocline was shallow. Blackburn (1962), in a seasonal study of the Gulf of Tehuantepec, concluded the following:

"The prevailing northerly winds cause a current to flow from the head of the Gulf to the south and southwest . . . As a result the discontinuity layer (pycnocline, thermocline, etc.) forms a meridional ridge in the eastern half of the Gulf and a hollow in the western half.

Stronger northerly winds (Tehuantepecers) increase the velocity of the southerly current and the slope of the western top of the ridge, and bring the top of the ridge closer to the sea surface. This process starts in October and November.

As the discontinuity layer approaches the windy sea surface, its top is stirred and mixed-layer temperature, salinity, phosphate concentration, etc. become locally more like those of the discontinuity layer. Production of biota, first phytoplankton and later zooplankton and micronekton, is stimulated in the near-surface water. Surface productivity is up to 161 mg C/m³/day. These phenomena are best developed in the region where the ridge top is most affected by the wind, i.e., along the western shoulder of the ridge.

The biota tend to be carried downstream from the area of maximum production . . . The main concentration of zooplankton standing crop . . . is regularly in the southern, southwestern, or western parts of the Gulf. This concentration reaches about 600 ml/1,000 m³.

Towards the end of the Tehuantepecer season (May) the ridge and hollow flatten out, upward transfer of water properties diminishes, and productivity and standing crops of biota all decline."

The above description could just as well apply to the Gulf of Panama and the northwestern part of the Panama Bight. The similarities in the oceanography of the Gulfs of Panama and Tehuantepec may be explained by the fact that both regions are under the seasonal domination of the northeast trade winds which are funneled through the low mountain passes of the Isthmuses of Panama and Tehuantepec. Winds blowing through a depression in the mountains west of Lake Nicaragua also cause a marked coastal upwelling in the Gulf of Papagayo during January-April (Hubbs and Roden 1964).

In the Gulf of Panama northerly winds begin to increase in strength in November reaching a maximum in February and March (Table 11; Fig. 83) causing the southerly current at the mouth of the Gulf and the outflow from the Gulf to be greatest at this time (Fig. 15, Wooster 1959; Stevenson, 1970). A thermal ridge (Fig. 21; ACENTO 4) with a mixed layer depth of less than 10 m ran from the Gulf of Panama to the southwestern part of the Panama Bight. Two peaks occurred in the ridge, one near the middle of the Bight near the center of the cyclonic circulation cell (Stevenson, 1970) where the thermocline actually reached the surface (here designated as a thermal dome) and another near the center of the mouth of the Gulf where the mixed layer was only 5 m deep. The latter peak was apparently caused by the Colombia Current moving northward in the east and the wind-driven current moving southward out of the Gulf of Panama in the west, resulting in a shoaling of the thermocline (to 5 m) on the left side of the currents and a sinking on the right side of the currents (to 26 m off Punta Mala). This shoaling coupled with wind mixing

brought sufficient micronutrients to the euphotic zone (Figs. 40, 41) to permit a high standing crop of phytoplankton (>3.20 mg Chl *a*/m³ at 0 m at Sta. 49-01; Fig. 49) and a high rate of phytoplankton production estimated to be 150 mg C/m³day at 0 m at Sta. 49-01 from chlorophyll *a* data, assuming an assimilation ratio of 8.4 at light saturation (p. 102), and surface production at 50% of production at light saturation. Maximum concentrations of zooplankton were found downstream and increased with distance from the center of enrichment at the mouth of the Gulf (390 ml/10³m³ at Sta. 51) toward Malpelo Island (1000 ml/10³m³ at Sta. 7).

Blackburn (1962) attributed the westward displacement of coldest water relative to the thermal ridge in the Gulf of Tehuantepec, to stronger winds blowing over the western side of the ridge:

"The south-moving wind stream acts first to produce a ridge on its left hand side, and secondly to disturb the part of this ridge lying closest to its path (i.e., the western flank or shoulder of the ridge)."

The same situation appears to have existed at the mouth of the Gulf of Panama during ACENTO 4. Strongest northerly winds (Fig. 57) appear to have been centered to the west of the ridge along 79°50'W. By May the mixed layer in the area had increased in depth to 15-45 m (Fig. 20), and phytoplankton production and standing crops of phytoplankton and zooplankton had declined (Figs. 48, 50, 54).

In the ACENTO area the CPUE of yellowfin and skipjack combined was greatest in April and May and zooplankton concentrations were greatest during ACENTO 1; a period of enrichment occurred during ACENTO 4 (Table 20; Fig. 59). At the fixed station at 8°45'N, 79°23'W in the Gulf of Panama zooplankton concentrations are greatest in May and June, 3 months after a period of upwelling and enrichment in February and March (Table 23; Fig. 72). These observations suggest that in the Panama Bight, the food of tunas requires about 2-3 months after enrichment of surface waters to reach maximum abundance, if the tunas are indeed concentrated in the area at that time in order to profit from the temporary abundance of food (p. 104).

Evaluation

The failure of the preceding attempts to further the understanding of tuna ecology may be attributed to the following deficiencies: (i) knowledge of the physiology and behavior of tunas upon which meaningful investigations could be based is very limited; (ii) meteorological, oceanographic and fishery data were collected at different times rather than simultaneously; and (iii) the amount of fishery data was insufficient to obtain reliable estimates of apparent abundance in units of time and space small enough to reveal significant variations. The accumulation of knowledge about tuna ecology will probably continue to proceed very slowly until far more is known of the physiology and behavior of tunas, and until large amounts of meteorological, oceanographic and fishery data are collected simultaneously.

Anchoveta

Estimates were made of the species mass¹⁵ of juvenile and adult anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*) during each month and of the mass of anchoveta eggs spawned each year in the Gulf of Panama.

The size of the population of the 1959 year-class in the Isla Verde area (from Punta Chame to the entrance of the Panama Canal) at the beginning of each month ($N_{0,jk}$, Table 37) was obtained from Bayliff's (1966) Table 46 for April 1960-March 1961; for January-March 1960 and April 1961-February 1963 it was calculated using his Formula (37):

$$\log N_t = 8.912822 - 0.00291918t \quad (10)$$

where

N_t = population of 1959 year-class fish at time t , and

t = number of days elapsed since March 8, 1960.

The juvenile fish are pelagic and are found principally in deeper water during January-March; in April the fish, now considered adults, are found inshore (Bayliff 1966). So the data for January-March 1960 in Table 37 do not represent fish actually present in the Isla Verde area but fish destined for this area in April 1960. Since the mortality rate of the juveniles is not known, it was assumed to be the same as that of the adults; it is probably greater, however, in which case the estimates of $N_{0,jk}$ for January-March 1960 would be too low.

The average size of the population of the 1959 year-class in the Isla Verde area in each month ($\bar{N}_{jk}$, Table 37) was obtained from Bayliff's (1966) Table 46 for April 1960-February 1961; for January-March 1960 and April 1961-February 1963 it was calculated using his Formulae (39) and (40) with minor changes in notation:

$$Z_{mk} = Z_a \left(\frac{d_k}{365} \right) \quad (11)$$

where

Z_{mk} = approximate monthly coefficient of total mortality for month k ,

Z_a = annual coefficient of total mortality, and

d_k = number of days in month k .

Then the average population of fish during the month is estimated by the equation:

$$\bar{N}_{jk} = \int_0^1 N_{0,jk} e^{-Z_{mk}t} dt \quad (12)$$

where

$\bar{N}_{jk}$ = average population of fish of year-class j during month k , and

$N_{0,jk}$ = population of fish at the beginning of month k .

¹⁵Gunter (1967) states: "The term 'species mass' is more appropriate than 'biomass', which is commonly used in ecology for the total mass of a single species; it seems that biomass would be more appropriate to the total living component of all species within a given environment."

The average weight of the fish of the 1959 year-class in the Isla Verde area at the middle of each month ($\bar{w}_{jk}$, Table 37) was obtained from Bayliff's (1966) Table 47 for April 1960-February 1963; for January-March 1960 it was calculated using his Formula (43):

$$\bar{w}_{jk} = \frac{\sum_{i=H+1}^I n_{ijk} \bar{w}_{ijk}}{\sum_{i=H+1}^I n_{ijk}} \quad (13)$$

where

$\bar{w}_{jk}$ = average weight of the fish of the year-class j during month k ,

n_{ijk} = number of j year-class fish of length i sampled during month k , where the length range of the year class j is $H+1$ through I , and

$\bar{w}_{ijk}$ = average weight of j year-class fish of length i during month k .

Length-frequency data for January-March 1960 were supplied by W. H. Bayliff. $\bar{w}_{ijk}$ was estimated using Bayliff's (1965) equation:

$$\bar{w}_{ijk} \log_{10} w = \log_{10} a + b \log_{10} l \quad (14)$$

where

w = weight,

l = length, and

a and b = constants.

$\log_{10} a$ and b were calculated from the weighted means of $\log_{10} a$ and b for Groups 1 and 3 for January and February and for Groups 2, 4 and 9 for March, from Bayliff's (1965) Table 2. $\bar{w}_{jk}$ for the young-of-the-year in March differs from that given in Bayliff's (1966) Table 47 because he excluded juveniles in the pelagic phase too small to be caught by purse seine.

The average species mass of the 1959 year-class in the Isla Verde area in each month (Table 37) was obtained by multiplying the average population size ($\bar{N}_{jk}$) by the average weight of the fish ($\bar{w}_{jk}$). To estimate the combined average monthly species mass of all existing year-classes during 1960, it was assumed that the species masses of the fish of the other year-classes were the same as those of the 1959 year-class at the same ages. Thus the values of the species masses of the 1959 year-class during 1961, 1962, and 1963 were used as values for the species masses of 1958, 1957 and 1956 year-classes, respectively, during 1960. The sums of the monthly species masses ($\bar{N}_{..k} \bar{w}_{..k}$, Table 38) represent the total standing stock of anchovetas in any month.

For simplicity of calculation, all spawning was assumed to occur in November, which is the month during which the spawning peak is most likely to occur; Howard and Landa (1958), from measurements of ovarian eggs from fish collected from 1951 to 1955, deduced that spawning oc-

curred mainly in November and December; Simpson (1959), from concentrations of planktonic eggs, concluded that the peak of spawning in 1956 occurred in the middle of December; Bayliff (1964), in his Figure 13, showed that the percent of anchoveta in purse-seine catches from the Isla Verde area was lowest during November 1959-61 and at the middle of October in 1962 and suggested that these low concentrations are explained by the departure of the fish for the adjacent spawning grounds to the east (Simpson 1959, Fig. 1). Owing to lack of evidence to the contrary, male and female fish were assumed to be of equal weight.

An estimate was made of the number of eggs spawned annually by anchoveta from the Isla Verde area. Length-frequency data for November 1951-1959 ($N = 1037$) were supplied by W. H. Bayliff. Weights of fish (w_{ijk}) were calculated using Equation 14; $\log_{10} a$ and b were calculated from the weighted means of $\log_{10} a$ and b for Groups 7, 17 and 26 for the younger fish (110-143 mm) and for Groups 31, 39 and 47 for the older fish (≥ 144 mm) from Bayliff's (1965) Table 2. The fecundity at each weight was calculated according to Peterson's (1961) equation:

$$F = -3,304 + 927w \quad (15)$$

where

F = fecundity, or number of maturing ovarian eggs in the spawning mode; and

w = weight of the fish in grams.

The average fecundities of 1-year-old fish (110-143 mm), of 2-year-old fish (144-159 mm), and of 3-year-old fish (≥ 160 mm) were calculated by the equation:

$$\bar{F}_{jk} = \frac{\sum_{i=H+1}^I n_{ijk} \bar{F}_{ijk}}{\sum_{i=H+1}^I n_{ijk}} \quad (16)$$

where

$\bar{F}_{jk}$ = average fecundity of the fish of the year-class j during November, and

$\bar{F}_{ijk}$ = calculated fecundity of j year-class fish of weight i .

Assuming that the numbers of females of the other year-classes were the same as those of the 1959 year-class at the same ages and that the sex ratio is equal (Bayliff 1963b), the total number of eggs spawned annually was calculated by the equation:

$$F_{\dots} = \sum_{j=1}^3 \bar{F}_{jk} \left(\frac{N_{jk}}{2} \right) \quad (17)$$

where

$F_{\dots}$ = total number of eggs spawned annually, and

$\bar{N}_{j,h}$ = number of fish of the year-class j during November (from Table 37).

Thus, the number of eggs produced annually by fish from the Isla Verde area was estimated as 2.33×10^{12} (Table 39).

The planktonic egg approximates the form of an ellipsoid and has average dimensions of $0.558 \times 0.558 \times 1.166$ mm (Simpson 1959). Its volume is 0.190 mm³, calculated from the equation for the volume of an ellipsoid. Since the egg is planktonic, it is assumed to have a density nearly equal to that of sea water; the mean density of sea water during November at a depth of 5 m in the Gulf of Panama is 1.016 (1954-58, at 8°45'N, 79°23'W, from Appendix B in Forsbergh 1963); the weight of a single egg is then 0.193 mg, the product of the volume and a density of 1.016. Multiplying the number of eggs spawned by the weight of a single egg, yields a mass of 450 m.t. of planktonic eggs spawned annually by the Isla Verde population of anchovetas.

In the Gulf of Panama adult anchovetas are found "mainly over mud flats in depths of 5 fathoms or less" (Howard and Landa 1958). Areas of muddy bottom between the 5-fathom contour and the shore (H.O. Chart No. 1019-BS) were integrated by planimeter; relatively small areas of sand and rock within the mud flats were included in the integration. The ratio of the total area of mud flats within the 5-fathom contour in the Gulf of Panama to that of the Isla Verde area was 8.2. Owing to lack of evidence to the contrary, it was assumed that the concentration of anchoveta per unit area of muddy bottom is the same for all areas, so the average monthly species masses of anchoveta for all anchoveta areas in the Gulf of Panama combined were estimated by multiplying the masses for the Isla Verde area by the area ratio 8.2. By the same procedure it was estimated that 19.1×10^{12} eggs, having a mass of 3690 m.t., were annually spawned by anchoveta from all anchoveta areas in the Gulf of Panama.

The seasonal variation of the species mass of anchoveta in the Gulf of Panama is illustrated in Figure 72 to show the apparent relationship with estimates of variables at the fixed station at 8°45'N, 79°23'W. The maximum increase of species mass caused by the tremendous growth of the year-class spawned the previous November (Table 39), occurs between February and March when phytoplankton production and standing crop are maximal. Bayliff (1963a) concluded that anchoveta feed mainly upon both living and dead phytoplankton. Coefficients of correlation (r) and determination (r^2) for species mass and phytoplankton are given in Table 26 and the best correlated relationships are illustrated in Figure 73. Allowing a 2-month lag period, relationships were highly significant for species mass and chlorophyll a ($r = 0.94$, $P < 0.01$) and for species and diatom biomass ($r = 0.89$, $P < 0.01$). Thus, it appears that the reproductive cycle of the anchoveta may have been determined by natural selection so that the fast-growing juveniles make their appearance when food is likely to be most abundant, as suggested by Simpson (1959).

Shrimp

According to Croker (1967), the principal commercial species of shrimp taken in the fisheries of Panama, Colombia and Ecuador are as follows: white shrimp—*Penaeus occidentalis*, *P. stylirostris* and *P. vannamei*; pink shrimp—*P. brevirostris*; sea bob—*Xiphopenaeus riveti* and *Protrachypene precipua*; carabali—*Trachypeneus byrdi* and *T. faoe*. Of these, *P. occidentalis* is the most important, comprising 85-90% of the catch of white shrimp in Panama, 99% in Colombia, and 60% in Ecuador.

Annual catch statistics for the Panamanian shrimp fishery are given in Tables 30 and 31. Bayliff (*unpublished*) has described the procedures used in Panama for determining the catches, effort and CPUE of white shrimp, and has presented these data by years and areas for the period 1954-67 with the effort standardized to Class-4 days. Areas 1, 2 and 3 cover the range of the Panamanian fishery along the Pacific Coast (there is no commercial fishery off the Atlantic Coast). Areas 1 and 2 lie between the Panama-Colombia border and Cabo Mala, thus including the entire Gulf of Panama. The annual CPUE of white shrimp in areas 1 and 2 for the period 1957-67 when fishing effort appears to have been relatively stable (Table 31), was plotted against mean sea-surface temperature in February and March at Balboa, C.Z. and the correlation was barely significant ($r = -0.69$, $P < 0.05$). Annual CPUE was also plotted against mean sea level in February and March at Balboa, C.Z. and the correlation was also barely significant ($r = -0.66$, $P < 0.05$). These results suggest that the annual apparent abundance of white shrimp in the Gulf of Panama may be related to the degree of upwelling in the year. Obarrio (1959) observed that catches of white shrimp during the upwelling season were lower in cold years and higher in warm years, but this does not contradict the results above since the white shrimp may avoid cold water in the upwelling season but may respond to the increased food supply following increased upwelling by lower mortality rates, higher growth rates and by migrating into the area after upwelling has subsided and temperatures have increased. Obarrio also observed that catches of pink shrimp during the upwelling season were higher in cold years and lower in warm years, and that annual catches were much higher in cold years. Unfortunately, reliable estimates of annual CPUE for types or species of shrimp other than whites in the Panamanian fishery are not yet available.

Direct correlations between rainfall and shrimp catches have been found in Texas, India and Australia (Gunter and Hildebrand 1954; Thomsen 1956; Menon and Raman 1961; Gunter 1962). Gunter and Hildebrand suggested that the correlation for the Texas fishery "depends on salinity *per se* rather than the other factors, such as nutrient salts brought in from land," but Mistakidis (1968) mentions that increased shrimp production after heavy rains might be attributable to an increased food supply, resulting from nutrient salts in the runoff. Subrahmanyam (1966) found direct correlations between river outflow and shrimp catches in the Godavari Estuary, India.

To determine whether similar correlations existed in the Panama Bight, the mean annual CPUE of white shrimp in Areas 1 and 2 in the Panamanian fishery for the period 1957-67 was plotted against rainfall at Balboa, C.Z. The rainfall data used were annual values and rainfall in October-November (the peak of the rainy season), for the same years and for the years immediately preceding the years of the catches (Tables 11, 31). The plots revealed no significant relationships.

Following the suggestion of Gunter and Hildebrand (1954) that shrimp catches depend upon salinity, values of CPUE for white shrimp in Areas 1 and 2 of the Panamanian fishery for the period 1957-67 were plotted against surface salinity at Naos Island, C.Z. (Tables 13, 31) at the head of the Gulf of Panama. The salinity data used were mean annual values and mean values during October-November (months of minimum salinity) for the years immediately preceding those of the shrimp catches. Plots and correlation coefficients revealed no significant relationships for white shrimp CPUE and annual salinity in the preceding year, nor for white shrimp CPUE and salinity in October-November of the preceding year.

No rainfall data corresponding to the years of the Colombian shrimp fishery were available for comparison with estimates of CPUE. The CPUE for white shrimp landed at Buenaventura (Table 31) for the years 1958-66, when the fishing effort appears to have been relatively stable was plotted against mean annual surface salinity and against mean surface salinity in October-December (the months of minimum salinity) at Buenaventura (Table 13) for the years immediately preceding those of the catches, but no significant relationships were discovered.

Mean monthly catches of the principal kinds of shrimp taken in the Panamanian and Colombian fisheries are given in Table 40 and illustrated in Figures 85 and 86. Accurate statistics for effort by months are not available for either fishery, but effort is believed not to have varied greatly from month to month. The following exceptions, however, must be noted for the Panamanian fishery: in general, effort by individual boats tends to be greater in the months of poor fishing because less time is spent unloading owing to longer trips; but total effort tends to be less in the dry season as many of the boats are being overhauled in preparation for the season of good fishing; and effort in December is about 20% greater than in November or January (J. L. de Obarrio and W. H. Bayliff, *p.c.*). The effect of the extra effort on the December catches is evident in Table 40 and Figures 85 and 86. Correcting the December catches for the extra effort eliminates the apparent increase in abundance of white shrimp and pink shrimp and reduces it considerably for sea bob. After correction, the mean monthly distributions of white shrimp catches in the Panamanian fishery become almost identical to those in the Colombian fishery, and the total catch by the Panamanian fishery in December does not differ significantly from that of November. In the absence of good monthly effort statistics,

the mean monthly catches, including the corrected December catches, are considered the best measures of expected apparent abundance available at present. Estimates of the quarterly CPUE of white shrimp in the Colombian fishery landed at Buenaventura in 1965 are given by EKA Consult de Colombia (*n.d.*):

	Quarter, 1965			
	I	II	III	IV
Catch (lbs. headless shrimp)	302,922	620,845	612,051	456,818
Days fished	2,139	2,236	2,292	2,234
Catch/day (lbs. headless shrimp)	142	278	267	204

The mean quarterly CPUE is seen to be greatest in the second and third quarters and least in the first quarter. Values of CPUE for the Esmeraldas region off northern Ecuador are available for a 2-year period and are illustrated in Figure 85 (after Loesch and Cobo 1966, Fig. 6).

Judging from the mean monthly catches, the relative abundance of all the principal kinds of shrimp taken by the fisheries of the Panama Bight appears to be greatest in May, June or July. In the Panamanian and Colombian fisheries the relative abundance of white shrimp is low in December-February but in the Ecuadorian fishery it is low in February-April. In the Panamanian fishery the relative abundance of pink shrimp is low in December-February, that of sea bob is low in September-February, and that of Carabali is low in August-December (Table 40, Fig. 85). The combined catches of all kinds of shrimp in the Panamanian fishery (Table 40, Fig. 86) are greatest in May-July, and least in November-February (after correcting the December values for effort).

Shrimp of the genus *Penaes* are short-lived animals, having maximum life spans between 1 and 2 years (Mistakidis 1968). Many species in warmer waters spawn throughout the year but most of the spawning usually takes place over a span of a few months. The relatively low amplitudes of the fluctuations in the mean monthly catches in the Panama Bight suggests that spawning is not limited to a particular season.

Obarrio (1959) states that *P. occidentalis*, the principal species of white shrimp in the Gulf of Panama, spawns throughout the year, although "there appears to be a peak from October to December." *P. stylirostris* and *P. vannamei* in the Gulf of Panama also spawn throughout the year but the period of peak spawning is not known (J. L. de Obarrio, *p.c.*). Obarrio (1959) notes that most of the pink shrimp, *P. brevirostris*, caught in the upwelling season in the Gulf of Panama have ripe ovaries. Kutkuhn (1966) estimates that *P. duorarum* and *P. aztecus* in the Gulf of Mexico reach commercial size at 3 to 4 months of age. If *P. occidentalis* in the Gulf of Panama grows at the same rate, mean monthly catches of white shrimp should start to increase in February and March, which in fact they do (Table 40; Fig. 85). Burkenroad (1934) regarded *Xiphopeneus riveti*, one of the sea bobs in the Gulf of Panama, "as a varietal form of the single species of the

genus *X. kroyeri* (Heller)." Neiva and Wise (1964) concluded that for *X. kroyeri* in Santos Bay, Brazil "males are recruited to the fishery in the third month of life, females in the second." Sea bob in the Gulf of Panama appear to be recruited in March (Table 40; Fig. 85) and, if size at recruitment and growth rates are similar in both regions, it would appear that *X. riveti* in the Gulf has a spawning peak around December-January.

Figures 85 and 86 indicate that in the Panama Bight the apparent abundance of shrimp of commercial size is greatest about 3 to 5 months after the time of maximum upwelling. The correlation between mean monthly catches of the principal kinds of shrimp in the Panamanian fishery and mean sea level at Balboa, C.Z. is highly significant ($r = -0.93$, $P < 0.01$) allowing a 3-month lag period and correcting for the extra effort in December. The correlation between mean monthly catches of white shrimp in the Colombian fishery and mean sea level at Buenaventura, Colombia is also significant ($r = -0.78$, $P < 0.01$), allowing a 5-month lag period. Correlations for the Panamanian fishery and sea level at Balboa and the Colombian fishery and sea level at Buenaventura are both significant ($r = -0.86$, $r = -0.74$, $P < 0.01$) allowing a 4-month lag period (Table 41; Fig. 82).

According to Kishinouye (1900) penaeid shrimp are generally carnivorous. Hall (1962) in an analysis of the stomach contents of 31 species of Penaeidae from Malaysia, found that detritus formed only a minor part of the diet, that most species are mainly carnivorous, that four are mainly herbivorous, "although to some extent all species are omnivorous." He states that "the Penaeidae in general cannot be considered detritus feeders." Burukovsky (1969) found that *Penaeus duorarum* off West Africa is carnivorous, feeding mainly upon bottom-dwelling Malacostraca. In the Gulf of Panama the zooplankton biomass is greatest in April-June (Table 23; Fig. 72). If most of the commercial species of shrimp in the Gulf are assumed to be carnivorous, and if the biomass of animals upon which they feed fluctuates as does that of the zooplankton, food should be relatively abundant in these months. The high apparent abundance of shrimp in May-July (Table 40; Fig. 86) may perhaps be explained, in part, as an adaptation of the life cycles of the various species to the availability of food. Dall (1968), however, suggests that the food of five species of Australian penaeid shrimp consists mainly of bacterial colonies, small algae and micro-fauna growing on the surface of the substrata. But information about such micro-organisms and their fluctuations in the Gulf of Panama is insufficient to relate to shrimp abundance.

Shrimp spawn in an oceanic environment and the larvae move into brackish coastal waters, or lagoons and estuaries shortly afterward. Gunter (1967) suggests:

"... it appears that the strong tendency of the young of many coastal organisms to seek the lower salinity of the estuarine waters is an adaptation to lead them into a nursery ground where there are few enemies, diseases, and parasites."

Shrimp are euryhaline animals; the recorded salinity limits of three species of the genus *Penaeus* on the Gulf coast of the United States range from $\leq 2.7\text{‰}$ to $\geq 45.0\text{‰}$ (Gunter 1967). Obarrio (1959) mentions that juveniles of *P. occidentalis* occur in inshore waters with salinities $\geq 28\text{‰}$ and those of *P. stylirostris* and *P. vannamei* occur mainly in lagoons and estuaries with salinities ranging from 5‰ to 15‰ . The maximum runoff into the northern part of the Panama Bight is in October and November (Table 10, Rows D, G, H), and salinities in the lagoons, estuaries and inshore waters which may be nursery grounds would be minimum in these months, as indicated by salinities at Naos Island, C.Z. and at Buenaventura, Colombia (Table 13; Fig. 14), affording the young shrimp maximum protection from stenohaline parasites and predators.

That the spawning peak for *P. occidentalis* in the Gulf of Panama occurs between October and December might conceivably be an adaptation to the annual cycle of rainfall, upwelling and enrichment. This hypothesis would presume that most of the larvae move inshore when salinities are low and possibly optimal and that the period of rapid growth in the juvenile stages occurs when upwelling is in full force and the food supply is probably most abundant. Figure 85 suggests that other species of shrimp caught in the Gulf also follow such a cycle. A similar relationship was suggested earlier for anchoveta, whose spawning period coincides with that of the peak spawning of *P. occidentalis*.

In conclusion, it must be emphasized that virtually nothing is known of the life histories, food, migrations or population dynamics of shrimp in the Panama Bight, and that any of the possible relationships discussed here must be thoroughly investigated before any reliable conclusions can be drawn about shrimp ecology in this region.

Spiny lobster

During an exploratory fishing survey for the spiny lobster, *Panulirus gracilis*, off the Pacific coast of Panama in 1962-63 Butler and Pease (1965) found, on the average, more males than females, and no marked seasonal trend in the proportions of gravid and non-gravid females in catches made inshore by traps. In one offshore trawling cruise in December, more females than males were found and 92% of the females were gravid. They concluded that spawning occurs throughout the year and that some of the females migrate to deeper water when gravid. The breeding cycle of the spiny lobster in the Gulf of Panama, therefore, does not appear to be related to the annual cycle of upwelling and enrichment, as does the breeding cycle of the anchoveta and probably also that of the shrimp. Areas of commercial potential for a lobster fishery in the Gulf were discovered west of the Panama Canal entrance and off the western shore between San Carlos and Rio Hato. About 34 m.t. of lobster tails were exported from Panama in 1966 (Anonymous 1967a) but the proportion which came from the Gulf of Panama is not known; this source mentions that "the major proportion of the total catch was consumed locally."

Scallop

During the lobster survey in 1963, beds of bay scallop, *Aequipecten circularis*, were discovered in the Gulf of Panama (Butler and Pease 1965). Commercial fishing began immediately after and within 2 months 300 m.t. of whole scallops had been taken, but the price dropped so low that fishing ceased (Anonymous 1964) and apparently was never resumed. Nothing is known of the life cycle of this species.

Pearl oyster

Galtsoff (1950) reviewed the history and economics of the fishery for the pearl oyster, *Pinctada mazatlanica*, in Panama, and evaluated the resources from the results of a survey along the Pacific coast in 1948. The pearl oyster, used as food by the Indians, was first exploited for its pearls in 1513 by Vasco Nuñez de Balboa who found them plentiful around the islands which he named the Islas de las Perlas. After 1900, owing to the increasing scarcity of pearls, the main product of the fishery became pearl shell. Between 1908 and 1925, the amount of shell exported annually ranged from 42 to 1229 m.t. with a mean of 435 m.t. After 1925 the production decreased until only 4 m.t. were exported in 1947, even though the price had increased greatly.

During the survey (7 February - 14 March 1948), an experienced diver found only 39 live oysters at 30 stations in the Gulf of Panama and the Gulf of Chiriquí. Galtsoff concluded that the pearl oyster had become almost extinct through overfishing.

Galtsoff found that most of the ovaries and testes were ripe, "that some of the oysters had already spawned, and that many of the ovarian tubules were empty." This indicates that spawning must occur in February and March but it is not known whether it occurs in other months. Tranter (1958a) suggests that pearl oysters in low latitudes spawn throughout the year, and in another paper (1958b) he suggests that *P. margaritifera* is a variation of *P. mazatlanica*, and states that in the Torres Strait *P. margaritifera* spawns mainly in summer and in winter with limited spawning at other times.

Whale

The distribution of the principal species of whales captured by American whalers, mostly in the 19th century, by the ancient method using hand harpoons and open boats has been presented by Townsend (1935). The species captured in or near the Panama Bight were sperm, *Physeter catodon*, and humpback, *Megaptera nodosa*. Examination of Townsend's charts reveals that sperm whales were taken at all seasons on the various whaling grounds of the eastern tropical Pacific, but humpbacks were taken only in certain months. The principal hunting areas for humpback were off north-western Mexico, the northern half of the Panama Bight, and off Ecuador. The total catch of humpbacks by months, compiled from Townsend's Chart D, is presented below:

Region	Month											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Off Baja California and Islas Las Tres Marias	51	42	19	0	0	0	0	0	0	0	0	21
North part of Panama Bight	0	0	4	1	0	0	18	45	8	0	1	0
Off Ecuador	0	0	0	0	2	29	65	99	34	0	0	0

Some of the values may be lower than the actual number of whales captured since each point on the chart represents the capture of one or more individuals. The humpbacks were found off Baja California and the Islas Las Tres Marias mainly in January and February and in the Panama Bight and off Ecuador mainly in July and August.

The seasonal cycles of feeding, breeding and migration of the humpback whale have been summarized by Mackintosh (1942, 1965), Chittleborough (1958), and Dawbin (1966): during the summer the whales are concentrated in the polar waters of both hemispheres feeding upon the abundant krill (mainly *Euphausia superba* in the Antarctic); during the winter they are found in tropical waters within a few hundred miles of shore where a minimum water temperature of about 25°C appears to be necessary for breeding; the breeding cycle—the interval between conceptions—normally requires 2 years, pairing and impregnation occurring during one winter followed by a gestation period of 12 months, and parturition occurring during the next winter followed by a lactation period of about 10½ months; "About half the adult females of course will normally be in the opposite phase of the 2-year cycle. . . ."¹⁶ (Mackintosh 1965).

Dawbin (1966) states that migration routes of the humpback whales tend to follow coastlines. According to Wyrski's (1964a) atlas, whales following the North American coast southward from the Aleutian chain (Nishiwaki 1966, Fig. 4) would encounter 25°C water in January and February at about 20°N near the Islas Las Tres Marias and those following the Pacific coast of South America northward from the Bellingshausen Sea (inferred by Mackintosh 1942, 1965) would encounter water temperatures of 25°C in July and August near the equator. The 25° isotherm falls at the southern limit of the humpback distribution off Mexico, and near the center of the distribution off northwestern South America.

The absence of a large standing crop of zooplankton in the Panama Bight in July and August which might serve as food for the humpbacks is apparently of no significance since Mackintosh (1965), from evidence of oil yields and stomach contents, infers:

" . . . that at least the humpback, gray, fin and blue whales are seasonal feeders, obtaining most of their nourishment in polar waters. Presumably they live largely on their fat in the breeding season or when they are in warm water."¹⁷

¹⁶, ¹⁷ By permission of the Trustees of The Buckland Foundation.

Concentrations of humpback whales of the southeastern Pacific population (Mackintosh 1942), before they were decimated by modern whaling methods, were found on the breeding grounds in the Panama Bight and off Ecuador, during July and August. Their presence at this time is related, not to the availability of food there, but to the availability of food on the Antarctic feeding grounds and the need for warm water to breed in; since the whales must be on the feeding grounds during the southern summer, when krill is abundant and the pack-ice has receded enough to permit access to the krill, they can spend only part of the southern winter on the tropical breeding grounds, requiring spring and autumn for their long migrations back and forth.

SUMMARY

The mean latitudinal position of the ITCZ at 80°W ranges from about 1°S in January-March to about 10°N in October; the mean annual position is about 5°N. Over land just east of the Panama Bight the mean annual position is about 3°N.

During January-April, when the ITCZ is farthest south, northerly winds predominate over the Panama Bight; during May-December, when the ITCZ is farthest north, southwesterly winds predominate.

Rainfall is heavy during January-April over the southeastern watershed and heavy during May-December over the northern watershed. Rainfall over the Colombian portion of the watershed is extremely heavy, exceeding 6000 mm annually at 6 stations. Evaporation over the Bight is about 980 mm annually.

A discontinuity in the ITCZ appears to exist somewhere west of the Bight. This, and the aridity of Malpelo Island, suggest that rainfall over the Bight is much less than indicated by previous estimates.

Freshwater runoff into the Panama Bight from its watershed was estimated according to Thornthwaite's method. Runoff from the northern watershed, having an area of 72,000 km², is greatest in October-November with 22×10^9 m³/mo, and least in February-March with 11×10^9 m³/mo; the annual runoff is 210×10^9 m³. Runoff from the southeastern watershed, with an area of 78,000 km², is greatest in April-June with about 16×10^9 m³/mo, and least in October-December with 9×10^9 m³/mo; the annual runoff is 140×10^9 m³. The total runoff into the Bight is 350×10^9 m³.

The most prominent and permanent oceanographic feature of the Panama Bight is the marked salinity front found at all seasons off the eastern shore caused by the large amounts of fresh-water runoff. In February and March a marked temperature front is found south of the Peninsula de Azuero. From May to November oceanographic conditions change gradually, but from November to February changes are large in response to meteorological changes caused by the southward movement of the ITCZ.

Oceanographic conditions in the northern part of the Panama Bight during the period of the ACENTO cruises appear to have been normal. Mean temperature at 20 m remained constant from May to November but by February it had decreased 4°C. Mean salinities at the surface and at 20 m decreased steadily from May to November owing to the large amounts of runoff during this period; by February upwelling and decreased runoff had caused the mean salinities to increase by 2.5‰. The average depth of the mixed layer increased from 27 m in May to 40 m in November; by February upwelling had caused it to decrease to 18 m. Because of upwelling means concentrations of $\text{PO}_4\text{-P}$ in the euphotic zone doubled, and those of $\text{NO}_3\text{-N}$ tripled between November and February. Phytoplankton production and standing crop at the surface in February were twice those in other seasons. Zooplankton concentration doubled between November and February.

The mean rate of upwelling for the Panama Bight is estimated to be about 1.5 m/mo between May and November, and about 9.0 m/mo between November and February; the annual total is about 48 m. Mean primary production during May-December is around 0.3 gC/m² day, with about one third of the micronutrients being supplied by upwelling and about two thirds by *in situ* regeneration; during January-April it is around 0.6 gC/m² day, with most of the micronutrients being supplied by upwelling; annual production is around 140 gC/m². Runoff into the Bight has little effect upon the primary production because of the low concentrations of $\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{PO}_4\text{-P}$ in the freshwater.

In February, a thermal ridge was found running from the northern to the southwestern part of the Bight. Within this ridge was a marked thermal dome centered at about 5°N 79°W and near the center of the cyclonic circulation cell. At this position the mixed layer deepened from 20 m in May to 42 m in November. By February the mixed layer had shoaled such that the thermocline reached the surface, and temperatures between 10 m and 50 m had decreased greatly, while salinities and micronutrients had increased greatly. The upwelling rate was estimated as 16 m/mo between November and February.

In February there appeared to be a downstream displacement of areas of phytoplankton abundance relative to centers of enrichment, and of areas of zooplankton abundance relative to those of phytoplankton abundance.

Seasonal variations of some oceanographic properties in the ACENTO area are related to those at the fixed station in the Gulf of Panama because both regions are subject to the effects of the same climatological regime. Seasonal estimates in the two regions were positively and significantly correlated for temperature, salinity, $\text{PO}_4\text{-P}$ and chlorophyll *a*; for primary production and zooplankton they were not. Allowing lag periods of 0-3 months, monthly estimates of the following properties at the fixed station were positively and significantly correlated: $\text{PO}_4\text{-P}$ and northerly winds, primary production and $\text{PO}_4\text{-P}$, chlorophyll *a* and primary production,

diatoms and primary production, zooplankton and chlorophyll *a*, and zooplankton and diatoms.

The oceanography of the Panama Bight is very similar to that of the Gulf of Tehuantepec because of the strong southerly and southwesterly surface currents in both regions in January-April caused by the northerly winds funneled through the mountain passes. These wind-induced circulations result in meridional thermal ridges and enrichment of the surface layers by mixing which permit a high rate of primary production. The increased production results in high standing crops of zooplankton.

In recent years, the principal commercial fisheries of the Panama Bight have been the high seas fishery for yellowfin and skipjack, the reduction fishery for anchoveta and thread herring in the Gulf of Panama, and the shrimp fisheries along the coasts of Panama, Colombia and Ecuador. Annual landings from the Panama Bight average around 30,000 m.t. of species used as food for humans and about 68,000 m.t. of species used for reduction.

With the exception of the few relationships mentioned below, the attempts to further the understanding of tuna ecology failed for the following reasons: the absence of adequate knowledge concerning the physiology and behavior of tunas; the fact that meteorological, oceanographic, and fishery data were not collected simultaneously; and the lack of sufficient fishing effort in all months and areas.

The apparent abundances of both yellowfin and skipjack in the northern part of the Panama Bight appear to be related to the seasonal cycle of upwelling and enrichment. The mean monthly baitboat CPUE for yellowfin and for skipjack for the 13 years of the fishery were inversely and significantly correlated with mean monthly sea level at Balboa C.Z. allowing 1-3 months lag. Mean monthly CPUE for both yellowfin and skipjack were directly and significantly correlated with zooplankton concentration at the fixed station in the Gulf of Panama.

Yellowfin and skipjack are most abundant in the northern part of the Panama Bight in April and May when their food appears to be plentiful. Thus their migrations in and out of the Bight may be related to the availability of food.

Annual variations in the abundances of yellowfin and skipjack in the northern part of the Bight were not significantly related to annual variations in the intensity of upwelling in the Gulf of Panama.

Mean geographic distributions of baitboat CPUE in the northern part of the Bight for the 13 years of the fishery did not appear to be related to geographic distributions of temperature, salinity, osmotic pressure, thermocline topography, dissolved oxygen, transparency, or to temperature and salinity fronts, as measured during the ACENTO cruises. The mean distribution of yellowfin CPUE in the second quarter-year was directly and significantly correlated with zooplankton distribution during

ACENTO 1, but no relationship between skipjack and zooplankton was apparent. Yellowfin and skipjack appear to be more abundant in regions of strong currents and near islands and banks.

Estimates of the species mass of anchoveta in the Gulf of Panama range from 39,000 m.t. in December to 169,000 m.t. in April. The greatest increase, caused by the quadrupling of the mass of the incoming year-class, occurs between February and March and coincides with peaks in phytoplankton production and standing crop. Allowing a 2-month lag, the monthly values of anchoveta mass are significantly related to the amount of phytoplankton. It is estimated that 19×10^{12} anchoveta eggs are spawned annually in the Gulf of Panama.

The annual CPUE of white shrimp in the Gulf of Panama was directly correlated to the degree of upwelling in the same year. Mean monthly catches of shrimp in the Panama Bight are greatest in May-July, about 3-5 months after peak upwelling. Monthly catches of all kinds of shrimp in the Gulf of Panama, and of white shrimp off Colombia, are inversely and significantly correlated with mean sea level at Balboa C.Z. and at Buenaventura, respectively, allowing 4-month lag periods. Thus, the life-cycles of shrimp in the Panama Bight appear to be related to the seasonal cycle of upwelling and enrichment.

Humpback whales were found in the Panama Bight in July and August during the old whaling days because this region is the breeding grounds of the southern stocks which feed in the Antarctic during the southern summer.

SYMBOLS AND ABBREVIATIONS

~	approximately
≈	equals approximately
*	statistical significance at $0.01 < P \leq 0.05$
**	statistical significance at $P \leq 0.01$
1° area	1° of latitude × 1° of longitude
2° area	2° of latitude × 2° of longitude
10° area	10° of latitude × 10° of longitude
3-mrm	3-month running mean
ACENTO	Augmented Colombian "El Niño" Tuna Oceanography Program
ACENTO 1	1st cruise 21 May - 4 June 1965
ACENTO 2	2nd cruise 19-30 August 1965
ACENTO 3	3rd cruise 18 November - 1 December 1965
ACENTO 4	4th cruise 17 February - 6 March 1966
ATS	Applications Technology Satellite, NASA
Chl <i>a</i>	Chlorophyll <i>a</i>
Col.	Republic of Colombia
CPUE	Catch per unit effort
C.Z.	Panama Canal Zone
EASTROPAC	EASTROPAC Project, U.S. Bureau of Commercial Fisheries, La Jolla, California
Ec.	Republic of Ecuador
ELPT	Equatorial Low Pressure Trough
ESSA	Environmental Science Services Administration, U.S. Department of Commerce
FAO	Food and Agriculture Organization of the United Nations
GMT	Greenwich Mean Time
IATTC	Inter-American Tropical Tuna Commission
ITCZ	Intertropical Convergence Zone
ly	langley = gram-calorie of radiant energy/cm ²
mb	millibars
md	median
mo	month
m.p.h.	miles per hour
m.t.	metric tons
μg-at/L	microgram-atoms/liter
N	number of observations
NASA	National Aeronautics and Space Administration
NH ₃ -N	ammonia-nitrogen
NO ₂ -N	inorganic nitrite-nitrogen
NO ₃ -N	inorganic nitrate-nitrogen
<i>n.d.</i>	no date
<i>n.p.</i>	no pagination
<i>n.s.</i>	not statistically significant ($P > 0.05$)

O_2	dissolved oxygen
p.	page
Pan.	Republic of Panama
$PO_4\text{-P}$	inorganic soluble reactive phosphate-phosphorus
<i>p.c.</i>	personal communication
r	product-moment coefficient of correlation
r^2	coefficient of determination, the proportion of variation of either variable attributable to its correlation with the other
SDF	standardized day's fishing
$SiO_4\text{-Si}$	reactive silicate-silicon
ΣN	$NO_3\text{-N} + NO_2\text{-N} + NH_3\text{-N}$
σ_t	potential density anomaly
σ	range
$\bar{x}$	arithmetic mean
yr	year
Z	sampling depth
Z_s	standard depth

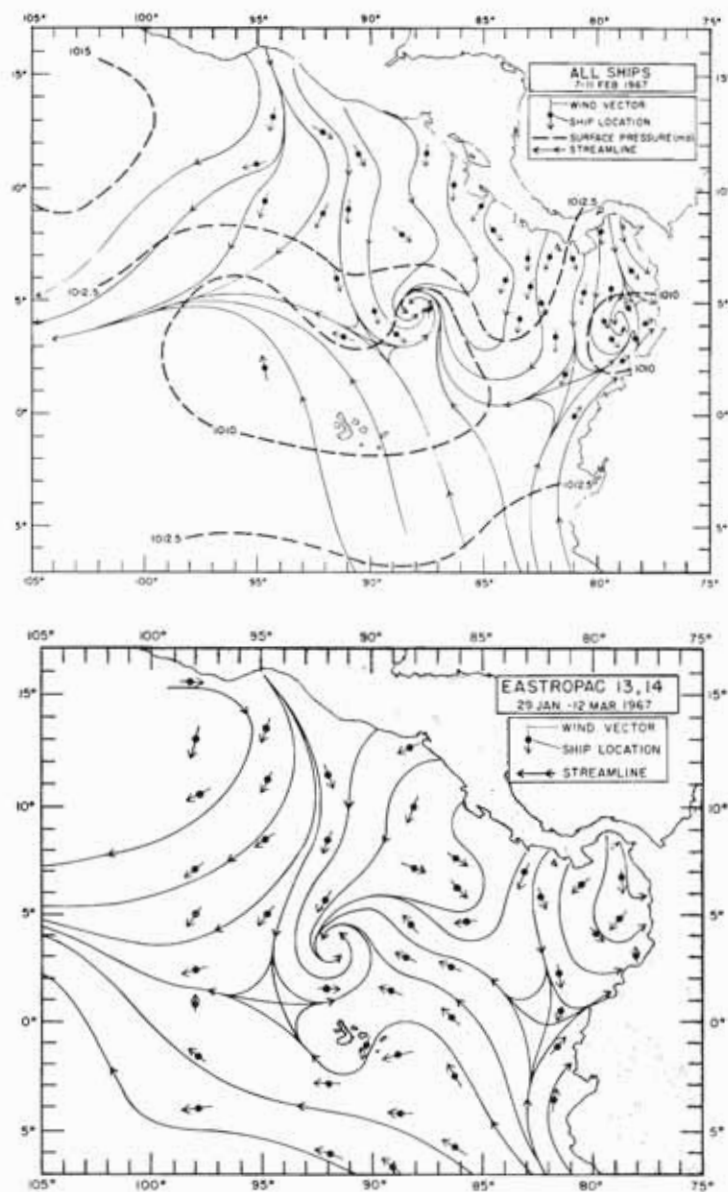


FIGURE 2. Wind direction based upon individual observations at 1500 GMT during EASTROPAC 13 and 14 (upper); wind direction and sea-level atmospheric pressure based upon all available individual ship observations, 7-11 February 1967 (lower). Courtesy of F. R. Miller.

FIGURA 2. Dirección del viento basada en observaciones individuales a las 1500 GMT durante EASTROPAC 13 y 14 (superior); dirección del viento y presión atmosférica del nivel del mar basadas en todas las observaciones disponibles de barcos individuales, 7-11 febrero 1967 (inferior). Cortesía de F. R. Miller.

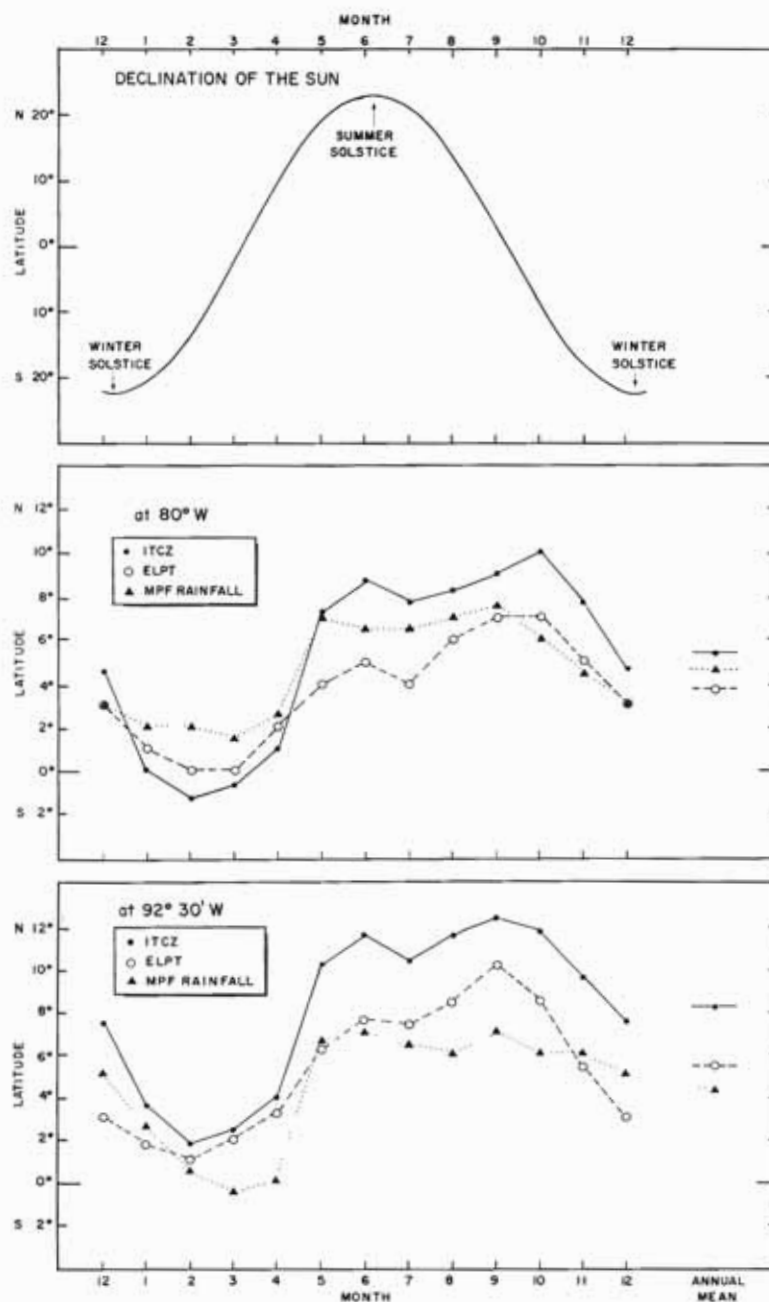


FIGURE 3. Declination of the sun; and mean monthly latitudinal positions of the ITCZ, and of the maximum percent frequency (MPF) of rainfall, at 80°W and at 92°30'W.

FIGURA 3. Declinación del sol y posiciones latitudinales medias mensuales de la ZCIT y del porcentaje máximo de frecuencia de la pluviosidad (MPF), a los 80°W y a los 92°30'W.

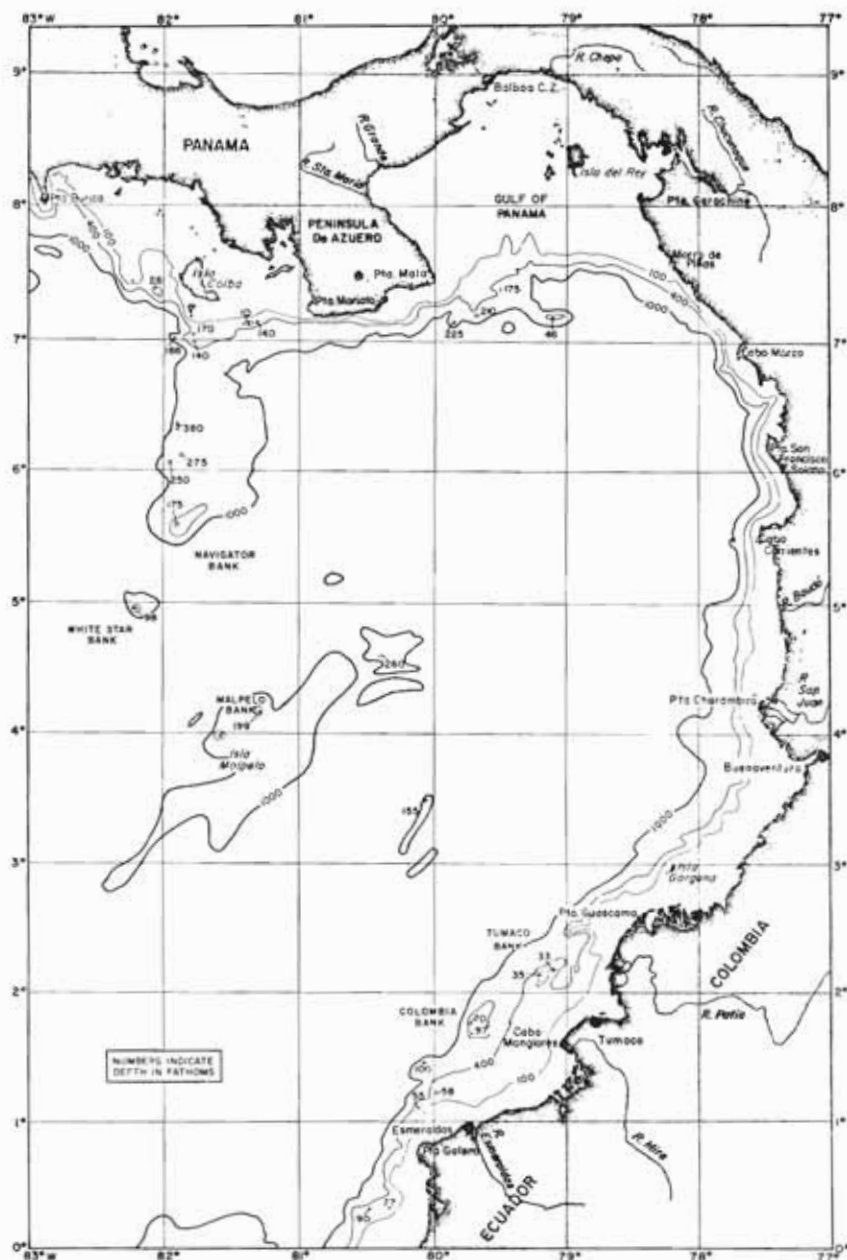


FIGURE 4. The Panama Bight region showing the general features of the bottom topography (after Chase 1968) and some of the principal fishing banks referred to by tuna baitboat fishermen.

FIGURA 4. La región del Panamá Bight presentando las características generales de la topografía del fondo (según Chase 1968) y algunos de los bancos principales de pesca mencionados por los pescadores de atún de los barcos de carnada.

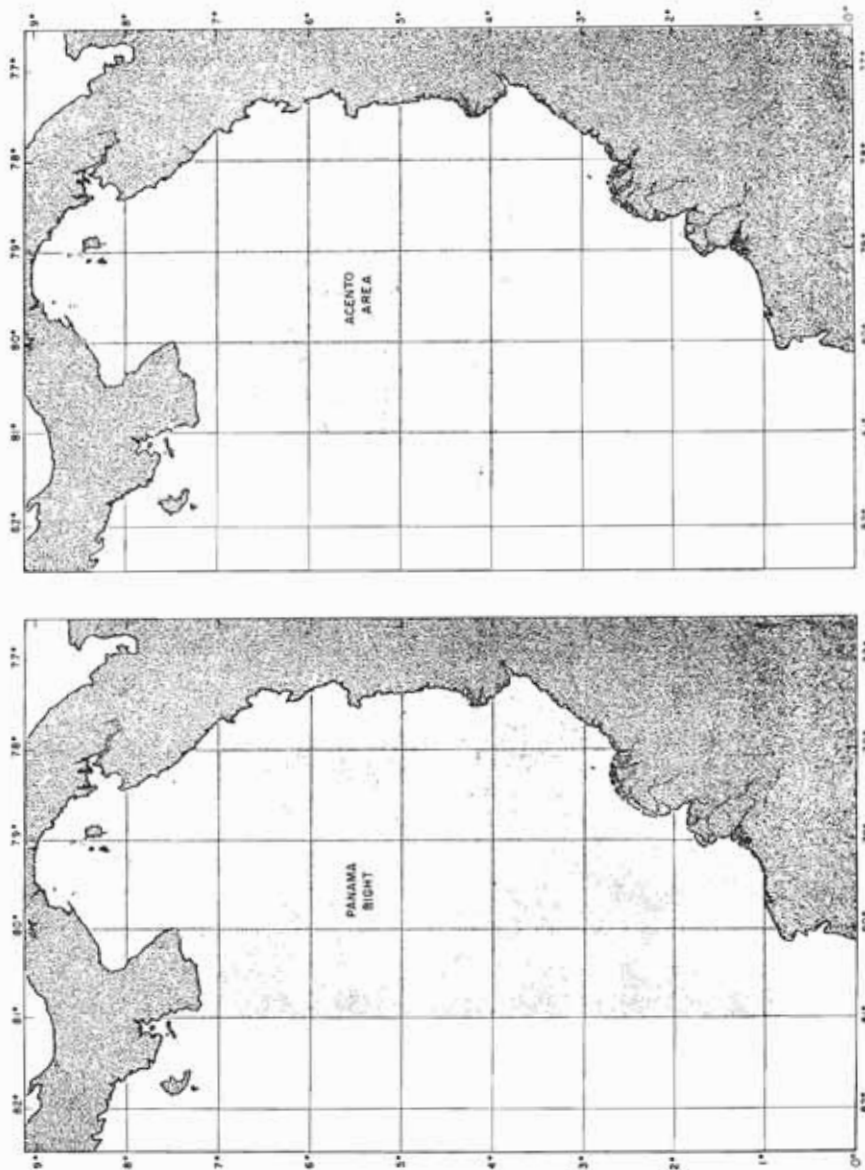
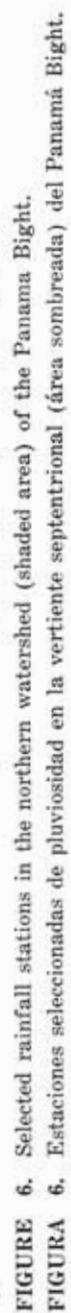


FIGURE 5. Geographic limits of the Panama Bight and of the Acento area.

FIGURA 5. Límites geográficos del Panamá Bight y del área de Acento.



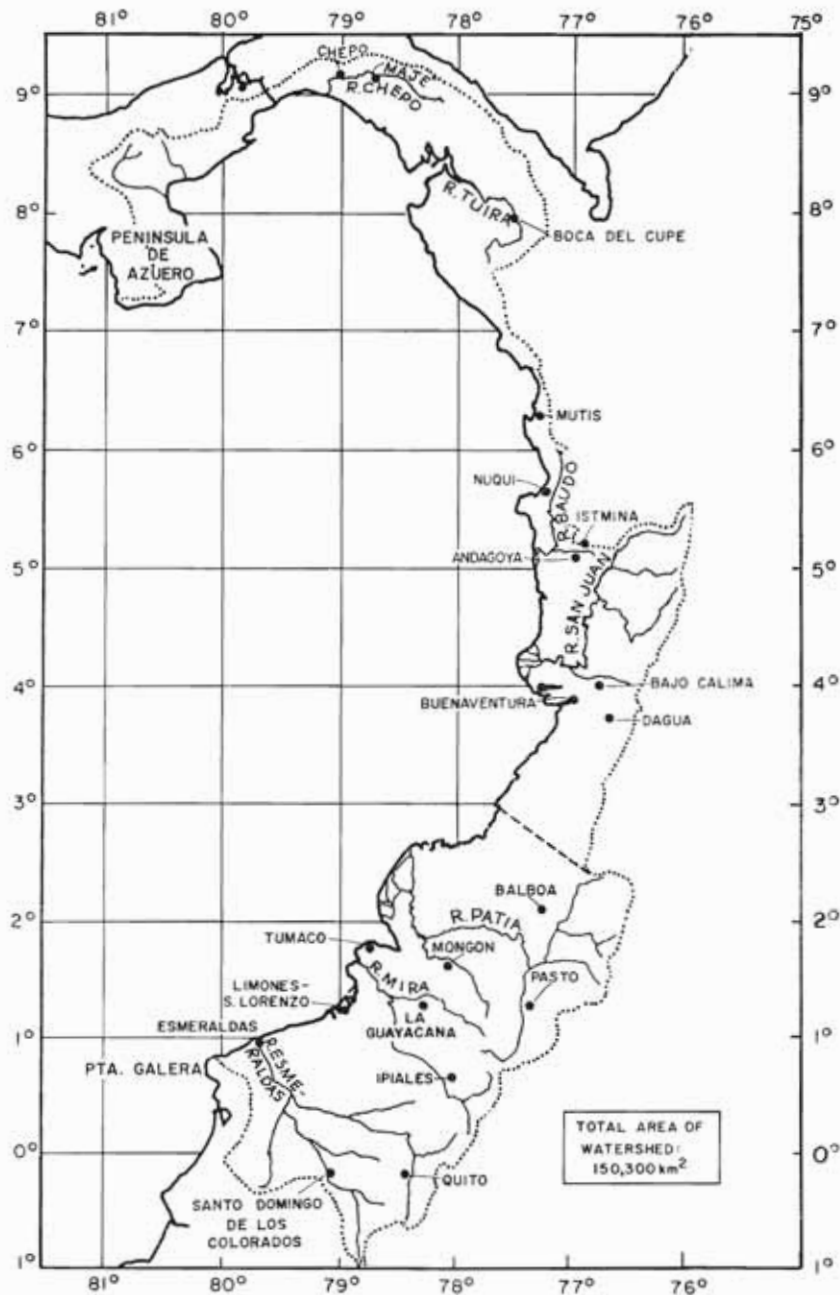


FIGURE 7. The watershed (shaded area) of the Panama Bight and selected rainfall stations in the eastern part. The broken line separates the northeastern and southeastern parts.

FIGURA 7. La vertiente (área sombreada) del Panamá Bight y estaciones seleccionadas de pluviosidad en la parte oriental. La línea a guiones separa las partes nordeste y sudeste.

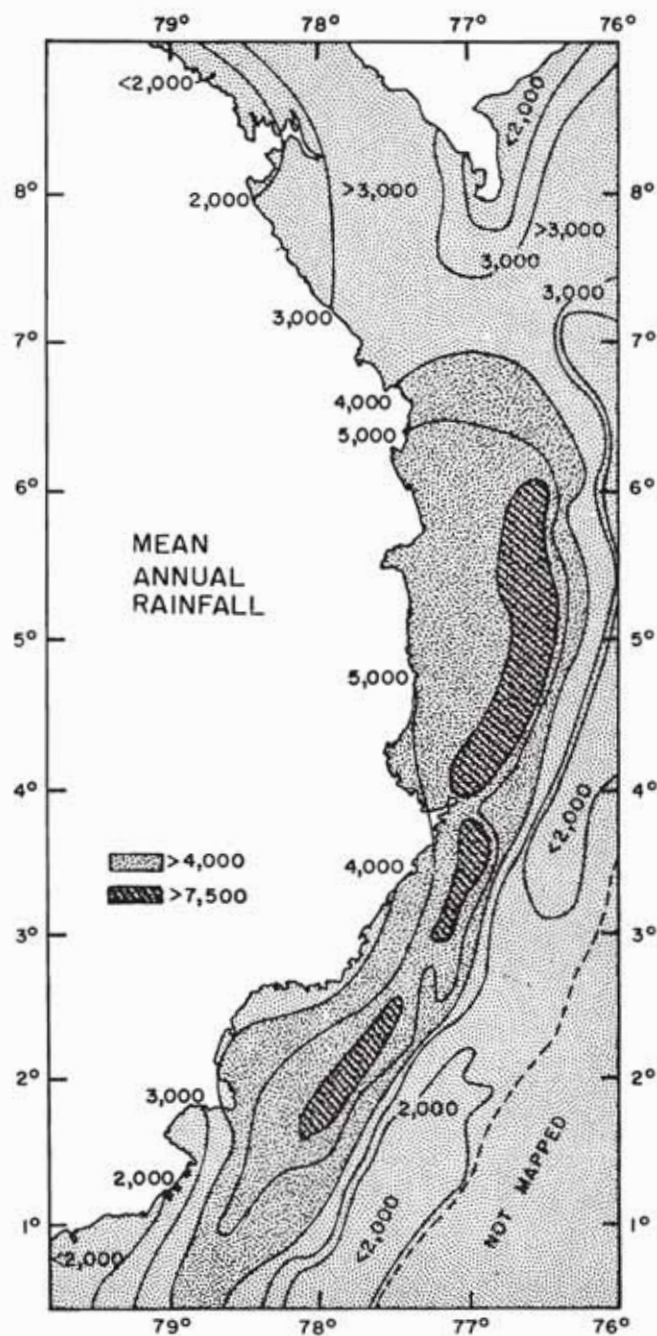


FIGURE 8. Average annual rainfall (mm) over land east of the Panama Bight by permission of Louisiana State University Press, after West (1957).

FIGURA 8. Promedio anual de pluviosidad (mm) sobre la tierra al este del Panamá Bight. Con permiso del Louisiana State University Press, según West (1957).

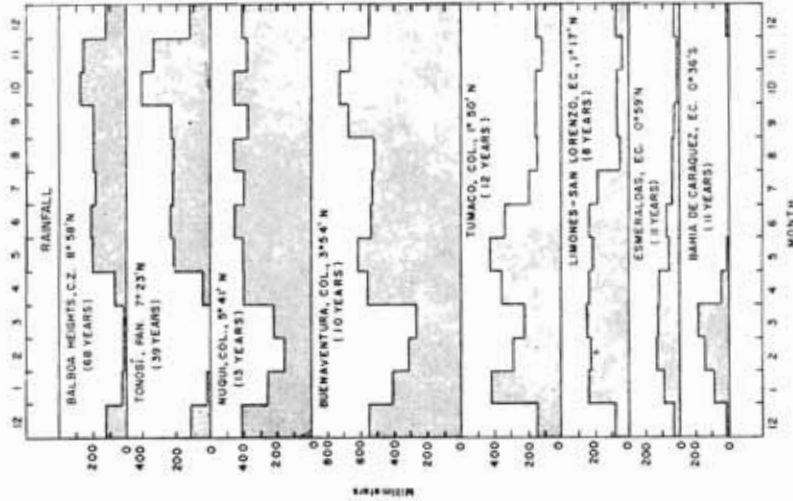


FIGURE 10. Mean monthly rainfall at selected stations on or near the Panama Bight within the latitudinal range of the ITCZ.

FIGURA 10. Media mensual de pluviosidad en estaciones seleccionadas en el Panamá Bight o cerca a esta región, dentro del alcance latitudinal de la ZCIT.

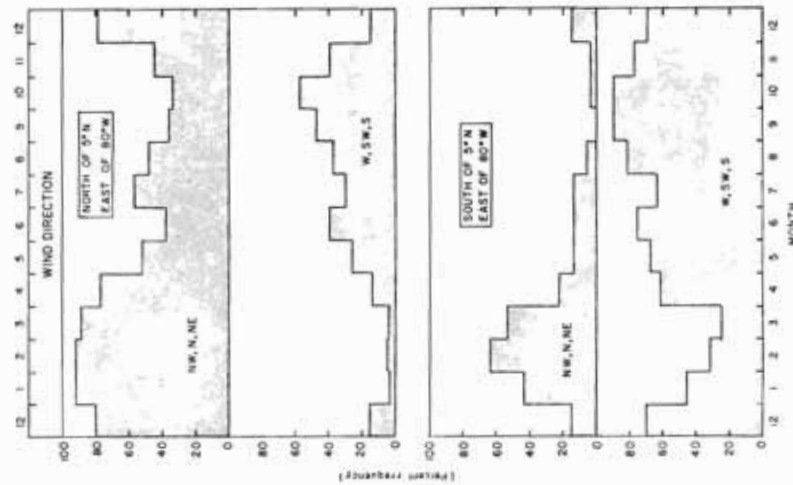


FIGURE 9. Monthly percentage frequencies of northerly and southwesterly winds in the Panama Bight (from Hydrographic Office 1948).

FIGURA 9. Porcentaje mensual de las frecuencias de los vientos septentrionales y sudoestes en el Panamá Bight (según Hydrographic Office 1948).

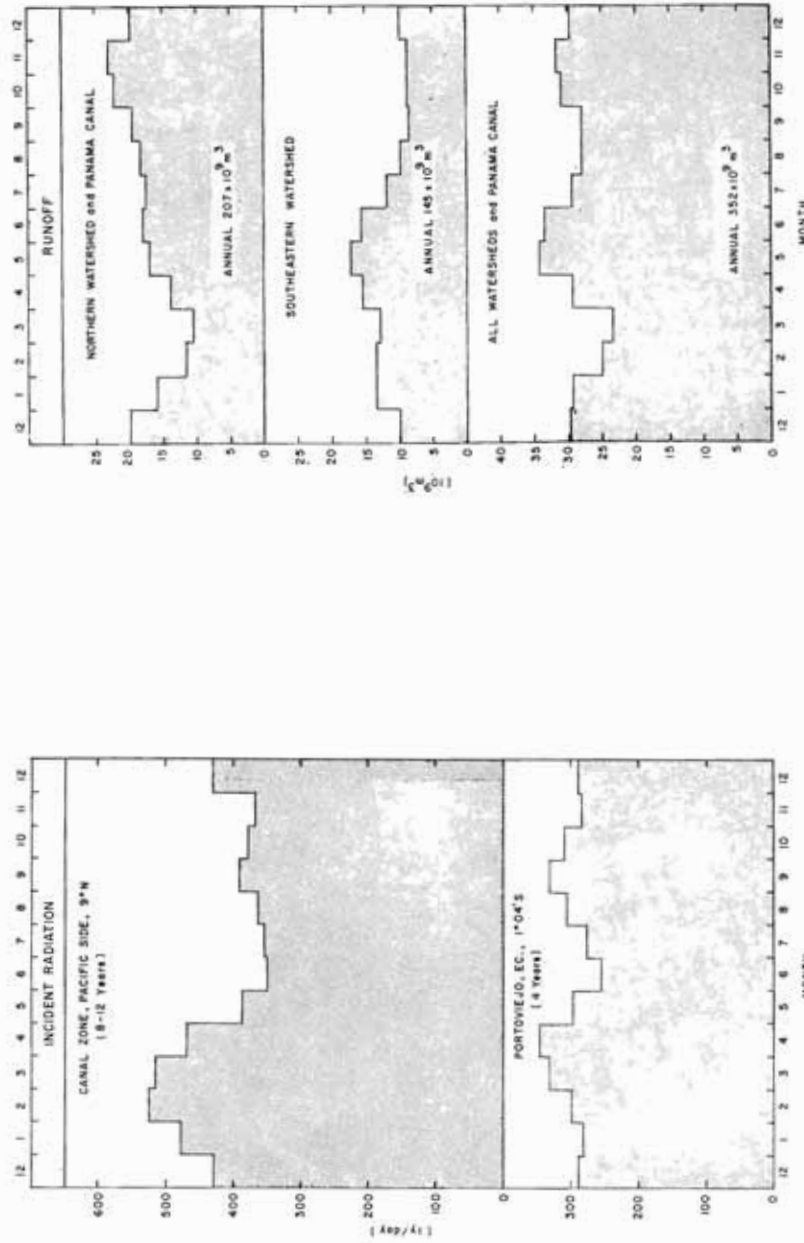


FIGURE 11. Mean monthly incident radiation at the Canal Zone's Pacific side, and at Portoviejo, Ecuador.

FIGURA 11. Media mensual de la radiación incidente al lado del Pacífico, en la Zona del Canal y en Portoviejo, Ecuador.

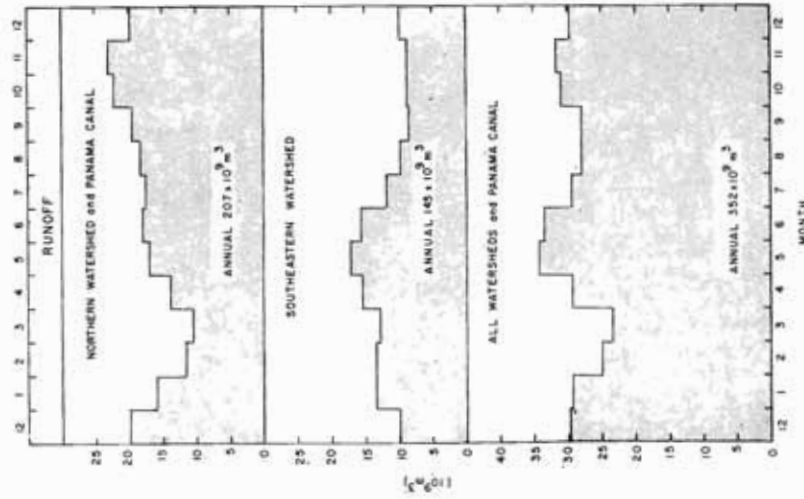


FIGURE 12. Mean monthly runoff into the Panama Bight.

FIGURA 12. Media mensual del drenaje en el Panamá Bight.

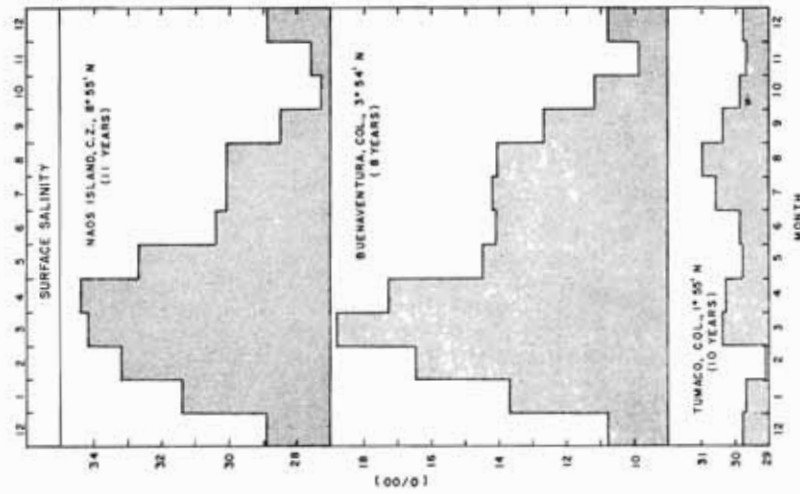


FIGURE 14. Mean monthly surface salinity at stations on the Panama Bight, 1949-60 (from Coast and Geodetic Survey 1962).

FIGURA 14. Media mensual de salinidad superficial de las estaciones en el Panamá Bight, 1949-60 (según el Coast and Geodetic Survey 1962).

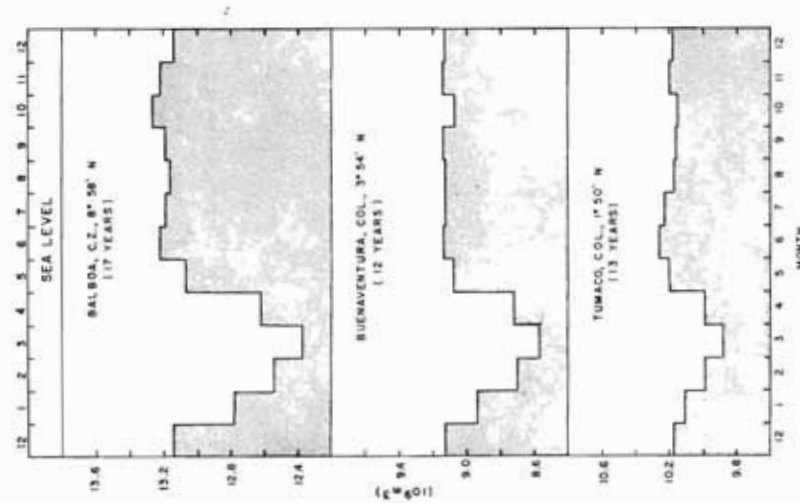


FIGURE 13. Mean monthly sea level at stations on the Panama Bight, 1951-67.

FIGURA 13. Media mensual del nivel del mar de las estaciones en el Panamá Bight, 1951-67.

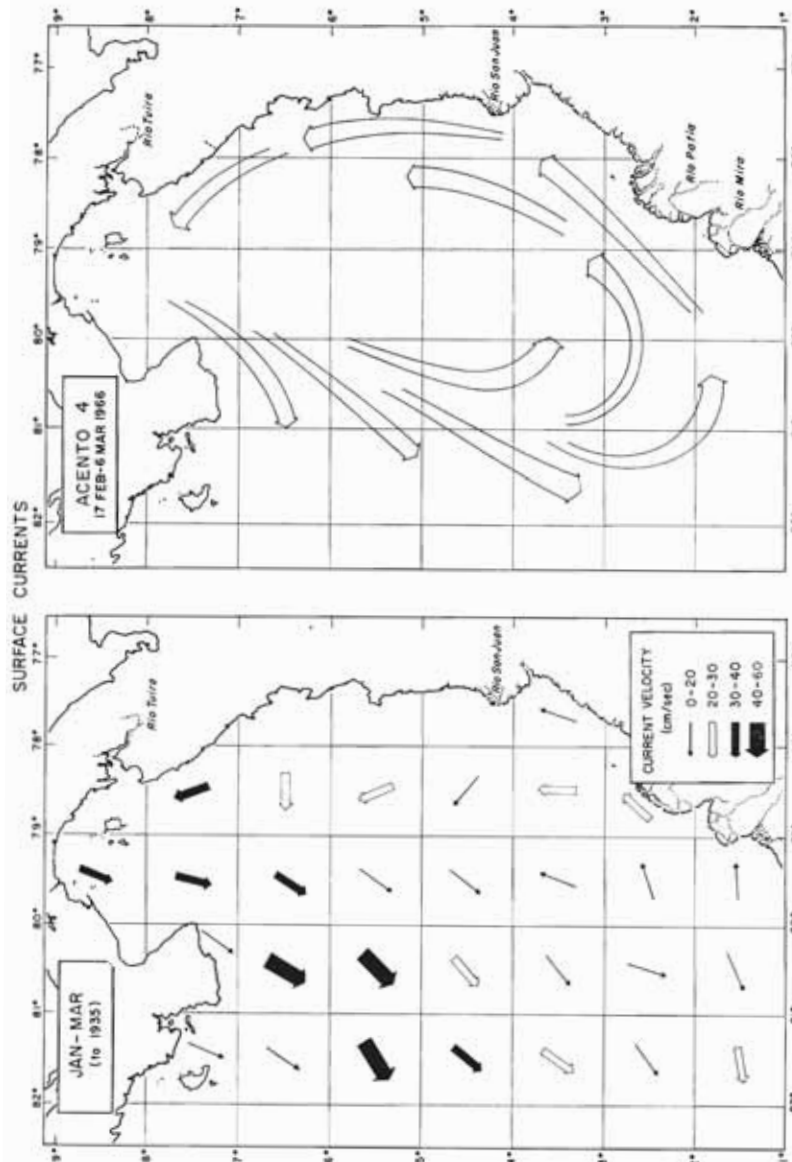


FIGURE 15. Average surface currents during January-March, after Wooster (1959). Based on observations through 1935.

FIGURA 15. Promedio de las corrientes superficiales durante enero-marzo, según Wooster (1959). Basado en observaciones hasta 1935.

FIGURE 16. Diagram of surface currents during Acento 4, after Stevenson (1970).

FIGURA 16. Diagrama de las corrientes superficiales durante Acento 4, según Stevenson (1970).

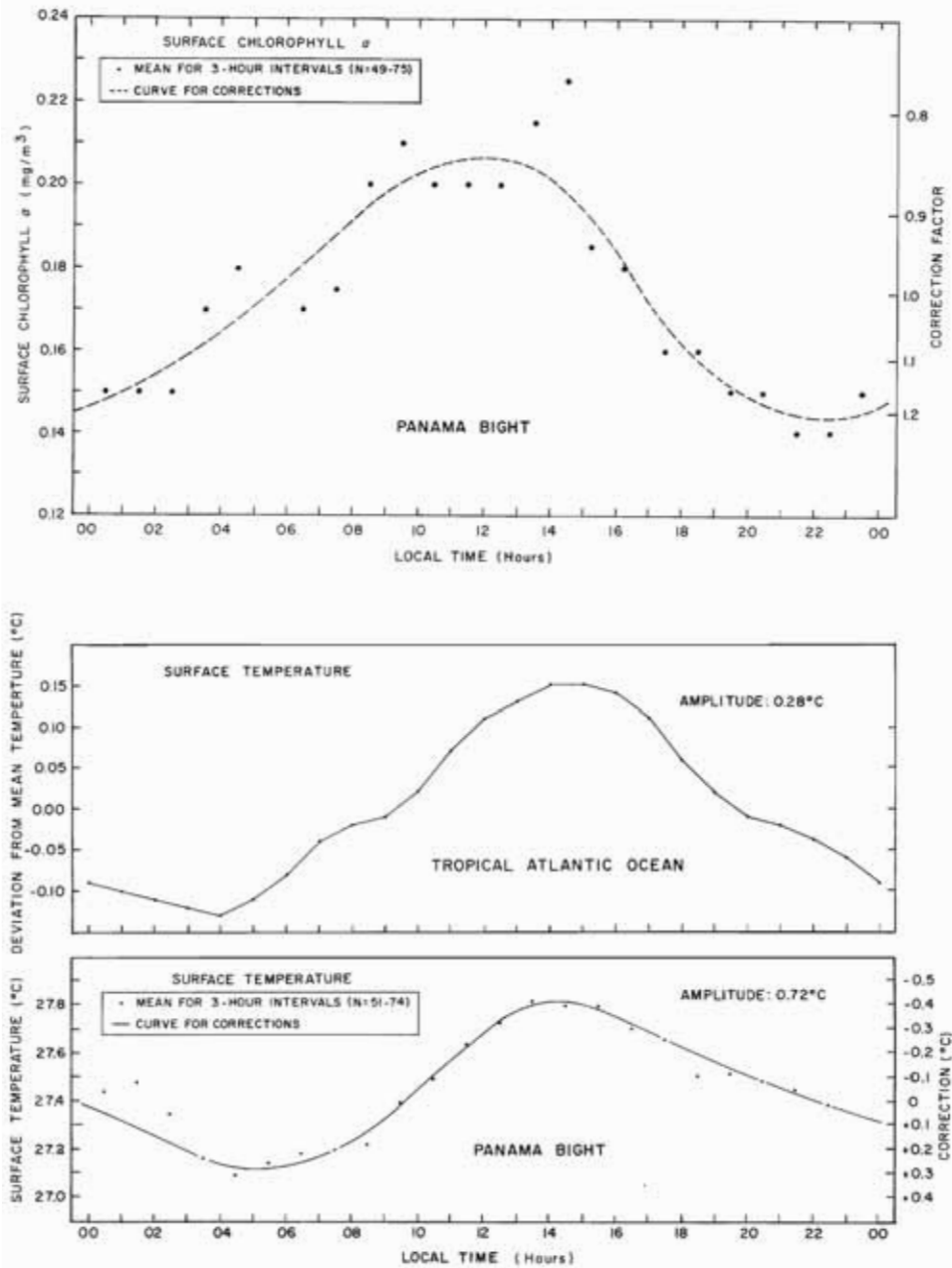


FIGURE 17. Diel variation of surface chlorophyll during ACENTO 1-4; diel variations of sea-surface temperature in the tropical Atlantic (after Kuhlbrodt and Reger 1938) and during ACENTO 1-4.

FIGURA 17. Variaciones diurnas de la clorofila superficial durante ACENTO 1-4; variaciones diurnas de la temperatura superficial del mar en el Atlántico tropical (según Kuhlbrodt y Reger 1938) y durante ACENTO 1-4.

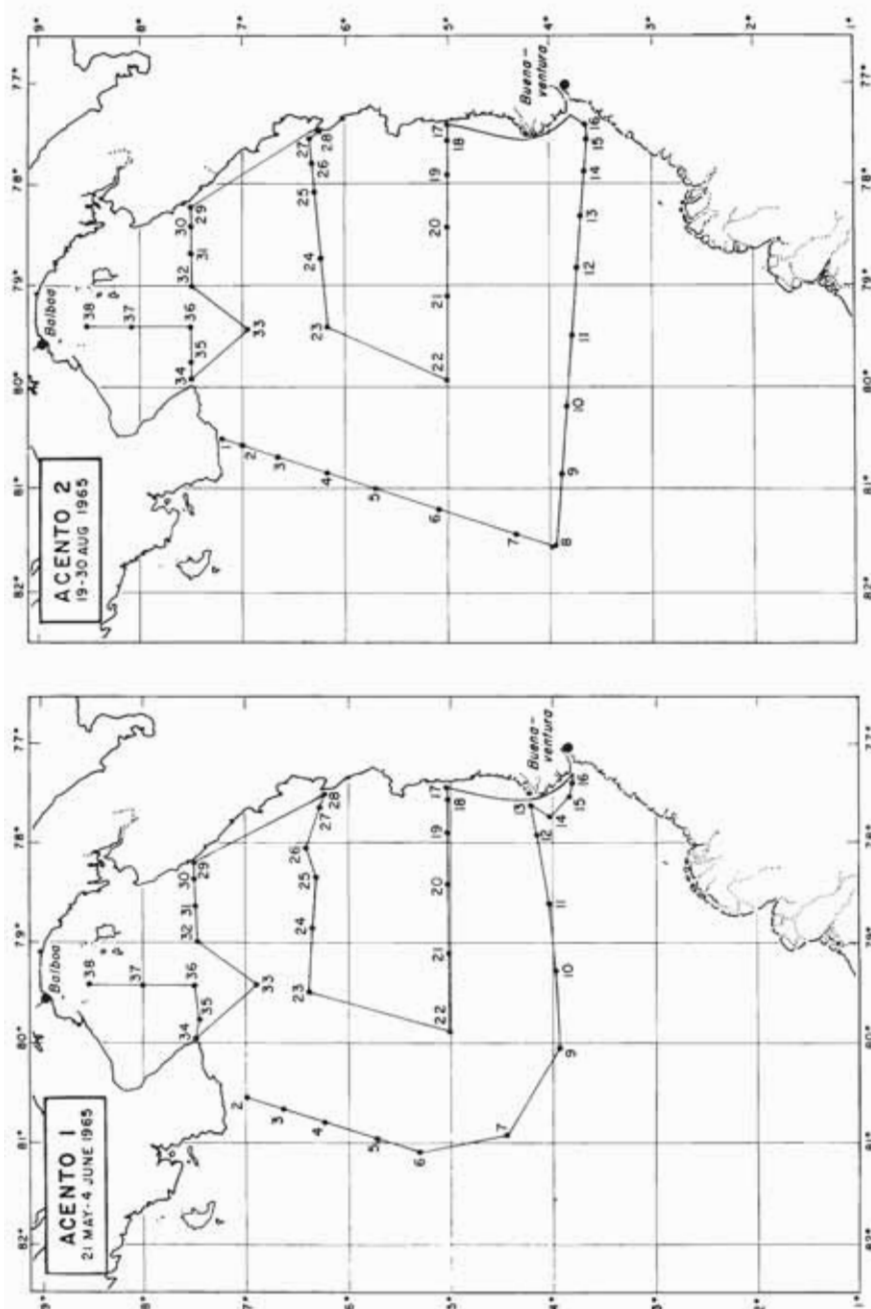


FIGURE 18. Cruise tracks and station positions for ACENTO 1 and 2.

FIGURA 18. Derroteros de los cruceros y posición de las estaciones para ACENTO 1 y 2.

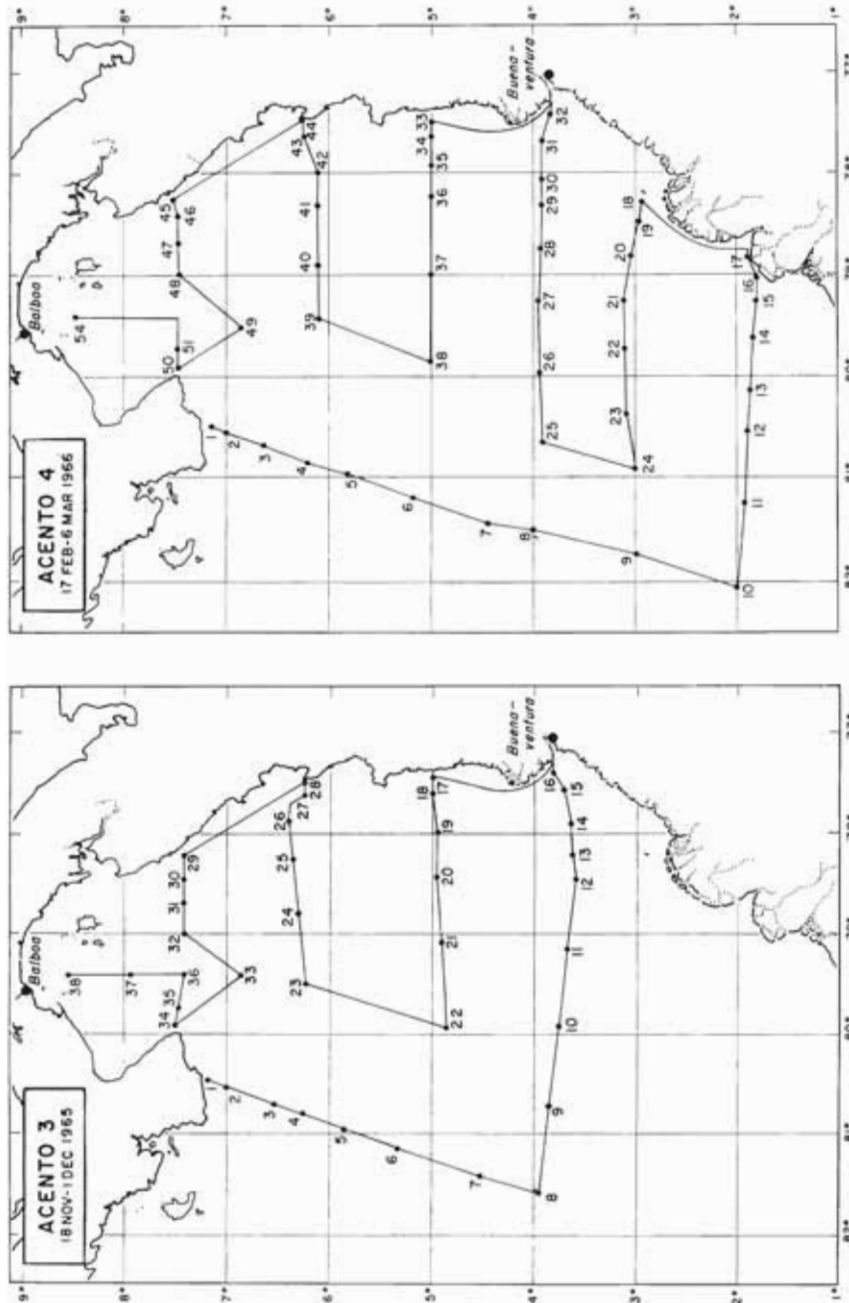


FIGURE 19. Cruise tracks and station positions for ACENTO 3 and 4.

FIGURA 19. Derroteros de los cruceros y posición de las estaciones para ACENTO 3 y 4.

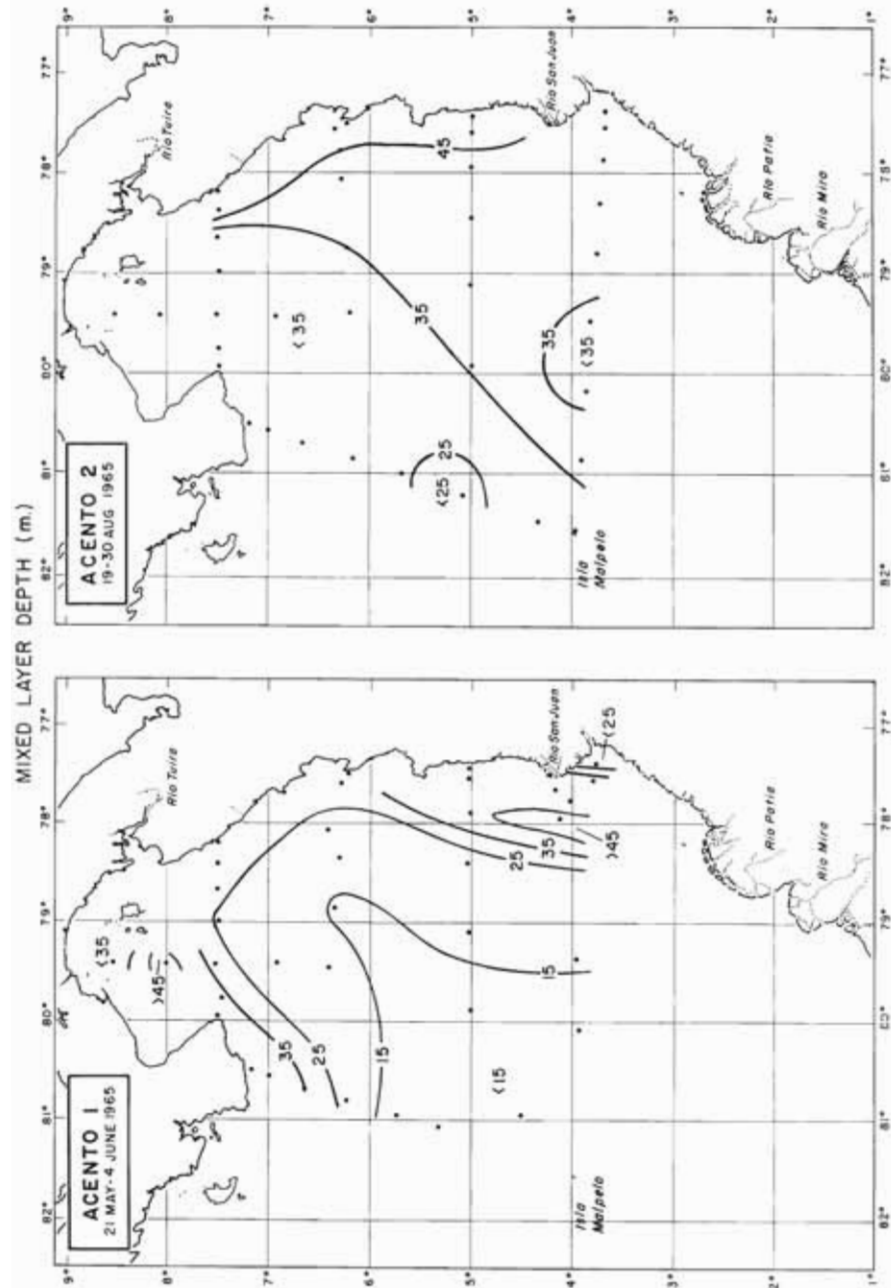


FIGURE 20. Geographic distributions of mixed layer depth, ACENTO 1 and 2.

FIGURA 20. Distribuciones geográficas del espesor de la capa mixta, ACENTO 1 y 2.

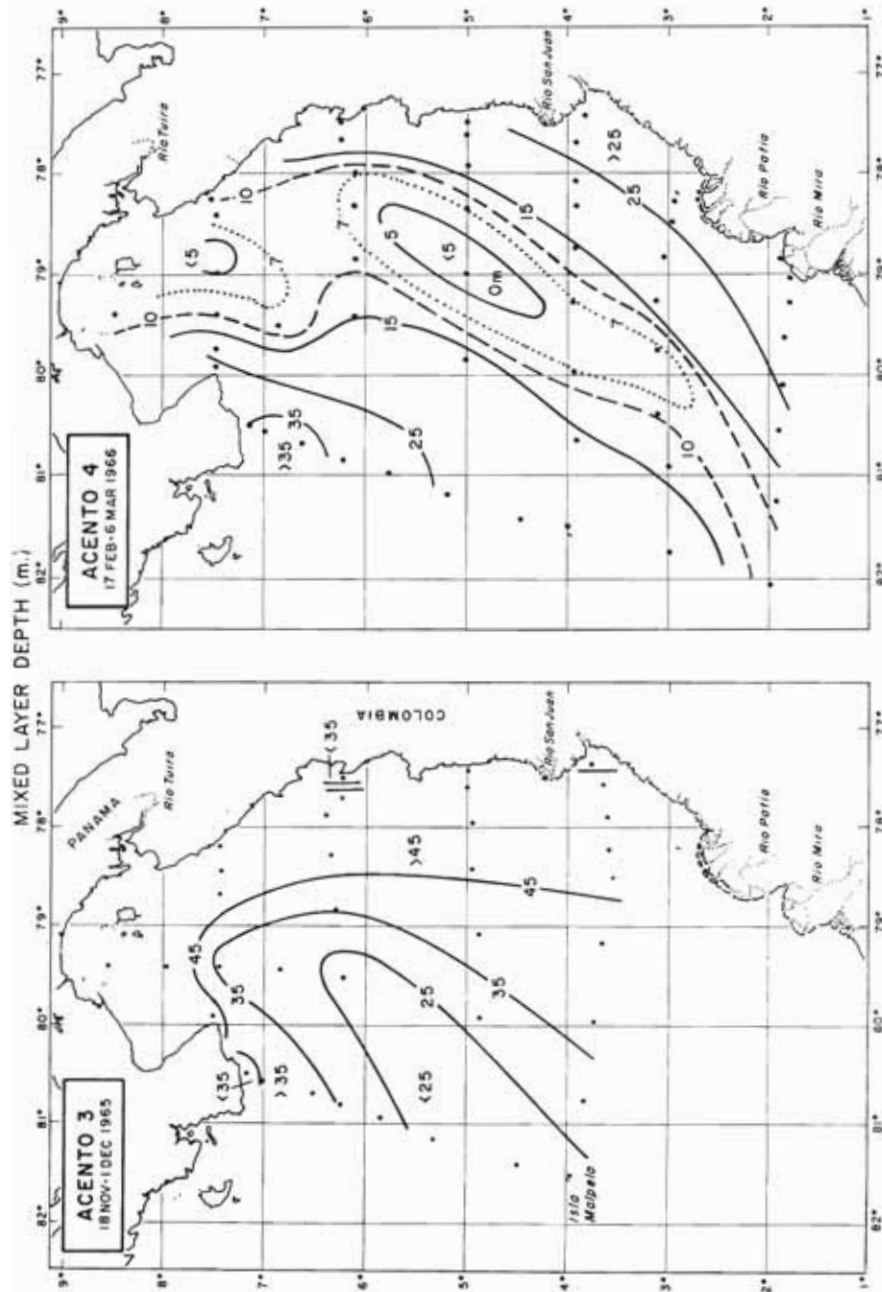


FIGURE 21. Geographic distributions of mixed layer depth, ACENTO 3 and 4.

FIGURA 21. Distribuciones geográficas de espesor de la capa mixta, ACENTO 3 y 4.

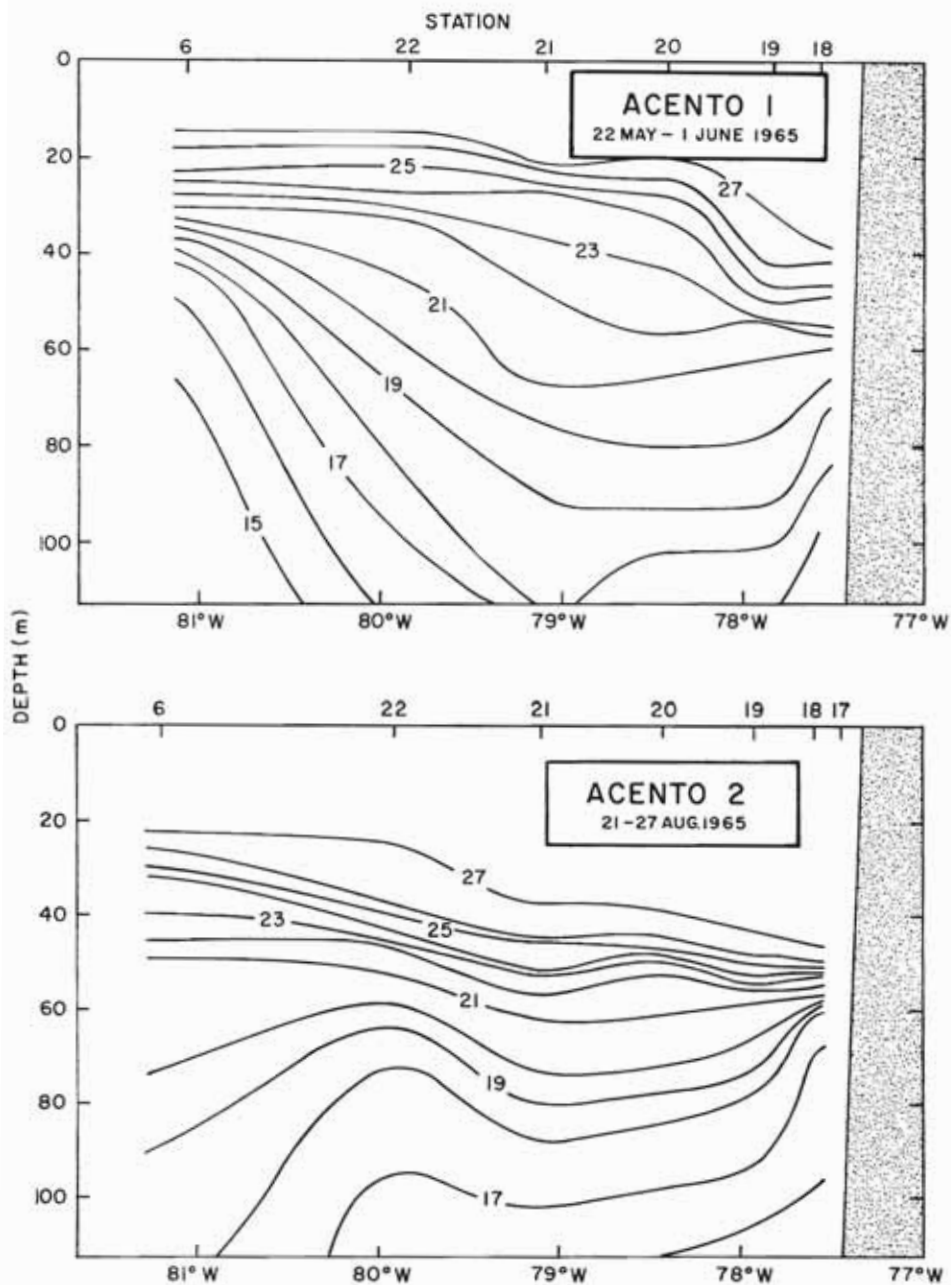


FIGURE 22. Temperature profiles (in °C) along 5°N, ACENTO 1 and 2 (from bathythermograph data).

FIGURA 22. Perfiles de temperatura (en °C) a lo largo de los 5°N, ACENTO 1 y 2 (según datos batitermográficos).

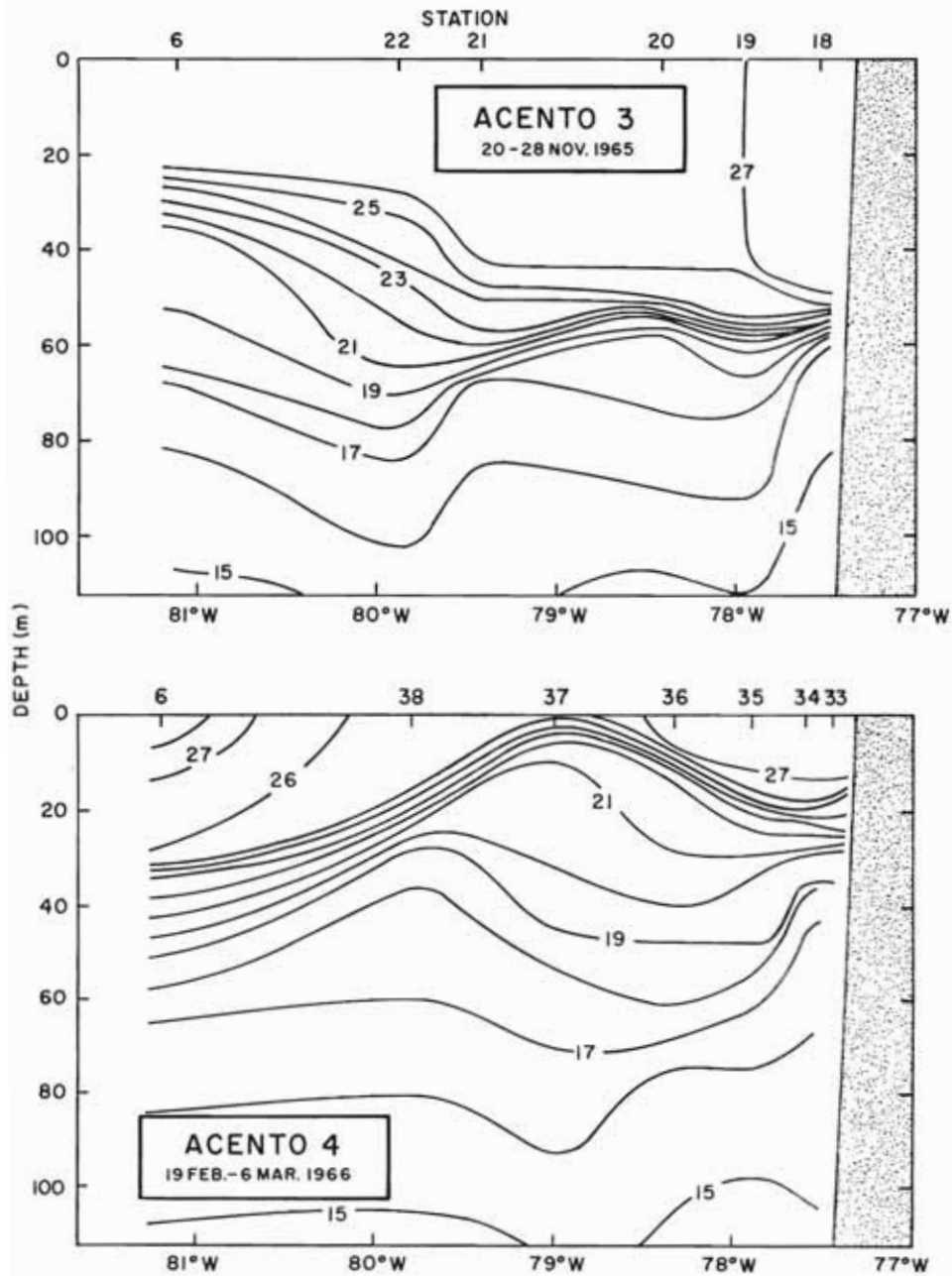
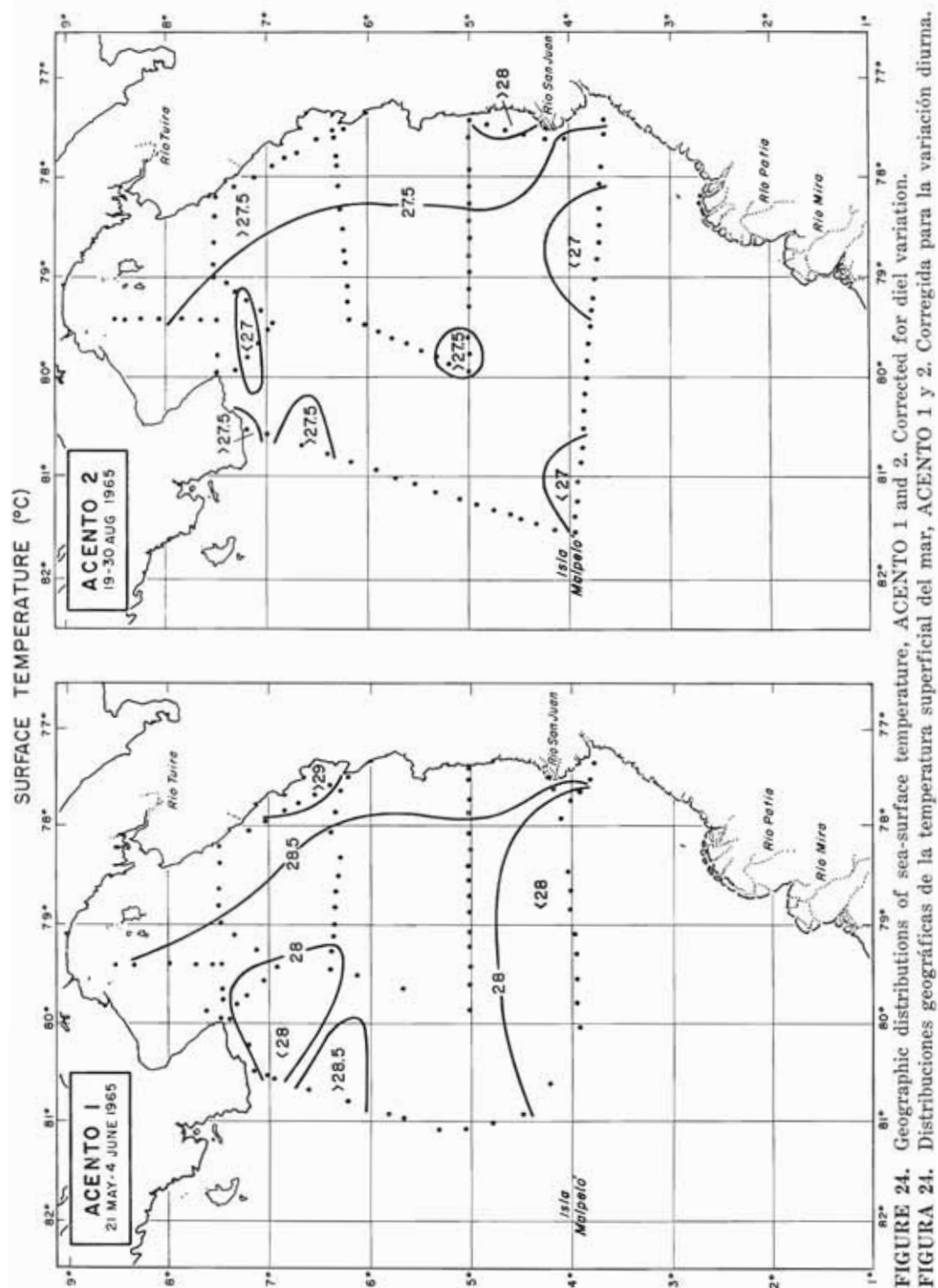


FIGURE 23. Temperature profiles (in °C) along 5°N, ACENTO 3 and 4 (from bathythermograph data).

FIGURA 23. Perfiles de temperatura (en °C) a lo largo de los 5°N, ACENTO 3 y 4 (según datos batitermográficos).



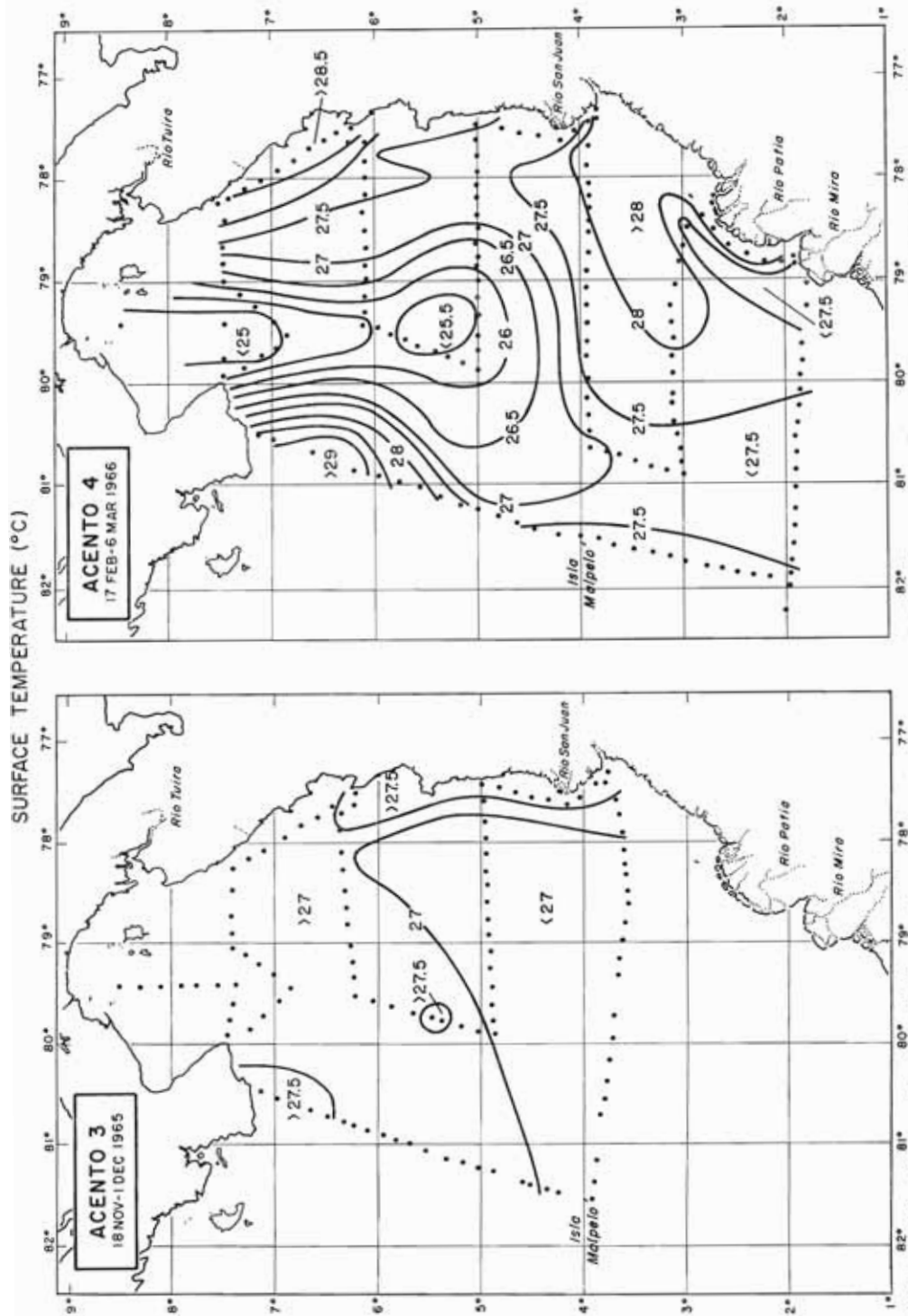


FIGURE 25. Geographic distributions of sea-surface temperature, ACENTO 3 and 4. Corrected for diel variation.
 FIGURA 25. Distribuciones geográficas de la temperatura superficial del mar, ACENTO 3 y 4. Corregida para la variación diurna.

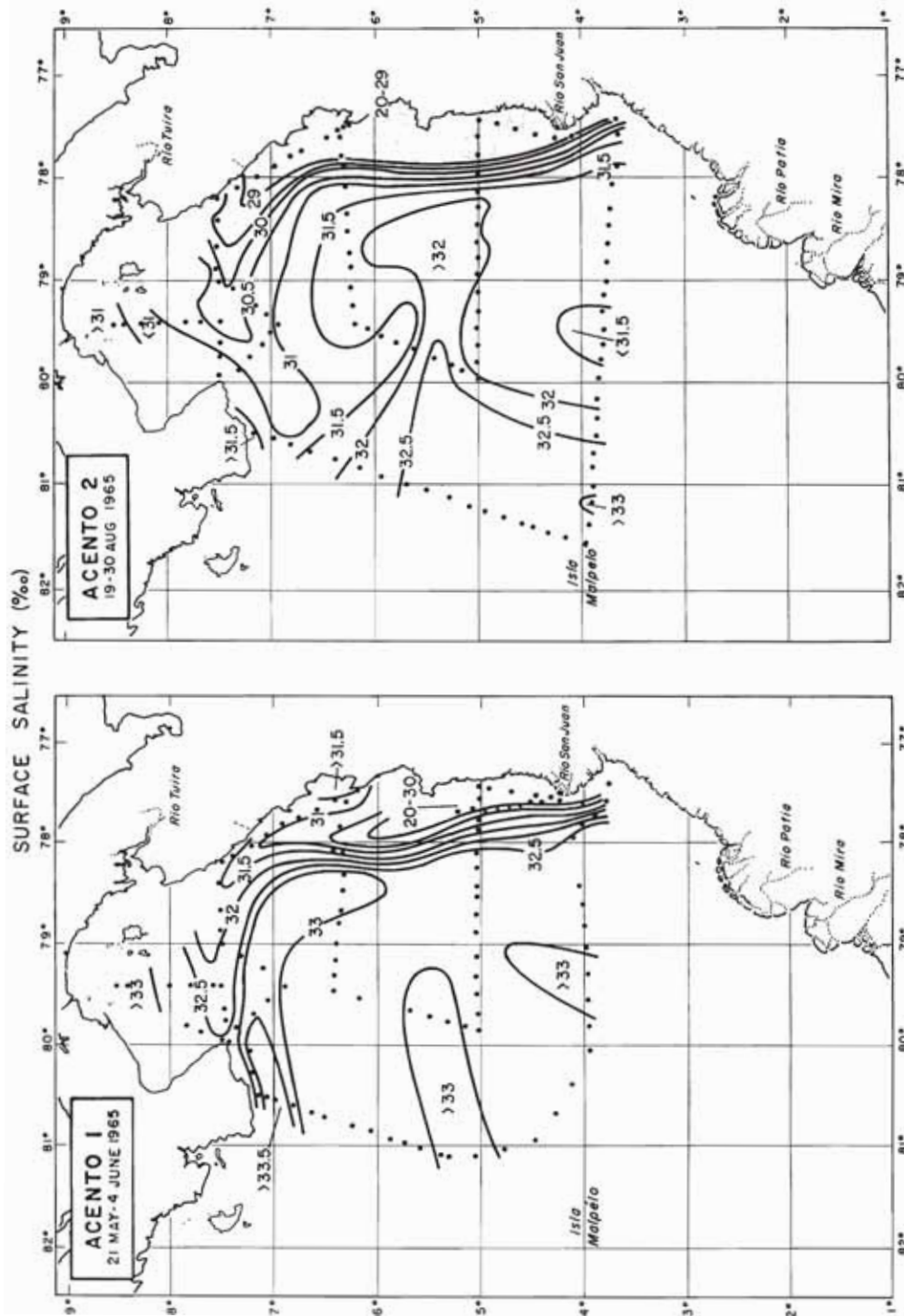


FIGURE 26. Geographic distributions of surface salinity, ACENTO 1 and 2.
 FIGURA 26. Distribuciones geográficas de la salinidad superficial, ACENTO 1 y 2.

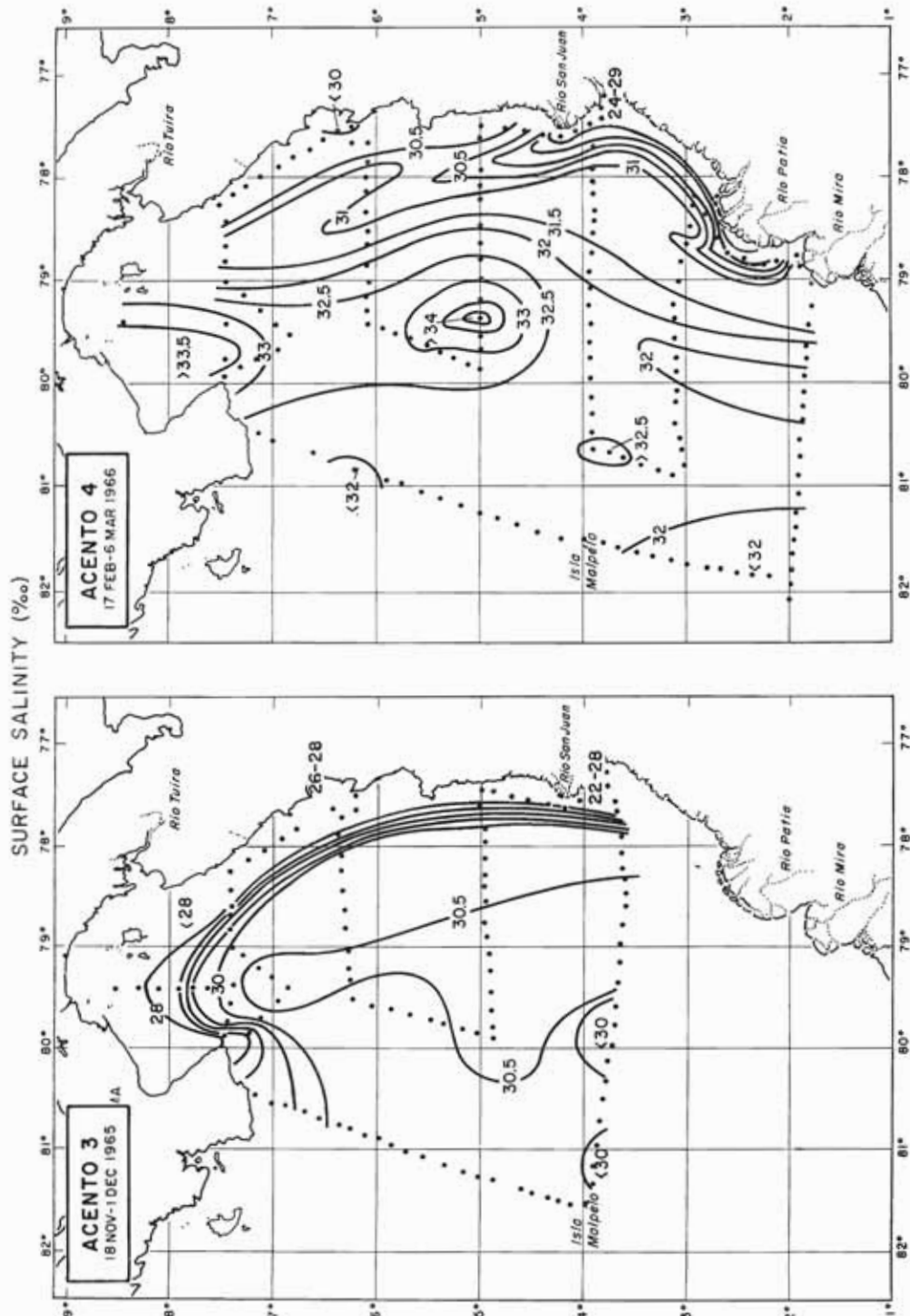


FIGURE 27. Geographic distributions of surface salinity, ACENTO 3 and 4.
 FIGURA 27. Distribuciones geográficas de la salinidad superficial, ACENTO 3 y 4.

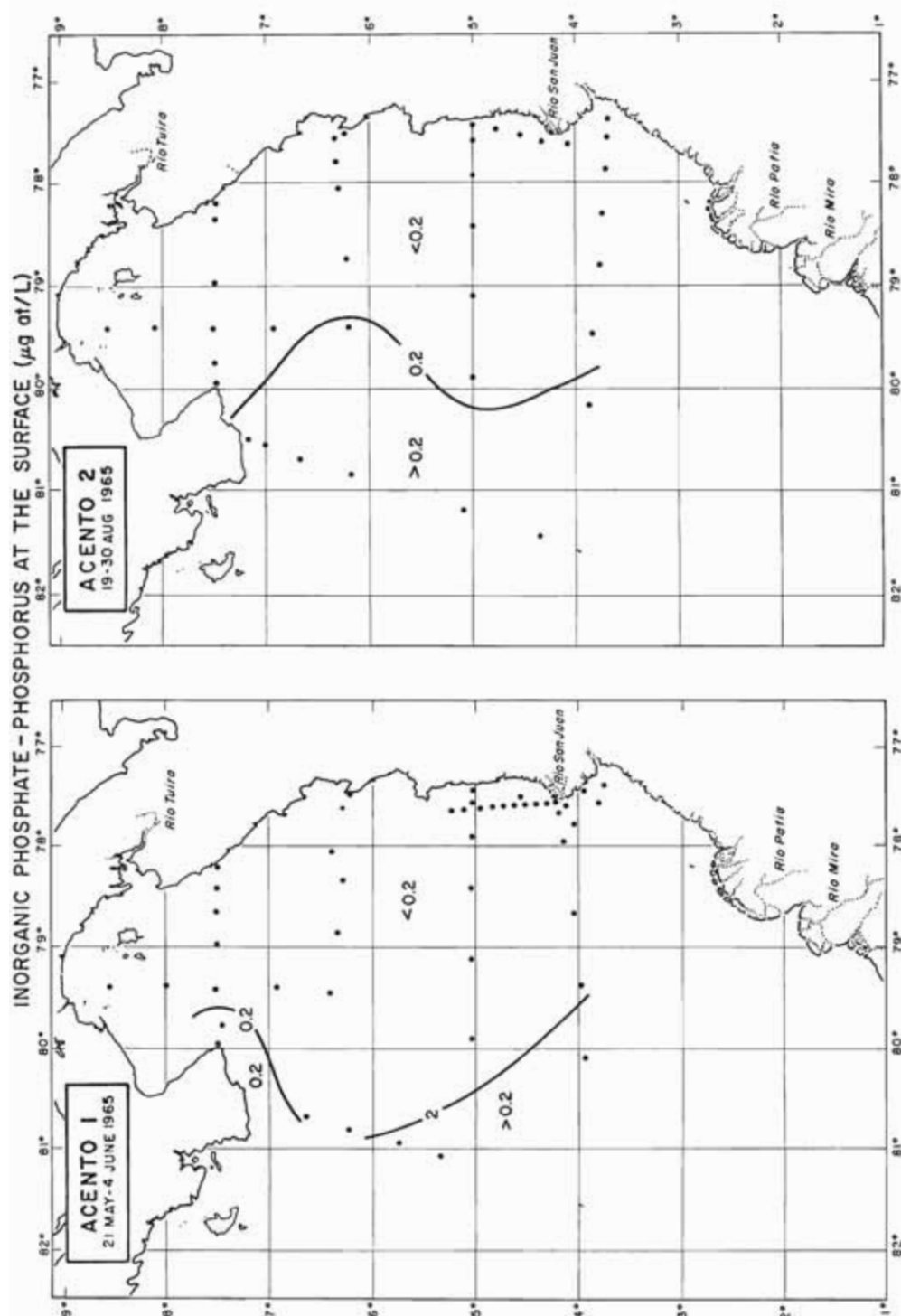


FIGURE 28. Geographic distributions of PO₄-P at the surface, ACENTO 1 and 2.
 FIGURA 28. Distribuciones geográficas de PO₄-P en la superficie, ACENTO 1 y 2.

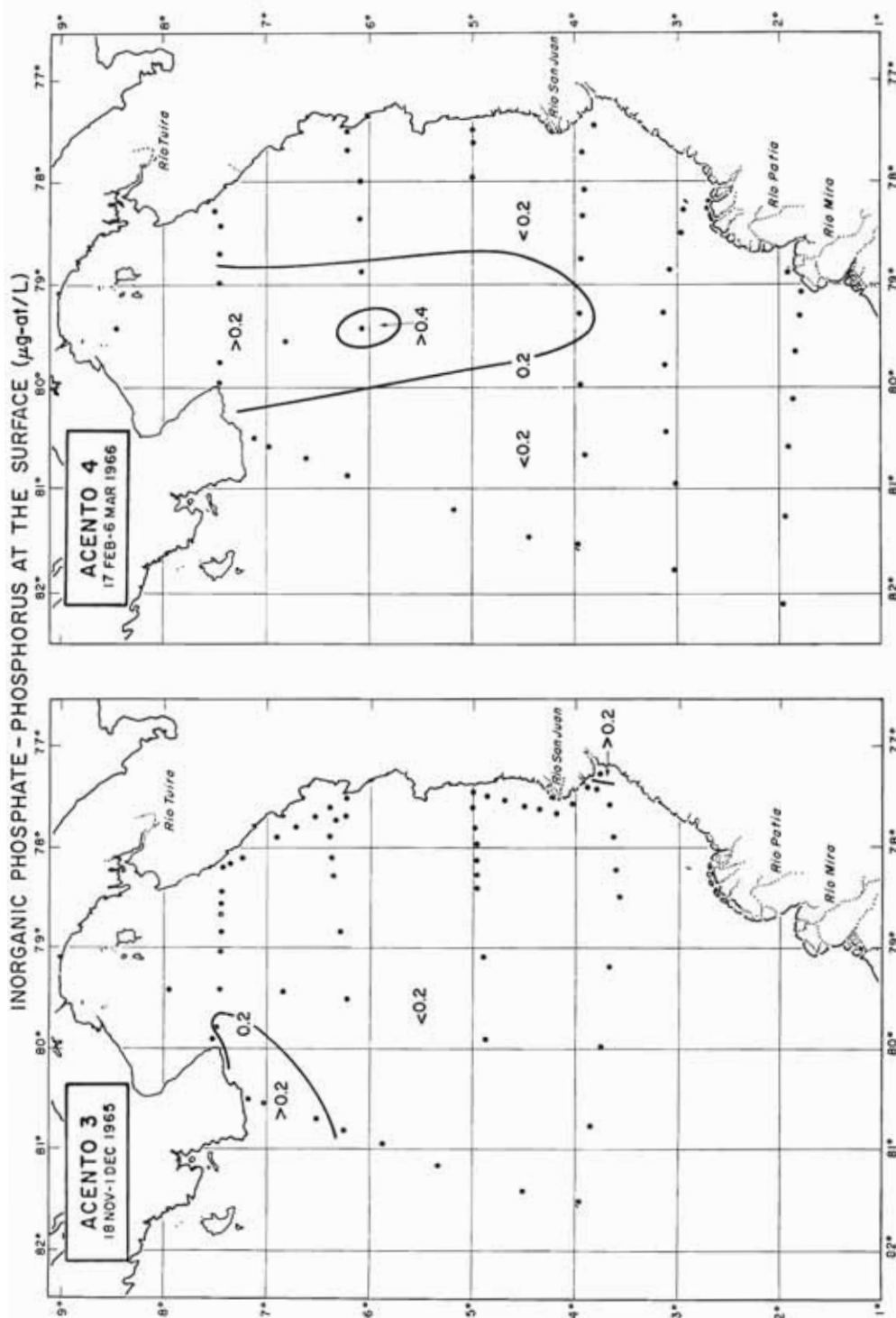


FIGURE 29. Geographic distributions of $\text{PO}_4\text{-P}$ at the surface, ACENTO 3 and 4.
 FIGURA 29. Distribuciones geográficas de $\text{PO}_4\text{-P}$ en la superficie, ACENTO 3 y 4.

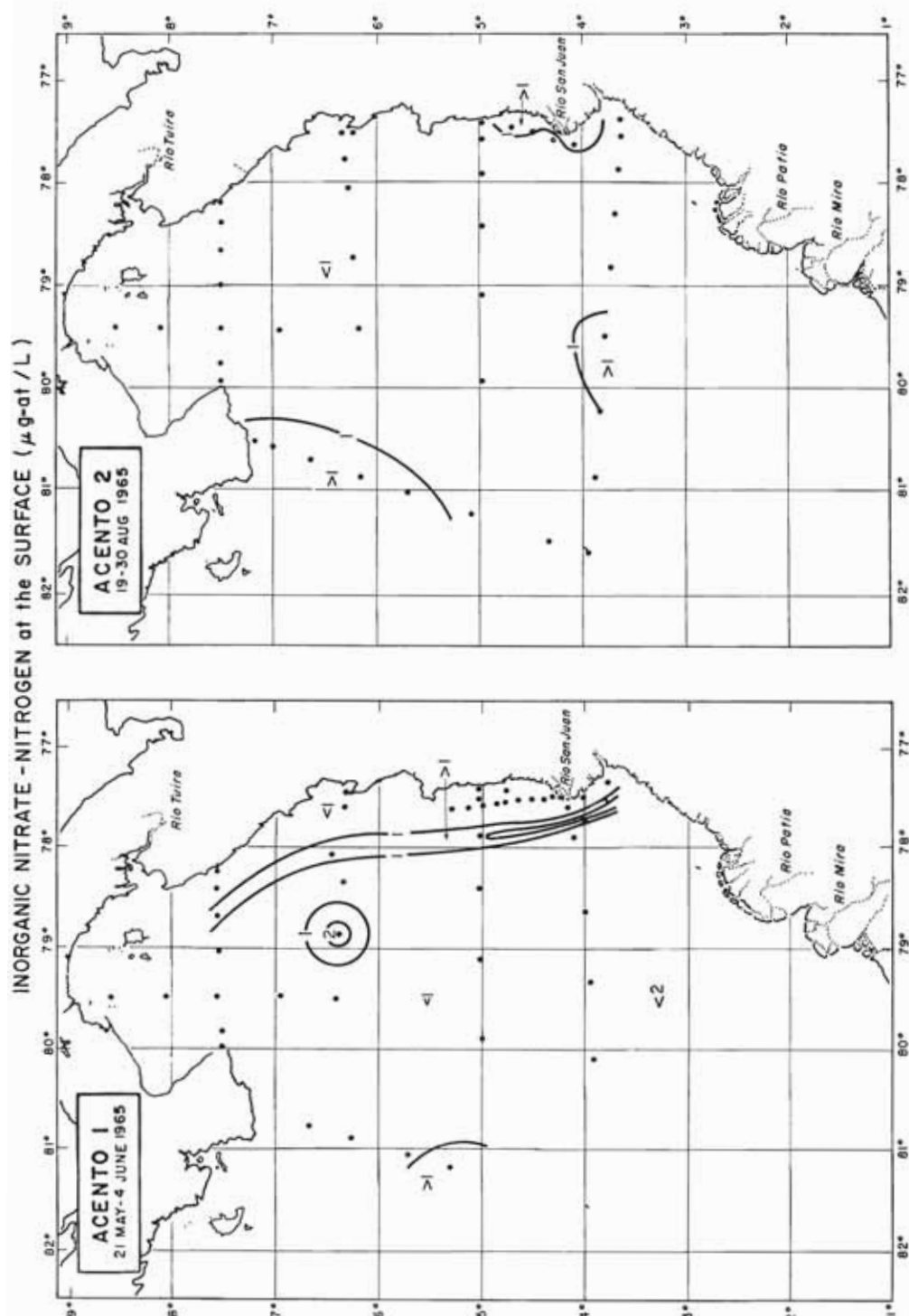


FIGURE 30. Geographic distributions of $\text{NO}_3\text{-N}$ at the surface, ACENTO 1 and 2.
 FIGURA 30. Distribuciones geográficas de $\text{NO}_3\text{-N}$ en la superficie, ACENTO 1 y 2.

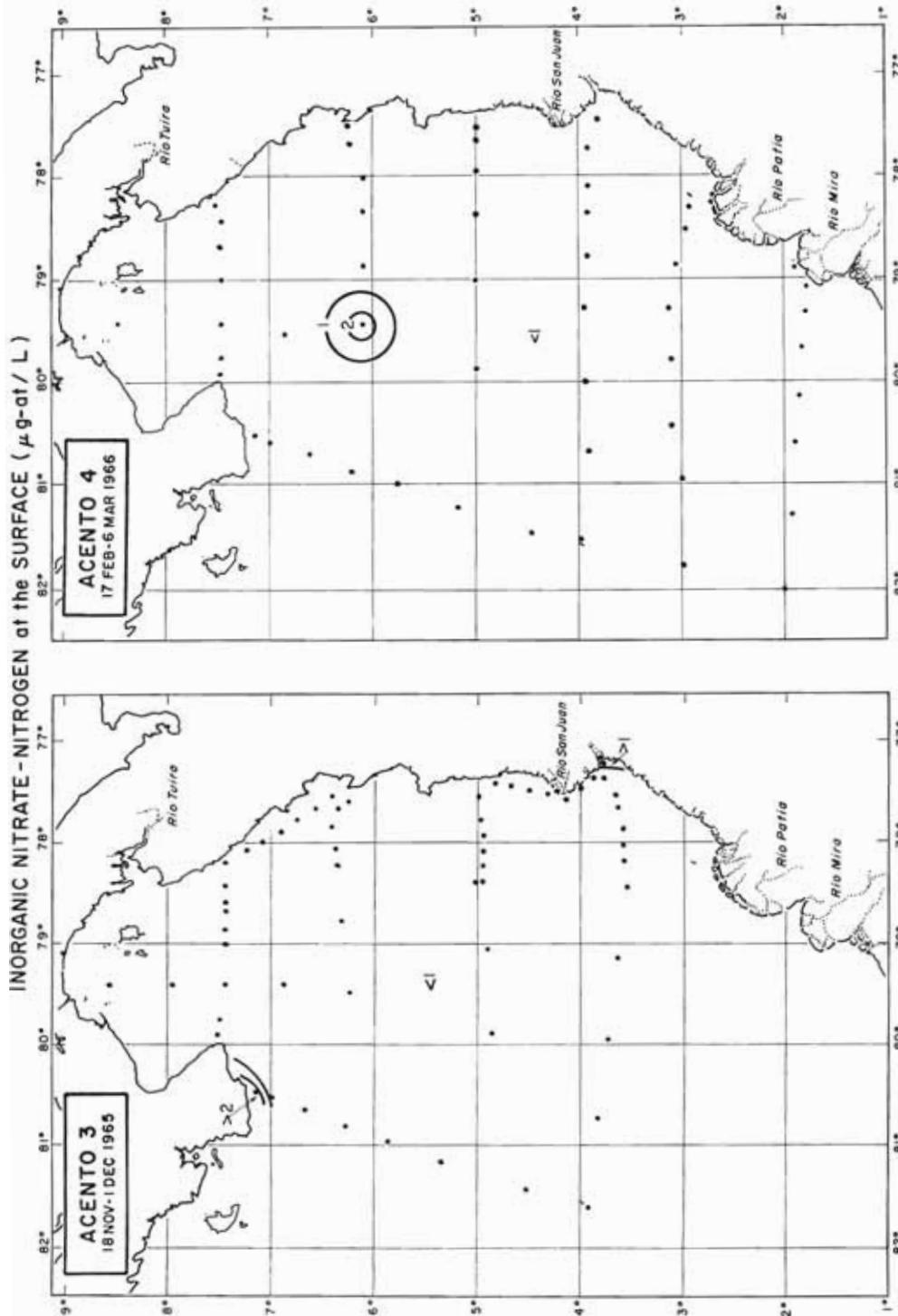


FIGURE 31. Geographic distributions of $\text{NO}_3\text{-N}$ at the surface, ACENTO 3 and 4.
 FIGURA 31. Distribuciones geográficas de $\text{NO}_3\text{-N}$ en la superficie, ACENTO 3 y 4.

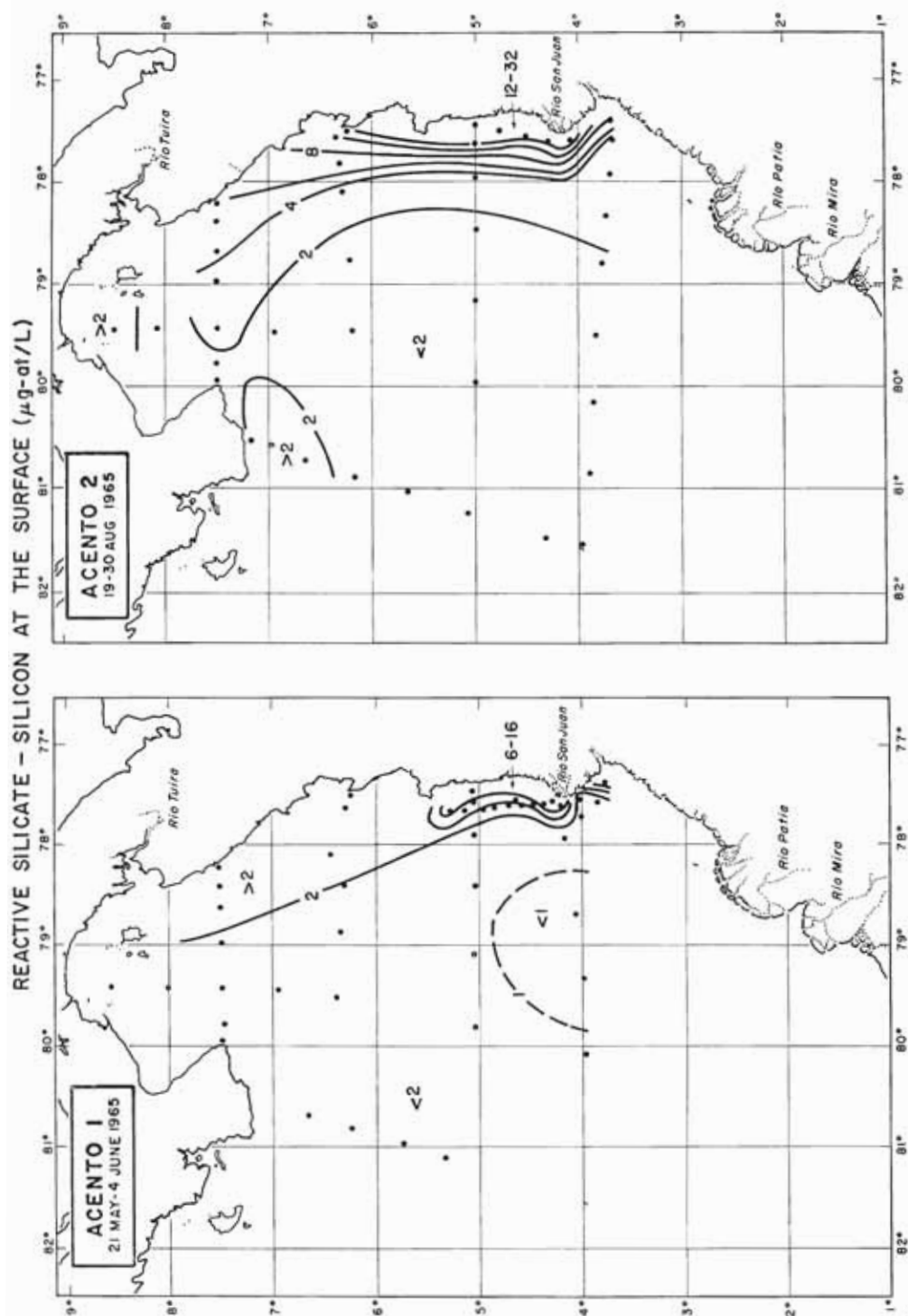
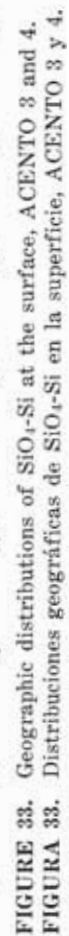


FIGURE 32. Geographic distributions of $\text{SiO}_4\text{-Si}$ at the surface, ACENTO 1 and 2.
 FIGURA 32. Distribuciones geográficas de $\text{SiO}_4\text{-Si}$ en la superficie, ACENTO 1 y 2.



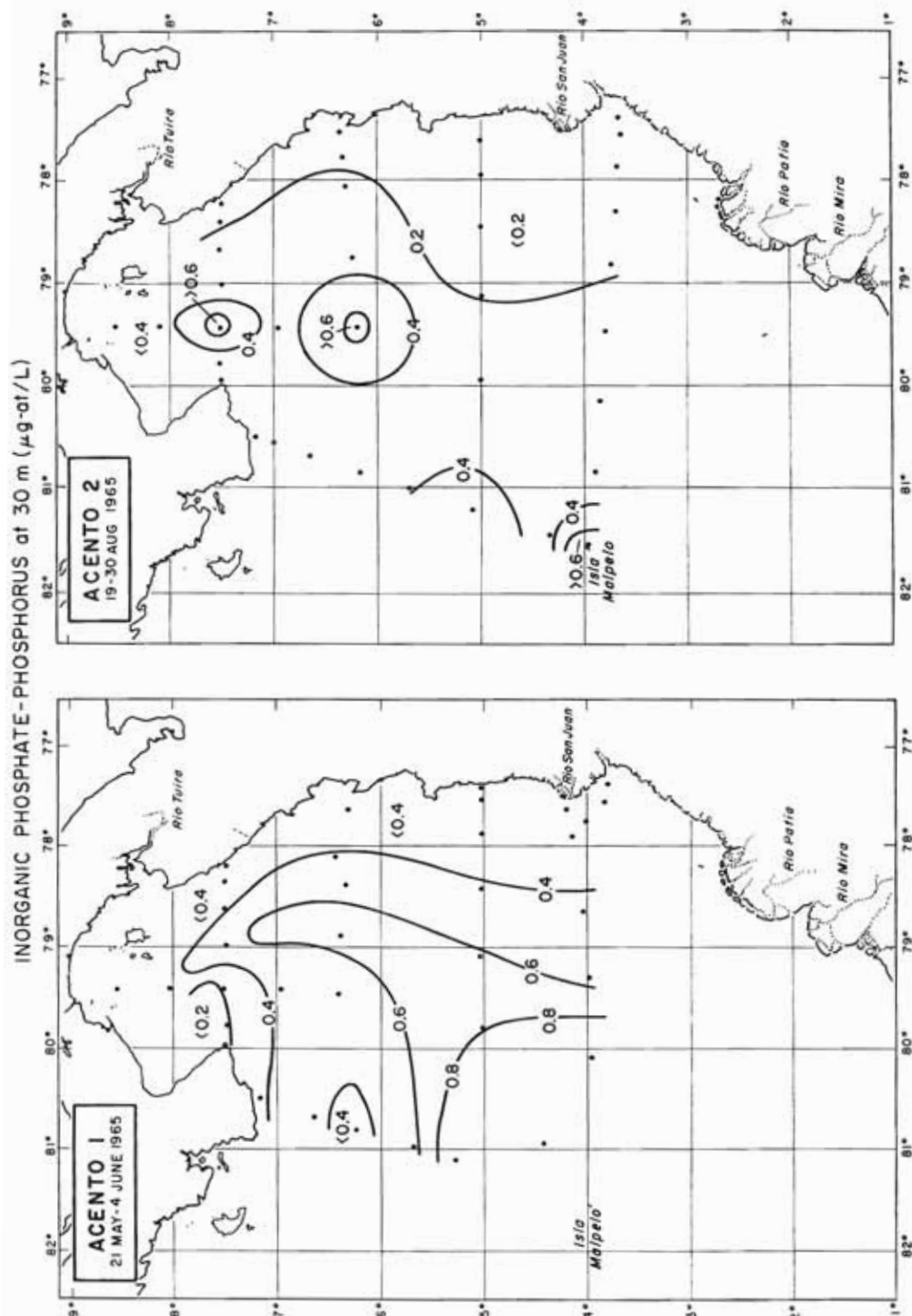


FIGURE 34. Geographic distributions of $\text{PO}_4\text{-P}$ at 30 m, ACENTO 1 and 2.
 FIGURA 34. Distribuciones geográficas de $\text{PO}_4\text{-P}$ a 30 m, ACENTO 1 y 2.

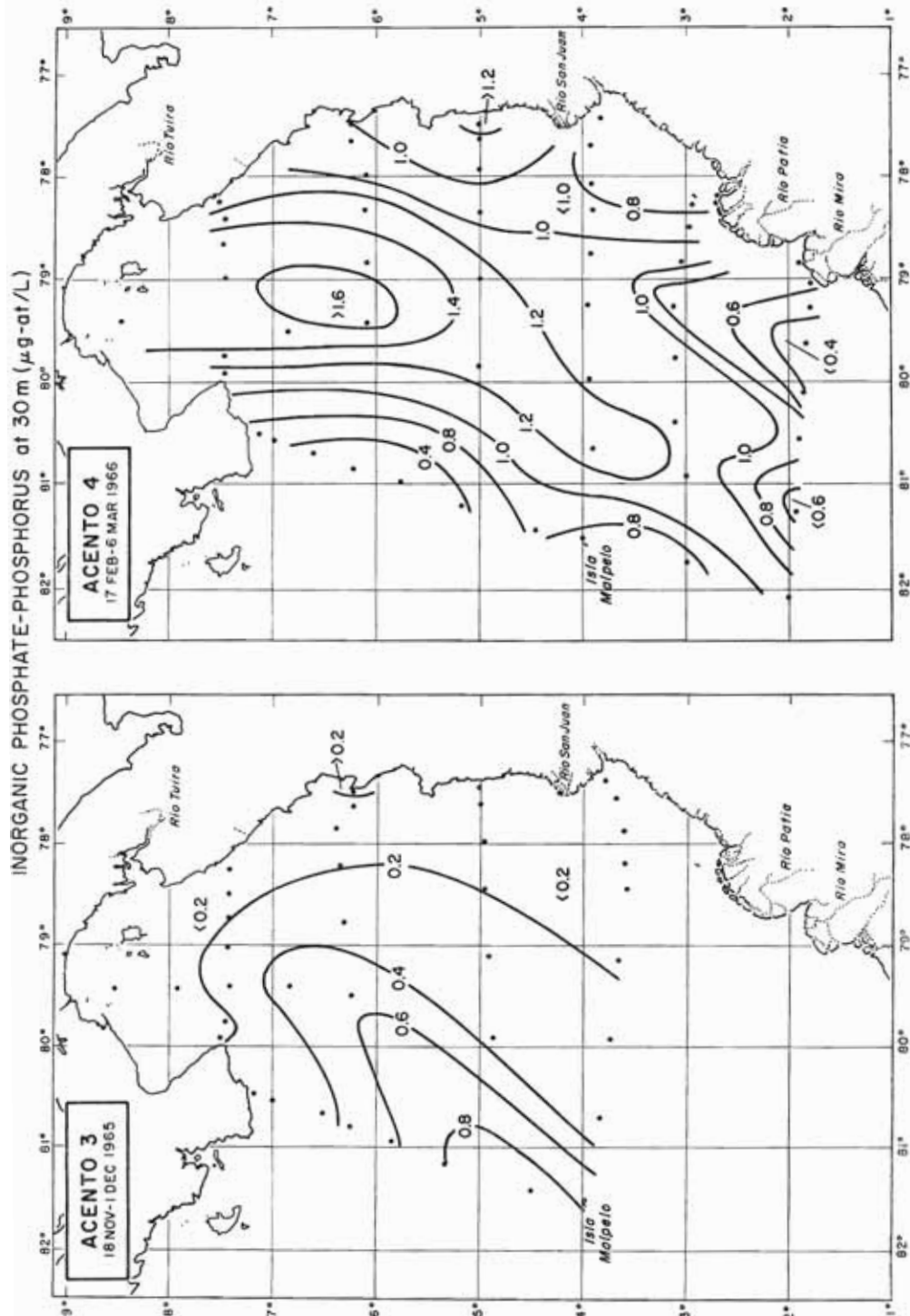


FIGURE 35. Geographic distributions of $\text{PO}_4\text{-P}$ at 30 m, ACENTO 3 and 4.
 FIGURA 35. Distribuciones geográficas de $\text{PO}_4\text{-P}$ a 30 m, ACENTO 3 y 4.

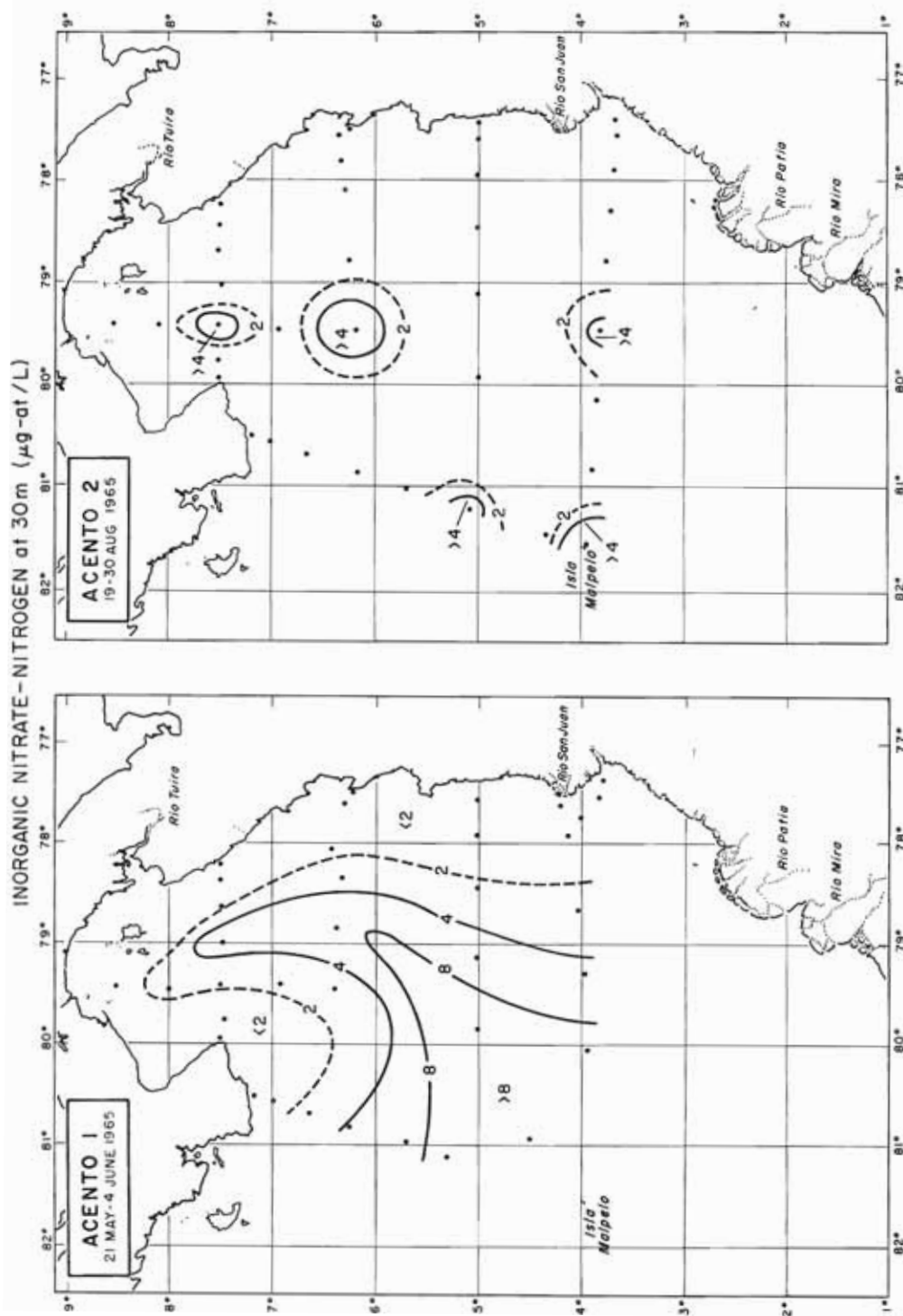


FIGURE 36. Geographic distributions of $\text{NO}_3\text{-N}$ at 30 m, ACENTO 1 and 2.
 FIGURA 36. Distribuciones geográficas de $\text{NO}_3\text{-N}$ a 30 m, ACENTO 1 y 2.

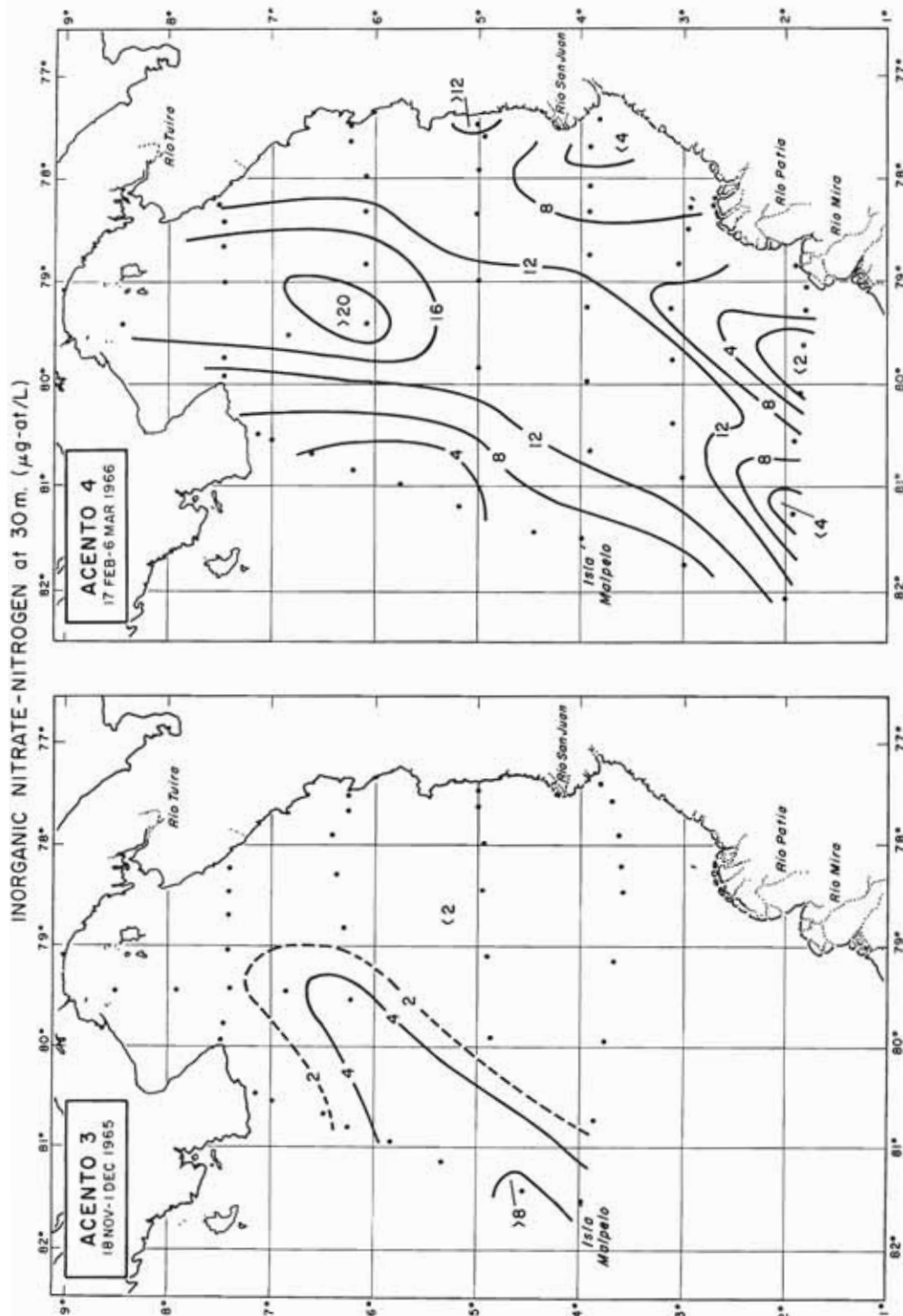


FIGURE 37. Geographic distributions of $\text{NO}_3\text{-N}$ at 30 m, ACENTO 3 and 4.
 FIGURA 37. Distribuciones geográficas de $\text{NO}_3\text{-N}$ a 30 m, ACENTO 3 y 4.

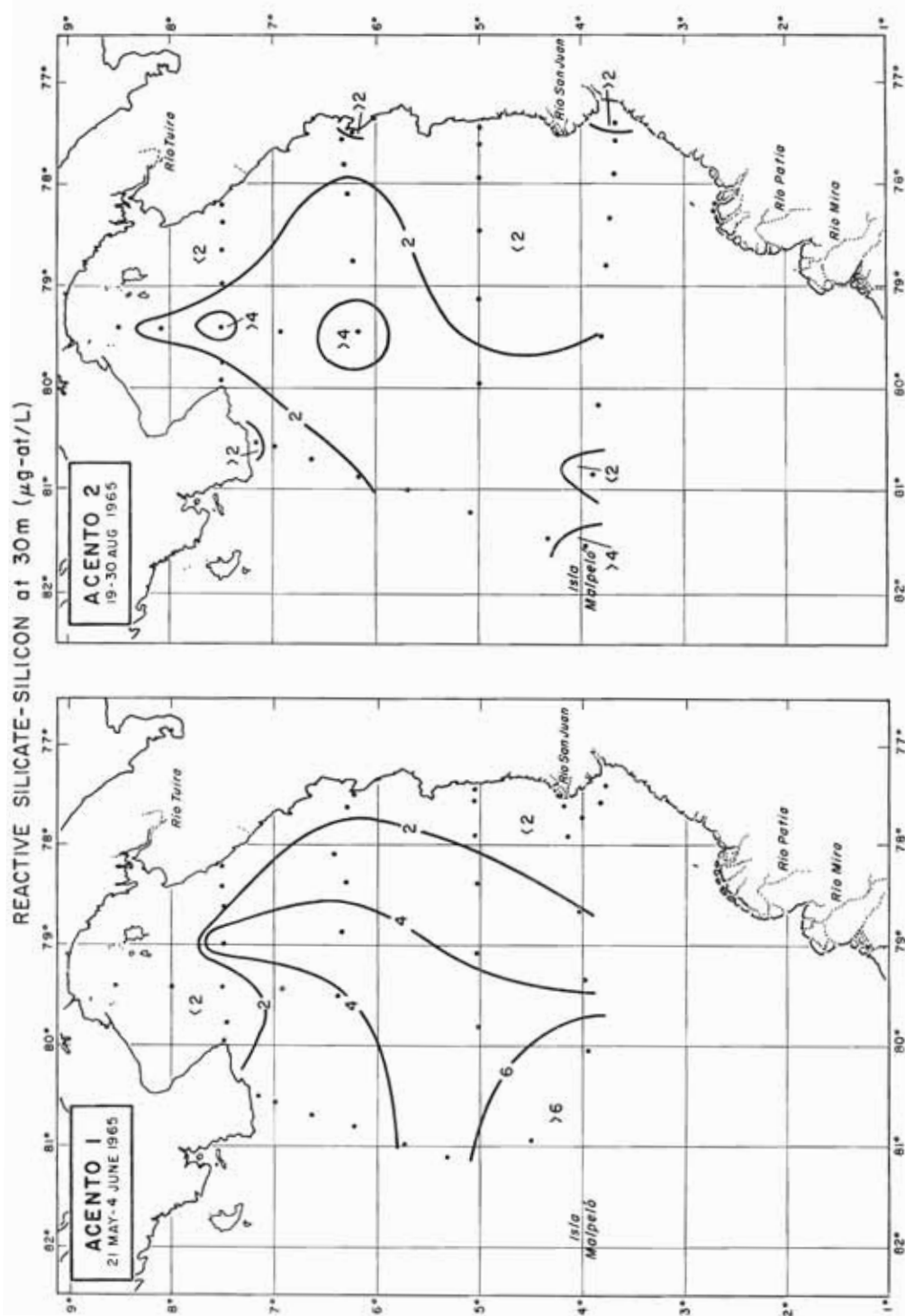


FIGURE 38. Geographic distributions of $\text{SiO}_4\text{-Si}$ at 30 m, ACENTO 1 and 2.
 FIGURA 38. Distribuciones geográficas de $\text{SiO}_4\text{-Si}$ a 30 m, ACENTO 1 y 2.

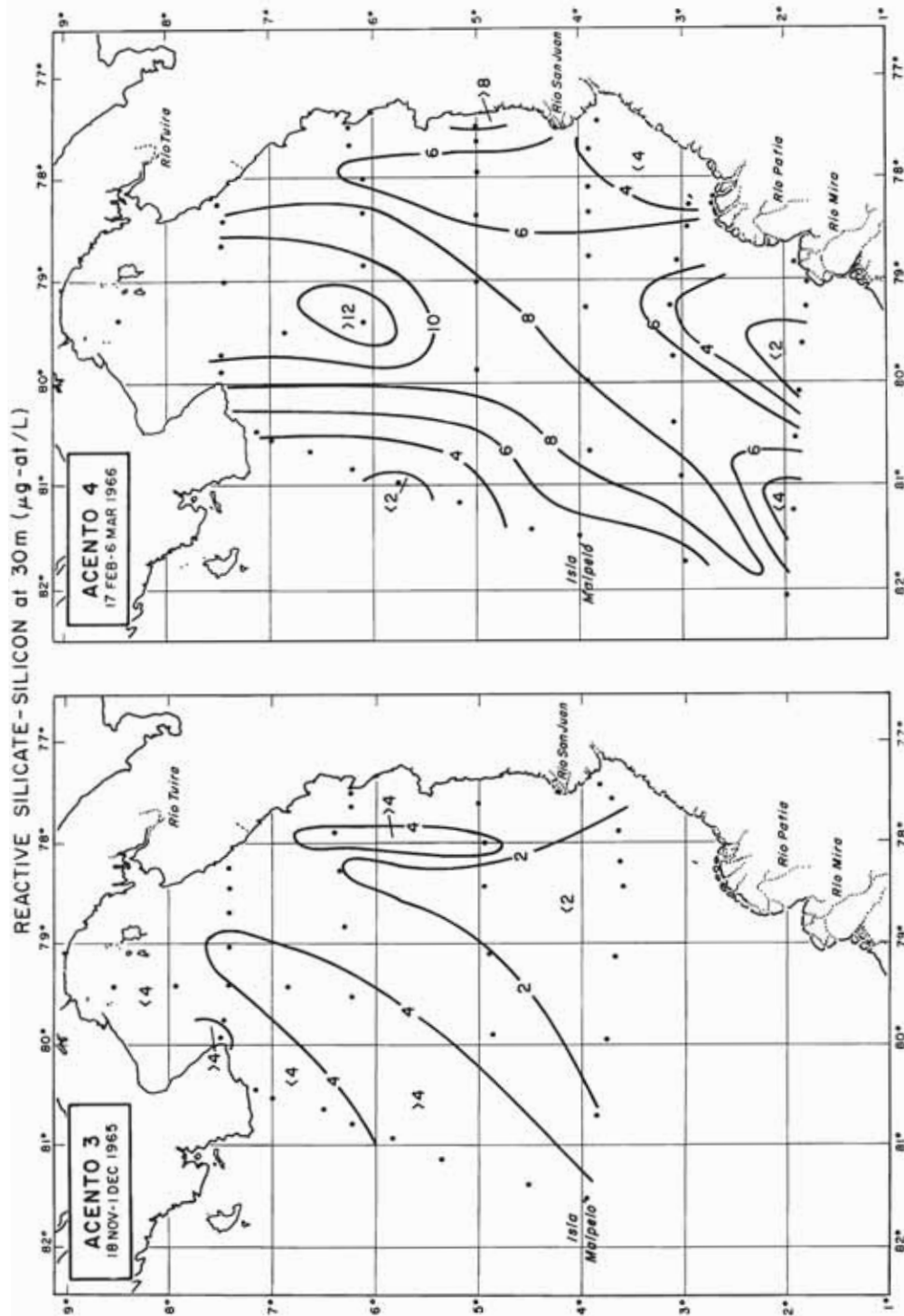


FIGURE 39. Geographic distributions of $\text{SiO}_4\text{-Si}$ at 30 m, ACENTO 3 and 4.
 FIGURA 39. Distribuciones geográficas de $\text{SiO}_4\text{-Si}$ a 30 m, ACENTO 3 y 4.

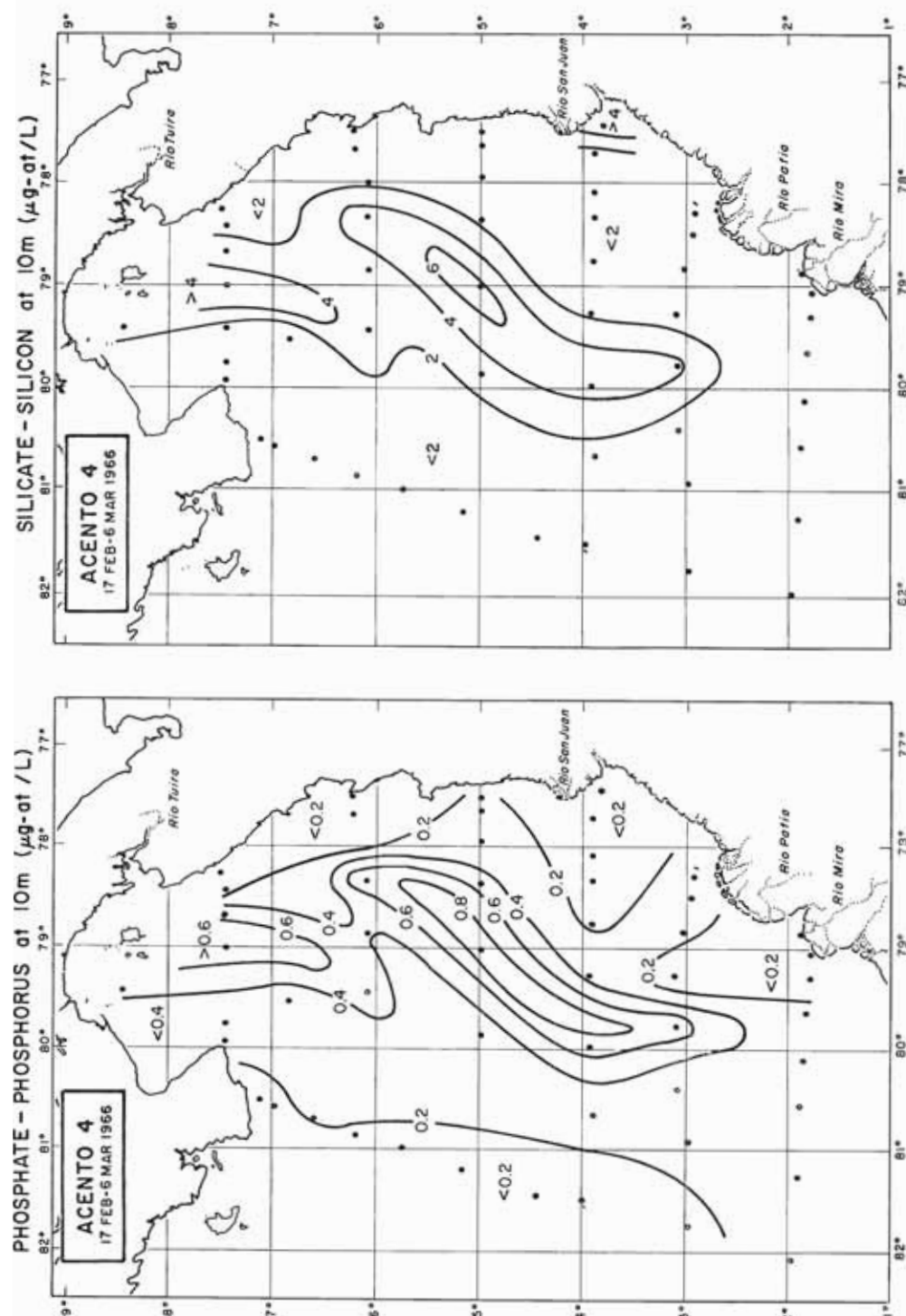


FIGURE 40. Geographic distributions of $\text{PO}_4\text{-P}$ and $\text{SiO}_4\text{-Si}$ at 10 m, ACENTO 4.
 FIGURA 40. Distribuciones geográficas de $\text{PO}_4\text{-P}$ y $\text{SiO}_4\text{-Si}$ a 10 m, ACENTO 4.

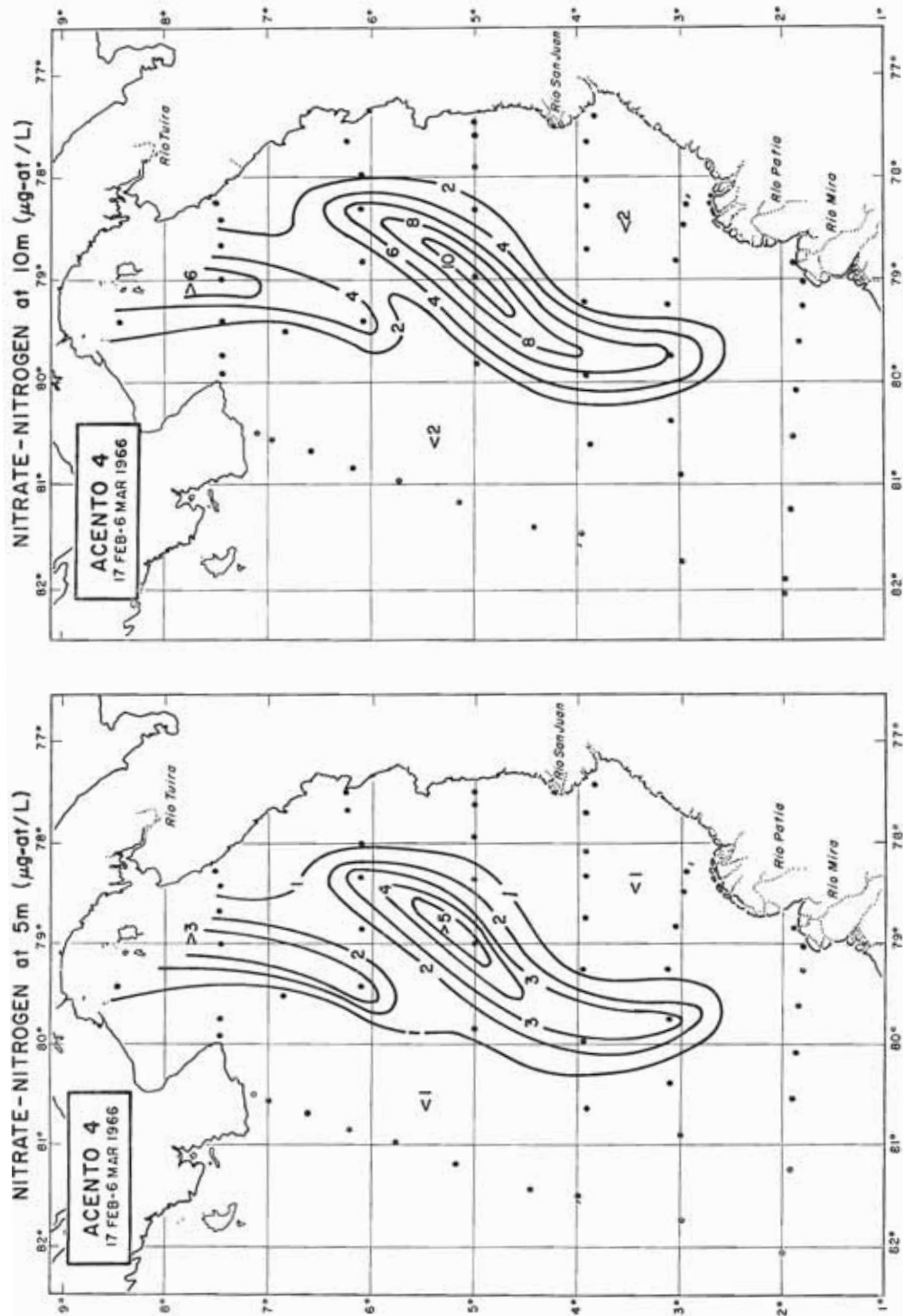


FIGURE 41. Geographic distributions of $\text{NO}_3\text{-N}$ at 5 m and 10 m, Acento 4.
FIGURA 41. Distribuciones geográficas de $\text{NO}_3\text{-N}$ a 5 m y 10 m, Acento 4.

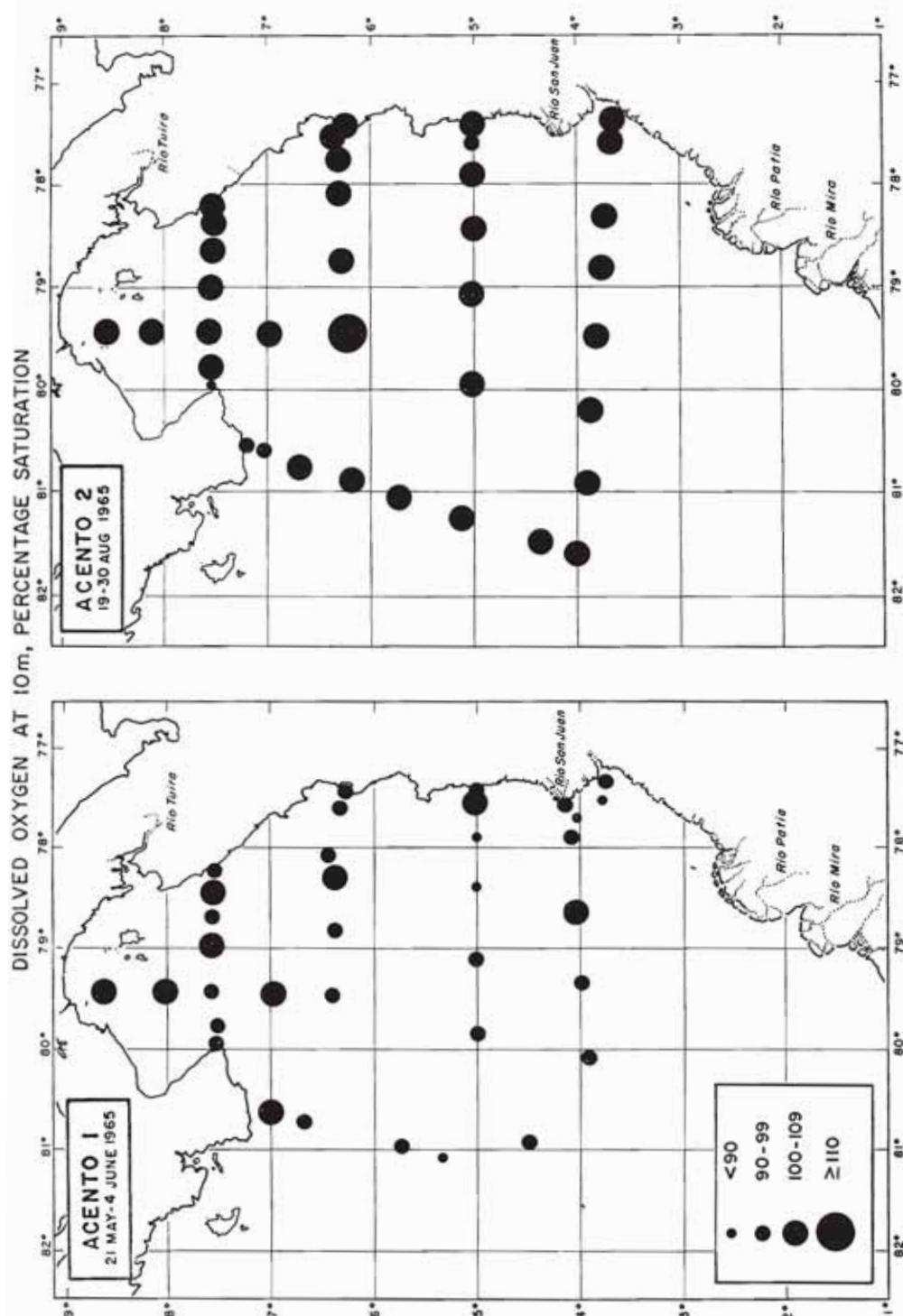


FIGURE 42. Geographic distributions of dissolved oxygen at 10 m, ACENTO 1 and 2.
FIGURA 42. Distribuciones geográficas de oxígeno disuelto a 10 m, ACENTO 1 y 2.

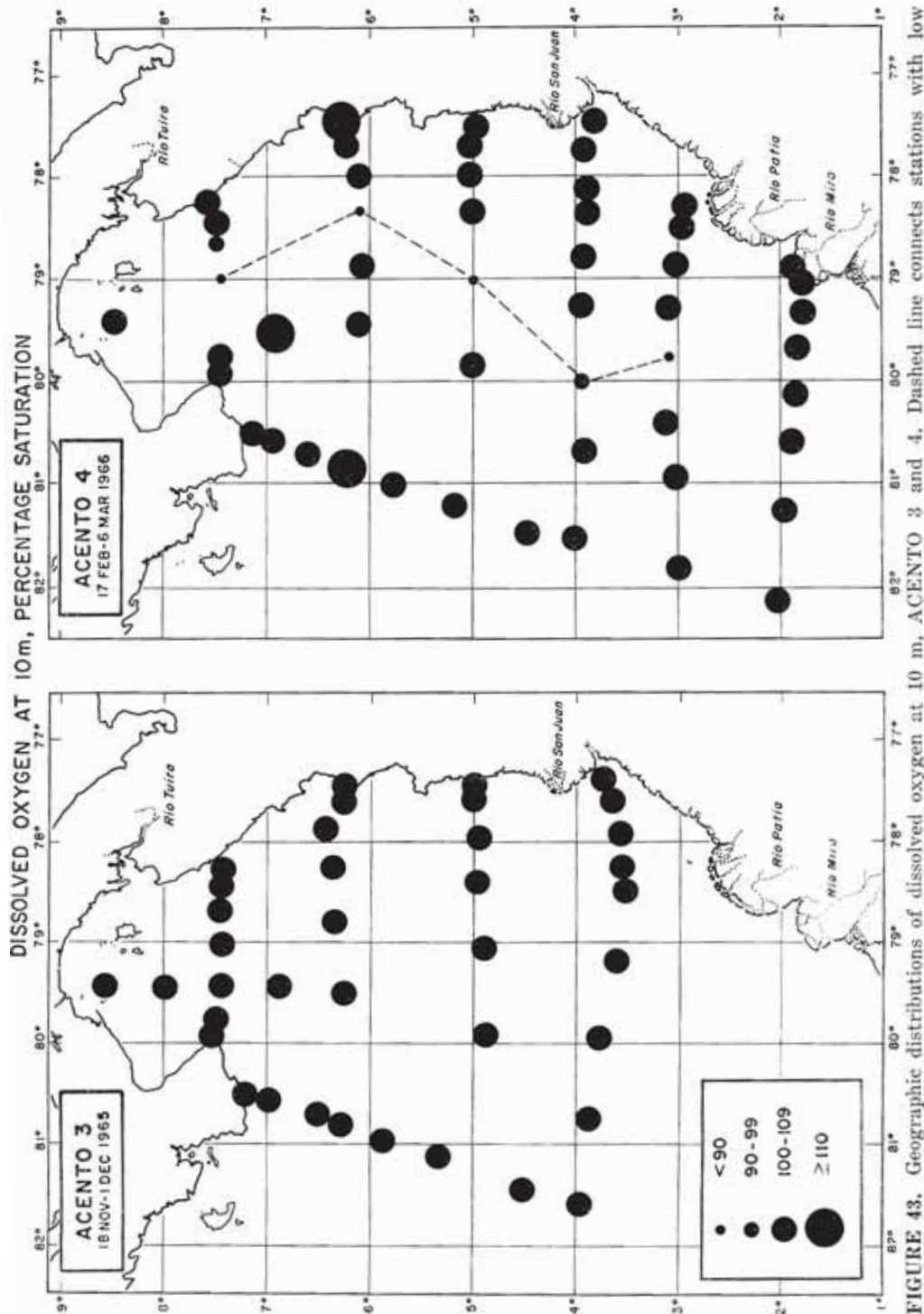


FIGURE 43. Geographic distributions of dissolved oxygen at 10 m, ACENTO 3 and 4. Dashed line connects stations with low values.

FIGURA 43. Distribuciones geográficas de oxígeno disuelto a 10 m, ACENTO 3 y 4. La línea a guiones conecta las estaciones con valores bajos.

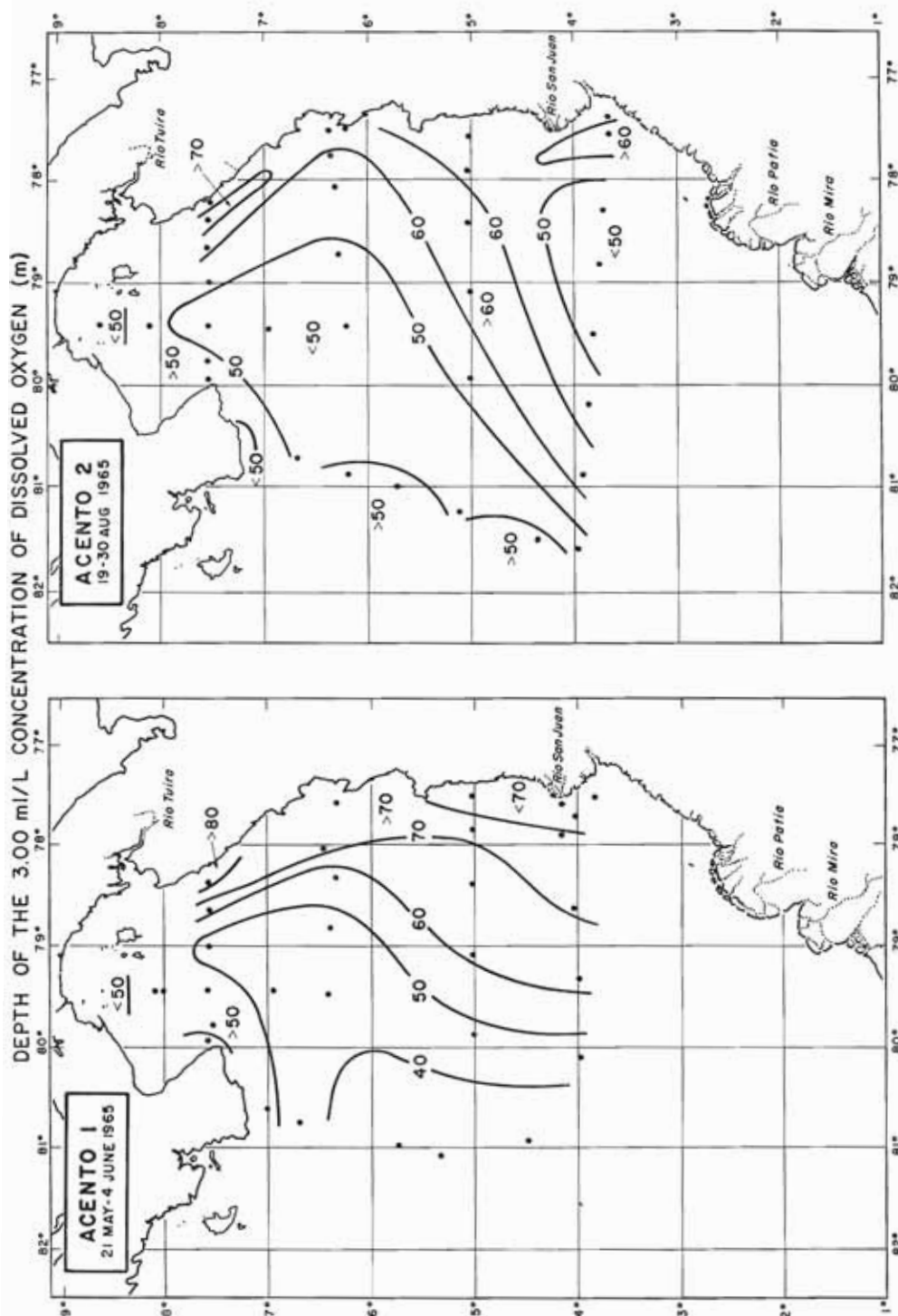


FIGURE 44. Geographic distributions of the depth of the 3.00 ml/L concentration of dissolved oxygen, ACENTO 1 and 2.
 FIGURA 44. Distribuciones geográficas de la concentración de oxígeno disuelto, ACENTO 1 y 2.

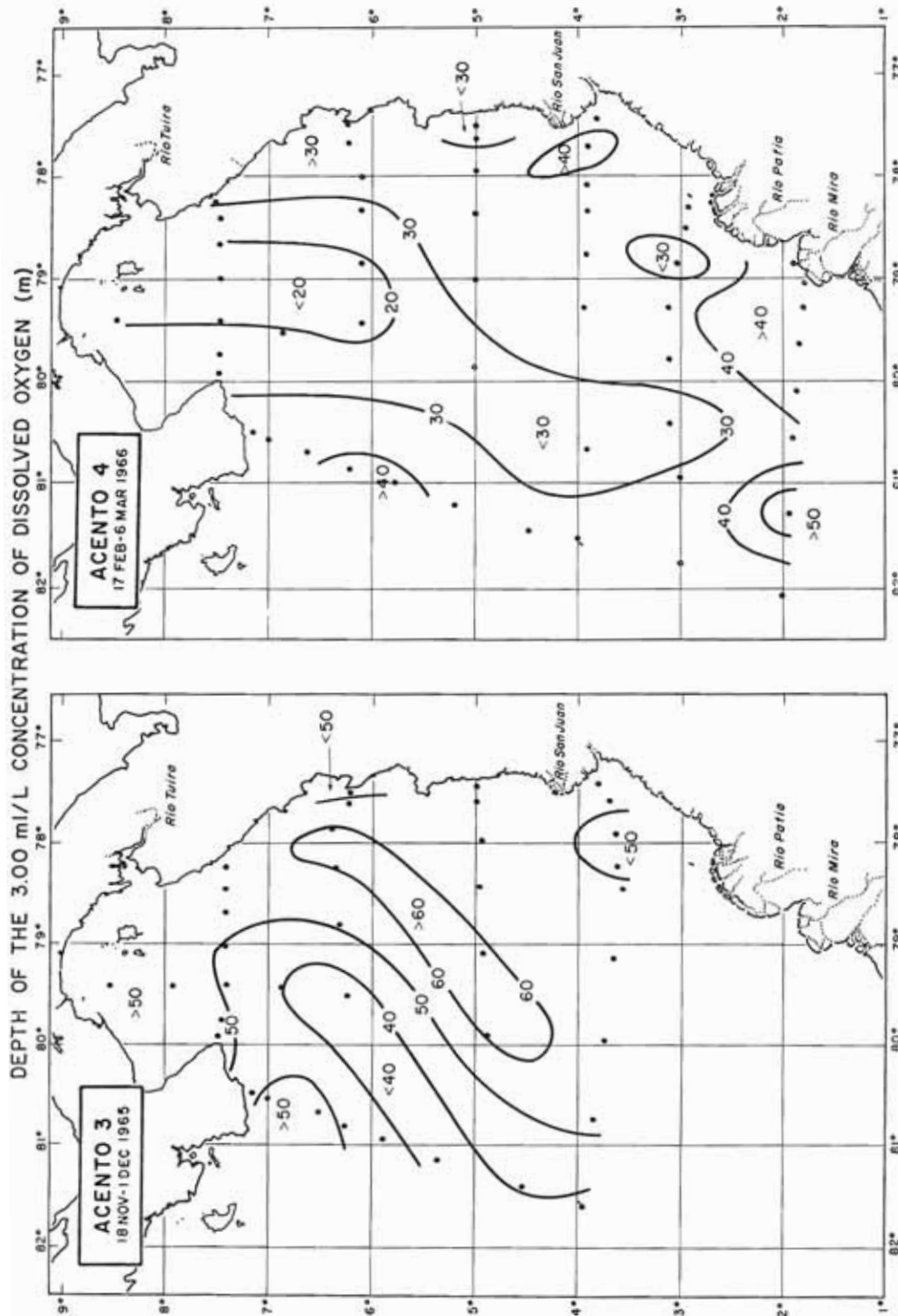


FIGURE 45. Geographic distributions of the depth of the 3.00 ml/L concentration of dissolved oxygen, Acento 3 and 4.
 FIGURA 45. Distribuciones geográficas de la profundidad de los 3.00 ml/L de la concentración de oxígeno disuelto, Acento 3 y 4.

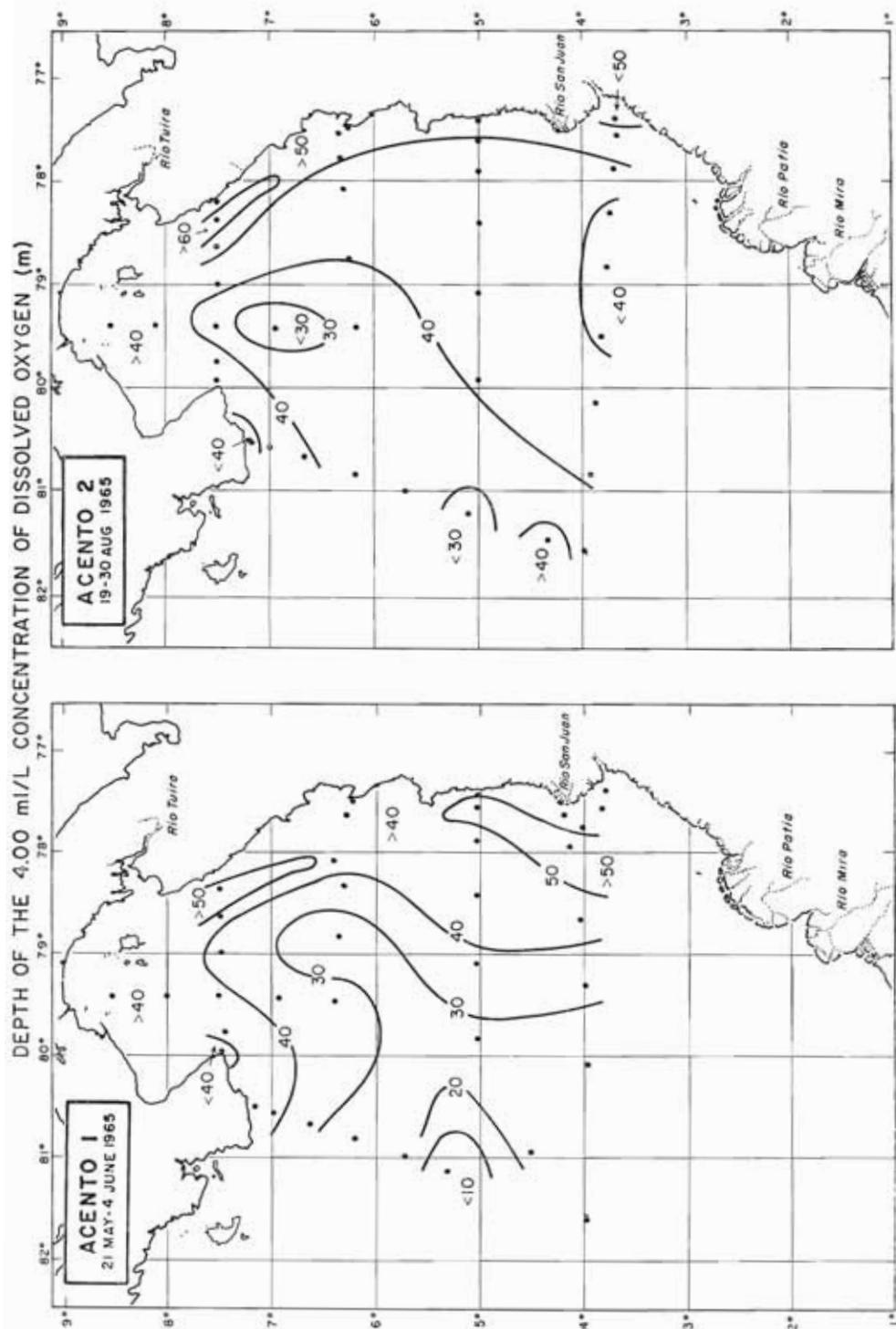


FIGURE 46. Geographic distributions of the depth of the 4.00 ml/L concentration of dissolved oxygen, ACENTO 1 and 2.
 FIGURA 46. Distribuciones geográficas de la concentración de oxígeno disuelto, ACENTO 1 y 2.

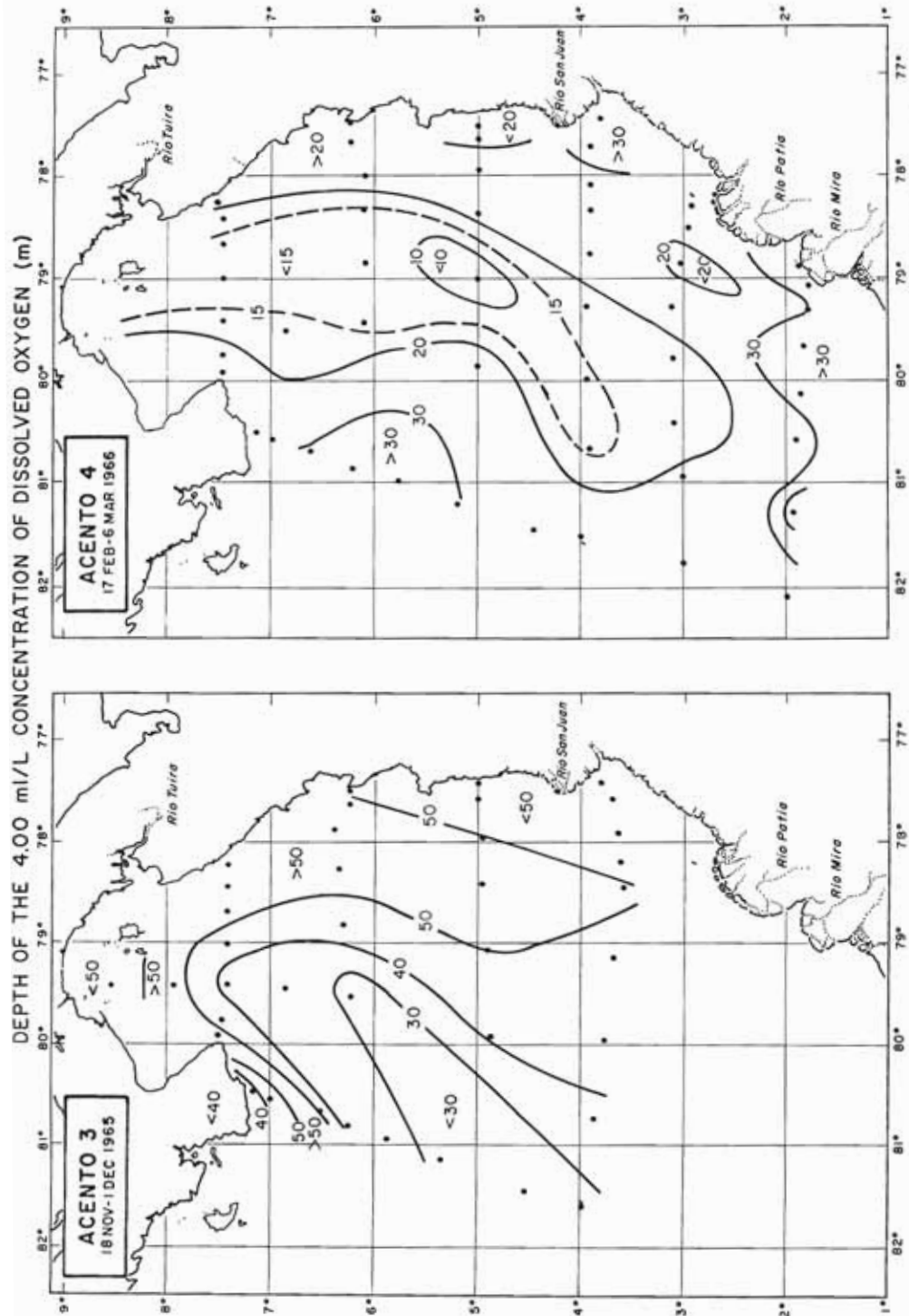


FIGURE 47. Geographic distributions of the depth of the 4.00 ml/L concentration of dissolved oxygen, Acento 3 and 4.
 FIGURA 47. Distribuciones geográficas de la profundidad de los 4.00 ml/L de la concentración de oxígeno disuelto, Acento 3 y 4.

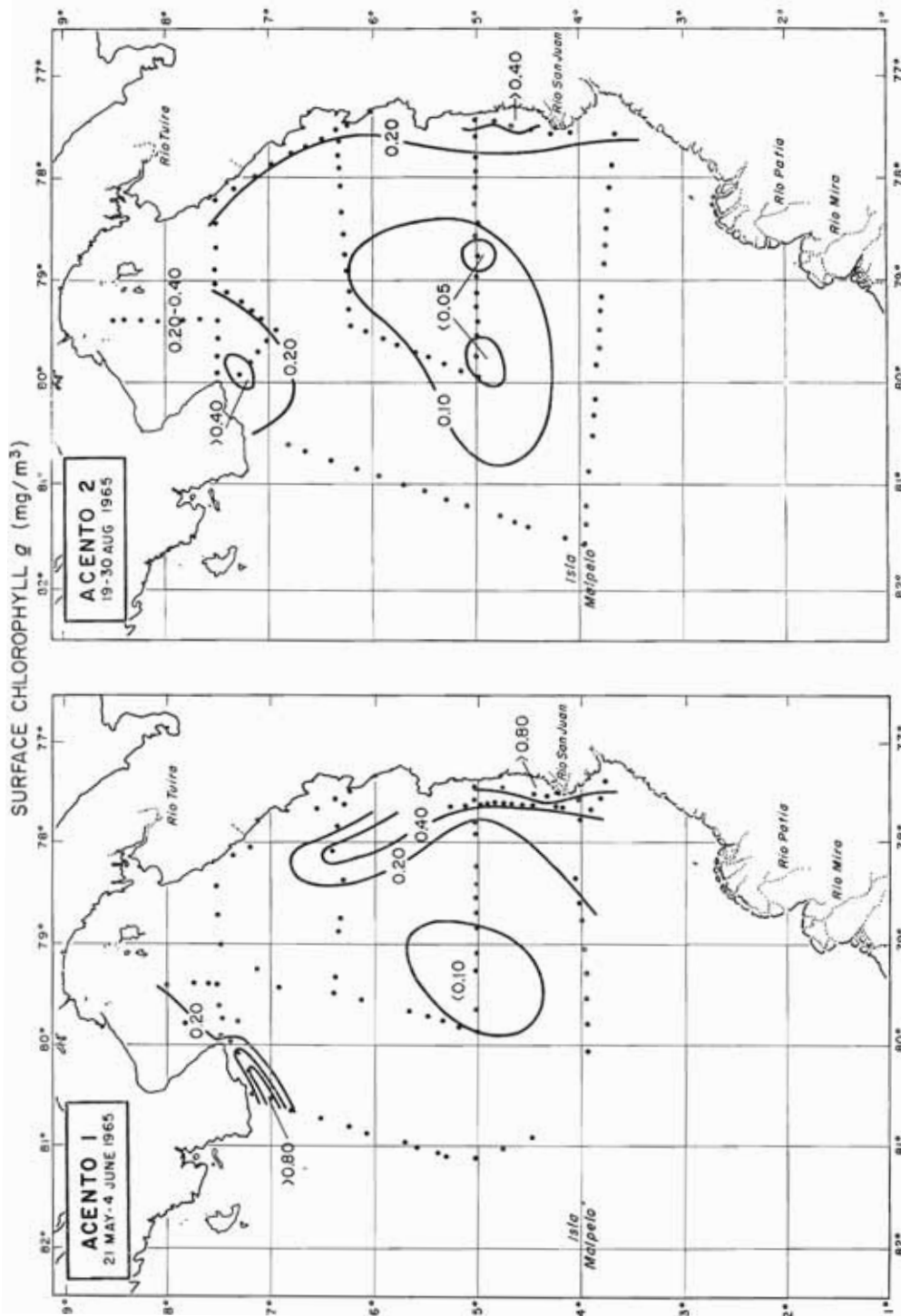


FIGURE 48. Geographic distributions of chlorophyll *a* at the surface, ACENTO 1 and 2. Corrected for diel variation.
 FIGURA 48. Distribuciones geográficas de la clorofila *a* en la superficie, ACENTO 1 y 2. Corregidas para la variación diurna.

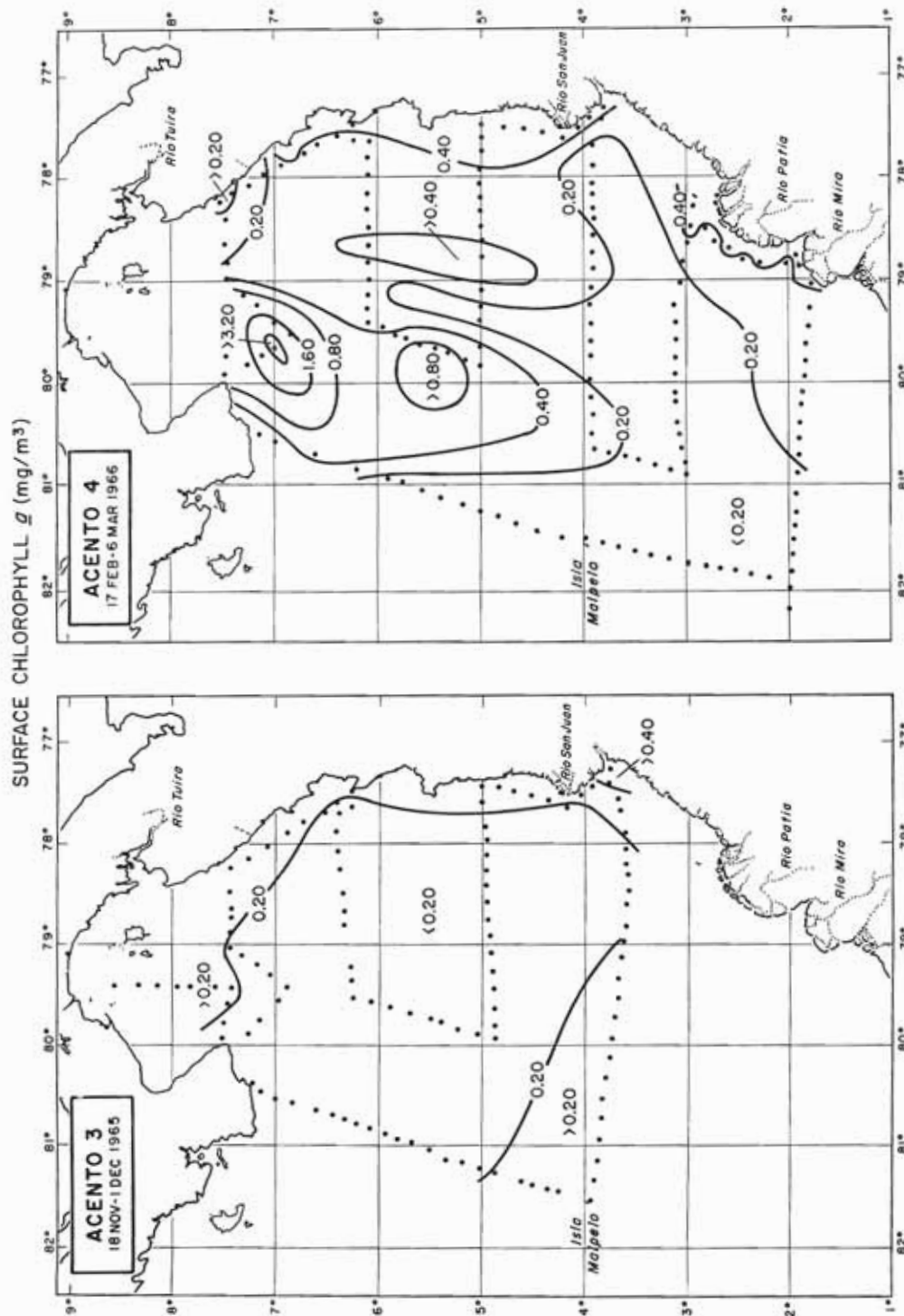


FIGURE 49. Geographic distributions of chlorophyll a at the surface, ACENTO 3 and 4. Corrected for diel variation.
 FIGURA 49. Distribuciones geográficas de la clorofila a en la superficie, ACENTO 3 y 4. Corregida para la variación diurna.

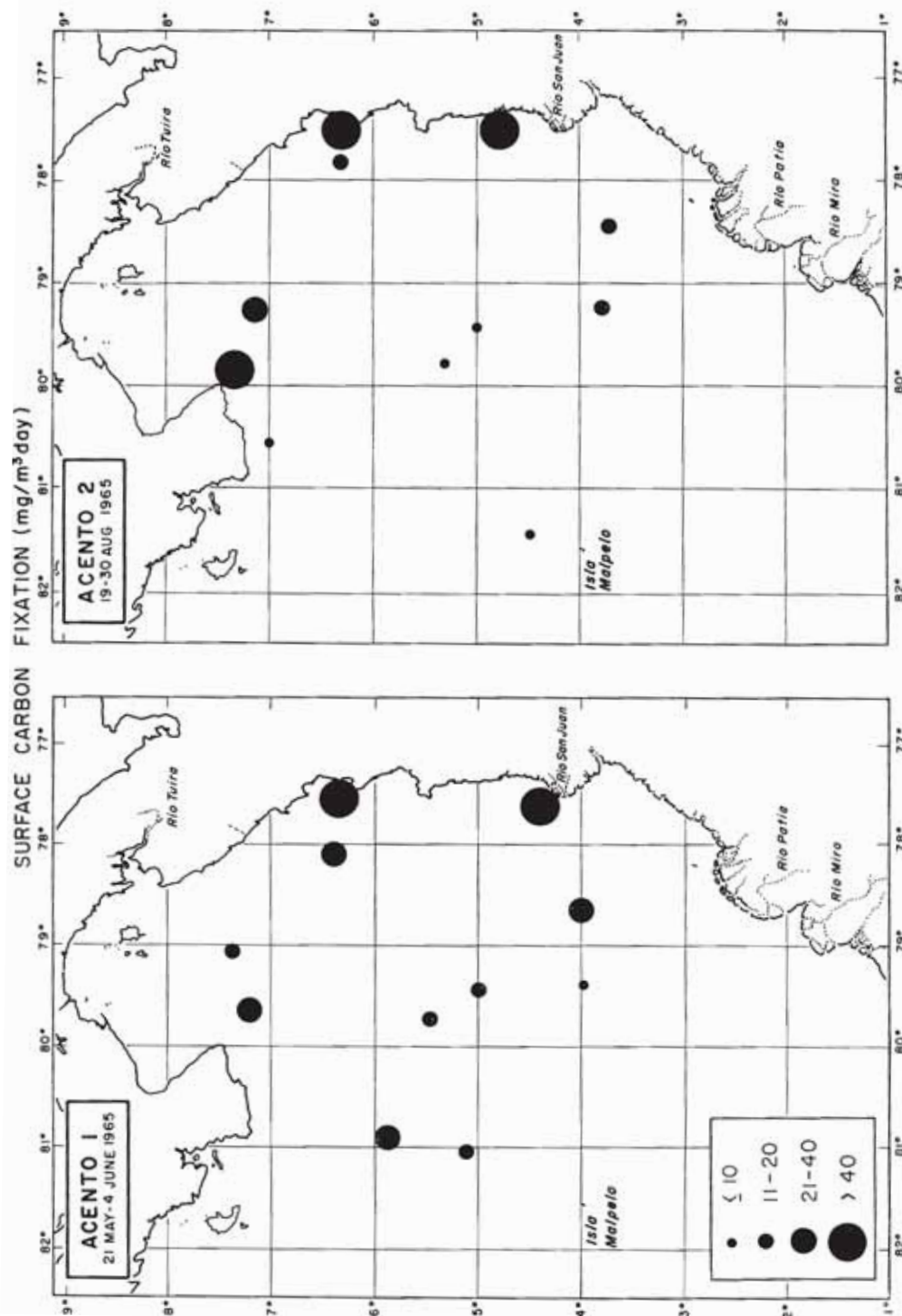


FIGURE 50. Geographic distributions of carbon fixation at the surface, ACENTO 1 and 2.

FIGURA 50. Distribuciones geográficas de la fijación de carbono en la superficie, ACENTO 1 y 2.

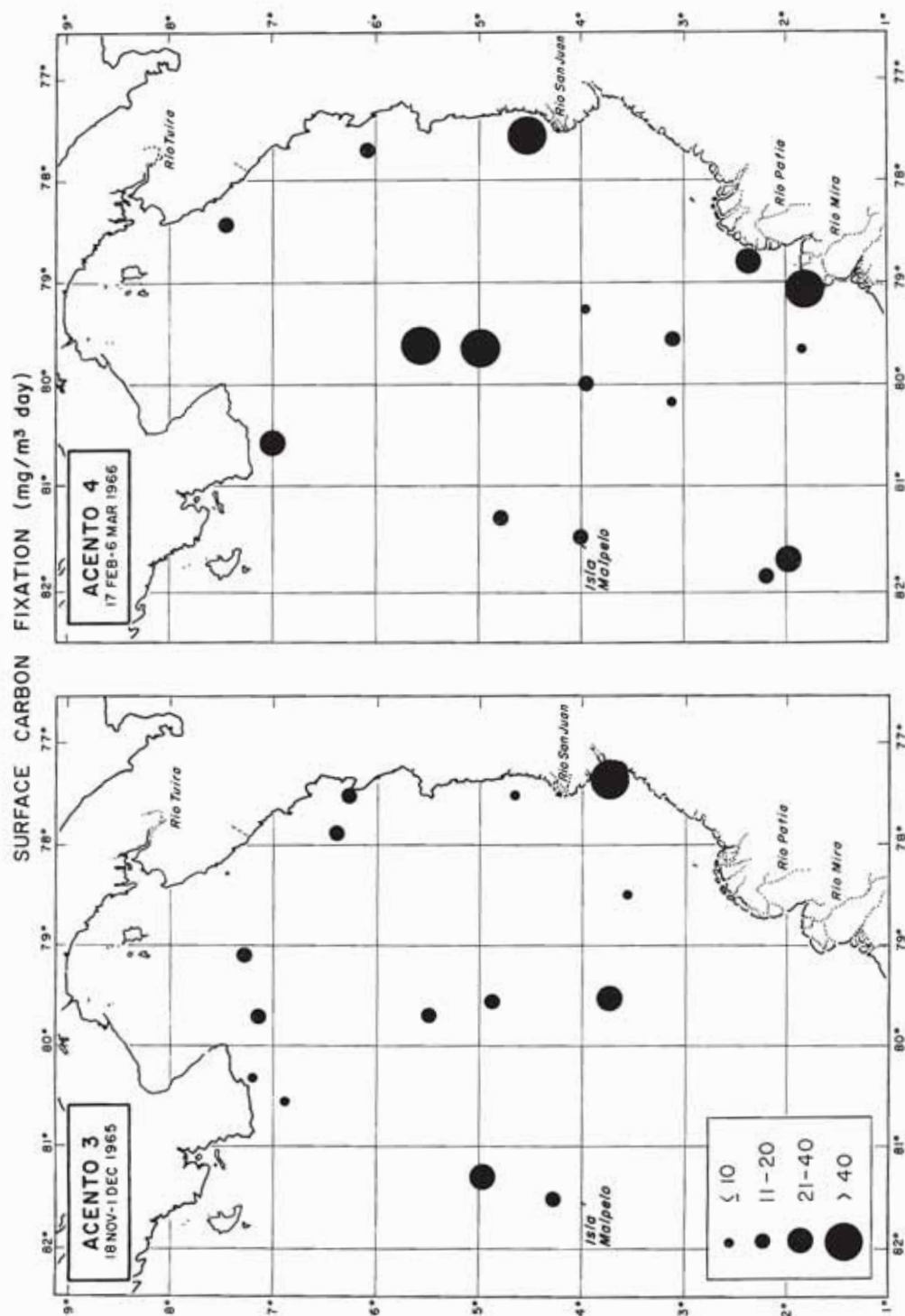


FIGURE 51. Geographic distributions of carbon fixation at the surface, ACENTO 3 and 4.
 FIGURA 51. Distribuciones geográficas de la fijación de carbono en la superficie, ACENTO 3 y 4.

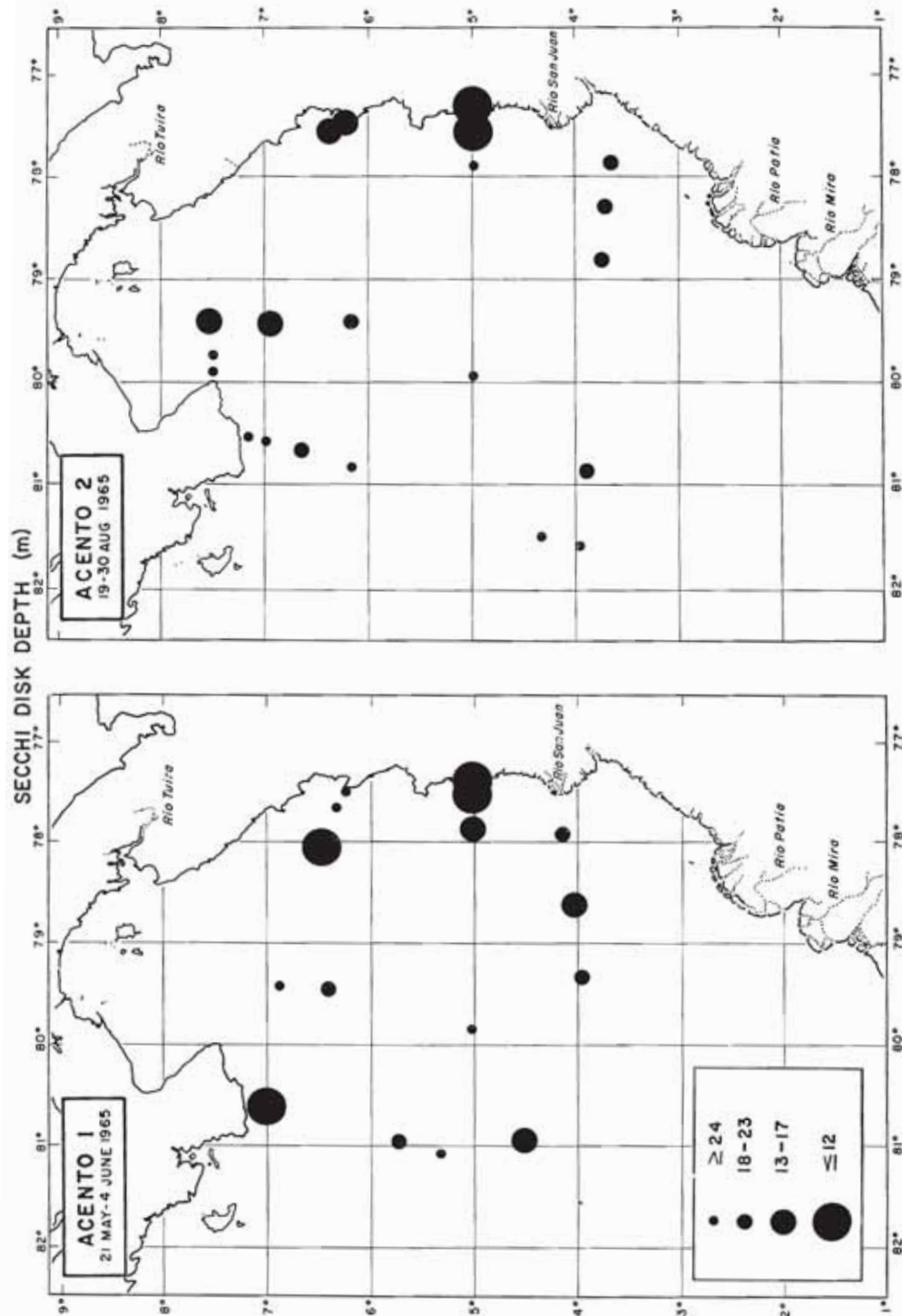


FIGURE 52. Geographic distributions of Secchi disk depth, ACENTO 1 and 2.
 FIGURA 52. Distribuciones geográficas de la profundidad del disco Secchi, ACENTO 1 y 2.

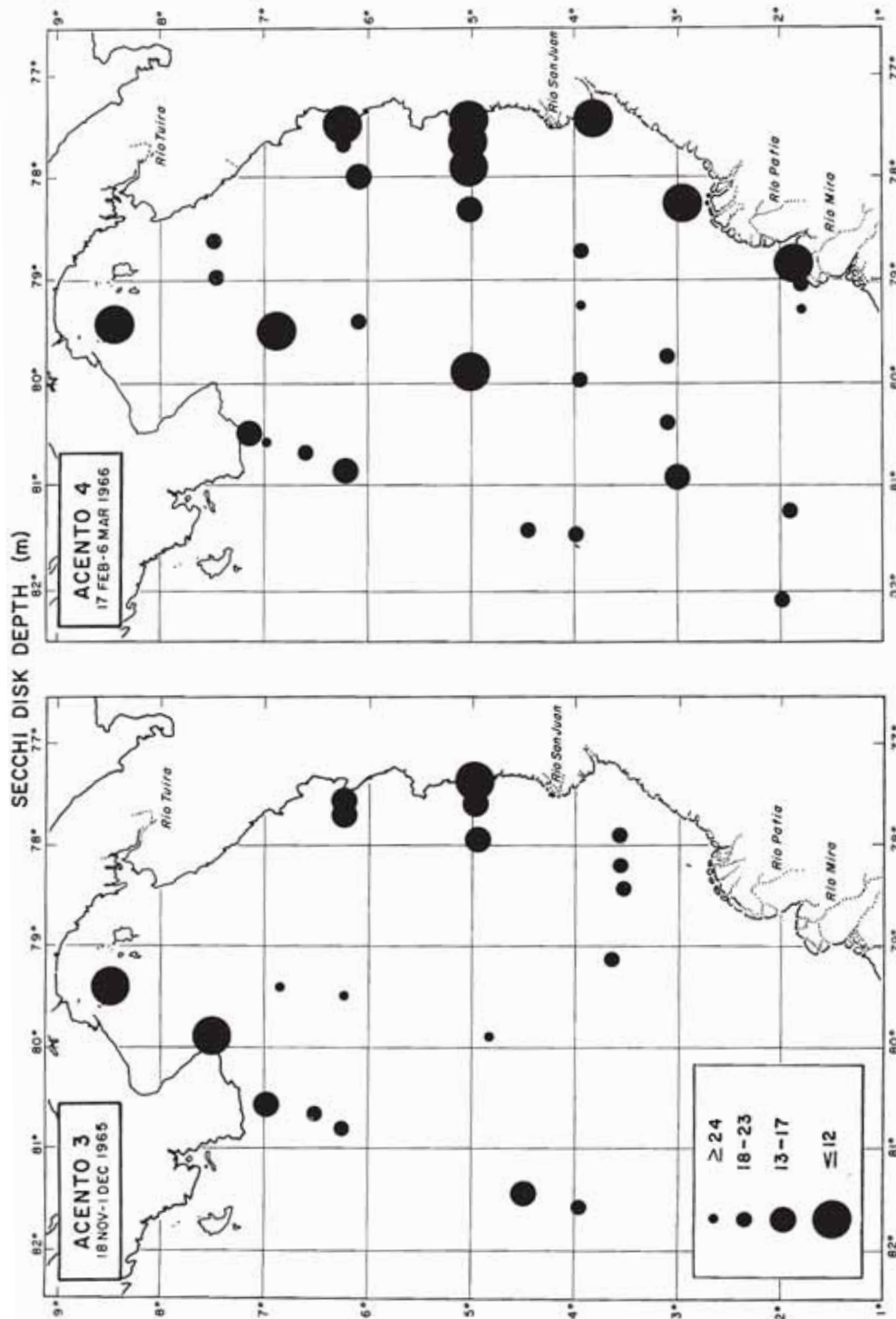


FIGURE 53. Geographic distributions of Secchi disk depth, ACENTO 3 and 4.
FIGURA 53. Distribuciones geográficas de la profundidad del disco Secchi, ACENTO 3 y 4.

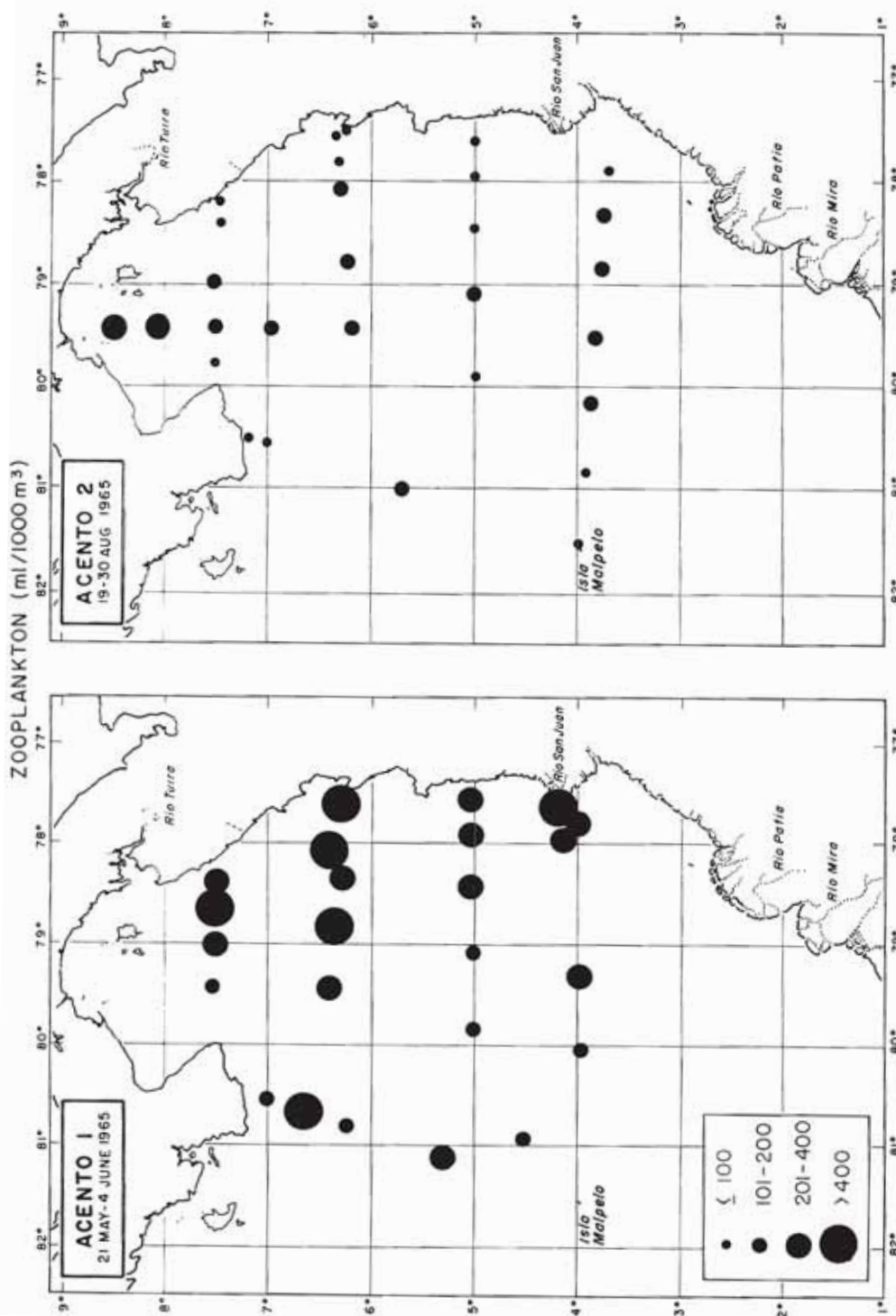


FIGURE 54. Geographic distributions of zooplankton concentration, ACENTO 1 (to 300 m) and ACENTO 2 (to 140 m).
 FIGURA 54. Distribuciones geográficas de la concentración de zooplancton, ACENTO 1 (hasta 300 m) y ACENTO 2 (hasta 140 m).

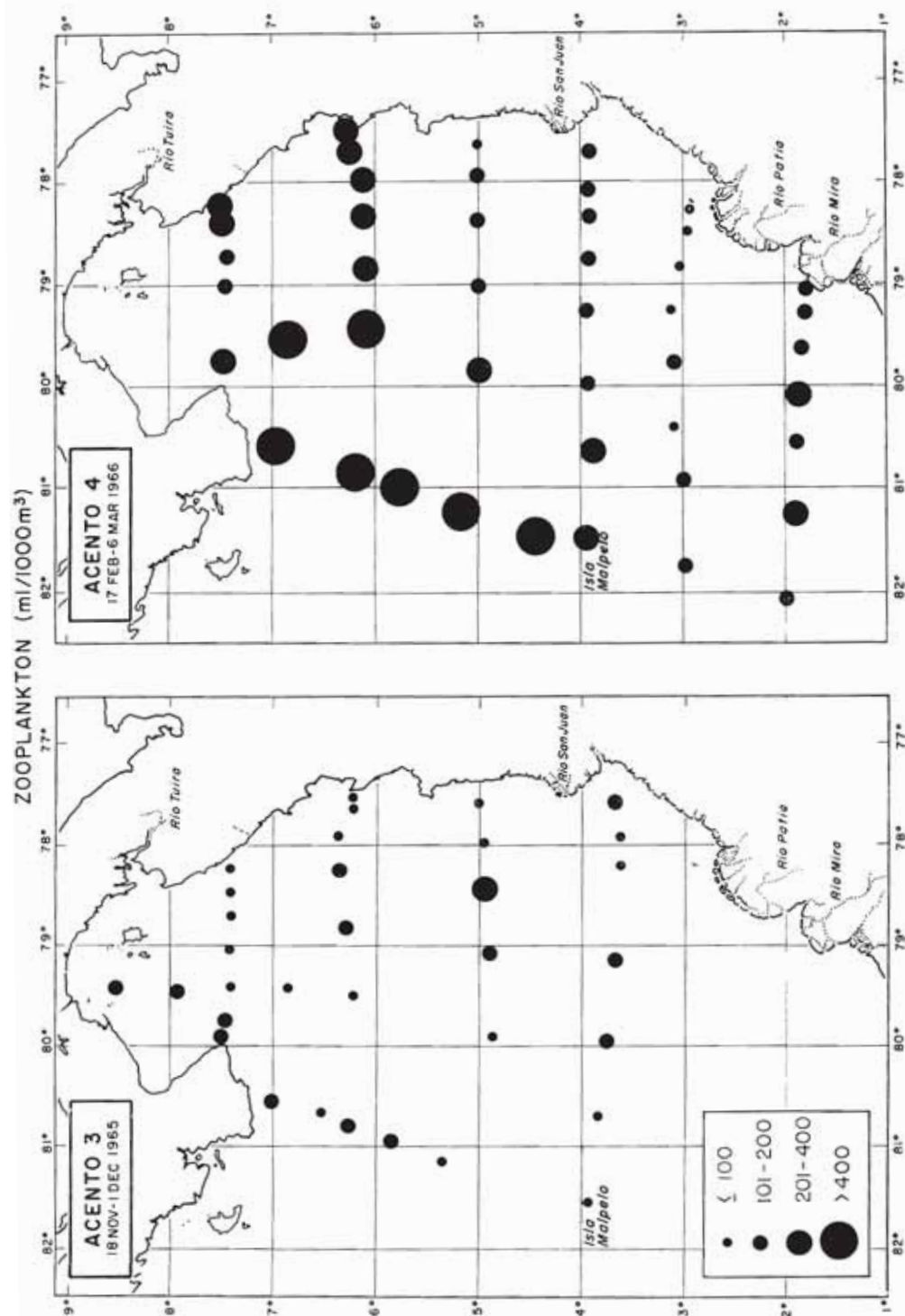


FIGURE 55. Geographic distributions of zooplankton concentration, ACENTO 3 and 4 (to 140 m).
 FIGURA 55. Distribuciones geográficas de la concentración de zooplancton, ACENTO 3 y 4 (hasta 140 m).

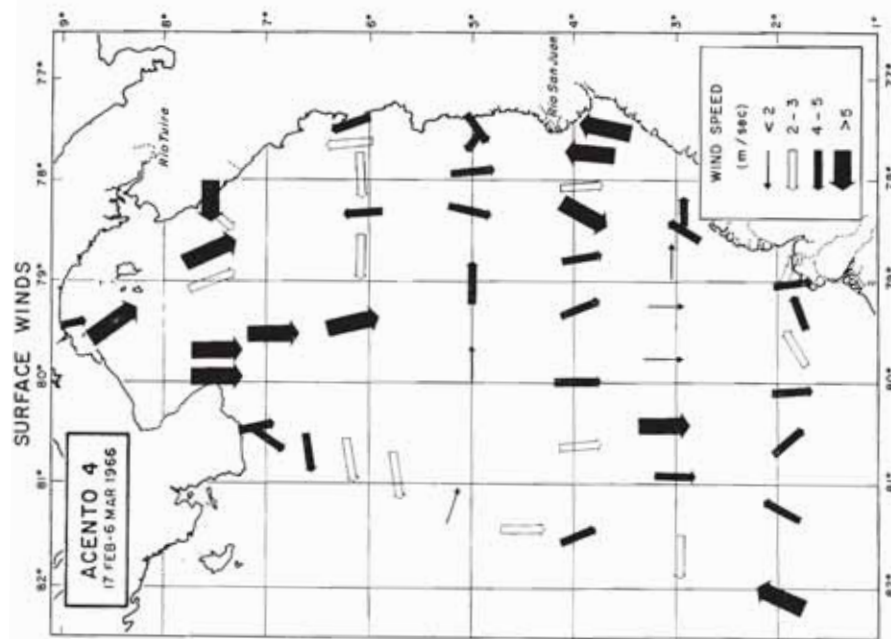


FIGURE 57. Surface winds, Acento 4.

FIGURA 57. Vientos superficiales, Acento 4.

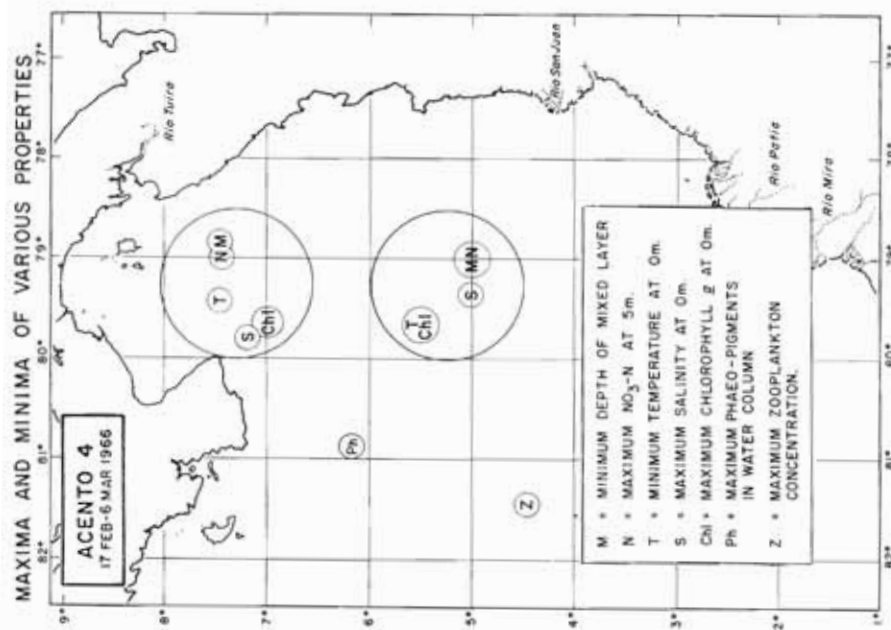


FIGURE 56. Positions of maxima and minima of various properties, Acento 4.

FIGURA 56. Posiciones de la máxima y mínima de varias propiedades, Acento 4.

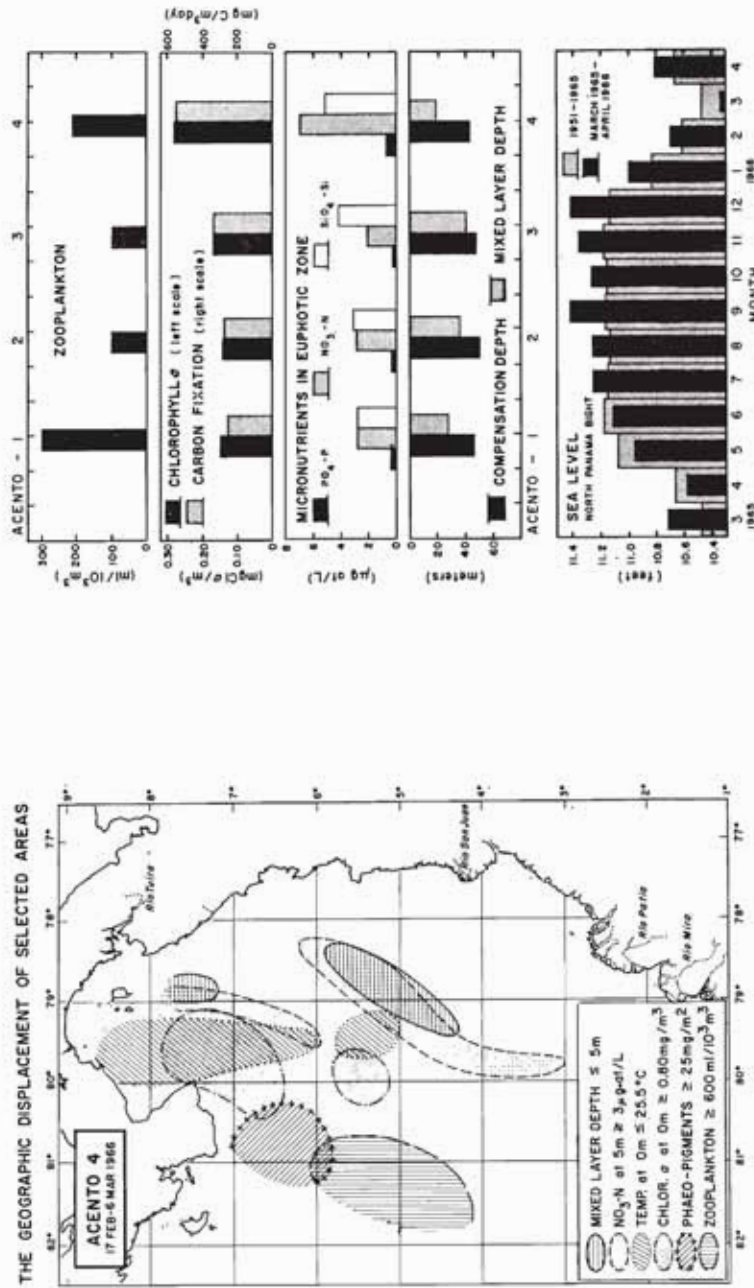


FIGURE 58. The geographic displacement of selected areas of extreme values for various properties, ACENTO 4.

FIGURA 58. El desplazamiento geográfico de áreas seleccionadas de valores extremos para varias propiedades, ACENTO 4.

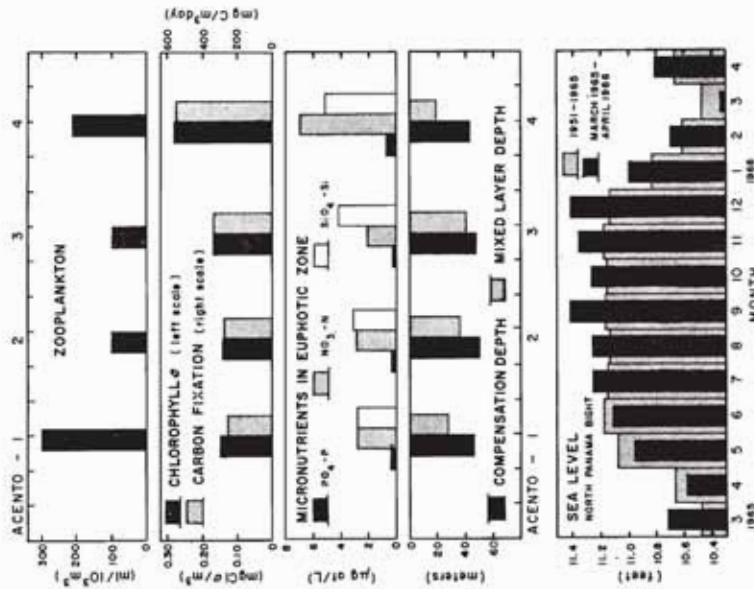


FIGURE 59. Average values of properties in the ACENTO area during ACENTO 1-4, and mean monthly sea level in the north Panama Bight, 1951-65, and during the ACENTO Period.

FIGURA 59. Promedio de los valores de las propiedades en el área de ACENTO durante ACENTO 1-4 y media mensual del nivel del mar al norte del Panamá Bight, 1951-65, y durante el período de ACENTO.

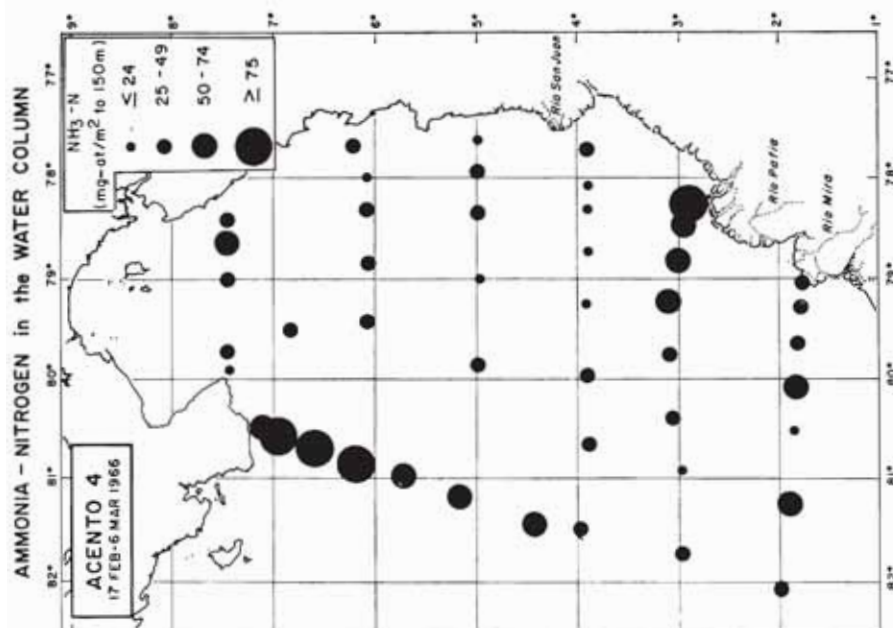


FIGURE 61. Geographic distribution of $\text{NH}_3\text{-N}$ in the water column, ACENTO 4.

FIGURA 61. Distribución geográfica de $\text{NH}_3\text{-N}$ en la columna de agua, ACENTO 4.

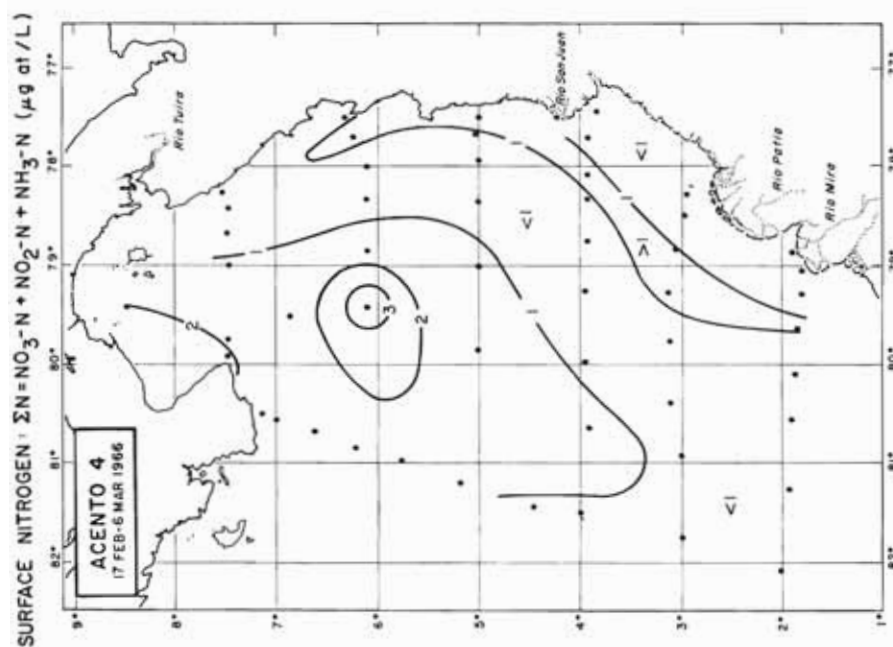


FIGURE 60. Geographic distribution of ΣN at the surface, ACENTO 4.

FIGURA 60. Distribución geográfica de ΣN en la superficie, ACENTO 4.

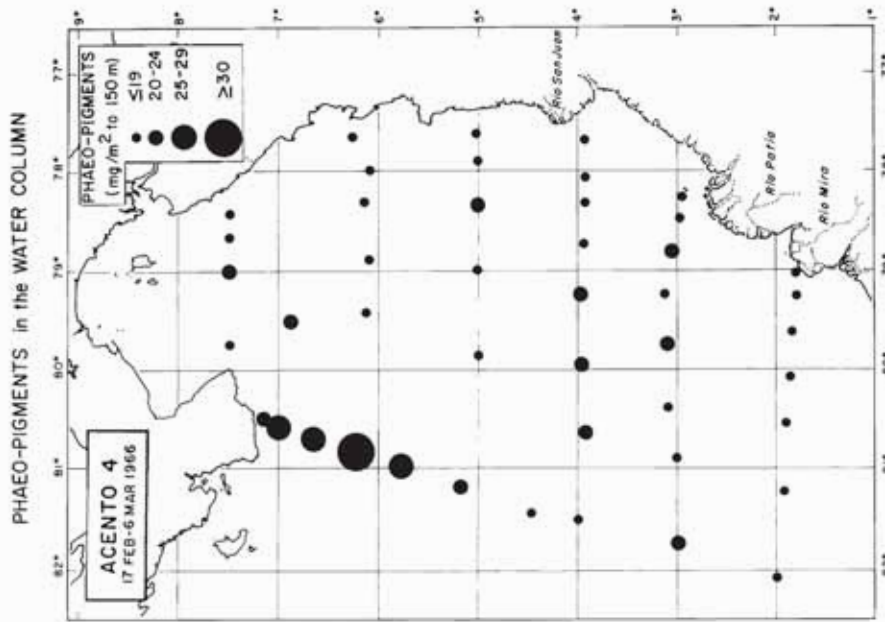


FIGURE 63. Geographic distribution of phaeo-pigments in the water column, ACENTO 4.

FIGURA 63. Distribución geográfica de faeopigmentos en la columna de agua, ACENTO 4.

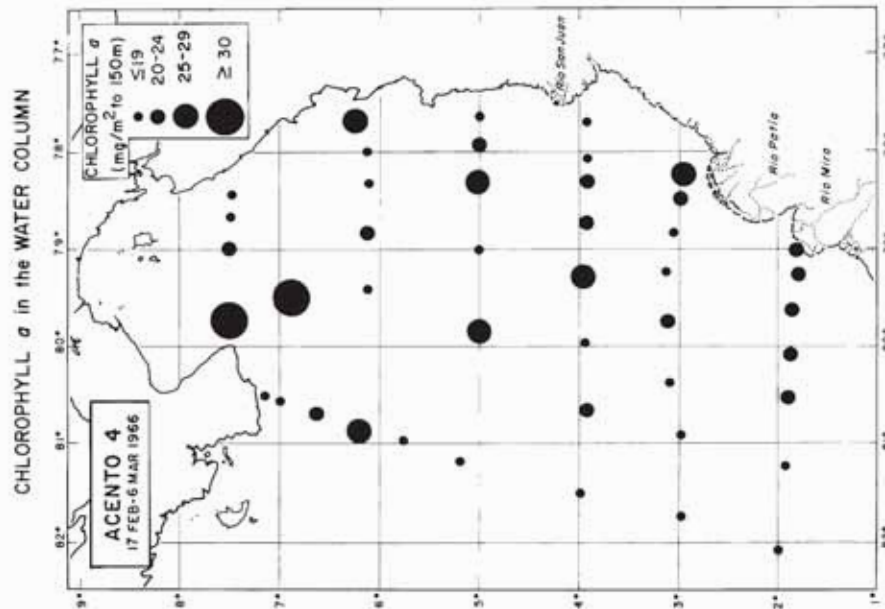


FIGURE 62. Geographic distribution of chlorophyll *a* in the water column, ACENTO 4.

FIGURA 62. Distribución geográfica de clorofila *a* en la columna de agua, ACENTO 4.

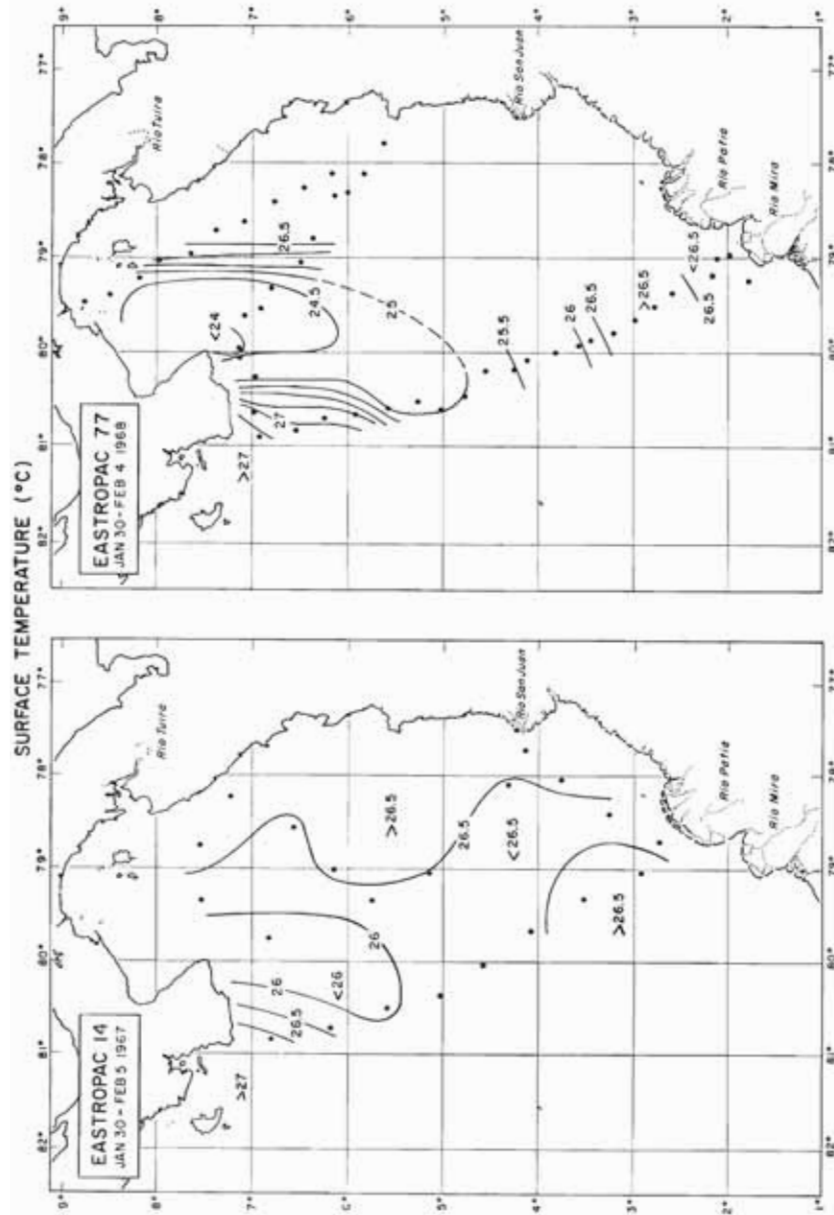


FIGURE 64. Geographic distributions of sea-surface temperature, EASTROPAC 14 and 77. Not corrected for diel variation (from data supplied by Texas A & M University, U. S. Coast Guard and EASTROPAC Project).

FIGURA 64. Distribuciones geográficas de la temperatura superficial del mar, EASTROPAC 14 y 77. Sin corregir para la variación diurna (según los datos provistos por la Texas A y M University, U. S. Coast Guard and EASTROPAC Project).

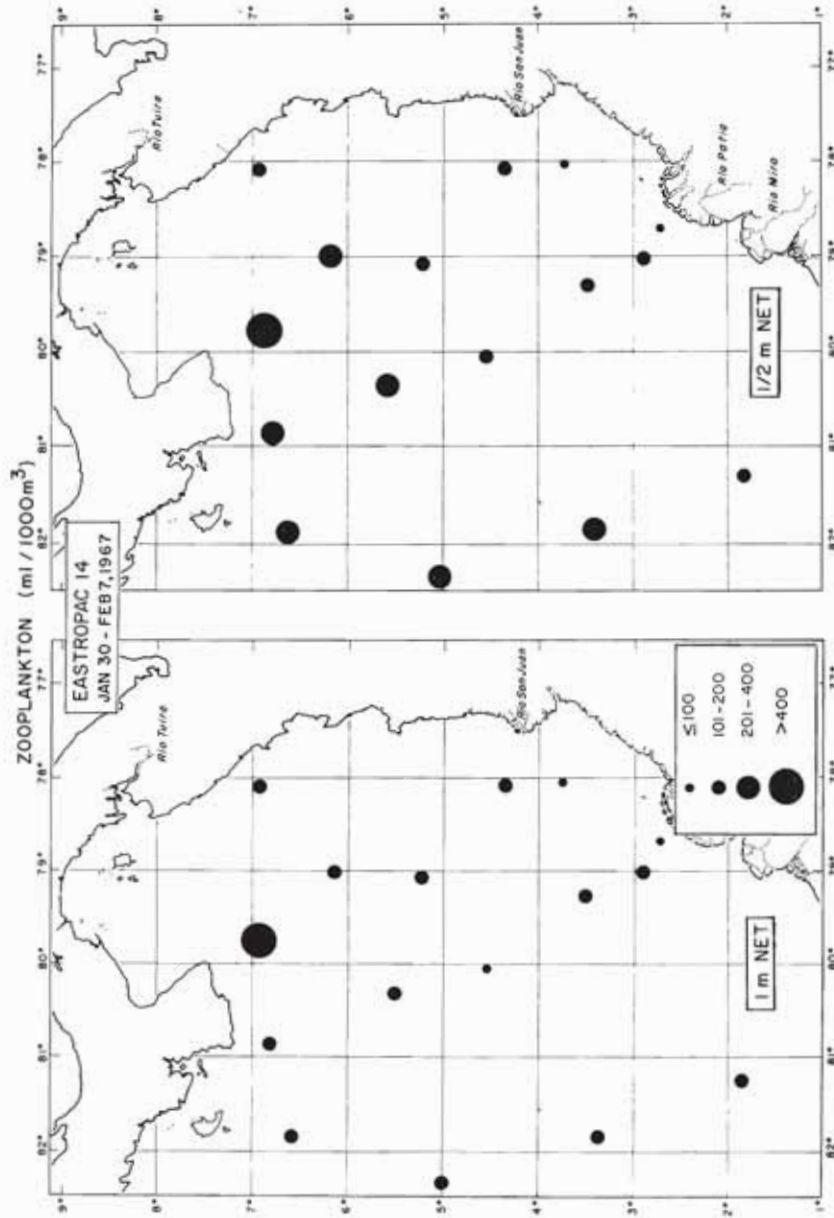


FIGURE 65. Geographic distributions of zooplankton concentration in the Panama Bight, EASTROPAC 14 (from data supplied by Texas A & M University and EASTROPAC Project).

FIGURA 65. Distribuciones geográficas de la concentración de zooplankton en al Panamá Bight, EASTROPAC 14 (según datos provistos por la Texas A y M University y el Proyecto EASTROPAC).

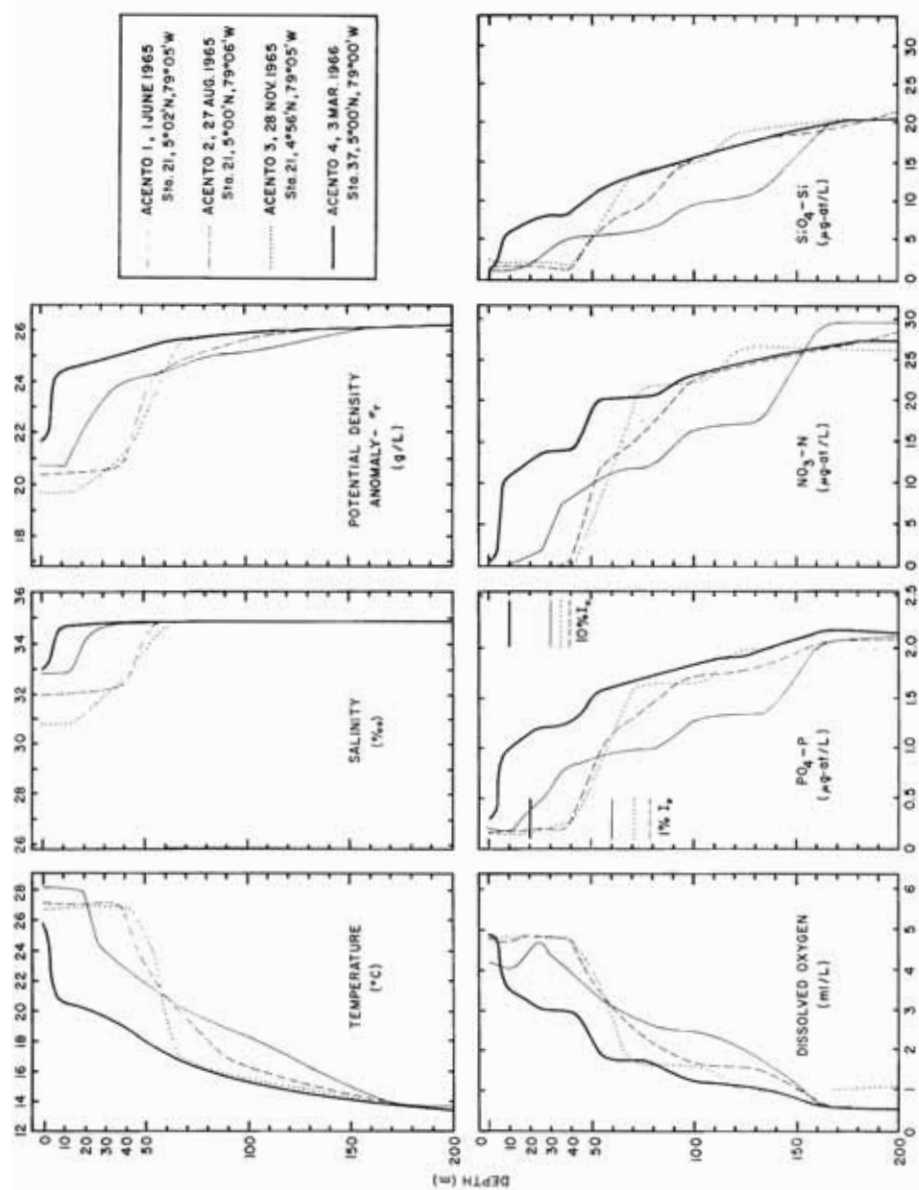


FIGURE 66. Vertical distributions of physical and chemical properties near 5°N, 79°W, ACENTO 1-4.
 FIGURA 66. Distribuciones verticales de las propiedades físicas y químicas cerca a los 5°N, 79°W, ACENTO 1-4.

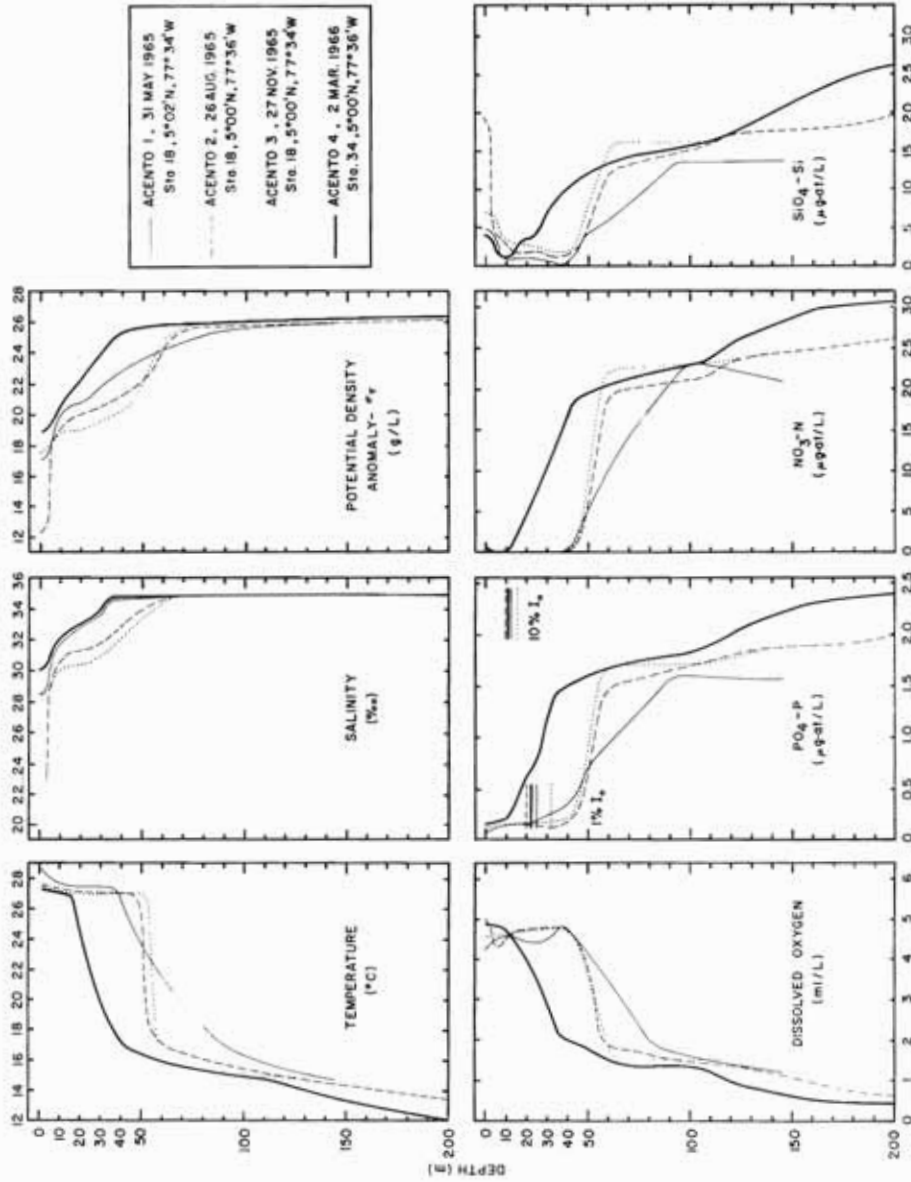


FIGURE 67. Vertical distributions of physical and chemical properties near 5°N, 77°35'W, ACENTO 1-4.

FIGURA 67. Distribuciones verticales de las propiedades físicas y químicas cerca a los 5°N, 77°35'W, ACENTO 1-4.

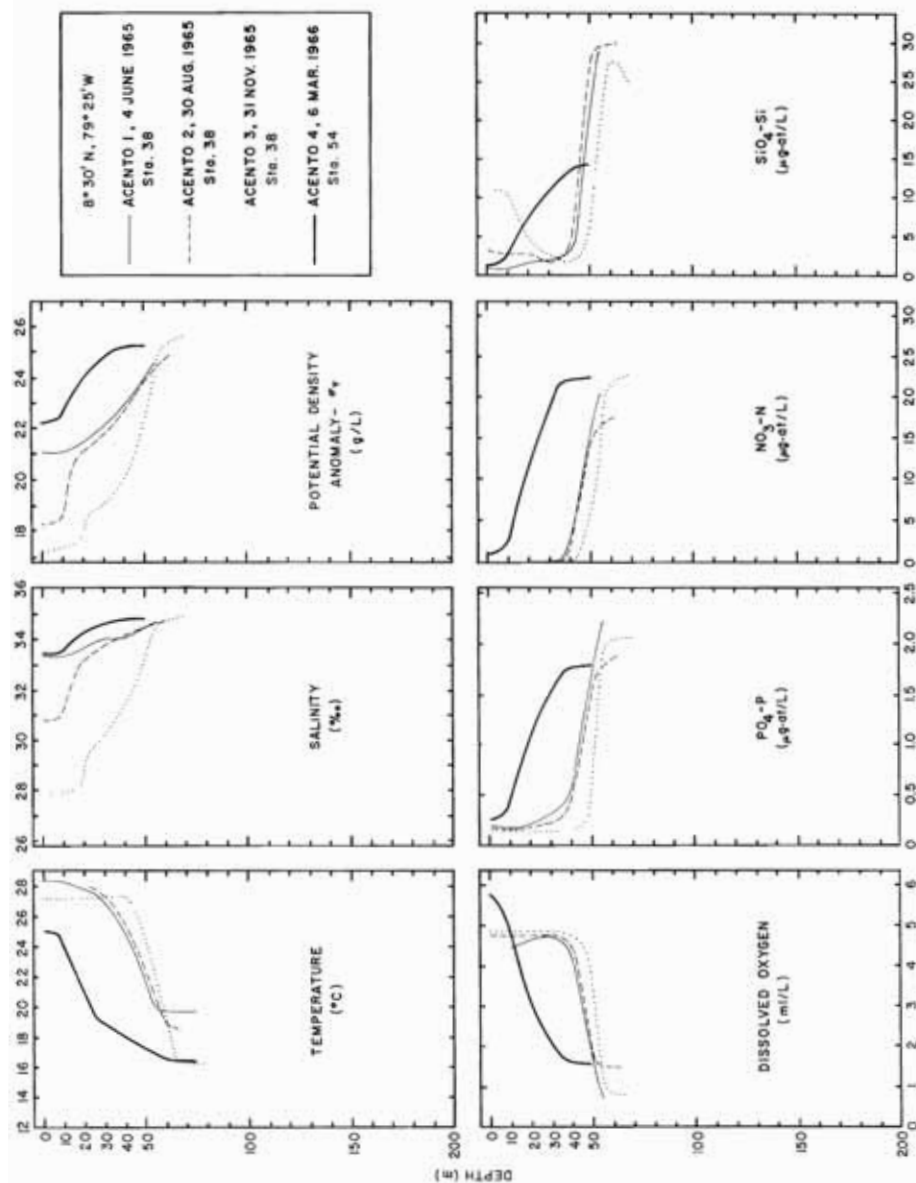


FIGURE 68. Vertical distributions of physical and chemical properties at 8°30'N, 79°25'W, ACENTO 1-4.

FIGURA 68. Distribuciones verticales de las propiedades físicas y químicas a los 8°30'N 79°25'W, ACENTO 1-4.

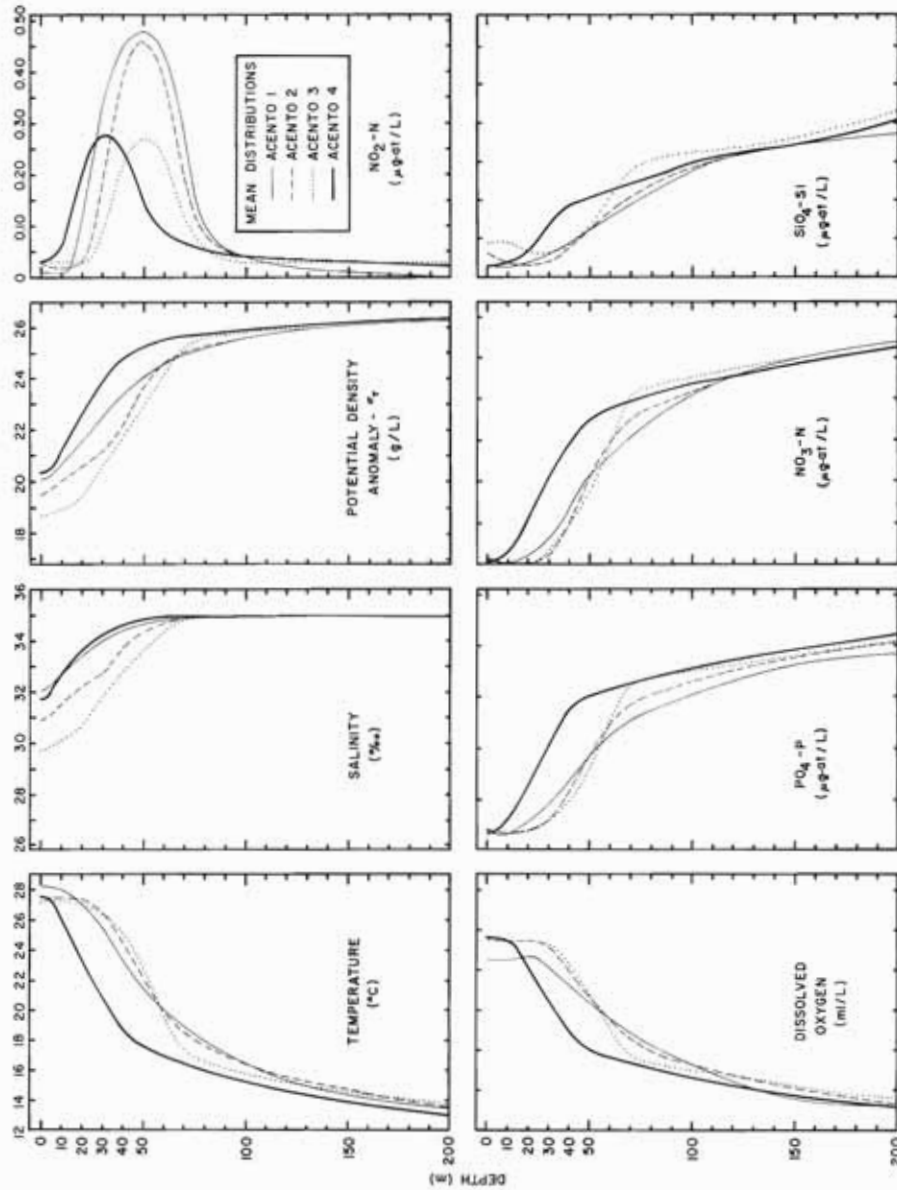


FIGURE 69. Mean vertical distributions of physical and chemical properties at stations in the ACENTO area with depth ≥ 100 m, ACENTO 1-4.

FIGURA 69. Media de las distribuciones verticales de las propiedades físicas y químicas de las estaciones en el área de ACENTO con profundidades de ≥ 100 m, ACENTO 1-4.

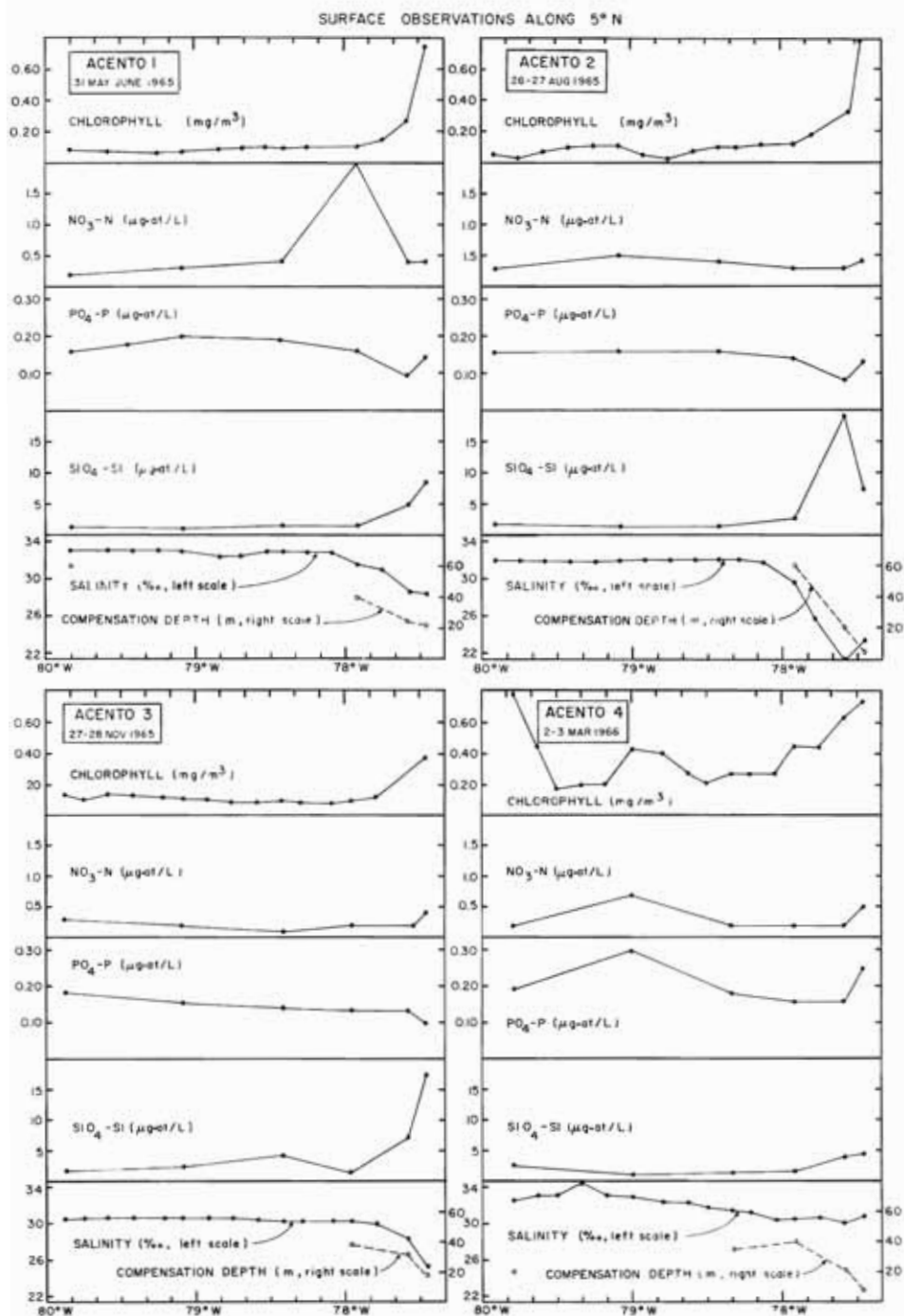


FIGURE 70. Surface observations and compensation depth along 5°N, ACENTO 1-4.
 FIGURA 70. Observaciones de la superficie y la profundidad de compensación a lo largo de los 5°N, ACENTO 1-4.

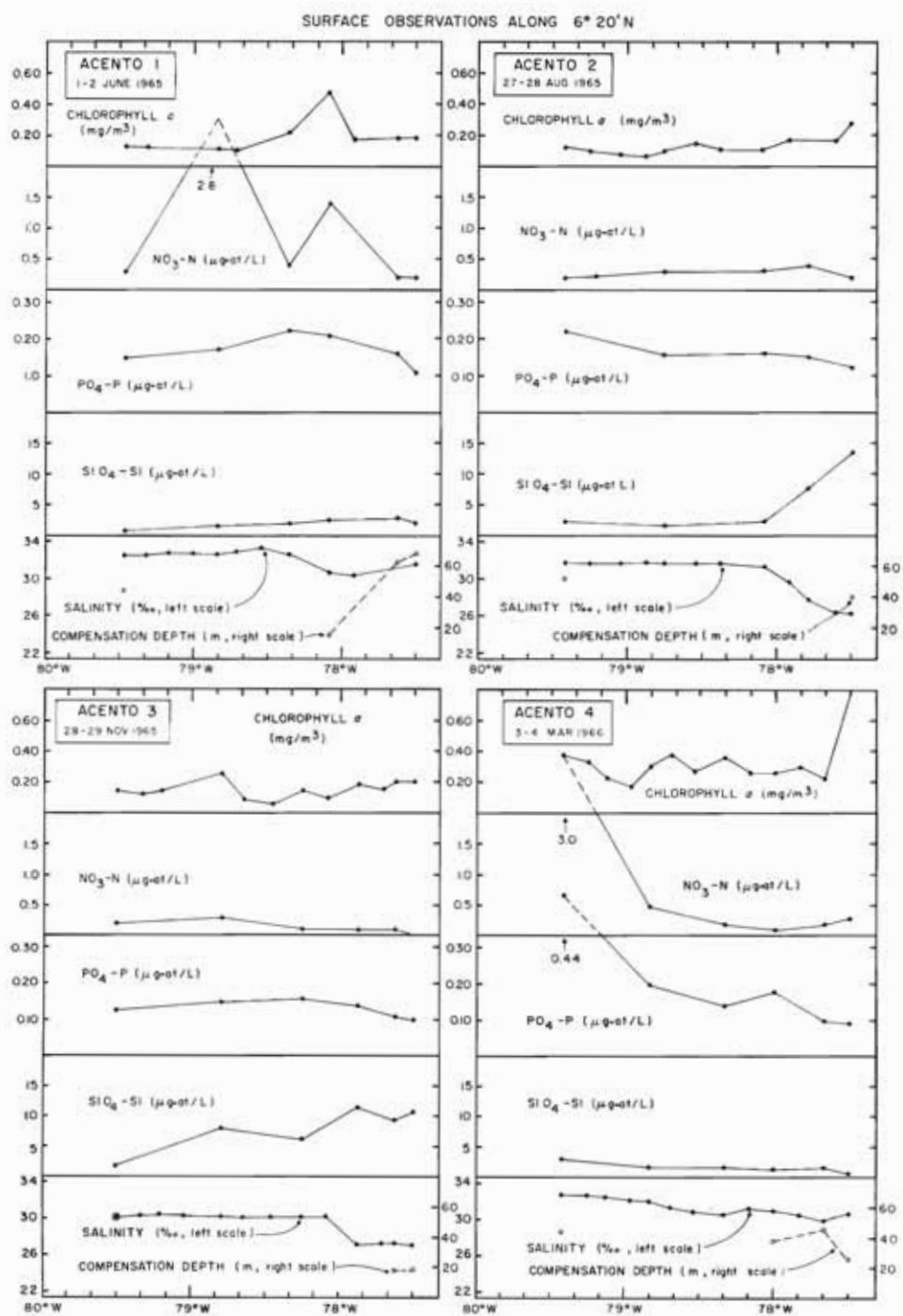


FIGURE 71. Surface observations and compensation depth along 6°20'N, ACENTO 1-4.

FIGURA 71. Observaciones de la superficie y la profundidad de compensación a lo largo de los 6°20'N, ACENTO 1-4.

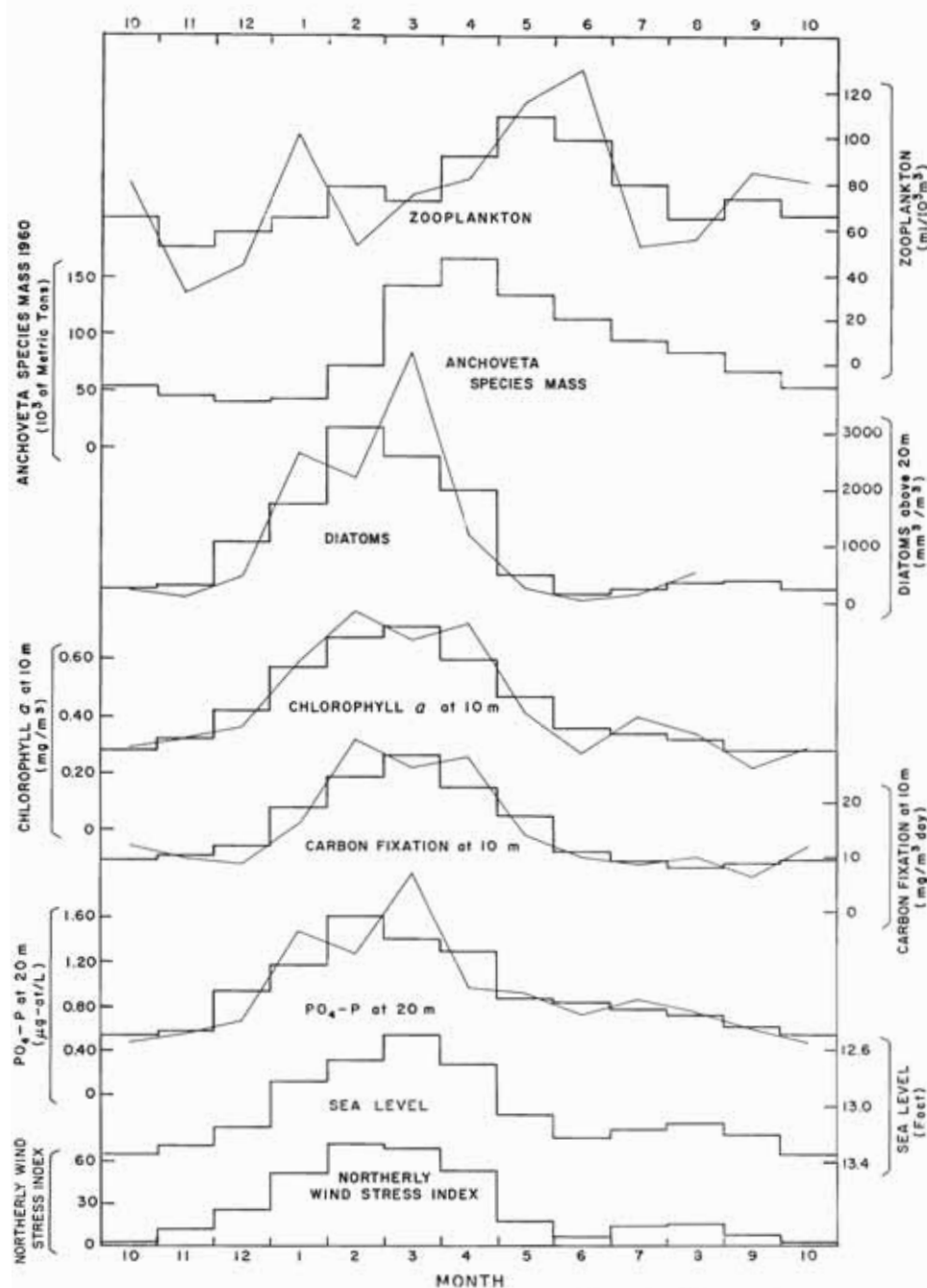


FIGURE 72. Monthly measures of central tendency for variables at the fixed station at 8°45'N, 79°23'W, 1954-59, and anchoveta species mass in the Gulf of Panama, 1960. Line graphs represent actual means or medians.

FIGURA 72. Medidas mensuales de la tendencia central para variables en la estación permanente a los 8°45'N, 79°23'W, 1954-59, y masa de anchovetas en el Golfo de Panamá 1960. Los gráficos de líneas representan las medias o medianas actuales.

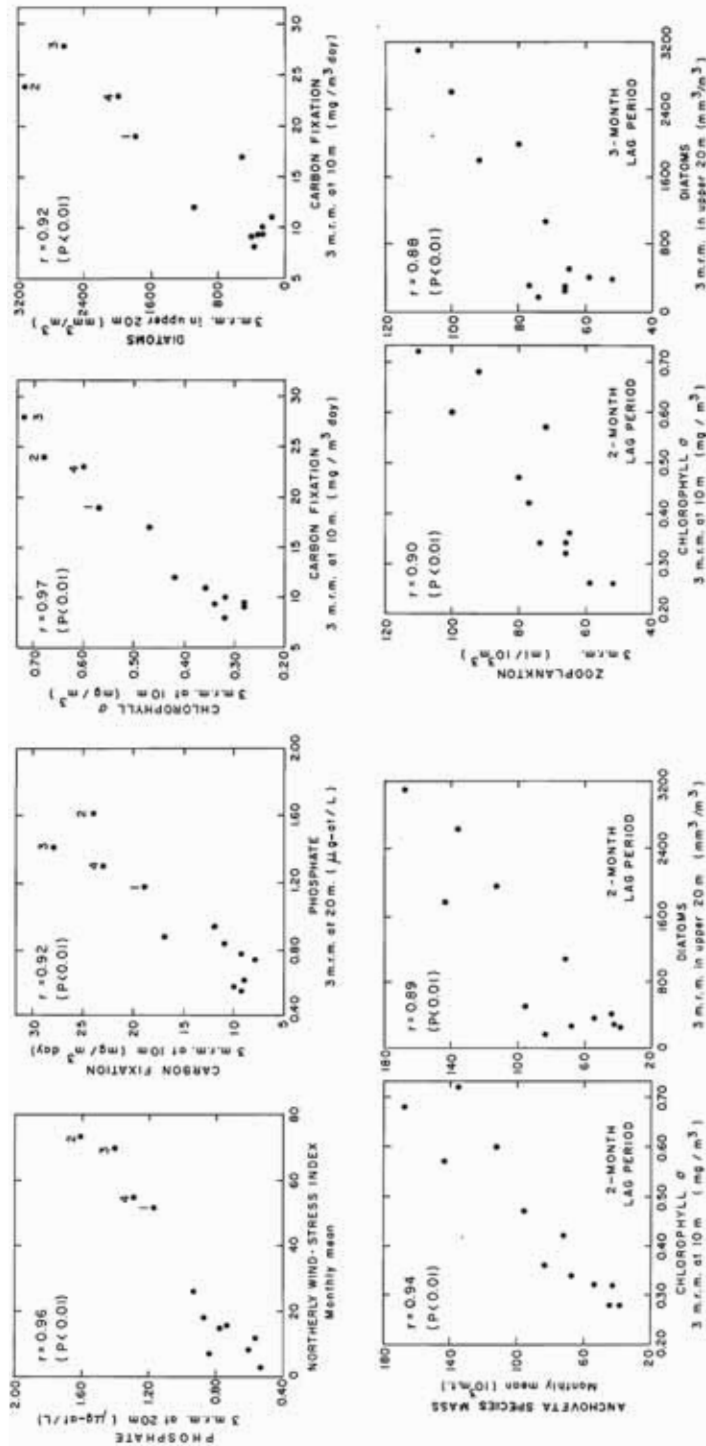


FIGURE 73. Plots of monthly measures of central tendency for variables at the fixed station at 8°45'N, 79°23'W, 1954-59 and anchoveta species mass in the Gulf of Panama, 1960, showing the best correlated relationships for varying lag periods. Numbers indicate months.

FIGURA 73. Gráficos de las medidas mensuales de tendencia central para las variables en la estación permanente a los 8°45'N, 79°23'W, 1954-59, y masa de anchovetas en el Golfo de Panamá, 1960, presentando las relaciones mejor correlacionadas para diferentes periodos de desfaseamiento. Los números indican meses.

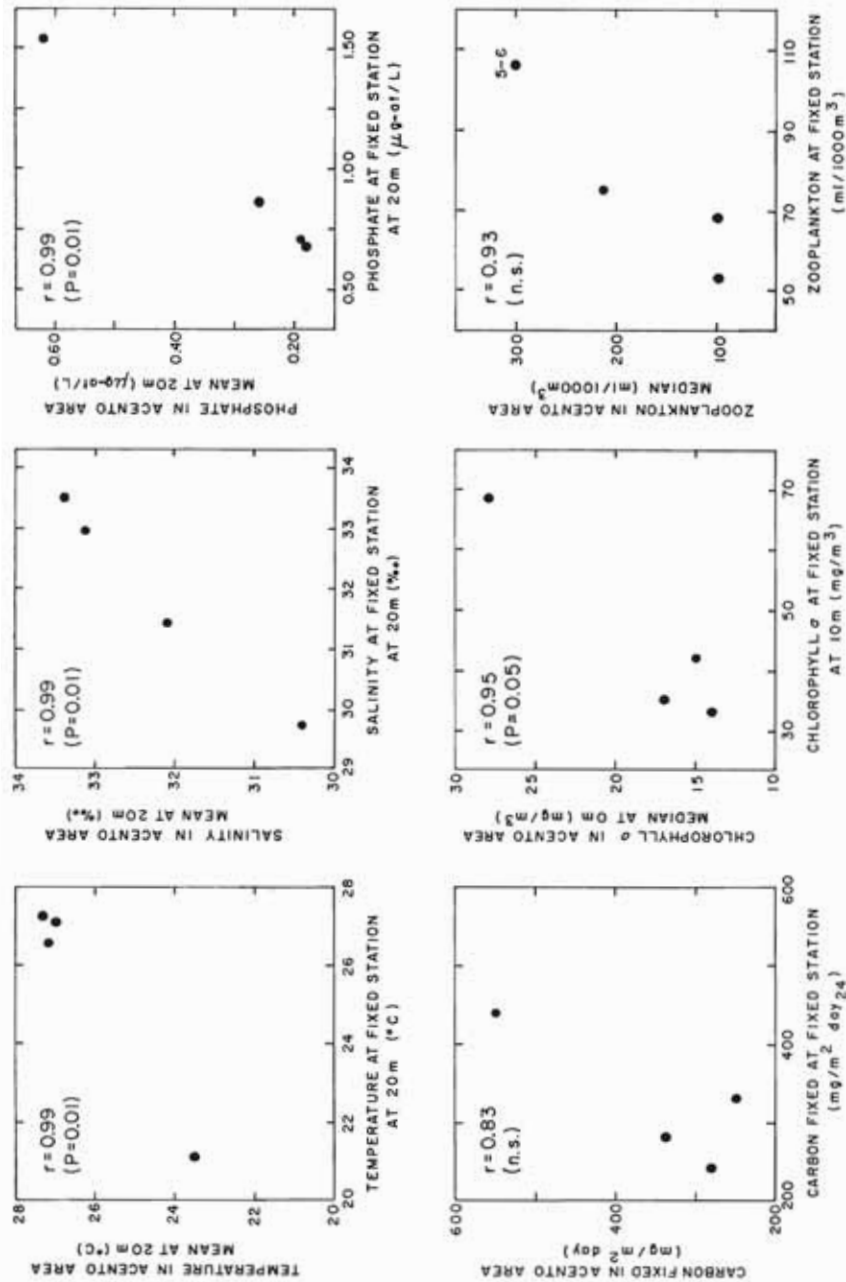


FIGURE 74. Plots of mean values of properties in the ACENTO area and measures of central tendency at the fixed station at 8°45'N, 79°23'W interpolated for the middle day of each ACENTO cruise.

FIGURA 74. Gráficos de los valores medios de las propiedades en el área de ACENTO y medidas de tendencia central en la estación permanente a los 8°45'N, 79°23'W interpolados para el día del medio de cada cruce de ACENTO.

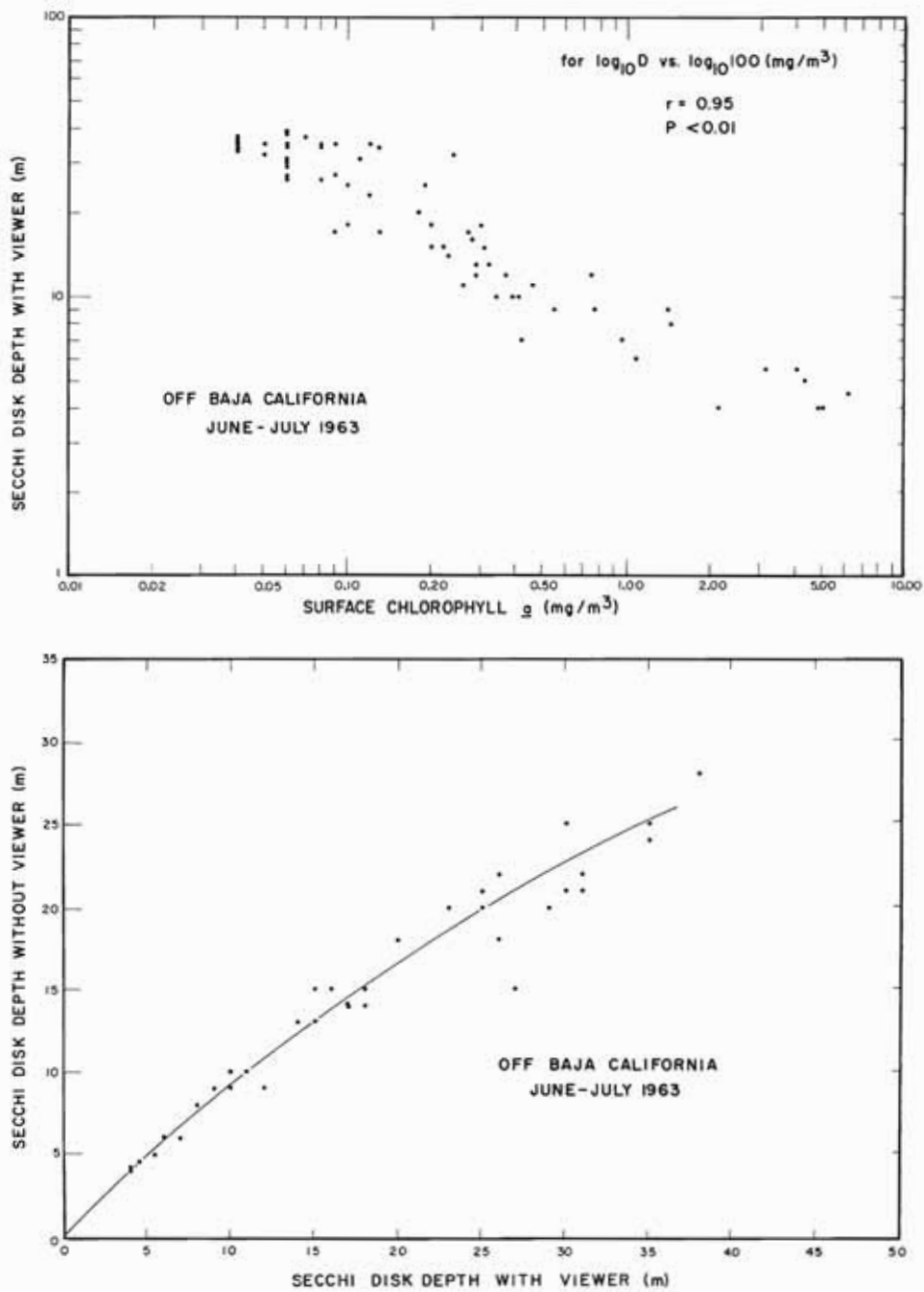


FIGURE 75. Surface chlorophyll a and Secchi disk depth off Baja California, June-July 1963.

FIGURA 75. Clorofila a superficial y profundidad del disco Secchi frente a Baja California, junio-julio 1963.

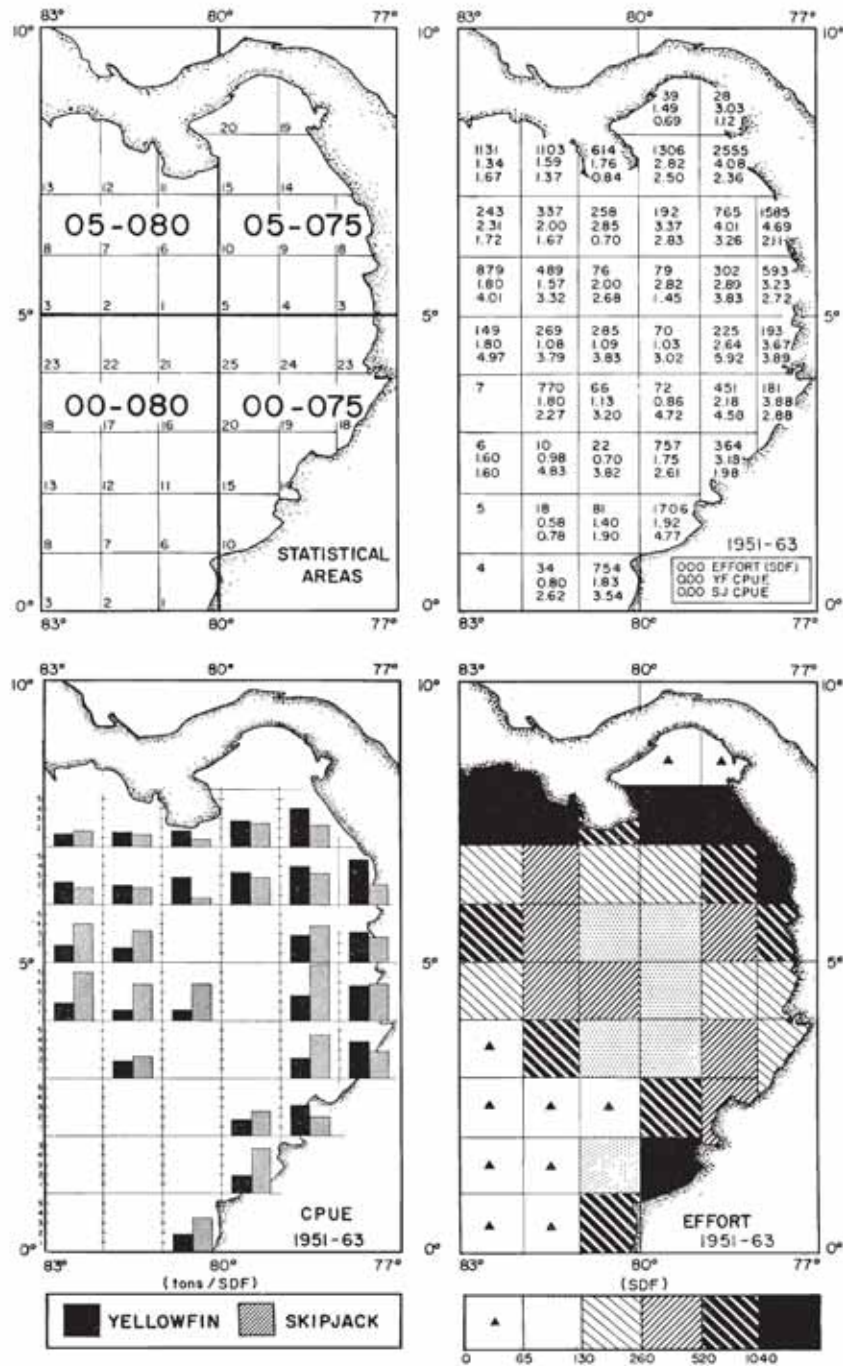


FIGURE 76. Statistical areas, total effort by baitboats and mean annual CPUE of yellowfin and skipjack in 1° areas in the Panama Bight, 1951-63.

FIGURA 76. Areas estadísticas, esfuerzo total por barcos de carnada y media anual de la CPUE de atún aleta amarilla y barrilete en áreas de 1° en al Panamá Bight, 1951-63.

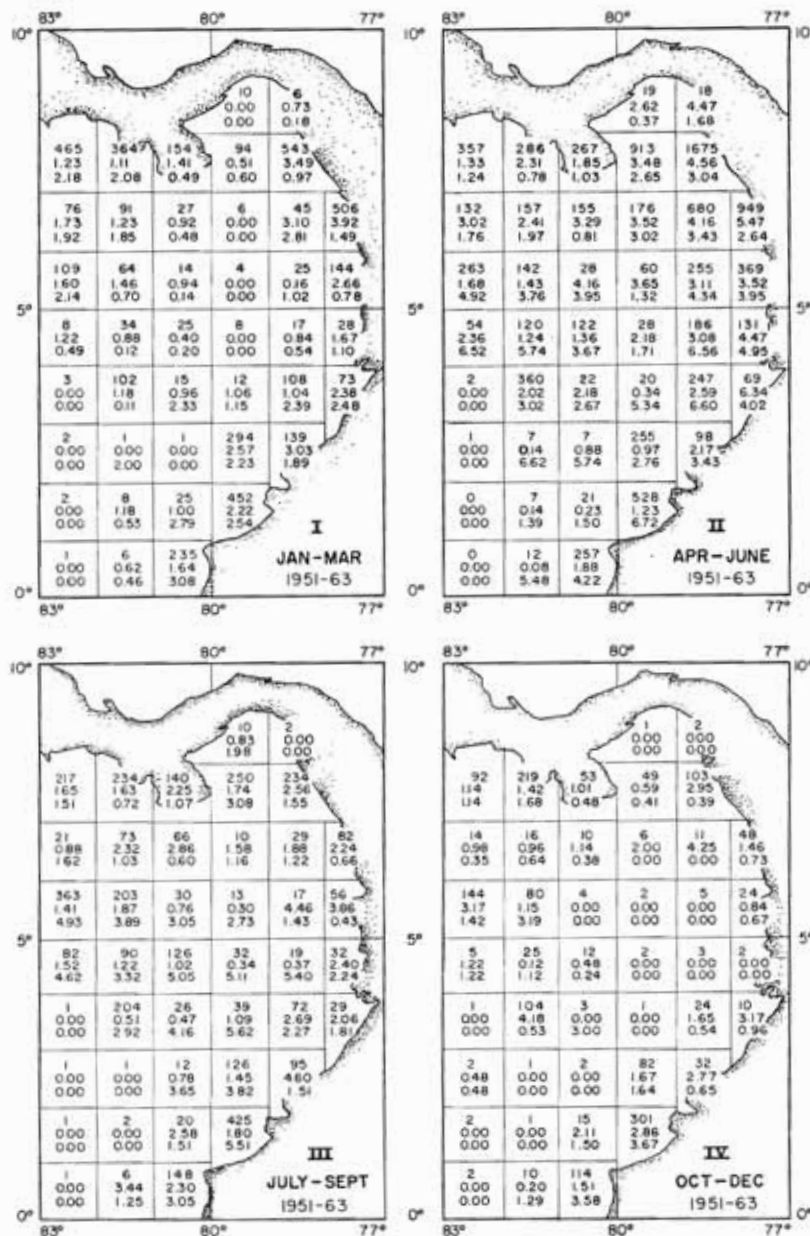


FIGURE 77. Statistics of effort (SDF) by baitboats and mean CPUE (tons/SDF) of yellowfin and skipjack in 1° areas in the Panama Bight, 1951-63, by quarter-years (I-IV). Upper values = yellowfin CPUE; lower values = skipjack CPUE.

FIGURA 77. Estadísticas de esfuerzo (DSP) por barcos de carnada y media de la CPUE (toneladas/DSP) de atún aleta amarilla y barrilete en áreas de 1° en el Panamá Bight, 1951-63, por trimestres del año (I-IV). Los valores de arriba = CPUE de atún aleta amarilla; los valores de abajo = CPUE de barrilete.

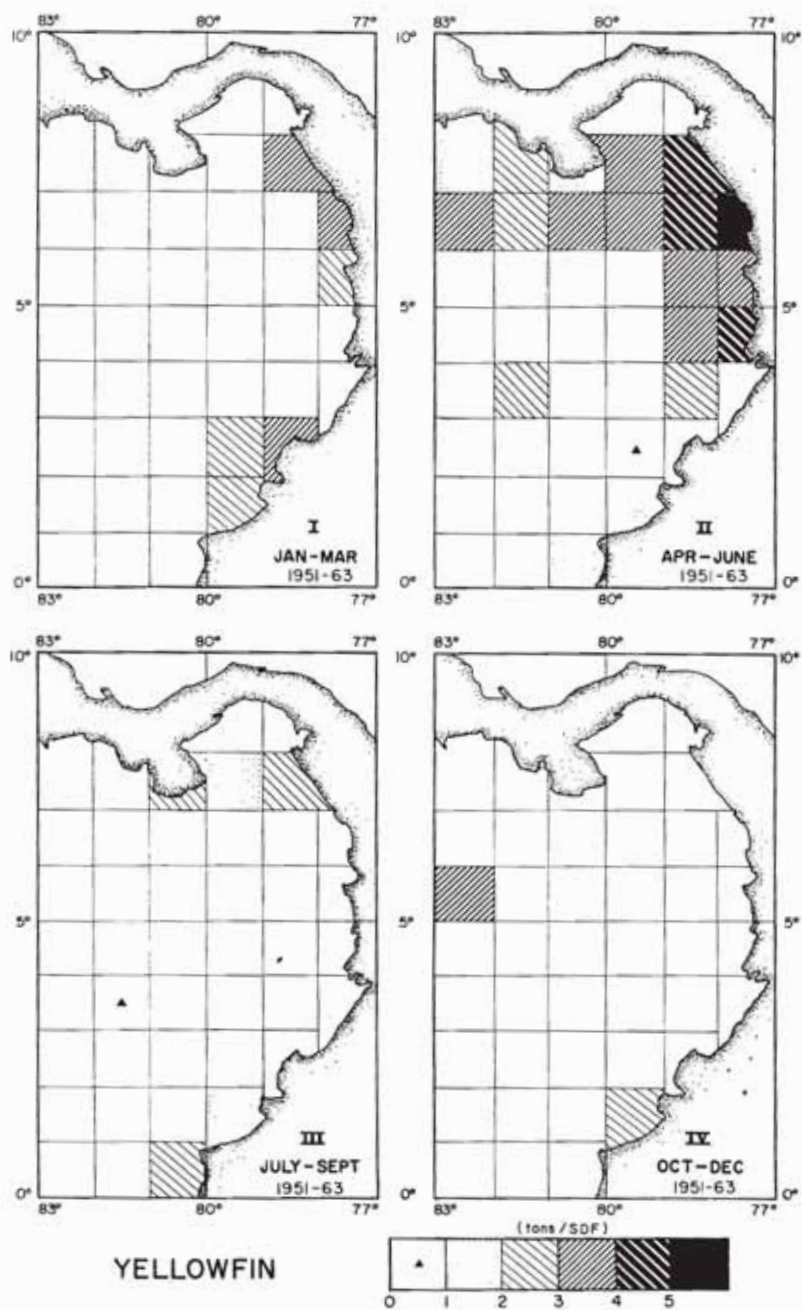


FIGURE 78. Mean CPUE of yellowfin by baitboats in 1° areas with ≥ 130 SDF in the Panama Bight, 1951-63, by quarter-years (I-IV).

FIGURA 78. Media de la CPUE de atún aleta amarilla por barcos de carnada en áreas de 1° con ≥ 130 DSP en el Panamá Bight, 1951-63, por trimestres del año (I-V).

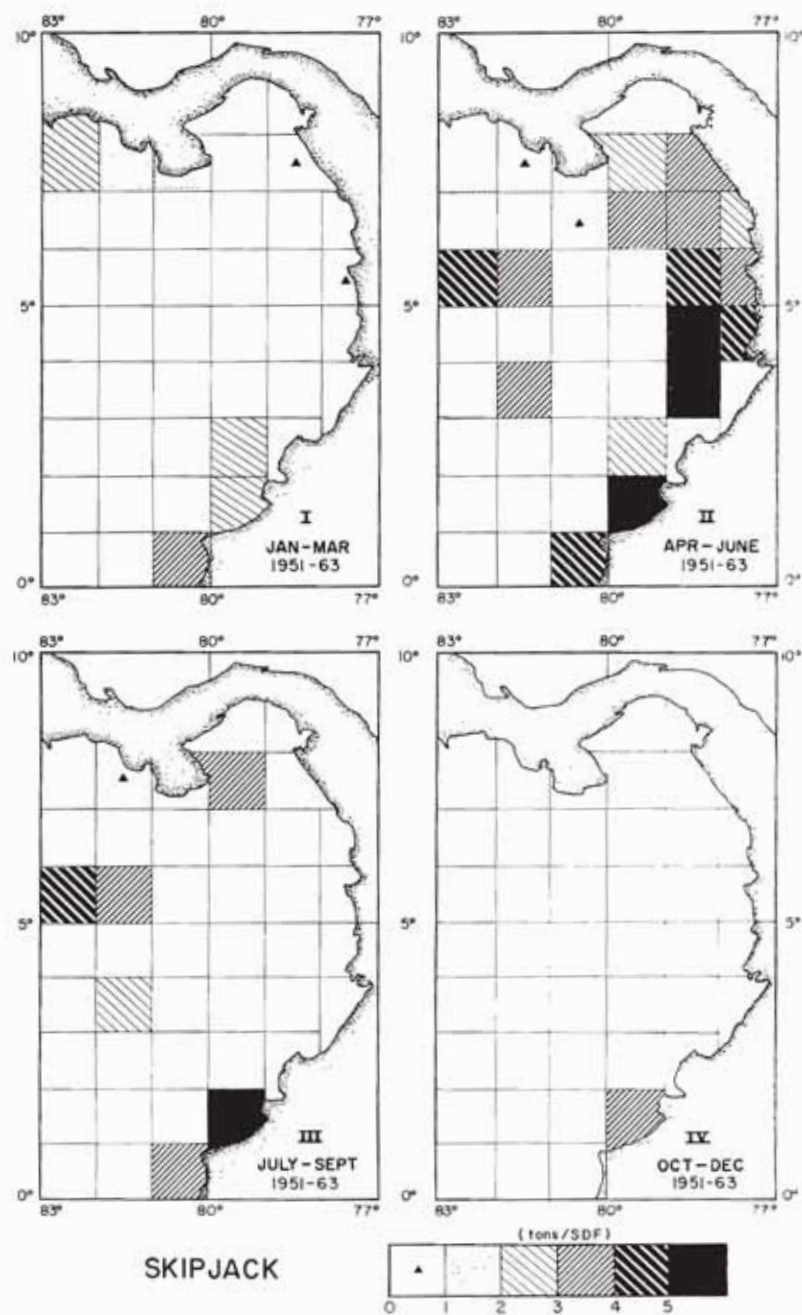


FIGURE 79. Mean CPUE of skipjack by baitboats in 1° areas with ≥ 130 SDF in the Panama Bight, 1951-63, by quarter-years (I-IV).

FIGURA 79. Media de la CPUE de barrilete por barcos de carnada en áreas de 1° con ≥ 130 DSP en el Panamá Bight, 1951-63, por trimestres del año (I-IV).

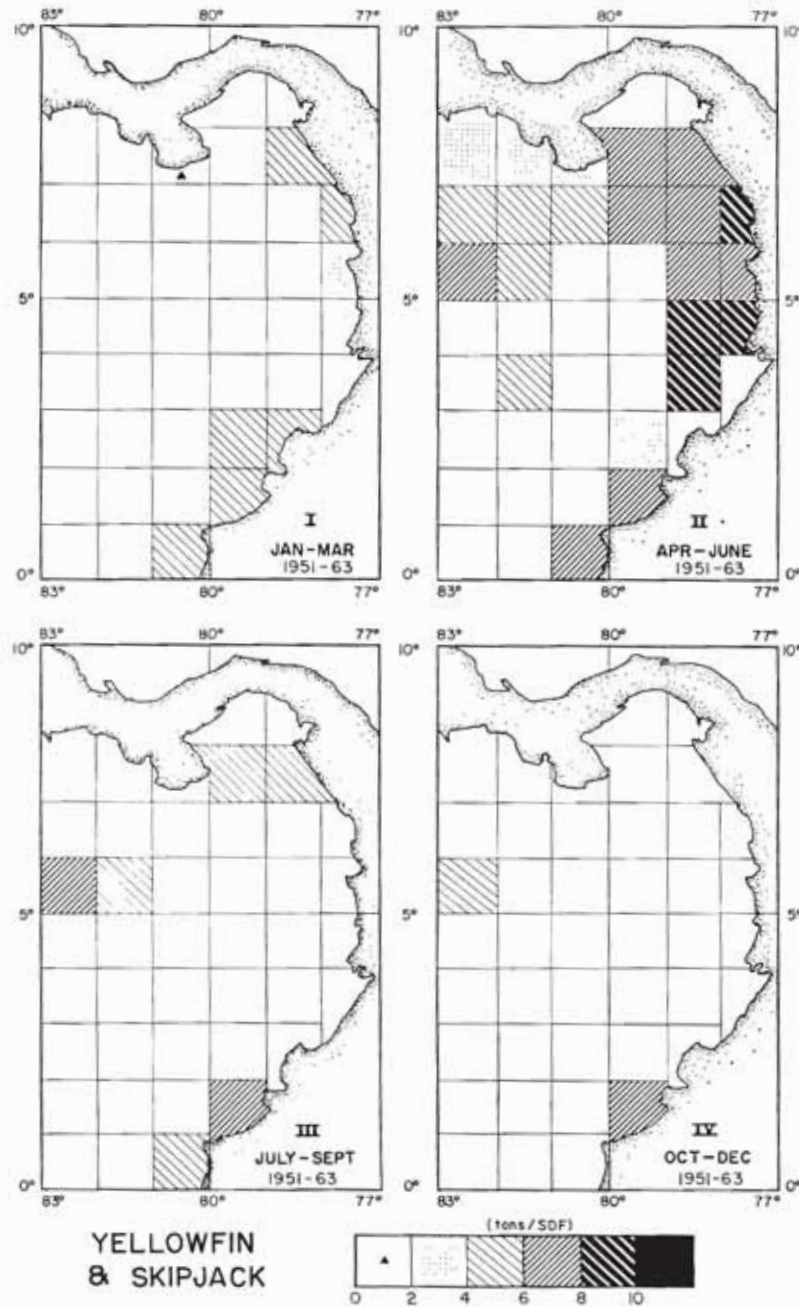


FIGURE 80. Mean CPUE of yellowfin and skipjack by baitboats in 1° areas with ≥ 130 SDF in the Panama Bight, 1951-63, by quarter-years (I-IV).

FIGURA 80. Media de la CPUE de atún aleta amarilla y barrilete por barcos de carnada en áreas de 1° con ≥ 130 DSP en el Panamá Bight, 1951-63, por trimestres del año (I-IV).

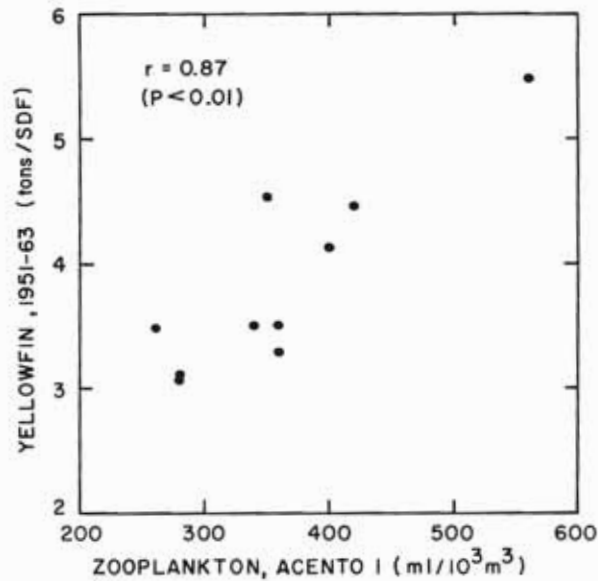


FIGURE 81. Plots of mean zooplankton concentrations during ACENTO 1 and mean CPUE of yellowfin by baitboats, 1951-63, by 1° areas.

FIGURA 81. Gráficos de las concentraciones medias de zooplancton durante ACENTO 1 y media de la CPUE del atún aleta amarilla por barcos de carnada, 1951-63, por áreas de 1°.

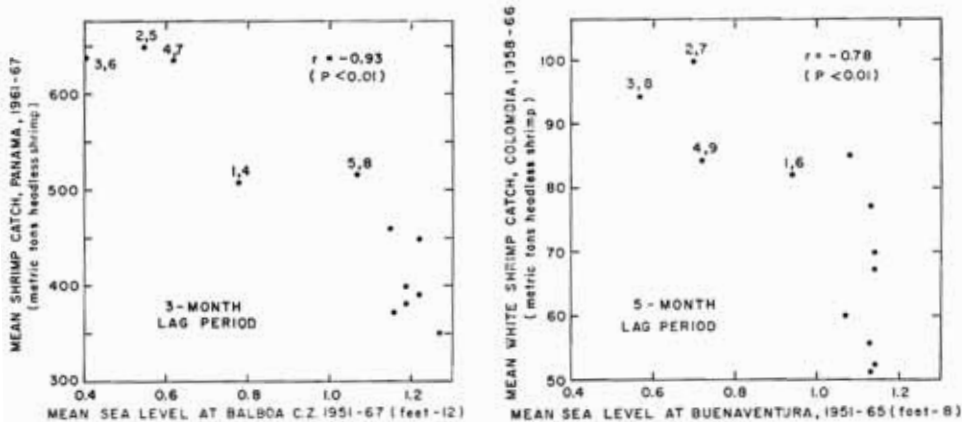


FIGURE 82. Plots of mean monthly sea level and shrimp catches in the Panamanian and Colombian fisheries. Numbers above points indicate months.

FIGURA 82. Gráficos de la media mensual del nivel del mar y capturas de camarón de las pesquerías panameñas y colombianas. Los números encima de los puntos indican meses.

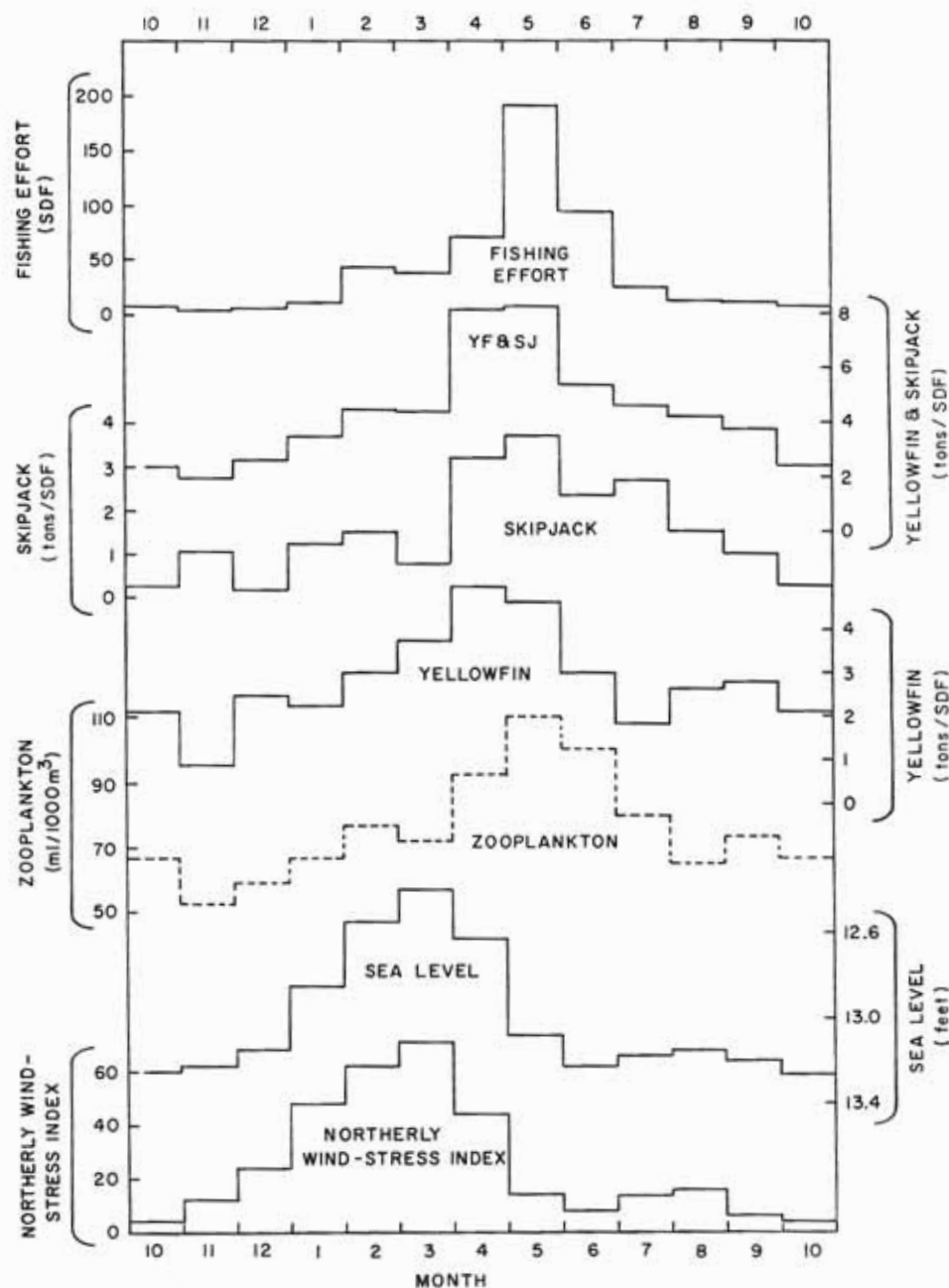


FIGURE 83. Mean monthly values of northerly wind-stress index and sea level at Balboa, C.Z., 1951-65; zooplankton concentration at the fixed station, 1954-59; baitboat effort and CPUE of yellowfin and skipjack in the north Panama Bight, 1951-65.

FIGURA 83. Valores medios mensuales del índice del viento nórdico y del nivel del mar en Balboa, Z.C. 1951-65; concentración de zooplancton en la estación permanente, 1954-59; esfuerzo de los barcos de carnada y CPUE de atún aleta amarilla y barrilete en la parte norte del Panamá Bight, 1951-65.

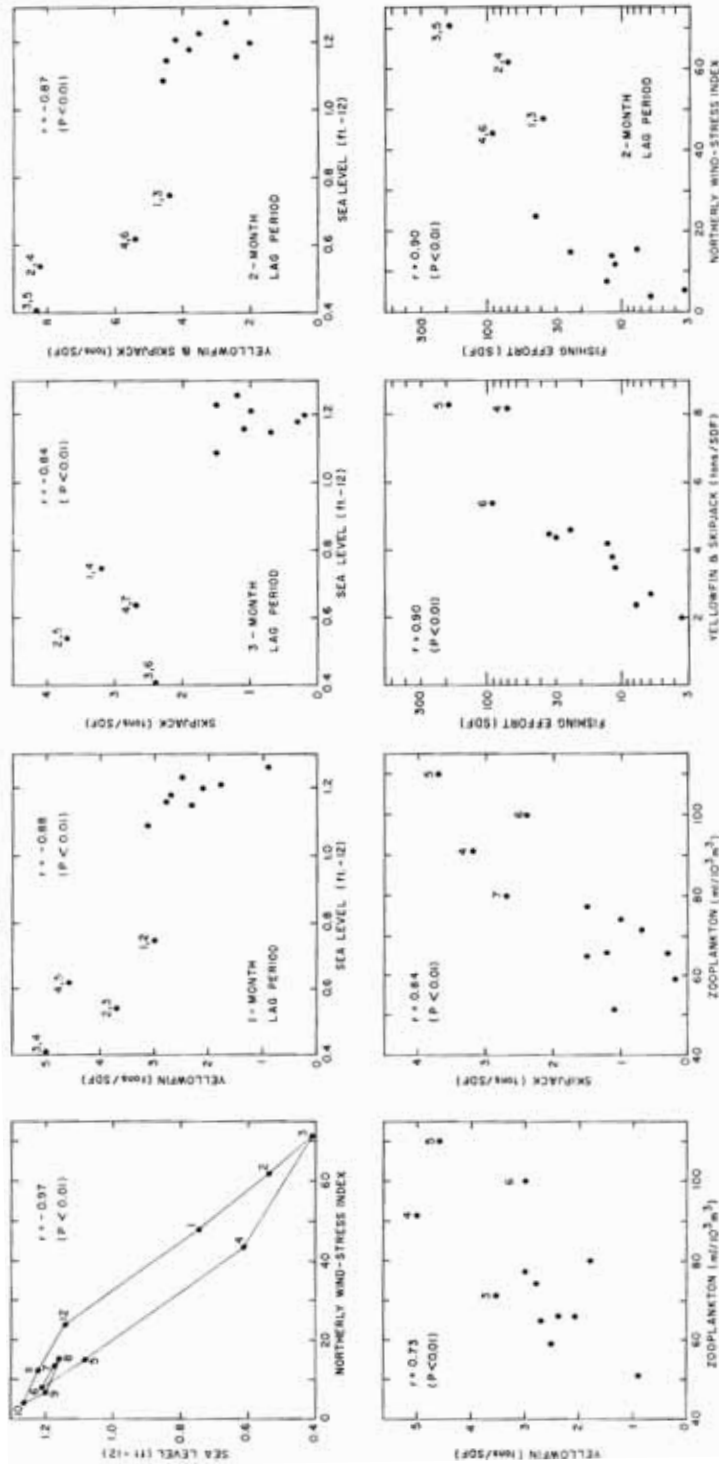


FIGURE 84. Plots of mean monthly values in the north part of the Panama Bight showing the best correlated relationships for varying lag periods: northernly wind-stress index and sea level at Balboa, C.Z., 1951-65; zooplankton concentration at the fixed station, 1954-59; baitboat effort and skipjack, 1951-65. Numbers indicate months.

FIGURA 84. Gráficos de los valores medios mensuales en la parte norte del Panamá Bight indicando las relaciones mejor correlacionadas para los diferentes períodos de desfase: índice del viento nortico y nivel del mar en Balboa, Z.C. 1951-65; concentración de zooplancton en la estación permanente, 1954-59; esfuerzo de los barcos de carnada y CPUE de atún aleta amarilla y barrilete, 1951-65. Los números indican meses.

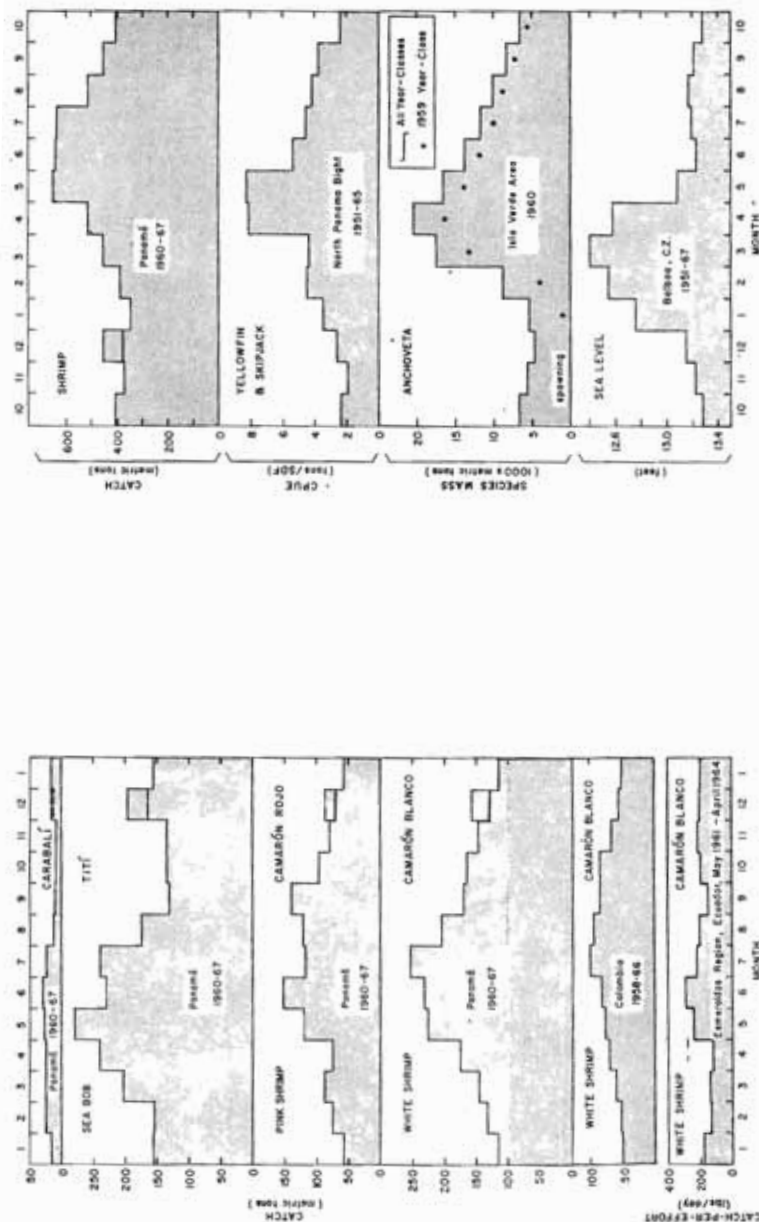


FIGURE 85. Mean monthly values of CPUE of white shrimp landed at Esmeraldas, Ec., of catch of white shrimp landed at Buenaventura, Col., and catch of principal kinds of shrimp in the Panamanian fishery. The lower of the two levels for the Panamanian fishery in December indicates catch corrected for extra effort (see text).

FIGURA 85. Valores medios mensuales de la CPUE del camarón blanco desembarcado en Esmeraldas, Ec., de capturas de camarón blanco desembarcando en Buenaventura, Col., y captura de las clases principales de camarón de la pesquería panameña. El más bajo de los dos niveles para la pesquería panameña en diciembre indica la captura corregida correspondiente al esfuerzo extra (véase el texto).

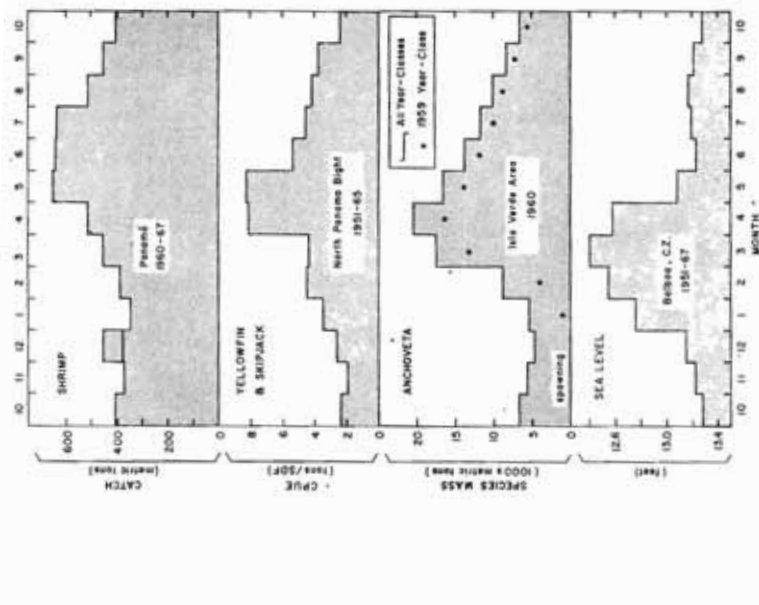


FIGURE 86. Mean monthly values of sea level at Balboa, C.Z., of species mass of anchoveta in the Isla Verde area of the Gulf of Panama, of CPUE of yellowfin and skipjack in the north Panama Bight, and of shrimp catches in the Panamanian fishery. The lower of the two levels for the Panamanian shrimp fishery in December indicates catch corrected for extra effort (see text).

FIGURA 86. Los valores medios mensuales del nivel del mar en Balboa, C.Z., de la masa de anchoveta en el área de Isla Verde en el Golfo de Panamá, de la CPUE de atún aleta amarilla y barrilete al norte del Panamá Bight, y de capturas camaróneras de la pesquería panameña. El más bajo de los dos niveles para la pesquería panameña de camarón en diciembre, indica la captura corregida correspondiente al esfuerzo extra (véase el texto).

TABLE 1. Mean monthly latitudinal positions of the Intertropical Convergence Zone (ITCZ), of the Equatorial Low Pressure Trough (ELPT), and of the maximum percentage frequency (MPF) of rainfall and of winds $\leq$ Force 3, at 80°W and at 92°30'W as estimated from various sources.

TABLE 1. Media mensual de las posiciones latitudinales de la Zona de Convergencia Intertropical (ITCZ), de la Concavidad de la Presión Baja Ecuatorial (ELPT) y del Porcentaje Máximo de Frecuencia (MPF) de la lluvia y los vientos $\leq$ a la fuerza 3 a los 80°W y a los 92°30'W, conforme se ha estimado según varias fuentes.

Row	1	2	3	4	5	Month				8	9	10	11	12	Mean	Source
Línea						Mes									Media	Origen
	80°W Longitude															
A ITCZ (Crowe)	4°N	1°N	1°N	4°N	8°N	10°N	9°N	9°N	(9.5°N ^a)	10°N	11°N	8°N	7°N			1
B MPF wind ≤ Force 3	1°S	2°S	2°S	0°	7°N	8°N	7°N	7°N	7°N	9°N	10°N	8°N	5°N			2
C MPF wind ≤ Force 3	3°S	3°S	1°S	1°S	7°N	8°N	7°N	7°N	8°N	8°N	9°N	7°N	5°N			3
D ITCZ (estimated)	0.0°	1.3°S	0.7°S	1.0°N	7.3°N	8.7°N	7.7°N	7.7°N	8.2°N	9.0°N	10.0°N	7.7°N	5.6°N	5.3°N	$\bar{x}$ of A, B, C	
E ELPT (estimated)	1°N	0°	0°	2°N	4°N	5°N	4°N	4°N	6°N	7°N	7°N	5°N	3°N	3.7°N	4	
F MPF rainfall	2°N	2°N	0°	2°N	9°N	8°N	8°N	(9°N)	10°N	6°N	4°N	2°N			5	
G MPF rainfall	2°N	2°N	3°N	3°N	5°N	5°N	5°N	5°N	5°N	5°N	6°N	5°N	4°N		2	
H MPF rainfall (estimated)	2.0°N	2.0°N	1.5°N	2.5°N	7.0°N	6.5°N	7.0°	7.0°	7.0°N	7.5°N	6.0°N	4.5°N	3.0°N	4.7°N	$\bar{x}$ of F, G	
92°30'W Longitude																
I ITCZ (Crowe)	8°N	3°N	3°N	5°N	12°N	12°N	13°N	15°N	15°N	13°N	9°N	8°N			1	
J ITCZ (Alpert)	4.8°N	2.5°N	3.2°N	5.0°N	7.8°N	8.8°N	7.8°N	8.2°N	8.8°N	8.3°N	7.7°N	6.6°N			6	
K MPF wind ≤ Force 3	2°S	0°	1°N	[2.0°N ^b]	11°N	14°N	10°N	12°N	13°N	14°N	12°N	8°N			3	
L ITCZ (estimated)	3.6°N	1.8°N	2.4°N	4.0°N	10.3°N	11.6°N	10.4°N	11.6°N	12.3°N	11.8°N	9.6°N	7.5°N	8.1°N	$\bar{x}$ of I, J, K		
M ELPT	0.9°N	0.6°N	1.6°N	2.3°N	6.4°N	7.8°N	6.7°N	8.9°N	10.3°N	8.5°N	4.3°N	2.4°N		5, 7		
N ELPT	2.5°N	1.5°N	2.5°N	4.0°N	6.0°N	7.5°N	8.0°N	8.0°N	10.0°N	8.5°N	6.5°N	3.5°N		2		
O ELPT (estimated)	1.7°N	1.0°N	2.0°N	3.2°N	6.2°N	7.6°N	7.4°N	8.4°N	10.2°N	8.5°N	5.4°N	3.0°N	5.4°N	$\bar{x}$ of M, O		
P MPF rainfall	2°N	1°N	6°S	5°S	7°N	7°N	7°N	6°N	8°N	7°N	7°N	5°N		5		
Q MPF rainfall	3°N	[0°]	5°N	5°N	6°N	7°N	6°N	6°N	6°N	5°N	5°N	5°N		2		
R MPF rainfall (estimated)	2.5°N	0.5°N	0.5°S	0°	6.5°N	7.0°N	6.5°N	6.0°N	7.0°N	6.0°N	6.0°N	5°N	4.3°N	$\bar{x}$ of P, Q		

Note: Values in parentheses are interpolated or are based, in part, on interpolated values; values in brackets are questionable. —Nota: Los valores entre paréntesis son valores interpolados o están basados, en parte, sobre valores interpolados; los valores entre corchetes son dudosos. a) Actual latitude shown by Crowe is 13°N which is judged to be erroneous. A latitude of 9.5°N was obtained by averaging latitudes during July and September and was substituted for Crowe's latitude. —La latitud actual indicada por Crowe es de 13°N, la cual se juzga errónea. Se obtuvo una latitud de 9.5°N al promediar las latitudes durante julio y septiembre, y fue substituida por la latitud de Crowe. b) Two zones of light winds are shown in Source No. 3), one at 1°S and one at 5°N; the mean of these is the latitude given in the table. —Se presentan dos zonas de vientos suaves en Origen Núm. 3), una a 1°S y una a 5°N; la media de estas zonas es la latitud indicada en la tabla. 1) Crowe (1951, Figs. 2, 3, 4). 2) U.S. Navy (1959). 3) Weather Bureau (1938, Charts 3-14). 4) Bennett (1966b, Fig. 4). 5) Air Ministry (1956). 6) Alpert (1945, Fig. 2). 7) Weather Bureau (1952).

TABLE 2. Mean monthly incident radiation (in langley's per day) at stations in the Canal Zone's Pacific watershed, 1955-1967 (data supplied by ESSA).^aTABLA 2. Media mensual de la radiación incidente (en langley's por día) en las estaciones de la vertiente del Pacífico en la Zona del Canal, 1955-1967 (datos suministrados por ESSA).^a

Estación	Year Año	Month Mes											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Albrook Air Force Base	1955	399	486	550	517	416	410	391	398	490	398	373	445
" " "	1956	507	603	559	496	426	224	292	363				
Curundu	1956										396	385	426
Curundu	1957	512	525	542	504	402	457	409	407	507	552	550	614
Curundu	1958	428	482	437	474		358	324	307		360		
Las Cruces	1958											352	394
Corozal	1959	476	495	492	440	352	341						
Gun Hill	1960												
" " "	1961	561	624	541	417	354	301	323	356	294	389	351	406
" " "	1962	482	535	494	479	361	352	325	365	392	327	299	382
" " "	1963	506	446	522	415	409	354	343	376	351	363	385	427
" " "	1964	502	510	491	466	393	327	355	370	357	366	344	422
" " "	1965	449	508	552	502	387	338	395	336	364	342	341	447
" " "	1966	427	527	499	440						339	281	399
" " "	1967	486	557			358	402	377	355	376	328	372	363
Canal Zone, Pacific watershed, $\bar{x}$, 1955-1967	1967	478	525	516	468	386	351	353	363	391	378	367	430

Note: Smayda (1966, Table 11) has also presented radiation data from the same stations for 1955-57 which, when compared to the data above, show some discrepancies. These are explained by the different methods of deriving monthly means: Smayda's monthly means are derived from weekly means and interpolated values for periods when no measurements were made; the monthly means above are derived by summing the total amount of radiation recorded in a month and dividing by the number of days of record. —Nota: Smayda (1966, Tabla 11) ha presentado también para 1955-57, datos sobre la radiación de las mismas estaciones, los que al compararlos con los datos anteriores, muestran algunas diferencias. Estas se explican debido a los métodos empleados al deducir las medias estacionales; las medias mensuales de Smayda se derivan de las medias semanales y de los valores interpolados de los períodos en los que se realizaron mediciones; las medias mensuales anteriores se obtienen al sumar la cantidad total de la radiación registrada en un mes y dividida por el número de días del registro. a) Records are incomplete for most months.—Para la mayoría de los meses, los registros son incompletos.

TABLE 3. Mean monthly incident radiation (in langley per day) at Portoviejo, Ecuador (1°04'S, 80°26'W), 1964-1966. From Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología (1965, 1966, 1967, 1968).

TABLE 3. Media mensual de la radiación incidente (en langley por día) en Portoviejo, Ecuador (1°04'S, 80°26'W), 1964-1966. Del Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología (1965, 1966, 1967, 1968).

Year Año	Month Mes											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1964	253	262	295	329	323	239	270	306	342	293	245	270
1965	274	290	331	316	316	290	283	298	291	265	257	287
1966	287	296	324	345	254	246	275	278	344	324	296	298
1967	306	341	368	390	292	237	276	333	340	348	330	299
1964-67, $\bar{x}$	280	297	330	345	296	253	276	304	329	308	282	288

TABLE 4. Mean monthly rainfall at selected stations in the Canal Zone and Panama and estimated monthly rainfall for north-western watershed of the Panama Bight (in millimeters).

TABLE 4. Media mensual de la lluvia en estaciones seleccionadas en la Zona del Canal y en Panamá y la lluvia mensual estimada (en milímetros) para la vertiente del noroeste del Panamá Bight.

Station Estación	Month Mes												Annual Source Anual Origen	Period Periodo	Years Años	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12				
Tocumen	14	12	2	54	222	252	173	226	205	274	346	95	1,875	1	1957-65	8
Río Pedro Miguel	30	9	11	65	250	246	243	244	244	293	296	168	2,079	2	1918-59	42
Balboa Heights	29	16	15	69	204	206	188	196	199	275	263	126	1,786	2	1897-1966	68
Fernández	68	39	26	67	264	229	222	250	244	357	300	200	2,266	2	1942-59	18
La Campana	57	23	10	51	354	285	297	323	300	474	362	162	2,698	2	1947-59	13
El Valle	67	20	6	58	478	464	342	402	505	662	433	176	3,613	2	1933-59	10
Santa Clara	11	3	1	15	154	141	108	139	126	172	172	77	1,119	2	1939-60, 1965-66	24
El Harino	69	24	18	60	174	277	132	200	229	346	177	67	1,773	3	to 1965	9
Santa Fé	34	23	31	90	200	291	191	233	295	363	183	119	2,053	3	to 1965	6
San Francisco	15	23	25	99	253	379	296	333	359	517	286	96	2,681	3	to 1965	9
Calobre	4	31	32	122	255	311	301	325	338	488	369	102	2,678	3	to 1965	6
El Cortezo	15	8	8	28	206	338	192	205	316	595	385	85	2,381	1	1956-65	8
Divisá	16	7	4	31	218	201	124	209	193	359	207	49	1,618	1	1956-62, 1965	7
Chitré	12	0	0	2	90	117	115	64	147	283	158	26	1,014	4	1954-59	6
Las Tablas	1	0	0	11	77	182	98	145	126	287	148	44	1,119	3	to 1965	3
Macaracas	6	8	3	43	171	211	167	165	219	310	217	48	1,568	3	to 1965	7
Tonosi	26	2	4	46	224	237	225	223	231	411	344	122	2,095	2	1925-66	39
Taboga	12	5	3	37	349	378	137	352	466	415	333	54	2,541	5		13
Northwestern watershed $\bar{x}$	28	15	11	54	223	257	201	228	252	380	273	102	2,024			

1) Dirección de Estadística y Censo, República de Panamá. 2) Panama Canal Company. 3) Dirección de Estadística y Censo (1967). 4) Dirección de Estadística y Censo (1961). 5) Hydrographic Office (1948).

TABLE 5. Mean monthly rainfall at selected stations in the Panama Bight's eastern watershed, monthly runoff calculated by the method of Thornthwaite and Mather (1957), and estimated mean monthly rainfall and runoff for the watershed (in millimeters).

TABLA 5. Media mensual de lluvia en estaciones seleccionadas de la vertiente oriental del Panamá Bight, desagüe mensual calculados por el método de Thornthwaite y Mather (1957), y media estimada mensual de la lluvia y del desagüe de la vertiente (en milímetros).

Row Línea	Station Estación	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Annual Anual	Source Origen	Period Período	Years Años
A	Chepo, Pan.	25	7	9	52	251	241	226	250	265	273	360	123	2,181	1	1956-65	9
A'	Runoff	55	28	14	7	4	2	34	74	105	177	211	111	832	2		
B	Majé, Pan.	32	7	14	86	190	228	207	242	232	272	271	90	1,871	3	to 1965	6
B'	Runoff	34	17	8	4	2	1	0	42	73	111	134	67	493	2		
C	Boca del Cupe, Pan.	33	27	43	110	301	296	227	215	247	194	243	86	2,022	3	to 1965	3
C'	Runoff	26	13	7	4	2	59	71	76	97	84	106	53	598	2		
D	Mutis, Col.	225	138	178	391	398	488	412	615	399	409	497	426	4,666	4	1945-46, 1958-60, 1963-65	3
D'	Runoff	212	110	73	166	211	281	276	374	322	345	360	328	3,058	5		
E	Nuquí, Col.	260	160	220	395	400	450	400	460	375	460	380	410	4,370	6	1936-46, 1958-59	
E'	Runoff	265	117	97	189	219	266	262	291	268	298	278	279	2,762	7		
F	Istmina, Col.	750	615	705	775	748	757	777	716	614	635	710	688	8,490	8		8
F'	Runoff	572	527	540	584	590	601	613	589	531	510	538	541	6,736	9		
G	Andagoya, Col.	590	515	529	650	650	650	570	610	610	570	580	515	7,030	10	1914-25, 1932-52	33
G'	Runoff	433	411	395	451	477	492	458	462	467	449	448	413	5,356	5		
H	Buenaventura, Col.	412	310	272	563	615	536	530	520	677	732	669	547	6,283	11	1910-16, 1937-47, 1948	10
H'	Runoff	382	290	216	325	402	404	400	393	470	534	542	473	4,831	5		
I	Bajo Calima, Col.	380	390	350	520	670	590	595	600	515	680	630	550	6,380	6	1946-57, 1959	
I'	Runoff	349	263	239	312	418	430	440	459	427	486	492	454	4,769	12		
J	Dagua, Col.	174	140	262	502	690	376	277	231	446	607	608	(391)a	4,704	8		7
J'	Runoff	180	98	113	240	392	310	220	165	246	359	418	337	3,078	9		
K	Balboa, Col.	360	220	180	300	240	150	30	40	60	380	410	670	3,040	6	1955-59	
K'	Runoff	328	331	157	180	163	110	55	27	14	91	206	391	1,953	13		
L	Tumaco, Col.	423	294	236	361	432	346	200	149	159	155	117	154	3,016	11	1937-47, 1952-54	12
L'	Runoff	157	167	128	178	236	225	146	81	56	40	20	22	1,457	5		
M	Mongon, Col.	667	580	600	810	965	800	625	580	605	675	465	605	7,977	10	1935-51	7
M'	Runoff	494	478	474	578	706	690	591	520	499	522	430	452	6,434	14		
N	La Guayana, Col.	505	430	495	625	815	775	520	620	525	465	377	390	6,542	10	1934-39	
N'	Runoff	354	342	359	433	563	616	513	512	467	412	343	312	5,226	15		

TABLE 5, Continued

Row Línea	Station Estación	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Annual Annual	Source Origen	Period Período	Years Años
O	Limones-San Lorenzo, Ec.	243	228	249	238	220	237	187	56	72	74	39	84	1,927	16	1954-59, 1961-63	8
O'	Runoff	58	83	98	101	94	102	78	39	20	10	5	2	690	17		
P	Pasto, Col.	66	67	81	78	82	64	11	24	47	121	114	87	842	8		12
P'	Runoff	17	15	19	18	25	16	8	4	2	1	24	26	175	9		
Q	Esmeraldas, Ec.	91	135	128	123	60	74	44	46	20	15	14	29	789	16	1954-64	11
Q'	Runoff	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17		
R	Ipiales, Col.	77	55	69	96	105	57	41	47	78	90	123	78	916	8		10
R'	Runoff	25	14	14	29	40	25	12	6	10	22	43	31	271	9		
S	Quito, Ec.	122	140	154	177	140	56	19	22	87	136	99	104	1,256	8	1931-53	
S'	Runoff	49	67	80	99	90	45	22	11	6	20	30	36	555	9		
T	Santa Domingo de	514	469	468	502	287	142	76	73	89	87	54	159	2,911	16	1954-64	9
T'	los Colorados, Ec.	217	300	332	369	279	165	82	41	20	10	5	13	1,833	17		
U	Eastern watershed— Vertiente del este	297	242	261	368	413	366	299	306	306	361	338	309	3,866	$\bar{x}$ of A-T		
V	Eastern watershed, 0°35'N-9°09'N		274			472		410			488			4,281	18		
W'	Northeastern watershed— Vertiente del nordeste	245	187	170	227	272	285	277	292	301	335	353	306	3,250	$\bar{x}$ of A-J'		
X'	Southeastern watershed— Vertiente del sureste	170	170	166	198	220	199	151	124	109	113	111	128	1,859	$\bar{x}$ of K-T'		

(a) The value of 120 mm given in source 8 was judged to be erroneous; the value given here is the mean for November and January. Se juzgó erróneo el valor de 120 mm según origen 8; el valor usado aquí es el promedio mensual de noviembre y enero. 1) Dirección de Estadística y Censos, República de Panamá. 2) Calculated from PE at Madden Dam in C.W. Thornthwaite Associates (1964). Calculated según PE en la Represa Madden del estudio de C.W. Thornthwaite Associates (1964). 3) Dirección de Estadística y Censos (1967). 4) Instituto Geográfico "Agustín Codazzi." 5) Calculated from PE in 8. Calculado según PE en 8. 6) Instituto Geográfico "Agustín Codazzi" (1967, p. 66); monthly values were measured from hisograms and are estimated to be within 10 mm of correct values—los valores mensuales fueron medidos de histogramas y se estimó que están incluidos dentro de los 10 mm de los valores correctos. 7) Calculated from PE at Matís in 8. Calculado según PE en Matís en 8. 8) C. W. Thornthwaite Associates (1965). 9) Calculated from water surplus in 8. Calculado según el exceso de agua en 8. 10) From Figs. 1 or 2 in West (1957).—Según las Figs. 1 o 2 de West (1957). 11) U.S. Weather Bureau. 12) Calculated from PE at Dagua in 8. Calculado según PE en Dagua en 8. 13) Calculated from an assumed monthly air temperature of 26.0°C.—Calculado según una temperatura de aire mensual supuesta de 26.0°C. 14) Calculated from air temperature in Figs. 1 or 2 in West (1957).—Calculado según la temperatura del aire de las Figs. 1 o 2 de West (1957). 15) Dirección General de Meteorología (1959). Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología (1962-63). 16) Calculated from air temperature in 16.—Calculado según la temperatura del aire en 16. 18) From Maps 6-10 in West (1957).—Según los Mapas 6-10 de West (1957).

TABLE 6. Mean monthly runoff (in millimeters) at stations in the Canal Zone and Panama calculated from data presented in C. W. Thornthwaite Associates (1964).

TABLA 6. Media mensual del desagüe (en milímetros) de las estaciones en la Zona del Canal y Panamá calculada según los datos presentados por C. W. Thornthwaite Associates (1964).

Station Estación	1	2	3	4	5	Month Mes				9	10	11	12	Annual Anual
						6	7	8						
Balboa Heights, C.Z.	28	14	7	4	2	1	0	8	40	88	114	57	363	
Changuinola, Pan.	124	78	39	28	35	48	120	110	55	28	76	141	882	
Colón, C.Z.	116	58	29	14	7	100	173 ^a	200	189	221	324	232	1663	
El Hato del Volcan, Pan.	98	49	24	17	201	305	284	301	384	473	373	197	2706	
Madden Dam, C.Z.	62	31	16	8	4	45	106	133	141	192	213	125	1076	
National Institute of Agriculture, Pan.	21	10	5	3	2	1	0	0	0	59	85	42	228	
Puerto Armuelles, Pan.	56	28	14	7	4	2	1	49	102	267	226	113	869	
Mean runoff—Media del drenaje	72	38	19	12	36	72	98	114	130	190	201	130	1112	

a) The value of 894 mm for rainfall at Colón given by C. W. Thornthwaite Associates (1964) was judged to be erroneous since the Panama Canal Co. (1958) gives a mean value of 395 mm for many years of record at Cristobal C.Z., a short distance from Colón. It was assumed that 394 mm was the correct value for Colón and the water surplus and runoff were recalculated accordingly.—El valor de 894 mm correspondiente a la lluvia en Colón, dado por C. W. Thornthwaite Associates (1964), se juzgó erróneo ya que la Panama Canal Co. (1958), presenta un valor medio de 395 mm registrado por muchos años en Cristobal C.Z., a corta distancia de Colón. Se supuso que el valor correcto por Colón era de 394 mm, y de acuerdo se calculó nuevamente el exceso de agua y el desagüe.

TABLE 7. Mean monthly measured flow of eight Panamanian rivers in three drainage basins, 1956-57; and estimated mean monthly runoff from Panamanian drainage basins.

TABLA 7. Media mensual del flujo medido en ocho ríos panameños en tres cuencas de desagüe, 1956-57; y la media mensual de drenaje estimada según las cuencas panameñas de desagüe.

Row Línea	Drainage area Area de drenaje (km ²)	Units Unidades	Month Mes												Annual Anual	Source Origen
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		
A	1116	m ³ /sec	84	33	28	26	68	62	81	60	71	105	153	92		1
Lake basin rivers— Media del flujo medido, ríos de la cuenca del Gatun Lake																
B	1220	m ³ /sec	64 ^b	37	21	16	37	71	62	59	120	169	124	95		2
Santa María at San Francisco																
C	518	m ³ /sec	44	12	6	5	13	19	8	9	18	34	27	29		2
Measured flow, Río Grande at Río Grande																
D	2854	m ³ /sec	192	82	55	47	118	152	151	128	209	308	304	216		A+B+C
E	2854	10 ⁶ m ³	514	200	147	122	316	394	404	343	542	825	789	578		D × sec/mo
F		mm	180	70	52	43	111	138	142	120	190	289	276	202	1813	E ÷ 2854 km ²
G		%	9.9	3.9	2.9	2.4	6.1	7.6	7.8	6.6	10.5	15.9	15.2	11.2	100	
Percent of annual runoff—Porcentaje del drenaje anual																
H		mm	107	42	31	26	66	82	85	72	114	172	165	122	1084	G × 1084
Estimated runoff, basins—Estimativo del drenaje, cuencas																

a) Ríos Chagres, Pequeni, Boquerón, Ciento, Ciri and Trinidad, Republic of Panama. The values are the sum of the velocities of each river—Los valores son la suma de las velocidades de cada río. b) Data for 1956 were incomplete, so a value was estimated by averaging mean values during December 1955, January and February 1956.—Los datos para 1956 fueron fragmentarios, así que se estimó un valor promediando los valores medios durante diciembre 1955, enero y febrero 1956. 1) Panama Canal Company (1957-58). 2) Servicio Cooperativo Interamericano de Fomento Económico.

TABLE 8. The estimation of annual evaporation from lakes in the Isthmus of Panama from surface temperature, air temperature, relative humidity and wind velocity; and annual evaporation measured by pans.

TABLA 8. El estimativo de la evaporación anual de los lagos del Istmo de Panamá, según la temperatura superficial, la temperatura del aire, la humedad relativa y la velocidad del viento; y la evaporación anual medida por medio de vasijas.

Row Línea		Units Unidades	Annual Anual	Source Origen	Period Período	Years Años
A	Surface temperature, Gatun Lake & Madden Lake, t_s Temperatura superficial	(°C)	29.3	1	1956-60	5
B	Vapor pressure at lake surface, e_s Presión del vapor en la superficie del lago	(mb)	40.8			
C	Air temperature, Madden Dam, t_a Temperatura del aire	(°C)	26.2	1	1956-60	5
D	Saturation vapor pressure, e_s Presión del vapor de la saturación	(mb)	34.0			
E	Relative humidity, Balboa Heights, R Humedad relativa	(%)	83.3	2	1907-65	59
F	Wind velocity, Madden Dam, W_a Velocidad del viento	(m/sec)	2.01	1	1956-60	4
G	Percentage of winds > 6.5 m/sec Porcentaje de los vientos	(%)	13	Assumed		
H	Evaporation from lakes, E Evaporación de los lagos	(10 ⁻³ cm/hr)	9.3	Equation 5		
I	Estimated monthly evaporation from lakes Estimativo de la evaporación mensual de los lagos	(mm)	820	$H \times \text{hrs/yr}$		
J	Evaporation from pans at Gatun, Madden Dam, Pedro Miguel Evaporación de las vasijas	(mm)	1289	1	1956-60	5
K	Pan coefficient Coeficiente de la vasija		0.69	3		
L	Corrected evaporation from pans Evaporación corregida de las vasijas	(mm)	890	$J \times K$		

1) Panama Canal Company (1957-61). 2) Panama Canal Company. 3) Sellers (1965, Table 21).

PANAMA BIGHT

227

TABLE 9. The estimation of monthly evaporation from the Panama Bight from sea surface temperature, air temperature, relative humidity and wind velocity.

TABLA 9. El estimativo de la evaporación mensual del Panamá Bight según la temperatura superficial del mar, la temperatura del aire, la humedad relativa y la velocidad del viento.

Row Línea	Units Unidades	Month Mes												Mean Annual Media Anual	Source Origen	Period Período
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12			
A Sea surface temperature, t_w	(°C)	26.0	25.5	25.0	26.0	27.3	27.0	27.0	26.7	26.7	26.7	26.5	26.5	26.4	1	1941-63
B Vapor pressure at sea surface, e_w	(mb)	32.9	32.0	31.1	32.9	35.5	34.9	34.9	34.3	34.3	34.3	33.9	33.9			
C Air temperature, Panama Bight, t_a	(°C)	25.7	25.2	25.2	25.8	26.0	26.2	25.7	26.0	25.8	25.8	25.1	25.7		2	1855-1938
D Saturation vapor pressure, e_s	mb	33.0	32.1	32.1	33.2	33.6	34.0	33.0	33.6	33.2	33.2	31.9	33.0			
E Relative humidity, Balboa Heights, C.Z.	(%)	78.6	75.5	73.5	76.7	85.1	87.5	87.1	87.1	87.9	88.2	88.3	84.4		3	1907-65
F Relative humidity, Esmeraldas, Ec.	(%)	83.6	84.2	84.2	83.6	83.2	83.3	82.2	81.2	80.4	80.0	79.6	80.4		4	1954-66
G Relative humidity, Panama Bight, R	(%)	81.1	79.8	78.8	80.2	84.2	85.4	84.6	84.2	84.2	84.1	84.0	82.4	82.8	$\bar{x}$ of E, F	
H Wind velocity, 5°-10°N, 75°-80°W	(m/sec)	5.0	4.8	3.4	3.4	2.7	2.7	3.4	2.7	2.9	3.4	3.5	4.1		5	1881-1933
I Wind velocity, 0°-5°N, 75°-80°W	(m/sec)	3.9	3.7	2.9	3.5	3.9	4.8	4.6	4.3	4.1	4.3	4.6	4.3		5	1884-1933
J Wind velocity, Panama Bight	(m/sec)	4.4	4.2	3.2	3.4	3.3	3.8	4.0	3.5	3.5	3.8	4.0	4.2	4.1	$\bar{x}$ of H, I	
K Evaporation, Panama Bight, E	(10 ⁻³ cm/hr)	12.4	12.4	8.7	9.7	11.0	10.1	12.9	9.7	10.1	11.0	12.9	12.9		Equation 4	
L Evaporation, Panama Bight	(mm)	92	84	65	70	82	73	96	72	73	82	93	96	978	K × hr/mo	

1) Wyrski (1964a, Figs. 2-13). 2) Weather Bureau (1938). 3) Panama Canal Company. 4) Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología (1959, 1962-67). 5) Hydrographic Office (1948, pp. 67, 70).

TABLE 10. Estimated monthly evaporation from the Panama Bight, and estimated monthly runoff and Panama Canal discharge into the Panama Bight.

TABLA 10. Estimativo mensual de la evaporación en el Panamá Bight, y estimativo mensual del drenaje y desagüe del Canal de Panamá en el Panamá Bight.

Row Línea	Units Unidades	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Annual Anual	Source Origen
Panama Bight, 288,000 km ²															
A	Evaporation, E (mm)	92	84	65	70	82	73	96	72	73	82	93	96	978	Table 9
B	Evaporation (10 ⁹ m ³)	26.5	24.2	18.7	20.2	23.6	21.0	27.7	20.7	21.0	23.6	26.8	27.7	281.7	A × area
Northwestern watershed, Vertiente del noroeste, 13,300 km ²															
C	Runoff (mm)	107	42	31	26	66	82	85	72	114	172	165	122	1,084	Table 7
D	Runoff (10 ⁹ m ³)	1.42	0.56	0.41	0.35	0.88	1.09	1.13	0.96	1.52	2.29	2.19	1.62	14.42	C × area
Panama Canal															
E	Discharge (10 ⁹ m ³)	0.086	0.077	0.083	0.076	0.082	0.086	0.090	0.092	0.092	0.103	0.110	0.102	1.080	1
Northeastern watershed, Vertiente del nordeste, 59,000 km ²															
F	Runoff (mm)	245	187	170	227	272	285	277	292	301	335	353	306	3,250	Table 5
G	Runoff (10 ⁹ m ³)	14.5	11.0	10.0	13.4	16.1	16.8	16.3	17.2	17.8	19.8	20.8	18.1	191.8	F × area
Northern watershed, Vertiente del norte, 72,300 km ² + Panama Canal															
H	Runoff + discharge (10 ⁹ m ³)	16.0	11.6	10.5	13.8	17.1	18.0	17.5	18.2	19.4	22.2	23.1	19.8	207.3	D + E + G
Southeastern watershed, Vertiente del sureste, 78,000 km ²															
I	Runoff (mm)	170	170	166	198	220	199	151	124	109	113	111	128	1,859	Table 5
J	Runoff (10 ⁹ m ³)	13.3	13.3	12.9	15.4	17.1	15.5	11.8	9.7	8.5	8.8	8.7	10.0	145.0	I × area
All watersheds, Todos los vertientes, 150,300 km ² + Panama Canal															
K	Runoff + discharge (10 ⁹ m ³)	29.3	24.9	23.4	29.2	34.2	33.5	29.3	27.9	27.9	31.0	31.8	29.8	352.3	H + J

1) Panama Canal Company

TABLE 11. Rainfall and northerly winds at Balboa Heights, C.Z., 1951-1968. Data supplied by Panama Canal Company.
 TABLA 11. Pluviosidad y vientos del norte en Balboa Heights, C.Z., 1951-1968. Datos suministrados por la Panama Canal Company.

Year Año	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Annual Anual
Rainfall (millimeters)—Pluviosidad (milímetros)													
1951	36	40	9	124	209	99	126	74	233	333	218	102	1603
1952	10	3	3	15	583	185	216	129	216	376	276	102	2134
1953	68	63	39	8	224	190	135	171	180	357	169	132	1722
1954	15	22	15	85	220	327	210	216	220	360	246	132	2132
1955	110	62	10	30	169	212	256	287	210	164	400	253	2139
1956	27	31	10	57	275	227	332	202	127	241	258	214	2114
1957	11	7	7	47	233	145	275	256	144	245	230	15	1560
1958	20	4	7	76	266	140	160	245	249	253	231	70	1904
1959	27	0	7	137	234	116	142	194	147	470	303	215	1785
1960	114	22	14	173	185	186	142	163	153	146	283	215	1881
1961	17	19	5	53	128	272	215	150	183	269	216	210	1747
1962	15	1	4	11	141	229	145	163	137	242	240	250	1645
1963	49	97	3	153	127	167	137	174	131	194	246	20	1614
1964	7	12	7	166	171	154	137	244	176	268	205	50	1712
1965	34	2	0	7	234	155	192	197	231	307	436	103	1848
1966	61	7	3	81	240	353	280	60	279	590	232	120	2448
1967	5	7	44	151	132	166	206	308	320	189	301	220	2053
1968	7	44	20	14	174	197	265	204	119	248	201	74	1560
Northerly winds: NW, N, NE (Total miles)—Vientos del norte: NW, N, NE (Total de millas)													
1951	4259	4852	6088	4824	3058	3069	2827	3544	1736	2763	3029	4326	
1952	6201	5889	6262	5404	2266	2146	3656	3392	1658	2230	2796	3127	
1953	5054	5802	7764	4724	1726	1971	2114	3372	1767	1794	3452	2890	
1954	4366	4984	6441	4907	2011	1481	2467	2673	1411	337	1901	3980	
1955	4949	5240	6470	4919	3853	1593	1910	1915	899	681	1967	2984	
1956	4949	5143	6810	5115	3147	2280	3490	3055	2023	1376	2910	3306	
1957	5853	6386	4818	5786	3402	2699	3243	3870	2430	1739	2753	4879	
1958	5231	5889	5564	5542	1865	1275	3119	2948	1924	1426	2443	3636	
1959	6068	6498	7378	5222	3699	1624	3654	3079	3022	1058	2532	4252	
1960	4225	3737	5611	3739	1444	1435	1586	1760	1747	1862	1962	3101	
1961	5230	5504	5854	4592	3780	2493	2067	2995	1859	1432	1741	2902	
1962	4827	5383	4930	4620	3364	1369	2955	2120	1230	1430	2832	3958	
1963	4847	3793	6109	2493	3122	2318	2479	3334	2004	1471	1957	4525	
1964	6112	5726	6622	4047	3259	1136	1683	1998	1708	843	2350	3222	
1965	4471	5423	7606	5750	3354	3369	3728	3738	2170	2175	2818	3633	
1966	5448	5609	6697	3900	1966	965	2631	2927	1842	1654	3891	3668	
1967	5270	5657	5832	3610	3883	2162	3660	2958	1543	1770	2786	3037	
1968	5703	4622	6173	4163	1670	1189	3596	3352	1671	1779	2379	3856	
1951-67, $\bar{x}$	5182	5371	6280	4647	2849	1961	2798	2954	1714	1496	2589	3610	

T = trace quantities only—Indicios de lluvia únicamente.

TABLE 12. Sea level (hourly mean) and sea-surface temperature (bi-hourly mean) at Balboa, C.Z., 1951-1968. Data supplied by the Panama Canal Company.

TABLA 12. Nivel del mar (media por hora) y temperatura de la superficie del mar (media de 2 horas) en Balboa, C.Z., 1951-1968. Los datos suministrados por la Panama Canal Company.

Year—Año	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Month—Mes												
Sea level (feet-12)—Nivel del mar (pies-12)												
1951	0.465	0.556	0.612	0.685	1.389	1.447	1.074	1.176	1.243	1.269	1.239	1.098
1952	0.532	0.172	0.242	0.282	0.908	1.096	1.093	1.073	1.191	1.106	1.210	1.161
1953	0.793	0.765	0.477	0.671	1.139	1.305	1.212	1.179	1.188	1.188	1.158	1.181
1954	0.693	0.692	0.340	0.537	1.008	1.185	1.088	1.031	1.129	1.210	1.215	1.019
1955	0.728	0.659	0.473	0.644	0.899	1.063	1.029	1.134	1.230	1.370	1.141	1.071
1956	0.492	0.718	0.401	0.749	1.121	1.270	1.106	1.028	1.150	1.241	1.037	0.998
1957	0.724	0.568	0.626	0.805	1.292	1.435	1.363	1.211	1.269	1.391	1.647	1.440
1958	1.157	0.823	0.683	0.624	1.141	1.498	1.366	1.160	1.251	1.439	1.282	1.194
1959	0.988	0.569	0.450	0.696	0.815	1.131	1.065	1.090	1.118	1.387	1.262	1.030
1960	0.951	0.759	0.319	0.643	1.115	1.294	1.242	1.331	1.262	1.391	1.206	1.201
1961	0.700	0.149	0.283	0.427	0.975	1.068	1.135	1.124	1.085	1.151	1.181	1.087
1962	0.741	0.017	0.186	0.744	0.990	1.377	1.258	1.175	1.294	1.265	1.221	1.010
1963	0.668	0.908	0.523	0.869	1.534	1.318	1.276	1.261	1.228	1.183	1.086	1.261
1964	0.768	0.490	0.341	0.372	1.012	0.939	1.217	1.217	1.077	1.085	1.106	0.997
1965	0.317	0.562	0.538	0.538	0.945	1.052	1.263	1.213	1.217	1.341	1.361	1.441
1966	0.967	0.612	0.195	0.751	1.069	1.409	1.456	1.303	1.429	1.463	1.208	1.185
1967	0.992	0.562	0.193	0.593	0.807	1.224	1.106	1.099	1.191	1.210	1.206	1.133
1968	0.744	0.344	0.236	0.554	0.912	1.186	1.268	1.110	1.199	1.333	1.375	1.218
1951-67, $\bar{x}$	0.775	0.546	0.380	0.625	1.068	1.223	1.188	1.165	1.190	1.273	1.224	1.147
Sea-surface temperature—Temperatura de la superficie del mar												
1951	77.5	77.4	74.4	78.4	82.3	83.1	83.1	83.6	84.2	82.9	82.4	81.5
1952	78.5	73.6	74.1	76.9	83.2	82.0	82.2	82.4	82.6	81.0	81.6	81.0
1953	80.4	78.2	72.6	78.1	82.8	82.9	83.4	83.3	82.8	82.1	80.8	81.5
1954	80.9	78.5	71.2	78.6	82.1	82.4	79.7	81.0	82.2	81.7	80.8	81.5
1955	79.0	78.6	72.9	77.3	81.3	82.7	82.5	81.8	82.2	81.4	80.4	80.0
1956	75.8	79.6	74.6	76.4	82.1	82.4	81.5	81.9	83.0	82.0	80.4	80.9
1957	73.7	73.7	70.3	77.1	81.4	84.5	84.6	83.2	83.7	83.2	82.1	81.2
1958	79.4	77.9	76.3	77.1	83.2	83.6	82.0	82.0	82.8	82.4	81.3	81.0
1959	78.4	75.0	73.2	76.8	80.4	82.7	82.0	81.7	81.2	81.4	80.7	80.2
1960	77.9	77.9	74.1	79.8	84.3	84.3	83.3	83.9	83.7	82.6	81.4	79.6
1961	78.8	78.7	73.8	79.5	81.8	82.3	82.2	82.9	82.2	81.8	81.8	81.8
1962	81.1	78.3	75.7	79.5	82.5	83.4	82.7	82.9	84.4	83.3	82.9	82.8
1963	81.1	81.2	76.0	79.9	81.5	83.3	83.3	83.1	83.3	83.8	82.9	83.8
1964	81.2	75.8	71.3	76.9	83.7	82.2	82.4	82.2	82.4	82.8	81.2	81.7
1965	80.0	80.3	72.7	73.3	80.5	82.6	83.0	82.0	83.3	83.3	81.5	81.7
1966	80.5	79.2	73.2	79.0	82.5	83.3	82.8	82.6	82.8	81.7	80.7	80.9
1967	77.4	77.4	72.0	76.1	82.2	81.4	81.0	81.3	82.6	81.7	80.4	80.0
1968	77.7	75.9	73.2	75.4	81.2	82.6	81.5	81.7	82.7	83.0	82.6	82.6
1951-67, $\bar{x}$	79.4	76.8	74.6	78.0	82.1	82.9	82.5	82.4	82.9	82.4	81.4	81.1

TABLE 13. Mean monthly surface salinity (in parts per thousand) at Naos Island, C.Z. (8°55'N, 79°32'W) and at Buenaventura and Tumaco, Col., 1951-67. From Coast and Geodetic Survey (1962) and data supplied by ESSA.

Year Año	Month Mes												$\bar{X}$
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		
Naos Island, C.Z.													
1951	31.1	32.7	34.8	34.8	32.9	32.0	29.8	31.2	29.0	29.5	29.0	29.9	31.4
1952	32.3	34.2	34.8	34.4	32.9	31.0	30.6	30.7	27.8	28.2	27.1	28.9	31.1
1953	30.7	32.3	34.5	34.5	31.9	31.0	30.7	31.0	27.8	28.2	27.1	28.9	31.1
1954	31.2	34.5	33.6	33.6	31.9	31.0	30.7	31.0	28.4	27.8	27.1	28.4	30.8
1955	31.1	32.0	34.5	34.4	33.6	32.0	29.5	29.8	27.2	26.0	27.4	29.0	30.1
1956	31.6	32.0	34.5	34.0	33.6	32.0	29.5	28.1	26.0	24.6	24.8	27.2	29.7
1957	31.1	33.5	33.7	34.4	33.2	32.7	31.5	31.5	29.5	27.6	27.8	28.6	30.6
1958	32.8	33.3	33.7	34.8	33.2	32.7	31.5	31.5	31.0	29.7	29.4	30.7	32.0
1959	31.9	33.8	34.8	34.4	33.7	32.6	31.4	31.4	28.4	27.7	27.5	29.1	30.8
1960	29.8	32.1	34.5	34.4	33.7	32.6	31.4	31.4	28.2	26.5	26.9	29.9	31.4
1961	31.8	34.8	34.5	34.1	31.6	28.5	29.1	28.5	28.1	27.8	26.9	27.6	30.9
1962	31.2	34.6	35.1	35.8	34.0	28.1	28.2	29.4	28.2	28.2	24.3	28.1	30.2
1963	32.0	32.4	34.1	33.8	33.3	30.6	29.2	29.2	26.8	26.8	26.0	29.0	30.6
1964	31.2	34.5	33.8	33.8	33.3	27.3	28.5	28.5	27.1	27.1	27.1	29.3	30.2
1965	31.6	32.3	34.2	35.1	33.1	32.9	32.3	32.0	28.8	28.0	29.2	29.3	31.7
1966	31.9	33.8	35.2	35.1	31.9	28.1	28.9	28.6	28.1	26.5	28.4	28.5	30.2
1967	30.1	31.2	34.5	34.0	33.7	30.9	—	30.4	28.8	27.3	28.0	27.8	30.6
1951-67, $\bar{X}$	31.4	33.2	34.5	34.3	33.0	30.2	29.9	30.0	28.5	27.4	27.4	28.8	
Buenaventura, Colombia													
1953	15.2	16.0	18.4	16.9	14.1	15.3	15.6	15.2	13.2	10.5	9.4	10.6	13.2
1954	12.6	14.5	18.3	16.0	13.7	12.7	12.9	13.6	11.5	12.3	9.8	11.4	13.5
1955	12.8	14.5	18.3	16.0	13.7	12.7	12.9	13.6	11.5	12.3	9.8	11.4	13.5
1956	14.1	15.3	—	13.2	13.2	14.1	15.3	14.8	12.7	11.2	8.9	9.4	13.1
1957	13.7	19.6	22.4	20.1	18.0	16.7	16.0	16.2	14.2	13.1	11.8	10.8	16.2
1958	15.7	18.2	19.1	18.0	15.0	15.0	15.0	14.9	12.3	12.4	9.6	9.9	14.6
1959	14.0	18.4	18.4	17.1	15.0	12.7	13.7	13.7	13.5	10.3	11.5	11.8	14.2
1960	11.8	13.7	16.0	15.7	12.4	13.1	11.9	11.6	11.8	10.2	9.7	10.2	12.3
1961	16.0	19.0	19.3	17.9	16.2	13.6	13.9	12.6	10.5	10.8	9.8	10.5	14.2
1962	13.6	16.7	16.3	16.6	14.2	12.4	14.4	13.1	11.9	9.0	10.5	11.2	13.3
1963	14.0	17.5	18.3	15.2	13.9	13.7	12.3	12.9	12.8	10.2	11.4	12.0	13.8
1964	15.3	15.7	17.9	16.7	11.9	12.9	12.6	11.5	13.6	12.4	12.3	11.9	13.6
1965	15.3	17.7	19.6	18.8	19.0	11.5	11.2	16.5	12.0	13.5	12.0	14.8	16.3
1966	16.6	17.0	18.8	19.2	14.4	11.5	11.2	12.9	11.9	12.4	10.7	11.6	14.0
1967	15.2	16.3	—	—	—	13.9	16.3	15.0	12.6	12.0	10.8	11.4	13.7
1953-67, $\bar{X}$	14.4	16.8	18.6	17.3	14.7	13.6	14.3	13.8	12.5	11.3	10.5	11.3	
Tumaco, Colombia													
1952	30.7	30.6	32.0	29.7	29.9	29.9	30.8	31.0	30.7	29.8	29.4	30.6	30.4
1953	30.1	28.5	30.2	30.4	29.7	29.0	29.7	31.5	30.7	28.1	28.2	28.9	29.3
1954	29.0	28.0	31.4	30.1	29.4	29.9	30.4	31.2	30.7	30.1	29.3	29.5	29.8
1955	28.9	28.9	30.2	31.0	30.3	28.8	29.0	30.4	29.7	29.1	29.8	29.7	29.7
1956	30.7	29.1	29.4	31.2	30.4	29.4	30.2	30.8	29.3	28.9	29.9	30.1	30.0
1957	29.0	28.9	31.2	29.4	31.5	30.7	31.0	31.2	31.0	30.6	30.6	30.2	30.4
1958	—	—	—	29.9	30.2	30.7	31.6	29.8	30.7	29.8	30.6	30.8	30.4
1959	30.1	29.3	29.8	30.4	30.7	30.8	31.2	31.6	31.1	30.7	30.4	29.1	30.4
1960	28.8	29.7	29.7	30.7	30.7	30.6	31.1	—	29.9	30.7	29.4	28.8	29.1
1961	29.3	31.0	32.0	30.3	30.3	30.1	30.3	31.5	31.2	29.4	29.1	29.4	29.7
1962	27.8	28.9	30.2	29.5	29.3	29.8	31.2	31.0	30.7	29.3	29.3	29.4	29.9
1963	29.3	29.3	29.3	30.1	29.9	29.7	30.7	31.0	29.7	29.3	29.4	29.3	29.4
1964	28.4	29.7	28.8	28.9	29.9	29.7	29.9	30.7	29.7	29.3	28.4	27.6	29.4
1965	29.3	28.4	28.6	29.1	30.3	30.6	30.2	31.4	30.8	29.3	27.6	27.7	29.4
1966	26.8	28.9	28.9	30.7	28.1	29.4	30.2	30.8	28.5	28.5	28.4	28.5	29.2
1967	27.1	27.7	28.9	31.9	28.9	29.4	30.3	31.2	30.7	29.8	31.2	29.1	29.7
1952-67, $\bar{X}$	29.0	29.1	30.0	30.2	29.7	29.9	30.5	31.0	30.5	29.7	29.3	29.4	

TABLE 14. Mean monthly sea level (feet—8) at Buenaventura and Tumaco Col., 1951-65. Data supplied by ESSA. Parentheses indicate averages based on incomplete data.

TABLA 14. Media mensual del nivel del mar (pies—8) en Buenaventura y Tumaco, Col., 1951-65. Los datos fueron suministrados por la ESSA. Los valores en parentesis son basados en datos incompletos.

Year Año	Month Mes											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Buenaventura, Colombia												
1951	(0.65)	0.80	0.48	0.81	(1.39)	1.36	1.02	(1.10)	(1.13)	1.10	1.16	(1.08)
1952				0.36	0.76		1.15	1.08	1.09	1.27	1.18	1.23
1953	0.87	0.81				1.04				1.01	1.04	0.95
1954	0.93	0.28	0.51	0.54	1.06			1.00	0.93	0.98	1.01	0.98
1955	0.76	0.78	0.37	0.92	1.31	0.96	(0.91)	1.04	1.12	0.66	0.85	1.00
1956					1.14	1.17	1.06	1.04	1.16	1.17	1.49	1.39
1957	(0.85)	0.66	0.66	0.98	1.30	1.43	1.38	1.18	1.23	1.09	1.13	1.13
1958	1.23	0.80	0.72	0.76	1.03	1.06	1.19	1.11	1.23	1.13	1.13	1.15
1959	1.25	0.78	0.67	0.81	0.94	1.02	1.04	1.08	1.13	1.18	1.28	1.08
1960	1.01	0.88	0.54	0.71	1.15	1.18	1.15	1.11	1.04	0.99	1.12	1.05
1961	0.92	0.28	0.50	0.66	0.97	1.09	1.04	1.11	1.03	1.02	0.91	1.06
1962	0.94	0.39	0.25	0.76	1.12	1.13	1.23	1.16	1.28	1.19	1.27	1.30
1963	0.97	0.97	0.75	0.84	1.09	1.26	1.20	1.27	1.26	1.17	1.13	0.98
1964	0.95	0.62	0.60	0.56	0.89	0.95	1.10	1.12	1.05	1.00	0.97	1.41
1965	0.85	0.99	0.84	0.61	0.98	1.19	1.25	1.32	1.38	(1.20)	1.35	1.13
1951-65, $\bar{x}$	0.94	0.70	0.57	0.72	1.03	1.14	1.13	1.13	1.14	1.07	1.14	1.13
Tumaco, Colombia												
1953	2.04	2.19	2.05	2.04	2.30	2.39	2.32	2.17	2.18	2.36	2.24	2.13
1954	2.02	1.61	1.68	1.87	2.09	2.19	2.12	2.03	2.02	1.99	2.12	2.07
1955	2.02	2.03	1.65	2.01	2.08	2.18	2.08	2.09	2.03	1.95	1.96	1.93
1956	1.78	2.02	1.81	2.07	2.18	2.24	2.14	2.60	2.09	2.03	1.99	1.94
1957	1.99	1.98	1.97	2.26	2.46	2.54	2.43	2.27	2.23	2.25	2.55	2.50
1958	(2.38)	(2.01)	1.93	2.03	2.22	2.25	2.34	2.27	2.24	2.26	2.20	2.25
1959	2.40	2.11	1.99	2.09	2.15	2.21	2.18	2.20	2.20	2.26	2.29	2.30
1960	2.16	2.07	1.82	1.93	2.23	2.30	2.20	2.18	2.13	2.11	2.21	2.19
1961	2.11	1.72	1.84	1.99	2.20	2.24	2.20	(2.23)	(2.09)	2.08	2.16	2.22
1962	2.12	1.64	1.54	2.02	2.15	2.29	2.23	2.11	2.26	2.07	2.10	1.88
1963	2.30	2.32	2.10	2.00	2.22	2.33	2.32	2.30	2.28	2.35	2.40	2.44
1964	2.11	(1.94)	1.88	1.66	2.14	1.91	2.09	2.06	1.96	2.02	1.99	1.96
1965	2.00	2.22	2.15	(1.90)	(2.20)	(2.27)	(2.34)	2.29	2.36	2.28	2.39	2.48
1953-65, $\bar{x}$	2.11	1.99	1.88	1.99	2.20	2.26	2.23	2.17	2.16	2.15	2.20	2.18

TABLE 15. Mean surface temperatures and median surface chlorophyll *a* concentrations by 3-hour intervals for all ACENTO cruises combined.

TABLA 15. Temperaturas medias superficiales y concentraciones medias superficiales de clorofila *a* por intervalos de 3 horas, correspondientes a todos los cruceros combinados de ACENTO.

Local Time Hora Local	Surface Temperature Temperatura de la Superficie		Surface Chlorophyll <i>a</i> Clorofila <i>a</i> de la Superficie	
	N	$\bar{x}$ (°C)	N	md (mg/m ³)
0000-0259	62	27.47	59	0.150
0100-0359	54	27.34	51	0.150
0200-0459	54	27.16	52	0.170
0300-0559	58	27.09	55	0.180
0400-0659	66	27.14	64	0.170
0500-0759	64	27.18	60	0.170
0600-0859	58	27.20	58	0.175
0700-0959	53	27.22	55	0.200
0800-1059	61	27.39	64	0.210
0900-1159	69	27.49	70	0.200
1000-1259	74	27.64	75	0.200
1100-1359	72	27.73	73	0.200
1200-1459	65	27.82	64	0.215
1300-1559	65	27.79	60	0.225
1400-1659	62	27.79	56	0.185
1500-1759	60	27.70	55	0.180
1600-1859	51	27.65	49	0.160
1700-1959	58	27.50	56	0.160
1800-2059	60	27.51	55	0.150
1900-2159	69	27.48	64	0.150
2000-2259	59	27.45	55	0.140
2100-2359	57	27.39	57	0.140
2200-0059	57	27.40	55	0.150
2300-0159	59	27.44	57	0.150

TABLE 16. The times of maxima and minima in the diel variation of chlorophyll *a* concentration in surface waters, from various sources.TABLA 16. Las horas en que ocurren los máximos y mínimos de la variación diurna de la concentración *a* de la clorofila en las aguas superficiales, según varios orígenes.

Source Origen	Region Región	Time of maximum Hora del máximo	Time of minimum Hora del mínimo	Mean ratio maximum: minimum Razón Media máximo: mínimo
Odum (1957, Figs. 29, 30, 36)	Silver Springs, Florida	1200-1300	0900, 1900-2000	~2.0
Yentsch and Ryther (1957)	Woods Hole Harbor, Mass.	0800	1600	3.0
Shimada (1958)	Clarion Island	0600-1000	1800	1.9
Holmes and Haxo (1958)	7°52'N, 91°19'W	"fairly constant"		~1.0
Yentsch and Scagel (1958)	East Sound, Wash.	0000	1200	3.4
Anonymous (1960)	12°30'N, 97°34'W	Not well defined	2200	≥2.0
Ryther, Menzel and Vaccaro (1961)	Sargasso Sea	1600	Not well defined	3.3
Lorenzen (1963, Table 1, Figs. 2-6)	Senix Creek, Long Island, N.Y.	1030-1430	2030-0400	3.9
McAllister (1963, Fig. 3)	Ocean Station "P," 50°N, 145°W	1000, 2200	Not well defined	1.4
El-Sayed and Mandelli (1965, Fig. 5)	Weddell Sea	0700-0900, 2100	1200-1700, 0200	2.3
Wood and Corcoran (1966)	Benguela and Guinea Currents	Variable	Variable	2.4
Angot and Gérard (1966), Angot (1967)	Nosy Bé, Madagascar	1000	0200-0600	2.2
Glooschenko (<i>unpublished</i>)	Off coast of Oregon	1900-0300, None	0700-1700, None	3.4
Sournia (1968)	Tuléar, Madagascar	1500-2100	Not well defined	2.5
Table 15	Panama Bight	0800-1500	1900-0300	1.5

TABLE 17. Phytoplankton pigments and $\text{NH}_3\text{-N}$ in the water column to a depth of 150 m and zooplankton concentration during ACENTO 4.TABLA 17. Pigmentos de fitoplancton y $\text{NH}_3\text{-N}$ en la columna de agua hasta una profundidad de 150 m y concentración de zooplancton durante ACENTO 4.

Station Estación	Chloro- phyll <i>a</i> Cloro- fila <i>a</i>	Phaeo- pigments Faeo- pigmentos	$\text{NH}_3\text{-N}$ $\text{NH}_3\text{-N}$	Zoo- plankton Zoo- plankton
	(mg/m ²)	(mg/m ²)	(mg-at/m ²)	(ml/10 ³ m ³)
1	17	23	67	
2	17	25	83	410
3	21	27	102	
4	25	45	89	580
5	18	26	64	760
6	18	21	60	670
7		17	66	1000
8	18	15	39	260
9	17	21	41	180
10	13	14	31	180
11	15	13	50	340
12	23	12	19	140
13	23	17	56	260
14	22	15	29	150
15	24	18	25	120
16	21	12	28	120
18	26	15	77	95
19	23	11	53	100
20	18	23	52	100
21	18	19	54	78
22	22	22	34	120
23	14	15	26	76
24	17	18	23	180
25	23	23	32	390
26	18	21	35	200
27	27	22	23	120
28	21	17	15	190
29	21	17	23	140
30	17	18	14	170
31	18	10	33	120
34	19	16	19	85
35	20	13	33	160
36	26	22	33	190
37	19	18	21	160
38	27	14	36	210
39	19	15	29	480
40	20	15	32	230
41	18	15	36	280
42	18	11	23	220
43	25	15	31	170
46	16	19	26	210
47	15	16	67	190
48	20	22	44	200
49	41	22	29	570
51	35	18	33	390

TABLE 18. Concentrations of dissolved oxygen and of three micronutrients at the maximum depth of sampling (Z) and estimates of the distance of Z above the bottom of (ΔZ) at four stations in the Gulf of Panama during the ACENTO cruises.

TABLA 18. Concentraciones de oxígeno disuelto y de tres micronutrientes en la profundidad máxima de muestreo (Z) y estimaciones de la distancia de Z encima del fondo (ΔZ) en cuatro estaciones en el Golfo de Panamá durante los cruceros ACENTO.

Cruise	STA. ^a	Z	Z _b ^b	ΔZ	O ₂	PO ₄ -P	NO ₃ -N	SiO ₄ -S
		(m)			(ml/L)	($\mu\text{g-at/L}$)		
ACENTO 1	38	55	76	21	0.68	2.22	20.6	29.4
	37	60	111	51	1.86	1.55	17.4	16.3
	36	52	609	557	3.42	1.05	10.8	6.0
	35	58	220	162	3.15	1.09	14.0	6.0
ACENTO 2	38	62	68	6	1.49	1.88	17.4	30.9
	37	60	109	49	1.89	1.54	18.7	17.0
	36	55	609	554	2.04	1.54	19.7	13.1
	35	64	183	119	2.24	1.35	15.5	10.2
ACENTO 3	38	69	75	6	0.81	2.06	24.1	24.8
	37	70	124	54	1.52	1.68	20.4	17.9
	36	68	1190	1122	1.40	1.72	22.6	15.8
	35	68	220	152	1.34	1.81	21.4	21.6
ACENTO 4	54	48	75	27	1.57	1.77	21.8	14.4
	53 ^c							
	52 ^c							
	51	45	183	138	1.46	1.55	16.6	10.1

a) Listed from north to south. ACENTO 4 Stations 51-54 correspond in position to ACENTO 1-3 Stations 35-38.

Registradas del norte al sur. Las estaciones 51-54 de ACENTO 4 corresponden a las posiciones de las estaciones 35-38 de ACENTO 1-3.

b) The depth to the bottom (Z_b) was obtained from bathythermograph traces for Z_b ≤ 125 m and estimated from H.O. Chart 1019 for Z_b > 125 m.

La profundidad hasta el fondo (Z_b) de trazos batitermográficos para Z_b ≤ 125 m y estimadas del Mapa No. 1019 de H.O. para Z_b > 125 m.

c) No data at these stations.

No hay datos para estas estaciones.

TABLE 19. Mean concentrations and ranges of dissolved oxygen and $\text{PO}_4\text{-P}$ at the maximum depth of sampling (Z) and estimates of the distance of Z above the bottom (ΔZ) at the fixed station ($8^\circ 45'\text{N}$, $79^\circ 23'\text{W}$) in the Gulf of Panama; from Forsbergh (1963, Appendix B).

TABLA 19. Concentraciones medias y fluctuaciones del oxígeno disuelto y de $\text{PO}_4\text{-P}$ a una profundidad máxima de muestreo (Z) y estimativos de la distancia de Z por encima del fondo (ΔZ) en una estación fija ($8^\circ 45'\text{N}$, $79^\circ 23'\text{W}$) en el Golfo de Panamá; según Forsbergh (1963, Apéndice B).

Period	Z	Z_b^a	ΔZ^b		O_2	$\text{PO}_4\text{-P}$
		(m)			(ml/L)	($\mu\text{g-at/L}$)
January-April 1956	38-40	42	2-4	$\bar{x}$	1.61	2.34
				ω	0.41-4.09	1.25-3.88
				N	9	9
May-December 1956	35-40	42	2-7	$\bar{x}$	2.35	2.01
				ω	1.27-3.64	1.05-4.00
				N	15	15
January-April 1957	30-38	42	4-12	$\bar{x}$	1.26	3.00
				ω	0.46-2.14	2.34-3.99
				N	9	7
May-December 1957	37	42	5	$\bar{x}$	2.90	1.88
				ω	1.57-4.36	0.65-3.59
				N	17	16
January-April 1958	37	42	5	$\bar{x}$	2.17	2.12
				ω	0.31-3.90	0.94-2.70
				N	8	8
May-December 1958	37	42	5	$\bar{x}$	2.29	1.39
				ω	0.31-3.55	0.71-2.56
				N	16	12

a) The depth to the bottom (Z_b), from Smayda (1966), is not precise owing to the slight variations in position at different stations.

La profundidad hasta el fondo (Z_b), según Smayda (1966), no es precisa debido a las ligeras variaciones en posición en las diferentes estaciones.

b) ΔZ ($Z_b - Z$) is very approximate owing to fluctuations in sea level.

ΔZ ($Z_b - Z$) es muy aproximada debida a las fluctuaciones del nivel del mar.

TABLE 20. Mean values, for each ACENTO cruise, of some properties at standard depths (Z_s) in the ACENTO area^a, from stations with sampling depths ≥ 100 m (ACENTO 1, 28 stations; ACENTO 2-4, 32 stations).

TABLA 20. Valores medios, para cada crucero ACENTO, de algunas propiedades en profundidades standard (Z_s) en el área de ACENTO^a, de estaciones con profundidades de muestreo ≥ 100 m (ACENTO 1, 28 estaciones; ACENTO 2-4, 32 estaciones).

		0	10	20	Z _s (m)			50	75	100	150	200
Temperature — Temperatura (°C)												
ACENTO	1	28.24	27.99	26.98	25.37	21.46	18.36	16.42	14.31	13.43		
	2	27.44	27.33	27.23	26.52	22.11	17.90	16.35	14.63	13.56		
	3	27.09	27.17	26.97	26.31	22.82	16.80	15.65	14.42	13.66		
	4	27.48	26.07	23.28	20.81	17.53	16.07	15.16	13.88	12.96		
Salinity — Salinidad (‰)												
ACENTO	1	32.02	32.71	33.35	34.01	34.63	34.82	34.88	34.92	34.90		
	2	30.90	31.54	32.19	32.72	34.37	34.86	34.92	34.94	34.92		
	3	29.67	30.06	30.66	31.82	33.60	34.89	34.94	34.94	34.92		
	4	31.76	32.71	33.58	34.27	34.87	34.94	34.94	34.92	34.88		
Potential density anomaly — Anomalia de densidad potencial—σ _t (g/L)												
ACENTO	1	20.10	20.70	21.50	22.49	24.08	25.08	25.57	26.07	26.25		
	2	19.52	20.04	20.55	21.18	23.69	25.20	25.62	26.02	26.23		
	3	18.70	18.96	19.42	20.56	22.88	25.49	25.81	26.07	26.23		
	4	20.37	21.15	22.63	23.87	25.31	25.71	25.95	26.16	26.33		
Dissolved carbon dioxide — Bióxido de carbono disuelto (mg/m ³)												
ACENTO	3	21.1	21.4	22.0	22.6	24.5	26.4	26.6	26.9	27.3		
	4	22.8	23.4	24.5	25.4	26.6	26.8	27.1	27.2	27.3		
Dissolved oxygen — Oxígeno disuelto (ml/L)												
ACENTO	1 ^b	4.29	4.28	4.35	4.11	3.18	2.22	1.62	0.84	0.57		
	2	4.81	4.75	4.77	4.60	3.35	2.07	1.64	1.04	0.64		
	3	4.74	4.76	4.72	4.56	3.41	1.70	1.48	1.08	0.77		
	4	4.83	4.72	4.06	3.19	1.98	1.63	1.31	0.88	0.56		
PO ₄ -P (μg-at/L)												
ACENTO	1	0.18	0.16	0.28	0.46	0.94	1.33	1.54	1.82	1.94		
	2	0.20	0.17	0.20	0.30	0.94	1.49	1.65	1.88	2.04		
	3	0.16	0.16	0.19	0.31	0.87	1.66	1.75	1.90	2.04		
	4	0.16	0.30	0.64	1.02	1.51	1.65	1.78	1.95	2.11		
NO ₃ -N (μg-at/L)												
ACENTO	1	0.60	0.21	1.0	3.4	10.6	16.8	20.7	24.8	26.2		
	2	0.56	0.15	0.13	1.2	10.8	18.5	20.7	24.7	26.8		
	3	0.30	0.13	0.13	1.5	8.9	21.2	22.6	24.9	26.8		
	4	0.38	1.6	5.7	10.7	17.7	20.1	21.9	24.0	26.1		
SiO ₄ -Si (μg-at/L)												
ACENTO	1	1.5	1.3	1.8	3.0	6.7	10.1	13.3	17.0	18.8		
	2	3.3	2.1	1.7	2.2	6.8	11.6	13.8	17.2	20.3		
	3	4.6	4.5	3.0	3.0	7.3	14.8	16.3	18.8	21.1		
	4	1.4	1.9	3.8	6.6	10.5	12.8	15.0	17.3	20.3		
NO ₂ -N (μg-at/L)												
ACENTO	1	0.01	0.01	0.11	0.34	0.48	0.16	0.04	0.01	0.00		
	2	0.03	0.02	0.03	0.17	0.46	0.12	0.04	0.03	0.02		
	3	0.03	0.03	0.03	0.09	0.27	0.08	0.03	0.03	0.03		
	4	0.03	0.06	0.20	0.28	0.15	0.06	0.04	0.03	0.02		
NH ₄ -N (μg-at/L)												
ACENTO	4	0.72	0.46	0.52	0.51	0.19	0.16	0.16	0.17	0.13		

a) Excluding stations 9-24 on ACENTO 4.—Con excepción de las estaciones 9-24 de ACENTO 4, b) Excluding station 4, where values at 0, 10, 20 m are considered questionable.—Con excepción de la estación 4 cuyos valores a los 0, 10, 20 m se consideraron cuestionable.

TABLE 21. Ascent (in meters) of isotherms in the thermocline and isohalines in the halocline at two positions, and mean ascent for the ACENTO area from all stations with depths of sampling ≥ 100 m during the period between ACENTO 3 and ACENTO 4; from Figures 66, 68, and 69.

TABLA 21. Ascenso (en metros) de las isothermas en la termoclina y de las isohalinas en la haloclina en dos localidades, y ascensión media correspondiente al área de ACENTO de todas las estaciones con profundidades de muestreo de ≥ 100 m durante el período entre ACENTO 3 y ACENTO 4; según las Figuras 66, 68, y 69.

	8°30'N, 79°25'W	5°N, 79°W	ACENTO Area
Ascent of Isotherms Ascenso de la Isothermas			
18°C			20
20°C	36		25
22°C	39	52	28
24°C	41	51	27
26°C			23
$\bar{x}$	39	52	25
Ascent of Isohalines Ascenso de las Isohalinas			
32.0%			28
32.5%			28
33.0%			29
33.5%	43	43	30
34.0%	37	47	29
34.5%	30	51	
$\bar{x}$	37	47	29
Mean of $\bar{x}$ Media de $\bar{x}$	38	50	27

TABLE 22. Means and medians of properties and features in the northern half of the Panama Bight during the ACENTO cruises and for the months most closely corresponding to the periods of the ACENTO cruises.

TABLA 22. Medias y medianas de las propiedades y características de la parte media norteña del Panamá Bight durante los cruces de ACENTO y para los meses que corresponden más cercanamente a los períodos de los cruceros de ACENTO.

CANAL ZONE				
	May 1965	August 1965	November 1965	February 1966
Source—Origen				
Wind-stress index ^a for northerly winds at Balboa	20.6	25.3	15.2	68.1
Sea level at Balboa	0.945	1.213	1.361	0.612
Sea-surface temperature at Balboa	27.0	27.8	27.5	26.2
Incident radiation at Gun Hill	387	336	281	527
				Table 2
ACENTO AREA				
	May-June 1965	August 1965	November 1965	Feb-March ^b 1966
Source—Origen				
ACENTO CRUISE	1	2	3	4
Sea-surface temperature	28.3	27.5	27.2	27.5
Temperature at 20 m	27.0	27.2	27.0	23.2
Surface salinity	31.8	30.5	29.1	31.7
Salinity at 20 m	33.4	32.2	30.7	33.6
Mixed layer depth	27	36	40	18
Depth of euphotic zone	45	53	51	44
PO ₄ -P at 20 m	0.28	0.20	0.19	0.64
PO ₄ -P in the euphotic zone	0.38	0.40	0.32	0.73
NO ₃ -N at 20m	1.0	0.13	0.13	5.7
NO ₃ -N in the euphotic zone	2.7	2.9	2.3	7.1
SiO ₄ -Si at 20 m	1.8	1.7	3.0	3.8
SiO ₄ -Si in the euphotic zone	2.7	3.1	4.1	5.1
Surface chlorophyll <i>a</i>	0.15	0.14	0.17	0.28
Primary production	0.25	0.26	0.31	0.55
Zooplankton	300	100	100	220

TABLE 22 (Continued)

BAYBOAT FISHERY, ACENTO AREA^c 1951-1965
PESQUERIA DE BARCOS DE CARNADA

	May	August	November	February	Source—Origen
Yellowfin—Atún aleta amarilla, CPUE	$\bar{x}$ (tons/SDF) 4.62	2.66	0.92	2.99	3
Skipjack—Barrilete, CPUE	$\bar{x}$ (tons/SDF) 3.69	1.54	1.06	1.52	3
Yellowfin and skipjack combined— Atún aleta amarilla y barrilete combinados, CPUE	$\bar{x}$ (tons/SDF) 8.31	4.20	1.98	4.51	3
Fishing effort—Esfuerzo de pesca	$\bar{x}$ (SDF) 191.0	12.8	3.5	43.5	3

a) The square of northerly wind velocity; b) original ACENTO area, additional stations omitted; c) statistical areas 00-075-23, -24; 05-075-03, -04, -08, -09, -10, -14, -15.—a) El cuadrado de la velocidad de los vientos del norte; b) área original de ACENTO; se omitieron las estaciones adicionales; c) áreas estadísticas 00-075-23, -24; 05-075-03, -04, -08, -09, -10, -14, -15. 1) Panama Canal Company; 2) Inter-American Tropical Tuna Commission (1967b); 3) I.A.T.T.C.

TABLE 23. Monthly means and medians of some variables at Balboa, C.Z. and at the fixed station at 8°45'N, 79°23'W with 3-monthly running means (3-mrm).

TABLA 23. Medias mensuales y medianas de algunas variables en Balboa, y en la estación fijada situada en los 8°45'N, 79°23'W con promedios móviles de 3 meses (3-mrm).

	Units Unidades	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Source Origen	Period Periodo
BALBOA, C. Z.															
$\bar{x}$	(m.p.h.)	7.15	8.55	8.35	7.38	4.26	2.62	3.87	3.95	2.86	1.69	3.49	5.11	1	Jan 1955 - Dec 1959
		51.5	73.1	69.7	54.5	18.1	6.9	15.0	15.6	8.2	2.8	12.2	26.1		
$\bar{x}$	(ft--12)	0.818	0.657	0.487	0.704	1.054	1.219	1.158	1.125	1.203	1.346	1.283	1.147	1	Jan 1955 - June 1959
FIXED STATION—ESTACION FIJADA, 8°45'N, 79°23'W															
$\bar{x}$	(°C)	22.88	22.11	19.34	22.62	25.76	27.54	27.38	27.06	27.64	27.74	27.46	26.36	2	Nov 1954 - June 1959
N		12	8	10	11	9	9	10	7	8	9	7	10		
$\bar{x}$	(‰)	32.77	33.09	34.27	34.20	33.46	32.28	31.92	31.73	30.81	29.56	29.42	30.42	2	Nov 1954 - June 1959
N		12	8	10	11	9	9	10	8	8	9	8	10		
$\bar{x}$	(μ g-at/L)	1.58	1.27	1.99	0.98	0.92	0.73	0.87	0.75	0.60	0.47	0.56	0.68	2	July 1955 - June 1959
N		10	6	8	7	6	5	9	7	8	7	5	6		
$\bar{x}$	(μ g-at/L)	1.18	1.61	1.41	1.30	0.88	0.84	0.78	0.74	0.61	0.54	0.57	0.94		
3-mrm		1.18	1.61	1.41	1.30	0.88	0.84	0.78	0.74	0.61	0.54	0.57	0.94		
$\bar{x}$	(mg/m ² day ₂₄)	16	31	26	28	14	10	8.8	9.0	6.3	12	9.7	8.8	2	Dec 1954 - June 1959
N		12	6	7	8	6	7	7	6	5	5	5	8		
$\bar{x}$	(mg/m ² day ₂₄)	19	24	28	23	17	11	9.3	8.0	9.1	9.3	10	12		
N		19	24	28	23	17	11	9.3	8.0	9.1	9.3	10	12		
$\bar{x}$	(mg/m ³)	0.59	0.77	0.67	0.73	0.41	0.27	0.40	0.34	0.22	0.29	0.32	0.36	2	Dec 1954 - June 1959
N		8	4	6	6	5	6	5	3	4	3	4	5		
$\bar{x}$	(mg/m ³)	0.57	0.68	0.72	0.60	0.47	0.36	0.34	0.32	0.28	0.28	0.32	0.42		
3-mrm		0.57	0.68	0.72	0.60	0.47	0.36	0.34	0.32	0.28	0.28	0.32	0.42		
$\bar{x}$	(mm ³ /m ³)	2675	2201	4450	1199	259	64	168	563	(398) ^b	232	117	452	3	Nov 1954 - May 1957
3-mrm		1780	3110	2820	1970	510	160	260	380	400	250	270	1080		
$\bar{x}$	(ml/10 ³ m ³)	102	53	76	83	117	131	53	56	86	81	32	44	2	Nov 1954 - June 1959
N		11	7	10	11	9	8	10	8	8	9	8	8		
3-mrm		66	77	72	92	110	100	80	65	74	66	52	59		

a) The square of northerly wind velocity—El cuadrado de la velocidad del viento del norte. b) Source 3 shows no data for month 9; the value assigned here was determined by averaging values for months 8 and 10—Origen Num. 3 no indica ningunos datos para el mes 9; el valor asignado fue determinado de los valores promedios de los meses 8 y 10. 1) Panama Canal Company. 2) Forsbergh (1963, Appendix B). 3) Smayda (1966, Table 61).

TABLE 24. The estimation of phytoplankton production in the ACENTO area by the method of Ryther and Yentsch (1957).

TABLA 24. El estimativo de la producción de fitoplancton en el área de ACENTO por el método de Ryther y Yentsch (1957).

	Units Unidades	ACENTO-1	ACENTO-2	ACENTO-3	ACENTO-4	Source Origen
Middle day of ACENTO cruise Día intermedio del crucero de ACENTO		May 28	August 25	Nov. 25	Feb. 25	
Incident radiation, Canal Zone, I_0 , 1955-67 Radiación incidente	$\bar{x}$	(382) ^a	(377)	(420)	(517)	Table 2
Relative photosynthesis, R , 1955-67 Fotosíntesis relativa		19	19	20	23	1
Chlorophyll a , ACENTO area Clorofila a , área de ACENTO	md	0.15	0.14	0.17	0.28	Table 22
Secchi disk depth, D , ACENTO area Profundidad del disco Secchi	$\bar{x}$	17.9	21.1	20.4	17.4	2
Extinction coefficient, k Coeficiente de extinción		0.095	0.080	0.083	0.098	
Assimilation rate Tasa de asimilación		8.4	8.4	8.4	8.4	3
Carbon fixed, P , estimate for 1955-67 Fijación de carbono		0.25	0.28	0.34	0.55	Equation 6
Incident radiation, I_0 , Gun Hill, C.Z. Radiación incidente	$\bar{x}$	(365) ^a	(344)	(320)	(517)	Table 2
Relative photosynthesis, R , 1965-66 Fotosíntesis relativa		19	18	18	23	1
Carbon fixed, P , estimate for 1965-66 Fijación de carbono		0.25	0.26	0.31	0.55	Equation 6

a) Values in parentheses have been interpolated from mean monthly values (Table 2) for the middle day of each cruise.—Los valores entre paréntesis han sido interpolados según los valores medios mensuales (Tabla 2) correspondientes al día intermedio de cada crucero. 1) Ryther and Yentsch (1957, Fig. 1). 2) Inter-American Tropical Tuna Commission (1967b). 3) Forsberg (1963).

TABLE 25. Measures of central tendency for some variables in the ACENTO area during each cruise, and corresponding values at the fixed station at 8°45'N, 79°23'W interpolated from monthly values for the middle day of each ACENTO cruise, and coefficients of correlation (r) and determination (r^2) for the tested relationships.

TABLA 25. Medidas de la tendencia central de algunas variables en el área de ACENTO, durante cada crucero, y valores correspondientes en la estación situada en los 8°45'N, 79°23'W, interpolados según los valores mensuales del día intermedio de cada crucero ACENTO, y coeficientes de correlación (r) y de determinación (r²) de las relaciones probadas.

			Units	May 28	Aug. 25	Nov. 25	Feb. 25	r	r²	Source
			Unidades	ACENTO-1	ACENTO-2	ACENTO-3	ACENTO-4			Origen
Temperature at 20 m	Fixed Station	$\bar{x}$	(°C)	(26.50)	(27.24)	(27.09)	(21.09)	0.99 **	0.98	Table 23
Temperatura a 20 m	ACENTO Area	$\bar{x}$	(°C)	27.17	27.29	27.00	23.51			1
Salinity at 20 m	Fixed Station	$\bar{x}$	(‰)	(32.97)	(31.43)	(29.75)	(33.52)	0.99 **	0.98	Table 23
Salinidad a 20 m	ACENTO Area	$\bar{x}$	(‰)	33.10	32.07	30.40	33.38			1
PO ₄ -P at 20 m	Fixed Station	3-mrm	(μg-at/L)	(0.86)	(0.70)	(0.69)	(1.54)	0.99 **	0.98	Table 23
PO ₄ -P a 20 m	ACENTO Area	$\bar{x}$	(μg-at/L)	0.26	0.19	0.18	0.52			1
Carbon fixed at 10 m, P ₁₀	Fixed Station	3-mrm	(mg/m³day ²⁴)	(15)	(8.4)	(11)	(25)			Table 23
Carbono fijado, 0-15m, P ₀₋₁₅	Fixed Station		(mg/m³day ²⁴)	300	220	250	400			Equation 7
Carbon fixed in water column, P	Fixed Station		(mg/m³day ²⁴)	330	240	280	440	0.83 n.s.		Table 24
Carbono fijado en la columna de agua, P	ACENTO Area		(mg/m³day)	250	280	340	550			
Chlorophyll <i>a</i> at 10 m	Fixed Station	3-mrm	(mg/m³)	(0.42)	(0.33)	(0.35)	(0.69)	0.95 *	0.90	Table 23
Clorofila <i>a</i> a 0m	ACENTO Area	md	(mg/m³)	0.15	0.14	0.17	0.28			Table 22
Zooplankton	Fixed Station	3-mrm	(mL/10³m³)	(106)	(68)	(54)	(75)	0.93 n.s.		Table 23
Zooplankton	ACENTO Area	md	(mL/10³m³)	300	100	100	220			Table 22

Note: Mean values of temperature, salinity and PO₄-P are based upon data from all stations in the ACENTO area and therefore differ slightly from those given in Table 20 which are based only upon data from stations with maximum sampling depths ≥ 100 m.—Nota: Los valores medios de la temperatura, salinidad y PO₄-P se basan en los datos de todas las estaciones en el área ACENTO y por lo tanto difieren ligeramente de los dados en la Tabla 20 que se basan solo en los datos de las estaciones con una profundidad máxima de muestreo de ≥ 100 m. 1) Inter-American Tropical Tuna Commission (1967b).

TABLE 26. Coefficients of correlation (r) and determination (r^2) for monthly values of variables at the fixed station at 8°45'N, 79°23'W at Balboa, C.Z., and in the anchoveta areas of the Gulf of Panama for various lag periods. From Tables 23 and 38.

TABLA 26. Coeficientes de correlación (r) y de determinación (r^2) correspondientes a los valores mensuales de las variables de una estación localizada a los 8°45'N, 79°23'W en Balboa, C.Z., y en las áreas de anchoveta del Golfo de Panamá correspondientes a varios períodos de desfaseamiento. Según las Tablas 23 y 38.

Variables Variables		Lag period of the Y variable (months) Período de desfaseamiento de la variable Y (meses)				
X	Y	0	1	2	3	
Wind-stress index Índice de la fuerza del viento	PO ₄ -P at 20 m	r 0.96 **				
	PO ₄ -P a 20 m	r ² 0.92				
PO ₄ -P at 20 m PO ₄ -P a 20 m	Carbon fixed at 10 m	r 0.92 **				
	Fijación de carbono a 10 m	r ² 0.85				
Carbon fixed at 10 m Fijación de carbono a 10 m	Chlorophyll <i>a</i> at 10 m	r 0.97 **				
	Clorofila <i>a</i> 10 m	r ² 0.94				
Carbon fixed at 10 m Fijación de carbono a 10 m	Diatoms 0-20 m	r 0.92 **				
	Diatomeas 0-20 m	r ² 0.85				
Chlorophyll <i>a</i> at 10 m Clorofila <i>a</i> 10 m	Anchoveta species mass	r 0.43 n.s.	0.84 **	0.94 **	0.74 **	
	Masa de anchoveta	r ²	0.70	0.88	0.55	
Diatoms 0-20m Diatomeas 0-20 m	Anchoveta species mass	r 0.24 n.s.	0.73 **	0.89 **	0.73 **	
	Masa de anchoveta	r ²	0.53	0.79	0.53	
Chlorophyll <i>a</i> at 10 m Clorofila <i>a</i> 10 m	Zooplankton	r 0.18 n.s.	0.62 *	0.90 **	0.86 **	
	Zooplankton	r ²	0.38	0.81	0.74	
Diatoms 0-20 m Diatomeas 0-20 m	Zooplankton	r 0.02, n.s.	0.41 n.s.	0.81 **	0.88 **	
	Zooplankton	r ²		0.66	0.77	

TABLE 27. Estimates of upwelling in the Panama Bight and in other regions of the eastern tropical Pacific.
 TABLA 27. Estimaciones del afloramiento en el Panamá Bight y otras regiones del Pacífico oriental tropical.

Locality Localidad	Period Período	Ascent Ascenso (days)	(m)	(m/day)	Upwelling rate Tasa de afloramiento (m/mo)	(m/yr)	Source Origen
8°30'N 79°25'W (ACENTO)	31 Nov.-6 Mar. 1966	96	38	0.40	12	48 ^a	Table 21
8°45'N 79°23'W	End of Dec.-Beginning of May, 1954-59	129	78	0.60	18	78 ^a	Forsbergh (1963)
Gulf of Panama	Upwelling season— Estación de afloramiento	120 ^a	75	0.62	18	75 ^a	Fleming (1940)
Panama Bight, Center (ACENTO)	2-6 Mar. 1966			3.9			
5°N 79°W (ACENTO)	28 Nov. 1965-3 Mar. 1966	96	50	0.52	16		Stevenson (1970) Table 21
Panama Bight (ACENTO Area)	Nov. 1965-Feb. 1966	90	27	0.30	9.0 ^b	48	Table 21
Panama Bight (ACENTO Area)	May-Nov. 1965			0.049	1.5 ^c		See page 105—Véase la p. 322
Costa Rica Dome				0.086	2.6	31	Wyrski (1964b)
Eastern boundary currents Corrientes del límite oriental				~1.7	~50	~600	Wooster and Reid (1960)
Peru Current ^d				0.17	5	60	Wyrski (1966b)
Peru Current, 6°-16°S, 110 km zone							Wooster and Sievers <i>unpublished</i>
	Jan.-Mar.			0.41	12		
	April-June			0.63	19		
	July-Sept.			0.71	21	180	
	Oct.-Dec.			0.23	6.9		
	Jan.-Mar.			0.90	27		
	Apr.-June			1.4	42		
	July-Sept.			1.6	48	400	
	Oct.-Dec.			0.51	15		

a) Upwelling assumed to occur only during January-April.—Se asume que el afloramiento ocurre solo durante enero-abril. b) This rate assumed to exist during January-April.—Se asume que esta tasa existe durante enero-abril. c) This rate assumed to exist during May-December.—Se asume que esta tasa existe durante mayo-diciembre. d) "In the area with ascending movements within the range of the discontinuity layer"—"En el área con movimiento ascendentes dentro del límite de la zona de discontinuidad" (Wyrski 1966b).

TABLE 28. Estimates of primary production in the Panama Bight.
 TABLA 28. Estimación de la producción primaria en el Panamá Bight.

Locality Localidad	Period Período	Method Método	Jan.-Apr. Ene.-Abr.	May-Dec. May-Dic.	Annual Annual	Compensa- tion Depth Profund. de Comp.	Annual Annual	Source Origen
			$\left(\frac{\text{gC/}}{\text{m}^2\text{-day}}\right)$	$\left(\frac{\text{gC/}}{\text{m}^2\text{-day}}\right)$	$\left(\frac{\text{gC/}}{\text{m}^2\text{-day}}\right)$	(m)	$\left(\frac{\text{gC/}}{\text{m}^2\text{-yr}}\right)$	
Panama Bight (ACENTO Area)	May 1965-Feb. 1967	Chlorophyll, radiation and transparency	0.55	0.29 ^a	140	48	2.9	1
Panama Bight (ACENTO Area)	" " "	PO ₄ -P depletion Agotamiento de PO ₄ -P	0.65	0.10				2
Panama Bight (ACENTO Area)	" " "	NO ₃ N depletion Agotamiento de NO ₃ -N	0.62	0.10				2
Panama Bight (Galathea Expedition)	May 1952	Radiocarbon uptake Absorción de radiocarbono		0.37 ^b				3
5°28'N, 77°46'W (Scot Expedition)	May 1958	Radiocarbon uptake Absorción de radiocarbono		0.29				4
Panama Bight (EASTROPAC 77)	Jan.-Feb. 1968	" " "	0.90					5
Gulf of Panama (fixed station)	Nov. 1954-June 1959	" " "	0.75	0.37	180	33	5.4	6

a) Mean of estimates for ACENTO 1, 2 and 3.—Media de los estimativos correspondientes a ACENTO 1, 2 y 3. b) Mean of estimates for 3 stations.—Media de los estimativos correspondientes a 3 estaciones. 1) Table 24. 2) Equation 9. 3) Steeman Nielsen and Aabye Jensen (1957-59). 4) Blackburn *et al.* 1962b. 5) See table on pp. 90.—Véase la tabla en la p. 306. 6) Forsberg (1963).

TABLE 29. Mean concentrations of some micronutrients and ratios of concentration at standard depths (Z_s), and ratios of change in concentration (Δ) between standard depths in the ACENTO area.

TABLA 29. Concentraciones medias de algunos micronutrientes y proporciones de concentración a profundidades standard (Z_s), y proporciones de cambio en la concentración (Δ) entre las profundidades standard en el área de ACENTO.

	Z_s (m)	$\text{NO}_3\text{-N}$ ($\mu\text{g-at/L}$)	$\text{NO}_2\text{-N}$	$\text{NH}_4\text{-N}$	ΣN	$\text{PO}_4\text{-P}$	$\frac{\text{NO}_3\text{-N}}{\text{PO}_4\text{-P}}$	$\frac{\Sigma\text{N}}{\text{PO}_4\text{-P}}$	$\frac{\Delta\text{NO}_3\text{-N}}{\Delta\text{PO}_4\text{-P}}$ a	$\frac{\Delta\Sigma\text{N}}{\Delta\text{PO}_4\text{-P}}$ a
ACENTO 1	0	0.60	0.01			0.18	3.3			
	10	0.21	0.01			0.16	1.3		7	
	20	1.0	0.11			0.28	3.6		13	
	30	3.4	0.34			0.46	7.4		15	
	50	10.6	0.48			0.94	11.3		16	
	75	16.8	0.16			1.33	12.6		19	
	100	20.7	0.04			1.54	13.4		15	
	150	24.8	0.01			1.82	13.6		12	
	200	26.2	0.00			1.94	13.5			
ACENTO 2	0	0.56	0.03			0.20	2.8			
	10	0.15	0.02			0.17	0.9			
	20	0.13	0.03			0.20	0.6		11	
	30	1.2	0.17			0.30	4.0		15	
	50	10.8	0.46			0.94	11.4		14	
	75	18.5	0.12			1.49	12.4		14	
	100	20.7	0.04			1.65	12.5		17	
	150	24.7	0.03			1.88	13.2		13	
	200	26.8	0.02			2.04	13.1			
ACENTO 3	0	0.30	0.03			0.16	1.9			
	10	0.13	0.03			0.16	0.8			
	20	0.13	0.03			0.19	0.7		11	
	30	1.5	0.09			0.31	4.8		13	
	50	8.9	0.27			0.87	10.2		16	
	75	21.2	0.08			1.66	12.8		16	
	100	22.6	0.03			1.75	12.9		15	
	150	24.9	0.03			1.90	13.1		14	
	200	26.8	0.03			2.04	13.1			
ACENTO 4	0	0.38	0.03	0.72	1.13	0.16	2.4	7.1	9	7
	10	1.6	0.06	0.46	2.12	0.30	5.3	7.1	12	13
	20	5.7	0.20	0.52	6.42	0.64	8.9	10.0	13	13
	30	10.7	0.28	0.51	11.5	1.02	10.5	11.3	14	13
	50	17.7	0.15	0.19	18.0	1.51	11.7	11.9	17	16
	75	20.1	0.06	0.16	20.3	1.65	12.2	12.3	14	14
	100	21.9	0.04	0.16	22.1	1.78	12.3	12.4	12	12
	150	24.0	0.03	0.17	24.2	1.95	12.3	12.4	13	12
	200	26.1	0.02	0.13	26.2	2.11	12.4	12.4		
Mean, 30-200 m:14.7										
Media										

a) Δ = Concentration at indicated Z_s minus concentration at next lower Z_s ; ratio is not given when Δ is positive, or zero.— Δ = Concentración a la Z_s indicada menos concentración a la próxima Z_s inferior; no se da la proporción cuando Δ es positivo o cero.

TABLE 31. Annual effort, annual catches, and catches per boat-day (CPUE) of the principal kinds of shrimp (headless weight) in the Panamanian and Colombian fisheries.

TABLA 31. Esfuerzo anual, capturas anuales, capturas por barco-día (CPUE) de las clases principales de camarones (peso en colas) de las pesquerías panameñas y colombianas.

Year Año	Boats ^c Barcos	PANAMA ^a —Areas 1 + 2 + 3						PANAMA ^d —Areas 1 + 2				COLOMBIA ^b		
		Whites Blancos		Pinks Rojos	Seabobs Titi	Cara- bali	Total	Whites Blancos		Whites Blancos				
		Catch Captura	Effort ^d Esfuerzo	Catch Captura	Catch Captura	Catch Captura	Catch Captura	Effort Esfuerzo	Catch Captura	Effort Esfuerzo	Catch Captura			
		(days)										(10 ³ lb)	(days)	(10 ³ lb)
1951	33	—	1,900	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1952	70	—	3,200	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1953	86	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1954	85	11,200	3,298	4	367	—	—	—	—	3,659	10,900	3,200	294	—
1955	85	11,100	3,319	34	780	3	—	—	—	4,136	10,200	3,100	304	—
1956	105	17,200	4,455	399	1,286	69	—	—	—	6,209	16,700	4,300	257	—
1957	162	30,500	4,268	3,163	2,095	195	—	—	—	9,721	27,700	4,100	148	—
1958	205	46,300	3,737	298	4,952	319	—	—	—	9,306	42,600	3,400	80	—
1959	180	39,423	4,293	1,000	5,228	781	—	—	—	11,307	37,682	4,132	110	965
1960	162	26,606	4,068	1,845	4,365	324	—	—	—	10,602	25,288	3,862	153	1,868
1961	161	26,626	4,625	2,586	4,444	461	—	—	—	12,116	23,847	4,324	181	2,238
1962	158	30,287	4,558	3,402	4,814	510	—	—	—	13,284	26,686	4,106	154	2,200
1963	153	31,374	3,463	2,901	5,287	659	—	—	—	12,310	28,634	3,234	113	2,155
1964	181	40,390	5,034	2,510	7,119	893	—	—	—	15,555	27,270	4,668	125	1,717
1965	194	41,733	4,991	2,841	4,162	831	—	—	—	12,825	38,197	4,567	120	2,092
1966	199	44,951	5,239	2,499	4,308	326	—	—	—	12,371	38,720	4,611	119	1,998
1967	218	44,273	5,448	2,805	5,709	221	—	—	—	14,209	37,510	4,774	127	2,165
1968	—	—	4,346	4,211	4,357	286	—	—	—	13,200	—	—	—	—

a) Source—Origen: Departamento de Pesca (1967); J. L. de Obarrio, Departamento de Pesca, República de Panamá. b) Landed at Buenaventura—Desembarcado en Buenaventura. Source: J. A. Palacio R., Ministerio de Agricultura, República de Colombia. c) Mean number of boats fishing during the year, based upon the number of boats in each month which landed shrimp.—Media del número de barcos que pescaron durante el año, basada en el número de barcos en cada mes desembarcaron camarón. d) Source: Bayliff (unpublished, Table 16); effort standardized to Class-4 boats; Areas 1 + 2 + 3 include the entire area of the fishery; Areas 1 + 2 include the area from the Panama-Colombia border to Cabo Mala—Bayliff (in publication, Table 10); esfuerzo estandarizado a los barcos de Clase-4; las Areas 1 + 2 + 3 incluyen el área entera de pesca; las Areas 1 + 2 incluyen el área de la frontera Panamá-Colombia hasta Cabo Mala.

TABLE 32. Mean monthly values for the Panama Bight during 1951-65; northerly wind-stress index and sea level at Balboa, C.Z.; fishing effort and CPUE of yellowfin and skipjack by baitboats in statistical areas 00-075-23, -24, 05-075-03, -04, -08, -09, -10, -14, -15.

TABLA 32. Valores medios mensuales para el Panamá Bight durante 1951-65; índice de la fuerza del viento del norte y del nivel del mar en Balboa, C.Z.; esfuerzo de pesca y CPUE del atún aleta amarilla y del barrilete por barcos de carnada en las áreas estadísticas 00-075-23, -24, 05-075-03, -04, -08, -09, -10, -14, -15.

		Month												Source
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Wind-stress index ^a														
Índice de la fuerza del viento		48.2	61.8	71.2	43.7	14.6	7.8	13.7	15.8	6.5	3.9	12.0	23.9	1
Sea level	(ft-12)	0.748	0.540	0.405	0.618	1.086	1.212	1.175	1.160	1.201	1.264	1.226	1.146	2
Nivel del mar														
Yellowfin	(tons/SDF)	2.27	2.99	3.72	4.96	4.62	2.99	1.85	2.66	2.78	2.13	0.92	2.51	3
Atún aleta amarilla, CPUE														
Skipjack—Barrilete, CPUE	(tons/SDF)	1.22	1.52	0.70	3.19	3.69	2.37	2.71	1.54	1.00	0.26	1.06	0.15	3
Yellowfin and skipjack														
Atún aleta amarilla y barrilete, CPUE	(tons/SDF)	3.49	4.51	4.42	8.15	8.31	5.36	4.56	4.20	3.78	2.39	1.98	2.66	3
Fishing effort	(SDF)	11.3	43.5	39.1	71.2	191.2	93.1	24.1	12.8	11.7	7.7	3.5	6.1	3
Esfuerzo de pesca														

a) The square of mean monthly wind velocities in m.p.h. from the N, NE and NW.—El cuadrado de las velocidades media mensuales del viento en m.p.h. desde el N, NE y NW. 1) Table 11. 2) Table 12. 3) IATTC.

TABLE 33. Coefficients of correlation (r) and determination (r^2) for monthly values of the following variables: northerly wind-stress index and sea level at Balboa, C.Z., 1951-65; zooplankton concentrations at the fixed station at 8°45'N 79°23'W, during 1954-59; and fishing effort and CPUE of yellowfin and skipjack by baitboats in the north part of the Panama Bight, 1951-65. From Tables 23 and 32.

TABLA 33. Coeficientes de correlación (r) y de determinación (r^2) de los valores mensuales de las siguientes variables: índice de la fuerza del viento del norte y del nivel del mar en Balboa, C.Z., 1951-65; concentraciones del zooplancton en la estación localizada en los 8°45'N 79°23'W, durante 1954-59; y esfuerzo de pesca y captura por esfuerzo del atún aleta amarilla y del barrilete por barcos de carnada en la parte norteña del Panamá Bight, 1951-65. Según las Tablas 23 y 32.

Variables		Lag period of the Y variable (months) Período del desfaseamiento de la variable Y (meses)				
X	Y	0	1	2	3	4
Wind-stress index Índice de la fuerza del viento	Sea level Nivel del mar	r -0.97** r^2 0.94				
Sea level Nivel del mar	Yellowfin, CPUE Atún aleta amarilla, CPUE	r -0.51 n.s. r^2	-0.88** 0.77	-0.80** 0.64	-0.40 n.s.	+0.02 n.s.
Sea level Nivel del mar	Skipjack, CPUE Barrilete, CPUE	r -0.41 n.s. r^2	-0.49 n.s.	-0.74** 0.55	-0.84** 0.70	-0.57* 0.32
Sea level Nivel del mar	Yellowfin & skipjack, CPUE Atún aleta amarilla y barrilete, CPUE	r -0.31 n.s. r^2	-0.77* 0.59	-0.87** 0.76	-0.70* 0.49	-0.32 n.s.
Zooplankton Zooplankton	Yellowfin, CPUE Atún aleta amarilla, CPUE	r 0.73** r^2 0.53				
Zooplankton Zooplankton	Skipjack, CPUE Barrilete, CPUE	r 0.84** r^2 0.71				
Yellowfin, skipjack Atún aleta amarilla y barrilete	Log ₁₀ fishing effort Log ₁₀ esfuerzo de pesca	r 0.90** r^2 0.81				
Wind-stress index Índice de la fuerza del viento	Log ₁₀ fishing effort Log ₁₀ esfuerzo de pesca	r 0.24 n.s. r^2	0.66* 0.44	0.90** 0.81	0.80** 0.64	0.46 n.s. 0.21

PANAMA BIGHT

253

TABLE 34. Logged effort (SDF), catches (short tons) of yellowfin (YF) and skipjack (SJ), and CPUE (in tons/SDF) in statistical area 05-075 during the second quarter of the year.

TABLA 34. Esfuerzo registrado (SDF), capturas (toneladas cortas) del atún aleta amarilla (YF) y del barrilete (SJ), y CPUE (en toneladas/SDF) en el área estadística 05-075 durante el segundo trimestre del año.

Year Año	Baitboats Barcos de Carnada					Purse-seiners Cerqueros					Baitboats and purse-seiners Cerqueros y Barcos de Carnada				
	SDF	YF	CPUE	SJ	TOTAL CPUE	SDF	YF	CPUE	SJ	TOTAL CPUE	SDF	YF	CPUE	SJ	TOTAL CPUE
1951	172	1,219	7.09	564	3.28	10.37	5				177	1,219	6.89	564	3.19
1952	1,380	6,614	4.79	2,867	2.08	6.87	64	524	8.19	11	0.17	8.36		2,878	1.99
1953	155	252	1.62	32	0.21	1.83	8				163	252	1.55	32	0.20
1954	186	481	2.59	267	1.44	4.03	51	166	3.25	28	0.55	3.80		295	1.24
1955	98	472	4.82	337	3.44	8.26	1				99	472	4.77	337	3.40
1956	178	618	3.47	863	4.85	8.32	2				180	618	3.43	863	4.79
1957	930	3,754	4.04	3,515	3.78	7.82					930	3,754	4.04	3,515	3.78
1958	1,024	3,434	3.35	1,374	1.34	4.69					1,024	3,434	3.35	1,374	1.34
1959	388	1,399	3.60	2,405	6.20	9.80					388	1,399	3.60	2,405	6.20
1960	360	1,747	4.85	2,089	5.80	10.65					360	1,747	4.85	2,089	5.80
1961	149	1,542	10.35	664	4.46	14.81	68	506	7.40	66	0.96	8.36		730	3.36
1962	112	453	4.05	394	3.52	7.57	146	538	3.68	121	0.83	4.51		515	2.00
1963	4						40	56	1.40	42	1.05	2.45		42	0.95
1964							22			87	3.95	3.95		87	3.95
1965							17	2	0.12	14	0.80	0.92		14	0.80
1966	44	452	10.24	130	2.94	13.18	103	474	4.60	1,112	10.79	15.39		1,242	8.45

Sources—Orígenes: 1951, Alverson (1960); 1959-62, Alverson (1963b); 1963-66, Calkins and Chatwin (1967).

TABLE 35. Zooplankton concentrations measured during ACENTO 1 in each statistical area or within 10 nautical miles of the area, mean values thereof, and CPUE of yellowfin by baitboats in the second quarter of the year in areas with effort ≥ 130 SDF (1951-1963; Fig. 77).

TABLA 35. Concentraciones de zooplancton medidas durante ACENTO 1 en cada área estadística o dentro de 10 millas náuticas fuera del área, valores medios de dichas concentraciones y CPUE de atún aleta amarilla por barcos de carnada en el segundo trimestre del año en las áreas con un esfuerzo de ≥ 130 SDF (1951-1963; Fig. 77).

Statistical area Área estadística	Zooplankton Zooplancton					Yellowfin Atún Aleta Amar.	
	Individual Values Valores Individuales					$\bar{x}$	
	(ml/10 ³ m ³)						(tons/SDF)
00-075-23	270	290	330	380	810	420	4.47
-24		170	270	280	380	280	3.08
05-075-03				290	380	340	3.52
-04			170	280	380	280	3.11
-08				410	700	560	5.47
-09			300	410	480	400	4.16
-10				230	480	360	3.52
-14			300	330	430	350	4.56
-15				190	330	260	3.48
05-080-06			200	200	680	360	3.29

TABLE 36. Percentages by volume of food organisms found in the stomachs of yellowfin and skipjack captured in Area 10 (east of 80°W, north of 5°N) and in all areas combined of the eastern Pacific, from Alverson (1963a).

TABLA 36. Porcentajes por volumen de organismos alimenticios encontrados en los estómagos de atunes aleta amarilla y barriletes capturados en el Area 10 (al este de los 80°W, al norte de los 5°N) y en todas las áreas combinadas del Pacífico oriental, según Alverson (1963a).

	Yellowfin Atún aleta amarilla		Skipjack Barrilete	
	Area 10 Area 10	All areas Todas las áreas	Area 10 Area 10	All areas Todas las áreas
Number of stomachs with contents Número de estómagos con contenido	209	2,846	51	1,010
Empty stomachs Estómagos vacíos	6.7%	24.4%	68.9%	56.4%
Crustaceans Crustáceos	83.1%	45.4%	72.8%	59.1%
Portunids	81.4%	9.4%	47.4%	0.4%
Cephalopods Cefalópodos	3.3%	7.6%	5.2%	3.4%
Fish Peces	13.4%	46.9%	21.9%	37.4%

TABLE 37. Data for calculating the average species mass of the 1959 year-class of anchoveta in the Isla Verde area during each month.

TABLA 37. Datos para calcular la biomasa promedio de la clase anual de anchoveta de 1959, en área de Isla Verde, durante cada mes.

		$N_{0,jk}$	$\bar{N}_{jk}$	$\bar{w}_{jk}$	$\bar{N}_{jk}\bar{w}_{jk}$
		(in thousands of fish)	(in thousands of fish)	(grams)	(metric tons)
		(en miles de peces)	(en miles de peces)	(gramos)	(toneladas métricas)
1960	January	1,283,500	1,158,700	1.03	1,193
	February	1,042,100	946,820	4.18	3,958
	March	857,560	774,150	16.72	12,944
	April	696,240	630,720	26.43	16,670
	May	569,100	514,410	26.64	13,704
	June	462,050	418,570	27.49	11,506
	July	377,680	341,380	29.10	9,934
	August	306,630	277,160	31.47	8,722
	September	248,960	225,530	31.37	7,075
	October	203,490	183,930	30.67	5,641
	November	165,220	149,670	31.71	4,746
	December	135,050	122,070	33.72	4,116
1961	January	109,650	99,110	35.47	3,515
	February	89,020	80,960	54.23	4,390
	March	73,750	66,580	62.73	4,176
	April	59,880	54,230	64.77	3,512
	May	48,720	43,980	59.91	2,635
	June	39,740	35,990	55.70	2,005
	July	32,480	29,320	53.47	1,568
	August	26,370	23,800	55.44	1,319
	September	21,410	19,390	58.23	1,129
	October	17,500	15,800	53.23	841
	November	14,210	12,870	55.41	713
	December	11,610	10,480	57.43	602
1962	January	9,430	8,510	55.37	471
	February	7,660	6,980	59.47	415
	March	6,350	5,730	65.80	377
	April	5,150	4,660	79.17	369
	May	4,210	3,800	(78.24)	297
	June	3,420	3,100	(77.31)	240
	July	2,790	2,520	(76.37)	192
	August	2,270	2,050	(75.44)	155
	September	1,840	1,670	74.51	124
	October	1,500	1,350	(71.59)	97
	November	1,220	1,100	68.68	76
	December	1,000	900	(73.60)	66
1963	January	810	730	(73.60)	54
	February	660	600	(73.60)	44

TABLE 38. Estimated species masses (in m.t.) of anchoveta of all existing year-classes in the Isla Verde area (from Table 37) and in all anchoveta areas of the Gulf of Panama during 1960.

TABLA 38. Estimación de las masas de especies (en t.m.) de anchoveta, de todas las clases anuales existentes en el área de Isla Verde (según la Tabla 37) y en todas las áreas de anchoveta del Golfo de Panamá durante 1960.

	Isla Verde Area Area de Isla Verde				$\bar{N}_{..k}\bar{w}_{..k}$	Gulf of Panama Area Area del Golfo de Panamá	
	$\bar{N}_{jk}\bar{w}_{jk}$						
	Year-Class	Clase Anual					
	1959	1958	1957	1956			
January	1,193	3,515	471	54	5,233	42,910	
February	3,958	4,390	415	44	8,807	72,220	
March	12,947	4,176	377		17,500	143,500	
April	16,670	3,512	369		20,551	168,520	
May	13,704	2,635	297		16,636	136,420	
June	11,506	2,005	240		13,751	112,760	
July	9,934	1,568	192		11,694	95,890	
August	8,722	1,319	155		10,196	83,610	
September	7,075	1,129	124		8,328	68,290	
October	5,641	841	97		6,579	53,950	
November	4,746	713	76		5,535	45,390	
December	4,116	602	66		4,784	39,230	

TABLE 39. The estimated number of anchoveta eggs spawned each year by fish from the Isla Verde area calculated from the mean number of fish, $\bar{N}_{jk}$ in November (from Table 37) and the mean fecundities of one-, two-, and three-year old females based on measurements of fish captured in November, 1951-1958.

TABLA 39. La cantidad estimada del desove anual de huevos de anchoveta por peces del área de Isla Verde, calculada del número promedio de peces, $\bar{N}_{jk}$ en noviembre (según la Tabla 37) y las fecundidades promedio de hembras de uno-, dos- y tres-años de edad, basadas sobre las mediciones de peces capturados en noviembre, 1951-1958.

Age of fish	Number of fish, $\bar{N}_{jk}$ (thousands)	Proportion of females	Number of females (thousands)	Fish measured 1951-1958 (mm)	Mean fecundity, $\bar{F}_{jk}$	Number of eggs spawned
Edad de los peces	Número de peces, $\bar{N}_{jk}$ (miles)	Proporción de hembras	Número de hembras (miles)	Peces medidos 1951-1958 (mm)	Fecundidad media, $\bar{F}_{jk}$	Número de huevos desovados
1 year	149,670	0.50	74,835	110-143	26,647	1.99×10^{12}
2 years	12,870	0.50	6,435	144-159	47,878	0.31×10^{12}
3 years	1,100	0.50	550	≥ 160	56,126	0.03×10^{12}
Total number of eggs spawned						2.33×10^{12}
Número total de huevos desovados						

TABLE 40. Mean monthly catches of the principal kinds of shrimp (headless, in metric tons) taken by the Pacific coast fisheries of Panama^a and Colombia.TABLA 40. Capturas media mensuales de las clases principales de camarones (colas, en toneladas métricas) realizadas por las pesquerías de la costa Pacífica de Panamá^a y Colombia.

Row Línea	Kind Clase	Country País	1	2	3	4	5	Month Mes				8	9	10	11	12	Source Origen	Period Período
							6	7										
A	White shrimp Camarón blanco	Panama	115	133	144	174	224	232	253	206	170	165	148	157			1	1960-67
B	"	Colombia	51	52	60	70	77	82	100	94	84	85	67	56			2	1958-66
C	Pink shrimp Camarón rojo	Panama	58	76	88	76	121	152	118	122	140	96	79	86			1	1960-67
D	Sea Bob—Titi	Panama	156	154	203	240	280	231	241	174	132	136	136	197			1	1960-67
E	Carabali	Panama	18	25	25	24	29	30	24	13	12	10	10	19			1	1960-67
All kinds			347	388	460	514	654	645	636	515	454	407	373	459	A+C+D+E			1960-67

a) About 95% of Panama's catch is taken in the Gulf of Panama.—Cerca del 95% de la captura se coge en el Golfo de Panamá. 1) 1960-66, Departamento de Pesca [1967]; 1967, J. L. de Obarrío, Departamento de Pesca, República de Panamá; 2) División Recursos Naturales, Ministerio de Agricultura, República de Colombia.

TABLE 41. Coefficients of correlation (r) and of determination (r^2) for mean monthly sea level at Balboa, C.Z. and mean monthly catches of principal kinds of shrimp in the Panamanian fishery, and for mean monthly sea level at Buenaventura, Col. and mean monthly catches of white shrimp in the Colombian fishery, for various lag periods (From Tables 12, 14 and 40). The Panamanian catch in December has been corrected for extra effort in that month (see text).

TABLA 41. Coeficientes de correlación (r) y de determinación (r^2) de los valores medios mensuales del nivel del mar en Balboa, Z.C. y capturas mensuales de las clases principales de camarones de la pesca panameña, y de los valores medios mensuales del nivel del mar en Buenaventura, Colombia, y capturas medias mensuales de los camarones blancos en la pesca colombiana, para varios periodos de desfaseamiento (Según Tablas 12, 14 y 40). La captura panameña en diciembre fue corregida por el esfuerzo extra durante ese mes (véase el texto).

X	Variables Variables	Y	Lag period of the Y variable (months) Período de desfaseamiento de la variable Y (meses)							
			0	1	2	3	4	5	6	7
Sea level, Balboa, 1951-67 Nivel del mar	Shrimp, Panama 1961-67 Camarones	<i>r</i>	0.24 n.s.	-0.23 n.s.	-0.69*	-0.93**	-0.86**	-0.47 n.s.		
		<i>r</i> ²			0.48	0.86	0.74			
Sea level, Buenaventura, 1951-65 Nivel del mar	Shrimp, Colombia 1958-66 Camarones	<i>r</i>	0.56 n.s.	0.27 n.s.	-0.06 n.s.	0.45 n.s.	-0.74**	-0.78**	-0.66*	-0.33 n.s.
		<i>r</i> ²					0.55	0.61	0.44	

ESTUDIO SOBRE LA CLIMATOLOGIA, OCEANOGRAFIA Y PESQUERIAS DEL PANAMA BIGHT

por

Eric D. Forsbergh

EXTRACTO

Los cambios estacionales en la climatología, oceanografía y pesquerías del Panamá Bight están determinados principalmente por el movimiento latitudinal sobre la región de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT). La evaporación es de unos 980 mm al año. La pluviosidad es probablemente muy inferior a las estimaciones previas a causa de la discontinuidad en la ZCIT. El drenaje de agua dulce, de la vertiente septentrional, varía de $22 \times 10^9 \text{ m}^3/\text{mes}$ en octubre-noviembre hasta $11 \times 10^9 \text{ m}^3/\text{mes}$ en febrero-marzo; el de la vertiente sudeste varía de $16 \times 10^9 \text{ m}^3/\text{mes}$ en abril-junio a $9 \times 10^9 \text{ m}^3/\text{mes}$ en octubre-diciembre. El drenaje total, anual, es alrededor de $350 \times 10^9 \text{ m}^3$.

En todas las estaciones frente al litoral oriental se encuentra un frente de salinidad marcada. En la parte septentrional del Bight las temperaturas en las capas superiores permanecieron más bien constantes de mayo a noviembre; en febrero la temperatura media había disminuido en unos 4°C y existieron gradientes agudos en las distribuciones geográficas. Las salinidades en las capas superiores disminuyeron constantemente de mayo a noviembre; en febrero la salinidad media había aumentado en 2.5% . La profundidad media de la capa mixta aumentó de 27 m en mayo a 40 m en noviembre; en febrero el afloramiento disminuyó el espesor de la capa mixta hasta 18 m. Entre noviembre y febrero el afloramiento había duplicado la cantidad de $\text{PO}_4\text{-P}$ y triplicado la de $\text{NO}_3\text{-N}$ en la zona eufótica; la producción superficial de fitoplancton y la biomasa primaria y las concentraciones de zooplancton también se duplicaron durante este período. El afloramiento era cerca de 1.5 m/mes durante mayo-noviembre y de unos 9.0 m/mes durante noviembre-febrero, el total anual es de unos 48 m. La producción media primaria es aproximadamente de $0.3 \text{ gC}/\text{m}^2$ al día durante mayo-diciembre y cerca de $0.6 \text{ gC}/\text{m}^2$ al día durante enero-abril; la producción anual es de unos $140 \text{ gC}/\text{m}^2$. En febrero apareció una convexidad termal que se extendió de la parte norte a la parte sudoeste del Bight. Dentro de esta convexidad se encontró un domo termal marcado el cual coincidió con el centro de la circulación ciclónica de la célula. El afloramiento en el domo tuvo un promedio de 16 m/mes en noviembre-febrero.

Las pesquerías del Panamá Bight producen anualmente cerca de 30,000 toneladas métricas de especies alimenticias y unas 68,000 t.m. de especies usadas para la reducción. La mayoría de los esfuerzos realizados con el fin de adquirir más conocimiento sobre la ecología del atún no tuvo éxito. La abundancia aparente del atún aleta amarilla y del barrilete en la parte septentrional del Bight parece estar relacionada con el ciclo estacional del afloramiento y del enriquecimiento, ya que la abundancia es mayor en abril y mayo cuando parece que hay abundancia de alimento. El ciclo de vida de la anchoveta en el Golfo de Panamá parece también que está relacionada al afloramiento. La masa de la especie varía de unas 39,000 t.m. en diciembre a cerca de 169,000 t.m. en abril. Aproximadamente 19.1×10^{12} huevos de anchoveta son desovados anualmente. Los ciclos de vida del camarón en el Panamá Bight parecen estar relacionados con el afloramiento ya que las capturas son superiores en mayo-julio, unos 3-5 meses después del ápice del afloramiento, y las capturas anuales se correlacionan inversamente con el nivel del mar.

INTRODUCCION

Las funciones de la Comisión Interamericana del Atún Tropical son (i) investigar los efectos que las pescas tienen sobre los stocks de los atunes tropicales y peces de carnada en el Océano Pacífico oriental, (ii) investigar las ecologías de estas especies, e (iii) recomendar medidas de conservación basadas en la evidencia resultante. Una aproximación estadística para el estudio de la ecología atunera, requiere la descripción de la

distribución temporal y espacial de las muchas propiedades del ambiente, las cuales, directa o indirectamente puedan influir en los túnidos. Dicho estudio debe basarse en grandes cantidades de datos climatológicos, oceanográficos y pesqueros.

Sin embargo, solo en años recientes, se han colectado datos oceanográficos en el Pacífico oriental tropical adecuados para permitir realizar ensayos de los análisis de las relaciones ecológicas. Los investigadores de la Comisión en 1964, escogieron el Panamá Bight como una región adecuada para conducir una serie estacional de reconocimientos oceanográficos, básicos para el estudio de la ecología de los túnidos, semejantes a los conducidos anteriormente por el Scripps Tuna Oceanography Research Group en el Golfo de Tehuantepec (Blackburn 1962, 1963).

Nichols y Murphy (1944) designaron primero las aguas entre el Golfo de Panamá y Punta Santa Elena, Ecuador, como el "Panamá Bight" y la región conforme es definida por Wooster (1959) con más precisión;

"... como aquella parte del Océano Pacífico oriental tropical que yace entre el Istmo de Panamá (cerca a la latitud de los 9°N) al norte y la Punta Santa Elena (cerca a la latitud de los 2°S) en el sur, y que se extiende hacia el oeste desde las costas de Panamá, Colombia y Ecuador hasta aproximadamente la longitud de los 81°W".¹

Esta definición se emplea en este estudio, excepto que debido a consideraciones oceanográficas se escogió más bien Punta Galera en vez de Punta Santa Elena para marcar el límite meridional de la región (Figs. 4, 5).

La primera expedición oceanográfica para examinar sistemáticamente el Golfo de Panamá fue la del U.S.S. *Hannibal* en marzo de 1933, y los resultados son provistos por Fleming (1935, 1940). Las mareas y las corrientes de las mareas en el Golfo fueron analizadas por Fleming (1938). Muchos de los estudios sobre la climatología, oceanografía y pesquerías del Golfo desde 1938, han sido publicados por la Comisión; los principales son los de Bayliff (1963, 1964, 1966), Bennett (1965), Forsbergh (1963), Howard y Landa (1958), Schaefer, Bishop y Howard (1958), Simpson (1959), y Smayda (1963, 1965, 1966). Las condiciones ecológicas en el Golfo de Panamá han sido compendiadas por Smayda (1966).

Una descripción excelente de la fisiografía, clima, vegetación y cultura de la ribera oriental del Panamá Bight y de las tierras bajas adyacentes, es provista por West (1957). Las aguas de la parte oriental del Panamá Bight permanecieron entre las menos conocidas del hemisferio occidental hasta que Robert Cushman Murphy las exploró en setiembre de 1937, a bordo de un barco de 38 pies de eslora, y de nuevo en febrero-marzo 1941, como líder de una expedición oceanográfica del Museo Americano de Historia Natural a bordo de la goleta *Askoy*. Los resultados oceanográficos de las expediciones son presentados por Murphy (1938, 1939, 1941, 1942, 1944a-f, 1945), Nichols y Murphy (1944) y Wooster (1959). Las mediciones efectuadas por otras expediciones en el Panamá Bight, antes del Programa de ACENTO, fueron limitadas a aquellas obtenidas en los derroteros

¹Esta cita y las que siguen se han traducido libremente del texto original inglés.

ampliamente espaciados de los cruceros que forman solamente una pequeña parte de los reconocimientos que abarcan grandes áreas del Océano Pacífico oriental tropical.

Algunos de los efectos biológicos, posibles, al construir un canal al nivel del mar en Centroamérica son discutidos por Rubinoff (1968a, b, 1969), Briggs (1968, 1969a, b), Sheffey (1968, 1969), Mueller (1969) y Topp (1969). Durante la preparación de este manuscrito la Atlantic Pacific Inter-oceanic Canal Study Commission ha estado terminando estudios bio-ambientales de la zona oriental de Panamá y noroeste de Colombia, algunos de los cuales incluyen la parte norte del Panama Bight. El American Institute of Biological Sciences publicará una serie de 20 artículos de diversos autores, que resumen algunos de los resultados de estos estudios, a iniciarse con el Vol. 19 No. 2 de la revista *BioScience*. Un simposium titulado "The Sea-Level Panama Canal: Marine Biological Effects" será presentado en diciembre 1969 en la reunión del American Association for the Advancement of Science en Boston (Anonymous 1969b).

El programa oceanográfico conducido por la Comisión en 1965-66, fue titulado "The Augmented Colombian El Niño Tuna Oceanography (ACENTO) Program" ya que fue una continuación y expansión de los reconocimientos conducidos en conjunto por la República de Colombia y la Comisión durante 1963-65 (Inter-American Tropical Tuna Commission 1966, 1967a) como parte del Proyecto Internacional de El Niño, designado para estudiar las aguas costeras occidentales de la América del Sur desde Panamá hasta el norte de Chile. Las siguientes entidades participaron en el Proyecto de El Niño: la Empresa Puertos de Colombia; el Instituto Nacional de Pesca del Ecuador; el Instituto del Mar del Perú; el Instituto de Fomento Pesquero, República de Chile; y la Comisión.

Los cruceros de ACENTO fueron conducidos a bordo del *Bocas de Ceniza*, un barco de reconocimiento de la Empresa Puertos de Colombia. Los cruceros fueron programados para que tomaran lugar cada 3 meses, para obtener así los datos en cada trimestre del año y, según esto, tratar de describir el ciclo estacional de las variaciones de las propiedades y características oceanográficas. Los períodos de los cruceros fueron los siguientes:

ACENTO 1	21 de mayo - 4 junio 1965
ACENTO 2	19-30 agosto 1965
ACENTO 3	18 noviembre - 1 diciembre 1965
ACENTO 4	17 febrero - 6 marzo 1966

Los cruceros empezaron y terminaron en Balboa, Z.C. Los derroteros de los cruceros y la localidad de las estaciones se indican en las Figuras 18 y 19.

Los datos oceanográficos obtenidos durante el programa de ACENTO han sido publicados por el Instituto Nacional de Pesca del Ecuador, Casilla 5918, Guayaquil, Ecuador (Inter-American Tropical Tuna Commission 1967b), y se pueden obtener copias ya sea escribiéndole al Director del Instituto o de la Comisión. La Comisión Interamericana del Atún Tropical

(1967c, 1968) ha publicado algunos datos preliminares. Otros estudios basados en parte en los datos de ACENTO, son aquellos de Stevenson (*inéditos*), y Stevenson, Santoro y Guillén (*inéditos*).

El primer análisis comprensivo de la climatología y oceanografía del Panamá Bight fue el de Wooster (1959) basado, en parte, en los datos colectados durante la Expedición Askoy. Este estudio es una descripción de las características generales de la climatología, oceanografía y pesquerías del Panamá Bight, basado en muchos datos adicionales, y un ensayo para analizar algunas de sus relaciones recíprocas. La parte climatológica del estudio está basada en los datos obtenidos en estaciones meteorológicas localizadas en las vertientes del Bight y en estudios meteorológicos anteriormente publicados y en atlas climatológicos de la región; la parte oceanográfica está basada principalmente en datos obtenidos durante los cruceros de ACENTO; y la parte de las pesquerías está basada en las estimaciones de la abundancia aparente de los túnidos, anchoveta y camarones correspondiente a varios períodos entre 1951 y 1967. Además de corroborar la mayoría de las conclusiones de Wooster, este estudio describe algunas de las características anteriormente desconocidas y las fluctuaciones de las propiedades ambientales y sus relaciones recíprocas.

Muchos de los análisis de las relaciones recíprocas están basados en los promedios registrados durante muchos años. Puede presentarse la objeción que las variaciones significativas en cualquier año son ocultas por este tratamiento. Esta es la intención ya que uno de los propósitos es el de revelar las amplias pautas estacionales de la variación que son las mejores estimaciones de lo que puede esperarse en un año normal, ya que la distribución y cantidad de datos de las propiedades no conservativas son generalmente insuficientes en cualquier año para permitir el análisis de las variaciones de corto plazo.

Los análisis de las variaciones de corto plazo en el Panamá Bight requieren que se establezcan muchas más estaciones al este de Panamá y al occidente de Colombia; que se obtengan de los barcos muchos más datos de las temperaturas superficiales del mar y meteorológicos; que las propiedades meteorológicas y oceanográficas sean controladas o vigiladas continuamente, tal vez mediante boyas telemétricas en varias estaciones del océano y mediante satélites meteorológicos; y que se obtengan mejores avalúos de la abundancia aparente de las distintas pesquerías. Por lo tanto, un conocimiento básico de la dinámica del área tendrá que esperar hasta que se pueda disponer de los datos de tales programas.

RECONOCIMIENTO

Se agradece al Sr. Edward B. Bennett² quién concibió el programa de ACENTO y planeó los cruceros, al Dr. Eduardo Rico P. de Bogotá, Colombia, el cuál con su valiosa ayuda y consejo nos ayudó a realizar este programa participando también en el primer crucero, y al Sr. Luis E. Palacios,

²Actualmente con la Universidad del Hawai, Honolulu, Hawai.

Director de la Empresa Puertos de Colombia, quién autorizó el uso del *Bocas de Ceniza* para conducir el reconocimiento.

Los investigadores que participaron en los cruceros de ACENTO y las organizaciones con las que estaban afiliadas fueron las siguientes: E. Rico P., Apron Limitada, Bogotá, Colombia; B. Molano, J. Ramírez y B. Vasquez, Empresa Puertos de Colombia; J. I. Borrero, H. A. Patiño y A. Regalado, Universidad del Valle del Cauca, Cali, Colombia; R. Ruiz, Departamento de Pesca, República de Panamá; E. B. Bennett, E. L. Díaz², E. D. Forsbergh, J. Joseph, W. L. Klawe y C. M. Love, Comisión Interamericana del Atún Tropical. El personal científico se encuentra reconocido con los oficiales y la tripulación del *Bocas de Ceniza* por su espléndida cooperación, especialmente con el Cap. B. Córdoba y el Cap. F. Satizabal, y con el grupo hidrográfico del barco formado por E. Martínez, O. Moreno, J. Sánchez, M. Victoria y J. P. Villota.

Deseo agradecer al personal del hospital Gorgas, Z.C. por suministrar espacio en el laboratorio, a la administración del Panamá Canal Cold Storage Facility por almacenar las muestras congeladas, y a D. L. Gittings del Bureau of Commercial Fisheries, La Jolla, California por su ayuda en localizar publicaciones. También estoy reconocido con las siguientes personas de la Comisión: E. L. Díaz por su actuación como intérprete durante los cruceros; R. L. Wagner por supervisar los análisis químicos; W. H. Bayliff por su ayuda en el análisis de la dinámica de la anchoveta; W. L. Klawe y M. R. Stevenson por la crítica constructiva; C. L. Peterson por el consejo editorial; Sras. J. L. Engelhardt, R. C. Kinslow y J. M. Shepard por diseñar los diagramas; y a las Sras. L. Dupart, S. M. Egan y C. Légier por traducir y transcribir el manuscrito.

Además deseo agradecer a las siguientes personas y oficinas por la suministración generosa de datos inéditos: R. Lombo T., A. Palacio R., S. Ramírez M. y F. Ruan R., División de Recursos Naturales, República de Colombia; Sra. L. E. Quesada, Dirección de Estadísticas y Censo, República de Panamá; J. L. de Obarrio y A. Franqueza, Departamento de Pesca, República de Panamá; W. H. Bayliff y B. J. Kwiecinski, FAO; Servicio Cooperativo Interamericano de Fomento Económico; J. A. Betts, C. J. Brown, W. H. Esslinger y H. J. Million, Panamá, Compañía del Canal; M. Blackburn, Scripps Tuna Oceanography Research Group, U.S. Bureau of Commercial Fisheries; A. R. Longhurst y C. M. Love, Proyecto EASTROPAC; J. Lindstrom, NASA; W. H. Haggard, M. H. Winn y C. R. Muirhead, ESSA; J. Churgin, National Oceanographic Data Center, Washington, D.C.; U.S. Coast Guard; V. R. Suomi, Universidad de Wisconsin; y Texas A. & M. University.

El American Geographical Society, el American Museum of Natural History, el Buckland Foundation, el Collins Clear-Type Press, el Louisiana

²Actualmente con el Departamento de Investigaciones Ictiológicas y Faunísticas, Corporación Autónoma Regional de los Valles del Magdalena y del Sinú (C.V.M.), Cartagena, Colombia.

State University Press y el McGraw-Hill Book Company, amablemente permitieron usar citas de publicaciones con derechos registrados.

Finalmente, estoy muy agradecido con las siguientes personas por haber revisado críticamente partes del manuscrito: W. H. Bayliff, J. Bjerknes, M. Blackburn, J. Joseph, F. R. Miller, R. C. Murphy y W. S. Wooster.

PARTE I. CLIMATOLOGIA

Zona de Convergencia Intertropical

El Panamá Bight yace en la zona de baja presión atmosférica que circunda el globo cerca al ecuador conocida como la Concavidad Ecuatorial de Baja Presión (CEBP) donde, de acuerdo a la descripción clásica climatológica, los vientos alisios convergen de cada hemisferio para formar la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) con la cual se encuentra asociada una faja ancha de vientos variables y débiles (conocidos como "zona de calmas ecuatoriales"), masas de nubes cumuliformes y pluviosidad frecuente y fuerte.

En los últimos años los satélites meteorológicos han proporcionado fotografías extraordinarias de la cubierta de nubes sobre esta zona. La ZCIT está claramente indicada por la banda de nubes en la Figura 1, que se extiende a través del Pacífico oriental entre 0° y 10° N. Según las fotografías de estos satélites, Johnson (1963) ha descrito algunas de las características de "la CIT" la cual define refiriéndose al "... Fenómeno presente en la atmósfera real ..." en vez del concepto clásico de la ZCIT. Indica que "la CIT" puede considerarse como una zona de actividad atmosférica, usualmente de convección, pero la cual "... puede incluir ondas, vórtices y ciclones tropicales ...", y muy a menudo es discontinua. Aunque hace la diferencia entre el concepto clásico de la ZCIT y el fenómeno nebuloso fotografiado, la complejidad del fenómeno significa que el concepto clásico conforme se aplica en el análisis de este estudio debe mirarse más bien como una ayuda para comprender las fluctuaciones estacionales y no como una descripción de las condiciones actuales. Sigue a continuación la descripción de Johnson (1963):

"... Las características sobresalientes de la zona de "la CIT" son: 1) su claridad de contraste con las zonas adyacentes; 2) la variedad significativa de sistemas que aparecen dentro de ella; 3) sus vórtices asociados; 4) el alto grado de variabilidad de su sistema en tiempo; 5) las condiciones de espacio relativamente abiertos o muy abiertos; 6) su persistencia como zona de actividad aumentada; 7) su restricción latitudinal pero su considerable extensión longitudinal; 8) sus marcadas diferencias regionales en intensidad, extensión y tipos de los sistemas componentes."

Por otra parte, Alpert (1945) indicó que a menudo se encuentran en la región zonas de convergencia secundarias, así que lo que parece ser un movimiento rápido, puede a veces, actualmente ser la formación y disipación de zonas separadas de convergencia. De acuerdo a F. R. Miller (*c.p.*) con frecuencia se observan simultáneamente dos zonas de convergencia tropical al norte y sur del ecuador en el Pacífico central ecuatorial, extendiéndose ocasionalmente dentro del Pacífico ecuatorial oriental. Las fotografías de

las cubiertas de nubes tomadas durante 1967 por el satélite meteorológico ATS (Goddard Space Flight Center 1967) presentan frecuentemente lo que parece ser una zona secundaria de convergencia localizada cerca de los 5-20° de latitud sur de la ZCIT sobre el Pacífico oriental y central, extendiéndose algunas veces a través de todo el Pacífico.

Usando el análisis de Crowe (1951) de la zona de calmas ecuatoriales como una base, Wooster (1959) ha resumido las características climáticas generales del Panamá Bight.

"Los contrastes estacionales meteorológicos dentro del Panamá Bight están relacionados al movimiento cuneiforme de la zona de calmas ecuatoriales y a la Convergencia Intertropical ubicada en ella.

"En el invierno septentrional (enero a marzo), las zonas de calmas ecuatoriales yacen más lejos al sur, cubriendo todo el Panamá Bight excepto el Golfo de Panamá. Esta es la estación seca en Panamá, cuando los alisios del Caribe se extienden usualmente a través de las tierras bajas del Istmo hasta penetrar al Golfo, o aún más al sur . . . Al mismo tiempo, la Zona de Convergencia Intertropical, acompañada por fuerte pluviosidad, yace a través de la costa cerca de la frontera Ecuador-Colombia, trayendo la estación de lluvias a la parte meridional de Panamá Bight.

"En el verano septentrional (julio a setiembre), la zona de calmas ecuatoriales se encuentra situada más lejos al norte, encontrándose al norte de Panamá con la Convergencia Intertropical junto con sus fuertes lluvias. . ."

"La mayoría del Panamá Bight se encuentra dominada por vientos sudoestes desde junio hasta noviembre. Estos vientos forman parte de la circulación "sudeste" de los vientos alisios, que en la región del Panamá Bight voltea hacia el noreste, casi paralela a la costa."

Se supuso que las medias de varias determinaciones provenientes de distintas fuentes de las posiciones latitudinales mensuales de la ZCIT y los fenómenos asociados eran estimaciones mejores de las posiciones medias mensuales, actuales, que aquellas basadas en una sola fuente en particular. Las razones para esta suposición son: (i) que varios de los atlas climáticos están basados, en parte, en datos diferentes, e (ii) que la escasez de datos meteorológicos en el Pacífico oriental tropical requiere que su interpretación sea en su mayoría subjetiva.

Bennett (1966b, Fig. 4) presentó las posiciones mensuales latitudinales de isobaras en una línea entre la Célula de Alta Presión del Pacífico Sur y una posición al norte de Cuba; esta línea corta a través del Panamá Bight occidental en un ángulo de aproximadamente 15° en relación al meridiano. Suponiendo que en cualquier mes la latitud de la presión mínima se ubica a mitad de camino entre las latitudes de las isobaras mínimas encontradas en todos los meses (1012.5 mb; se presentan isobaras de 1010 mb en febrero y marzo—el punto medio entre ellas coincide con aquel de las isobaras de 1012.5 mb en febrero, pero el punto medio en marzo está cerca de 2° al sur de aquel correspondiente a las isobaras de 1012.5 mb), y que la latitud de la presión mínima representa la posición media de la CEBP, el punto medio entre las isobaras de 1012.5 mb se toma como la mejor estimación de la posición media mensual de la CEBP (Tabla 1, Línea E; Fig. 3).

Las posiciones mensuales de la ZCIT a los 80°W según lo indica Crowe (1951, Figs. 2, 3, 4) se presentan en la Tabla 1, Línea A. Con excepción de agosto, el patrón es similar al de la CEBP. El intento de Crowe de

indicar las posiciones de la ZCIT está aparentemente basado en su análisis de la zona de calmas ecuatoriales, definida como al área "donde menos del 50 por ciento de *todos* los vientos soplan del cuadrante predominante" pero no describe como fueron determinadas las posiciones. Como la suavidad de los vientos, así como su variabilidad, es característica de la zona de calmas ecuatoriales, de acuerdo a la definición clásica, se hizo la comparación con la posición mensual de la zona de vientos suaves a los 80°W conforme lo indica el porcentaje máximo de la frecuencia de los vientos $\leq$ Beaufort 3 indicado en el *Marine Climatic Atlas of the World* (U.S. Navy 1959) y en el *Atlas of Climatic Charts of the Oceans* (Weather Bureau 1938) y presentado en la Tabla 1, Líneas B y C. Nuevamente el patrón es similar al patrón de Crowe de la ZCIT excepto en el caso de agosto que sugiere que la posición para este mes se encuentra demasiado lejos al norte. Ellis (1962) indica que la ZCIT se encuentra solo al norte del Istmo de Panamá (a unos 9°N) en setiembre y octubre. La posición de Crowe de 13°N para agosto, se supone, consecuentemente que está errada y en cambio ha sido substituida una posición de 9.5°N, deducida al promediar sus posiciones de julio y setiembre (Tabla 1, Línea A). La mejor estimación de la posición de la media mensual de la ZCIT se acepta como el promedio de las tres series de posiciones—la de Crowe y aquellas deducidas según los dos Atlas—y se presenta en la Tabla 1, Línea D y Figura 3.

Otra característica asociada con la ZCIT es la fuerte y frecuente pluviosidad, debida a las cantidades relativamente grandes de la actividad de convección en la atmósfera y a la condensación resultante. Las posiciones mensuales latitudinales del porcentaje máximo de la frecuencia de pluviosidad a lo 80°W fueron obtenidas del *Monthly Meteorological Charts of the Eastern Pacific Ocean* (Air Ministry 1956), y U.S. Navy (1959), y las posiciones promediadas para obtener la mejor estimación de la posición media mensual de la frecuencia máxima de pluviosidad (Tabla 1, Líneas F, G, H; Fig. 3).

Alpert (1945) ha intentado presentar las posiciones latitudinales medias mensuales de la ZCIT entre los 90°W y 95°W. Aunque esta área se encuentra a unas 700 millas al oeste del Panamá Bight, es interesante comparar las estimaciones de las posiciones estacionales relativas de la ZCIT, la CEBP y la frecuencia máxima de pluviosidad allí con aquellas a los 80°W. Las posiciones de Alpert están basadas en observaciones meteorológicas a cada hora realizadas diariamente por aviones patrulleros desde febrero 1942 a enero 1944; aunque el lapso de tiempo fue solo de 2 años, Alpert indica:

"El gran total de las observaciones disponibles según los aviones patrulleros en el área desde los 10°N a los 5°S . . . es de dos a cuatro veces superior al gran total de observaciones de todos los meses, 1885-1933, según los informes de los barcos usados en el 'Atlas'." (se refiere al Weather Bureau 1938).

"La posición de la zona de convergencia intertropical en las cartas diarias está por lo general claramente definida por un cambio del viento de 90 a 180 grados entre los vientos del sudeste, sur o sudoeste de la corriente de aire del Hemisferio Meridional y este, nordeste, norte y noroeste u oeste de la corriente de aire del Hemisferio Septentrional, . . ."

La ZCIT puede fluctuar lejos de las posiciones medias mensuales (véase la Tabla I de Alpert), y:

"En ciertos meses una distancia de 300-500 millas (5-9 grados de latitud) separa las posiciones diarias extremas septentrional y meridional de la zona de convergencia. No existe aún la certeza de si la zona de convergencia se desplaza actualmente como una entidad dentro de estos límites, o si se forma, mueve, disipa y vuelve a formarse de nuevo en una nueva localidad, existiendo como una entidad solo en periodos aislados de un día o en varios días consecutivos."

Las posiciones medias mensuales latitudinales de la ZCIT según es indicada por Alpert (1945) se presentan en la Tabla 1, Línea J. Crowe (1951) criticó las posiciones presentadas por Alpert para agosto-octubre, diciendo que están demasiado lejos al sur, sobreentendiendo que los datos pueden reinterpretarse para mostrar que la ZCIT se encuentra entre los 10°-14°N en estos meses. (Con el fin de hacer comparaciones, se considera que las posiciones de Alpert para el área entre los 90° y 95°W, están situadas a un punto equidistante entre estos meridianos, es decir, a 92°30'W). Las posiciones de Crowe para la ZCIT a los 92°30'W y las posiciones de la zona de vientos suaves (según Weather Bureau 1938) en la misma longitud se presentan en la Tabla 1, Líneas I, K (U.S. Navy 1959 no fue usado como fuente para las posiciones de la zona de vientos suaves a los 92°30'W, ya que éstas eran difíciles de determinar debido a la complejidad del viento causada por fuertes vientos norteros que soplan a través del Golfo de Tehuantepec). Las posiciones de Alpert, Crowe y de la zona de vientos suaves se promediaron para obtener lo que se considera aquí la mejor estimación de la posición media mensual de la ZCIT a los 92°30'W (Tabla 1, Línea L; Fig. 3).

La posición media mensual latitudinal de la CEBP a 92°30'W fue estimada mediante la ubicación de las posiciones equidistantes entre las isobaras de 1012.5 mb en las cartas de la presión del nivel del mar: la primera serie de posiciones fue determinada según las isobaras del hemisferio septentrional presentadas en *Normal Weather Charts of the Northern Hemisphere* (Weather Bureau 1952) y las isobaras del hemisferio meridional presentadas en Air Ministry (1956); la segunda serie de posiciones fue determinada según U.S. Navy (1959). Las medias de las dos series de posiciones se toman como la mejor estimación de las posiciones de la media mensual de la CEBP a los 92°30'W (Tabla 1, Líneas M, N, O; Fig. 3).

Las posiciones latitudinales de la frecuencia máxima de pluviosidad a los 92°30'W fueron obtenidas de la misma fuente que las de los 80°W y se presentan, junto con la posición media en la Tabla 1, Líneas P, Q, R. Air Ministry (1956) muestra para marzo y abril la frecuencia máxima de pluviosidad a los 6°S y 5°S respectivamente, mientras U.S. Navy (1959) presenta la máxima a los 5°N. Las diferencias en la posición de la frecuencia máxima de pluviosidad en los dos atlas pueden reflejar posiblemente la existencia de dos zonas de convergencia en la región durante marzo y abril. Sin embargo, para hacer el procesamiento más sencillo y

consistente, se aceptó el promedio de los valores latitudinales como la mejor estimación de la posición media mensual.

La Figura 3 presenta un acuerdo excelente en las posiciones latitudinales relativas mensuales de la ZCIT a los 80°W y a los 92°30'W, y un acuerdo más pobre en aquellas de la CEBP y en la frecuencia máxima de pluviosidad. Todas las tres características se encuentran más lejos al sur a los 80°W en vez de a los 92°30'W, debido a la declinación del gradiente de la ZCIT hacia el continente de la América del Sur (Crowe 1951). La consistencia de las posiciones relativas de la ZCIT en ambas longitudes sugiere que las posiciones a los 80°W son, después de todo, estimaciones bastante confiables.

Por regla general, la ZCIT no coincide con la CEBP pero, relativa a ella, se desplaza usualmente hacia el hemisferio estival (F. R. Miller, *c.p.*). Esto se indica claramente a los 80°W (Fig. 3) donde, durante enero-abril la media del desplazamiento de la ZCIT es 1° de latitud al sur de la CEBP y, durante mayo-diciembre la media del desplazamiento es de 2.8° al norte de ella. Sin embargo, a los 92°30'W, no parece existir la condición usual durante enero-abril cuando la media del desplazamiento es de 1° al norte o hacia el hemisferio invernal en vez del de verano; durante mayo-diciembre la media del desplazamiento es consistente con aquella de los 80°W, encontrándose 3.5° hacia el norte o hacia el hemisferio estival.

Según la Figura 3, puede verse que los movimientos latitudinales de la ZCIT y los fenómenos asociados tienden a seguir aquellos de la declinación solar, con las siguientes excepciones: la amplitud de los alcances latitudinales es más pequeña; la media de las posiciones anuales se encuentra varios grados al norte del ecuador; parece existir un período de desfaseamiento de unos 2 meses entre la posición más meridional de la ZCIT en febrero y el solsticio de invierno en diciembre; y una depresión meridional centralizada en julio resulta en posiciones máximas septentrionales en junio y setiembre-octubre en vez de un solo máximo en agosto, que podría esperarse de un desfaseamiento de 2 meses de la ZCIT relativo al solsticio de verano en junio.

Esta depresión meridional de la ZCIT en julio, con el mínimo secundario de pluviosidad, asociado en la costa del Pacífico, conocido como el *veranillo* o *veranito de San Juan* (Murphy 1939; Alpert 1945, 1946a, 1946b; Garbell 1947; Hydrographic Office 1948; West 1957; Ellis 1962; Portig 1965; Bennett 1966) se ha explicado como causada por una intensificación temporal del anticiclón del Atlántico norte (conocido también como la célula de alta presión de las Azores o Bermuda) en julio forzando la depresión indicada y la CEBP hacia el sur. Ellis (1962) indica:

"La explicación clásica del veranillo de julio ha sido que un máximo de pluviosidad convectiva le sigue al movimiento estacional del sol cuando pasa hacia el norte sobre el Istmo a mediados de abril y cuando regresa hacia el sur a fines de agosto. Teniendo en cuenta un desfaseamiento aproximadamente de un mes, esto produciría un máximo de pluviosidad en mayo y octubre con un mínimo primario siguiendo el solsticio de invierno y un mínimo secundario después del solsticio de verano, más o menos en julio. Esto, realmente, se aproxima al patrón actual. Sin embargo, es obvio según

la consideración de la corriente del viento que la zona de convergencia intertropical no pasa al norte del Istmo tras los movimientos del sol y hacia el sur en octubre como se esperaría según consideraciones puramente astronómicas. Es verdad que algunas autoridades colocan la posición media de la zona de convergencia al norte de Panamá en verano. No obstante el viento a través del istmo en junio, julio y agosto proviene predominantemente del noreste, un hecho incompatible con la posición de la zona de presión baja de la superficie al norte de Panamá durante estos meses. En los mapas sinópticos preparados rutinariamente según los datos de las estaciones meteorológicas en el área de Panamá, es insólito encontrar la zona de convergencia intertropical diseñada al norte del Istmo durante los meses estivales. Los vientos meridionales no predominan y no se encuentra la zona de convergencia al norte del Istmo sino hasta setiembre y octubre."

El mínimo secundario de pluviosidad durante el *veranillo* de julio puede verse en las estaciones ubicadas en las vertientes noroeste y noreste del Panamá Bight (Tablas 4, 5). La Figura 3 indica que sobre el Panamá Bight y las regiones adyacentes, la ZCIT junto con sus fuertes lluvias se encuentra en su posición más meridional cerca a 1°S durante febrero y marzo y en su posición septentrional a unos 10°N durante octubre.⁴

En vista de las consideraciones anteriores, la descripción de Wooster (1959) de la climatología del Panamá Bight, citada en la p. 266, debe modificarse ligeramente: de enero a marzo la ZCIT es probable que se encuentre entre 0° y 1°S en vez de en el límite Ecuador-Colombia (1°20'N); y la ZCIT probablemente se encuentra al norte de Panamá solo durante setiembre y octubre en vez de ser de julio a setiembre.

Debido a que el Panamá Bight se extiende dentro del alcance de las posiciones latitudinales medias mensuales de la ZCIT, se encuentra bajo el dominio de los vientos ya sea de los cuadrantes septentrionales o meridionales (Fig. 9). Las mitades septentrionales y meridionales del Bight, extendiéndose a cada lado de la posición media anual de la ZCIT a lo largo de los 80°W, son complementarias a estos vientos predominantes: las frecuencias medias mensuales de los vientos septentrionales exceden el 60% durante 5 meses (diciembre-mayo) en la mitad septentrional pero solo exceden el 30% durante 3 meses (enero-marzo) en la mitad meridional; aquellas de los vientos meridionales exceden el 60% durante 9 meses (abril-diciembre) en la mitad meridional, pero exceden solamente el 30% durante 6 meses (julio-noviembre) en la mitad septentrional.

Las migraciones de la ZCIT se reflejan en la media mensual de pluviosidad en las estaciones de la costa o cerca a ella (Fig. 10) desde Balboa, Z.C. a los 8°58'N hasta Bahía de Caraquez, Ecuador, a los 0°36'S. En el norte, el período enero-abril es la estación seca mientras en el sur es la estación de lluvias; en Buenaventura, Colombia, cerca a la posición media de la ZCIT, la lluvia es fuerte durante todo el año. El mapa de West (1957) de la pluviosidad anual (Fig. 8) sugiere que la posición latitudinal media

⁴Desde que se terminó el manuscrito, se han recibido de L. J. Allison, Goddard Space Flight Center, NASA, cartas mensuales mostrando la dirección del viento, posición de la ZCIT y la frecuencia de precipitación. Estos diagramas muestran que las posiciones latitudinales de la ZCIT a los 80°W varían de 1°N en febrero a 8°N en julio-octubre con una posición media anual cercana a los 6°N, y la posición media anual del porcentaje máximo de la frecuencia de pluviosidad próxima a los 5°N en el Panamá Bight.

anual de la ZCIT sobre las tierras bajas del Pacífico en Colombia debe situarse en alguna parte entre 1°N y los 6°N donde la lluvia excede 5000 mm anualmente. Los valores que exceden 6000 mm anualmente en Istmina, Andagoya, Buenaventura, Bajo Calima, Mongon y la Guayacana sugieren que la posición media anual se encuentra entre 1°N y los 5°N (Tabla 5; Fig. 7). La distribución anual de pluviosidad en Buenaventura, Bajo Calima y Dagua y de la salinidad superficial del mar en Buenaventura indican que esas estaciones se encuentran ubicadas al norte de la posición media anual; la distribución anual en Tumaco, Mongon y Limones-San Lorenzo y la salinidad superficial del mar frente a Tumaco, indican que esas estaciones yacen al sur de la posición media anual (Tabla 5; Figs. 8, 14). La Figura 10 sugiere que la posición media anual se encuentra en alguna parte entre Buenaventura y Tumaco. Así, parece que la posición media anual de la ZCIT sobre la vertiente oriental del Panamá Bight está cerca de los 3°N. Como lo indican Garbell (1947), Crowe (1951), Mintz y Dean (1952) y Kendrew (1953), la posición de la ZCIT en enero y febrero se inclina hacia el sur al acercarse a la costa y continua inclinándose sobre el litoral llegando tan lejos como el Trópico de Capricornio. Esta desviación meridional sobre el pacífico oriental es también evidente en muchas de las fotografías tomadas por el satélite ATS-1 durante enero-marzo 1967 (Goddard Space Flight Center 1967). Los efectos de esta desviación se ven claramente en las estimaciones de las posiciones medias anuales obtenidas aquí dentro: 8.1°N a los 92°30'W, 5.3° a los 80°W y 3°N en la costa.

La radiación incidente media mensual en el lado del Pacífico de la Zona del Canal (Tabla 2; Fig. 11) se relaciona inversamente a la lluvia en Balboa, y refleja la variación en la cubierta de nubes asociada con los movimientos de la ZCIT. La sola otra estación cerca al Panamá Bight en la que se ha medido la radiación es Portoviejo, Ecuador (Tabla 3); aquí, la radiación media mensual basada sobre los datos de solo cuatro años, no está aparentemente relacionada a los movimientos de la ZCIT y al régimen de pluviosidad en el área.

Evaporación en el Panamá Bight

Se estimaron los valores de la media mensual de evaporación según el método de Jacobs (1951) basados en su Ecuación IV (3):

$$E = k (e_w - e_a) W_a \quad (1)$$

donde

- E = evaporación en 10^{-3} cm/hr,
- k = el factor que (para los valores por horas) pueda esperarse que se encuentre entre 2.8×10^{-4} (para las velocidades del viento, W , inferior a la velocidad crítica de 6.5 m/seg) y 9.8×10^{-4} (para $W > 6.5$ m/seg),
- e_w = presión del vapor en mb en la superficie del mar (0.98 veces la presión del vapor sobre agua pura a una temperatura de t_w , la temperatura superficial del mar),

e_a = presión del vapor a la altura a (6 m) en mb, y

W_a = velocidad del viento a la altura a (6 m) en m/seg.

Para los datos climatológicos, que consisten en valores medios mensuales o estacionales más bien que valores por horas, Jacobs encontró que 6×10^{-4} era el valor correcto para k sobre mares en los que las velocidades (W) tenían un promedio de 5.4 hasta 8.4 m/seg. Sobre el Panamá Bight, sin embargo, la velocidad media es de 4.1 m/seg (Tabla 9), así que puede esperarse que k sea menos de 6.0×10^{-4} . Al suponer que la substitución de los datos climatológicos en vez de los valores por horas no cambiarán grandemente la relación, puede derivarse la siguiente ecuación de las Ecuaciones IV(2) y IV(3) de Jacobs (1951):

$$k = n 2.8 \times 10^{-4} + m 9.8 \times 10^{-4} \quad (2)$$

donde

n = la frecuencia media anual expresada en términos de porcentaje para $W < 6.5$ m/seg,

m = la frecuencia media anual expresada en términos de porcentaje para $W > 6.5$ m/seg y,

$n + m = 100\%$.

Las frecuencias mensuales expresadas en términos de porcentaje para $W > 6.5$ m/seg ($\geq$ fuerza 4 Beaufort) fueron obtenidas de la rosa de los vientos a los 7°N 78°W en la parte septentrional del Panamá Bight, presentado en Air Ministry (1956) y, puesto que hubo pocas observaciones en la parte meridional, según la rosa de los vientos hacia el sudoeste a los $2^\circ 30'\text{N}$, $82^\circ 30'\text{W}$. La frecuencia media anual expresada en términos de porcentaje para $W > 6.5$ m/seg, fue 24% para la región del norte y 28% para la región del sur; la media de estos valores, 26%, fue aceptada como el valor de m para el Panamá Bight, que cuando se substituye en la ecuación 2, da $k = 4.6 \times 10^{-4}$. La Ecuación IV(3) de Jacobs (1951) modificada de esta manera para el Panamá Bight, se convierte en:

$$E = 4.6 \times 10^{-4} (e_w - e_a) W_a. \quad (3)$$

Puesto que

$$R = \frac{e_a}{e_s},$$

entonces

$$e_a = R e_s$$

donde

R = humedad relativa en términos de porcentaje y,

e_s = presión del vapor en saturación en mb a t_a , la temperatura del aire a la altura a .

Al substituir $R e_s$ en la Ecuación 3, puede estimarse la evaporación según los datos disponibles mediante la ecuación siguiente:

$$E \approx 4.6 \times 10^{-4} (e_w - R e_s) W_a. \quad (4)$$

Este método (Ecuaciones 2 y 4) de estimar la evaporación según los datos climatológicos puede probarse mediante el uso de los datos presen-

tados en la Tabla 8 y comparando los resultados con las mediciones directas de la evaporación medida en las tres localidades en el Istmo de Panamá usando vasijas (colocadas en tierra) de evaporación standard clase A del U.S. Weather Bureau. Como $m = 26\%$ para las velocidades medias de 4.1 m/seg sobre el Panamá Bight (Tabla 9), se supuso que para los vientos con una velocidad media de 2.0 m/seg sobre el Istmo (Madden Dam, Tabla 8), m sería proporcionalmente más pequeña, o $m \approx 13\%$. El uso de $m = 13\%$ en la Ecuación 2 produce un valor de 3.7×10^{-4} para k . Según la Ecuación 4, la ecuación de evaporación para los lagos en el Istmo se convierte así:

$$E = 3.7 \times 10^{-4} (e_i - Re_s) W_a \quad (5)$$

donde

E = evaporación media anual en 10^{-3} cm/hr, y

e_i = presión del vapor en la superficie del lago a t_i , la temperatura superficial del lago.

La tasa media de evaporación E , para los lagos del Istmo, se estima por lo tanto que es de 9.3×10^{-3} cm/hr, equivalente a 820 mm/año.

La evaporación media anual según las vasijas fue de 1289 mm (Tabla 8). Los valores medidos mediante el empleo de los recipientes se consideran casi siempre superiores a los valores actuales de evaporación de los lagos. Esto puede corregirse mediante el uso de un coeficiente del recipiente, que es la proporción de la evaporación del lago en relación a la del recipiente. La media del coeficiente del recipiente de cuatro grandes lagos (Salton Sea, California; Lago Mead, Nevada; Lago Hefner, Oklahoma y Lago Mendota, Wisconsin, según la Tabla 21 de Sellers 1965) fue 0.69. Corrigiendo los valores de los recipientes mediante la multiplicación por este coeficiente da una evaporación media anual de 890 mm, la cual no se considera significativamente diferente del valor estimado de 820 mm y que sugiere que las Ecuaciones 1 y 2 con datos climatológicos sí producen estimaciones bastante acertadas.

La evaporación media mensual del Panamá Bight fue estimada mediante la Ecuación 4 y los datos provistos en la Tabla 9. La media mensual de la temperatura del aire (t_a), fue estimada al promediar los valores mensuales dados en Weather Bureau (1938) para los porciones norte y sur del área al este de los 80°W . La media mensual de la velocidad del viento (W) fue estimada al promediar las velocidades en las partes norte y sur del Panamá Bight al este de los 80°W provistas por Hydrographic Office (1948). El número total de observaciones por mes varía de 319 a 450 para el área al norte de los 5°N , pero para el área al sur de los 5°N hay pocas observaciones, fluctuando de 48 a 76; la velocidad media anual es de 4.1 m/seg. Se supuso que los valores de t y W de los barcos no fueron significativamente diferentes de t_a y W_a cuando $a = 6$ m como se requiere en la Ecuación 1. Se obtuvieron los valores de la humedad relativa (R) según todas las tarjetas batitermográficas del Panamá Bight registradas en los archivos del National Oceanographic Data Center de Washington,

D.C. en marzo 1967. Estos datos no fueron suficientes para realizar la estimación de la evaporación media mensual ya que el número de las áreas 1° en las que se hicieron las observaciones variaba de 1 a 17 por mes, de un total posible de 26, y las medias mensuales de todas las áreas combinadas variaron erráticamente, habiéndose basado tan solo en dos observaciones. La media del valor anual de R , encontrada al promediar las medias mensuales, es 82.5% y se considera como una estimación confiable. Como ninguno de los atlas disponibles presentan la distribución mensual de R en el Panamá Bight, se emplearon observaciones realizadas en las estaciones meteorológicas en las costas del Bight (Balboa Heights, Z.C., elevación de 30 m, R fue medida 12 veces diarias; Esmeraldas, Ecuador, elevación de 6 m, R fue medida 3 veces diarias). Las medias de los valores mensuales en las dos estaciones fueron calculadas y se supuso que se aproximaban al promedio de la humedad relativa del Bight, ya que las estaciones se encuentran localizadas en los extremos opuestos, equidistantes (unos 445 km) de la posición media de la ZCIT aproximadamente a unos 5°N . La media del valor anual de R en la estación meteorológica fue 82.8% comparada con aquella de 82.5% de las tarjetas batitermográficas, sugiriendo que los datos de las estaciones, en realidad representan las condiciones en el Panamá Bight.

La tasa de evaporación mensual E , estimada mediante la Ecuación 4, fue entonces convertida a la altura de la columna de agua evaporada (Tabla 9); los valores mensuales fluctúan de 65 mm a 96 mm y se estima que el total anual es 978 mm. La Figura 5 de Jacobs (1951) presenta la isopleta de 0.2 cm/día de evaporación media para el año cruzando norte y sur la parte occidental del Panamá Bight a los 80°W teniendo la mayoría del Bight una proporción de <0.2 cm/día o <730 mm/año, considerablemente inferior a la estimada en este estudio. La media de evaporación anual para el Océano Pacífico entre los 0° y 10°N es 1120 mm (calculada según Jacobs), así que la evaporación del Panamá Bight, de 978 mm, es aproximadamente el 87% de la media para el Océano Pacífico en las mismas latitudes.

Pluviosidad en el Panamá Bight

Puede esperarse que la media anual de pluviosidad en todas las partes del Panamá Bight sea considerable ya que el Bight está situado dentro de los límites de distribución de la media mensual de las posiciones latitudinales de la ZCIT ($9^\circ\text{N} - 1^\circ\text{S}$) conforme se estima en la Tabla 1 y la Figura 3; además, se puede esperar que la pluviosidad sea máxima a los 5°N —la posición media anual de la ZCIT. Jacobs (1951, Figs. 38, 39) indica que la pluviosidad máxima en el Océano Pacífico está entre los 0° y 10°N en donde el valor de la media anual es de unos 1600 mm. La media anual de pluviosidad en las costas del Panamá Bight es considerable: cerca a la costa noroeste es de 1700 mm (la media para Balboa Heights, Isla Taboga, Santa Clara, Chitré, Tonosí; Tabla 4); cerca a la costa oriental es de 5100

mm (la media para Mutis, Nuqui, Buenaventura; Tabla 5); cerca a la costa sudoriental es de 1900 mm (la media para Tumaco, Limones-San Lorenzo, Esmeraldas; Tabla 5); la media para las tres costas es de 2900 mm. La Isla de Cocos ($5^{\circ}32'N$, $87^{\circ}04'W$; elevación 589 m), a unas 360 millas al oeste del Bight, está sujeta a fuertes y frecuentes lluvias lo que explica su densa vegetación y las numerosas cataratas (Hydrographic Office 1951). Los únicos récords de pluviosidad en la Isla Cocos fueron obtenidos por Slud (1967) cuyos valores semanales son sumados para obtener los valores mensuales aproximados:

febrero 27-abril 2, 1963	402 mm,
abril 3-28	652 mm,

indicando que la magnitud de pluviosidad es similar a la del Chocó colombiano.

Jacobs (1951, Fig. 37) presenta un valor anual de pluviosidad de unos 2000 mm sobre el Panamá Bight, y Riehl (1954, Fig. 3.2) presenta un valor de unos 3000 mm. La carta de Jacobs está basada en las estimaciones de pluviosidad de Wuest (1936) y, la de Riehl en las estimaciones de Meinardus (1934). Riehl indica:

"El trabajo de Wuest significa una profundidad mundial anual de pluviosidad de 70 cm; los datos de Meinardus . . . una profundidad de 100 cm. Esta diferencia se sitúa enteramente dentro de los límites de distribución del error de los datos y cálculos."⁵

Las cartas de Jacobs y Riehl, sin embargo, están basadas en el promedio de los datos de áreas de 10° , así que se pierde cualquier precisión de distribución en el Panamá Bight. La Figura 3 indica que la frecuencia máxima de pluviosidad a los $80^{\circ}W$ parece concentrarse entre $1^{\circ}N$ y los $8^{\circ}N$, pero estas frecuencias fueron obtenidas según los atlas (Air Ministry 1956; U.S. Navy 1959) diseñados según los promedios basados en datos de áreas de 5° que sigue siendo una área demasiado grande para permitir una precisión suficiente para describir la distribución de pluviosidad. Los datos meteorológicos obtenidos de los cruceros de ACENTO y EASTROPAC no son suficientes siquiera para sugerir la distribución de pluviosidad sobre el Bight. Solo recientemente se han iniciado las mediciones actuales de pluviosidad en esta región durante los cruceros de EASTROPAC y se necesitarán datos durante muchos años antes de poder estimar una distribución estacional y espacial significativa, basada en promedios de áreas de 1° .

La Isla Malpelo ($3^{\circ}59'N$, $81^{\circ}35'W$; longitud 2 km; elevación 258 m) localizada justamente al oeste del Panamá Bight a una distancia equidistante entre la Isla Cocos y la costa colombiana, es prácticamente una roca desnuda y desprovista casi de vegetación (Townsend 1895; Murphy 1945; Hydrographic Office 1960) y parece tener muy poca lluvia, aunque, según las consideraciones anteriores, se esperaría que este lugar tuviera fuertes lluvias. Murphy (1945) atribuye la ausencia virtual de plantas a

⁵Según "Tropical Meteorology" por H. Riehl, Derechos registrados 1954, usado con el permiso de McGraw-Hill Book Company.

la insuficiencia de lluvia e indica que, en marzo 1941, el cielo cerca a Malpelo estaba claro y sin nubes mientras que a lo largo de la costa colombiana caían fuertes lluvias como es lo común.

Sin embargo, ocasionalmente debe caer alguna lluvia en la Isla Malpelo, ya que Malaspina y Bustamante (1885), citados en el Foreign Office (1920), informan que un capitán desesperado por la falta de agua, quién "desembarcó una vez en una plataforma rocosa en el frente norte de la isla, y después de ascender unas treinta gradas trabajadas a mano, se encontró con un gran charco de agua de lluvia" del cual llenó algunos toneles. En marzo 1941, miembros de la Expedición *Askoy* encontraron también charcos de agua que aparentemente habían manado de la roca, y cuya fuente Murphy (1945) atribuye a la lluvia estacional. McConnell (1943) menciona que "se dice que el agua fluye de las rocas de 20 a 50 pies encima del mar a través de todo el año." Un reconocimiento geológico conducido por el Servicio Geológico del gobierno colombiano en 1953 (según el Informe No. 817 de Rico, *inédito*) informó una pequeña cantidad de agua lluvia en la isla. Durante ACENTO 4 el 19 de febrero 1966, el grupo científico desembarcó en la isla y observó alguna agua en el fondo de varias grietas a unos 50 m sobre el nivel del mar en la base del frente casi perpendicular de la roca que también tenía una pequeña cantidad de agua manando de ella en un lugar; la única vegetación terrestre que se vio fue en la cumbre de la isla y en islotes adyacentes y parece que consiste en grupos esparcidos de pasto o pequeños matorrales; no se hizo ningún esfuerzo para alcanzar la cumbre debido a la falta de tiempo y al declive de los farallones.

Townsend (1895) mencionó varias clases de pájaros marinos "enjambrados" cerca a la cima de la Isla Malpelo; en los cruceros 2, 3, 4 de ACENTO se observaron también muchos pájaros marinos reposando y volando alrededor de la isla. Murphy (1945) indica que el piquero blanco, *Sula dactylatra*, es la especie principal de pájaros en la isla y estima que la población en marzo 1941 estaba constituida por 25,000 individuos; Hutchinson (1950) estimó que 15,000 parejas se reproducen en la isla. La ausencia de acumulaciones blancuzcas de guano (McConnell 1943), que era de esperarse sobre las rocas en una área en la que no llueve casi nunca o nunca y las grandes concentraciones de pájaros marinos, indica que la lluvia es suficiente como para lavar la mayoría de esta acumulación en el mar (Hutchinson 1950). Sin embargo, se encuentra algún guano en los intersticios de las rocas y, con el paso de los años, ha alterado su composición mediante fosfatación (McConnell 1943; Servicio Geográfico de la República de Colombia, Informes Nos. 636 y 817 de Rico, *inédito*).

Describiendo la costa montañosa del Pacífico norte de Colombia, Murphy (1939) escribe:

"En todas partes se encuentran numerosos islotes rocosos; los situados más hacia el sur de la Bahía de Cabita (Cuevita) forman "chimeneas" espectaculares de piedra. Todas con excepción de las islas más mar adentro están cubiertas de vegetación como en el litoral, hasta donde llegan las olas . . . Sin embargo, en algunos pocos lugares, como en Punta Cruces,

fuera de la Bahía de Cupica, la vegetación terrestre de la cadena de islas se hace menos densa a medida que se extienden dentro del Pacífico, así que los miembros extremos, bañados por la espuma del mar, parecen casi tan desnudos como sus contrapartes en la parte árida del Ecuador occidental . . . Cabo Marzo . . . se encuentra densamente arbolizado, pero los islotes de Octavia, que forman la punta de un bajo dos millas o más de la costa, tienen una vida vegetal visible solo de pequeños y escasos arbustos.”⁶

En la Expedición *Askoy* en febrero-marzo 1941, las fuertes lluvias cerca a la costa colombiana cesaban al navegar “unas pocas decenas de millas” de la costa (Murphy 1944d). Murphy (1945) declara:

“Se informa que la altitud de Malpelo es suficiente para precipitar fuertes lluvias ocasionales que caen en el océano una milla poco más o menos hacia sotavento, tanto que el barco cruzando a través con viento en popa puede entrar en la lluvia mientras que la roca por sí misma permanece sin salpicar.”

Murphy (1939) describe la alternación notable de áreas pequeñas húmedas y de grandes áreas secas a lo largo de la costa sudoeste del Ecuador. El *Sailing Directions for South America* (Hydrographic Office 1960) menciona varias áreas densamente arbolizadas a lo largo de esta costa. Las cartas muestran que estas áreas húmedas y arbolizadas están ubicadas hacia el nordeste de elevaciones tales como cabos o islas y, como los vientos predominantes soplan del sudoeste, parece que el levantamiento orográfico de la corriente de aire debido a esas barreras produce lluvia en los costados nordestes o de sotavento. Murphy (1936) indica que las islas de más altitud en el Archipiélago de las Galápagos tienen una vegetación característica de las regiones áridas hasta una elevación de unos 250 m, sobre la cuál la vegetación aumenta con la altitud. Las Islas de Salango y La Plata, frente a la costa sudoeste del Ecuador, tienen elevaciones máximas de 160 y 180 m, respectivamente, y parecen bastante secas, lo cual está de acuerdo con las observaciones de Murphy de las Galápagos. La pequeña Isla de Tumaco, aunque está a los 4° de latitud más lejos al norte y adyacente a las tierras bajas lluviosas de Colombia “. . . es seca, asoleada y arenosa con solo una vegetación raquítica” (Richardson, *En* Chapman 1917, citado por Murphy 1936). Sin embargo, la Isla de Gorgona, aunque solo está a 1° de latitud más al norte que la Isla de Tumaco, y 15 millas de la costa, se asemeja a la Isla de Cocos en cuanto a que es casi del mismo tamaño, llueve extremadamente y está casi completamente cubierta con vegetación densa; Murphy (1939) atribuye la fuerte lluvia al levantamiento orográfico suficiente de la corriente de aire causado por sus 400 m de elevación.

Murphy (1926, 1936, 1939, 1944a, -b, 1945) concluyó que existe un fuerte gradiente de pluviosidad que corre a lo largo de la costa noroeste de Sudamérica con poca lluvia hacia el oeste sobre el océano y mucha pluviosidad hacia el este sobre el litoral. Los vientos predominantes en el litoral (Fig. 2; Weather Bureau 1938; Air Ministry 1956) con una humedad relativamente alta (82.5%) apoyan también las conclusiones de

⁶Con el permiso del American Geographical Society.

Murphy (1939) que la fuerte pluviosidad y tormentas son conveccionales y de origen orográfico; escribió "... parece que en ninguna otra parte del mundo la precipitación depende en tan alto grado en el efecto de las montañas y de los vientos del mar."⁷

Como según estas consideraciones, la lluvia anual sobre el Panamá Bight es aparentemente muy inferior a la recibida sobre sus costas (2900 mm), y las estimaciones de Jacobs (1951) y Riehl (1954) de 2000 mm y 3000 mm, respectivamente, para el Bight, parecen muy altas. Desafortunadamente no es posible obtener mejores estimaciones hasta que no se obtengan datos suficientes de la pluviosidad actual sobre la región, y la estimación del balance mensual completo del agua debe postergarse hasta entonces.

Si esta región entre la Isla Malpelo y la costa colombiana tiene actualmente una pluviosidad relativamente pequeña, la ZCIT debe por una buena parte de tiempo discontinuarse allí, y su presencia aparente conforme está indicada en la Figura 3 debe ser una variación fortuita propia del diseño de las isopletas basado en promedios de áreas de 5°. F. R. Miller (*c.p.*) ha sugerido que la falta aparente de pluviosidad puede explicarse por la ausencia de una convergencia positiva del viento en el área. El examen de las cartas de los vientos superficiales presentadas en el Weather Bureau Atlas (1938) y en el Air Ministry Atlas (1956) indican que coexiste durante la mayor parte de los meses cerca a la Isla Malpelo una divergencia horizontal y una convergencia de velocidad y, ya que los componentes están en sentido opuesto y "tienden a anularse el uno al otro" (Riehl 1954)⁸, puede esperarse poca pluviosidad en tal región meteorológicamente inactiva. Las cartas de la media de los vientos superficiales presentadas por Mintz y Dean (1952) presentan un punto neutral en el campo convergencia-divergencia (indicado por trayectorias cruzadas) centralizado a unos 4°N 85°W en enero y a unos 8°N 85°W en julio. La Figura 2 elaborada por F. R. Miller presenta un punto neutral mayor centralizado a los 0°, 82°W en base a las observaciones a las 1500 GMT durante los cruceros 13 y 14 de EASTROPAC en enero-marzo 1967, y uno a 1°30'N, 81°W basado en todas las observaciones disponibles durante un período de 5 días en febrero de 1967. La presencia de este punto neutral indica que la ZCIT es, realmente, discontinua sobre la parte occidental del Panamá Bight. Si aparece durante una mayor parte del año, como parece que sea el caso, puede explicar parcialmente la poca lluvia aparente en el área relativa a la de Isla Cocos y a la costa colombiana ambas áreas ubicadas en lugares en los que los vientos son frecuentemente convergentes.

Pluviosidad en las vertientes y drenaje de agua dulce

La media mensual del drenaje de la vertiente noroeste del Panamá Bight (al oeste del Río Pácora a 79°17'W, Fig. 6) fue estimada al promediar

⁷Con el permiso del American Geographical Society

⁸Véase anotación al pie de la p. 275.

la media mensual de pluviosidad en 17 estaciones en la vertiente (Tabla 4). No fue posible emplear el método de Thornthwaite (1948) de estimar la evapotranspiración⁹ actual y el drenaje ya que los registros de la temperatura del aire no se pudieron obtener para la mayoría de las estaciones de la vertiente. C. W. Thornthwaite Associates (1964) presentan los datos del balance de agua para siete estaciones en Panamá y la Zona del Canal pero solo tres se encuentran en la vertiente noroeste; el drenaje ha sido calculado según estos valores del exceso de agua usando la suposición de Thornthwaite (1948) que el 50% del agua disponible para el drenaje en cualquier mes sea retenido hasta el próximo mes. La media de los valores anuales para las siete estaciones combinadas son: precipitación—2497 mm; evapotranspiración actual—1385 mm; y drenaje—1112 mm (Tabla 6).

La diferencia entre la media anual de pluviosidad de 2702 mm y la media anual de drenaje de 1762 mm para un período de 44 años (1914-1957) en la Cuenca de Drenaje del Lago Gatun, Zona del Canal y Panamá (según la Figura titulada "Mean weighted rainfall and runoff of the Gatun Lake Basin" en Panama Canal Company 1958) fue 940 mm que puede atribuirse a la evapotranspiración actual.

Para verificar este valor se calculó la evapotranspiración actual de otra cuenca de drenaje similar. La Cuenca del Lago Gatun, la República de Panamá y la Cuenca del Río Amazonas, todas comparten climas similares: selvas tropicales, Af y Am, en partes y praderas tropicales, Aw, en otras, de acuerdo a la modificación de Trewartha (1954) de las clasificación del clima de Köppen. Los límites de la Cuenca de los Ríos Amazonas y Tocantins se presentan en White, James y Parsons (1965) pero, en este estudio la Cuenca del Río Tocantins se excluye ya que no es realmente un afluente del Amazonas. La cantidad anual de pluviosidad sobre la Cuenca del Amazonas fue estimada en $12,270 \times 10^9 \text{ m}^3$ mediante la integración de las áreas entre isoyetas (líneas que representan cantidades iguales de lluvia, presentadas en Clarendon Press 1965) por planímetro, multiplicando los valores resultantes de las áreas por la media de las isoyetas limitantes, y sumando los productos. Al dividir la cantidad total de pluviosidad por el área total de la Cuenca de 5,960,000 km² (Davis 1964) produjo una media anual de pluviosidad de 2060 mm, no significativamente diferente del valor de 2024 mm para la vertiente noroeste del Panamá Bight. La corriente del Amazonas fue medida por el U.S. Geological Survey en colaboración con la Universidad del Brasil y la Marina brasilera durante julio y noviembre 1963 por un método con una precisión de $\pm 5\%$ y se estimó que la media anual de la corriente era de 212,000 m³/seg (Davis 1964), equivalente a un drenaje total anual de $6,680 \times 10^9 \text{ m}^3$ el cuál, cuando es dividido por el área de la cuenca produce una media anual de drenaje de 1120 mm (de acuerdo a Ungemach, *inédito*, el derrame del Río Negro un tributario del Amazonas, fue de 27,000 m³/seg el 13 de abril de

⁹La cantidad de humedad perdida en la atmósfera por evaporación de la tierra y transpiración de las plantas.

1966; sobre esta base el drenaje total de la Cuenca del Río Negro fue calculado en 1300 mm anualmente). Al substraer el drenaje de la pluviosidad queda un valor de 940 mm que puede atribuirse a la evapotranspiración actual y es idéntico al obtenido para la Cuenca del Lago Gatun. Por lo tanto se supone que 940 mm es una estimación razonable de la evapotranspiración actual de la vertiente noroeste del Panamá Bight. Al substraer este valor de 2024 mm, la media anual de pluviosidad para la vertiente, queda un drenaje anual estimado de 1084 mm, no muy diferente del valor de 1112 mm derivado según los datos de las siete estaciones presentadas por C. W. Thornthwaite Associates (1964).

Las mediciones de la corriente de ocho ríos de la República de Panamá fueron realizadas por la Compañía del Canal de Panamá y el Servicio Cooperativo de Fomento Económico durante 1956 y 1957 (Tabla 7). La velocidad de las corrientes de los ríos de la Cuenca del Lago Gatun fueron medidas por la Compañía del Canal de acuerdo a los procedimientos descritos en Corbett *et al.*, (1943); la mayoría de las mediciones fueron realizadas usando el "método de dos puntos" en el que las velocidades son medidas a la profundidad de 20% y a la de 80% de la profundidad total. Se supone que el Servicio Cooperativo usó los mismos métodos al medir las velocidades de las corrientes de Río Grande y Río Santa María. El total del drenaje mensual medido de los ríos panameños, cuando se divide por el área total de drenaje se da en milímetros en la Tabla 7, Línea F. El drenaje anual medido de estos ríos es 1813 mm que es 67% superior al valor estimado de 1084 mm correspondiente a la vertiente noroeste. Esto puede ser causado, en parte, por una media de pluviosidad mayor en las cuencas de estos ríos (2702 mm para la Cuenca del Lago Gatun) que en toda la vertiente noroeste (2024 mm). Uno de los dos años durante el cual se midió la corriente del río, 1957, fue un año especialmente seco, el año de la Gran Sequía del Caribe, así que el drenaje actual de estos ríos en años normales podía esperarse que fuera considerablemente superior a 1813 mm. Consecuentemente, el drenaje anual medido de estos ríos panameños no se considera una base confiable para estimar el drenaje de la vertiente noroeste, pero los valores relativos mensuales del drenaje para estos ríos se consideran que reflejan el drenaje actual de la vertiente noroeste, así que el porcentaje del drenaje anual medido fue calculado para cada mes y multiplicado por el valor anual aceptado de 1084 mm para obtener el drenaje mensual estimado de la vertiente noroeste (Tabla 7, Línea H). Los valores del drenaje mensual así estimados se correlacionan significativamente ($r = 0.95$, $P < 0.01$) con aquellos presentados en la Tabla 6, calculados por el método de Thornthwaite. El drenaje mensual (en mm) fue entonces multiplicado por el área de la vertiente noroeste de 13,300 km² para obtener el drenaje total mensual de la vertiente (Tabla 10) que varía por un factor de 6.5 de 0.35×10^9 m³ en abril a 2.29×10^9 m³ en octubre.

Los límites de la vertiente oriental del Panamá Bight se presentan

en la Figura 7, según Nichols y Murphy (1944, Fig. 1). El promedio anual de la distribución de pluviosidad (Fig. 8) sobre la mayoría ($0^{\circ}25'N$ a $9^{\circ}00'N$) de la vertiente oriental, y la distribución de pluviosidad en febrero, mayo, julio y octubre ha sido estimada por West (1957, cartas 5-10); indica que "el área de tierras bajas del Pacífico en Colombia es probablemente la sección más húmeda del Nuevo Mundo . . ." y "debido a la escasez y a la falta de confianza de los datos meteorológicos, aún una descripción aproximativa del clima de las tierras bajas del Pacífico es difícil."¹⁰ La cantidad total de pluviosidad en la porción de la vertiente presentada por West fue estimada mediante la integración por planímetro de las áreas entre las isoyetas, multiplicando los valores resultantes del área por la media de las isoyetas limitantes, y sumando los productos; dividiendo la cantidad total de pluviosidad por el área, produce los valores presentados en la Tabla 5, Línea V. Todos los datos disponibles de pluviosidad de las estaciones en la vertiente oriental (Fig. 7) con tres o más años de registro (excepto al norte del Ecuador y al sur de Colombia, donde se suprimió un número de estaciones para mantener una distribución bastante igual) se presentan en la Tabla 5. Los valores para febrero, mayo, julio, octubre y la media del valor para todos los meses (valor anual dividido por 12) son significativamente correlacionados ($r = 0.88$, $P = 0.05$) con aquellos derivados de West. El valor anual para las estaciones de la vertiente es 3866 mm comparado con 4281 mm derivado de West.

En cada estación el exceso de agua que permaneció después de la evapotranspiración actual y el almacenamiento en tierra ha sido obtenido según C. W. Thornthwaite Associates (1965) o ha sido calculado según los datos de pluviosidad y temperatura de acuerdo al método de Thornthwaite (1944) usando instrucciones y tablas de Thornthwaite y Mather (1957) y suponiendo que la máxima capacidad de la tierra para almacenar humedad es 300 mm de agua, conforme C. W. Thornthwaite Associates (1965). El drenaje en cada estación (Tabla 5) fue calculado según el exceso de agua suponiendo que la mitad del exceso drena cada mes, y que de acuerdo a Thornthwaite y Mather:

"... para grandes vertientes solo cerca del 50 por ciento del exceso de agua que es disponible para el drenaje en cualquier mes actualmente drena. El resto del exceso de agua es detenido en la vertiente y es accesible para el drenaje durante el próximo mes."

Debido a que el régimen del clima y, consecuentemente, la pluviosidad mensual y el drenaje (Figs. 9, 10, 12) tienden a complementarse a ambos lados de la ZCIT, la vertiente oriental fue dividida por una línea arbitraria trazada a unos $3^{\circ}N$ (línea a guiones en la Fig. 7—la media de la posición anual de la ZCIT) en las partes norte y sur referidas en lo sucesivo como las vertientes nordeste y sudeste. La media anual de drenaje en 10 estaciones en la vertiente nordeste es de 3,250 mm; aquella correspondiente a las 10 estaciones en la vertiente sudeste es de 1,859 mm. El volumen del drenaje fue estimado al multiplicar el drenaje (en mm) por el área de la vertiente

¹⁰Con permiso del Louisiana State University Press.

(Tabla 10). Los valores para las vertientes nordeste y noroeste pueden combinarse ya que tienen un régimen de clima similar, estando ambas al norte de la posición media de la ZCIT: el área combinada es aproximadamente de 72,300 km² y el drenaje combinado, incluyendo el derrame del Canal de Panamá, es el máximo en octubre y noviembre con $22-23 \times 10^9$ m³ por mes, y el mínimo en febrero y marzo con 11×10^9 m³ por mes; el total anual es 207×10^9 m³. El drenaje de la vertiente sudeste, con un área de aproximadamente 78,000 km², es máximo en abril, mayo y junio con $15-17 \times 10^9$ m³ por mes y mínimo en setiembre, octubre y noviembre con 9×10^9 m³ por mes; el total anual es 145×10^9 m³. El drenaje anual de la vertiente colombiana, con un área de 77,446 km² (Instituto Geográfico Agustín Codazzi 1967), estimado según 13 estaciones (Tabla 5) es 275×10^9 m³ (la media anual de pluviosidad es 4950 mm, la media anual de evapotranspiración es 1404 mm, y la media anual de drenaje es 3546 mm).

Para todas las vertientes combinadas, el drenaje dentro del Panamá Bight es máximo en mayo y junio con 34×10^9 m³ por mes, y mínimo en febrero y marzo con 25 y 23×10^9 m³ por mes; el total anual es 350×10^9 m³ (Tabla 10; Fig. 12); parece que la amplitud es relativamente pequeña, siendo el drenaje máximo en mayo, solo 46% superior al drenaje mínimo en marzo. McHugh (1967) estimó el drenaje entre El Salvador y Ecuador como de 300,000 pies³/seg, o 270×10^9 m³/año; aparentemente es demasiado bajo ya que el drenaje solo en el Panamá Bight excede este valor por un 30%. La magnitud del drenaje anual en el Panamá Bight puede tal vez visualizarse mejor cuando se compara con el desagüe de los ríos principales como se muestra en seguida:

	Desagüe anual (10 ⁹ m ³)	Área de drenaje (km ²)	Referencia
Vertiente del Panamá Bight	350	150,000	Tabla 10
Río Amazonas	6,680	5,960,000	Davis (1964)
Río Congo	1,250	3,690,000	Grove (1965)
Río Yang Tse Kiang	625	1,960,000	Spencer (1965)
Río Misisipí	550	2,220,000	Davis (1964)
Río Colombia	230	670,000	Owen (1968)
Río Nilo (en Asuán)	93	2,850,000	Hurst (1965)
Vertiente mundial	36,160	148,578,000	Davis (1964)

El drenaje en el Bight es un veintavo del desagüe del Amazonas, el río más grande del mundo; un cuarto de el del Río Congo; mitad de el del Yang Tse Kiang, el río más largo que fluye en el Océano Pacífico; más de la mitad de el del Misisipí, el río más grande en Norteamérica; una y media de el del Río Colombia, el más largo que fluye en el Pacífico oriental; y cuatro veces el del Nilo. El drenaje por unidad de área para la vertiente del Bight es el doble al de la Cuenca del Amazonas y siete veces el de la Cuenca del Congo, si bien todas las áreas se encuentran ubicadas en la faja de lluvia ecuatorial. El área de la vertiente abarca solo 0.1% de la vertiente mundial pero el drenaje incluye el 1% del drenaje mundial.

Factores climatológicos y salinidad

Wooster (1959) intentó estimar los efectos de la pluviosidad y del drenaje en las salinidades superficiales de la costa del Panamá Bight, basándose en las siguientes suposiciones: (i) que "el promedio anual del desagüe de los ríos de la vertiente del Pacífico en Colombia es 8000 metros cúbicos por segundo," equivalente a $250 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{año}$ (tasa de desagüe presentada por Manuel 1955, en la que aparentemente el ha igualado la cantidad de drenaje con la cantidad de pluviosidad; el valor es, sin embargo, una buena estimación, teniendo poca diferencia con el de $275 \times 10^6 \text{ m}^3$ estimado para la vertiente colombiana en este estudio); (ii) que "la precipitación total anual en el área es de 300 cm, y la precipitación estacional y la evaporación pueden estimarse por los métodos de Jacobs (1951)"; e (iii) que "el agua dulce agregada a la capa superficial de la región examinada no es transportada fuera de la región ni se mezcla con aguas más profundas." Las estimaciones de Wooster son las siguientes:

"... durante el período junio a agosto la salinidad de una capa de agua de 10 metros de profundidad, 300 millas de largo por 60 millas de ancho puede ser reducida por la pluviosidad y el drenaje desde 33 partes por mil hasta 28 partes por mil en 78 días. Durante el período más lluvioso, setiembre a noviembre, solo se necesitarían 65 días, mientras durante el período diciembre a mayo se necesitarían 172 días."

Aunque se calcularon aquí mejores estimaciones de la media del drenaje mensual, y de la media mensual de evaporación del Panamá Bight, todavía no es posible estimar la media de la pluviosidad mensual debido a la falta de suficientes datos relacionados directamente a la lluvia y a la aparente complejidad climatológica del área. Las estimaciones de Wooster de los efectos del drenaje, pluviosidad y evaporación en la salinidad superficial del Panamá Bight, serán consecuentemente los mejores datos disponibles hasta que se realicen mediciones suficientes de la pluviosidad actual en el Bight.

PARTE II. OCEANOGRAFIA

Métodos usados en los cruceros de ACENTO

Las estaciones hidrográficas fueron espaciadas de acuerdo a la reducción esperada de los gradientes en las propiedades con respecto al alejamiento de la costa, fluctuando los intervalos de 10 millas cerca a la costa a intervalos de 90 millas mar afuera (Figs. 18, 19). Las subestaciones fueron espaciadas aproximadamente a intervalos de 10 millas entre las estaciones hidrográficas. En las subestaciones se obtuvo regularmente agua de la superficie mientras el barco estaba en marcha para hacer después mediciones de temperatura, salinidad y de los pigmentos de fitoplancton. En subestaciones seleccionadas, se obtuvo agua superficial para medir las sales nutrientes y la fijación de carbono por el fitoplancton.

Se hizo en cada estación hidrográfica un solo lanzamiento de botella Nansen. En aguas de más de 300 m de profundidad se bajaron 10 botellas a profundidades nominales variando de 10 a 300 m. A profundidades

inferiores a los 300 m, la botella más profunda fue colocada a una profundidad nominal de 3 m del fondo. Las profundidades actuales de muestreo fueron determinadas termométricamente o trigonometralmente. Las muestras de la superficie fueron obtenidas con un balde.

La precisión de las mediciones, si se conoce, se define como el límite de confianza del 95% de los errores aleatorios (Strickland y Parsons 1965).

Las temperaturas subsuperficiales fueron determinadas mediante dos termómetros reversibles protegidos en cada botella Nansen. Los lanzamientos batitermográficos se hicieron aproximadamente hasta 125 m o hasta el fondo en aguas menos profundas. Las temperaturas superficiales fueron determinadas mediante un termómetro de cubo. La precisión de la media de medición de dos termómetros reversibles es de unos $\pm 0.02^{\circ}\text{C}$ (Wooster y Taft 1958). La precisión de los termómetros de cubo empleados es cerca de $\pm 0.1^{\circ}\text{C}$.

Las muestras de agua para las determinaciones de salinidad fueron almacenadas en la sombra en botellas de suero tapadas con tapones de caucho. Las determinaciones se hicieron en laboratorios en tierra por medio de un salinómetro inductivo CSIRO. La precisión del método es de unos $\pm 0.003\text{‰}$ (Brown y Hamon 1961).

Las muestras de agua para las determinaciones de oxígeno disuelto fueron obtenidas inmediatamente después de haber removido las botellas Nansen del cable hidrográfico, y se empezó el análisis 15 minutos más tarde. Durante ACENTO 1-3 se empleó la titulación de Winkler de tiosulfato de sodio que tiene una precisión de cerca de $\pm 0.03\text{ ml/L}$ (Strickland y Parsons 1965). Durante ACENTO 4, se empleó la técnica modificada del método de Winkler desarrollada por el Chesapeake Bay Institute (Carpenter 1965a). La precisión de este método es cerca de $\pm 0.1\%$ (Carpenter 1965b).

Las muestras de agua para el análisis de los micronutrientes de las plantas fueron puestas en botellas de polietileno de 250 ml, luego fueron congeladas a -10° hasta -20°C y almacenadas a estas temperaturas. Para el envío aéreo a San Diego, California, fueron empacadas en hielo seco. El tiempo máximo de almacenaje antes del análisis fue 53 días. El efecto que pudo tener la congelación sobre la exactitud de las determinaciones no fue determinado, pero Riley (1965) declara que las muestras que se congelan rápidamente en una solución del 40% de glicol son estables por varios meses respecto a las determinaciones de $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NO}_2\text{-N}$ y $\text{SiO}_4\text{-Si}$. Stefansson y Richards (1963) han demostrado un buen acuerdo entre las muestras analizadas inmediatamente y aquellas analizadas después de un período de congelación (sus muestras para $\text{PO}_4\text{-P}$ fueron almacenadas por 4 semanas, las para $\text{NO}_3\text{-N}$ por 2 semanas, y las de $\text{SiO}_4\text{-Si}$ por 10 semanas). W. H. Thomas (*c.p.*) ha encontrado pérdidas de 9 al 22% en las concentraciones de $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{SiO}_4\text{-Si}$ y $\text{NH}_3\text{-N}$ analizadas después de 37 días de congelación. Se realizaron análisis en el laboratorio de la Comisión

en La Jolla. Las muestras fueron descongeladas durante la noche, lo que permitió que alcanzaran una temperatura normal, y luego fueron filtradas, antes del análisis, a través de un papel de filtro Whatman No. 42. Los métodos empleados son descritos por Strickland y Parsons (1965): para el fosfato-fósforo reactivo, inorgánico, soluble ($\text{PO}_4\text{-P}$), por el método de ácido ascórbico, tartrato-antimónico de potasio, basado en el método de Murphy y Riley (1962); para el silicato-silíceo reactivo ($\text{SiO}_4\text{-Si}$), empleando metol-sulfito y ácido oxálico para reducir el compuesto del silíceo-molibdato (Mullin y Riley 1955a); para el nitrito-nitrógeno inorgánico ($\text{NO}_2\text{-N}$), basado en el método de Shinn (1951), se empleó sulfanilamida y N-(1-naftol)-etilenodiamina para desarrollar el color; y para el amoníaco-nitrógeno ($\text{NH}_3\text{-N}$ y una fracción del nitrógeno en los aminoácidos), basado en el método de Richards y Kletsh (1964) por oxidación con hipoclorito alcalino y luego la determinación del nitrito. El análisis para el nitrato-nitrógeno inorgánico ($\text{NO}_3\text{-N}$) está basado en el método de Mullin y Riley (1955b) usando la reducción de hidracina y la determinación subsiguiente del nitrito, descrito en el estudio de Strickland y Parsons (1960). La precisión de los análisis es la siguiente: $\text{PO}_4\text{-P}$, $\pm 0.03 \mu\text{g-at/L}$; $\text{SiO}_4\text{-Si}$, $\pm 0.3 \mu\text{g-at/L}$ al nivel de $10 \mu\text{g-at/L}$ y $\pm 1.4 \mu\text{g-at/L}$ al nivel de $60 \mu\text{g-at/L}$; $\text{NO}_3\text{-N}$, $\pm 0.3 \mu\text{g-at/L}$ al nivel de $4.5 \mu\text{g-at/L}$ y $\pm 1.3 \mu\text{g-at/L}$ al nivel de $30 \mu\text{g-at/L}$; $\text{NO}_2\text{-N}$, $\pm 0.03 \mu\text{g-at/L}$; y $\text{NH}_3\text{-N}$, $\pm 0.1 \mu\text{g-at/L}$ (Strickland y Parsons, 1960, 1965).

Se sacó agua de la superficie con un balde para efectuar el análisis de los pigmentos. Durante ACENTO 1-3, fueron filtrados 500 ml de agua, durante ACENTO 4, se filtraron 250 ml de agua y se obtuvieron muestras subsuperficiales mediante botellas Nansen. Las muestras de agua fueron almacenadas en la obscuridad a la temperatura del laboratorio hasta tres horas antes de ser filtradas; la media del tiempo de almacenamiento fue cerca de una hora. Las muestras se filtraron a través de filtros de fibra de vidrio Whatman GF/C, a los cuales se les había aplicado por medio de succión una capa fina de carbonato de magnesio con el fin de prevenir la acidificación y por lo tanto la pérdida de clorofila, y para que sirviera como un filtro fino para retener los organismos más pequeños (C. J. Lorenzen *c.p.*). La succión fue mantenida a presiones entre los 25 y 35 cm de mercurio durante la filtración. Después de la filtración se congelaron inmediatamente los filtros y el fitoplancton sin secarlos ya que existe la convicción que la secada puede destruir algunos de los pigmentos (C. J. Lorenzen, *c.p.*). Las muestras fueron almacenadas en la obscuridad a -10° hasta -20°C por un período hasta 6 semanas para ACENTO 1-3 y hasta 8 semanas para ACENTO 4; fueron empacadas en hielo seco durante el envío aéreo a San Diego. Los filtros de vidrio conteniendo el carbonato de magnesio y el fitoplancton fueron pulverizados por 30 segundos en un molidor eléctrico. Las muestras de ACENTO 1 y 2 fueron pulverizadas con un triturador Teflon que se desgastó rápidamente con el uso. Para evitar la posibilidad de la desintegración incompleta de las células de fito-

plancton mediante el uso del triturador sujeto a deterioro, se substituyó por un triturador de vidrio cónico para las muestras de ACENTO 3 y 4, y no indicó desgaste después de usarlo considerablemente. Las determinaciones de la clorofila *a* y de los faeopigmentos se hicieron empleando el método fluorométrico de Yentsch y Menzel (1963) de acuerdo a las modificaciones y ecuaciones de Lorenzen (1966). Los fluorómetros fueron calibrados contra los valores de la clorofila *a* obtenidos por el método espectrofotométrico de Richards y Thompson (1952) empleando la fórmula dada por Strickland y Parsons (1965). La precisión del método es cerca de $\pm 10\%$ (Yentsch y Menzel 1963). Para comparar con los resultados obtenidos por la filtración a través de los filtros éster-celulosa, los valores obtenidos con los filtros de vidrio deben probablemente aumentarse en un 25% (Forsbergh y Broenkow 1965; Humphrey y Wootten 1966). C. J. Lorenzen (*c.p.*) no ha encontrado, sin embargo, tales diferencias entre los dos tipos de filtros.

La tasa de la fijación de carbono por superficie de fitoplancton fue medida por el método de radiocarbono (carbono 14) de Steemann Nielsen (1952). Se obtuvieron muestras de la superficie del agua con un balde de polietileno y fueron incubadas a la temperatura de la superficie del mar bajo luz natural entre el orto y el mediodía o entre el mediodía y el ocaso. La solución de radiocarbono, el equipo de filtración y los filtros de membrana (diámetro medio del poro, 0.3 microns; diámetro máximo del poro, 0.5 microns) fueron provistos por el International Agency for ^{14}C Determination en Charlottenlund, Dinamarca, que también hizo la standardización, las cuentas y los cálculos. Se utilizó la misma solución de radiocarbono en todos los cruceros. Se le agregó a cada muestra 20 microCurios de radioactividad. La standardización de la actividad total fue determinada al emplear la asimilación del carbono por *Chlorella* (Steemann Nielsen 1965) que produce valores calculados de la fijación de carbono que son 45% superiores a aquellos basados en la standardización mediante la precipitación del carbonato de bario. Se emplearon en cada experimento una botella opaca y dos transparentes. La fijación en la botella opaca fue substraída de la de las botellas transparentes para corregir la asimilación no fotosintética del carbono. La fijación en la obscuridad fluctuó del 1% al 58% de aquella en la luz, con una mediana de 9%. La precisión al nivel de 15 mgC/m^3 al día es $\pm 1.5 \text{ mgC/m}^3$ al día (según Strickland y Parsons 1965).

La transparencia del agua fue estimada mediante el disco Secchi. No fue práctico mirar el disco de manera correcta desde el barco usado en estos cruceros, para eliminar los reflejos de la superficie (Cialdi y Secchi 1865, Tyler 1968), usando por ejemplo una caja con fondo de vidrio o una máscara. Los valores dados, por lo tanto, son inexactos debido a que los reflejos de la superficie fueron la causa de que el disco desapareciera de la vista a profundidades menores. La diferencia entre las profundidades medidas con o sin un visor aumenta según la profundidad: una medición

de 35 m con un visor vino a ser de 25 m sin visor (Fig. 75) según la cubierta de nubes y el estado del mar. El coeficiente de absorción vertical por metro (k) es dado por el término $\frac{1.7}{D}$ donde D es la profundidad en metros a la cual el disco desaparece de la vista. La profundidad del 1% de luz superficial que se aproxima a la profundidad de compensación o la profundidad de la zona eufótica se estimó al multiplicar D por 2.5.

El zooplancton fue obtenido con redes, un metro a través de la boca, fabricadas con malla de tejido de gasa nylon (Nitex No. 452 en el cuerpo, tamaño de apertura 0.452 mm; Nitex No. 295 en la sección posterior y en el copo, tamaño de apertura 0.295 mm). Durante ACENTO 1, se realizaron arrastres oblicuos hasta una profundidad aproximada de 300 m; se necesitaron cerca de 10 minutos para descender la red y 20 minutos para halarla. Durante ACENTO 2-4 se hicieron arrastres oblicuos a una profundidad de unos 140 m; se necesitaron unos 4 minutos para descender la red y 8 minutos para halarla. Se empleó un correntómetro Tsurumi para estimar la corriente del agua, y el volumen total del agua filtrada fue calculado por el método del South Pacific Fishery Investigations (1953). En los arrastres de 300 m, una media de 770 m³ de agua fue filtrada por arrastre, con un alcance de 530 m³ hasta 1000 m³; en los arrastres de 140 m, la media fue de 380 m³ con un alcance de 160 m³ hasta 780 m³. Los valores de la concentración de zooplancton obtenidos de los arrastres de 300 m y aquellos obtenidos de los arrastres de 140 m no son estrictamente comparables; los valores dados para ACENTO 1 son probablemente demasiado bajos en relación a los de ACENTO 2-4 ya que, en el Pacífico oriental tropical, se cree que la mayoría del zooplancton está "localizado en la capa de 0-140 m, especialmente en áreas de concentraciones moderadas o altas" (Blackburn 1966). Los volúmenes del zooplancton húmedo fueron medidos por desplazamiento después de sacar los organismos de más de 5 cm de longitud. Se presentan las concentraciones de zooplancton en mililitros por 1000 m³ de agua filtrada (ml/10³m³) y se han calculado hasta dos cifras significativas. Griffiths (1963), empleando la variancia total, ha indicado que los límites del 95% de confianza de un solo arrastre oblicuo son $\frac{1}{3}$ y 3 veces el valor del arrastre.

Los datos y su procesamiento

Todos los datos meteorológicos y oceanográficos obtenidos durante los cruceros de ACENTO se presentan en el Informe de los Datos de ACENTO (Inter-American Tropical Tuna Commission 1967b). La mayoría de los mapas que muestran isopletras representantes de las distribuciones geográficas de las propiedades y características oceanográficas fueron elaboradas por el escritor, y se basan sobre sus propias opiniones subjetivas de la interpolación, extrapolación y selección de intervalos; se exceptúan la Figura 2, elaborada por F. R. Miller y la Figura 26 elaborada por E. B. Bennett. Según los trazos de la temperatura-profundidad en las tarjetas

batitermográficas, el espesor de la capa superior isothermal o mixta¹¹ del agua, fue estimado mediante la profundidad del punto de intersección de las líneas rectas de trazo tangente en relación a aquellas porciones del trazo representantes de la capa mixta y de la parte superior de la termoclina. Se emplearon círculos de varios tamaños para representar las distribuciones de las propiedades que no podían ser representadas con confianza por isopletas, ya sea a causa de la gran variabilidad de las propiedades no conservativas o debido a la insuficiencia de datos.

Variaciones diurnas

Temperatura superficial del mar

La variación diurna de la temperatura superficial del mar en las regiones tropicales del Océano Atlántico ha sido descrita por Kuhlbrodt y Reger (1938, Tabla 60, Fig. 44) en un análisis de los datos de la expedición alemana "Meteor" en 1925-27 (Fig. 17). El mínimo ocurrió a las 0400 horas y el máximo a las 1400 y 1500 horas; la amplitud media diaria en el ecuador fue 0.28°C; la temperatura aumentó durante 10 horas y disminuyó durante 13 horas; y la temperatura fue superior a la temperatura media diaria desde las 1000 horas hasta las 2000 horas (Roll 1965).

Los datos obtenidos durante los cruceros de ACENTO fueron analizados para determinar si existía una variación similar diurna de la temperatura de la superficie del mar en el Panamá Bight. Para dar a conocer tal variación fue necesario reducir al mínimo las variaciones relativamente grandes provenientes de otras fuentes. Esto fue realizado mediante la agrupación de los datos de todos los cruceros (N = 489) en 24 intervalos traslapados de 3 horas con el fin de obtener muestras de tamaño suficientemente grandes (N = 51-74) en cada intervalo para que la mayoría de los valores promedios fueran significativos, y un número suficiente de puntos para delinear la curva diurna (Tabla 15; Fig. 17). Los valores computados son medias consecutivas de 3 horas, es decir, una secuencia de promedios de períodos de 3 horas, computado cada uno según las mediciones de las 2 últimas horas del período precedente y a la hora siguiente del período precedente en el ciclo de 24 horas.

Las variaciones de corto plazo, tales como las del segundo ápice a las 0100-0200 horas aparecen en los datos de ACENTO y probablemente no son de origen diurno. Se trazó una curva suave a través de los puntos para eliminar estas variaciones a corto plazo (Fig. 17). La curva del Panamá Bight es casi idéntica a la del Atlántico tropical, con excepción de que la amplitud es muy superior, siendo 0.72°C comparada a 0.28°C (y con la excepción de un pequeño ápice secundario a las 0100-0200 horas si es que se considera significativo). Esta amplitud relativamente grande puede tal

¹¹Se refiere usualmente a la capa superior isothermal como la "capa mixta" debido a que se forma muy a menudo por la acción de mezcla del viento. Pero en las regiones con vientos débiles y fuertemente influenciadas por el drenaje de agua dulce como en la parte oriental del Panamá Bight, la capa isothermal superior comúnmente no se mezcla bien debido a la alta estabilidad causada por gradientes agudos de salinidad en los 10 m superiores. Debe tenerse esto en cuenta siempre que se refiera a la "capa mixta."

vez explicarse parcialmente a causa de los ángulos máximos del sol cenital en el ecuador, que da como resultado un calentamiento mayor de las aguas superficiales durante el día, y por la situación del Panamá Bight en la zona de calmas ecuatoriales, en la que los vientos suaves causan un mínimo de perturbación en la capa superficial caldeada. Kuhlbrodt y Reger (1938, Tabla 60) indicaron que los datos del "Meteor" cerca al ecuador tienen una amplitud mayor (0.34°C) que aquella de toda la zona tropical.

La curva suave de la variación diurna de la temperatura superficial del mar fue usada para corregir el tiempo de recolección de las temperaturas medidas de la superficie de acuerdo a la escala situada al lado derecho en la Figura 17. Los valores corregidos se usaron entonces para construir los mapas de las distribuciones geográficas de temperatura durante cada crucero de ACENTO (Figs. 24, 25).

Clorofila a de la superficie

Las variaciones diurnas en las concentraciones de la clorofila a y en la biomasa del fitoplancton en aguas superficiales han sido observadas en regiones ampliamente distribuidas (Tabla 16) pero la periodicidad observada por varios de los investigadores parece ser bastante inconsistente, no habiéndose limitado la máxima y mínima a ningún período especial del día. La amplitud de la periodicidad es, sin embargo, bastante consistente; la media de las razones de las concentraciones máximas a mínimas fluctúa aproximadamente de 1:1 a 4:1.

Para mostrar la distribución geográfica de la concentración de clorofila a en aguas superficiales, deben corregirse probablemente los valores para los efectos de la periodicidad diurna. Sin embargo, no se han conducido experimentos para determinar la periodicidad en el Panamá Bight, así que se intentó estimarla mediante el análisis de las concentraciones de clorofila a , medida durante los cruceros de ACENTO. El método de análisis fue similar al descrito para demostrar las variaciones diurnas de la temperatura superficial del mar. Los datos de todos los cruceros ($N = 476$) se agruparon en 24 intervalos traslapados de 3 horas y se seleccionaron medianas ($N = 49-75$) en vez de las medias aritméticas como medidas de la tendencia central debido a que las medianas están menos afectadas por los valores extremos encontrados frecuentemente en las mediciones de clorofila a (Tabla 15; Fig. 17). Los valores de las medianas fueron superiores de las 0800 a 1500 horas y mínimos de las 1900 a 0300 horas. Los factores de corrección para el tiempo del muestreo fueron obtenidos según la curva suave trazada a ojo a través de los puntos en la Figura 17, y están basados sobre la media (0.174 mg/m^3) de los 24 valores de las medianas (Tabla 15). Se usaron entonces los valores corregidos para construir los diagramas de la distribución geográfica de la clorofila a (Figs. 48, 49).

Fijación del carbono superficial

Las variaciones diurnas en la fijación del carbono por el fitoplancton marino han sido observadas por un número de investigadores, entre ellos:

Doty y Oguri (1957), Verduin (1957), Yentsch y Ryther (1957), Shimada (1958), Holmes y Haxo (1958), Ryther y Menzel (1961), Ryther, Menzel y Vaccaro (1961), Lorenzen (1963), McAllister (1963), El-Sayed y Mandelli (1965), Angot y Gérard (1966), Angot (1967), Newhouse, Doty y Tsuda (1967), y Sournia (1967). Los valores de la fijación de carbono en la superficie, medidos durante los cruceros de ACENTO fueron por lo tanto agrupados por hora de recolección y período de incubación y probadas para ver si existían diferencias significativas entre los grupos. Las muestras obtenidas al orto e incubadas del orto al mediodía, tenían una tasa de fijación mediana diaria de 8.0 mgC/m³ día y aquellas obtenidas a mediodía e incubadas desde el mediodía hasta el ocaso tenían una tasa mediana diaria de 7.2 mgC/m³ día. Esta diferencia no fué significativa de acuerdo a la prueba de la mediana, así que los mapas de la fijación superficial (Figs. 50, 51) no fueron corregidos para la variación diurna.

Volúmenes de zooplancton

Las diferencias sistemáticas entre los volúmenes de zooplancton obtenidos mediante arrastres oblicuos durante la noche y aquellos obtenidos durante el día han sido frecuentemente observadas. La media de las razones noche:día medidas durante varios cruceros en el Pacífico oriental son las siguientes:

Región	Media de la razón noche:día	Origen
Hawai y el Pacífico ecuatorial	1.5	King y Hida (1954, 1957)
Pacífico oriental tropical	1.2	Blackburn (1966, Tabla 1)
Pacífico oriental tropical	1.3-1.5	Bennett (1963)
Corriente del Perú	1.0	Forsbergh y Joseph (1964, Tabla 9)
Pacífico oriental	1.1-1.8	Datos inéditos, Proyecto EASTROPAC, Cruceros 11-14, 20, 30
Panamá Bight	1.2	Este estudio

Se obtuvo una razón de 1.2:1 para todos los cruceros de ACENTO combinados pero ni las medias ni las medianas probaron ser significativamente diferentes cuando fueron examinadas por las pruebas de rango y de la mediana, respectivamente. Consecuentemente, los diagramas de las concentraciones de zooplancton (Figs. 54, 55) no fueron corregidos para el tiempo de recolección.

Profundidad del máximo de ciertas propiedades

Si las variaciones diurnas en la abundancia aparente del zooplancton en los 300 m superiores de agua se explican por la migración vertical (como lo sugieren los movimientos de la capa profunda dispersiva), entonces puede esperarse que ocurran las variaciones diurnas en las distribuciones verticales de la clorofila *a* debidas al apacentamiento, y en las distribuciones verticales de los faeopigmentos, NH₃-N y NO₂-N, propiedades que en parte son derivadas de los excrementos del zooplancton (Lorenzen 1967). Las profundidades en las que ocurrió la máxima en estas propiedades

durante ACENTO 4 (el único crucero de ACENTO en el que se hicieron mediciones subsuperficiales de clorofila *a*, de los faeopigmentos y de $\text{NH}_3\text{-N}$) fueron separadas en dos grupos, las que se midieron durante el día y las de la noche; las medianas de los valores, sin embargo, no fueron significativamente diferentes, sugiriendo que no existen en el Panamá Bight diferencias diurnas, marcadas, en la distribución vertical de estas propiedades.

Circulación

Schott (1931) describe que la circulación general de las aguas superficiales en el Panamá Bight está dirigida en sentido contrario a las manecillas del reloj, siendo más intensa en el invierno debido a los vientos septentrionales que soplan con más fuerza en esta época que en el verano en el Golfo de Panamá; observó que existe una corriente hacia el occidente al sur de Punta Mala con velocidades hasta de 2 nudos o sea 1 m/seg y que en febrero-marzo se formó una convergencia que atraviesa desde la Península de Azuero hasta la Isla Malpelo entre la corriente del Golfo de Panamá y una proveniente del noroeste.

Wooster (1959), en base a las observaciones de la deriva del barco, cartografió la circulación estacional promedio de las aguas superficiales en el Panamá Bight (Fig. 15), la cual compendió en la forma siguiente:

"... estos mapas sugieren que el agua superficial del Panamá Bight circula en sentido contrario a las manecillas del reloj, recibiendo agua desde el oeste en las partes central y sur, y desaguando hacia el oeste por la parte norte. Durante el invierno, las corrientes son más fuertes en la mayor parte del Bight y el abastecimiento del oeste toma aparentemente lugar más lejos hacia el sur."

Nombró la corriente superficial que fluye hacia el norte a lo largo de la costa oriental del Bight "Corriente de Colombia."

Sund (*inédito*) dedujo según las distribuciones superficiales y subsuperficiales de temperatura algunas características generales de la circulación en el Golfo de Panamá:

"El afloramiento es evidente . . . durante los reconocimientos efectuados en marzo 1955, abril 1956, marzo 1957 y 1958 y abril 1959. Las pautas de las isotermas indican un flujo superficial del agua aflorada fuera de la Bahía de Panamá, hacia el sur y, tal vez, también fuera de la Bahía de San Miguel al costado oriental del Golfo. Aparentemente el agua fría penetra el Golfo a lo largo y arriba de una hondonada en el costado occidental, aproximadamente a la distancia equidistante entre la costa occidental de Panamá y el Archipiélago de las Perlas. Esta afluencia está presente durante los tiempos del afloramiento como también durante el tiempo en que el agua cálida se encuentra presente en el área. En algunas pocas ocasiones, las pautas de las isotermas indican una circulación generalmente contraria a las manecillas del reloj en la superficie y cerca a ella."

Según los mapas de las corrientes superficiales y de la topografía geopotencial de Bennett (1963, Figs. 5, 6) ha sido interpretada una circulación ciclónica en la mitad septentrional del Panamá Bight durante la Expedición EASTROPIC en noviembre de 1955.

Los mapas más recientes de las corrientes mensuales superficiales en el Pacífico tropical, basados en observaciones hechas a la deriva del barco,

son aquellas de Wyrтки (1965). Interpretó la circulación en el Panamá Bight en la forma siguiente:

"Frente a la costa de Colombia se desarrolla un remolino ciclónico de forma elíptica. El ramal que fluye hacia el norte a lo largo de la costa es el de la Corriente de Colombia. El ramal que fluye hacia el sur, abandona el Golfo de Panamá en una dirección sur y sudoeste, y se desarrolla más fuertemente de diciembre a abril. Durante este período, la mayoría del agua que sale del Golfo de Panamá, donde ocurre un fuerte afloramiento, se desvía al oeste y se une a la circulación anticiclónica centralizada cerca a los 5°N, 88°W. Durante el resto del año, el remolino situado frente a Colombia se desarrolla más débilmente."

Bennett (1965), según directas "mediciones de corrientes a tres profundidades en cada una de cinco localidades," realizó un análisis de la corriente neta, total, y de marea, en la parte occidental de la Bahía de Panamá durante setiembre-octubre 1958. Siguen algunas de sus conclusiones referentes a las corrientes netas y totales:

- a. En general la corriente es la suma de los componentes de la corriente neta y de marea de aproximadamente igual magnitud.
- b. La corriente neta fluye en dirección contraria a las manecillas del reloj a través del golfo y de la bahía, y forma parte de la Corriente de Colombia.
- c. La dirección del flujo de la corriente neta se localizó generalmente a lo largo de las isobatas.
- d. Dentro del contorno de las 10 brazas (18 m) la velocidad de la corriente neta fue cerca de 0.3 nudos (0.15 m/seg), mientras más lejos mar afuera pero dentro del contorno de las 20 brazas (36 m), la velocidad fue de 0.7 nudos (0.35 m/seg) . . .
- m. La corriente máxima total, que aparece durante las mareas de sicigia, sería aproximadamente de 1.5 nudos (0.8 m/seg) en el área entre Punta Chame y la Isla Taboga."

Stevenson (1970), según aproximaciones geostroficas basadas en los datos de ACENTO, ha cartografiado la circulación estacional durante 1965-66. Encontró una circulación contraria a las manecillas del reloj o ciclónica con un flujo en el sur del Bight, proveniente del sur y del sudoeste, y una salida en el nordeste que varía hacia el oeste hasta el sur. Las figuras de Stevenson presentan lo siguiente: en mayo-junio, una célula ciclónica parcialmente formada fue centralizada a los 6°30'N 79°30'N; en agosto, una célula elíptica se extendió desde los 4°30'N hasta los 7°N; en noviembre no apareció ninguna célula y se intensificó la Corriente de Colombia; y en febrero-marzo una célula bien definida fue centralizada a los 6°N, 79°W (Fig. 16). Encontró también que la estabilidad era baja en el centro de las células y que era baja en febrero-marzo en la parte noroeste del Bight debido al afloramiento producido por el viento; y que la estabilidad fue alta a lo largo de la costa colombiana debido a la capa superficial de baja salinidad del agua, producida por el drenaje de los ríos y debido a la desviación hacia la derecha del agua cálida superficial en la Corriente de Colombia.

Cochrane (1967) describió también una circulación ciclónica en el Panamá Bight durante enero-febrero 1967; a fines de enero se midieron velocidades en exceso de 3 nudos o 1.5 m/seg en el desagüe meridional frente a Punta Mala.

Nivel del mar

Patullo *et al.* (1955, Apéndice I, Grupo 46) encontró una pauta estacional similar de la fluctuación del nivel del mar en siete estaciones de mareas localizadas en la costa del Pacífico desde San José, Guatemala hasta Buenaventura, Colombia. Puede agregarse a este grupo Tumaco, Colombia (Tabla 14, Fig. 13) ya que sigue la misma pauta ocurriendo una depresión máxima de febrero a abril. La media mensual del nivel del mar en Balboa, Z.C. se correlaciona significativamente con la de Buenaventura ($r = 0.97$, $P < 0.01$) y con la de Tumaco ($r = 0.91$, $P < 0.01$). Después de corregir los efectos de la presión atmosférica en el nivel del mar en Balboa, sigue siendo significativamente correlativa con la de Buenaventura ($r = 0.94$, $P < 0.01$).

El Air Ministry Atlas (1956) indica que los vientos septentrionales prevalecen en la parte norte (norte de los 5°N) del Panamá Bight desde diciembre a abril, teniendo la velocidad máxima en febrero, y los vientos sudoestes prevalecen desde setiembre a noviembre con la velocidad máxima en octubre. Esto es también evidente en la Figura 7.

En el Panamá Bight, los vientos septentrionales durante enero-abril impulsan las aguas superficiales hacia el sur, las cuales se desvían luego al sudoeste por el transporte de Ekman (Figs. 15, 16). Este transporte hacia el mar en la parte occidental tiende a reducir el nivel del mar a lo largo de las playas. Recíprocamente, los vientos sudoestes durante mayo-diciembre impulsan las aguas superficiales hacia el noreste las que luego se desvían al este por el transporte de Ekman; este transporte costanero en la parte oriental tiende a ascender el nivel del mar a lo largo de las playas.

Fleming (1940) indicó que el nivel del mar y los vientos septentrionales en Balboa Z.C. estaban estrechamente relacionados, causando los fuertes vientos septentrionales de enero a abril una depresión del nivel del mar en la cabecera del Golfo; Schaefer, Bishop y Howard (1958) encontraron que la relación de las medias de los valores mensuales estaban altamente correlacionadas ($r = 0.97$, $P < 0.01$). Debido a que no se obtuvieron datos al sur de los 3°30'N durante ACENTO 1, 2 y 3, no pudo determinarse si las velocidades en la parte meridional de la Corriente de Colombia fueron actualmente superiores, como era de esperarse, durante los meses en los que prevalecieron los vientos sudoestes. Las velocidades al norte de Cabo Corrientes fueron superiores durante ACENTO 4 (febrero-marzo) que durante los otros cruceros, pero esto es probablemente una reacción compensatoria al gran transporte que sale del Panamá Bight de la porción noroeste, ya que las velocidades medidas más hacia el sur fueron inferiores (Stevenson 1970). Si la capa mixta espesa (>45 m; Fig. 21) cerca a la costa colombiana durante ACENTO 3 (noviembre) fue causada por el hundimiento del agua superficial, esto puede interpretarse como una evidencia de un aumento del transporte hacia el litoral en los meses precedentes. Las velocidades más grandes en la Corriente de Colombia

parece que ocurrieron durante ACENTO 1, a juzgar por la pendiente del gradiente de la profundidad de la capa mixta frente a la costa colombiana en ese tiempo (Figs. 20, 22).

Por lo tanto, parece que los efectos de la variación del viento tanto en la parte meridional como septentrional del Panamá Bight se complementan el uno al otro, tendiendo a reducir el nivel del mar de enero a abril y a ascenderlo en los meses restantes.

Distribución geográfica de las propiedades y características

Espesor de la capa mixta

Las distribuciones estacionales del espesor de la capa isothermal superior o mixta,¹² conforme fue medida durante los cruceros de ACENTO, se presentan en las Figuras 19 y 20. Durante ACENTO 1, se extendió una convexidad termal superficial con una profundidad de <15m desde los 6°N, 79°W al sudoeste, hacia la Isla Malpelo; el espesor de la capa mixta aumentó rápidamente hacia la ribera continental de acuerdo a la dinámica de la célula de circulación ciclónica, siendo las aguas desviadas hacia la derecha por el transporte de Ekman causando que la termoclina se hundiera conforme se arremolinaron en sentido contrario a las manecillas del reloj a través del Bight; a lo largo de los 4°N el espesor aumentó de <15 m a >45 m en unas 100 millas náuticas. Durante ACENTO 2, la capa mixta no presentó características notables, tan solo profundizándose hacia la costa oriental. Durante ACENTO 3, la convexidad termal se desarrolló nuevamente como durante ACENTO 1 con el mismo eje NE-SW, pero fue más profunda (<25 m) y cambió ligeramente hacia el oeste; a lo largo de la costa oriental la capa mixta fue más profunda y ancha que durante cualquiera de los otros cruceros, reflejando en este tiempo el aumento de la velocidad de la Corriente de Colombia (Stevenson 1970). Durante ACENTO 4, se extendió una convexidad termal somera a través de todo el Panamá Bight, desde el Golfo de Panamá, al sur, hacia el centro del Bight y luego hacia el sudoeste. Dentro de la convexidad son aparentes dos cimas: una situada en la mitad de la boca del Golfo con profundidades tan someras como de 5 m, aparentemente el resultado del flujo proveniente del Golfo impulsado por un fuerte viento, lo cual causó un ascenso de la termoclina en el límite izquierdo de la corriente (mirando a favor de la corriente); y otra a los 5°N, 79°W donde no se encontró capa mixta, alcanzando la termoclina actualmente la superficie y formando un domo termal marcado (Figs. 21, 23) que parece estar relacionado con la célula de circulación bien definida centralizada a los 6°N 79°W (Stevenson 1970). La relación puede explicarse por el hecho de que el agua superficial siempre es conducida fuera del centro de la célula ciclónica y debe ser reemplazada por agua más profunda, lo cual causa un ascenso de la termoclina en el centro de la célula.

Wooster (1959, Fig. 15), según los datos obtenidos en marzo de 1941

¹²Véase anotación al pie de la p. 288.

durante la Expedición *Askoj*, fue el primero en describir una convexidad termal o domo en el Panamá Bight; esta característica fue descubierta en el derrotero a lo largo de los 4°N extendiéndose aproximadamente de los 77°45'W hasta cerca de los 79°00'W. Durante la Expedición de SCOT en mayo 1958, se encontró un domo a lo largo de los 5°30'N entre los 78°30'W y los 80°40'W (M. Blackburn, *En Blackburn et al.*, 1962a, Fig. 9). Durante ACENTO 4, se encontró el domo entre los 78°00'W y 79°45'W a lo largo de los 5°N (Fig. 23). No existe la evidencia de la formación de un domo durante ACENTO 1 en mayo-junio (Fig. 22) aunque en mayo de 1958 había un domo. El examen de datos inéditos de temperatura del Proyecto EASTROPAC reveló lo siguiente: existía un domo entre los 3°30'N y 5°00'N a lo largo del derrotero entre Punta Mariato y Punta Guascama en febrero 1967 durante EASTROPAC 14; en agosto de 1967 durante EASTROPAC 47, no se encontró evidencia de la formación de un domo entre Punta Mariato y Cabo Manglares; y un domo estaba presente entre los 3°20'N y los 5°00'N a lo largo del último derrotero en febrero 1967 durante EASTROPAC 77. Estas observaciones indican que un domo termal centralizado alrededor de los 5°N, 79°W probablemente siempre está presente en el primer trimestre del año y puede ocurrir ocasionalmente en el segundo trimestre del año.

Temperatura y salinidad superficial del mar

Las distribuciones estacionales de la salinidad superficial conforme fueron medidas durante los cruceros de ACENTO se presentan en las Figuras 26 y 27. Una de las características oceanográficas más notables del Panamá Bight es el frente marcado de salinidad superficial, con gradientes tan agudos como 3.0‰ en 20 millas náuticas, que corre paralelo a la costa oriental en todas las estaciones. Este frente está mantenido aparentemente por grandes cantidades de drenaje de agua dulce proveniente de las selvas de la vertiente oriental, encontrándose con las aguas oceánicas de alta salinidad desviadas hacia el litoral por el transporte Ekman en la Corriente de Colombia. Al norte del Río Baudó a los 5°N (Tabla 5; Fig. 7) ocurre relativamente poco drenaje, así que la parte norte del Panamá Bight le debe una buena porción del agua superficial de baja salinidad, al drenaje provisto en la parte meridional (por los ríos Baudó, San Juan, Patía, Mira, Esmeraldas y numerosos ríos más pequeños) y conducido hacia el norte por la Corriente de Colombia. Los efectos de la circulación ciclónica se ven claramente durante ACENTO 1 y 4, en las plumas de baja salinidad que se dirigen hacia el norte frente a la costa oriental, y durante ACENTO 1 y 2 hacia el oeste a través de la boca del Golfo de Panamá.

Las salinidades superficiales en el área de ACENTO alcanzaron su nivel más alto, con valores promedios de 31.8 y 31.7‰, durante ACENTO 1 y 4 (Tabla 22) probablemente como resultado de lo siguiente: (i) a la pequeña cantidad de drenaje de la vertiente septentrional durante febrero-marzo (Tabla 10; Fig. 12); (ii) a la poca lluvia sobre la parte norte del

Panamá Bight durante enero-abril (Tabla 4; Fig. 10); e (iii) al afloramiento de aguas subsuperficiales de más salinidad en febrero-marzo. La media de las salinidades disminuyó hasta 30.5‰ durante ACENTO 2, y a 29.1‰ durante ACENTO 3, probablemente como resultado del aumento del drenaje y de la pluviosidad en la parte norte del Bight, y a la ausencia del afloramiento de mayo a diciembre.

Las distribuciones estacionales de la temperatura superficial del mar en el Panamá Bight conforme fueron medidas durante los cruceros de ACENTO se presentan en las Figuras 24 y 25. Durante ACENTO 1-3, como lo indica el trazado de tres o menos isotermas, las fluctuaciones disminuyeron de 2.7°C en mayo-junio a 2.1°C en agosto, y a 1.8°C en noviembre; durante ACENTO 4, las temperaturas superficiales fueron extremadamente variables como lo indica el trazado de nueve isotermas, y la fluctuación fue 4.4°C con el gradiente máximo corriendo este-oeste justamente al sur de la Península de Azuero. Durante todos los cruceros las temperaturas superficiales alcanzaron su nivel más alto en dos regiones: (i) a lo largo de la costa oriental; e (ii) al noroeste a unas 50 millas al sur de Punta Mariato. La media de la temperatura superficial en el área de ACENTO (Tabla 22) fue más alta durante ACENTO 1, con un valor de 28.3°C, probablemente como resultado de los altos valores del calentamiento total recibido en la superficie por el océano (Q_t) durante enero-abril, según lo presenta Wyrski (1966a, Fig. 67) para el área de 10° centralizada a los 5°N, 85°W; la media de temperatura disminuyó a 27.5°C durante ACENTO 2, y a 27.2°C durante ACENTO 3; la media de temperatura no fue alta (27.5°C) durante ACENTO 4, a pesar de los altos valores de Q_t en enero y febrero debido al afloramiento de las aguas subsuperficiales más frías.

Durante ACENTO 4, las áreas de temperaturas bajas superficiales (<25.5°C) coincidieron con aquellas de alta salinidad superficial (>33‰), de estabilidad baja (Stevenson 1970), y a las cimas de las convexidades termales en el Golfo de Panamá y en el centro de la célula de circulación ciclónica bien desarrollada en medio del Panamá Bight; la salinidad superficial más alta (34.74‰) de cualquier crucero de ACENTO, ocurrió durante ACENTO 4 a los 5°N, 79°19'W, justamente 19 millas al oeste de la posición en que se encontró que la termoclina había alcanzado la superficie. Estas observaciones indican que aparece un afloramiento marcado durante febrero y marzo por lo menos en dos regiones del Panamá Bight: (i) en la mitad occidental del Golfo de Panamá, un fenómeno que se tiene ya bien documentado (Schott 1931; Fleming 1935, 1940; Schaefer 1957; Schaefer, Bishop y Howard 1958; Wooster 1959; Forsbergh 1963; Sund *inédito*; Smayda 1963, 1965, 1966; Stevenson 1970); e (ii) en el domo termal en el centro de la célula ciclónica descrita por Stevenson (1970).

Para determinar si las condiciones oceanográficas en el Panamá Bight durante el período de los cruceros de ACENTO fueron normales o anómalas, se compararon las distribuciones de la salinidad superficial y de temperatura con las distribuciones de promedios mensuales según fueron pre-

sentados por Bennett (1966a) y Wyrski (1964a). Se examinaron también los resultados de otras expediciones en el área para determinar alguna de la variabilidad de un año a otro de las condiciones oceanográficas.

Los mapas de Bennett (1966a) del promedio de salinidad superficial indican lo siguiente en el Panamá Bight: en mayo las salinidades en el Golfo de Panamá ($\sim 33\text{‰}$) y cerca al centro del Bight ($\sim 33.5\text{‰}$) se aproximan a las observadas durante ACENTO 1, pero no existe un frente evidente a lo largo de la costa oriental, debido probablemente a la escasez de observaciones cerca a la costa (no hay datos para junio y agosto); en noviembre el área con salinidades $< 31\text{‰}$ es muy superior a lo que fue durante ACENTO 3, pero la mayoría de los datos fueron obtenidos durante 1955, un año en el que llovió extremadamente en la región centroamericana (Bennett 1963); en febrero la salinidad en el Golfo es $> 33.5\text{‰}$ y en marzo $> 34.5\text{‰}$ comparada con la de ACENTO 4, que fue cerca de 33‰ , pero la distribución en el Bight en marzo es completamente diferente a la observada durante ACENTO 4 ya que no se presenta ninguna lengua de agua de alta salinidad que se dirija desde el Golfo hacia el sur, y tampoco se encuentra un frente a lo largo de la costa oriental. Las pocas observaciones de las que pudo disponer Bennett (1966a) en el Panamá Bight y el proceso de promediar por áreas de 1° , impidieron aparentemente la revelación de algunas características de las distribuciones de la salinidad superficial. No es posible, por lo tanto, determinar si las condiciones durante el período de ACENTO fueron normales o anómalas según la comparaciones efectuadas de los mapas de salinidad de ACENTO con los mapas del promedio de salinidad superficial de Bennett (1966a).

Los mapas de Wyrski (1964a) del promedio de la temperatura superficial indican lo siguiente respecto al Panamá Bight: durante mayo, junio, agosto y noviembre las condiciones son relativamente isotermas (amplitud $< 2^\circ\text{C}$) como lo fueron durante esos meses del período de ACENTO (amplitud $1.8\text{--}2.7^\circ\text{C}$), y la media de las temperaturas tiene poca diferencia ($< 1^\circ\text{C}$) de la del período de ACENTO; durante febrero y marzo las fluctuaciones de las temperaturas promedio fueron relativamente grandes ($\sim 2.5^\circ\text{C}$ y $\sim 4.0^\circ\text{C}$) como lo fueron durante ACENTO 4 (4.4°C) pero la media de las temperaturas es unos 2°C inferior a la de ACENTO 4, en parte debido, tal vez, a la escasez de los datos de aguas templadas de la costa oriental; durante febrero y marzo las temperaturas promedio en la parte occidental del Golfo de Panamá ($< 25^\circ\text{C}$, $< 24^\circ\text{C}$) son similares a las de ACENTO 4 ($< 25^\circ\text{C}$) y las lenguas de agua fría ($< 25^\circ\text{C}$) que se extienden desde el Golfo hacia el sur son aproximadamente similares en forma y dirección a las indicadas para ACENTO 4 ($< 26^\circ\text{C}$); y el fuerte gradiente en la temperatura superficial observado al sur de la Península de Azuero, es similar al observado durante ACENTO 4.

Según estas comparaciones parece que las condiciones de temperatura en el Panamá Bight durante ACENTO 1-3 fueron normales, pero en cierta forma fueron anómalas durante ACENTO 4 cuando la media de las

temperaturas superficiales fue unos 2°C más alta de lo normal. La última conclusión se encuentra apoyada por la indicación de que el afloramiento fue tal vez débil antes del tiempo de ACENTO 4, ya que el nivel del mar en la mitad septentrional del Panamá Bight fue más alto de lo normal durante varios meses antes del crucero (Tabla 12; Fig. 59).

Schott (1931) comentó sobre el frente agudo de temperatura comúnmente encontrado en febrero y marzo al sur de la Península de Azuero y lo atribuyó a la convergencia de agua cálida proveniente del noroeste y al agua fría del Panamá Bight. Observó que en marzo de 1880 el S.M.S. *Vineta* en ruta WNW en el área de los 7°N , 81° - 82°W , encontró que la temperatura aumentó de 20.6°C hasta 25.5°C en las 4 primeras horas y hasta 29.6°C en las 8 horas siguientes. Se observó un gradiente similar durante ACENTO 4 con temperaturas fluctuantes de 25.3°C cerca al centro del Bight hasta 30.0°C , 80 millas hacia el WNW.

Tal vez el frente aparente (Wooster 1959) observado durante el mes de marzo 1941 en la Expedición *Askoy* aproximadamente a los 4°N $80^{\circ}30'\text{W}$ y descrito por Murphy (*En* Nichols y Murphy 1944), formó parte de la convergencia indicada por Schott (1931, Lámina 21) como corriendo hacia el sur desde Punta Mariato hasta la Isla Malpelo, en su diagrama del promedio de las corrientes de febrero y marzo.

Schott (1931, Fig. 4, Lámina 22), principalmente según los datos obtenidos durante la Expedición *Albatross*, presentó las distribuciones de la temperatura superficial y de la salinidad superficial en el Panamá Bight en marzo, durante una ocurrencia del fenómeno de "El Niño" en 1891; las salinidades superficiales en el Golfo de Panamá fueron extremadamente altas ($>34.5\text{‰}$) y una lengua de agua de alta salinidad ($>34.0\text{‰}$) se extendió desde el Golfo hasta el sur-sudoeste, casi hasta el ecuador, comparada a las salinidades moderadas del Golfo ($>33.0\text{‰}$) y a una lengua de agua de salinidad moderada ($>32.5\text{‰}$) que se extendió solamente hasta los 4°N durante ACENTO 4; las temperaturas superficiales fueron extremadamente bajas en el Golfo de Panamá ($22\text{--}23^{\circ}\text{C}$) y una lengua de agua fría ($<25^{\circ}\text{C}$) se extendió hacia el sudoeste tan lejos como los 3°N 83°W , comparada a las temperaturas moderadas del Golfo ($\sim 25^{\circ}\text{C}$) y a una lengua de agua fría ($<26^{\circ}\text{C}$) que se extendió hacia el sur, solo tan lejos como los 5°N durante ACENTO 4.

Schott (1931, Lámina 22) trazó las isotermas superficiales relativas a la latitud y al tiempo para enero-abril durante el fenómeno de "El Niño" de 1925, según los datos obtenidos en las travesías a lo largo de la costa sudamericana de varios barcos, desde Balboa Z.C. hasta Valparaíso, Chile: las temperaturas superficiales fueron bajas ($<23^{\circ}\text{C}$) en el Golfo de Panamá durante la mayoría de febrero, alcanzando un mínimo de 18.0°C el 18 de febrero; el agua fría ($<25^{\circ}\text{C}$) se extendió desde el Golfo hacia el sur en febrero y marzo, llegando tan lejos como los 2°S el 22 de febrero. Los mapas de Fleming (1935) de la temperatura y salinidad superficial del Golfo de Panamá, basados en los datos obtenidos por el U.S.S. *Hannibal*

durante el 9-24 de marzo, 1933, indican que el afloramiento fue mucho mayor entonces que durante ACENTO 4. La comparación de los datos de las estaciones a través de la boca del Golfo, la única parte del Golfo que fue adecuadamente muestreada durante ACENTO 4, indica que en 1933 la fluctuación de la temperatura superficial fue 17.7-22.9°C y que la de la salinidad superficial fue 34.4-34.9‰ (Hydrographic Office 1934) comparada con 24.2-28.1°C y 30.3-33.5‰ durante ACENTO 4.

Wooster (1959), comparó las condiciones oceanográficas en el Golfo de Panamá a fines de febrero 1941, durante la Expedición *Askoy* con aquellas del crucero del U.S.S. *Hannibal* (Hydrographic Office 1934): en 1941 las salinidades superficiales fueron bajas (31.6-33.4‰), las temperaturas superficiales fueron altas (>26°C), y se presentaron fuertes haloclinas y termoclinas en comparación a 1933, cuando las salinidades superficiales fueron altas (34.6-34.8‰), las temperaturas superficiales fueron bajas (por lo común <20°C), la termoclina fue débil y virtualmente no existió haloclina. Concluyó que "en dondequiera que el afloramiento estuviera bien desarrollado en 1933, fue débil o ausente en 1941."

Bennett (1963, Fig. 8) trazó las salinidades superficiales y las temperaturas superficiales en la parte norte del Panamá Bight durante la Expedición EASTROPIC en noviembre 1955. El frente costanero de salinidad se desarrolló pobremente al norte de Cabo Corrientes, comparado al frente agudo observado durante ACENTO 3 que recorrió la longitud del litoral oriental y cruzó la boca del Golfo de Panamá hasta Punta Mala. Este probablemente fue producido por una cantidad excepcional de pluviosidad y por el drenaje de agua dulce que entró por la parte norte del Panamá Bight, ya que los datos suministrados por la Compañía del Canal de Panamá indican que durante 1955, especialmente durante noviembre, la lluvia fue anormalmente copiosa a lo largo de las playas del Golfo de Panamá; en Balboa Heights, Z.C. la pluviosidad anual fue 21% superior y en noviembre fue 52% superior a la media de los 68 años (Tabla 11); en Santa Clara, Panamá, la pluviosidad anual fue 6% superior y en noviembre fue 37% superior a la media de los 24 años; en Tonosí, Panamá, la pluviosidad anual fue 20% superior y en noviembre 55% superior a la media de los 39 años. Las temperaturas superficiales parecen haber sido ligeramente inferiores durante EASTROPIC que durante ACENTO 3, posiblemente debido a la fuerte pluviosidad. Los mapas de EASTROPIC presentan una lengua de agua de alta salinidad (>32‰) cerca a los 5°N la cual aparentemente provino de la parte occidental y causó un frente de salinidad moderadamente desarrollado a lo largo del margen septentrional en el centro del Bight, en contraste agudo con las condiciones isohalinas encontradas allí durante ACENTO 3, en la misma época del año.

Desde enero 1967 hasta abril 1968, el Proyecto EASTROPAC condujo una serie de cruceros oceanográficos en el Pacífico oriental tropical abarcando la región desde los 20°N a los 20°S entre los 119°W y la costa americana. Cochrane (1967, Figs. 3, 4) trazó las distribuciones de

las temperaturas y salinidades superficiales del Panamá Bight durante EASTROPAC 14 (enero-febrero 1967). Las temperaturas superficiales en la boca del Golfo de Panamá fueron ligeramente superiores ($\sim 26^{\circ}\text{C}$) que las temperaturas promedio indicadas por Wyrski (1964a) para enero y febrero ($< 25^{\circ}\text{C}$ a 26°C), y las salinidades superficiales ($\sim 30\text{‰}$) fueron considerablemente inferiores al promedio de las salinidades indicado por Bennett (1966a) para esos meses ($> 31\text{‰}$ a 33‰).

El examen de los mapas de Cochrane y de los datos de EASTROPAC 14 (datos inéditos suministrados por Texas A & M University y el Proyecto EASTROPAC) indican que las condiciones físicas y químicas en el Panamá Bight fueron bastante diferentes de las que existían durante ACENTO 4 (1966). Las isotermas superficiales durante EASTROPAC 14 fueron nuevamente trazadas independientemente del mapa de Cochrane y se indican en la Figura 64. Se encontró una lengua de agua de alta salinidad ($> 31\text{‰}$), similar a la indicada por Bennett (1963) durante noviembre 1955, a través de la parte occidental del Bight centralizada a lo largo de los 5°N . No hubo indicación en cuanto a las áreas de alta salinidad encontradas durante ACENTO 4 en la boca del Golfo de Panamá y en el centro del Bight. Se encontró un área de temperaturas superficiales bajas ($> 26^{\circ}\text{C}$) en el centro del Bight ligeramente al oeste de la observada durante ACENTO 4, pero no se encontró un área de temperatura superficial baja en la boca del Golfo tal como la observada durante ACENTO 4.

Las temperaturas superficiales en el Panamá Bight durante EASTROPAC 77 (enero-febrero 1968) se presentan en la Figura 64. La pauta de las isotermas en la parte noroeste del Bight es similar a aquél durante ACENTO 4, pero las temperaturas fueron inferiores en 1° - 2°C ; la isoterma de 25°C en 1968 sigue la isoterma de 26.5° de 1966. Las desviaciones del nivel del mar en Balboa, Z.C. de la media de 1951-67 (según la Tabla 12) indican que el afloramiento en la cabecera del Golfo de Panamá fue ligeramente inferior a lo normal en febrero 1966, considerablemente inferior a lo normal en enero 1967 y casi normal en enero 1968; estos meses precedieron los períodos de tiempo durante los cuales los cruceros de ACENTO 4, EASTROPAC 14 y EASTROPAC 77, respectivamente, estuvieron en el Panamá Bight. El afloramiento débil en enero 1967 puede ser la explicación de las altas temperaturas superficiales en la parte occidental de la boca del Golfo durante EASTROPAC 14, relativa a aquellas durante ACENTO 4; las temperaturas superficiales bajas en esta área durante EASTROPAC 77 relativa a aquellas durante ACENTO 4, sin embargo, no se explican, por la desviación insignificante del nivel del mar, aunque los vientos septentrionales más fuertes de lo normal y las temperaturas superficiales más bajas de lo normal en Balboa, Z.C. sugieren que el afloramiento debe haber sido superior a lo normal en enero 1968.

Micronutrientes de las plantas

Las distribuciones de las concentraciones superficiales de $\text{PO}_4\text{-P}$ durante los cruceros de ACENTO se presentan en las Figuras 28 y 29.

Durante todos los cruceros las concentraciones fueron muy bajas, en su mayoría inferiores a $0.2 \mu\text{g-at/L}$; durante ACENTO 4 una lengua de agua con concentraciones superficiales mayores a $0.2 \mu\text{g-at/L}$, que coincide con lenguas similares de agua fría y de alta salinidad (Figs. 25, 27), se extendió desde el Golfo de Panamá hacia el sur, lo que indica que el afloramiento en el Golfo y en el centro del Bight produce algún enriquecimiento de las aguas superficiales. El hecho de que las concentraciones de $\text{PO}_4\text{-P}$ en aguas de baja salinidad de la costa oriental no son superiores a las de las aguas más salinas mar afuera, indica que el drenaje de agua dulce es muy pobre en el contenido de $\text{PO}_4\text{-P}$; esta indicación está apoyada por el hecho de que toda la vertiente del Panamá Bight está compuesta de laterita (McNeil 1964, p. 98) la cual es baja en "fósforo y otros elementos requeridos por las plantas." Smayda (1966) encontró que el $\text{PO}_4\text{-P}$ en el Golfo de Panamá disminuía durante la estación de lluvias y concluyó que esto era causado por la utilización biológica y las concentraciones bajas en el drenaje.

Las distribuciones de las concentraciones de $\text{NO}_3\text{-N}$ en la superficie durante los cruceros de ACENTO se presentan en las Figuras 30 y 31. Las concentraciones fueron en su mayoría inferiores en $1.0 \mu\text{g-at/L}$ durante todos los cruceros. Smayda (1966) indicó que el lavado de las concentraciones de $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$, y $\text{NH}_4\text{-N}$ en las hojas caídas y vivas causado por la fuerte lluvia en las selvas de la vertiente del Golfo de Panamá pueden contribuir con cantidades significantes de micronutrientes para el Golfo. Si es así, las cantidades deben haber sido bastante pequeños, ya que durante los cruceros de ACENTO, las concentraciones de estos micronutrientes no fueron más grandes en las aguas costaneras de baja salinidad que en aguas oceánicas de alta salinidad, con excepción de pequeñas áreas cerca al delta del San Juan y la Bahía de Buenaventura en donde las concentraciones de $\text{NO}_3\text{-N}$ fueron ligeramente superiores durante ACENTO 2 y 3. Durante ACENTO 1, una estrecha banda de una concentración relativamente alta de $\text{NO}_3\text{-N}$ ($>1.0 \mu\text{g-at/L}$) coincidió con el frente de salinidad cerca a la costa oriental. El fuerte drenaje de los ríos dentro del Panamá Bight debe arrastrar grandes cantidades de vegetación al mar como lo hace el Río Guayas en el Golfo de Guayaquil según lo ha observado Murphy (1936, 1939). Murphy (1939) mencionó que fuera de la costa de Colombia el cinturón de objetos flotantes está "lleno de objetos a la deriva que varían en tamaño de hojas y nueces a árboles gigantes" y, observó que "grandes cantidades de desechos vegetales y desperdicios fangosos son conducidos al encauzamiento (de la entrada libre al sur del Puerto Utría, Colombia) durante tres trimestres del año . . ." ¹³ Durante la Expedición Scot en mayo de 1958, M. Blackburn (*c.p.*) observó frecuentemente árboles flotantes y desperdicios en el trayecto entre Cabo Corrientes y Balboa, Z.C.

Aunque en los registros de los cuadernos de bitácora de los cruceros de ACENTO, no se mencionan casi tales objetos flotantes, puede com-

¹³Con permiso del American Geographical Society.

prenderse que la faja de concentraciones superficiales relativamente altas de $\text{NO}_3\text{-N}$, durante ACENTO 1, puede haber estado relacionada a la remineralización de la vegetación putrefacta concentrada en el frente de salinidad, debido a la convergencia de las aguas oceánicas de la Corriente de Colombia y de las aguas costaneras diluidas por el drenaje. El valor alto ($2.8 \mu\text{g-at/L}$) encontrado en la superficie a los $6^\circ 22' \text{N}$ $78^\circ 50' \text{W}$ puede también haber sido el resultado de la descomposición de los detritus, atrapados tal vez en un remolino en el centro de la célula de circulación ciclónica. El hecho de que tal faja de agua superficial, alta en $\text{NO}_3\text{-N}$, ocurrió en mayo-junio (justamente después de drenaje máximo en mayo, proveniente de la vertiente sudoriental, con la cual debe asociarse probablemente una cantidad correspondiente de vegetación flotante de origen terrestre) y no ocurrió durante los otros cruceros cuando el drenaje fue menor, tiende a apoyar la hipótesis de que la banda fue el resultado de la descomposición de vegetación.

Durante ACENTO 4 se encontró un alto valor de $3.0 \mu\text{g-at/L}$ de $\text{NO}_3\text{-N}$ a los $6^\circ 07' \text{N}$, $79^\circ 25' \text{W}$; ya que los valores en esta estación aumentaron con la profundidad en oposición a la distribución usual, con un mínimo a los 10 m o 20 m, el alto valor superficial en este caso se atribuye al afloramiento. Esta conclusión está apoyada por el hecho de que esta estación está localizada cerca a los centros de las lenguas de alta salinidad y agua fría (Figs. 25, 27).

Las distribuciones de $\text{SiO}_4\text{-Si}$ en la superficie durante ACENTO 1-3 (Figs. 32-33) siguen muy de cerca aquellas de la salinidad superficial con áreas de alta concentración coincidiendo con áreas de baja salinidad (Figs. 26, 27). Una faja de gradientes agudos fuera de la costa oriental, tiende a seguir el frente de salinidad. Durante ACENTO 4 (Fig. 33) las concentraciones máximas superficiales fueron muy inferiores a las de los otros cruceros, y los gradientes a lo largo de la costa oriental muy reducidos. Esto se debe en parte, probablemente, al aumento (causado por los vientos más fuertes en enero y febrero) de la mezcla de las capas superficiales con aguas más profundas que tienen concentraciones inferiores (Tabla 9). Los valores ligeramente más altos ($>2 \mu\text{g-at/L}$) en el centro del Bight durante ACENTO 4, parecen ser el resultado del afloramiento, ya que estas estaciones están situadas en las lenguas de alta salinidad y agua fría (Figs. 25, 27) y los valores aumentan con la profundidad. Las consideraciones anteriores indican que una buena parte del $\text{SiO}_4\text{-Si}$ del que dispone el fitoplancton en las aguas superficiales del Panamá Bight, lo suministra el drenaje de agua dulce y el afloramiento solo provee una pequeña parte.

Las distribuciones de $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ y $\text{SiO}_4\text{-Si}$ a 30 m durante los cruceros de ACENTO se presentan en las Figuras 34-39. Durante ACENTO 1, 3 y 4 las distribuciones siguieron muy de cerca aquellas del espesor de la capa mixta (Figs. 20, 21), las áreas de alta concentración que coinciden

con las áreas de espesor mínimo; esto se esperaba ya que los micronutrientes en la termoclina comúnmente aumentan rápidamente con la profundidad. Durante ACENTO 4 las distribuciones reflejaron claramente la presencia de una convexidad termal (Fig. 23). Durante ACENTO 2, sin embargo, se encontró que los micronutrientes a 30 m ocurrieron relativamente en altas concentraciones a los 6°11'N, 79°25' y a los 7°30'N, 79°25'W a pesar de que no fue aparente una convexidad termal bien definida; sin embargo, el espesor de la capa mixta en estas estaciones fue algo inferior a la de las estaciones adyacentes, y Stevenson (1970) encontró una célula elíptica de circulación que se extendía desde los 4°30'N hasta los 7°N, y en cuyo centro había poca estabilidad. Estas condiciones indican que puede esperarse en esta área esa ligera convexidad en las isopletras respecto a las concentraciones de micronutrientes.

El análisis excretorio de 11 invertebrados marinos y 3 de agua dulce (Baldwin 1949, Tabla 16) indica que un promedio del 51% del contenido total de nitrógeno está en la forma de $\text{NH}_3\text{-N}$. De acuerdo a Lorenzen (1967) "la cantidad de faeopigmentos . . . en la columna de agua es proporcional a la tasa de apacentamiento, excreción y defecación" del zooplancton herbívoro. Los datos de Harris (1959, Tabla XII) indican que, de la media del requerimiento diario de nitrógeno del fitoplancton en Long Island Sound, cerca del 55% está provisto por la excreción del zooplancton, cerca del 35% por regeneración bacterial y transporte, y cerca del 10% por excreción de los organismos del fondo. Las concentraciones de $\text{NH}_3\text{-N}$ y de los faeopigmentos en la columna de agua durante ACENTO 4 se dan en la Tabla 17, y las distribuciones geográficas se presentan en las Figuras 61 y 63. Los valores de $\text{NH}_3\text{-N}$ variaron de 14 a 102 mg-at/m^2 . El $\text{NH}_3\text{-N}$ de la columna de agua estuvo significativamente correlacionado con la concentración de zooplancton (para $\log_{10} \text{NH}_3\text{-N}$ vs. $\log_{10}$ zooplancton, $r = 0.31$, $P < 0.05$) y con los faeopigmentos de la columna de agua (para $\log_{10} \text{NH}_3\text{-N}$ vs. $\log_{10}$ faeopigmentos, $r = 0.41$, $P < 0.01$). Tanto los volúmenes de zooplancton y las concentraciones de faeopigmentos fueron grandes al sur de la Península de Azuero durante ACENTO 4 (Figs. 55, 63), en donde ocurrieron los valores máximos de $\text{NH}_3\text{-N}$. La distribución de la clorofila *a* en la columna de agua (Fig. 62) no parece estar relacionada a la del $\text{NH}_3\text{-N}$.

Thomas (1966) encontró que en el Pacífico nordeste tropical la suma de $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NO}_2\text{-N}$ y $\text{NH}_3\text{-N}$ (ΣN) fue una medida mejor de la fertilidad que solo la del $\text{NO}_3\text{-N}$. La distribución de ΣN en la superficie durante ACENTO 4 se presenta consecuentemente en la Figura 60: las concentraciones variaron de 0.4 a 3.6 $\mu\text{g-at/L}$; el máximo en la estación 42 fue determinado allí por el gran componente de $\text{NO}_3\text{-N}$, anteriormente mencionado; los valores de $>1 \mu\text{g-at/L}$ encontrados en toda la parte noroeste del Panamá Bight reflejan allí el gran componente de $\text{NH}_3\text{-N}$; la estrecha banda con valores $>1 \mu\text{g-at/L}$ a lo largo de la costa oriental permanece sin determinar, pero puede tal vez atribuirse a la remineralización de vegetación.

Oxígeno disuelto

Las distribuciones de porcentaje de saturación del oxígeno disuelto a 10 m en la parte del norte del Panamá Bight durante los cruceros de ACENTO, se presentan en las Figuras 42 y 43; solamente durante ACENTO 4 fue la distribución digna de atención. Durante ACENTO 1 el porcentaje de saturación fue inferior al 100% en la mayor parte del área, con excepción del Golfo de Panamá en donde fueron medidos valores del 100% a 109%. El porcentaje de saturación estuvo también entre 100% y 109%, prácticamente en todas las estaciones durante ACENTO 2; en todas las estaciones durante ACENTO 3 y en la mayoría de las estaciones durante ACENTO 4, los valores estuvieron también entre el 100% y 109% con excepción de una línea de cinco estaciones (conectadas por una línea a trazos en la Fig. 43) con porcentajes entre el 71% y 90%. Estos valores bajos indican una convexidad asociada a la convexidad termal (Fig. 21) debido a la reducción aguda del oxígeno disuelto conforme desciende a través de la termoclina en el Pacífico oriental tropical (Green 1967). Los dos valores altos de 116% y 117% al sur y al este de la Península de Azuero durante ACENTO 4, puede ser el resultado de una alta producción en el área en ese tiempo, como lo indican las altas concentraciones de clorofila *a* en la superficie (Fig. 49).

Pigmentos de fitoplancton

Las distribuciones superficiales de clorofila *a* durante los cruceros de ACENTO se presentan en las Figuras 45 y 46. Durante ACENTO 1-3 las concentraciones mar afuera en el área de ACENTO fueron $<0.20 \text{ mg/m}^3$, pero durante ACENTO 4 sobrepasaron este valor. Durante ACENTO 1 dos áreas de concentraciones relativamente altas ($>0.40 \text{ mg/m}^3$) son notables: la una, una lengua que coincide con la pluma de baja salinidad (Fig. 26) frente a la costa oriental; y la otra, que coincide con la intrusión aparente de alta salinidad al sur de la Península de Azuero. Los valores de $\text{PO}_4\text{-P}$ y de $\text{NO}_3\text{-N}$ tanto en la superficie como a 30 m (Figs. 28, 30, 34, 36) sin embargo, permanecieron bajos en esas regiones dejando sin explicar la distribución peculiar de la clorofila. Durante ACENTO 4 las variaciones cercanas a la costa fueron grandes ($0.10\text{-}3.30 \text{ mg/m}^3$), como fueron las variaciones en todas las demás propiedades; la lengua de alta concentración ($>0.40 \text{ mg/m}^3$) al sur de la boca del Golfo fue casi de la misma forma y tamaño que las lenguas de baja temperatura y alta salinidad (Figs. 25, 27) pero se encontraba ligeramente desplazada hacia el oeste; se desplazó considerablemente hacia el oeste de las áreas con niveles altos de micronutrientes a los 0 m, 10 m, y 30 m (Figs. 29, 31, 33, 35, 37, 39-41). Las concentraciones de clorofila *a* fueron bajas ($<0.20 \text{ mg/m}^3$) en el máximo de salinidad en el centro del Bight, pero fueron altas ($>0.40 \text{ mg/m}^3$) hacia el este y el oeste. Esta distribución puede interpretarse como sigue: el agua recientemente aflorada cerca al centro del domo termal en la célula de circulación ciclónica contenía poco fitoplancton pero con un alto contenido de micronutrientes, habiéndose originado debajo de la zona eufótica;

esta agua se desplazó hacia afuera desde el centro del afloramiento y al tiempo cuando el fitoplancton con un crecimiento rápido alcanzó el máximo de su abundancia, fue localizada a alguna distancia del centro. Los valores notablemente altos de clorofila *a* (hasta de 3.30 mg/m³) encontrados al sudoeste de Punta Mala se atribuyen en parte al rápido aumento del agua aflorada, rica en nutrientes, en el Golfo en esta época del año (Forsbergh 1963) y arrastrada hacia el sur por los fuertes vientos nortefios (Figs. 15, 16, 57), y en parte a la proximidad de la convexidad termal hacia el nordeste (Fig. 21) asociada con los niveles altos de micronutrientes cercanos a la superficie (Figs. 40, 41); los micronutrientes (Figs. 29, 31, 33) en esta agua superficial presumiblemente una vez rica, parece que han sido severamente agotados por el fitoplancton.

Se realizaron mediciones subsuperficiales de clorofila *a* y de faeopigmentos solo durante ACENTO 4; las concentraciones en la columna de agua se presentan en la Tabla 17 y las distribuciones geográficas se presentan en las Figuras 62 y 63. Los valores de clorofila *a* variaron de 13 a 41 mg/m³ y los valores de faeopigmentos de 10 hasta 45 mg/m³. Así como la clorofila *a* superficial, la clorofila *a* fue baja en la columna de agua (19 mg/m³) cerca al centro del domo termal a los 5°N, 79°W y más alta (26, 27 mg/m³) en las estaciones adyacentes; fue muy alta (35, 41 mg/m³) en y precisamente al sur de la parte occidental de la boca del Golfo de Panamá. Los faeopigmentos en la columna de agua fueron relativamente altos (≥ 25 mg/m³) al sur de la Península de Azuero, alcanzando un máximo de 45 mg/m³ en la Estación 4. Lorenzen (1967) determinó que "la cantidad de faeopigmentos en la columna de agua está relacionada a la cantidad de zooplancton fitófago." Si la Figura 63 refleja la distribución de los fitófagos, es interesante que la concentración máxima ocurriera aproximadamente a 80 millas náuticas al sudoeste y a favor de la corriente (Fig. 56), en relación a la concentración máxima de fitoplancton como lo indican las distribuciones de la clorofila *a* en la superficie y en la columna de agua, la cual a su vez se encuentra a favor de la corriente en relación a las áreas de afloramiento del Golfo de Panamá (p. 307).

Producción de fitoplancton

La producción primaria del fitoplancton superficial conforme fue medido por la fijación de carbono, se presenta en las Figuras 50 y 51. Solamente durante ACENTO 4 (febrero-marzo), se encontraron tasas altas de producción (>40 mgC/m³ día); la tasa máxima fue de 63 mgC/m³ día a los 5°00'N 79°38'W, 19 millas náuticas al oeste del centro de afloramiento como lo indica la salinidad máxima superficial (Fig. 27), y se encontró una tasa de 42 mgC/m³ día 35 millas al norte de esta posición; ambas posiciones se encuentran próximas a aquella del máximo secundario de clorofila *a* (Fig. 49). Se encuentran valores similares en febrero 1968 durante EASTROPAC 77 como se indica más adelante (*datos inéditos* suministrados por el U.S. Coast Guard y el Proyecto EASTROPAC):

Fecha	Posición	Fijación de carbono	
		Superficie (mgC/m ² día)	Columna de agua (gC/m ² día)
enero 30, 1968	5°50'N, 78°06'W	—	0.75
febr. 1, 1968	7°09'N, 79°57'W	51	1.16
febr. 2, 1968	5°18'N, 80°30'W	65	1.19
febr. 3, 1968	3°14'N, 79°47'W	6	0.52
$\bar{x} = 0.90$			

Se midió una tasa de 65 mgC/m² día a los 5°18'N, 80°30'W cerca a 50 millas al oeste-noroeste del máximo durante ACENTO 4; y una tasa de 51 mgC/m² día fue medida a unas 20 millas al sur de Punta Mala.

Transparencia

Las distribuciones geográficas de la transparencia conforme fueron medidas por el disco Secchi durante los cruceros de ACENTO, se presentan en las Figuras 52 y 53. Las variaciones en la transparencia del agua marina dependen principalmente de la cantidad y calidad del material suspendido y de los pigmentos disueltos (Le Grand 1939; Holmes 1957). La transparencia es generalmente poca cerca del litoral debido a los efectos de las altas concentraciones de fitoplancton y poca en aguas influenciadas por el drenaje debido a los efectos de los pigmentos y al material terrígeno en las aguas de los ríos (Small y Curl 1968). La profundidad del disco Secchi, D , fue relativamente pequeña (<17 m) en todas las estaciones a lo largo de la costa oriental del Panamá Bight, las que estaban influenciadas por el drenaje como lo indican los mapas de la salinidad superficial y el SiO₄-Si (Figs. 26, 27, 32, 33); durante ACENTO 1, D fue grande (>24 m) frente a la punta San Francisco Solano pero fue muy pequeña (6 m) más lejos fuera de la costa en las plumas de baja salinidad y de clorofila alta (Figs. 26, 48).

En aguas oceánicas, o en aguas costaneras que no se encuentran bajo la influencia del drenaje, la transparencia se determina principalmente por la concentración de fitoplancton (Small y Curl 1968). Durante el crucero No. 43 de marcación de la Comisión, a bordo del barco atunero *Julia B.* en junio-julio 1963, E. L. Díaz y el autor midieron la transparencia y la clorofila a superficial (*datos inéditos*) en aguas frente a Baja California, una región desierta de la cual se puede esperar muy poco o ningún drenaje. Se encontró que las profundidades Secchi obtenidas mediante la observación del disco a través de una mira (barril con fondo de vidrio) para eliminar las reflexiones, estaban alta e inversamente correlacionadas con la clorofila a superficial (para $\log_{10} D$ vs. $\log_{10}$ 100 clorofila a , $r = -0.95$ $P < 0.01$; Fig. 75). Durante los cruceros de ACENTO el disco fue observado sin una mira, así que no es probable que la relación haya sido tan buena; no obstante, las profundidades más someras ($D = 8$ m) medidas en las aguas oceánicas del Panamá Bight ocurrieron durante ACENTO 4 en las esta-

ciones 38 y 49, cerca a la posición máxima de la clorofila *a* superficial (Fig. 49).

Zooplankton

Las distribuciones geográficas del volumen de zooplankton se presentan en las Figuras 54 y 55. Como estas mediciones incluyen el zooplankton de varios niveles tróficos, las relaciones entre sus distribuciones y aquellas del fitoplancton probablemente son más confusas que entre aquellas de los fitófagos (si se hubieran medido) y el fitoplancton. Durante ACENTO 1 los volúmenes fueron altos ($>200 \text{ ml}/10^3\text{m}^3$) en la parte oriental del Panamá Bight y en la Estación 3 al sur de la Península de Azuero. Esta distribución puede tal vez relacionarse a la de la clorofila *a* superficial (Fig. 48) en la que se encontraron valores altos ($>0.40 \text{ mg}/\text{m}^3$) contra la corriente en relación a los centros de abundancia del zooplankton. Durante ACENTO 2, se encontraron altos valores de zooplankton solo en el Golfo de Panamá; los valores bajos ($\leq 200 \text{ ml}/10^3\text{m}^3$) fuera del Golfo reflejan los valores bajos de clorofila a través del área. Durante ACENTO 3 los valores de zooplankton, con una excepción, fueron bajos en todo el Bight reflejando los valores uniformemente bajos de clorofila *a*. Durante ACENTO 4 los valores de zooplankton fueron bajos en la porción sudeste del Bight y altos en el noroeste, siguiendo aproximadamente la distribución de la clorofila *a* superficial, pero con el máximo de los $1000 \text{ ml}/10^3\text{m}^3$ ocurriendo al norte de la Isla Malpelo, a unas 180 millas náuticas al sudoeste del máximo de la clorofila *a*, y cerca de 100 millas náuticas al sur-sudoeste del máximo de los faeopigmentos en la columna de agua (véase p. 305). Este desplazamiento a favor de la corriente del máximo de zooplankton en relación al máximo del faeopigmento, se puede tal vez explicar por el hecho de que los volúmenes de zooplankton abarcan varios niveles tróficos mientras que los de faeopigmentos indican solamente la concentración fitófaga (Lorenzen 1967).

Desplazamiento geográfico de los niveles tróficos

El desplazamiento geográfico de los centros de abundancia de varios niveles tróficos, lejos de los centros de divergencia o afloramiento, en la dirección de los vectores de la corriente superficial, y el desplazamiento aún mayor de los niveles más altos relativo a aquellos niveles inferiores, han sido descritos por Sette (1955), King (1958), Murphy y Shomura (1958), Beklemishev y Pasternak (1960), Vinogradov y Voronina (1962), Blackburn (1962), Wickett (1967) y Longhurst (1967). De los cruceros de ACENTO, solo durante ACENTO 4 se encontró suficiente variación en las distribuciones de las propiedades y características para revelar tales desplazamientos geográficos.

Existan dos centros de enriquecimiento en el Panamá Bight durante ACENTO 4, uno en la boca del Golfo de Panamá y uno cerca al centro del Bight (Figs. 21, 40, 41). La Figura 56 presenta las posiciones de la mínima en el espesor de la capa mixta y en la temperatura superficial, y la máxima

en la salinidad superficial, en el $\text{NO}_3\text{-N}$ a los 5 m¹⁴, en la clorofila *a* superficial, en los faeopigmentos de la columna de agua y en los volúmenes de zooplancton. En cada área, el agua fría de alta salinidad rica en fitoplancton, como lo indica la clorofila *a*, se localiza hacia el oeste de las posiciones de la capa mixta menos espesa, y las concentraciones máximas de micronutrientes, como lo indica el $\text{NO}_3\text{-N}$; el máximo de faeopigmentos (probablemente representando concentraciones fitófagas; véase p. 305) está localizado a favor de la corriente del máximo de clorofila *a*, frente a Cabo Mala y, el máximo de zooplancton (abarca probablemente una considerable proporción de carnívoros, ya que los faeopigmentos son inferiores en esta posición) a su vez, está localizado a favor de la corriente del máximo de faeopigmento como se observó anteriormente; no son claras las relaciones que puedan existir entre el área de alta clorofila *a* y el máximo de faeopigmento y zooplancton, en el centro del Bight.

Para examinar más realísticamente las relaciones geográficas entre los domos termales, las áreas de enriquecimiento de nutrientes y las áreas de altas reservas permanentes, se reprodujeron isopletras seleccionadas de las Figuras 21, 25, 41 y 49, y se dibujaron isopletras para el zooplancton y los faeopigmentos (Fig. 58). Nuevamente es evidente una progresión hacia el sudoeste de las áreas situadas en las isopletras, desde la convexidad termal en la boca del Golfo hasta $\text{NO}_3\text{-N}$, el agua fría, la clorofila *a*, y los faeopigmentos hasta el zooplancton; también es evidente una progresión hacia el oeste desde el domo termal cerca al centro del Bight hasta la clorofila *a*.

Durante enero-marzo existió una fuerte corriente superficial hacia el sur en la parte occidental del Golfo de Panamá, tomando una dirección sudoeste después de abandonar el Golfo (Wooster 1959; Bennett 1965; Cochrane 1967; Stevenson *inédito*; Figs. 15, 16). Sund (*inédito*) y Smayda (1966) sugieren una corriente subsuperficial hacia el norte en la mitad occidental del Golfo, la cual fluye a lo largo de una concavidad en la topografía del fondo. Claro está que la fuerte corriente superficial hacia el sur y el afloramiento marcado en la cabecera del Golfo en febrero y marzo (Fleming 1940; Schaefer, Bishop y Howard 1958; Forsbergh 1963), indican la existencia de una corriente compensatoria subsuperficial que se dirige hacia el norte. Stevenson (*inédito*) encontró una corriente subsuperficial hacia el nordeste al norte de la Isla Malpelo durante ACENTO 2 y 3, y según las consideraciones de temperatura, salinidad y de las concentraciones del oxígeno disuelto, determinó que era derivada de la Con-

¹⁴Se escogió una profundidad de 5 m para $\text{NO}_3\text{-N}$ porque se supone que la fotosíntesis sea máxima aproximadamente a esta profundidad según las siguientes observaciones: frente a Baja California (IATTC, *datos inéditos*) ocurrió la saturación de luz de cerca del 50% de I_0 (intensidad de la radiación incidente) y la media de la transparencia ($D=18$ m) fue similar a la del Bight ($D=17-21$ m); en el área de ACENTO el 60% I_0 ocurrió cerca a los 5 m; y la I_0 es casi la misma en ambas regiones (Landsberg *et al.* 1965, Fig. 4). Las concentraciones de $\text{NO}_3\text{-N}$ a 5 m (Fig. 41) fueron estimadas al promediar los valores a 0 m y 10 m. Las medidas superficiales de temperatura, salinidad y clorofila *a* fueron empleadas en vez de la interpolación a 5 m, debido al número mayor de observaciones.

tracorriente Ecuatorial. No es inconcebible que una porción, por lo menos de esta corriente, fluya hacia el Golfo de Panamá por debajo del derrame sudoeste.

Vinogradov y Voronina (1962) encontraron que el desplazamiento meridional de la concentración máxima de copépodos carnívoros, como es la *Euchaeta*, relativa a aquella de los copépodos fitófagos fue de 60-160 millas, necesitando cerca de 55-65 días; encontraron también que "la distancia entre el margen meridional de la región rica en mesoplancton y el margen correspondiente de la región de macroplancton es de 150 a 540 millas" necesitando cerca de 63-88 días. Durante ACENTO 4 el desplazamiento de 110 millas entre las existencias máximas de fitoplancton, como lo indica la clorofila *a*, y la concentración máxima de fitófagos como es indicado por los faeopigmentos, necesitarían solo de 4 a 5 días a la velocidad de 1 nudo (0.5 m/seg; Fig. 15), y el desplazamiento de 70 millas entre la concentración máxima de fitófagos y el máximo total de zooplancton necesitaría solo de 3 a 4 días. Este tiempo, evidentemente, no es suficiente para el desarrollo de unas grandes existencias de los altos niveles tróficos.

La corriente hipotética subsuperficial que se dirige hacia el nordeste, anteriormente mencionada, que fluye por debajo de la corriente superficial sudoeste y que tiene una velocidad inferior, puede explicar la paradoja aparente en vista de la hipótesis de Hardy (1958), referente a las ventajas obtenidas por los organismos de zooplancton como resultado de las migraciones verticales periódicas. Durante la noche, mientras el zooplancton está en aguas superficiales, es transportado hacia el sudoeste, pero durante el día, mientras está en aguas profundas, el zooplancton es transportado hacia el nordeste con el resultado neto de mantener los fitófagos cerca de la fuente de producción del fitoplancton y mantener a los carnívoros por un período más largo de tiempo cerca a la fuente de la máxima producción fitófaga. Hardy (1958)¹⁵ realmente, describe una situación similar:

"En el Antártico . . . existe una corriente superficial fría que fluye lejos del deshielo del glaciar polar. Esta corriente fría se extiende hacia abajo casi hasta los 100 metros, y por debajo existe una corriente más cálida que fluye en dirección opuesta—hacia el polo—para tomar su lugar. Algunos de los eufausiáceos antárticos, tal como la *Euphausia frigida* y *E. triacantha*, mantienen su posición geográfica al realizar una migración vertical de algunos 200 metros cada día; pasan la noche en la superficie viajando norte y regresan durante el día, viajando sur, en la corriente inversa situada más abajo."

Si el zooplancton gasta aproximadamente una cantidad igual de tiempo en cada corriente, las altas velocidades esperadas de la corriente superficial con respecto a aquellas velocidades de la corriente subsuperficial explicarían la progresión hacia el sudoeste del máximo en las concentraciones de zooplancton. La pequeña progresión diaria neta hacia el sudoeste permitiría el tiempo suficiente, tal vez alrededor de unos 60 días según lo sugieren los datos de Vinogradov y Voronina (1962), para que el crecimiento necesario de estos organismos alcance tales concentraciones.

¹⁵Según *The Open Sea* de Sir Alistair Hardy, Derechos registrados 1958, con permiso de Collins Clear-Type Press.

Distribución vertical de las propiedades y características

La distribución horizontal de las propiedades y características presenta tres áreas en el Panamá Bight en las que ocurren grandes cambios estacionales y donde las distribuciones verticales son por lo tanto de interés particular: la primera, en la localidad del domo estacional termal en el centro del Bight, representada por distribuciones a los 5°N 79°W; la segunda, a lo largo de la costa oriental del Bight donde se produjeron los mayores efectos del drenaje de agua dulce, representados por distribuciones a los 5°N, 77°35'W; y la tercera, un centro de afloramiento estacional, impulsado por el viento en la cabecera del Golfo de Panamá (Sund *inédito*; Smayda 1966), representada por distribuciones a los 8°30'N 79°25'W. Las distribuciones estacionales de temperatura, salinidad, σ_t , oxígeno disuelto, $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ y $\text{SiO}_4\text{-Si}$ en estas localidades se presentan en las Figs. 66-68 (obsérvese la diferente escala requerida para la salinidad y el σ_t a los 5°N 77°35'W como resultado de los valores bajos cercanos a la superficie). Para estimar los cambios netos estacionales en la parte norte del Panamá Bight, se computaron las medias de las distribuciones verticales de las propiedades antes mencionadas, con adición del $\text{NO}_2\text{-N}$ según los valores de las profundidades standard de todas las estaciones en el área de ACENTO que tienen profundidades máximas de muestreo ≥ 100 m (Tabla 20; Fig. 69). Las distribuciones de $\text{NO}_2\text{-N}$ en las estaciones seleccionadas no se presentan debido a que puede esperarse que el máximo primario asociado con la termoclina (Brandhorst 1959; Wooster, Chow y Barrett 1965) haya sido frecuentemente omitido en el muestreo debido al amplio espaciamiento de las botellas Nansen; sin embargo, se presentan las medias de las distribuciones de $\text{NO}_2\text{-N}$ correspondientes al área de ACENTO a causa de que se cree que los valores máximos revelados representan las profundidades aproximadas y las magnitudes relativas de la máxima primaria verdadera.

A los 5°N 79°W

A los 5°N 79°W (Fig. 66) en la localidad del domo termal estacional, la capa mixta se profundizó de 20 m a 42 m, y el gradiente de la termoclina aumentó de ACENTO 1 a ACENTO 3; en ACENTO 4 las temperaturas entre los 10 m y 50 m habían disminuido considerablemente, una termoclina con un gradiente extenso había alcanzado la superficie y su límite inferior era aproximadamente de 10 m. Desde ACENTO 1 a ACENTO 3 las salinidades en los 50 m superiores habían disminuido (debido a la dilución causada por la lluvia y el drenaje) y la haloclina se había profundizado pero su gradiente permaneció igual; en ACENTO 4 las salinidades en los 50 m superiores habían tenido un gran aumento, y la haloclina se encontró entre la superficie y los 10 m. Las distribuciones de las concentraciones de micronutrientes están estrechamente relacionadas a las de σ_t ya que ambas son una función de afloramiento y ya que σ_t determina la estabilidad que limita el grado de la mezcla vertical. De ACENTO 3 a 4 las concentraciones de micronutrientes entre los 10 m y los 50 m habían aumentado

considerablemente, ocurriendo los cambios más grandes en $\text{NO}_3\text{-N}$ y los inferiores en $\text{SiO}_4\text{-Si}$. Las distribuciones del oxígeno disuelto están estrecha e inversamente relacionadas con las del $\text{PO}_4\text{-P}$ y el $\text{NO}_3\text{-N}$, ya que los cambios en las concentraciones de esas propiedades están principalmente determinados por los procesos recíprocos bioquímicos de la fotosíntesis y oxidación (Redfield 1958). El rápido agotamiento de los micronutrientes y el aumento del oxígeno disuelto en la zona eufótica (por encima de la profundidad del 1% de I_0 , Strickland 1965), los niveles extremadamente bajos de micronutrientes, y los altos niveles de oxígeno sobre la profundidad del 10% de I_0 son todos atribuidos a la fotosíntesis. Las concentraciones de $\text{NO}_3\text{-N}$ en la superficie permanecieron extremadamente bajas ($<0.5 \mu\text{g-at/L}$) durante todos los cruceros; durante ACENTO 1 la concentración estuvo a este nivel bajo hasta una profundidad de unos 8 m, durante ACENTO 2 y 3 se mantuvo a este mismo nivel hasta una profundidad de unos 40 m, pero en ACENTO 4 las concentraciones habían aumentado considerablemente entre los 10 y 50 m.

A los $5^\circ\text{N } 77^\circ35'\text{W}$

A los $5^\circ\text{N } 77^\circ35'\text{W}$ (Fig. 67) las distribuciones verticales de las propiedades por debajo de los 20 m de ACENTO 1 a ACENTO 3 fueron similares a las de los $5^\circ\text{N } 79^\circ\text{W}$, 100 millas náuticas hacia el oeste cerca del centro del domo temporal termal. Durante ACENTO 4 los declives de todas las propiedades fueron débiles y más profundos que aquellos de los $5^\circ\text{N } 79^\circ\text{W}$, indicando una cantidad mayor de mezcla vertical, o una cantidad menor de afloramiento, o ambos, conforme puede esperarse en la periferia de un domo. De ACENTO 1 a ACENTO 3, la capa mixta se profundizó de 36 m a 52 m y el gradiente de la termoclina aumentó; en ACENTO 4 la capa mixta había disminuido en profundidad hasta los 16 m. De ACENTO 1 a ACENTO 3 las salinidades entre los 10 m y 50 m mermaron y la haloclina se profundizó; de ACENTO 2 a ACENTO 3 la salinidad superficial disminuyó de 7‰ a 21.5‰ , debido al drenaje máximo en este tiempo de los ríos Baudó y San Juan (Tabla 10), resultando en una haloclina secundaria extremadamente aguda entre la superficie y los 10 m. Las distribuciones de los micronutrientes en los 20 m superiores, relativas a la salinidad, sugieren que el drenaje es pobre en $\text{PO}_4\text{-P}$ y $\text{NO}_3\text{-N}$ y alto en $\text{SiO}_4\text{-Si}$, como se había indicado antes mediante los mapas de las propiedades superficiales (Figs. 28-33). Por debajo de los 20 m las interrelaciones de los micronutrientes, oxígeno disuelto y σ_t son similares a los descritos en los $5^\circ\text{N } 79^\circ\text{W}$. Durante todos los cruceros la transparencia fue extremadamente baja ($D = 8\text{-}13 \text{ m}$), probablemente debido al sedimento y detritus del drenaje de agua dulce, así que el 1% de I_0 y el 10% de I_0 estuvieron muy por encima de los declives determinados por la actividad fotosintética; esto indica que sus distribuciones fueron determinadas en donde la zona eufótica tuvo por lo menos una profundidad doble a la de esta estación, probablemente contra la corriente en la Corriente de Colombia, pero fuera de la influencia del drenaje.

A los 8°30'N 79°25'W

A los 8°30'N 79°25'W (Fig. 65), a la cabecera del Golfo de Panamá, las distribuciones estacionales de las propiedades en los 35 m superiores, son similares a aquellas de los 5°N 79°35'W cerca a la costa colombiana, debido en parte, a los efectos de la pluviosidad y al drenaje del agua dulce. La profundidad de la capa mixta había aumentado de unos 25 m durante ACENTO 1 y ACENTO 2 a 40 m durante ACENTO 3; en ACENTO 4 había disminuido a unos 6 m con el ascenso de cerca de 39 m de la termoclina (Tabla 21). Debido al aumento de la pluviosidad y al drenaje de agua dulce de mayo a diciembre (Tablas 4, 10; Figs. 10, 12) las salinidades de ACENTO 1 a ACENTO 2 disminuyeron en los 10 m superiores, y ACENTO 2 a ACENTO 3 en los 40 m superiores; durante ACENTO 1 la haloclina fue débil, en ACENTO 2 se desarrolló moderadamente y en ACENTO 3 estuvo bien desarrollada con un gradiente de 6‰ entre los 20 m y 60 m; en ACENTO 4 la distribución de salinidad se aproximó a la de ACENTO 1, aumentando grandemente en los 50 m superiores según el debilitamiento de la haloclina. El gradiente de la picnoclina (determinado principalmente por las grandes fluctuaciones de la salinidad superficial) fue mínimo durante ACENTO 1 y 4 y máximo durante ACENTO 2 y 3.

Durante ACENTO 1-3 las concentraciones de $\text{PO}_4\text{-P}$ en los 35 m superiores fueron muy bajas ($<0.40 \mu\text{g-at/L}$) y aquellas de $\text{NO}_3\text{-N}$ fueron muy bajas o no se descubrieron ($0.0\text{-}0.5 \mu\text{g-at/L}$); sin embargo, en ACENTO 4, las concentraciones entre los 10 m y los 40 m habían aumentado considerablemente. Las concentraciones de $\text{SiO}_4\text{-Si}$ en los 10 m superiores fueron máximas durante ACENTO 3 cuando la dilución de las aguas superficiales causada por el drenaje y las lluvias fue máxima. Con excepción de los efectos del fuerte drenaje durante ACENTO 2 y 3, las relaciones de los micronutrientes, oxígeno disuelto y σ_t son similares a aquellas de las otras dos localidades. Las distribuciones del oxígeno disuelto en los 50 m superiores durante ACENTO 1-3 fueron similares, con valores alrededor de 4.7 ml/L ($\sim 105\%$ de saturación) en los 35 m superiores; en ACENTO 4 la zona de gradientes altos había ascendido cerca de 30 m, y la concentración superficial había alcanzado 5.74 ml/L (123% de saturación); esto último probablemente fue el resultado del aumento de la fotosíntesis (Tabla 24; Fig. 59).

La comparación de las distribuciones verticales del oxígeno disuelto y de los micronutrientes a los 8°30'N, 79°25'W (Fig. 68), con una distribución promedio para el Panamá Bight (Fig. 69) revela que las concentraciones del oxígeno disuelto fueron mucho más pequeñas, y que aquellas de los micronutrientes fueron muy superiores en los muestreos más profundos a los 8°30'N, 79°25'W de lo que fueron las concentraciones promedio en el Bight a las mismas profundidades. La comparación de los valores de las profundidades máximas de muestreo en los 8°30'N, 79°25'W, con valores a profundidades similares en estaciones más lejanas hacia el sur (Tabla 18) revela gradientes de concentraciones crecientes de oxígeno disuelto y

concentraciones decrecientes de $\text{PO}_4\text{-P}$ y $\text{SiO}_4\text{-Si}$ hacia el norte, durante ACENTO 1-3; solo se encontró un gradiente en $\text{NO}_3\text{-N}$ durante ACENTO 1. A causa del tiempo borrascoso las estaciones intermedias durante ACENTO 4, no fueron muestreadas, pero la comparación de los valores en las estaciones 51 y 54 sugiere que tales gradientes se desarrollaron pobremente en ese tiempo.

La reducción aparente cerca al fondo de oxígeno disuelto, y el aumento en las concentraciones de $\text{PO}_4\text{-P}$ durante ACENTO 1-3 (Z, Tabla 18) sugieren que el $\text{PO}_4\text{-P}$ debe ser provisto en la parte inferior de la columna de agua, tal vez mediante la regeneración causada por la descomposición bacterial de los detritus acumulados en el fondo del Golfo de Panamá. El hecho de que existen suficientes cantidades de diatomeas (tanto vivas como muertas) y detritus en el fondo de las partes más someras (≤ 5 brazas) del Golfo de Panamá para proveer una proporción considerable de alimento para la anchoveta adulta (Bayliff 1963a) que constituye una gran biomasa (Tabla 38), sugiere que el fondo en aguas adyacentes más profundas puede también ser rico en material orgánico el cual puede servir para regeneración de una cantidad suficiente de $\text{PO}_4\text{-P}$ para afectar las concentraciones en las profundidades susodichas (48-69 m).

La solución de $\text{SiO}_4\text{-Si}$ de cuarzo en los sedimentos del fondo o de frústulas de diatomeas muertas (Armstrong 1965) acumuladas en el fondo, pueden contribuir a las concentraciones relativamente altas de este micronutriente en aguas próximas al fondo en la cabecera del Golfo de Panamá durante ACENTO 1-3. Smayda (1963) al encontrar que las diatomeas eran la clase principal de fitoplancton en el Golfo de Panamá, apoya la sugestión de que las altas concentraciones de $\text{SiO}_4\text{-Si}$ en aguas próximas al fondo, son el resultado de la solución de las frústulas de diatomeas.

Smayda (1966) observó que las concentraciones de $\text{PO}_4\text{-P}$ cerca al fondo en una estación determinada ($8^\circ 45'\text{N}$, $79^\circ 23'\text{W}$) en el Golfo de Panamá, fueron considerablemente superiores a aquellas de las fuentes supuestas de las aguas afloradas en el Panamá Bight y sugirió que "el agua intersticial de los sedimentos del fondo puede introducir el fosfato en la columna de agua mediante el rozamiento y agitación durante la incursión de la masa de agua aflorada."

La comparación de las concentraciones del oxígeno disuelto y de los micronutrientes a los 68 m en ACENTO 3, Estación 36, en la boca del Golfo de Panamá, con esos 3 meses más tarde a 48 m en ACENTO 4 en la Estación 54 en la cabecera del Golfo (Tabla 18), no revela diferencias significativas. Suponiendo que la hipótesis de Smayda (1966, Fig. 15), de que el agua subsuperficial se mueve hacia el norte durante la estación del afloramiento, fuera correcta, y que la masa de agua a los 68 m en la boca del Golfo durante ACENTO 3 era la misma que la encontrada a los 48 m en la cabecera del Golfo durante ACENTO 4, las concentraciones similares de $\text{PO}_4\text{-P}$ en las dos estaciones indican que se obtuvo poco $\text{PO}_4\text{-P}$ por contacto con los sedimentos del fondo, contrario a la sugerencia de Smayda. En

realidad, el nivel de $\text{PO}_4\text{-P}$ a los $8^\circ 30'\text{N}$, $79^\circ 25'\text{W}$ a la profundidad máxima de muestreo fue inferior durante ACENTO 4, en medio de la época de afloramiento que durante ACENTO 1-3, durante la época de lluvia, (una situación opuesta a la descrita por Smayda para la estación determinada); las explicaciones posibles son que el agua entrante se estaba moviendo demasiado rápidamente para acumular mucho $\text{PO}_4\text{-P}$, y que la tasa de regeneración fue más lenta en las aguas frías afloradas.

El examen de los datos bisemanales presentado por Forsbergh (1963, Apéndice B) para la estación determinada a los $8^\circ 45'\text{N}$, $79^\circ 23'\text{W}$ revela variaciones extremas de oxígeno disuelto y de $\text{PO}_4\text{-P}$ a la profundidad máxima del muestreo (aproximadamente a 5 m del fondo); las medias y las amplitudes se presentan en la Tabla 19. La explicación más obvia con respecto a estas amplitudes extremas es que son probablemente el efecto de las corrientes de las mareas cercanas al fondo que arrastran diferentes masas de agua de una parte a otra en un mismo punto. A la luz de estas observaciones cualquier conclusión positiva referente a las concentraciones del oxígeno disuelto y a los micronutrientes próximos al fondo de las partes menos profundas del Golfo de Panamá debe demorarse hasta que se haga un reconocimiento completo, tomando en consideración los efectos de las corrientes netas y de las mareas.

Los cambios estacionales principales de las condiciones oceanográficas comunes a estas 3 localidades seleccionadas, se suman en la forma siguiente: de ACENTO 1 a ACENTO 3, la profundidad de la capa mixta aumento de 20-35 m hasta 40-50 m, la estabilidad aumentó, los gradientes en los declives de todas las propiedades aumentaron y las concentraciones de $\text{PO}_4\text{-P}$ y $\text{NO}_3\text{-N}$ fueron extremadamente bajas en los 40 m superiores, todo lo cual sugiere que la tasa de producción primaria debe haber sido muy baja; de ACENTO 3 a ACENTO 4 la profundidad de la capa mixta disminuyó hasta 0-16 m, la estabilidad disminuyó, los declives de todas las propiedades ascendieron 25-50 m, y la zona de concentraciones bajas de $\text{PO}_4\text{-P}$ y $\text{NO}_3\text{-N}$ fue reducida a los 20 m superiores, todo lo cual indica afloramiento y probablemente un gran incremento en la producción primaria.

Media de las distribuciones en el área de ACENTO

El examen de los mapas que presentan las profundidades de la capa mixta y de las propiedades superficiales (Figs. 20, 21, 24-33) sugiere que las tendencias observadas en los cambios estacionales en las tres estaciones seleccionadas son comunes en todo el Panamá Bight. Por lo tanto para obtener un cuadro simplificado de las condiciones promedio del Panamá Bight se trazaron curvas basadas en la media de los valores de las propiedades a profundidades standard de todas las estaciones en el área de ACENTO con profundidades de muestreo de ≥ 100 m, (Tabla 20; Fig. 69). A causa de que los declives de las propiedades fluctuaron en profundidad de estación a estación, los gradientes presentados, basados en los valores medios, son mucho más pequeños que los que existen actualmente en la

mayoría de las estaciones. Estos gradientes deben ignorarse ya que solo las distribuciones relativas de los declives son de interés.

Las distribuciones verticales que representan las condiciones promedio en el área de ACENTO, parecen ser muy similares a las descritas en las tres localidades seleccionadas: de ACENTO 1 a ACENTO 3 los declives de temperatura, los micronutrientes y el oxígeno disuelto permanecieron a una profundidad constante con los gradientes aumentando ligeramente; la haloclina y la picnoclina descendieron considerablemente debido a la dilución de la capa superior causada por la lluvia y el drenaje, pero los gradientes permanecieron constantes y las concentraciones de los micronutrientes fueron muy bajas en los 30 m superiores. De ACENTO 3 a ACENTO 4, la profundidad de la capa mixta disminuyó hasta cerca de 10 m, los declives de todas las propiedades medidas ascendieron 20-30 m, y la zona baja en micronutrientes fue reducida a los 10 m superiores.

Resumen de las variaciones estacionales

Las variaciones de las propiedades y características en la parte septentrional del Panamá Bight (área de Acento, Fig. 5) para los meses de los cruceros de ACENTO se suman en la Tabla 22. Estas variaciones se consideran por lo tanto como si fueran estacionales ya que se supone que forman parte del ciclo anual evidente en la estación permanente a los 8°45'N 79°23'W en el Golfo de Panamá (véase la próxima sección). En general, los cambios más grandes ocurrieron entre ACENTO 3 y ACENTO 4, reflejando los efectos del movimiento hacia el sur de la ZCIT (Fig. 3). En la Zona del Canal, el índice de la fuerza del viento nórdico aumentó cuatro veces y la radiación incidente se duplicó entre noviembre y febrero. El afloramiento en el Golfo, en febrero, está indicado por el nivel bajo del mar y por las temperaturas bajas de la superficie en Balboa Z.C. (Schaefer, Bishop y Howard 1958).

La temperatura media a los 20 m fue constante de mayo-junio hasta noviembre pero en febrero-marzo disminuyó 4°C, reflejando el afloramiento marcado de esta época; los efectos del afloramiento sobre la temperatura media superficial fueron aparentemente oscurecidos por el calentamiento de la capa superficial, a causa de los altos valores del calor total recibido durante enero-abril, causando que la temperatura aumentara desde noviembre hasta febrero-marzo y alcanzara un máximo en mayo-junio. La media de salinidad tanto en la superficie como a los 20 m disminuyó constantemente desde mayo-junio hasta noviembre debido a la fuerte pluviosidad y al drenaje de la parte septentrional del Bight, durante este período; en febrero-marzo el afloramiento y la reducción de la pluviosidad y el drenaje fueron la causa de que la media de salinidad aumentara por 2.5‰. La media de profundidad de la capa mixta aumentó de mayo-junio hasta noviembre, pero en febrero-marzo el afloramiento fue la causa de que se redujera en unos 22 m. Es evidente según la siguiente tabla que la tendencia estacional de la profundidad de la capa mixta en el Panamá Bight durante el período de ACENTO fue similar a la indicada por las isopleas

en los mapas de Wyrski (1964, Figs. 29-40) enumeradas en la columna a mano izquierda:

Profundidad de la capa mixta (m)		
	Panamá Bight	Media para el área de ACENTO
enero	30	
febrero	20	18
marzo	10	
abril	10-20	
mayo	20	27
junio	20	
julio	20-30	
agosto	20-30	36
setiembre	30	
octubre	30	
noviembre	30, 40	40
diciembre	30, 40	

La profundidad media de la zona eufótica varió poco, de 53 m en agosto hasta 44 m en febrero-marzo. Como resultado del afloramiento las concentraciones medias de $\text{PO}_4\text{-P}$ aumentaron tres veces en la superficie y se duplicaron en la zona eufótica, y las concentraciones medias de $\text{NO}_3\text{-N}$ aumentaron cuarenta veces en la superficie y tres veces en la zona eufótica entre noviembre y febrero-marzo. A pesar de las grandes cantidades de $\text{SiO}_4\text{-Si}$ provistas en las capas superficiales por el drenaje entre mayo y noviembre, el efecto del afloramiento fue evidente en la ocurrencia de los valores máximos de la concentración media de $\text{SiO}_4\text{-Si}$ en febrero-marzo. Las concentraciones medias de la clorofila *a* superficial y las tasas estimadas de la producción primaria se duplicaron en febrero-marzo en relación a las otras temporadas, principalmente como resultado del enriquecimiento de la zona eufótica producida por los micronutrientes. La biomasa mediana de zooplancton se duplicó entre noviembre y febrero-marzo y aumentó otro 50% en mayo-junio, como reacción al aumento de la producción de fitoplancton en febrero-marzo. De los meses que corresponden más estrechamente a los períodos de los cruceros de ACENTO, los valores medios de la captura por unidad de esfuerzo del atún aleta amarilla y del barrilete por barcos de carnada, fueron más bajos en noviembre y más grandes en mayo cuando la biomasa del zooplancton y probablemente el alimento de los túnidos estaban también en su máximo.

El área de ACENTO y la estación permanente a los $8^{\circ}45'\text{N}$ $79^{\circ}23'\text{W}$

Para establecer el promedio de los valores estacionales de algunas propiedades climatológicas y oceanográficas en la cabecera del Golfo de Panamá, se determinaron las medias o medianas de las propiedades correspondientes a cada mes de los años combinados, según el reconocimiento realizado por la Comisión desde noviembre de 1954 hasta junio de 1959

en la estación permanente a los 8°45'N, 79°23'W en el Golfo de Panamá (Schaefer, Bishop y Howard 1958; Forsbergh 1963; Smayda 1963, 1965, 1966). Se calcularon las medias mensuales de la velocidad de los vientos nórdicos (NE, N, NW) y del nivel del mar en Balboa, Z.C., correspondientes al mismo período según las Tablas 11 y 12.

Con el fin de realizar un análisis, Wooster (1959) tomó la suma de las millas totales de los vientos del norte y noroeste correspondientes a febrero y marzo, la dividió por el número de horas en los 2 meses y elevó al cuadrado el producto para obtener el "índice de la fuerza de la fricción del viento" ya, que como observa:

"La fuerza de la fricción del viento sobre la superficie del mar, es proporcional al cuadrado de la velocidad del viento relativa al agua."

En este análisis se emplea un índice ligeramente diferente; la suma de todos los vientos nórdicos de cada mes fue dividida por el número de horas en cada mes para obtener la media de la velocidad del viento nórdico (m.p.h.) que, al elevar al cuadrado, es el índice mensual de la fuerza de la fricción del viento.

Las profundidades del muestreo para analizar las propiedades en la estación permanente fueron seleccionadas por las siguientes razones. Se optó por los 20 m de profundidad para la temperatura, salinidad y el $\text{PO}_4\text{-P}$ a causa: (i) de que las profundidades más someras se encuentran más afectadas por los acontecimientos interfaciales tales como los cambios causados por la radiación incidente, la evaporación, la lluvia y el drenaje; (ii) fue la mayor profundidad la que coincidió con la profundidad standard durante los cruceros de ACENTO; e (iii) está próxima a la profundidad media de compensación de 23 m en la estación permanente (Forsbergh 1963), en la que la producción neta de fitoplancton es cero y el efecto de absorción del $\text{PO}_4\text{-P}$ por el fitoplancton es consecuentemente mínimo. Los 10 m de profundidad fueron elegidos para la fijación de carbono debido a que el número de observaciones fue muy superior al de cualquiera otra profundidad; y se eligieron los 10 m para la clorofila *a* para permitir la comparación con la fijación del carbono.

A causa de que la variabilidad dentro de los meses fue bastante diferente para las distintas propiedades y el número de las observaciones en todos los meses fue pequeño, se trataron diferentemente las varias propiedades con el fin de obtener los valores mensuales de tendencia central: el objetivo fue eliminar las variaciones a corto plazo y obtener curvas anuales suavizadas que se consideran típicas o representativas de un año promedio. Las propiedades fueron divididas en tres clases de acuerdo a la variabilidad; conservativas, semiconservativas y no conservativas. La temperatura y la salinidad fueron designadas como propiedades conservativas y las medias mensuales ($\bar{x}$) fueron aceptadas como representativas. El $\text{PO}_4\text{-P}$ fue designado como una propiedad semiconservativa; debido a que las medias mensuales no se consideraron representativas, la media móvil de 3 meses—la media consecutiva de 3 meses (3-mrm) de las medias mensuales—fue

aceptada como representativa del mes intermedio. Las propiedades biológicas tales como la fijación de carbono, la clorofila *a* y el zooplancton fueron designados como no conservativas, pero ya que las medias están afectadas por los valores extremos encontrados frecuentemente entre esas propiedades, los valores medianos para cada mes fueron elegidos en cambio; los valores medianos, sin embargo, no produjeron una curva anual suavizada considerada para representar el promedio, así que las medias consecutivas de 3 meses fueron computadas según las medianas y aceptadas como representativas del mes intermedio. Similarmente fueron computadas medias consecutivas de 3 meses, según las medias mensuales de la concentración de las diatomeas, presentada por Smayda (1966, Tabla 61). Se presentan en la Tabla 23 y se indican gráficamente en la Figura 72, las medidas aceptadas de tendencia central—medias mensuales, medianas y medias consecutivas de los 3 meses—de algunas de las propiedades evaluadas en Balboa, Z.C. y en la estación permanente.

Para comparar las propiedades en la estación permanente y en el área de ACENTO, se supone, que las variaciones estacionales en la época de los cruceros de ACENTO fueron aquellas de un año promedio (p. 297). Para cada crucero se escogieron las medidas de tendencia central de varias propiedades, a ciertas profundidades en la mayoría de las estaciones en el área de ACENTO, para compararlas con aquellas de la estación permanente de las épocas correspondientes del año. La profundidad standard de 20 m fue elegida para obtener los valores medios de temperatura, salinidad y fosfato en todas las estaciones, debido a que fue la profundidad standard más honda correspondiente a una profundidad muestreada de la estación permanente.

Los valores medianos de la fijación de carbono por fitoplancton de la superficie en el área de ACENTO, no fueron considerados como índices confiables de la productividad de la columna de agua, a causa de que las posiciones del muestreo fueron diferentes en cada crucero, dependiendo de la posición del barco al orto o al mediodía, y debido a la inhibición de luz, *i.e.*, la inhibición de la fotosíntesis causada por intensidades altas de iluminación a las que está sujeto el fitoplancton de la superficie. En cambio se empleó la expresión de Ryther y Yentsch (1957) para la estimación de la producción según la radiación incidente, la transparencia y la clorofila, con la modificación de que una razón de asimilación de 8.4 mgC/hr mg Cl *a* (Forsbergh 1963, obtuvo una razón mediana del 8.4 según varios datos tropicales; Curl y Small 1965, obtuvieron una razón media del 8.6 con una saturación de luz, 25 millas frente a la costa de Oregón) fue substituida por la razón de ellos de 3.7, la cual dio como resultado la expresión:

$$P = \frac{R}{k} \times Cl\ a \times 8.4 \quad (6)$$

donde

P = mg de carbono/m²día,

R = fotosíntesis relativa/m²día (según Ryther y Yentsch 1957, Fig. 1),

k = coeficiente de extinción, y
 Cl a = mg de clorofila a /m³.

Los datos de la radiación incidente son necesarios para la estimación de R , pero no se hicieron tales mediciones en los cruceros de ACENTO y las mediciones irregulares realizadas ocasionalmente en el área por barcos oceanográficos, son muy pocas para establecer los valores medios esperados durante los meses de los cruceros de ACENTO. Sin embargo, la radiación incidente fue medida consecutivamente en cinco estaciones en la vertiente del Pacífico en la Zona del Canal desde enero de 1955 hasta febrero de 1967, y los valores medios mensuales se presentan en la Tabla 2; la radiación media mensual esperada en un año típico fue estimada al promediar los valores de todos los años que se encontraban registrados (Tabla 2; Fig. 11). La radiación media anual es de 417 ly/día, equivalente a 152 Kcal/cm²año. Landsberg *et al.* (1965, Mapa 4) presenta la distribución mundial de la radiación incidente basada en mediciones actuales y en la cubierta de nubes sobre la tierra, y en la cubierta de nubes solo sobre el mar; el Istmo de Panamá y toda el área de ACENTO con excepción de la parte más meridional está ubicada entre la isopleta de 160 Kcal/cm² en el norte y la isopleta de 140 Kcal/cm² en el sur. Así que la radiación media anual en el área de ACENTO parece ser solo ligeramente inferior que la de la vertiente del Pacífico en la Zona del Canal y, debido a que la mayor parte del área de ACENTO está situada al norte de la posición media de la ZCIT, está sujeta a un régimen climatológico similar al de la Zona del Canal. Basados en esto, se empleó la radiación media mensual de la vertiente del Pacífico en la Zona del Canal como una estimación de la del área de ACENTO; la radiación durante los cruceros de ACENTO fue estimada para el día intermedio de cada crucero por interpolación entre los valores mensuales de la radiación, suponiendo que ocurriera el día 15 de cada mes. Los datos y las estimaciones de producción se presentan en la Tabla 24.

La fórmula (6) de acuerdo a Ryther y Yentsch (1957) requiere que la distribución vertical del fitoplancton sea homogénea. Durante los tres primeros cruceros de ACENTO, no se realizaron mediciones subsuperficiales de clorofila a , así que se supuso que las concentraciones subsuperficiales eran similares a las de la superficie. Durante ACENTO 4 se tomaron las mediciones subsuperficiales de clorofila a y, los valores medianos (md) en varios porcentajes de la iluminación superficial (% I_0) de todas las estaciones combinadas, no se diferenciaron mayormente, como lo indica la siguiente tabla:

% I_0	Clorofila a durante ACENTO 4	
	md (mg/m ³)	N
100	0.28	28
31-53	0.22	18
11-30	0.33	19
4-10	0.30	20
0.5-3	0.22	26

Aunque las poblaciones en cada estación durante ACENTO 4, no fueron homogéneas—variando ampliamente con la profundidad la concentración de clorofila *a*—puede considerarse el promedio de la población sobre toda el área de ACENTO como homogénea, con el fin de estimar la productividad promedio del área. Por otra parte, la estabilidad reducida durante ACENTO 4 habría permitido más mezcla y, consecuentemente, una población más homogénea de fitoplancton que durante los cruceros anteriores. Los valores de la fijación de carbono en la estación permanente durante las épocas del año de los cruceros de ACENTO, fueron calculados para la columna de agua según los valores deducidos de las mediciones a los 10 m (P_{10}) ya que no existían suficientes mediciones directas de la producción entre la superficie y los 15 m (P_{0-15}) para permitir la estimación de valores mensuales aceptables. P_{0-15} fue correlacionado con P_{10} ($r = 0.76$, $P < 0.01$, $N = 25$, según los datos de Forsbergh 1963), y la aplicación del método de Bartlett (1949), de ajustar una línea recta cuando las dos variables están sujetas a error produce la relación siguiente:

$$P_{0-15} = 130 + 11 P_{10} \quad (7)$$

donde

P_{0-15} = fijación de carbono entre la superficie y los 15 m, en $\text{mg/m}^2\text{día}_{24}$, y

P_{10} = fijación de carbono a los 10 m en $\text{mg/m}^2\text{día}_{24}$.

Los valores de P_{0-15} estimados de esta manera fueron aumentados por el 10% para compensar por la porción que no fue medida de la columna de agua entre los 15 m y la profundidad de compensación (Forsbergh 1963). Los valores resultantes de la producción de la columna de agua (P , Tabla 25) en la estación permanente pueden compararse entonces con los estimados para el área de ACENTO por el método de Ryther y Yentsch (1957). No hubo una correlación significativa ($r = 0.83$ n.s.; Fig. 74).

Para comparar con los datos de ACENTO, fueron estimadas las medidas de tendencia central en la estación permanente, en las épocas del año de los cruceros de ACENTO, en el día intermedio de cada crucero, por interpolación entre las medidas mensuales aceptadas de tendencia central (Tabla 23) que se suponen aparecen el día 15 de cada mes; los valores interpolados se presentan en paréntesis en la Tabla 25. Las siguientes propiedades en la estación permanente y en el área de ACENTO fueron significativamente correlacionadas: temperatura a los 20 m ($r = 0.99$, $P = 0.01$); salinidad a los 20 m ($r = 0.99$, $P = 0.01$); $\text{PO}_4\text{-P}$ a 20 m ($r = 0.99$, $P = 0.01$); y la concentración de clorofila *a* ($r = 0.95$, $P = 0.05$). La productividad de la columna de agua no estuvo significativamente correlacionada ($r = 0.83$ n.s.) y tampoco lo fue la concentración de zooplancton ($r = 0.93$ n.s.). Los gráficos de las propiedades en la estación permanente y en el área de ACENTO se presentan en la Figura 74.

Finalmente, parece que existe una variación estacional similar en algunas de las propiedades físicas, químicas y biológicas en la estación

permanente en la cabecera del Golfo de Panamá, y en el área de ACENTO que abarca la mayor parte de la mitad septentrional del Panamá Bight, ya que cuatro de las seis propiedades analizadas estuvieron positiva y significativamente correlacionadas (temperatura, salinidad, PO_4-P y clorofila a), y las dos restantes no estuvieron significativamente correlacionadas (fijación de carbono y el zooplancton). Se supone que las variaciones en la estación permanente reflejan por lo tanto las variaciones que ocurren en la mitad septentrional del Panamá Bight.

El examen de las estimaciones mensuales de las variables en la estación permanente (Tabla 23; Fig. 72) revela algunas relaciones aparentes: la fertilidad de la zona eufótica (representada por el PO_4-P a los 20 m) parece reaccionar estrechamente al afloramiento (representado por una reducción del nivel del mar; obsérvese la escala invertida) producida por los vientos nórdicos; el fitoplancton (representado por la fijación de carbono, la clorofila a y la biomasa de las diatomeas) parece reaccionar estrechamente al aumento de la fertilidad. Estos niveles de energía y niveles tróficos, desde el viento al fitoplancton, son máximos en febrero o marzo y mínimos entre junio y octubre; el zooplancton, sin embargo, alcanza un ápice de abundancia en mayo. Existe evidentemente un período de desfase de 2 o 3 meses del máximo de zooplancton relativo al máximo del fitoplancton que puede tal vez explicarse como el período necesario para que el zooplancton se reproduzca y crezca como reacción al aumento de la provisión alimentaria.

Los coeficientes de correlación (r) y la determinación (r^2) de las estimaciones mensuales de las variables en la estación permanente se presentan en la Tabla 26, y las relaciones mejor correlacionadas se ilustran en la Figura 73. Todas las relaciones mejor correlacionadas desde el viento hasta el zooplancton, permitiendo períodos de desfase de cero hasta 3 meses, fueron altamente significativas ($P \leq 0.01$): para PO_4-P y el índice de la fuerza de la fricción del viento nórdico, $r = 0.96$; para la fijación de carbono y el PO_4-P , $r = 0.92$; para la clorofila a y la fijación de carbono, $r = 0.97$; para la concentración de las diatomeas y la fijación de carbono, $r = 0.92$; para el zooplancton y la clorofila a , $r = 0.90$, permitiendo un período de desfase de 2 meses; y para el zooplancton y la concentración de las diatomeas, $r = 0.88$, permitiendo un período de desfase de 3 meses.

Sin embargo, no pueden esperarse tales relaciones según las pruebas de observaciones individuales o de promedios de meses individuales. Smayda (1966, Tabla 67, Fig. 66) sin embargo, indicó que la media de la biomasa de las diatomeas en meses individuales en la estación permanente fue significativamente correlacionada a los "vientos de 3-semanas." La Tabla 80 de Smayda presenta para las biomásas de zooplancton y fitoplancton de la estación permanente, solamente una correlación significativa a $P \leq 0.05$ y nueve correlaciones a $P \leq 0.10$ para 72 maneras de dividir los datos.

Estimaciones del afloramiento

La cantidad de afloramiento que toma lugar en el período entre ACENTO 3 y ACENTO 4 puede estimarse según el ascenso de la termoclina y haloclinas medidas a intervalos regulares a través de los declives. Los resultados se presentan en la Tabla 21: cerca de 38 m de agua fueron aflorados a los 8°30'N 79°25'W en la cabecera del Golfo de Panamá; aproximadamente 50 m fueron aflorados a los 5°N 79°W cerca al centro del domo termal; y un promedio de unos 27 m fueron aflorados en el área de ACENTO. En la sección anterior se determinó que las pautas de las fluctuaciones estacionales de las propiedades oceanográficas en el Panamá Bight eran similares a las examinadas en el Golfo de Panamá, donde el afloramiento ocurre principalmente durante enero-abril (Schaefer, Bishop y Howard 1958; Forsbergh 1963). Por lo tanto, se supone el mismo período de afloramiento para el Panamá Bight y las estimaciones de las tasas de afloramiento se presentan en la Tabla 27. A los 8°30'N 79°25'W la tasa de afloramiento durante enero-abril fue estimada en 0.40 m/día, comparada a 0.60 m/día estimada por Forsbergh (1963) en la estación permanente 15 millas hacia el norte, y por Fleming (1940) para el Panamá Bight; estas cifras, sin embargo, se consideran que están de acuerdo debido a la crudeza del método empleado en este análisis, especialmente desde que la estimación probablemente sea mínima a causa del calentamiento y dilución de la capa superficial. A los 5°N 79°W, cerca al centro del domo termal, la tasa de afloramiento fue estimada durante enero-abril en 0.52 m/día; y para el Panamá Bight, fue estimada una tasa media de 0.30 m/día. Stevenson (1970), según las estimaciones de la divergencia geostrofica y de los gradientes de la fuerza de la fricción del viento durante ACENTO 4, obtuvo una tasa de afloramiento de 45×10^{-4} cm/seg, o 3.9 m/día, en la parte central y nordeste del Bight. Esto es alrededor de 10 veces los valores obtenidos según el ascenso de las termoclinas y haloclinas, pero esto no es sorprendente si se considera que la estimación de Stevenson fue basada en las mediciones de un período de 5 días, y las de este estudio se encuentran basadas en las diferencias netas sobre un período de 3 meses y por lo tanto no revelan las magnitudes de variaciones instantáneas.

La capa mixta relativamente somera encontrada al sudoeste del área de ACENTO durante ACENTO 1 y 3 (Figs. 20, 21) indica la presencia de un domo termal débil o parte de una convexidad termal, esperada según las pautas de la circulación ciclónica descrita por Stevenson (1970), que denota algún grado de afloramiento. El hecho de que no hubo evidencia de los efectos del afloramiento, tales como agua fría, en la superficie durante este período (Figs. 24, 25) sugiere, según lo supuesto por Wyrski (1964b) para el Domo de Costa Rica, que las aguas superficiales tenían un balance termal, siendo el agua más fría del afloramiento calentada por la radiación en su ascenso a la superficie.

La tasa máxima de afloramiento que permite el mantenimiento del

balance termal, fue estimada por el método de Wyrcki (1964b) de acuerdo a su (3) Ecuación:

$$w(T_o - T_D) = \frac{Q}{\rho C} \quad (8)$$

donde

w = la tasa de afloramiento en cm/día

T_o = la temperatura de la capa mixta en °C, en este caso 27.5°C, la media de las temperaturas promedio en el área de ACENTO a los 10 m durante ACENTO 1-3, según la Tabla 25,

T_D = la temperatura del agua ascendente en °C, en este caso 14.5°C, las medias de las temperaturas promedio en el área de ACENTO a 150 m, durante ACENTO 1-3, según la Tabla 25,

Q = cambio de calor total (descrito por Wooster y Sievers *inédito* como el "calor total recibido o perdido por el océano en la superficie"), en este caso 65 ly/día, la media de los valores correspondientes a mayo-diciembre en el Panamá Bight, según Wyrcki (1966a, Figs. 39-50),

ρ = la densidad del agua de mar que se supone sea 1.025, y

C = calor específico del agua de mar que se supone sea 1 cal/cm³/°C.

La profundidad standard de 150 m fue seleccionada como el origen del agua ascendente debido a que Wyrcki supuso (1964b) que en el Domo de Costa Rica, el origen fue localizado entre los 75 m y 200 m y, ya que no hubo evidencia de lo contrario, se supuso también que estaba localizado dentro de este margen en el Panamá Bight. La tasa máxima de afloramiento para el período mayo-diciembre, estimada según esta ecuación y atribuida aquí como la tasa promedio para el período, fue 0.049 m/día, cerca de una sexta parte de la estimada para el período enero-abril. La cantidad total del afloramiento, calculada según estas dos tasas se estima que sea 48 m/año; con fines comparativos se presentan estimaciones de otras áreas en el Pacífico oriental tropical en la Tabla 27.

Estimación de la producción primaria según el agotamiento de los micronutrientes

La producción primaria en el Panamá Bight puede estimarse según el agotamiento de los micronutrientes mediante el empleo de la siguiente ecuación, modificada de la de Wyrcki (1964b):

$$\Delta M = w(M_D - M_o) \quad (9)$$

donde

ΔM = la pérdida de micronutrientes en la columna de agua en $\mu\text{g-at/m}^2\text{día}$,

w = la tasa del afloramiento en m/día (Tabla 27),

M_o = la concentración de micronutrientes en la capa mixta en $\mu\text{g-at/m}^3$, y

M_D = la concentración de micronutrientes en el agua ascendente en $\mu\text{g-at/m}^3$.

M_0 y M_D fueron obtenidos según los valores medios en el área de ACENTO a 10 m y 150 m respectivamente para $\text{PO}_4\text{-P}$ y $\text{NO}_3\text{-N}$ (Tabla 20); se supuso que las distribuciones verticales precisamente antes de la estación del afloramiento eran idénticas a las distribuciones durante ACENTO 3, así que los datos de ese crucero fueron empleados para derivar ΔM para enero-abril; los valores correspondientes a M_0 y M_D para mayo-diciembre fueron obtenidos al promediar los valores medios de ACENTO 1-3.

El agotamiento de $\text{PO}_4\text{-P}$ durante enero-abril se calculó entonces que era $530 \mu\text{g-at/m}^2\text{día}$, equivalente a una producción de $0.65 \text{ gC/m}^2\text{día}$ suponiendo una proporción C:P de 40:1 para el fitoplancton (Strickland 1960). El agotamiento de $\text{NO}_3\text{-N}$ en el mismo período fue calculado que era $7400 \mu\text{g-at/m}^2\text{día}$ equivalente a una producción de $0.62 \text{ gC/m}^2\text{día}$, suponiendo una proporción C:N de 6:1 (Strickland 1960). Similarmente, durante mayo-diciembre el agotamiento de $\text{PO}_4\text{-P}$ fue de $84 \mu\text{g-at/m}^2\text{día}$ y el agotamiento de $\text{NO}_3\text{-N}$ fue $1200 \mu\text{g-at/m}^2\text{día}$ cada uno equivalente a $0.10 \text{ gC/m}^2\text{día}$. Para enero-abril, los valores de la producción, estimados según el agotamiento de los micronutrientes coincidieron bien con el valor de $0.55 \text{ gC/m}^2\text{día}$ estimado para la clorofila, la radiación y la transparencia por el método de Ryther y Yentsch (1957). Sin embargo, para mayo-diciembre los valores de la producción estimados según el agotamiento de los micronutrientes fueron solo cerca de un tercio del estimado según la clorofila, la radiación y la transparencia (Tabla 28). Una diferencia similar fue observada en el Golfo de Cariaco, Venezuela (Curl 1960, Tabla 2) en donde la producción estimada del agotamiento de $\text{PO}_4\text{-P}$ (Richards 1960, $0.14 \text{ gC/m}^2\text{día}$) fue un tercio de la estimada por el método de radiocarbono ($0.48 \text{ gC/m}^2\text{día}$) y un décimo de la estimada según la clorofila, la radiación y la transparencia ($1.40 \text{ gC/m}^2\text{día}$).

En EASTROPAC 77, la tasa media de producción medida por el método de radiocarbono en cuatro estaciones en el Panamá Bight durante enero-febrero 1968 fue $0.90 \text{ gC/m}^2\text{día}$ (p. 306, Tabla 28). Que estos valores excedan las estimaciones de ACENTO 4 en un 50%, puede tal vez explicarse por el afloramiento aparentemente más fuerte de 1968, según lo indican las temperaturas superficiales más bajas (Fig. 64).

Al discutir la producción de fitoplancton en aguas profundas en mares estratificados, Anderson y Banse (1963) declararon: "Después de reducir la concentración nutriente, la tasa de producción dependerá principalmente en la tasa de reabastecimiento de los nutrientes pero no necesariamente en la cantidad encontrada por análisis directo." Mencionan que en el Golfo de Maine el 25% del $\text{PO}_4\text{-P}$ fue provisto por una regeneración *in situ* (Ketchum 1947), y en el Mar del Norte la proporción fue del 18% (Steele 1957). En regiones tropicales oligotróficas tales como la del Mar de los Sargazos, se cree, sin embargo, que la mayoría de los micronutrientes que se necesitan para la fotosíntesis son provistos por la regeneración efectuada encima de la termoclina permanente profunda (Riley 1957, Anderson y Banse 1963). Las capas superficiales pueden ser provistas con una porción

de los micronutrientes necesarios (que no ha sido medida por el método de agotamiento), mediante la rápida regeneración, la lluvia y el drenaje.

Las altas concentraciones de carbono orgánico, $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$, y $\text{NO}_2\text{-N}$ medidas en la superficie pueden ser atribuidas en parte, a la regeneración debida a la descomposición bacterial de la materia orgánica allí acumulada (Cooper 1937; Goering y Menzel 1965; Goering y Wallen 1967; Williams 1967). Jarvis (1967), empleando mediciones de la tensión superficial y del potencial, encontró concentraciones mayores en la superficie de "material con actividad superficial" que debajo de la superficie en la Bahía de Panamá. En el área de ACENTO, las concentraciones medias de $\text{NO}_3\text{-N}$ fueron de dos a cuatro veces superiores en la superficie que a los 10 m durante ACENTO 1-3 y aquellas de $\text{NH}_3\text{-N}$ fueron 56% superiores durante ACENTO 4; no se observaron diferencias significativas para $\text{PO}_4\text{-P}$ y $\text{NO}_2\text{-N}$ (Tabla 20).

La pluviosidad tropical puede proveer cantidades considerables de micronutrientes, especialmente nitrógeno (Deacon 1933; Ingam 1950; Weinmann 1955; Junge 1963; Menzel y Spaeth 1962; Goering y Menzel 1965; Vaccaro 1965; Williams 1967). Smayda (1966), según las publicaciones sobre los datos del trópico, supuso valores medios de 0.47, 1.70 y 5.0 $\mu\text{g-at/L}$ para $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ y $\text{NH}_3\text{-N}$, respectivamente, en el agua de lluvia que cae en el Golfo de Panamá, y un valor medio de 0.65 $\mu\text{g-at/L}$ de $\text{PO}_4\text{-P}$ para el agua del drenaje. Los mapas de $\text{PO}_4\text{-P}$ y $\text{NO}_3\text{-N}$ de la superficie (Figs. 28-31) sugieren, sin embargo, que el drenaje en el Panamá Bight es muy bajo en estos micronutrientes, muy inferior a las estimaciones de Smayda para el Golfo. Para el período mayo-diciembre, basado en la suposición de que no ocurrió afloramiento y en la estimación de la producción de Forsbergh (1963) de 0.37 $\text{gC/m}^2\text{día}$ según los experimentos de radiocarbono, Smayda (1966), calculó que solo un 10% del $\text{PO}_4\text{-P}$ y del nitrógeno inorgánico necesario para la fotosíntesis en el Golfo, fue provisto por la pluviosidad y el drenaje, y terminó que "la regeneración en la columna de agua debe proveer la mayor parte necesaria de fosfato y nitrato durante la estación de lluvia."

La diferencia entre la estimación de la producción según el agotamiento de los micronutrientes (0.10 $\text{gC/m}^2\text{día}$) y la estimación de la clorofila, la radiación y la transparencia (0.29 $\text{gC/m}^2\text{día}$) durante mayo-diciembre en el área de ACENTO, se atribuye por lo tanto, principalmente a la regeneración, y una pequeña fracción a la lluvia. Así que durante mayo-diciembre en el Panamá Bight, cerca de un tercio de los micronutrientes necesarios para la fotosíntesis parece que es provisto por el afloramiento y aproximadamente dos tercios por la regeneración *in situ*. Durante la Expedición *Galathea* la tasa media de producción medida por el método de radiocarbono en tres estaciones del Panamá Bight en mayo 1952 fue 0.37 $\text{gC/m}^2\text{día}$, que no se considera significativamente diferente de la de 0.29 $\text{gC/m}^2\text{día}$ estimada para mayo-diciembre para el área de ACENTO (Tabla 28).

Las tasas de producción media de la estación permanente a los 8°45'N, 79°23'W son 0.75 gC/m²día durante enero-abril y 0.37 gC/m²día durante mayo-diciembre (Forsbergh 1963) lo que concuerda bastante bien con las tasas estimadas para el área de ACENTO. La producción anual es 180 gC/m² en la estación permanente comparada con unos 140 gC/m² en el área de ACENTO (Tabla 28). Sin embargo, la profundidad media de compensación es 33 m en la estación permanente comparada a 48 m en el área de ACENTO. Al dividir la producción de la columna de agua por la profundidad de compensación, produce valores anuales de producción de 5.4 gC/m³ en la estación permanente y 2.9 gC/m³ en el área de ACENTO. Así que la producción anual por volumen de agua en el área de ACENTO es aproximadamente la mitad de la de la cabecera del Golfo de Panamá, a pesar de que las tasas de la columna de agua no son muy diferentes. Esto es significativo respecto a la dinámica de la energía de la cadena alimenticia, ya que la eficiencia alimenticia de los animales apacentadores depende, hasta cierto grado, más bien en la concentración que en la cantidad total de fitoplancton en la columna de agua. Steemann Nielsen y Aabye Jensen (1957-1959) estimaron las tasas de producción en las divergencias ecuatoriales en unos 0.2-0.5 gC/m²día, equivalente a 73-180 gC/m²año, y Guillén e Izaguirre de Rondán (1968) encontraron que la producción media anual frente al Perú en 1964 era 97 gC/m² entre los 4°S y los 6°S y 162 gC/m² entre los 6°S y 18°30'S.

Razón nitrógeno: fósforo

De los micronutrientes principales en las aguas superficiales del Pacífico nordeste tropical, el NO₃-N es el más importante en limitar el crecimiento del fitoplancton porque se encuentra comúnmente en concentraciones muy bajas (Thomas 1966). En el Panamá Bight las concentraciones mínimas de NO₃-N fueron encontradas comúnmente alrededor de los 10 m y 20 m, en vez de en la superficie, debido al aumento en la superficie causado por la lluvia y a la regeneración *in situ*. A causa de la poca precisión en el análisis de las concentraciones pequeñas ($\pm 0.3 \mu\text{g-at/L}$ al nivel de $4.5 \mu\text{g-at/L}$), los valores medidos de NO₃-N registrados como 0.0 y $0.1 \mu\text{g-at/L}$ pueden desviarse considerablemente de la concentración real pero puede suponerse que indican que no se encontró NO₃-N o solo indicios. Las indicaciones de que el NO₃-N puede limitar severamente la producción en una buena porción de la zona eufótica en la mayoría de las temporadas en el Panamá Bight, se indican más adelante por el porcentaje de las estaciones en donde las concentraciones medidas a una o más profundidades fueron 0.0 o $\leq 0.1 \mu\text{g-at/L}$:

NO ₃ -N	ACENTO 1	ACENTO 2	ACENTO 3	ACENTO 4
0.0 $\mu\text{g-at/L}$	35%	66%	55%	4%
$\leq 0.1 \mu\text{g-at/L}$	57%	82%	82%	31%

Solo durante ACENTO 4 ocurrieron valores de NO₃-N superiores a $5 \mu\text{g-at/L}$, a los 30 m y por encima de ellos, en la mayor parte del Panamá

Bight (Figs. 36, 37); Thomas (1966) encontró que $5 \mu\text{g-at/L}$ es la tasa de la concentración limitante para *Gymnodinium simplex* del Domo de Costa Rica.

Armstrong (1965), ha revisado las mediciones de las razones nitrógeno:fósforo (N:P) y las razones de $\text{NO}_3\text{-N}:\text{PO}_4\text{-P}$ (por átomos), encontradas en el fitoplancton y en el material suspendido, en el agua de mar, y en la asimilación por el fitoplancton. Las razones N:P en el fitoplancton son 15:1 o 16:1 pero los datos de Parsons, Stephens y Strickland (1961) indican que las razones pueden variar de 5.5:1 hasta 17.4:1. Se encuentra que las razones N:P en el material suspendido varían de 4.7:1 a 26:1 (Armstrong 1965). Se considera por lo general que la razón de $\text{NO}_3\text{-N}:\text{PO}_4\text{-P}$ en el agua de mar es 15:1, pero se ha encontrado que varía de una razón alta de 19:1 a razones inferiores en "aguas limitadas o cerca de la superficie," algunas veces tan bajas como cero; estas razones extremadamente bajas son atribuidas al agotamiento de $\text{NO}_3\text{-N}$ más rápido que el de $\text{PO}_4\text{-P}$. Las razones de asimilación de $\text{NO}_3\text{-N}$ y de $\text{PO}_4\text{-P}$ por el fitoplancton son por lo general 15:1 o 16:1 pero se han encontrado tan altas como 24:1.

Thomas (1966) demostró que las razones medias de $\text{NO}_3\text{-N}:\text{PO}_4\text{-P}$ en las aguas superficiales del Pacífico nordeste tropical varían entre 0.8:1 y 8.0:1; a los 15°N 100°W la razón fue 2.6:1 pero la proporción total de nitrógeno ($\Sigma\text{N} = \text{NO}_3\text{-N} + \text{NO}_2\text{-N} + \text{NH}_3\text{-N}$) respecto al $\text{PO}_4\text{-P}$ fue de 6.7. Frente al Perú las medias de las razones de $\text{NO}_3\text{-N}:\text{PO}_4\text{-P}$ fueron 1.7:1 y 2.4:1, y las medias de las razones de $\Sigma\text{N}:\text{PO}_4\text{-P}$ fueron 2.4:1 y 3.8:1, en la película superficial y a los 15-20 cm, respectivamente (calculado según los datos de Williams 1967, Tabla 3); al promediar los valores en ambos niveles dieron como resultado una razón de $\text{NO}_3\text{-N}:\text{PO}_4\text{-P}$ de 2.0:1 y una razón de $\Sigma\text{N}:\text{PO}_4\text{-P}$ de 3.1:1, que puede esperarse que se aproxime a las razones de una muestra superficial tomada con un balde. Thomas (1966) encontró para tres especies de fitoplancton del Pacífico nordeste tropical, que el $\text{NO}_3\text{-N}$ fue una buena fuente de N para una especie, y que $\text{NH}_4\text{-N}$ lo fue para las tres; decidió que el $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NO}_2\text{-N}$ y $\text{NH}_3\text{-N}$ "tomados juntos, han de suministrar una medida adecuada del nitrógeno total accesible al fitoplancton," y que en el Pacífico nordeste tropical ΣN fue una medida mejor de la fertilidad que la del $\text{NO}_3\text{-N}$ individual.

Las concentraciones medias de los micronutrientes en los 200 m superiores durante los cruceros de ACENTO, y por consiguientes las razones derivadas se presentan en la Tabla 29. Las razones de $\text{NO}_3\text{-N}:\text{PO}_4\text{-P}$ varían de un mínimo de 0.6:1 a los 20 m hasta un máximo de 13.6:1 a los 150 m, bien dentro del margen dado por Armstrong (1965); como resultado del afloramiento las razones en los 30 m superiores fueron máximas durante ACENTO 4, y el mínimo ocurrió en la superficie en vez de a los 10 o 20 m; las razones máximas (12.4:1-13.6:1) ocurrieron a los 150 y 200 m; la media de todas las razones de $\text{NO}_3\text{-N}:\text{PO}_4\text{-P}$ entre los 30 m y 200 m fue 14.7:1, cerca de la razón clásica del agua de mar de 15:1. Durante ACENTO 4 la razón de $\Sigma\text{N}:\text{PO}_4\text{-P}$ en la superficie fue 7.1:1, tres veces la razón de

$\text{NO}_3\text{-N}:\text{PO}_4\text{-P}$ de 2.4:1; estas razones son similares a las correspondientes de 6.7:1 y 2.8:1 a los 15°N 100°W .

Se hicieron estimaciones preliminares de la asimilación de los micronutrientes por el fitoplancton y de las razones correspondientes al tomar las diferencias en las concentraciones entre las profundidades standard adyacentes como una medida de la absorción, bajo la suposición de que las reducciones en las concentraciones a medida que la profundidad disminuye son causadas por la asimilación. Las razones de las diferencias (Δ) se indican en la Tabla 29. La razón de $\text{NO}_3\text{-N}:\text{PO}_4\text{-P}$ varía de 7:1 a 19:1, pero si las razones bajas (7:1-11:1) a la cabeza de cada columna se excluyen por estar influenciadas por las diferencias reducidas en $\text{NO}_3\text{-N}$ debido a la adición de N de la superficie (p. 325) la razón varía de 12:1 a 19:1. Después de excluir la razón de 7:1 a la cabeza de la columna (0 m), la razón de $\Sigma\text{N}:\text{PO}_4\text{-P}$ durante ACENTO 4 varió de 12:1 a 16:1, próximo a las razones clásicas de asimilación de 15:1 o 16:1, y bien dentro del alcance de 5.5:1 a 17.4:1 del fitoplancton, sugerido por el trabajo de Parsons, Stephens y Strickland (1961).

Efectos del drenaje sobre la producción primaria

El drenaje de los ríos puede afectar la productividad primaria del mar principalmente por tres medios; los dos primeros siempre han de reducir la productividad y el tercero puede reducirla, aumentarla o no tener efecto. Estos medios son: (i) aumento de la estabilidad de las capas superficiales, reduciendo de tal modo la mezcla vertical y la redistribución de los micronutrientes; (ii) reduciendo la transparencia y por lo tanto el espesor de la zona eufótica; e (iii) cambiando las concentraciones de micronutrientes en la zona eufótica (Ryther, Menzel y Corwin 1967). Los efectos del drenaje del Río Baudó del San Juan y de otros ríos menos importantes sobre la productividad del Panamá Bight, se comparan con aquellos que han sido descritos con respecto a otros ríos tropicales y subtropicales tales como el Nilo, el Misisipí y el Amazonas. La estimación del drenaje anual dentro del Panamá Bight es de $350 \times 10^9 \text{m}^3$ (Tabla 10).

Antes de terminarse la gran represa de Aswan la producción primaria a lo largo de la costa suboriental del Mar Mediterráneo aumentó tremendamente durante las inundaciones del Nilo, cuando en cada mes de agosto se abrían las represas construidas de tierra en el Delta (Steuer 1935; Liebman 1940; Aleem y Dowidar 1967). Aleem y Dowidar encontraron que en el mar frente a Alejandría el $\text{PO}_4\text{-P}$ y el $\text{NO}_3\text{-N}$ eran extremadamente altos y los cálculos de las células de las diatomeas aumentaron de dos a cuatro categorías de magnitud durante la inundación. Debido a la corriente que fluye hacia el este, a lo largo de la costa, la influencia del Nilo es perceptible por lo menos tan lejos como en la Bahía de Haifa, 500 kms a lo largo de la costa hacia el nordeste, en donde Liebman observó una reducción de salinidad del 2‰ acompañada por un aumento quintuple en las existencias de fitoplancton de agosto a setiembre. Riley (1937) encontró

grandes concentraciones de $\text{PO}_4\text{-P}$ y de clorofila cerca a la boca del Río Misisipí durante el período de alto drenaje. Thomas y Simmons (1960) no encontraron diferencias estadísticas generales en la producción superficial entre el Río Misisipí, la pluma y las áreas adyacentes del Golfo de México en cualquier temporada determinada; en mayo, durante el período máximo de drenaje, los micronutrientes y la producción superficial fueron superiores en el Golfo, que durante setiembre-noviembre, pero las concentraciones de fitoplancton no lo fueron. Steemann Nielsen y Aabye Jensen (1957-1959) registraron valores muy bajos de producción frente al estuario del Río Congo, lo que atribuyeron en parte, a la muy poca transparencia en el drenaje. Ryther, Menzel y Corwin (1966), encontraron que el efecto neto del drenaje del Río Amazonas era el de disminuir la productividad oceánica: "las concentraciones de nitrato, fosfato y de los organismos de fitoplancton fueron inferiores, mientras los niveles de silicato fueron apreciablemente altos."

A juzgar según los mapas de las propiedades superficiales durante los cruceros de ACENTO (Figs. 26-33), los efectos del drenaje en el Panamá Bight parecen ser similares en algunos aspectos a los del Amazonas en el Atlántico occidental tropical. Esto podía esperarse ya que ambas cuencas de desagüe están sujetas a una climatología similar y están compuestas de terrenos de laterita (McNeil 1964; Smayda 1966) bajos en fósforo y nitrógeno y altos en SiO_2 ; las concentraciones de $\text{PO}_4\text{-P}$ y de $\text{NO}_3\text{-N}$ en las aguas del Amazonas son, en realidad, muy bajas (Klinge y Ohle 1964; Ryther, Menzel y Corwin 1966); las concentraciones de $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ y $\text{NH}_3\text{-N}$ en el desagüe del Río Negro cerca a Manaus, Brasil en abril de 1966 fueron 0.16, 1.2 y 1.1 $\mu\text{g-at/L}$, respectivamente (Ungemach, *inédito*). La diferencia principal del efecto de estos drenajes en los océanos a cualquier lado del continente sudamericano, consiste en las distribuciones horizontales del agua de baja salinidad, las cuales están determinadas por las corrientes costaneras: el desagüe del Amazonas se esparce lejos mar afuera por el transporte de Ekman en la Corriente de la Guayana que fluye hacia el noroeste, mientras que el drenaje en el Panamá Bight es mantenido cerca a la costa por un transporte similar de la corriente de Colombia que fluye hacia el norte.

Para examinar más de cerca los efectos del drenaje de los ríos en el Panamá Bight, de lo que es posible según los mapas de las propiedades superficiales, se presentan gráficamente en las Figuras 70 y 71 las observaciones superficiales y las profundidades de compensación a lo largo de las secciones normales a la costa a los 5°N y a los $6^\circ 20'\text{W}$.

A los 5°N , cerca de 50 millas náuticas al norte del delta del San Juan, las concentraciones de $\text{SiO}_4\text{-Si}$ y de clorofila *a* se relacionaron directamente a la proporción de agua del río como lo indicaron las salinidades, pero las concentraciones de $\text{PO}_4\text{-P}$ y $\text{NO}_3\text{-N}$ no fueron significativamente más altas en agua más dulce; la profundidad de compensación fue, como de costumbre, inversamente relacionada a la proporción del agua de los ríos. Los

valores altos de la clorofila *a* cerca a la costa pueden atribuirse tal vez, en parte, a la regeneración de los micronutrientes en el fondo del agua poco profunda (Steemann Nielsen 1959) en vez de a los efectos del agua de los ríos. Los valores altos de clorofila *a* en cualquier lado del máximo de salinidad durante ACENTO 4 se atribuyen a los efectos del afloramiento en el domo termal.

Las distribuciones de la salinidad y el $\text{SiO}_4\text{-Si}$ a los $6^{\circ}20'\text{N}$ indican que la proporción del agua de río en la superficie, fue inferior a la de los 5°N , y superior cerca a la costa únicamente durante ACENTO 2-3. Solo durante ACENTO 4, fueron altos los valores de clorofila *a* cerca a la costa, lo cual indica ya sea que la regeneración en el fondo no fue probablemente la causa de los altos valores costaneros de clorofila *a* a los 5°N o, que la regeneración en el fondo hubiera disminuido según la distancia, a favor de la corriente desde el delta del San Juan, debido a las tasas reducidas de sedimentación. Por lo general, los altos valores de $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ y de clorofila *a* no fueron encontrados en aguas de baja salinidad; la excepción a esto fue durante ACENTO 1 en donde los valores fueron altos en la pluma de agua de baja salinidad frente a la costa (Figs. 26, 30, 48), y durante ACENTO 4, en donde los altos niveles de $\text{PO}_4\text{-P}$ y $\text{NO}_3\text{-N}$ en el extremo occidental de la sección, son atribuidos al afloramiento en el Golfo de Panamá y al domo termal cerca al centro del Bight.

Según las observaciones precedentes, el aumento en la producción de la superficie del Panamá Bight causado por el desagüe del río, parece estar limitado a una estrecha pluma o a una estrecha faja a lo largo de la costa; sin embargo, dentro de estas áreas, la producción de la columna de agua se encuentra limitada severamente por una alta estabilidad y una zona eufótica de poca profundidad. En resumen, la influencia neta de los ríos del Panamá Bight en su producción primaria parece ser insignificante, colocando esta influencia en alguna parte, entre aquella del Río Misisipi que resulta en un aumento moderado en la producción oceánica, y la del Amazonas que resulta en una disminución en la producción oceánica.

PARTE III. PESQUERIAS

Capturas anuales en las pesquerías principales

En años recientes, las pescas comerciales principales del Panamá Bight han sido las pescas de altura del atún aleta amarilla y barrilete, la pesca en el Golfo de Panamá de anchoveta y del arenque de hebra (para la reducción), y las pescas camaroneras a lo largo de las costas de Panamá, Colombia y Ecuador. Las capturas anuales se presentan en la Tabla 30. La mayoría de las estadísticas camaroneras se dan en peso de camarones descabezados, pero desde el punto de vista ecológico, el peso del camarón entero, que representa la biomasa, es más significativo. No fue posible obtener los factores de conversión del peso de los camarones descabezados en relación al peso de los camarones enteros para las pescas de Panamá y Colombia. Se obtuvieron los factores de 1.54 a 1.71 según los datos de tres

especies de la pesquería ecuatoriana (A. Orbes, *c.p.*). Los factores para los camarones *Penaeidae* de la pesca de los Estados Unidos en el Golfo de México variaron de 1.53 a 1.68 (Kutkuhn 1962; Christmas y Gunter 1965; Gunter 1967). Se derivó un factor de 1.65 según los datos de Kutkuhn (1966, Tabla 9) para *Penaeus duorarum* del Golfo de México de la misma talla que el promedio de camarón blanco del Golfo de Panamá (Boerema 1961) y se utiliza aquí este factor.

Desde 1963, las capturas de atún aleta amarilla y barrilete han sido bajas en el Panamá Bight debido a la pequeña cantidad de esfuerzo ejercido después del reacondicionamiento de la mayoría de los barcos de carnada a barcos con redes de cerco. Desde 1951 a 1963, las capturas anuales de atún aleta amarilla variaron de 1,400 a 9,800 t.m. con una media de 3,600 t.m., y las capturas anuales de barrilete fluctuaron de 1,700 a 9,300 t.m., con una media de 3,800 t.m. Desde 1963 a 1966, las capturas combinadas de anchoveta y del arenque de hebra se duplicaron cada año alcanzando 66,000 t.m. en 1966, y permanecieron a este nivel en 1967 y en 1968.

La pesquería panameña de camarones ha permanecido estable desde 1961 con capturas anuales fluctuando de 9,100 a 11,600 t.m. con una media de 10,000 t.m. La pesca colombiana de camarón permaneció constante aproximadamente a 2,000 t.m. anualmente desde 1961 a 1965. La pequeña porción de la pesquería ecuatoriana camaronera localizada en el Panamá Bight produjo de 600 a 800 t.m. anualmente desde 1961 a 1963 (no se dispone de las estadísticas completas y hasta la fecha de las pescas colombianas y ecuatorianas). Se estima que la captura total de camarones en el Panamá Bight sea de unas 13,000 t.m. anualmente de camarón entero.

Los camarones obtenidos por arrastreros forman solamente una pequeña proporción de la biomasa de los animales capturados: en la pesquería de Florida, la razón de los organismos de "desperdicio" en relación a camarones enteros promediaron cerca de 1:1 en las áreas de Key West y cerca de 3:1 frente a la costa oriental (según Siebenaler 1952); en la pesquería colombiana, 18% de la captura es camarón, 12% es pescado comestible o "blanco," y 70% peces de "desperdicio" que se arrojan nuevamente al mar (EKA Consult de Colombia *s.f.*). La proporción media de camarones enteros en siete redadas en el Golfo de Panamá fue 11% (según los datos provistos por A. Franqueza y B.J. Kwiecinski y convertidos a peso entero usando el factor de 1.65). De acuerdo a B.J. Kwiecinski (*c.p.*), la porción utilizable de camarón obtenida en el Golfo de Panamá y frente a las costas del Pacífico de Nicaragua y El Salvador es menos de 10% o, después de convertir a peso entero, menos de 17%. Suponiendo que los porcentajes de peces comestibles y de los que se desperdician capturados en la pesquería camaronera del Panamá Bight son similares a los de la pesquería colombiana, se estima que en el Panamá Bight se obtienen anualmente 8,700 t.m. de peces comestibles y 51,000 t.m. de peces "desperdicio" junto con las 13,000 t.m. de camarón. Sin embargo, no se tiene conocimiento del tonelaje de especies distintas al camarón desembarcadas actual-

mente por barcos camaroneros. Cerca de 3,000 a 4,000 t.m. de especies distintas al camarón fueron obtenidas anualmente en la costa del Pacífico de Colombia durante 1963-66 (Tabla 30); los pescadores ecuatorianos obtuvieron unas 4,500 t.m. distintas al camarón en 1964 en aguas entre Punta Galera y el límite Ecuador-Colombia (Tabla 30); Holston (1963) estimó que la captura anual de peces vendidos localmente en Panamá no pasaba de 2,000 t.m. pero la Dirección de Estadística y Censo estimó que en 1967 se habían consumido en Panamá 8,200 t.m. de pescado fresco y 1,400 t.m. de mariscos (Anonymous 1969a), la mayor parte probablemente originada en el Golfo de Panamá (W. H. Bayliff, *c.p.*). Datos pesqueros adicionales correspondientes a Panamá y otros países centroamericanos son provistos por González López (1967, 1968).

En 1967 las pesquerías mundiales tanto del mar como de agua dulce produjeron aproximadamente 39×10^6 t.m. de especies utilizadas como alimento para los humanos y cerca de 20×10^6 t.m. de especies para la reducción, empleadas como suplemento alimenticio para animales domésticos (Food and Agriculture Organization of the United Nations 1968). Según los datos precedentes se estima que en años recientes los desembarques anuales del Panamá Bight tienen un promedio de unas 30,000 t.m. de especies empleadas como alimento para los humanos, incluyendo cerca de 0.1% de la captura mundial, y unas 68,000 t.m. de especies actualmente utilizadas para la reducción, formando cerca de 0.3% de la captura mundial o, si se consideran los peces "desperdicio" potencialmente utilizables para la reducción, esta última cifra puede aumentar a 120,000 t.m. y a 0.6% de la captura mundial.

Distribución geográfica de la abundancia de los túnidos

Ya que el objetivo del programa de ACENTO fue el de adquirir más conocimiento acerca de la ecología de los atunes tropicales, se examinaron las medidas de la abundancia aparente del atún aleta amarilla y del barrilete en la región (al norte de los 0° y al este de los 83°W) del Panamá Bight durante el período del programa. La cantidad del esfuerzo pesquero demostró ser insuficiente para obtener distribuciones significativas de la abundancia aparente: por ejemplo durante 1965 los cerqueros solo gastaron 886 DSP (días standardizados de pesca) y los barcos de carnada 32 DSP en las 43 áreas estadísticas consabidas (Fig. 76). Con el fin de obtener valores significativos de la CPUE (captura por unidad de esfuerzo = toneladas cortas/DSP) en suficientes áreas estadísticas para permitir el análisis, fue necesario agrupar todos los años, eliminando las variaciones anuales y reduciendo así el estudio a los efectos de las áreas y meses, en esta sección. Para comparar las distribuciones de las propiedades y características oceanográficas con las distribuciones medias de la CPUE, se supuso que los valores de las variables oceanográficas medidas durante los cruceros de ACENTO no fueron significativamente diferentes de los promedios de aquellas existentes durante los años de la pesquería. Esta

suposición no es irrazonable si se observa que durante el período de ACENTO, los valores medios mensuales de la velocidad del viento en Balboa (Fig. 59) y del nivel del mar en la parte norte del Panamá Bight (Tabla 12) no se diferencia mayormente de los promedios correspondientes a los años de la pesquería, y cuatro de las seis propiedades examinadas durante el período están significativamente relacionadas a aquellas medidas durante el período de los 41½ años en la estación permanente a los 8°45'N, 79°23'W (p. 320).

Las estimaciones de la media de las distribuciones geográficas y estacionales de la abundancia aparente del aleta amarilla y del barrilete, en las pescas superficiales del Pacífico oriental tropical se complican por el cambio en el método principal de pesca de la carnada viva a redes de cerco en 1960, y por las reglamentaciones de la pesquería desde 1966. La pesquería está reglamentada para el atún aleta amarilla pero no para el barrilete, y se encuentra limitada después de alcanzar la cuota: los barcos que se encuentran en el mar cuando se hace efectiva la veda, pueden continuar la pesca sin restricción, pero para los barcos que zarpan después del tiempo de veda, el atún aleta amarilla solo puede formar el 15% de la captura total (Inter-American Tropical Tuna Commission 1967c).

Los valores de la CPUE para el atún aleta amarilla y el barrilete por barcos de carnada y cerqueros en cada una de las 43 áreas estadísticas de 1 grado (1° de latitud por 1° de longitud; Fig. 76) en la región del Panamá Bight se examinaron por año, trimestre y mes para los años combinados de 1951-66. El esfuerzo en cada año fue standardizado para el período a la media de eficiencia de la clase de tamaño 4 de los barcos de carnada (Shimada y Schaefer 1956). La captura anual total, trimestral y mensual en cada área estadística para todos los años combinados fue dividida por el total de los DSP para obtener los valores medios de la CPUE anual, trimestral y mensual. El esfuerzo total en la región para el período 1951-66 fue de 27,490 DSP: 19,230 DSP por barcos de carnada y 8,260 DSP por cerqueros (1953-66). La CPUE por barcos cerqueros no se consideró como medida confiable de la abundancia aparente para esta región, debido a la pequeña cantidad de esfuerzo aplicado en la mayor parte de las áreas y a la gran variación en el tamaño de las capturas. Al analizar la pesquería de todo el Pacífico oriental, Calkins (1963) encontró que para el aleta amarilla "el coeficiente de variación del índice de densidad no ponderado (la captura total dividida por el esfuerzo total) de los cerqueros es 64.9% en oposición al 37.2% de los barcos de carnada," y el del barrilete "el índice de densidad no ponderado para los cerqueros es 104.8% comparado con el del 48.2% de los clípers." Consecuentemente, los datos de los cerqueros no se usaron en este análisis. En 1964 los cerqueros habían reemplazado casi completamente a los clípers en esta región: durante 1964-66 el esfuerzo de los clípers fue solo de 160 DSP. Así que solo se emplearon los datos correspondientes al período 1951-63, durante el cual los barcos de carnada aplicaron un total de 19,070 DSP, para estimar la media de las distribuciones

geográficas estacionales de la abundancia aparente del atún aleta amarilla y del barrilete.

Las distribuciones del esfuerzo total y de la CPUE para el período de 13 años se presentan en la Figura 76. El esfuerzo por meses en la mayoría de las áreas estadísticas fue demasiado pequeño para obtener estimaciones confiables de la CPUE, así que se agruparon los datos por trimestres del año y se presentan en las Figuras 77-80. En los primeros años de la pesquería, se obtuvieron algunas capturas extremadamente grandes de aleta amarilla, las cuales afectaron la CPUE en algunas de las áreas, pero la CPUE en áreas con un esfuerzo de ≥ 130 DSP no fue grandemente afectada por capturas extraordinarias; por lo tanto, en las Figuras 78-80, que presentan las distribuciones de la CPUE trimestral, se indican los datos solamente de las áreas con un mínimo de 130 DSP (equivalente a un promedio de 10 DSP por año). La mayor parte de las áreas estadísticas con una gran cantidad de esfuerzo (≥ 1040 DSP; Fig. 76) se encuentran al norte de la región, a causa de la buena pesca de atún aleta amarilla (la especie más valiosa) en el nordeste, y debido a la proximidad de las áreas de carnada del Golfo de Panamá. Sin embargo, algunas de las áreas estadísticas presentan una gran cantidad de esfuerzo para una CPUE relativamente pequeña o moderada. Las grandes capturas de aleta amarilla realizadas ocasionalmente durante los primeros años en algunas áreas fueron la causa de que los pescadores continuaran tratando su suerte en los años siguientes. Por ejemplo, se aplicaron grandes cantidades de esfuerzo (1103 y 1131 DSP) a las áreas 05-080-12 y -13, lo que puede estar relacionado al hecho de que en la primera área se obtuvieron 400 toneladas de atún aleta amarilla en 38 DSP durante el mes de mayo 1951; se aplicaron 770 DSP en el área 00-080-17 en la que se capturaron 354 toneladas de aleta amarilla en 30 DSP en diciembre 1951.

Oceanografía y túnidos

Blackburn (1965) ha compendiado la mayoría de las relaciones hipotetizadas y conocidas entre las propiedades y características oceanográficas y la ecología de los túnidos. Las propiedades y características aquí examinadas, que tal vez puedan estar relacionadas a la abundancia aparente del atún aleta amarilla, *Thunnus albacares* y al barrilete, *Katsuwonus pelamis*, en el Panamá Bight y en sus alrededores incluyen lo siguiente: afloramiento, temperatura, salinidad, presión osmótica, topografía de la termoclina, oxígeno disuelto, transparencia, zooplancton, frentes de temperatura y salinidad, alimento de los túnidos y topografía del fondo.

Afloramiento

La media de los valores mensuales del esfuerzo de pesca de los barcos de carnada y de la abundancia aparente (CPUE) del atún aleta amarilla y del barrilete en la parte septentrional del Panamá Bight (áreas estadísticas de la Comisión 00-075-23, -24, 05-075-03, -04, -08, -09, -10, -14, -15) durante 1951-65, fueron comparadas con: (i) valores mensuales promedio

del índice de la fricción de la fuerza del viento nórdico y del nivel del mar en Balboa, Z.C. durante el mismo período (Tabla 32; Fig. 83); e (ii) valores mensuales promedio de la concentración de zooplancton en la estación permanente a los 8°45'N, 79°23'W durante 1954-1959 (Tabla 23; Fig. 83), a causa de que no existen datos suficientes respecto al zooplancton para el resto del Bight y porque las fluctuaciones en algunas propiedades oceano-gráficas en el área de ACENTO y en la estación permanente se encuentran relacionadas (p. 320).

En febrero y marzo el índice de la fricción del viento nórdico fue superior y el nivel del mar inferior, la biomasa de zooplancton obtuvo su máximo unos 3 meses más tarde en mayo y junio, la abundancia aparente del atún aleta amarilla y del barrilete fue superior en abril y mayo, y el esfuerzo de pesca alcanzó su ápice en mayo.

Los valores medios de las variables para los 12 meses de todos los años combinados se probaron mediante la correlación, permitiendo varios períodos de desfase. Los coeficientes de correlación (r) y determinación (r^2) para las relaciones probadas, se ofrecen en la Tabla 33, y las relaciones mejor correlacionadas se ilustran en la Figura 84. El nivel del mar estuvo estrechamente relacionado al índice del viento nórdico con $r = -0.97$ (sin desfase), como fue indicado anteriormente para los diferentes períodos por Schaefer, Bishop y Howard (1958) para los vientos nórdicos y el nivel del mar, y por Wooster (1959) para el índice del viento nórdico y el nivel del mar; para la abundancia del atún aleta amarilla y el nivel del mar $r = -0.88$ (1 mes de desfase); para la abundancia del barrilete y el nivel del mar $r = -0.84$ (3 meses de desfase); para la abundancia combinada del atún aleta amarilla y el barrilete, y el nivel del mar $r = -0.87$ (2 meses de desfase); para la abundancia del aleta amarilla y la biomasa de zooplancton $r = 0.73$ (sin desfase); para la abundancia del barrilete y la biomasa de zooplancton $r = 0.84$ (sin desfase); para la transformación de $\log_{10}$ del esfuerzo de pesca y para la abundancia combinada del aleta amarilla y el barrilete $r = 0.90$ (sin desfase), y para la transformación de $\log_{10}$ del esfuerzo pesquero y el índice de la fuerza del viento nórdico $r = 0.90$ (2 meses de desfase).

El hecho de que la abundancia aparente de los túnidos en la parte norte del Panamá Bight es alta en abril y mayo posiblemente está relacionado a la abundancia del alimento de los túnidos. Según Alverson (1963a), el zooplancton abarca una porción considerable del contenido estomacal del aleta amarilla y del barrilete. Puede esperarse que el alimento de los túnidos fue alto en mayo a juzgar por el máximo de la concentración de zooplancton que ocurrió en mayo en la estación permanente y en mayo-junio (ACENTO 1) en el área de ACENTO. Notablemente, el nivel trófico más alto que fue medido, el del hombre conforme está representado por el esfuerzo de pesca, sigue estrechamente correlacionado al índice del viento, presumiblemente a través de varios eslabones intermedios de la cadena de energía como es el afloramiento, el enriquecimiento de la zona eufótica

por los nutrientes, el fitoplancton, el zooplancton fitófago, el zooplancton carnívoro, la alimentación de los túnidos y los túnidos.

Pero la circunstancia que los túnidos tienden a ser más abundantes en esa época del año cuando el alimento es también más abundante probablemente es significativa. Siendo otros factores iguales, indudablemente es provechoso que los peces lleguen a una región determinada en la época en que el alimento es abundante y que se alejen cuando deja de ser abundante. En el proceso de evolución probablemente se han seleccionado las pautas migratorias que tengan el máximo de accesibilidad alimenticia. Fink (*inédito*) basado principalmente en los datos de los experimentos de marcación, ha sugerido pautas de migración para el aleta amarilla y el barrilete en el Pacífico oriental que parecen apoyar esta hipótesis: entre los 0° y 10°N se indica que ambas especies están concentradas lejos mar afuera al norte del Archipiélago de las Galápagos en marzo, en abril se concentran al nordeste de la Isla Malpelo, en mayo se dividen en dos ramales, uno más pequeño se dirige hacia el noroeste y uno mayor se dirige hacia el Golfo de Panamá luego hacia el sur a lo largo de la costa de Colombia, y en junio los peces que se desplazan hacia el noroeste se concentran alrededor de los 7°N 84°W, y los peces que se desplazan hacia el sur se encuentran frente a la costa del sur de Colombia y al norte del Ecuador.

La CPUE por barcos de carnada y cerqueros en el área estadística 05-075 (Fig. 76) en el segundo trimestre de cada año individual cuando se obtienen las capturas más grandes fue comparada con los valores medios del nivel del mar para varios períodos durante la época del afloramiento de cada año (Tabla 34), para determinar si las diferencias de un año a otro en la abundancia aparente de los túnidos pueda estar relacionada a las variaciones del afloramiento de un año a otro. Los gráficos de varias combinaciones de la CPUE del aleta amarilla, del barrilete, y del aleta amarilla y barrilete combinados, por barcos de carnada, por cerqueros, y por barcos de carnada y cerqueros combinados, contra la media del nivel del mar durante enero-abril, durante febrero-marzo, y durante el mes con un nivel mínimo del mar en el período enero-abril no reveló relaciones aparentes. Consecuentemente se concluye, que las variaciones de año-a-año en la intensidad del afloramiento no tienen efecto sobre la abundancia aparente de los túnidos en la parte norte del Panamá Bight.

Temperatura

La media de las isotermas mensuales de la temperatura superficial en el Panamá Bight, según el atlas de Wyrski (1964a) basado en los datos obtenidos durante 1941-63, fluctúa de 24°C hasta 28°C; la temperatura superficial medida durante los cruceros de ACENTO fluctuó de 24° a 30°C. Así que las temperaturas superficiales en el Panamá Bight están casi siempre dentro de los límites que corresponden a las concentraciones comerciales del atún aleta amarilla y del barrilete, a juzgar según la tabla siguiente:

	Aleta amarilla	Barrilete	Origen
Capturas palangreras, Pacífico central (150°E-150°W)	18°-29°C a 90 m	19°-28°C a 90 m	IATTC (1967c, Fig. 17)
Capturas de barcos de carnada Pacífico oriental	20°-29°C a 0 m	18°-29°C a 0 m	Broadhead & Barrett (1964, Figs. 2,5)
Capturas de barcos de carnada, Pacífico oriental	20°-30°C a 0 m		Blackburn (1965)
Capturas de barcos de carnada y cerqueros, Pacífico oriental		20°-29°C a 0 m	Williams (<i>inédito</i>)

No debe esperarse que exista relación entre las distribuciones de la temperatura superficial y la abundancia aparente de estas especies en el Panamá Bight, ya que según Blackburn (1965):

"... parece improbable que las diferencias en la abundancia del atún dentro de los límites de distribución de la temperatura ... estén directamente determinadas por las diferencias en temperatura hasta cualquier grado apreciable."

Salinidad y presión osmótica

La importancia de la presión osmótica como factor en la ecología de los peces teleósteos ha sido reconsiderada recientemente por Sakamoto (1962); indicó que la abundancia del jurel, *Seriola quinqueradiata*, frente al Japón parece estar relacionada a la presión osmótica como también a la temperatura. Owen (1968), observando que las variaciones de la presión osmótica cerca a la superficie están determinadas principalmente por las variaciones de la salinidad encontró que la CPUE de la albacora, *Thunnus alalunga*, en la pluma del Río Colombia fue pobre en los años en los que la salinidad fue baja y los gradientes en los límites fueron altos. Se encuentra atún aleta azul, *Thunnus thynnus*, en aguas con salinidades que fluctúan de 18‰ a 38‰ pero no donde la salinidad es 39‰ (Tiews 1963). No se han realizado experimentos en la tolerancia osmótica de los túnidos.

Según las Figuras 26, 78-80, parece que las buenas capturas de aleta amarilla y barrilete (≥ 3 toneladas/DSP) en el Panamá Bight se lograron en aguas con salinidades superficiales de $\leq 32.5‰$ o aún de $\leq 31‰$, suponiendo que la distribución de salinidad durante ACENTO 1 representó las condiciones promedio durante el segundo trimestre del año. En ese trimestre, cuando la CPUE es más grande, las salinidades de $< 32‰$ se encontraron comúnmente por encima de los 30 m (Fig. 69) y se encontraron salinidades extremadamente bajas frente a la costa oriental por encima de los 10 m.

Topografía de la termoclina

Broadhead y Barrett (1964) no encontraron relación entre la profundidad de la capa mixta y la CPUE del aleta amarilla realizada por barcos de carnada en una región del Pacífico oriental frente a la América Central en donde las variaciones en la profundidad de la capa mixta fueron

considerables. Green (1967) encontró que en el Pacífico oriental el éxito de la pesca con redes de cerco respecto a los túnidos "fue superior en capas mixtas delgadas sobre termoclinas de gradientes agudos de temperatura." La proporción de los lances de las redes en los que se obtuvieron peces fue superior en áreas con capas mixtas de espesor de <18.4 m que en áreas más profundas, y más grande en áreas con gradientes de $>0.55^{\circ}\text{C}/\text{m}$ que en áreas con menos gradientes. Estos resultados indican que los túnidos están limitados a la capa mixta debido a su aparente aversión de nadar a través de la termoclina. Sin embargo, Green observó que "los resultados observados quizás no fueron causados solamente por los gradientes de temperatura, pero que la temperatura puede ser un índice de una combinación de factores ecológicos que actúan en conjunto para producir cambios en la accesibilidad de los túnidos" tal como la distribución vertical del oxígeno disuelto y la transparencia. La comparación de las distribuciones del espesor de la capa mixta durante ACENTO 4 (Fig. 21) y de la CPUE de los barcos de carnada en el primer trimestre del año (Fig. 77) indica que la CPUE es baja y que el espesor de la capa mixta es mínimo en el centro del Bight. Pero ya que también son aparentes distribuciones similares de la CPUE en el tercer y cuarto trimestre (Fig. 77) cuando la capa mixta se encuentra relativamente profunda en el centro del Bight (Figs. 20, 21), la distribución en el primer trimestre probablemente no está relacionada a la topografía de la termoclina pero a otros factores, uno de los cuales puede ser la topografía del fondo (p. 343).

Oxígeno disuelto

Siendo otros factores iguales, el límite de la distribución vertical de los túnidos debe estar limitado por la profundidad de la concentración letal de oxígeno disuelto a temperaturas *in situ* para la susodicha especie, de ahora en adelante indicado como profundidad letal. Si los túnidos se alimentan por debajo de la superficie (Blackburn 1965 declara que los túnidos son obtenidos por palangreros japoneses con anzuelos colocados a profundidades de 80-160 m; Anonymous 1965b indica que desde un submarino cerca al Hawai, se han observado cardúmenes de barriletes a una profundidad de unos 185 m) como también cerca a la superficie en el Pacífico oriental, la accesibilidad del alimento puede estar limitada por la profundidad letal; conforme la profundidad letal sea menos profunda, se encuentra menos distribución vertical disponible de la cual se puedan alimentar los túnidos; o, si los organismos alimentarios tienden a concentrarse por debajo de la profundidad letal, tal vez en la picnoclina o debajo de ésta, puede haber poco alimento disponible y los peces pueden abandonar el área.

Como el barrilete muere en tanques con concentraciones de ≤ 3 ml/L de oxígeno disuelto a temperaturas de unos $25^{\circ}\text{--}26^{\circ}\text{C}$ (Anonymous 1965a; E. Lee, *c.p.*), las profundidades de concentración de 3.00 ml/L durante los cruceros de ACENTO fueron graficadas (Figs. 44, 45). Las concentraciones aún más grandes que los 3 ml/L pueden ser letales, ya que Barrett y

Connor (1962) sugirieron que a las temperaturas de sus experimentos (26°-29°C) "los atunes aleta amarilla y barriletes pueden muy bien estar viviendo cerca al límite ambiental de sus requerimientos de oxígeno," así que las profundidades de la concentración de 4.00 ml/L fueron también graficadas (Figs. 46, 47). Pero debido a que la temperatura disminuye comúnmente según la profundidad, y a que la necesidad de oxígeno que tienen los animales poikilotérmicos (los túnidos tienen temperaturas corporales más que el agua que los rodea: Barrett y Hester 1964 y las referencias allí indicadas; Carey y Teal 1966a, b, 1969) disminuye según la reducción de las temperaturas, las concentraciones intolerables de oxígeno tenderán a ser inferiores en la profundidad que cerca a la superficie.

Las distribuciones en profundidad de las concentraciones de 3.00 y 4.00 ml/L de oxígeno disuelto: (i) tienden a seguir aquellas de profundidad de la capa mixta (Figs. 20, 21) debido a que en el Pacífico oriental las concentraciones de oxígeno en la termoclina disminuyen agudamente con la profundidad (Green 1967); (ii) son muy similares a las de los micronutrientes a 30 m (Figs. 34-39) con áreas de poca profundidad que coinciden con aquellas de concentraciones altas de micronutrientes porque, en la zona eufótica, ambas están ampliamente determinadas por la producción de fitoplancton que produce oxígeno a medida que utiliza micronutrientes; e (iii), siguen aquellas de la temperatura superficial durante ACENTO 4, reflejando así el afloramiento de agua fría, pobre en oxígeno en el Golfo de Panamá (Forsbergh 1963) y en la parte norte del Panamá Bight, en esta época del año.

Las distribuciones en profundidad de las concentraciones de 3.00 y 4.00 ml/L de oxígeno disuelto durante los cruceros de ACENTO, fueron comparadas por trimestres a las de la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) del atún aleta amarilla y del barrilete (Figs. 77-80). En el primer trimestre del año, la falta de esfuerzo significativo y por lo tanto la falta de una CPUE significativa en una zona meridional en la parte norte del Panamá Bight, centralizada a lo largo de los 79°30'W, siguiendo un curso sur desde el área estadística 05-075-15 al área 00-075-20 (Fig. 77) coincide aproximadamente con la zona en la que la profundidad de la concentración de 4.00 ml/L de oxígeno disuelto fue inferior a los 20 m durante ACENTO 4 (Fig. 47). La abundancia aparentemente baja de túnidos en esta zona puede tal vez atribuirse a la poca profundidad letal, pero asimismo puede atribuirse a la termoclina somera (Fig. 21; Green 1967) o a la poca transparencia indicada por el disco Secchi debido a la poca profundidad (Fig. 53) y a las altas concentraciones de clorofila *a* en la superficie (Fig. 49). No existe una relación aparente entre la CPUE en los tres trimestres restantes y la profundidad de las concentraciones de 3.00 ml/L y 4.00 ml/L de oxígeno disuelto durante ACENTO 1, 2 y 3.

Transparencia

La transparencia del agua puede afectar la habilidad del atún aleta amarilla y del barrilete para ver sus presas (Blackburn 1965), como ha

sido indicado por Murphy (1959) para la albacora y, posiblemente puede afectar también la habilidad de los cardúmenes en alimentarse eficientemente si la coloración alimentaria (Strasburg y Marr 1961) es realmente un medio de comunicación en el cardumen.

Según experimentos sobre la percepción visual de los túnidos, basados en reacciones acondicionadas, Nakamura (1968, *en prensa*, y *c.p.*) encontró que la agudeza visual del aleta amarilla era un 50% superior a la del barrilete, a un índice (α) de la claridad del agua de 0.18 logaritmo natural por metro y a una iluminación de 170 lux "la cual prevalecerá en aguas superficiales temprano en la mañana y tarde al anochecer." Por otra parte, estimó que el barrilete puede descubrir la coloración alimentaria de otro barrilete a una distancia un poco mayor al doble de la distancia en la que un aleta amarilla puede descubrir la de otro aleta amarilla, debido a que la coloración alimentaria del barrilete es mucho más pronunciada que la del aleta amarilla (Anonymous 1967b).

Las distribuciones de transparencia, como lo indican las mediciones del disco Secchi durante los cruceros de ACENTO, se presentan en las Figuras 52 y 53. Como generalmente es el caso, la transparencia aumenta según la distancia del litoral (con excepción de las Estaciones 38 y 49 de ACENTO 4, localizadas en aguas recientemente afloradas). La Figura 76 indica que se captura más barrilete mar afuera y más aleta amarilla en aguas costaneras lo que posiblemente esté relacionado a la diferencia de la agudeza visual de las dos especies, prefiriendo tal vez el barrilete aguas más claras. En el primer trimestre del año (Figs. 77-80), no hubo una CPUE significativa en el área estadística 05-075-15 aunque se obtuvieron significativas en áreas hacia el este y oeste. Durante ACENTO 4, la profundidad Secchi en la Estación 49, justo al sur del área estadística susodicha, fue solo de 8 m; en aguas que tienen muy poco material terrígeno, se pueden esperar profundidades Secchi inferiores a los 12 m cuando las concentraciones superficiales de la clorofila *a* excedan 0.80 mg/m³ (Fig. 75) como es el caso para la mayor parte del área (Fig. 49). Blackburn (1965), citando otros autores, indica que los límites de las profundidades Secchi son de 15 a 35 m para condiciones buenas y óptimas en la pesca atunera, así que probablemente los peces están evitando el área debido a la poca transparencia. Pero es igualmente probable que lo estén haciendo debido a otras propiedades o características antes mencionadas, tales como la termoclina poco profunda o las concentraciones bajas de oxígeno.

Zooplankton

Los túnidos se alimentan principalmente de micronecton "de la orden de 1-10 cm en su mayor dimensión" (Blackburn 1965) y en un grado inferior de zooplankton grande. El segundo trimestre del año, fue el único con suficientes áreas estadísticas con esfuerzo significativo (≥ 130 DSP; Fig. 77) en el área de ACENTO para comparar la CPUE del atún aleta amarilla y del barrilete con las concentraciones de zooplankton (Fig. 54) medidas durante los cruceros de ACENTO. La distribución de la CPUE

del aleta amarilla en el segundo trimestre parece seguir la de la concentración de zooplancton durante ACENTO 1, con valores máximos hacia el nordeste y valores mínimos hacia el sudoeste del área de ACENTO. Para probar estadísticamente esta impresión, se computaron para cada área los valores medios de la concentración de zooplancton en un área estadística y a la distancia de 10 millas náuticas de su perímetro; algunos valores fueron asignados entonces a más de un área; solo áreas con dos o más valores asignados fueron empleadas (Tabla 35). El objetivo fue obtener estimaciones de la concentración de zooplancton para áreas en las que no se habían realizado mediciones. La CPUE del aleta amarilla fue significativamente correlacionada con las concentraciones medias de zooplancton en 10 áreas estadísticas ($r = 0.87$, $P < 0.01$; Fig. 81). El examen de la Figura 81 revela que solo un área, representada por el punto colocado en la parte superior a la derecha (560 ml/10³m³, 5.47 toneladas/DSP), puede haber sido responsable por la correlación. El coeficiente de correlación fue por lo tanto recalculado eliminando esta área, pero la relación permaneció significativa ($r = 0.72$, $P < 0.05$). No es aparente ninguna relación entre el barrilete y el zooplancton. En el primer trimestre, sin embargo, no parece que el atún aleta amarilla y el barrilete se hubieran concentrado en el área de la concentración máxima de zooplancton durante ACENTO 4 (p. 307, Figs. 55, 77-80) pero el esfuerzo pesquero en la mayoría de las áreas estadísticas fue demasiado pequeño para que los valores de la CPUE fueran significativos y permitieran una prueba estadística de una correlación posible.

Frentes de temperatura y salinidad

Según Blackburn (1965):

"La biota (zooplancton) que nada débilmente o va a la deriva se cree que sea conducida hacia un frente de uno o ambos lados y agregada allí, y se cree que la biota (necton) que nada fuertemente se mueve hacia el interior del frente para alimentarse de las agregaciones."

Durante ACENTO 4 (Fig. 25) existió un fuerte frente de temperatura precisamente al sur de la Península de Azuero, en la parte noroeste del Panamá Bight, cuando el gradiente de la temperatura superficial fue 4°C en 50 millas náuticas. Las concentraciones de zooplancton fueron realmente altas (410-760 ml/10³m³) en el frente, pero en el primer trimestre del año se aplicó allí poco esfuerzo de pesca y no hubo muchas áreas en las que la CPUE fuera significativa (≥ 130 DSP; Figs. 77-80). No se observó tal frente allí en enero-febrero 1967 durante EASTROPAC 14 (Fig. 64) aunque se desarrolló uno cerca a unas 120 millas hacia el sudoeste corriendo a lo largo de los 5°N entre los 82°W y los 84°W (Cochrane 1967), pero los mapas de distribución del aleta amarilla y del barrilete no indican tampoco un esfuerzo o una CPUE significativos en esta región. Un frente similar al de ACENTO 4 fue observado en enero-febrero 1968, durante EASTROPAC 77 (Fig. 64). No se observaron otros frentes de temperatura durante el período de ACENTO o durante la Expedición EASTROPIC en octubre-diciembre 1955 (Figs. 24, 25; Bennett 1963, Fig. 7).

Existe un fuerte frente de salinidad frente a la orilla oriental del Panamá Bight en todas las temporadas (Figs. 26, 27; Bennett 1963, Fig. 8) debido a la gran cantidad de drenaje de agua dulce proveniente del litoral. Este frente de salinidad es probablemente la característica más notable en la oceanografía de la región. El mapa de las concentraciones superficiales de $\text{NO}_3\text{-N}$ durante ACENTO 1 (Fig. 30) indica una banda estrecha de concentraciones relativamente altas ($>1.0 \mu\text{g-at/L}$) que coincide con el frente de salinidad cerca a la orilla oriental. Este fenómeno aparentemente ocurrió solo en la superficie y cerca a ella, ya que los valores a 10 m son similares a aquellos de las estaciones adyacentes. A causa de que el drenaje de la vertiente sudeste es máximo en este tiempo (Tabla 10; Fig. 12), la banda de $\text{NO}_3\text{-N}$ alto puede ser el resultado de la mineralización de los detritus orgánicos conducido por el desagüe de los ríos y acumulado en el frente (p. 301).

Las concentraciones relativamente altas de $\text{SiO}_4\text{-Si}$ ($>4 \mu\text{g-at/L}$) en la superficie frente al Delta del San Juan y hacia el norte (Figs. 32, 33) pueden también atribuirse al desagüe del río. La lengua de altas concentraciones superficiales de clorofila *a* cerca a la orilla oriental durante ACENTO 1 (Fig. 48) puede ser el resultado de un enriquecimiento suficiente de $\text{NO}_3\text{-N}$ y $\text{SiO}_4\text{-Si}$ de las aguas superficiales, para permitir una fluorescencia de fitoplancton. Las altas concentraciones de zooplancton frente a la orilla oriental durante ACENTO 1 (Fig. 54), pueden atribuirse con más probabilidad a las altas existencias de fitoplancton como lo indican las concentraciones superficiales de clorofila *a* y no a la agregación desde ambos lados de frente de salinidad.

De los cuatro cruceros, solo durante ACENTO 1, se pueden asociar las grandes concentraciones de zooplancton con el frente de salinidad; las concentraciones en la vecindad del frente fueron pequeñas durante los otros cruceros. Durante el segundo trimestre, ambos el atún aleta amarilla y el barrilete (Figs. 77-80) parecen estar concentrados en el frente de salinidad o cerca a él; este frente se extiende a lo largo de los 78°W y a través de la boca del Golfo de Panamá. Los valores de la CPUE alrededor de Tumaco y del Banco de Colombia durante el primer trimestre, puede tal vez relacionarse a la presencia del frente cerca de allí, conforme fue medido durante ACENTO 4.

Alimento de los túnidos

Basado en peces capturados en su Area 10 (al este de los 80°W , norte de los 5°N) principalmente en abril y mayo, Alverson (1963a) encontró que el 81% por volumen, del contenido estomacal de los atunes aleta amarilla eran portúnidos (cangrejos nadadores), y que 73% del contenido estomacal de los barriletes eran crustáceos, incluyendo 47% de portúnidos. Así, que por lo menos en el segundo trimestre del año, parece que los portúnidos suministraron una gran proporción de alimento a los atunes aleta amarilla y barriletes en la parte norte del Panamá Bight. La proporción baja (6.7%) de los estómagos desocupados de los atunes aleta

amarilla sugiere que el área es una buena región alimenticia para esta especie en esta época del año. Los porcentajes para el Area 10 y todas las áreas combinadas del Pacífico oriental, obtenidas según Alverson, se presentan en la Tabla 36. Murphy (1945) observa que en marzo 1941, los cangrejos nadadores (*Euphyllax dovii*) fueron "encontrados en la superficie muchas millas alrededor de Malpelo."

Topografía del fondo

La comparación del mapa de la topografía del fondo (Fig. 4) con aquellos de la CPUE y del esfuerzo por barcos de carnada (Figs. 76-80) sugiere que la abundancia aparente del atún aleta amarilla y del barrilete tiende a concentrarse dentro de unas 100 millas fuera del litoral en el Panamá Bight, en sus alrededores y cerca a lugares poco profundos y bancos como fue observado por autores citados en el estudio de Alverson (1963a), referente al Pacífico oriental tropical. En esta región las mejores áreas de pesca han sido las siguientes: a través de la boca del Golfo de Panamá y justo al norte del banco de las 43 brazas cerca al "Explosives dumping area" (área en que se arrojan los explosivos; H. O. Chart 1019); tanto cerca como fuera del litoral, frente a la costa colombiana entre Punta Marzo y Cabo Corrientes; hacia el noroeste, los bancos de White Star, Navigator y Malpelo, y la Isla de Malpelo; y hacia el sudeste, los bancos de Tumaco y Colombia (Figura 4).

Todos los bajíos y bancos se encuentran ubicados debajo de las corrientes superficiales, moderadas hasta fuertes, de la célula de circulación ciclónica del Panamá Bight (Wooster 1959; Stevenson 1970). Significativamente tal vez, los lugares de 155 y 265 brazas, que no fueron buenas áreas de pesca, yacen cerca al centro de la célula donde las corrientes son probablemente mínimas. En el noroeste, parece que los peces se concentran más hacia el oeste a favor de la corriente que hacia el costado oriental o contra la corriente, en relación a la línea de bajíos que corre a lo largo de los 82°W entre Isla Coiba y el Banco White Star a través de la cual fluye la corriente del Golfo de Panamá. Blackburn 1965) declara:

"Los pescadores consideran que los túnidos tienden a ser localmente abundantes alrededor de las islas y bancos, y muchos mapas de la captura por esfuerzo confirman esto. Son muy poco conocidas las razones que existen para esta asociación. Uda e Ishino (1958) demostraron basados en las observaciones de la naturaleza y con modelos, que las islas y los bancos pueden desviar las corrientes de agua formando remolinos semipermanentes a favor de la corriente. Estos remolinos pueden concentrar plancton de varias maneras, y los remolinos ciclónicos pueden aumentar su producción."

En teoría, la velocidad de la circulación sobre bancos y bajíos puede aumentarse por el efecto de Venturi, lo que daría como resultado, en el hemisferio norte, un aumento del transporte de Ekman hacia la derecha (mirando a favor de la corriente); la termoclina tiende a hundirse al margen derecho de la corriente pero se levanta en el margen izquierdo, permitiendo allí una tasa aumentada de la producción biológica (Brandhorst 1958).

Otra explicación respecto al porqué se encuentran los túnidos cerca

a las islas y bancos cuando la productividad de los organismos planctónicos es pobre, es que los túnidos pueden encontrar un abastecimiento alimenticio suplemental, que depende a su vez en especies bénticas en lugar de especies planctónicas (Schaefer 1961). Alverson (1963a) encontró que cerca a las Islas Revillagigedo el 37%, por volumen, del alimento del atún aleta amarilla consistía de peces plectognatos que se alimentan principalmente de plantas y animales bénticos. No se encontraron tales peces en los estómagos de 13 atunes aleta amarilla en el Area 12 (3° - 6° N, 81° - 84° W; incluyendo la Isla Malpelo y los bancos hacia el norte) pero los resultados, basados en esa muestra tan pequeña, no se consideran conclusivos.

El Panamá Bight y el Golfo de Tehuantepec

Brandhorst (1958) encontró grandes existencias de zooplancton en áreas del Pacífico oriental en donde la termoclina tenía poca profundidad. Blackburn (1962), en un estudio estacional del Golfo de Tehuantepec, determinó lo siguiente:

"Los vientos prevalecientes nórdicos forman una corriente que fluye desde la cabecera del Golfo hacia el sur y el sudoeste . . . Como resultado la capa de discontinuidad (picnoclina, termoclina, etc.) forma una convexidad meridional en la mitad oriental del Golfo, y una concavidad en la mitad occidental.

Vientos nórdicos más fuertes (Tehuantepeceros) aumentan la velocidad de la corriente meridional y la pendiente de la cima occidental de la convexidad, y conduce la cima de la convexidad más cerca de la superficie del mar. Este proceso se inicia en octubre y noviembre.

Conforme se aproxima la capa de discontinuidad a la superficie ventosa del mar, se agita su parte superior y la temperatura, la salinidad, la concentración de fosfato, etc. en la capa mixta llegan a ser localmente más parecidas a las de la capa de discontinuidad. La producción biótica, primero de fitoplancton y más tarde de zooplancton y micronecton, es estimulada en aguas cercanas a la superficie. La productividad superficial alcanza hasta los 161 mg C/m³/día. Estos fenómenos se desarrollan mejor en la región en la que la cima de la convexidad se encuentra más afectada por el viento, esto es, a lo largo del costado occidental de la convexidad.

La biota tiende a ser conducida a favor de la corriente desde un área de producción máxima . . . La concentración principal de las existencias de zooplancton . . . se encuentra comúnmente en la parte sur, sudoeste u occidental del Golfo. Esta concentración alcanza cerca de 600 ml/1,000 m³.

Hacia el final de la temporada de los tehuantepeceros (mayo) la convexidad y la concavidad se allanan, el transporte (contra la corriente) de las propiedades del agua se reduce, y tanto la productividad como las existencias de biota disminuyen."

La descripción anterior puede asimismo aplicarse al Golfo de Panamá y a la parte noroeste del Panamá Bight. Las similitudes en la oceanografía de los Golfos de Panamá y Tehuantepec pueden explicarse por el hecho de que ambas regiones están bajo el dominio estacional de los vientos alisios del noreste, los cuales se encuentran encañonados a través de los desfiladeros de las montañas bajas de los Istmos de Panamá y Tehuantepec. Los vientos que soplan a través de una depresión en las montañas al oeste del Lago de Nicaragua causan también un afloramiento costanero marcado en el Golfo de Papagayo durante enero-abril (Hubbs y Roden 1964).

En el Golfo de Panamá los vientos nórdicos empiezan a aumentar en fuerza en noviembre alcanzando un máximo en febrero y marzo (Tabla 11; Fig. 83) causando en esta época que la corriente meridional en la boca del

Golfo y el derrame del Golfo sean los más grandes (Fig. 15; Wooster 1959; Stevenson 1970). Una convexidad termal (Fig. 21; ACENTO 4) con un espesor de la capa mixta inferior a 10 m se extiende desde el Golfo de Panamá hasta la parte sudoeste del Panamá Bight. Aparecen dos cimas en la convexidad, una cerca a la mitad del Bight, próxima al centro de la célula de circulación ciclónica (Stevenson 1970) en donde la termoclina actualmente alcanzó la superficie (se designa aquí como un domo termal) y otra cerca al centro de la boca del Golfo donde la capa mixta tuvo solamente 5 m de espesor. La última cima fue aparentemente causada por la Corriente de Colombia que se desplazó hacia el norte en el área oriental, y por la corriente impulsada por el viento que se desplazó hacia el sur fuera del Golfo de Panamá en el área occidental, lo cual produjo una disminución de la profundidad de la termoclina (hasta 5 m) en el margen izquierdo de las corrientes y un hundimiento en el margen derecho de las corrientes (hasta de 26 m frente a Punta Mala). Esta disminución de profundidad junto con la mezcla del viento, transportó suficientes micronutrientes a la zona eufótica (Figs. 40, 41) para permitir grandes existencias de fitoplancton ($>3.20 \text{ mg Cl } a/m^3$ a 0 m en la Est. 49-01; Fig. 49) y una tasa alta de producción de fitoplancton estimada en $150 \text{ mg C}/m^3 \text{ día}$ a 0 m en la Est. 49-01 según los datos de clorofila *a*, suponiendo una razón de asimilación a la saturación de luz de 8.4 (página 318), y una producción superficial del 50% de producción a la saturación de luz. Las concentraciones máximas de zooplancton fueron encontradas a favor de la corriente y aumentaron según la distancia desde el centro de enriquecimiento en la boca del Golfo ($390 \text{ ml}/10^3 m^3$ en la Est. 51) hacia la Isla Malpelo ($1000 \text{ ml}/10^3 m^3$ en la Est. 7).

Blackburn (1962) atribuyó el desplazamiento hacia el oeste del agua más fría, relativa a la convexidad termal en el Golfo de Tehuantepec a vientos más fuertes que soplaron sobre el margen occidental de la convexidad:

"La corriente del viento que se mueve hacia el sur, actúa primero para producir una convexidad en el margen izquierdo, y segundo para alterar la parte de esta convexidad que está situada más próxima a su trayectoria (*i.e.*, el costado occidental de la convexidad)."

Parece que hubiera existido la misma situación en la boca del Golfo de Panamá durante ACENTO 4. Los vientos nórdicos más fuertes (Fig. 57) parece que se hubieran centralizado hacia el oeste de la convexidad a lo largo de los $79^{\circ}50'W$. En mayo la capa mixta en el área había aumentado en profundidad hasta 15 a 45 m (Fig. 20), y la producción de fitoplancton y las existencias de fitoplancton y zooplancton habían declinado (Figs. 48, 50, 54).

En el área de ACENTO la CPUE combinada del atún aleta amarilla y barrilete, fue superior en abril y mayo, y las concentraciones de zooplancton fueron mayores durante ACENTO 1; ocurrió un período de enriquecimiento durante ACENTO 4 (Tabla 20; Fig. 59). En la estación permanente a los $8^{\circ}45'N$, $79^{\circ}23'W$ en el Golfo de Panamá, las concentra-

ciones de zooplankton fueron superiores en mayo y junio, 3 meses después de un período de afloramiento y enriquecimiento en febrero y marzo (Tabla 23; Fig. 72). Estas observaciones sugieren que en el Panamá Bight, el alimento de los túnidos requiere unos 2 o 3 meses después del enriquecimiento de las aguas superficiales para alcanzar la máxima abundancia, si los atunes en realidad se concentran en el área en esa época con el fin de aprovechar la abundancia temporal de alimento (p. 321).

Evaluación

La falla de los ensayos anteriores de adelantar los conocimientos sobre la ecología de los túnidos puede atribuirse a las siguientes deficiencias: (i) el conocimiento de la fisiología y comportamiento de los túnidos sobre el cual basar una investigación significativa es muy limitado; (ii) se obtuvieron datos meteorológicos y pesqueros en diferentes épocas en lugar de simultáneamente; e (iii) la cantidad de los datos pesqueros fueron insuficientes para obtener estimaciones confiables de la abundancia aparente en unidades suficientemente pequeñas de tiempo y espacio para revelar variaciones significativas. La acumulación del conocimiento respecto a la ecología de los túnidos probablemente ha de avanzar muy lentamente hasta que se logre un conocimiento más completo sobre la fisiología y comportamiento de los túnidos, y hasta que se obtengan simultáneamente grandes cantidades de datos meteorológicos, oceanográficos y pesqueros.

Anchoveta

Se realizaron estimaciones de la masa de anchoveta juvenil y adulta (*Cetengraulis mysticetus*) durante cada mes y de la masa de los huevos de anchoveta desovados cada año en el Golfo de Panamá.

El tamaño poblacional de la clase anual de 1959 en el área de Isla Verde (desde Punta Chame hasta la entrada del Canal de Panamá) al principio de cada mas ($N_{o,jk}$, Tabla 37) fue obtenido de la Tabla 46 de Bayliff (1966) para abril 1960-marzo 1961; para enero-marzo 1960 y abril 1961-febrero 1963, se calculó empleando su Fórmula (37):

$$\log N_t = 8.912822 - 0.00291918t \quad (10)$$

donde

N_t = población de los peces de la clase anual 1959 en el momento t , y

t = número de días transcurrido desde el 8 de marzo, 1960.

Los peces juveniles son pelágicos y se encuentran principalmente en aguas más profundas durante enero-marzo; en abril, los peces considerados ahora como adultos, se encuentran cerca al litoral (Bayliff 1966). Así que los datos para enero-marzo 1960, en la Tabla 37, no representa peces actualmente presentes en el área de Isla Verde, pero peces destinados para esta área en abril de 1960. Como no se conoce la tasa de mortalidad de los juveniles, se supone que sea la misma de los adultos. Sin embargo, probable-

mente es mayor; si este es el caso, las estimaciones de $N_{0,jk}$ para enero-marzo 1960 serían demasiado bajas.

El tamaño promedio de la población de la clase anual 1959 en el área de Isla Verde en cada mes ($\bar{N}_{jk}$, Tabla 37) fue obtenida de la Tabla 46 correspondiente a abril 1960-febrero 1961 de Bayliff (1966); se calculó para enero-marzo 1960 y abril 1961-febrero 1963 usando sus Fórmulas (39) y (40) con algunos pequeños cambios en la anotación:

$$Z_{mk} = Z_a \left(\frac{d_k}{365} \right) \quad (11)$$

donde

Z_{mk} = coeficiente mensual aproximado de la mortalidad total para el mes k ,

Z_a = coeficiente anual de la mortalidad total, y

d_k = número de días en el mes k .

Luego se realiza la estimación del promedio de la población de peces durante el mes mediante la ecuación:

$$\bar{N}_{jk} = \int_0^1 N_{0,jk} e^{-Z_{mk}t} dt \quad (12)$$

donde

$\bar{N}_{jk}$ = promedio poblacional de peces de la clase anual j durante el mes k , y

$N_{0,jk}$ = población de peces a principios del mes k .

El peso promedio de los peces de la clase anual de 1959 en el área de Isla Verde a mediados de cada mes ($\bar{w}_{jk}$, Tabla 37) fue obtenido según la Tabla 47 para abril 1960-febrero 1963 de Bayliff (1966); para enero-marzo 1960 se calculó empleando su Fórmula (43):

$$\bar{w}_{jk} = \frac{\sum_{i=H+1}^I n_{ijk} \bar{w}_{ijk}}{\sum_{i=H+1}^I n_{ijk}} \quad (13)$$

donde

$\bar{w}_{jk}$ = peso promedio de los peces de la clase anual j durante el mes k ,

n_{ijk} = número de peces de clase anual j de longitud i muestreados durante el mes k , donde el alcance de la longitud de la clase anual j varía desde $H+1$ hasta I , y

$\bar{w}_{ijk}$ = peso promedio de los peces de la clase anual j y de longitud i durante el mes k .

Los datos frecuencia-longitud para enero-marzo 1960 fueron provistos por W. H. Bayliff. $\bar{w}_{ijk}$ fue estimado usando la ecuación de Bayliff (1965):

$$\bar{w}_{ijk} \quad \log_{10} w = \log_{10} a + b \log_{10} l \quad (14)$$

donde

w = peso,

l = longitud, y

a y b = constantes.

$\log_{10} a$ y b fueron calculados según las medias ponderadas de $\log_{10} a$ y b para los Grupos 1 y 3 para enero y febrero y para los grupos 2, 4 y 9 correspondientes a marzo, según la Tabla 2 de Bayliff (1965). $\bar{w}_{jk}$ para los juveniles del año en marzo difiere de aquel provisto por Bayliff (1966) en la Tabla 47 a causa de que él excluyó los juveniles en la etapa pelágica, demasiado pequeños para ser capturados por redes de cerco.

El promedio de la masa de la clase anual 1959 en el área de Isla Verde en cada mes (Tabla 37) fue obtenido al multiplicar el tamaño promedio de la población ($\bar{N}_{jk}$) por el peso promedio de los peces ($\bar{w}_{jk}$). Para estimar el promedio combinado mensual de la masa de todas las clases anuales que existían durante 1960, se supuso que las masas de los peces de las otras clases anuales eran iguales a las de la clase anual de 1959, en las mismas edades. Así que los valores de las masas de la clase anual 1959 durante 1961, 1962 y 1963 fueron empleados como valores para las masas de las clases anuales de 1958, 1957 y 1956, respectivamente, durante 1960. Las sumas mensuales de las masas ($\bar{N}_{jk}\bar{w}_{jk}$, Tabla 38) representan el total de las existencias permanentes de anchovetas en cualquier mes.

Para simplificar los cálculos, se supuso que toda la reproducción ocurrió en noviembre, que es el mes durante el cual puede ocurrir con mas probabilidad el máximo de la reproducción; Howard y Landa (1958), según las mediciones de los huevos ovarianos de peces colectados desde 1951 a 1955, dedujeron que la reproducción ocurre principalmente en noviembre y diciembre; Simpson (1959), según las concentraciones de huevos planctónicos, concluyó que el ápice de la reproducción en 1956 ocurrió a mediados de diciembre; Bayliff (1964), en su Figura 13, indicó que el porcentaje de anchoveta en la captura de cerqueros en el área de Isla Verde fue el más bajo durante noviembre 1959-61 y a mediados de octubre en 1962 y sugiere que estas concentraciones bajas pueden explicarse debido a que los peces abandonan esa área desplazándose a las áreas adyacentes de reproducción hacia el este (Simpson 1959, Fig. 1). No teniendo ninguna evidencia que pruebe lo contrario, se supuso que tanto los machos como las hembras tenían un peso igual.

Se realizó una estimación del número de huevos desovado anualmente por las anchovetas del área de Isla Verde. Los datos frecuencia-longitud para noviembre 1951-1959 ($N = 1037$) fueron suministrados por W. H. Bayliff. Los pesos de los peces ($\bar{w}_{ijk}$) fueron calculados usando la Ecuación 14; $\log_{10} a$ y b fueron calculados según las medias ponderadas de $\log_{10} a$ y b para los Grupos 7, 17 y 26 referente a los peces más jóvenes (110-143 mm) para los Grupos 31, 39 y 47 referentes a los peces de más edad (≥ 144 mm) según la Tabla 2 de Bayliff (1965). La fecundidad de cada peso fue calculada de acuerdo a la ecuación de Peterson (1961):

$$F = -3,304 + 927w \quad (15)$$

donde

F = fecundidad, o número de huevos ovarianos que están madurando en el modo reproductor; y

w = peso en gramos de los peces.

Las fecundidades promedio de peces de 1 año de edad (110-143 mm), de peces de 2 años de edad (144-159 mm), y de peces de 3 años de edad (160 mm) fueron calculadas por la ecuación:

$$\bar{F}_{jk} = \frac{\sum_{i=H+1}^I n_{ijk} \bar{F}_{ijk}}{\sum_{i=H+1}^I n_{ijk}} \quad (16)$$

donde

$\bar{F}_{jk}$ = promedio de fecundidad de los peces de la clase anual j durante noviembre, y

$\bar{F}_{ijk}$ = fecundidad calculada de peces de la clase anual j de peso i .

Suponiendo que el número de hembras de las otras clases anuales fue el mismo al de la clase anual de 1959 a la misma edad y que la razón del sexo es igual (Bayliff 1963b), el número total de huevos desovados anualmente fue calculado por la ecuación:

$$F_{\dots} = \sum_{j=1}^3 \bar{F}_{jk} \left(\frac{\bar{N}_{jk}}{2} \right) \quad (17)$$

$F_{\dots}$ = número total de huevos desovados anualmente, y

$\bar{N}_{jk}$ = número de peces de la clase anual j durante noviembre (según la Tabla 37).

Así, que el número de huevos producido anualmente por peces del área de Isla Verde fue estimado como 2.33×10^{12} (Tabla 39).

El huevo planctónico se asemeja en la forma a un elipsoide y tiene dimensiones promedias de $0.558 \times 0.558 \times 1.166$ mm (Simpson 1959). Tiene un volumen de 0.190 mm³, calculado según la ecuación para el volumen de un elipsoide. Como el huevo es planctónico, se supone que tenga una densidad casi igual a la del agua de mar; la densidad media del agua de mar durante noviembre a una profundidad de 5 m en el Golfo de Panamá es 1.016 (1954-58, a los 8°45'N, 79°23'W, según el Apéndice B de Forsbergh 1963); el peso de un solo huevo es entonces de 0.193 mg, el producto del volumen y de una densidad de 1.016. Al multiplicar el número de huevos desovado por el peso de un solo huevo, produce una masa de 450 t.m. de huevos planctónicos desovados anualmente por la población de anchovetas en Isla Verde.

En el Golfo de Panamá las anchovetas adultas se encuentran "principalmente en aplacerados fangosos a profundidades de 5 brazas o menos"

(Howard y Landa 1958). Las áreas de fondo fangoso entre el contorno de 5 brazas y el litoral (H.O. Chart No. 1019-BS) fueron integradas por planímetro; se incluyeron en la integración áreas relativamente pequeñas de arena y rocas dentro de los aplacerados fangosos. La razón de toda el área de aplacerados fangosos dentro del contorno de 5 brazas en el Golfo de Panamá en relación a la del área de Isla Verde fue 8.2. Debido a la falta de evidencia contraria, se supuso que la concentración de anchoveta por unidad de área de fondo fangoso es igual para todas las áreas, así que el promedio mensual de las masas de anchoveta para todas las áreas combinadas de anchoveta en el Golfo de Panamá fue estimado al multiplicar las masas del área de Isla Verde por la razón 8.2 del área. Se estimó por el mismo procedimiento, que 19.1×10^{12} huevos, teniendo una masa de 3690 toneladas métricas fueron anualmente desovados por anchovetas de todas las áreas de anchoveta en el Golfo de Panamá.

La variación estacional de la masa de anchoveta en el Golfo de Panamá se ilustra en la Figura 72 para indicar la relación aparente con estimaciones de las variables en la estación permanente a los 8°45'N, 79°23'W. El aumento máximo de la masa causado por el tremendo crecimiento de la clase anual desovada en el mes de noviembre anterior (Tabla 39), ocurre entre febrero y marzo cuando la producción y las existencias de fitoplancton están en su máximo. Bayliff (1963a) determinó que la anchoveta se alimenta principalmente tanto de fitoplancton vivo como muerto. Los coeficientes de correlación (r) y de determinación (r^2) para la masa y el fitoplancton se presentan en la Tabla 26 y las relaciones mejor correlacionadas se ilustran en la Figura 73. Si se permite un período de desfaseamiento de 2 meses, las relaciones fueron altamente significativas para la masa de anchoveta y la clorofila a ($r = 0.94$, $P < 0.01$) y para la masa de anchoveta y la masa de las diatomeas ($r = 0.89$, $P < 0.01$). Por lo tanto, parece que el ciclo reproductivo de la anchoveta fue determinado tal vez por la selección natural, así que según lo sugiere Simpson (1959) los juveniles de crecimiento rápido hacen su aparición probablemente cuando el alimento es más abundante.

Camarones

Según Croker (1967), las principales especies comerciales de camarón obtenidas en las pesquerías de Panamá, Colombia y Ecuador son las siguientes: camarón blanco—*Penaeus occidentalis*, *P. stylirostris* y *P. vannamei*; camarón rojo—*P. brevirostris*; tití—*Xiphopenaeus riveti* y *Protrachypene precipua*; carabalí—*Trachypeneus byrdi* y *T. faoe*. De estas, *P. occidentalis* es la más importante, comprendiendo del 85 al 90% de la captura de camarón blanco en Panamá, 99% en Colombia, y 60% en Ecuador.

Los camarones son pescados comercialmente a lo largo de toda la línea costanera del Panamá Bight con excepción de la ribera meridional de la Península de Azuero al oeste de Punta Mala y a unas 200 millas de la costa rocosa a lo largo de la ribera oriental desde Punta Garachiné hasta Cabo

Corrientes; el camarón es pescado a profundidades de 3 a 40 brazas (depende de la especie) por la pesquería panameña, y de 3 a 15 brazas por las pesquerías de Colombia y Ecuador (Crocker 1967).

Las estadísticas de la captura anual para la pesquería panameña de camarón se presentan en las Tablas 30 y 31. Bayliff (*inédito*) ha descrito los procedimientos usados en Panamá para determinar las capturas, el esfuerzo y la CPUE del camarón blanco, y ha presentado estos datos por años y áreas para el período de 1954-67 con los días de esfuerzo estandarizados a la Clase 4. Las áreas 1, 2 y 3 abarcan los límites de distribución de la pesquería panameña a lo largo de la costa del Pacífico (no existe pesca comercial en la costa del Atlántico). Las áreas 1 y 2 se encuentran localizadas entre la frontera Panamá-Colombia y Cabo Mala, incluyendo de esta manera todo el Golfo de Panamá. La CPUE anual de camarón blanco en las áreas 1 y 2 para el período 1957-67, cuando parece que el esfuerzo de pesca hubiera sido relativamente estable (Tabla 31), fue graficada contra la temperatura media de la superficie del mar en febrero y marzo en Balboa, Z.C. y la correlación fue apenas significativa ($r = -0.69$, $P < 0.05$). La CPUE anual se graficó también contra la media del nivel del mar en febrero y marzo en Balboa, Z.C. y la correlación fue apenas significativa ($r = -0.66$, $P < 0.05$). La CPUE anual se graficó también contra la media del nivel del mar en febrero y marzo en Balboa, Z.C. y la correlación fue también apenas significativa ($r = -0.66$, $P < 0.05$). Estos resultados sugieren que la abundancia aparente anual del camarón blanco en el Golfo de Panamá puede relacionarse al grado de afloramiento en el año. Obarrio (1959) observó que las capturas de camarón blanco durante la temporada de afloramiento eran inferiores en los años fríos y mayores en años cálidos, pero esto no contradice los resultados anteriores ya que el camarón blanco puede evitar el agua fría en la temporada del afloramiento pero puede reaccionar al aumento de la provisión de alimento que le sigue al aumento del afloramiento, mediante tasas inferiores de mortalidad, tasas más altas de crecimiento y la migración hacia el interior del área después de que el afloramiento se ha calmado y las temperaturas han aumentado. Obarrio ha observado también que las capturas de camarón rojo durante la temporada de afloramiento fueron mayores en los años fríos y más reducidas en años cálidos, y que las capturas anuales fueron mucho más altas en años fríos. Desafortunadamente, no se puede disponer todavía de estimaciones confiables de la CPUE anual para las clases o especies de camarones distintas a los blancos en la pesquería panameña.

Se han encontrado correlaciones directas entre la pluviosidad y las capturas de camarón en Texas, India y Australia (Gunter y Hildebrand 1954; Thomsen 1956; Menon y Raman 1961; Gunter 1962). Gunter y Hildebrand sugirieron que la correlación para la pesquería de Texas "depende en la salinidad *per se* en lugar de otros factores, tales como las sales nutrientes traídas del litoral," pero Mistakidis (1968) menciona que el aumento de la producción de camarones después de lluvias torrenciales puede atri-

buirse a un aumento en las fuentes alimenticias, resultantes de las sales nutritivas en el drenaje. Subrahmanyam (1966) encontró correlaciones directas entre las capturas de camarones en el Estuario Godavari, India y el desagüe de los ríos.

Para determinar si existen correlaciones similares en el Panamá Bight, se graficó la media anual de la CPUE del camarón blanco en las Areas 1 y 2 de la pesquería panameña para el período 1957-67 contra la pluviosidad en Balboa, Z.C. Los datos de pluviosidad empleados fueron valores anuales y valores de octubre-noviembre (el máximo de la temporada de lluvia), para los mismos años y para los años inmediatamente anteriores a los años de las capturas (Tablas 11, 31). Los gráficos no revelan relaciones significativas.

Siguiendo la sugerencia de Gunter y Hildebrand (1954) de que las capturas de camarón dependen de la salinidad, se graficaron los valores de la CPUE del camarón blanco en las Areas 1 y 2 de la pesquería panameña para el período 1957-67 contra la salinidad superficial en la Isla Naos, Z.C. (Tablas 13, 31) en la cabecera del Golfo de Panamá. Los datos de salinidad empleados fueron la media de los valores anuales y los valores medios durante octubre-noviembre (los meses de mínima salinidad) para los años inmediatamente anteriores a los de las capturas de camarones. Los coeficientes de correlación y los gráficos no revelaron relaciones significativas entre la CPUE del camarón blanco y la salinidad anual del año anterior, tampoco para la CPUE del camarón blanco y la salinidad en octubre-noviembre del año anterior.

No se pudieron obtener los datos de pluviosidad correspondientes a los años de la pesca colombiana de camarón para compararlos con las estimaciones de la CPUE. La CPUE del camarón blanco desembarcado en Buenaventura (Tabla 31) para los años 1958-66, cuando el esfuerzo de pesca parece haber sido relativamente estable, se graficó contra la media anual de salinidad superficial y contra la media de salinidad superficial en octubre-diciembre (los meses de mínima salinidad) en Buenaventura (Tabla 14) para los años inmediatamente anteriores a los de las capturas, pero no se descubrieron relaciones significativas.

Las capturas medias mensuales de las clases principales de camarón obtenidas en las pesquerías panameñas y colombianas se presentan en la Tabla 40 y se encuentran ilustradas en las Figuras 85 y 86. No se dispone de estadísticas exactas para el esfuerzo por meses de estas dos pesquerías, pero se cree que el esfuerzo no ha variado mayormente de un mes a otro. Sin embargo, se deben anotar las siguientes excepciones para la pesquería panameña: en general, el esfuerzo de los barcos individuales tiende a ser mayor en los meses de poca pesca porque se gasta menos tiempo en los descargues debidos a viajes más largos; pero el esfuerzo total tiende a ser inferior en la estación seca ya que muchos de los barcos se están reparando en preparación para la temporada de buena pesca; y el esfuerzo en diciembre es alrededor del 20% superior al de noviembre o enero (J. L. de Obarrio y W. H. Bayliff, *c.p.*). El efecto del esfuerzo extra en las capturas de di-

ciembre es evidente en la Tabla 40 y en las Figuras 85 y 86. Al corregir las capturas de diciembre por el esfuerzo extra, elimina el aumento aparente de la abundancia de los camarones blancos y rojos y lo reduce considerablemente para el tití. Después de la corrección, las distribuciones medias mensuales de las capturas de camarón blanco en la pesquería panameña vienen a ser casi idénticas a las de la pesquería colombiana, y la captura total de la pesquería panameña en diciembre no difiere significativamente de las de noviembre. A falta de buenas estadísticas mensuales del esfuerzo, las capturas medias mensuales, incluyendo las capturas corregidas de diciembre, se consideran las mejores medidas de la abundancia aparente esperada, disponibles actualmente. Las estimaciones de la CPUE trimestral de camarón blanco desembarcado en Buenaventura en 1965 en la pesquería colombiana, fueron suministradas por EKA Consult de Colombia (*s.f.*):

	Trimestre, 1965			
	I	II	III	IV
Captura (lbs. camarones descabezados)	302,922	620,845	612,051	456,818
Días de pesca	2,139	2,236	2,292	2,234
Captura/día (lbs. camarones descabezados)	142	278	267	204

La media de la CPUE trimestral puede verse que es mayor en el segundo y tercer trimestre e inferior en el primer trimestre. Se dispone de los valores de la CPUE para la región de Esmeraldas frente al norte del Ecuador para un período de 2 años y se ilustran en la Figura 85 (según Loesch y Cobo 1966, Fig. 6).

A juzgar según las medias mensuales de las capturas, la abundancia relativa de todas las clases principales de camarón obtenidas por las pesquerías del Panamá Bight parecen ser superiores en mayo, junio o julio. En las pesquerías panameñas y colombianas la abundancia relativa de camarón blanco es baja en diciembre-febrero, pero en la pesquería ecuatoriana es baja en febrero-abril. En la pesquería panameña la abundancia relativa de camarón rojo es baja en diciembre-febrero, la de tití es baja en setiembre-febrero, y la de carabalí es baja en agosto-diciembre (Tabla 40, Fig. 85). Las capturas combinadas de todas las clases de camarones en la pesquería panameña (Tabla 40, Fig. 86) son máximas en mayo-julio, y mínimas en noviembre-febrero (después de corregir los valores por esfuerzo de diciembre).

Los camarones del género *Penaeus* son animales de vida corta, teniendo lapsos máximos de vida de 1 y 2 años (Mistakidis 1968). Muchas especies en aguas más cálidas se reproducen durante el año pero la mayoría de la reproducción se realiza en un lapso de unos pocos meses. Las amplitudes relativamente bajas de las fluctuaciones en las medias mensuales de las capturas en el Panamá Bight sugieren que la reproducción no se encuentra limitada a una temporada particular.

Obarrio (1959) indica que *P. occidentalis*, la especie principal de camarón blanco en el Golfo de Panamá, se reproduce durante el año, aunque "parece que hay un máximo de octubre a diciembre." *P. stylirostris* y *P. vannamei* en el Golfo de Panamá se reproducen también durante el año pero no se conoce el período máximo de reproducción (J. L. de Obarrio, *c.p.*). Obarrio (1959) indica que la mayoría del camarón rojo *P. brevirostris*, capturado en la temporada de afloramiento en el Golfo de Panamá, tiene ovarios maduros. Kutkuhn (1966) estima que *P. duorarum* y *P. aztecus* en el Golfo De México alcanzan una talla comercial al llegar a los 3 y 4 meses de edad. Si *P. occidentalis* en el Golfo de Panamá crece en la misma proporción, la media de las capturas mensuales de camarón blanco debe empezar a aumentar en febrero y marzo, lo que en realidad ocurre (Tabla 40; Figs 85). Burkenroad (1934) consideró *Xiphopeneus riveti*, uno de los titís en el Golfo de Panamá, "como una forma variada de la especie individual del género *X. kroyeri* (Heller)." Neiva y Wise (1964) declararon con respecto a *X. kroyeri* de la Bahía de Santos, Brasil, que "los machos son reclutados en la pesquería en el tercer mes de vida, las hembras en el segundo." El tití en el Golfo de Panamá parece que es reclutado en marzo (Tabla 40; Fig. 85) y, si el tamaño en el reclutamiento y las tasas de crecimiento son similares en ambas regiones, parecería que *X. riveti* en el Golfo tiene un máximo de reproducción alrededor de diciembre-enero.

Las Figuras 85 y 86 indican que en el Panamá Bight la abundancia aparente del camarón de tamaño comercial es mayor aproximadamente de los 3 a 5 meses después del tiempo de afloramiento máximo. La correlación entre la media de las capturas mensuales de las clases principales de camarón en la pesquería panameña y la media del nivel del mar en Balboa, Z.C. es altamente significativa ($r = -0.93$, $P < 0.01$) permitiendo un período de desfase de 3 meses y corrigiendo para dar razón del esfuerzo extra de diciembre. La correlación entre la media mensual de las capturas de camarón blanco en la pesquería colombiana y la media del nivel del mar en Buenaventura, Colombia es también significativa ($r = -0.78$, $p < 0.01$), permitiendo un período de desfase de 5 meses. Las correlaciones para la pesquería panameña y el nivel del mar en Balboa y la pesquería colombiana y el nivel del mar en Buenaventura son ambas significativas ($r = -0.86$, $r = -0.74$, $P < 0.01$) permitiendo un período de desfase de 4 meses (Tabla 41; Fig. 82).

De acuerdo a Kishinouye (1900) el camarón penaeid es generalmente carnívoro. Hall (1962) en un análisis de los contenidos estomacales de 31 especies de Penaeidae de Malasia, encontró que el detritus forma solo una pequeña parte de la dieta, que la mayoría de las especies son principalmente carnívoras, cuatro principalmente herbívoras, "a pesar de que hasta cierto punto todas las especies son omnívoras." Indicó que "el Penaeidae en general no puede considerarse como alimentador de detritus." Burukovsky (1969) encontró que *Penaeus duorarum* frente a la costa occidental africana es carnívora, alimentándose principalmente de Malacostraca que habita en el

fondo. En el Golfo de Panamá la biomasa del zooplancton es superior en abril-junio (Tabla 27; Fig. 69). Si se supone que la mayoría de las especies comerciales de camarón en el Golfo sean carnívoras, y si la biomasa de los animales de los que se alimentan fluctúa como la del zooplancton, el alimento debe ser relativamente abundante en estos meses. La alta abundancia aparente de camarones en mayo-julio (Tabla 46; Fig. 83) puede tal vez explicarse, en parte, como una adaptación de los ciclos de vida de las varias especies en relación a la accesibilidad de alimento. Sin embargo, Dall (1968) sugiere que el alimento de cinco especies de camarones australianos *Penaeidae* consiste principalmente de colonias bacteriales, pequeñas algas y microfauna de la superficie de los sustratos, pero la información sobre estos micro-organismos y sus fluctuaciones en el Golfo de Panamá es insuficiente para relacionarlos con la abundancia de los camarones.

El camarón se reproduce en un ambiente oceánico y las larvas poco tiempo después se mueven a aguas costaneras salobres, o ciénagas y estuarios. Gunter (1967) declara:

"... parece que la fuerte tendencia de los juveniles de muchos organismos costaneros de buscar la baja salinidad de las aguas estuarinas es una adaptación para conducirlos a una área criadero donde se encuentran pocos enemigos, enfermedades y parásitos."

Los camarones son animales eurihalinos; los límites de salinidad registrados respecto a tres especies del género *Penaeus* en la costa estadounidense del Golfo de México fluctúan de $\leq 2.7\text{‰}$ a $\geq 45.0\text{‰}$ (Gunter 1967). Obarrio (1959) menciona que los juveniles de *P. occidentalis* aparecen en aguas cercanas a la costa con salinidades de $\geq 28\text{‰}$ y los de *P. stylirostris* y *P. vannamei* aparecen principalmente en las ciénagas y estuarios con salinidades que fluctúan de 5‰ a 15‰ . El drenaje máximo en la parte septentrional del Panamá Bight ocurre en octubre y noviembre (Tabla 10, Líneas D, G, H), y las salinidades en las ciénagas, estuarios y aguas cercanas a la costa que pueden ser áreas de crianza serían mínimas en estos meses, como lo indican las salinidades en la Isla Naos, Z.C. y en Buenaventura, Colombia (Tablas 13, 14; Fig. 14), permitiendo la máxima protección de los camarones jóvenes de los parásitos y depredadores estenohalinos.

Puede concebiblemente ser una adaptación al ciclo anual de pluviosidad, afloramiento y enriquecimiento que el máximo de reproducción de *P. occidentalis* en el Golfo de Panamá ocurra entre octubre y diciembre. Esta hipótesis supone que la mayoría de las larvas se desplazan hacia el litoral cuando las salinidades se encuentran bajas y posiblemente óptimas, y que el período de crecimiento rápido en las etapas de los juveniles ocurre cuando el afloramiento está en plena fuerza y la provisión de alimento es probablemente más abundante. La Figura 85 sugiere que otras especies de camarón capturadas en el Golfo siguen también este ciclo. Una relación similar fue anteriormente sugerida para la anchoveta, cuyo período de reproducción coincide con el máximo de reproducción del *P. occidentalis*.

Para terminar, debe insistirse que virtualmente no se conoce nada del ciclo vital, alimento, migraciones o dinámica poblacional del camarón en el

Panamá Bight, y que cualquiera de las relaciones discutidas en este estudio debe investigarse detalladamente antes de poder obtener conclusiones confiables acerca de la ecología de los camarones en esta región.

Langosta

Durante un reconocimiento exploratorio de pesca de la langosta *Panulirus gracilis*, fuera de la costa del Pacífico en Panamá en 1962-63, Butler y Pease (1965) encontraron, en promedio, más machos que hembras, y ninguna tendencia estacional marcada en las proporciones de hembras grávidas y no grávidas en las capturas realizadas con nasas cerca a la costa. En un crucero mar afuera en diciembre, de pesca a la rastra, se encontraron mas hembras que machos y 92% de las hembras estaban grávidas. Supusieron que la reproducción ocurre durante todo el año y que algunas de las hembras se desplazan a aguas más profundas cuando están grávidas. El ciclo de reproducción de la langosta en el Golfo de Panamá, consecuentemente no parece que esté relacionado al ciclo anual de afloramiento y enriquecimiento, como lo es el ciclo de reproducción de la anchoveta y probablemente también el del camarón. Las áreas de posibilidad comercial para la pesca de langosta en el Golfo fueron descubiertas al oeste de la entrada del Canal de Panamá y frente a la ribera occidental entre San Carlos y Río Hato. Se exportaron desde Panamá alrededor de unas 34 t.m. de colas de langosta en 1966 (Anonymous 1967a) pero la proporción proveniente del Golfo de Panamá no se conoce; esta fuente indica que "la proporción principal de la captura total fue consumida localmente."

Concha de peregrino

Durante el reconocimiento de la langosta en 1963, se descubrieron yacimientos de conchas de peregrino de bahía, *Aequipecten circularis*, en el Golfo de Panamá (Butler y Pease 1965). Inmediatamente después, se empezó la pesca comercial y en 2 meses se obtuvieron 300 t.m. de conchas de peregrino enteros, pero el precio sufrió una baja tan fuerte que la pesca cesó (Anonymous 1964) y aparentemente no se ha reanudado nuevamente. No se tiene ningún conocimiento del ciclo vital de esta especie.

Ostra perlera

Galtsoff (1950) revisó la historia y la economía de la pesquería de la ostra perlera, *Pinctada mazatlanica*, en Panamá, y evaluó los recursos según los resultados del reconocimiento a lo largo de la costa del Pacífico en 1948. La ostra perlera, usada como alimento por los indios, fue explotada por primera vez por sus perlas en 1513 por Vasco Nuñez de Balboa quien las encontró en abundancia alrededor de las islas a las cuales denominó Islas de las Perlas. Después de 1900, debido a la escasez creciente de las perlas, el producto principal de la pesquería vino a ser la concha de la madreperla. Entre 1908 y 1925, la cantidad exportada anualmente fluctuó de 42 a 1229 t.m. con una media de 435 t.m. Después de 1925 la producción disminuyó

hasta que en 1947 solo se exportaron 4 t.m., a pesar de que el precio había tenido un gran incremento.

Durante el reconocimiento (7 febrero-14 marzo 1948), un buzo experimentado encontró solo 39 ostras vivas en las 30 estaciones en el Golfo de Panamá y en el Golfo de Chiriquí. Galtsoff determinó que la ostra debido al exceso de pesca estaba casi extinta.

Galtsoff encontró que la mayoría de los ovarios y testículos estaban maduros, "que algunas de las ostras ya habían desovado, y que muchos de los túbulos ovarianos se encontraban desocupados." Esto indica que la reproducción debe ocurrir en febrero y marzo pero no se tiene conocimiento si puede ocurrir en otros meses. Tranter (1958a) sugiere que las ostras perleras en latitudes bajas desovan durante todo el año, y en otro estudio (1958b) sugiere que *P. margaritifera* es una variación de *P. mazatlanica*, y declara que en el Estrecho de Torres *P. margaritifera* desova principalmente en verano y en invierno con una reproducción limitada en otras épocas.

Ballenas

La distribución de las especies principales de ballenas capturadas por balleneros americanos, principalmente en el siglo XIX, por el antiguo método, empleando arpones de mano y barcas, ha sido presentado por Townsend (1935). Las especies capturadas en el Panamá Bight o cerca de allí fueron cachalotes, *Physeter catodon*, y ballena jorobada, *Megaptera nodosa*. El examen de la cartas de Townsend revela que los cachalotes fueron obtenidos en todas las temporadas en varias de las regiones balleneras del Pacífico oriental tropical, pero la ballena jorobada solo se obtuvo en ciertos meses. Las áreas principales de caza para la ballena jorobada fueron frente al noroeste de México, la mitad septentrional del Panamá Bight y frente al Ecuador. La captura total de ballenas jorobadas por meses, registrada por Townsend, Carta D, se presenta a continuación:

Región	Mes											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Frente a Baja California y las Islas Las Tres Marías	51	42	19	0	0	0	0	0	0	0	0	21
En la parte norte del Panamá Bight	0	0	4	1	0	0	18	45	8	0	1	0
Frente al Ecuador	0	0	0	0	2	29	65	99	34	0	0	0

Algunos de los valores pueden ser más bajos que el número actual de las ballenas capturadas ya que cada punto en el diagrama representa la captura de uno o más individuos. Las ballenas jorobadas fueron encontradas frente a Baja California y en las Islas de las Tres Marías especialmente en enero y febrero y en el Panamá Bight y frente al Ecuador principalmente en julio y agosto.

Los ciclos estacionales de alimentación, reproducción y migración de la ballena jorobada han sido resumidos por Mackintosh (1942, 1965), Chittleborough (1958), y Dawbin (1966): durante el verano las ballenas se concentran en las aguas polares de ambos hemisferios alimentándose de abundante "krill" (especialmente de *Euphausia superba* en el Antártico); durante el invierno se encuentran en aguas tropicales dentro de unos cientos de millas del litoral donde un mínimo de temperatura de unos 25°C parece que sea necesario para la reproducción; el ciclo de reproducción—el intervalo entre las concepciones—normalmente requiere 2 años, la fecundación ocurre durante un invierno seguido por el período de gestación de 12 meses, y el parto ocurre durante el próximo invierno seguido por un período de lactancia de unos 10 meses y medio; "Cerca de la mitad de las hembras adultas, claro está, normalmente estarán en la fase opuesta del ciclo de los 2 años. . . ." ¹⁶ (Mackintosh 1965).

Dawbin (1966) indica que las rutas de migración de las ballenas jorobadas tienden a seguir las líneas costaneras. De acuerdo al atlas de Wyrski (1964a), las ballenas siguiendo hacia el sur la costa norteamericana desde la cadena Aleutiana (Nishiwaki 1966, Fig. 4) encontrarán agua de 25°C en enero y febrero a unos 20°N cerca de las Islas de las Tres Marías y aquellas que siguen la costa del Pacífico en Sudamérica hacia el norte desde el Mar de Bellingshausen (supuesto por Mackintosh 1942, 1965) encontrarán agua de 25°C en julio y agosto cerca al ecuador. La isoterma de 25° se ubica en el límite meridional de la distribución de las ballenas jorobadas frente a México, y cerca al centro de distribución frente al noroeste de Sudamérica.

La ausencia de una gran existencia de zooplancton en el Panamá Bight en julio y agosto que pudo servir de alimento de las ballenas jorobadas aparentemente no es significativa ya que Mackintosh (1965), según la evidencia de la producción de aceite y de los contenidos estomacales, deduce:

" . . . que por lo menos la ballena jorobada, la gris, la de aleta y la azul se alimentan estacionalmente, obteniendo la mayor parte de su nutrición en aguas polares. Presumiblemente viven en gran parte de su propia grasa en la temporada de reproducción o cuando están en aguas más cálidas." ¹⁷

Las concentraciones de las ballenas jorobadas de la población del Pacífico sudeste (Mackintosh 1942), antes de que hubieran sido diezgadas por los métodos modernos balleneros, se encontraban en las regiones de reproducción en el Panamá Bight y frente al Ecuador, durante julio y agosto. Su presencia en este tiempo se relaciona, no a la accesibilidad del alimento allí, pero a la accesibilidad de alimento en las regiones alimentarias del Antártico y a la necesidad de aguas más cálidas para la reproducción; como las ballenas deben estar en las regiones alimentarias durante el verano meridional, cuando el "krill" es abundante y el hielo se ha retirado lo suficiente para permitir el acceso al "krill", solo pueden gastar parte del invierno meridional en las regiones tropicales de reproducción, necesitando primavera y otoño para sus largas migraciones de un lado a otro.

^{16,17}Con permiso de los Directores del Buckland Foundation.

RESUMEN

La posición media latitudinal de la ZCIT a los 80°W fluctúa aproximadamente de 1°S en enero-marzo a cerca de 10°N en octubre; la posición media anual es aproximadamente 5°N. Sobre el litoral justamente al este del Panamá Bight la posición media anual es de unos 3°N.

Durante enero-abril, cuando la ZCIT se encuentra más lejos al sur, los vientos septentrionales predominan sobre el Panamá Bight; durante mayo-diciembre, cuando la ZCIT está más lejos al norte, los vientos sudoestes predominan.

La pluviosidad es fuerte durante enero-abril sobre la vertiente sudeste y fuerte durante mayo-diciembre sobre la vertiente norte. La pluviosidad sobre la porción colombiana de la vertiente es extremadamente fuerte, excediendo 6000 mm anualmente en las seis estaciones. La evaporación en el Bight es de unos 980 mm anualmente.

Parece existir una discontinuidad en la ZCIT en alguna parte al oeste del Bight. Esto, y la aridez de la Isla Malpelo, sugiere que la pluviosidad sobre el Bight es muy inferior a la indicada en estimaciones previas.

El drenaje de agua dulce de las vertientes del Panamá Bight fue estimado de acuerdo al método de Thornthwaite. El drenaje de la vertiente norte, teniendo una área de 72,000 km² es máximo en octubre-noviembre con 22×10^9 m³/mes, y mínimo en febrero-marzo con 11×10^9 m³/mes; el drenaje anual es de 210×10^9 m³. El drenaje de la vertiente sudeste, con una área de 78,000 km², es máximo en abril-junio con unos 16×10^9 m³/mes, mínimo en octubre-diciembre con 9×10^9 m³/mes; el drenaje anual es de 140×10^9 m³. El drenaje total anual en el Bight es de 350×10^9 m³.

La característica oceanográfica más prominente y permanente del Panamá Bight es el frente marcado de salinidad encontrado en todas las estaciones frente a la costa oriental, causado por grandes cantidades de drenaje de agua dulce. En febrero y marzo se encuentra un frente marcado de temperatura al sur de la Península de Azuero. De mayo a noviembre las condiciones oceanográficas cambian gradualmente, pero de noviembre a febrero los cambios son grandes debido a los cambios meteorológicos causados por el movimiento hacia el sur de la ZCIT.

Las condiciones oceanográficas en la parte norte del Panamá Bight durante el período de los cruceros de ACENTO parecen haber sido normales. La temperatura media a los 20 m permaneció constante de mayo a noviembre pero en febrero había disminuido 4°C. Las salinidades medias de la superficie y a los 20 m, disminuyeron progresivamente de mayo a noviembre debido a las grandes cantidades de drenaje durante este período; en febrero el afloramiento y el drenaje reducido habían causado que la media de las salinidades aumentara por 2.5‰. El promedio del espesor de la capa mixta aumentó de 27 m en mayo a 40 m en noviembre; en febrero el afloramiento había causado que disminuyera a 18 m. A causa del afloramiento, las concentraciones medias de PO₄-P se habían duplicado en la zona eufótica, y las de NO₃-N triplicado entre noviembre y febrero. La producción y las

existencias de fitoplancton en la superficie, en febrero, fueron el doble a las de las otras estaciones. La concentración de zooplancton se duplicó entre noviembre y febrero.

La tasa media de afloramiento en el Panamá Bight se estima que sea cerca de 1.5 m/mes entre mayo y noviembre, y cerca de 9.0 m/mes entre noviembre y febrero; el total anual es de unos 48 m. La producción media primaria durante mayo-diciembre es alrededor de 0.3 gC/m² día, con cerca de un tercio de los micronutrientes siendo suministrados por el afloramiento y aproximadamente dos tercios por una regeneración *in situ*; durante enero-abril es de unos 0.6 gC/m² día, siendo la mayor parte de los micronutrientes abastecidos por el afloramiento; la producción anual es alrededor de 140 gC/m². El drenaje en el Bight tiene poco efecto sobre la producción primaria debido a las concentraciones bajas de NO₃-N y de PO₄-P en el agua dulce.

En febrero, se encontró una convexidad termal que corre desde la parte norte a la parte sudoeste del Bight. Dentro de esta convexidad había un domo termal marcado centralizado a unos 5°N 79°W y cerca al centro de la célula de circulación ciclónica. En esta posición la capa mixta se profundizó de 20 m en mayo a 42 m en noviembre. En febrero la capa mixta se hizo tan somera que la termoclina alcanzó la superficie, y las temperaturas entre 10 m y 50 m habían disminuido grandemente, mientras las salinidades y los micronutrientes habían aumentado grandemente. La tasa de afloramiento fue estimada como de 16 m/mes entre noviembre y febrero.

En febrero parece que había un desplazamiento a favor de la corriente de áreas abundantes en fitoplancton relativas a los centros de enriquecimiento, y de áreas abundantes en zooplancton relativas a aquellas de la abundancia de fitoplancton.

Las variaciones estacionales de algunas propiedades oceanográficas en el área de ACENTO están relacionadas a aquellas de la estación permanente en el Golfo de Panamá a causa de que ambas regiones están sujetas a los efectos del mismo régimen climatológico. Las estimaciones estacionales en las dos regiones fueron positivas y significativamente correlacionadas con respecto a la temperatura, salinidad, PO₄-P y la clorofila *a*; no lo fueron para la producción primaria y el zooplancton. Permitiendo períodos de desfase de 0-3 meses, las estimaciones mensuales de las siguientes propiedades en la estación permanente fueron positiva y significativamente correlacionadas; PO₄-P y los vientos septentrionales, la producción primaria y PO₄-P, la clorofila *a* y la producción primaria, las diatomeas y la producción primaria, el zooplancton y la clorofila *a*, y el zooplancton y las diatomeas.

La oceanografía del Panamá Bight es muy similar a la del Golfo de Tehuantepec a causa de las fuertes corrientes superficiales hacia el sur y el sudoeste en ambas regiones en enero-abril, causadas por los vientos septentrionales encañonados a través de los desfiladeros montañosos. Estas circulaciones inducidas por el viento causan convexidades termales meridio-

nales y el enriquecimiento de las capas superficiales mediante la mezcla la cual permitió una alta tasa de producción primaria. La producción aumentada resulta en altas existencias de zooplancton.

En años recientes, las pescas comerciales más importantes del Panamá Bight han sido las pescas de altura de atún aleta amarilla y barrilete, la pesca para la reducción de anchoveta y los arenques de hebra en el Golfo de Panamá, y las pescas de camarones a lo largo de las costas de Panamá, Colombia y Ecuador. Los desembarques anuales provenientes del Panamá Bight tienen un promedio de unas 30,000 t.m. de especies usadas como alimento para los humanos y unas 68,000 t.m. de especies usadas para la reducción.

Con excepción de algunas pocas relaciones mencionadas más adelante, los esfuerzos para adquirir más conocimiento sobre la ecología del atún han fallado por las siguientes razones: la ausencia de un conocimiento adecuado respecto a la fisiología y comportamiento de los túnidos; el hecho de que los datos meteorológicos, oceanográficos y pesqueros no fueron obtenidos simultáneamente; y la falta de suficiente esfuerzo de pesca en todos los meses y áreas.

La abundancia aparente de ambos el atún aleta amarilla y el barrilete en la parte norte del Panamá Bight parece estar relacionada al ciclo estacional de afloramiento y enriquecimiento. La media mensual de la CPUE de los clípers correspondiente al atún aleta amarilla y al barrilete para los 13 años de pesca estuvo inversa y significativamente correlacionada con la media mensual del nivel del mar en Balboa, Z.C. permitiendo un desfase de 1-3 meses. La media mensual de la CPUE tanto para el aleta amarilla como para el barrilete estuvo directa y significativamente correlacionada con la concentración de zooplancton en la estación permanente en el Golfo de Panamá.

El atún aleta amarilla y el barrilete son más abundantes en la parte norte del Panamá Bight en abril y mayo cuando parece que tienen una copiosa alimentación. Así que sus migraciones dentro y fuera del Bight pueden estar relacionadas a la accesibilidad del alimento.

Las variaciones anuales en la abundancia del aleta amarilla y el barrilete en la parte norte del Bight no estuvieron significativamente relacionadas a las variaciones anuales en la intensidad del afloramiento en el Golfo de Panamá.

Las distribuciones medias geográficas de la CPUE de los clípers en la parte norte del Bight para los 13 años de la pesquería no parecen estar relacionadas a las distribuciones geográficas de temperatura, salinidad, presión osmótica, topografía de la termoclina, oxígeno disuelto, transparencia, o con los frentes de temperatura y salinidad, conforme se evaluaron durante los cruceros de ACENTO. La distribución media de la CPUE del atún aleta amarilla en el segundo trimestre del año estuvo directa y significativamente correlacionada con la distribución del zooplancton durante ACENTO 1, pero no fue aparente una relación entre el barrilete y el

zooplancton. Parece que el atún aleta amarilla y el barrilete son más abundantes en regiones de fuertes corrientes y cerca a islas y bancos.

Las estimaciones de la masa de las especies de anchoveta en el Golfo de Panamá varían de 39,000 t.m. en diciembre a 169,000 t.m. en abril. El aumento más grande, causado por la cuadruplicación de la masa de la clase anual entrante, ocurre entre febrero y marzo y coincide con los ápices en la producción y las existencias de fitoplancton. Permitiendo un desfaseamiento de 2 meses, los valores mensuales de la masa de anchoveta están significativamente relacionados con la cantidad de fitoplancton. Se estima que hay un desovamiento anual de 19×10^{12} huevos de anchoveta en el Golfo de Panamá.

La CPUE de camarón blanco en el Golfo de Panamá estuvo directamente correlacionada con el grado de afloramiento en el mismo año. Las capturas medias mensuales de camarones en el Panamá Bight son máximas en mayo-julio, de unos 3 a 5 meses después del ápice del afloramiento. Las capturas mensuales de todas las clases de camarones en el Golfo de Panamá, y de camarón blanco frente a Colombia están inversa y significativamente correlacionadas con la media del nivel del mar en Balboa, Z.C. y en Buenaventura, respectivamente, permitiendo períodos de desfaseamiento de 4 meses. Así, que los ciclos de vida del camarón en el Panamá Bight parecen estar relacionados al ciclo estacional de afloramiento y enriquecimiento.

En los antiguos días balleneros, las ballenas jorobadas eran encontradas en el Panamá Bight en julio y agosto debido a que esta región es el área de reproducción de las existencias meridionales que se alimentan en el Antártico durante el verano del sur.

SIMBOLOS Y ABREVIACIONES

~	aproximadamente
≈	aproximadamente igual
*	significado estadístico a $0.01 < P \leq 0.05$
**	significado estadístico a $P \leq 0.01$
3-mrm	3-month running mean (la media consecutiva de 3 meses)
área de 1°	1° de latitud × 1° de longitud
área de 2°	2° de latitud × 2° de longitud
área de 10°	10° de latitud × 10° de longitud
ACENTO	(Augmented Colombian "El Niño" Tuna Oceanography Program)
ACENTO 1	1° crucero 21 mayo-4 junio 1965
ACENTO 2	2° crucero 19-30 agosto 1965
ACENTO 3	3° crucero 18 noviembre-1 diciembre 1965
ACENTO 4	4° crucero 17 febrero-6 marzo 1966
ATS	Applications Technology Satellite, NASA (Satélite de Aplicaciones Tecnológicas, NASA)
CEBP	Concavidad Ecuatorial de Baja Presión
Cl <i>a</i>	clorofila <i>a</i>
Col.	República de Colombia
<i>c.p.</i>	comunicación personal
CPUE	captura por unidad de esfuerzo
DSP	día standardizado de pesca
EASTROPAC	Proyecto EASTROPAC, U.S. Bureau of Commercial Fisheries, La Jolla, California
Ec.	República del Ecuador
ESSA	Environmental Science Services Administration, U.S. Department of Commerce
FAO	Food and Agriculture Organization of the United Nations (Organización de Alimentación y Agricultura de las Naciones Unidas)
GMT	Greenwich Mean Time (Hora de Greenwich)
IATTC	Inter-American Tropical Tuna Commission (Comisión Interamericana del Atún Tropical—CIAT)
ly	langley = gramo-caloría de energía radiante/cm ²
mb	milibares
md	mediana
m.p.h.	millas por hora
μg-at/L	microgramos-átomos/litro
N	número de observaciones
NASA	National Aeronautics and Space Administration
NH ₃ -N	amoníaco-nitrógeno
NO ₂ -N	nitrito-nitrógeno inorgánico
NO ₃ -N	nitrato-nitrógeno inorgánico
<i>n.p.</i>	sin paginación

n.s.	no tiene significado estadístico ($P > 0.05$)
O ₂	oxígeno disuelto
p.	página
Pan.	República de Panamá
PO ₄ -P	fosfato-fósforo reactivo inorgánico soluble
r	coeficiente de correlación producto-momento
r^2	coeficiente de determinación, la proporción de la variación de una u otra variable atribuible a su correlación con la otra
SiO ₄ -Si	silicato-silicon reactivo
s.f.	sin fecha
ΣN	NO ₃ -N + NO ₂ -N + NH ₃ -N
σ_t	anomalía de la densidad potencial
t.m.	toneladas métricas
ω	amplitud
$\bar{x}$	media aritmética
Z	profundidad del muestreo
ZCIT	Zona de Convergencia Intertropical
Z _s	profundidad standard

LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA

- Air Ministry. 1956. Monthly meteorological charts of the eastern Pacific Ocean. Meteorological Office, No. 518, London, 122 p.
- Aleem, A. A. and N. Dowidar. 1967. Phytoplankton production in relation to nutrients along the Egyptian Mediterranean coast. p. 305-323 *In* Proceedings of the International Conference on Tropical Oceanography, November 17-24, 1965. The Friedrich Franz Kocsy Memorial Volume. Inst. of Mar. Sci., Studies in tropical oceanography, No. 5, 847 p.
- Alpert, L. 1945. The intertropical convergence zone of the eastern Pacific region (I). Amer. Meteor. Soc., Bull., 26(10): 426-432.
- . 1946a. The intertropical convergence zone of the eastern Pacific region (II). *Ibid.*, 27(1): 15-29.
- . 1946b. The intertropical convergence zone of the eastern Pacific region (III). *Ibid.*, 27(2): 62-66.
- Alverson, F. G. 1960. Distribution of fishing effort and resulting tuna catches from the eastern tropical Pacific Ocean by quarters of the year, 1951-58 [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 4(6): 319-446.
- . 1963a. The food of yellowfin and skipjack tunas in the eastern tropical Pacific Ocean [in English and Spanish]. *Ibid.*, 7(5): 293-396.
- . 1963b. Distribution of fishing effort and resulting tuna catches from the eastern Pacific Ocean, by quarters of the year, 1959-62 [in English and Spanish]. *Ibid.*, 8(6): 317-379.
- Anderson, G. C. and K. Banse. 1963. Hydrography and phytoplankton production. p. 61-71 *In* M. S. Doty, editor, Proceedings of the Conference on Primary Productivity Measurement, Marine and Freshwater, 1961. Univ. of Hawaii, 237 p.
- Angot, M. 1967. Rapports entre la concentration en chlorophylle *a*, le taux d'assimilation du carbone et la valeur de l'énergie lumineuse en eau tropical littorale. Office Rech. Scient. Tech. Outre-mer, Serie Océanographique, Cahiers 5(1): 39-45.
- , and R. Gérard. 1966. Hydrologie et phytoplancton de l'eau de surface en avril 1965 a Nosy Bé. *Ibid.*, 4(1): 95-136.
- Anonymous. 1960. Physical, chemical and biological data. Costa Rica Dome Cruise. Scripps Inst. Oceanogr. Ref. 60-22: 33 p.
- . 1964. Panama: Spiny lobster and scallop fisheries. U.S. Fish Wildl. Serv., Comm'l Fish. Rev., 26(9): 89.
- . 1965a. Central Pacific Fisheries Investigations—oxygen studies in relation to catching tuna. *Ibid.*, Comm'l Fish. Rev., 27(12): 28-29.

- . 1965b. Central Pacific Fisheries Investigations—submarine for underwater research brings new discoveries. *Ibid.*, Comm'l Fish. Rev., 27(12): 29-30.
- . 1967a. Panama's fisheries, 1966. *Ibid.*, Foreign Fish. Leaflet, No. 18, 8 p.
- . 1967b. Yellowfin tuna see better than tunny or skipjack. *Ibid.*, Comm'l Fish. Rev., 29(8-9): 31-32.
- . 1969a. Panamanian fisheries, 1968. *Ibid.*, Foreign Fish. Leaflet, No. 18, 10 p.
- . 1969b. Sea-Level Canal Symposium. *Science*, 166(3902): 273.
- Armstrong, F. A. J. 1965. Phosphorus. p. 323-364 In J. P. Riley and G. Skirrow, Chemical Oceanography. Academic Press, London and New York, Vol. 1, 712 p.
- . 1965. Silicon. p. 409-432. *Ibid.*
- Baldwin, E. 1949. Dynamic aspects of biochemistry. Cambridge University Press, 457 p.
- Barrett, I. and A. R. Connor. 1962. Blood lactate in yellowfin tuna *Neothunnus macropterus*, and skipjack, *Katsuwonus pelamis*, following capture and tagging [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 6(6): 231-280.
- , and F. J. Hester. 1964. Body temperature of yellowfin and skipjack tunas in relation to sea surface temperature. *Nature*, 203(4940): 96-97.
- Bartlett, M. S. 1949. Fitting a straight line when both variables are subject to error. *Biometrics*, 5(3): 207-212.
- Bayliff, W. H. 1963a. The food and feeding habits of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, in the Gulf of Panama [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 7(6): 397-460.
- . 1963b. Observations on the life history and identity of intra-specific groups of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, in Montijo Bay and Chiriquí Province, Panama [in English and Spanish]. *Ibid.*, 8(3): 167-197.
- . 1964. Some aspects of the age and growth of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, in the Gulf of Panama [in English and Spanish]. *Ibid.*, 9(1): 1-51.
- . 1965. Length-weight relationships of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, in the Gulf of Panama [in English and Spanish]. *Ibid.*, 10(3): 239-264.

- . 1966. Population dynamics of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, in the Gulf of Panama, as determined by tagging experiments [in English and Spanish]. *Ibid.*, 11(4): 173-352.
- . *unpublished*. Report on work accomplished in Panama and Central America, October 1967 to December 1968. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Panama, Republic of Panama, December, 1968.
- . 1969. Synopsis of biological data on the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus* Günther, 1866. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Fish. Synopsis, (43): 55 p.
- Beklemishev, C. W. and F. A. Pasternak. 1960. Census taken of the flying fishes in the Atlantic and the problem of productivity of tropical waters. *Vop. Ichthol.*, 14: 71-77.
- Bennett, E. B. 1963. An oceanographic atlas of the eastern tropical Pacific Ocean, based on data from Eastropic Expedition, October-December 1955 [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 8(2): 31-165.
- . 1965. Currents observed in Panama Bay during September-October 1958 [in English and Spanish]. *Ibid.*, 10(7): 397-457.
- . 1966a. Monthly charts of surface salinity in the eastern tropical Pacific Ocean [in English and Spanish]. *Ibid.*, 11(1): 1-44.
- . 1966b. Influence of the Azores High on sea level pressure and wind, and on precipitation, in the eastern tropical Pacific Ocean [in English and Spanish]. *Ibid.*, 12(1): 1-23.
- Blackburn, M. 1962. An oceanographic study of the Gulf of Tehuantepec. U.S. Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep., Fish No. 404, 28 p.
- . 1963. Distribution and abundance of tunas related to wind and ocean conditions in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. p. 1557-1582. In H. Rosa Jr., editor, Proceedings of the World Scientific Meeting on the Biology of Tunas and Related Species, La Jolla, California, 1962. FAO Fish Rep., 6(3): Methodological and Experience Papers: 977-1851.
- . 1965. Oceanography and the ecology of tunas. *Oceanogr. Mar. Biol., Ann. Rev.*, 3: 299-322.
- . 1966. Relationships between standing crops at three successive trophic levels in the eastern tropical Pacific. *Pacific Science*, 20(1): 36-59.
- , and associates. 1962a. Tuna oceanography in the eastern tropical Pacific. U.S. Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep. Fish., No. 400: 48 p.

- , R. C. Griffiths, R. W. Holmes and W. H. Thomas. 1962b. Physical, chemical and biological observations in the eastern tropical Pacific Ocean: three cruises to the Gulf of Tehuantepec, 1958-59. *Ibid.*, No. 420: 170 p.
- Boerema, L. K. 1961. Informe al Gobierno de la República de Panamá sobre los recursos camaroneros Panameños. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Informe No. 1423, 32 p.
- Brandhorst, W. 1958. Thermocline topography, zooplankton standing crop, and mechanisms of fertilization in the eastern tropical Pacific. *Cons. Perm. Inter. Explor. Mer., J.*, 24(1): 16-31.
- . 1959. Nitrification and denitrification in the eastern tropical North Pacific. *Ibid.*, 25(1): 3-20.
- Briggs, J. C. 1968. Panama's sea-level canal. *Science*, 162 (3853): 511-513.
- . 1969a. The sea-level Panama Canal: Potential biological catastrophe. *BioScience*, 19(1): 44-47.
- . 1969b. *In Letters.* *Ibid.*, 19(4): 301.
- Broadhead, G. C. and I. Barrett. 1964. Some factors affecting the distribution and apparent abundance of yellowfin and skipjack tuna in the eastern Pacific Ocean [in English and Spanish]. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 8(8): 417-473.
- Brown, N.L. and B.V. Hamon. 1961. An inductive salinometer. *Deep-Sea Res.*, 8(1): 65-75.
- Burkenroad, M. D. 1934. The Penaeidea of Louisiana with a discussion of their world relationships. *Amer. Mus. Nat. Hist., Bull.*, 68(2): 61-143.
- Burukovsky, R. N. 1969. The feeding of the Western African coast shrimp (*Penaeus duorarum* Burkenroad). p.53 *In* Proceedings of the Symposium on the living resources of the African Atlantic continental shelf between the Straits of Gibraltar and Cape Verde, Santa Cruz de Tenerife, 1968. *FAO Fish. Rep.* 68: Reports and abstracts of papers, 74 p.
- Butler, J. A. and N. L. Pease. 1965. Spiny lobster explorations in the Pacific and Caribbean waters of the Republic of Panama. *U.S. Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rept., Fish.* No. 505, 26 p.
- Calkins, T. P. 1963. An examination of fluctuations in the "concentration" index of purse-seiners and baitboats in the fishery for tropical tunas in the eastern Pacific, 1951-1961 [in English and Spanish]. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 8(5): 255-316.

- —, and B. M. Chatwin. 1967. Geographical distribution of yellowfin and skipjack catches in the eastern Pacific Ocean, by quarters of the year, 1963-1966 [in English and Spanish]. *Ibid.*, 12(6): 433-508.
- Carey, F. G. and J. M. Teal. 1966a. Why is a tuna warm? *Oceanus*, 13(1): 8-11.
- —. 1966b. Heat conservation in tuna muscle. *Proc. Nat'l Acad. Sci. U.S.A.*, 56: 1464-1469.
- —. 1969. Regulation of body temperature by the bluefin tuna. *Comp. Biochem. Physiol.*, 28(1): 205-213.
- Carpenter, J. H. 1965a. The Chesapeake Bay Institute technique for the Winkler dissolved oxygen method. *Limnol. Oceanogr.*, 10(1): 141-143.
- —. 1965b. The accuracy of the Winkler method for dissolved oxygen analysis. *Ibid.*, 10(1): 135-140.
- Chapman, F. M. 1917. The distribution of bird-life in Colombia. *Amer. Mus. Nat. Hist., Bull.*, 36, 729 p. + 41 plates.
- Chase, T. E. 1968. Sea floor topography of the central eastern Pacific Ocean. U.S. Fish Wildl. Serv., Circular No. 291, 33 p.
- Chittleborough, R. G. 1958. The breeding cycle of the female humpback whale, *Megaptera nodosa* (Bonnaterre). *Australian J. Mar. Freshwater Res.*, 9(1): 1-18.
- Christmas, J. Y., and G. Gunter. 1965. A summary of knowledge of shrimps of the genus *Penaeus* and the shrimp fishery in Mississippi waters. P. 84-85 *In* Mar. Biol. Ass. India, Symposium on Crustacea, 1965. Abstracts of paper, 85 p.
- Cialdi, M. and P. A. Secchi. 1865. Sur la transparence de la mer. *Académie des Sciences, Comptes Rendus*, 61: 100-104.
- Clarendon Press. 1965. The shorter Oxford economic atlas of the world. Oxford University Press, 128 p.
- Coast and Geodetic Survey. 1962. Surface water temperature and salinity Pacific coast, North and South America and Pacific Ocean islands. U.S. Department of Commerce, Coast and Geodetic Survey, Publ. No. 31-3, 71 p.
- Cochrane, J. D. 1967. Preliminary report on the TEXAS A&M EASTROPAC CRUISE Texas A&M Ref. 67-S-T: 21 p.
- Cooper, L. H. N. 1937. The nitrogen cycle in the sea. *Mar. Biol. Assoc., U.K., J.*, 22(1): 183-204.
- Corbett, D. M. and others. 1943. Stream-gaging procedure: a manual for describing methods and practices of the geological survey. U.S. Geological Survey, Water-Supply Paper 888, 245 p.

- Croker, R. S. 1967. The shrimp industry of Central America, the Caribbean Sea, and northern South America. U.S. Fish Wildl. Serv., Fishery Leaflet No. 74, 127 p.
- Crowe, P. R. 1951. Wind and weather in the equatorial zone. The Institute of British Geographers, Trans. Papers, 1951. Publication No. 17: 23-76.
- Curl, Jr., H. 1960. Primary production measurements in the north coastal waters of South America. *Deep-Sea Res.*, 7(3): 183-189.
- and L. F. Small. 1965. Variations in photosynthetic assimilation ratios in natural, marine phytoplankton communities. *Limnol. Oceanogr.*, 10 (Redfield Supplement): R67-R73.
- C. W. Thornthwaite Associates. 1964. Average climatic water balance data of the continents. Part VI. North America (Excluding United States). *Publications in Climatology*, 17(2): 233-414.
- . 1965. Average climatic water balance data of the continents. Part VIII. South America. *Ibid.*, 18(2): 295-433.
- Dall, W. 1968. Food and feeding of some Australian penaeid shrimp. p. 251-258 *In* M. N. Mistakidis, editor, *Proceedings of the World Scientific Conference on the Biology and Culture of Shrimps and Prawns*, Mexico City, Mexico, 1967. *FAO Fish. Rep.*, 57(2): Review: 77-587.
- Davis, L. C. 1964. The Amazon's rate of flow. *Natural History*, 73(6): 14-19.
- Dawbin, W. H. 1966. The seasonal migratory cycle of humpback whales. p. 125-170 *In* K. S. Norris, editor, *Whales, dolphins, and porpoises*. Univ. of California Press, 789 p.
- Deacon, G. E. R. 1933. A general account of the hydrology of the south Atlantic Ocean. *Discovery Reports*, 7: 171-238.
- Departamento de Pesca [1967]. Resumen de los desembarcos de camarones comerciales. Departamento de Pesca, República de Panamá, Boletín Estadístico No. 2, Agosto 1965.
- Dirección de Estadística y Censo. 1961. Estadística Panameña, Meteorología: Año 1959. Dirección de Estadística y Censo, República de Panamá.
- . 1967. Estadística Panameña, Meteorología: Año 1965. *Ibid.*
- Dirección General de Meteorología, República del Ecuador. 1959. Boletín Meteorológico No. 1. Resúmenes anuales correspondientes a los años de 1954-1955-1956-1957-1958, 85 p.
- Doty, M. S. and M. Oguri. 1957. Evidence for a photosynthetic daily periodicity. *Limnol. Oceanogr.*, 2(1): 37-42.

- EKA Consult de Colombia. (*n.d.*) A study of the feasibility of an investment in Colombia's ocean fishing and industry. Report to Consorcio Pesquero Colombiano S.A.
- Ellis, G. R. 1962. The veranillo in Panama. *Geofisica Inter.*, 2(2) : 15-30.
- El-Sayed, S. Z. and E. F. Mandelli. 1965. Primary production and standing crop of phytoplankton in the Weddell Sea and Drake Passage. p. 87-106 *In* G. A. Llano, editor, *Biology of the Antarctic Seas. Part II. Vol. 5* (American Geophysical Union, Publication No. 1297).
- Fink, B. D. *unpublished*. Some results of tuna tagging in the eastern Pacific, 1955-1964 [in English and Spanish]. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*
- Fleming, R. H. 1935. Oceanographic studies in the central American Pacific. Ph.D. Dissertation, Univ. of Calif. 167 p. + 55 Figs.
- . 1938. Tides and tidal currents in the Gulf of Panama. *J. Mar. Res.*, 1(3) : 192-206.
- . 1940. A contribution to the oceanography of the Central American region. p. 167-175 *In* *Proc. 6th Pacific Sci. Congr., Berkeley, 1939, Vol. 3.*
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. 1968. Yearbook of Fishery Statistics, 1967, Vol. 25, Fishery commodities, 578 p.
- Foreign Office. 1920. Malpelo, Cocos and Easter Islands (handbooks prepared under the direction of the Historical Section of the Foreign Office—Nos. 141 and 142), London: 1-30.
- Forsbergh, E. D. 1963. Some relationships of meteorological, hydrographic, and biological variables in the Gulf of Panama [in English and Spanish]. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 7(1) : 1-109.
- and J. Joseph. 1964. Biological production in the eastern Pacific Ocean [in English and Spanish]. *Ibid.*, 8(9) : 477-527.
- and W. W. Broenkow. 1965. Oceanographic observations from the eastern Pacific Ocean collected by the R/V *Sboyo Maru*, October 1963-March 1964 [in English and Spanish]. *Ibid.*, 10(2) : 83-237.
- Galtsoff, P. S. 1950. The pearl-oyster resources of Panama. U. S. Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep., Fish. No. 28, 53 p.
- Garbell, M. A. 1947. Tropical and Equatorial Meteorology. Pitman Publishing Corporation, New York, 237 p.
- Glooschenko, W. A. *unpublished*. The ecological significance of the diel periodicity of photosynthetic pigments in marine phytoplankton. Ph.D. Thesis, Oregon State University, 155 p.

- Goddard Space Flight Center. 1967. Meteorological data catalog for the Applications Technology Satellite, Vol. 1, 1 January through 30 June, 1967, 463 p.
- Goering, J. J. and D. W. Menzel. 1965. The nutrient chemistry of the sea surface. *Deep-Sea Res.*, 12(6): 839-843.
- and D. Wallen. 1967. The vertical distribution of phosphate and nitrite in the upper one-half meter of the southeast Pacific Ocean. *Ibid.*, 14(1): 29-33.
- González, López, J. L. 1967. Informe sobre la encuesta pesquera preliminar en el Istmo Centroamericano. Proyecto Regional de Desarrollo Pesquero Centroamericano, Ból. Téc., I(2): 99 p.
- . 1968. Puertos y mercados terminales pesqueros en los países del Istmo Centroamericano. *Ibid.*, II(1): 62 p.
- Green, R. E. 1967. Relationships of the thermocline to success of purse seining for tuna. *Amer. Fish. Soc., Trans.*, 96(2): 126-130.
- Griffiths, R. C. 1963. Analysis of variance of zooplankton catches from Expedition TEMPO. p. 12-13 *In* Scripps Inst. Oceanogr., Ref. 63-22.
- Grove, A. T. 1965. Congo River. p. 318-321 *In* Encyclopaedia Britannica. Encyclopaedia Britannica Inc., Vol. 6, 1005 p.
- Guillén, G. O. and R. Izaguirre de Rondan. 1968. Producción primaria de las aguas costeras de Perú en el Año 1964. *Inst. Mar Perú, Boletín*, 1(7): 349-376.
- Gunter, G. 1962. Shrimp landings and production of the State of Texas for the period 1956-1959, with a comparison with other Gulf States. *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Texas*, 8: 216-226.
- . 1967. Some relationships of estuaries to the fisheries of the Gulf of Mexico. P. 621-638 *In* G. H. Lauff, editor, *Estuaries*. Amer. Ass. Advance. Sci., Publ. No. 83, 757 p.
- and H. H. Hildebrand. 1954. The relation of total rainfall of the State and catch of marine shrimp (*Penaeus setiferus*) in Texas waters. *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.*, 4(2): 95-103.
- Hall, D. N. F. 1962. Observations on the taxonomy and biology of some Indo-West-Pacific Penaeidae (*Crustacea, Decapoda*). Colonial Office, Fish. Publ. No. 17: 229 p.
- Hardy, A. 1958. The Open Sea—Its Natural History: Part I, The World of Plankton. Collins, London and Glasgow, 335 p.
- Harris, E. 1959. The nitrogen cycle in Long Island Sound. *Bingham Oceanogr. Coll., Bull.*, 17(1): 31-65.
- Holmes, R. W. 1957. Solar radiation, submarine daylight, and photosynthesis. P. 109-128 *In* Geol. Soc. America, Memoir 67, 1.

- _____ and F. Haxo. 1958. Diurnal variation in the photosynthesis of natural phytoplankton populations in artificial light. U.S. Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep., Fish. 279: 73-76.
- Holston, J. A. 1963. A look at the fisheries potential of Panama. Gulf. Carib. Fish. Inst., Proc. 15th Annual Session, 1962: 145-148.
- Howard, G. V. and A. Landa. 1958. A study of the age, growth, sexual maturity, and spawning of the anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*) in the Gulf of Panama [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 2(9): 389-467.
- Hubbs, C. L. and G. I. Roden. 1964. Oceanography and marine life along the Pacific coast of Middle America. p. 143-186 *In* Handbook of Middle American Indians. Vol. 1. Natural environment and early cultures. University of Texas Press, Austin, 570 p.
- Humphrey, G. F. and M. Wootton. 1966. Comparison of the techniques used in the determination of phytoplankton pigments. p. 37-63 *In* Unesco, Monographs on oceanographic methodology. 1. Determination of photosynthetic pigments in sea-water, 69 p.
- Hurst, M. E. 1965. Nile. p. 516-523 *In* Encyclopaedia Britannica. Encyclopaedia Britannica Inc., 16, 1199 p.
- Hutchinson, G. E. 1950. Survey of contemporary knowledge of biogeochemistry. 3. The biogeochemistry of vertebrate excretion. Amer. Mus. Nat. Hist., Bull., 96: 554 p.
- Hydrographic Office. 1934. Dynamic oceanographic data for the central eastern Pacific Ocean. U. S. Navy, H. O. Publ. No. 212, 53 p.
- _____. 1945. Weather summary, South America, northern and north-western part. *Ibid.*, Publ. No. 528, 166 p.
- _____. 1948. Weather summary, Central America. *Ibid.*, Publ. No. 531, 166 p.
- _____. 1951. Sailing directions for the west coasts of Mexico and Central America. *Ibid.*, Publ. No. 26, 308 p.
- _____. 1960. Sailing directions for South America. Volume III. *Ibid.*, Publ. No. 25, 516 p.
- Ingham, G. 1950. Effect of materials absorbed from the atmosphere in maintaining soil fertility. Soil Science, 70: 205-212.
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi. 1967. Atlas de Colombia. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá, 203 p.
- Inter-American Tropical Tuna Commission. 1966. Proyecto de "El Niño." Un estudio intergubernamental de las aguas costeras del Pacífico de la América del Sur: Informe de datos No. 1, noviembre 1963-diciembre 1964. Instituto Nacional de Pesca del Ecuador, Guayaquil, 531 p.

- . 1967a. Proyecto de "El Niño." Un estudio intergubernamental de las aguas costeras del Pacífico de la América del Sur: Informe de datos No. 2, enero 1965-mayo 1966. *Ibid.*, 759 p.
- . 1967b. Proyecto de "El Niño." Un estudio intergubernamental de las aguas costeras del Pacífico de la América del Sur: Informe de datos No. 3, mayo 1965-marzo 1966, Programa de ACENTO. *Ibid.*, 362 p.
- . 1967c. Annual report of the Inter-American Tropical Tuna Commission, 1966 [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Ann. Rep., 1966, 139 p.
- . 1968. Annual report of the Inter-American Tropical Tuna Commission, 1967 [in English and Spanish]. *Ibid.*, 1967, 143 p.
- Jacobs, W. C. 1951. The energy exchange between sea and atmosphere and some of its consequences. Scripps Inst. Oceanogr., Bull., 6(2): 27-122.
- Jarvis, N. L. 1967. Adsorption of surface-active material at the sea-air interface. Limnol. Oceanogr., 12(2): 213-221.
- Johnson, H. M. 1963. "The Intertropical Convergence" as revealed by the TIROS weather satellites. Geofisica Intern., 2(3): 91-102.
- Junge, C. E. 1963. Air chemistry and radioactivity. Academic Press, New York, 382 p.
- Kendrew, W. G. 1953. The climates of the continents. 4th ed. Oxford University Press, London, 607 p.
- Ketchum, B. H. 1947. The biochemical relations between marine organisms and their environment. Ecol. Monogr., 17(3): 309-315.
- King, J. E. 1958. Variations in abundance of zooplankton of the central Pacific in respect to equatorial upwelling. Proc. 9th Pacif. Sci. Congr. Bangkok, 1957, 16: 98-107.
- and T. S. Hida. 1954. Variations in zooplankton abundance in Hawaiian waters, 1950-52. U.S. Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rept., Fish., No. 118: 66 p.
- . 1957. Zooplankton abundance in the central Pacific. Part II. *Ibid.*, Fish. Bull., 57(118): 365-387.
- Kishinouye, K. 1900. Japanese species of the genus *Penaeus*. Fish. Bur. Tokyo, J., 8(1): 1-29.
- Klinge, H. and W. Ohle. 1964. Chemical properties of rivers in the Amazonian area in relation to soil conditions. Vehr. Int. Verein Limnol., 15: 1067-1076.

- Kuhlbrodt, E. and J. Reger. 1938. Die meteorologischen Beobachtungen; Methoden, Beobachtungsmaterial und Ergebnisse. Wiss. Ergebnisse Deut. Atlantische Expedition "Meteor" 1925-27, 14: 392 p.
- Kutkuhn, J. H. 1962. Conversion of "whole" and "headless" weights in commercial Gulf of Mexico shrimps. U. S. Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep., Fish. No. 409, 7 p.
- . 1966. Dynamics of a penaeid shrimp population and management implications. *Ibid.*, Fish Bull., 65(2): 313-338.
- Landsberg, H. E., H. Lippman, K. Paffen and C. Troll. 1965. World maps climatology. Springer-Verlag, New York Inc., 28 p. + 5 plates.
- Le Grand, Y. 1939. La pénétration de la lumière dans la mer. Inst. Océan., Ann., 19: 393-436.
- Liebman, E. 1940. River discharges and their effects on the cycles and productivity of the sea. p. 517-523 *In* Proc. 6th Pac. Sci. Congr., 1939, Vol. III.
- Loesch, H. and M. Cobo. 1966. Estudios sobre las poblaciones de camaron blanco en el Ecuador. Inst. Nacion. Pesca Ecuador, Boletín Cient. Técn., 1(7): 47 p.
- Longhurst, A. R. 1967. Diversity and trophic structure of zooplankton communities in the California Current. Deep-Sea Res., 14(4): 393-408.
- Lorenzen, C. J. 1963. Diurnal variation in photosynthetic activity of natural phytoplankton populations. Limnol. Oceanogr., 8(1): 56-62.
- . 1966. A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentration. Deep-Sea Res., 13(2): 223-227.
- . 1967. Vertical distribution of chlorophyll and phaeopigments: Baja California. *Ibid.*, 14(6): 735-745.
- Mackintosh, N. A. 1942. The southern stocks of whalebone whales. Discovery Reports, 22: 197-300.
- . 1965. The stocks of whales. Fishing News (Books) Ltd., London, 232 p.
- Malaspina, A. and J. de Bustamante. 1885. Viaje político-científico alrededor del mundo por las corbetas "Descubierta" y "Atrevida": desde 1789 á 1794. Publicado por Don Pedro de Novo y Colson, Madrid.
- Manuel, G. 1955. Geografía de Colombia. Librería Stella, Bogotá, 200 p.
- McAllister, C. D. 1963. Measurements of diurnal variation in productivity at Ocean Station "P." Limnol. Oceanogr., 8(2): 289-292.

- McConnell, D. 1943. Phosphatization at Malpelo Island, Colombia. *Geol. Soc. Amer., Bull.*, 54: 707-716.
- McHugh, J. L. 1967. Estuarine nekton. p. 581-620 *In* G. H. Lauff, editor, *Estuaries*. Amer. Ass. Advance. Sci., Publ. No. 83, 757 p.
- McNeil, M. 1964. Lateritic soils. *Sci. Amer.*, 211(5): 96-102.
- Meinardus, W. 1934. Eine neue Niederschlagskarte der Erde. *Peterm. Geogr. Mitt.*, 80(1): 1-4.
- Menon, M. K. and K. Raman. 1961. Observations on the prawn fishery of the Cochin backwaters with special reference to the stake net catches. *Indian J. Fish.*, 8(1): 1-23.
- Menzel, D. W. and J. P. Spaeth. 1962. The occurrence of ammonia in Sargasso Sea waters and in rain water at Bermuda. *Limnol. Oceanogr.*, 7(2): 159-162.
- Mintz, Y. and G. Dean. 1952. The observed mean field of motion of the atmosphere. Air Force Cambridge Research Center, Cambridge, Mass., Geophysical Research Papers, No. 17, 65 p.
- Mistakidis, M. N., editor, 1968. Proceedings of the World Scientific Conference on the Biology and Culture of Shrimp and Prawns, Mexico City, Mexico, 1967. *FAO Fish. Rep.*, 57(1): 75 p.
- Mueller, M. 1969. New Canal: what about bioenvironmental research? *Science*, 163 (3863): 165-167.
- Mullin, J. B. and J. P. Riley. 1955a. The colorimetric determination of silicate with special reference to sea and natural waters. *Anal. Chim. Acta*, 12: 162-176.
- . 1955b. The spectrophotometric determination of nitrate in natural waters, with particular reference to sea-water. *Ibid.*, 12: 464-480.
- Murphy, G. I. 1959. The effect of water clarity on albacore catches. *Limnol. Oceanogr.*, 4(1): 86-93.
- and R. S. Shomura. 1958. Variations in yellowfin abundance in the central equatorial Pacific. *Proc. 9th Pacif. Sci. Cong. Bangkok*, 1957, 16: 108-113.
- Murphy, J. and J. P. Riley. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta*, 27: 31-36.
- Murphy, R. C. 1926. Oceanic and climatic phenomena along the west coast of South America during 1925. *Geogr. Rev.*, 16(1): 26-54.
- . 1936. Oceanic birds of South America. The Macmillan Company—The American Museum of Natural History, New York. Vol. I: 640 p. + 38 plates.

- . 1938. Dark Skies. *Natural History*, 41: 164-178, 231.
- . 1939. The litoral of Pacific Colombia and Ecuador. *Geogr. Rev.*, 29 (1): 1-33.
- . 1941. The Askoy expedition of the American Museum of Natural History in the eastern tropical Pacific. *Science*, 94: 57-58.
- . 1942. Pacific campaign of the schooner Askoy—Darien, Colombia, Ecuador. *Amer. Geophys. Un., Trans.*, 2: 336-338.
- . 1944a. To the Chocó in the schooner "Askoy." *Natural History*, 53(5): 200-208.
- . 1944b. Among the Pearl Islands. *Ibid.*, 53(6): 274-281.
- . 1944c. Beyond the continental shelf. *Ibid.*, 53(7): 303-309.
- . 1944d. Wet lands and dry seas. *Ibid.*, 53(8): 350-356.
- . 1944e. The coast of winter drought. *Ibid.*, 53(9): 398-406.
- . 1944f. Mountain and sea in the Chocó. *Ibid.*, 53(10): 474-481.
- . 1945. Island contrasts. *Ibid.*, 54(1): 14-23.
- Nakamura, E. L. 1968. Visual acuity of two tunas, *Katsuwonus pelamis* and *Euthynnus affinis*. *Copeia*, 1: 41-49.
- . *in press*. Visual acuity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *FAO Fish. Rep.*
- Neiva, G. de S. and J. P. Wise. 1964. The biology and fishery of the sea bob shrimp of Santos Bay, Brazil. *Gulf. Carib. Fish. Inst., Proc. 16th Annual Session, 1963*: 131-139.
- Newhouse, J., M. S. Doty and R. T. Tsuda. 1967. Some diurnal features of a neritic surface plankton population. *Limnol. Oceanogr.*, 12(2): 207-212.
- Nichols, J. T. and R. C. Murphy. 1944. A collection of fishes from the Panama Bight, Pacific Ocean. *Amer. Mus. Nat. Hist., Bull.*, 83(4): 217-260.
- Nishiwaki, M. 1966. Distribution and migration of the larger cetaceans in the north Pacific as shown by Japanese whaling results. p. 171-191 *In* K. S. Norris, editor, *Whales, dolphins, and porpoises*. Univ. of California Press, 789 p.
- Obarrio, J. 1959. Research on the shrimp fishery of Panama. *Gulf. Carib. Fish. Inst., Proc. 11th Annual Session, 1958*: 15-18.
- Odum, H. T. 1957. Trophic structure and productivity at Silver Springs, Florida. *Ecol. Monogr.*, 27(1): 55-112.

- Owen, R. W. 1968. Oceanographic conditions in the northeast Pacific Ocean and their relation to the albacore fishery. U. S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 66(3) : 503-526.
- Panama Canal Company. 1957. Climatological data, Canal Zone and Panama. Annual-1956, 48(13), Meteorological and Hydrographic Branch, Panama Canal Company.
- . 1958. Climatological data, Canal Zone and Panama. Ann. Rept. 1957, 49(13). *Ibid.*
- . 1959. Climatological data, Canal Zone and Panama. January-December 1958, 50(1-12). *Ibid.*
- . 1960. Climatological data, Canal Zone and Panama. Annual-1959, 51(1). *Ibid.*
- . 1961. Climatological data, Canal Zone and Panama. Annual-1960, 52(1). *Ibid.*
- Parsons, T. R., K. Stephens and J. D. H. Strickland. 1961. On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankters. Fish. Res. Bd. Canada, J., 18(6) : 1001-1016.
- Patullo, J., W. Munk, R. Revelle and E. Strong. 1955. The seasonal oscillation of sea level. J. Mar. Res., 14(1) : 88-155.
- Peterson, C. L. 1961. Fecundity of the anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*) in the Gulf of Panama [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 6(3) : 53-68.
- Portig, W. H. 1965. Central American rainfall. Geogr. Rev., 55(1) : 68-90.
- Quiroga, D. and A. Orbes Armas. 1964. Apuntes e informaciones sobre las pesquerías en la provincia de Esmeraldas. Inst. Nac. Pesca Ecuador, Boletín Cient. Técn., 1(6) : 22 p.
- Redfield, A. C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. Amer. Sci., 46(3) : 205-221.
- Richards, F. A. 1960. Some chemical and hydrographic observations along the north coast of South America. I. Cabo Tres Puntas to Curaçao, including the Cariaco Trench and the Gulf of Cariaco. Deep-Sea Res., 7(3) : 163-182.
- and R. A. Kletsh. 1964. The spectrophotometric determination of ammonia and labile amino compounds in fresh and sea water by oxidation to nitrite. p. 65-81 *In* Y. Miyake and T. Koyama, editors, Recent Researches in the fields of hydrosphere, atmosphere, and nuclear chemistry. (Ken Sugawara Festival Volume). Maruzen Co. Ltd., Tokyo, 404 p.

- with T. G. Thompson. 1952. The estimation and characterization of plankton populations by pigment analysis. II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. *J. Mar. Res.*, 11(2) : 156-172.
- Rico, E. *unpublished*. Información geológica sobre la Isla de Malpelo. Extracto de los informes que se encuentran en el Servicio Geológico. Junio 1964.
- Riehl, H. 1954. Tropical Meteorology. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 392 p.
- Riley, G. A. 1937. The significance of the Mississippi River for biological conditions in the northern Gulf of Mexico. *J. Mar. Res.*, 1(1) : 60-74.
- . 1957. Phytoplankton in the North Central Sargasso Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 2(3) : 252-270.
- Riley, J. P. 1965. Analytical chemistry of sea water. p. 295-424 *In* J. P. Riley and G. Skirrow, Chemical Oceanography. Vol. 2. Academic Press, London and New York, 508 p.
- Roll, H. U. 1965. Physics of the marine atmosphere. Academic Press, New York and London, 462 p.
- Rubinoff, I. 1968a. Central American sea-level canal: possible biological effects. *Science*, 161 (3844) : 857-861.
- . 1968b. *In* Letters. *Ibid.*, 162 (3860) : 1329.
- . 1969. *In* Letters. *Ibid.*, 136 (3869) : 762-763.
- Ryther, J. H., and D. W. Menzel. 1961. Primary production in the southwest Sargasso Sea, January-February, 1960. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.*, 11(3) : 381-388.
- , D. W. Menzel and N. Corwin. 1967. Influence of the Amazon River outflow on the ecology of the western tropical Atlantic. I. Hydrography and nutrient chemistry. *J. Mar. Res.*, 25(1) : 69-83.
- , D. W. Menzel and R. F. Vaccaro. 1961. Diurnal variations in some chemical and biological properties of the Sargasso Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 6(2) : 149-153.
- and C. S. Yentsch. 1957. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Ibid.*, 2(3) : 281-286.
- Sakamoto, I. 1962. On the action mechanism of the osmotic balance regulated by the T-Cl character in water masses upon the movements of the pelagic fish school. p. 650-662 *In* *J. Oceanogr. Soc. Jap.*, 20th Anniv. Vol., 1962, 741 p.

- Schaefer, M. B. 1957. Report on the investigations of the Inter-American Tropical Tuna Commission for the year 1956 [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Ann. Rept., 1956, 112 p.
- . 1961. Report on the investigations of the Inter-American Tropical Tuna Commission for the year 1960 [in English and Spanish]. *Ibid.*, Ann. Rep., 1960, 183 p.
- , Y. M. M. Bishop and G. V. Howard. 1958. Some aspects of upwelling in the Gulf of Panama [in English and Spanish]. *Ibid.*, Bull., 3(2) : 77-132.
- Schott, G. 1931. Der Peru-Strom und seine nördlichen Nachbargebiete in normaler und anormaler Ausbildung. Ann. Hydrogr. u. Marit. Meteor., 59: 161-169, 200-213, 240-253.
- Sellers, W. D. 1965. Advances in physical climatology. The University of Chicago Press, Chicago and London, 272 p.
- Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología, República del Ecuador. 1962. Anuario Meteorológico, 1959-1960-1961 (*n.p.*)
- . 1963. *Ibid.*, 1962, 100 p.
- . 1964. *Ibid.*, 1963, 139 p.
- . 1965. *Ibid.*, 1964, 179 p.
- . 1966. *Ibid.*, 1965, 199 p.
- . 1967. *Ibid.*, 1966, 203 p.
- . 1968. *Ibid.*, 1967, 203 p.
- Sette, O. E. 1955. Consideration of midocean fish production as related to oceanic circulatory systems. J. Mar. Res., 14(4) : 398-414.
- Sheffey, J. P. 1968. *In* Letters. Science, 162 (3860) : 1329.
- . 1969. *In* Letters. BioScience, 19(4) : 300-301.
- Shimada, B. M. 1958. Diurnal fluctuation in photosynthetic rate and chlorophyll "a" content of phytoplankton from eastern Pacific waters. Limnol. Oceanogr., 3(3) : 336-339.
- , and M. B. Schaefer. 1956. A study of changes in fishing effort, abundance, and yield for yellowfin and skipjack tuna in the eastern tropical Pacific Ocean [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 1(7) : 347-469.
- Shinn, M. B. 1941. A colorimetric method for the determination of nitrite. Industr. Eng. Chem. [Anal. Ed.], 13: 33-35.

- Siebenaler, J. B. 1952. Studies of "trash" caught by shrimp trawlers in Florida. Gulf Carib. Fish. Inst. Proc. 4th Annual Session, 1951: 94-99.
- Simpson, J. C. 1959. Identification of the egg, early life history and spawning areas of the anchoveta *Cetengraulis mysticetus* (Günther), in the Gulf of Panama [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 3(10): 437-580.
- Slud, Paul. 1967. The birds of Cocos Island [Costa Rica]. Amer. Mus. Nat. Hist., Bull., 134(4): 261-296.
- Small, L. F. and H. Curl, Jr. 1968. The relative contribution of particulate chlorophyll and river tripton to the extinction of light off the coast of Oregon. Limnol. Oceanogr., 13(1): 84-91.
- Smayda, T. J. 1963. A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panama. I. Results of the regional phytoplankton surveys during July and November, 1957 and March, 1958 [with Spanish summary]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 7(3): 191-253.
- . 1965. A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panama. II. On the relationship between C^{14} assimilation and the diatom standing crop [with Spanish summary]. *Ibid.*, 9(7): 465-531.
- . 1966. A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panama. III. General ecological conditions and the phytoplankton dynamics at 8°45'N, 79°23'W from November 1954 to May 1957 [with Spanish summary]. *Ibid.*, 11(5): 353-612.
- South Pacific Fishery Investigations. 1953. Zooplankton volumes off the Pacific coast, 1952. U.S. Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep., 100: 1-41.
- Sournia, A. 1967. Rythme nyctéméral du rapport "intensité photosynthétique/chlorophylle" dans le plancton marin. Académie des Sciences, Comptes Rendus, 265: 1000-1003.
- . 1968. Quelques nouvelles données sur le phytoplancton marin et la production primaire à Tuléar (Madagascar). Hydrobiologia, 31: 545-560.
- Spencer, J. E. 1965. Yangtze. p. 875-876 In Encyclopaedia Britannica. Encyclopaedia Britannica Inc., Vol. 23, 1000 p.
- Steele, J. H. 1957. A comparison of plant production estimates using ^{14}C and phosphate data. Mar. Biol. Ass. U.K., J., 35(1): 1-33.
- Steemann, Nielsen, E. 1952. The use of radio-active carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea. Cons. Intern. Explor. Mer., J., 18(2): 117-140.

- . 1959. Primary production in tropical marine areas. *Mar. Biol. Ass. India, J.*, 1(1) : 7-12.
- . 1965. On the determination of the activity in ^{14}C -ampoules for measuring primary production. *Limnol. Oceanogr.*, 10 (Redfield Supplement) : R247-R252.
- , and E. Aabye Jensen. 1957-1959. Primary oceanic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. *In* Scientific results of the Danish deep-sea expedition round the world 1950-52. *Galathea Report*, 1: 49-136.
- Stefansson, U. and F. A. Richards. 1963. Processes contributing to the nutrient distributions off the Columbia River and Strait of Juan de Fuca. *Limnol. Oceanogr.*, 8(4) : 394-410.
- Steuer, A. 1935. The fishery grounds near Alexandria. Coastguard and Fish. Serv., Notes and Memoirs, Cairo.
- Stevenson, M. R. 1970. Circulation in the Panama Bight. *J. Geophys. Res.*, 75(3).
- , J. Santoro and O. Guillén. *unpublished*. Marine Atlas of the Pacific coastal waters of South America.
- Strasburg, D. W. and J. C. Marr. 1961. Banded color phases of two pelagic fishes, *Coryphaena hippurus* and *Katsuwonus pelamis*. *Copeia* (2) : 226-228.
- Strickland, J. D. H. 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. *Fish. Res. Bd. Canada, Bull.*, 122, 172 p.
- . 1965. Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain. p. 477-610 *In* J. P. Riley and G. Skirrow, *Chemical Oceanography*, Vol. 1. Academic Press, London and New York, 712 p.
- and T. R. Parsons. 1960. A manual of sea water analysis. *Fish. Res. Bd. Canada, Bull.*, 125, 185 p.
- . 1965. A manual of sea water analysis. *Ibid.*, 125 (second edition, revised), 203 p.
- Subrahmanyam, M. 1966. Fluctuations in prawn landings in the Godavari estuarine system. *Indo-Pacific Fish. Coun., Proc.*, 1964, 11 (II) : 44-51.
- Sund, P. N. *unpublished*. A temperature Atlas of the Gulf of Panama. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., unpublished report.

- Thomas, W. H. 1966. Surface nitrogenous nutrients and phytoplankton in the northeastern tropical Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 11(3): 393-400.
- Thomas, W. H. and E. G. Simmons. 1960. Phytoplankton production in the Mississippi Delta. p. 103-116 *In* Amer. Assoc. Petroleum Geologists, Recent sediments, northwest Gulf of Mexico, 1951-1958.
- Thomsen, C. W. 1956. Fluctuations in Australian prawn catch. *Indo-Pacific Fish. Coun., Proc.*, 1955, 6(II and III): 444-447.
- Thorntwaite, C. W. 1944. Report of the committee on transpiration and evaporation, 1943-44. p. 683-693 *In* Amer. Geophys. Un., Trans., Vol. 26, Part V.
- . 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geogr. Rev.*, 28: 55-94.
- and J. R. Mather. 1957. Instructions and tables for computing potential evapotranspiration and the water balance. Drexel Institute of Technology, Publications in Climatology, 10(3): 183-311.
- Tiews, K. 1963. Synopsis of biological data on bluefin tuna *Thunnus thynnus* (Linnaeus) 1758 (Atlantic and Mediterranean). p. 422-481 *In* H. Rosa Jr., editor, Proceedings of the World Scientific Meeting on the Biology of Tunas and Related Species, La Jolla, California, 1962. FAO Fish. Rep., 6(2): Synopses: 101-975.
- Topp, R. W. 1969. Interoceanic sea-level canal: Effects on the fish faunas. *Science*, 165(3900): 1324-1327.
- Townsend, C. H. 1895. Birds from Cocos and Malpelo Islands, with notes on petrels obtained at sea. *Mus. Comp. Zool., Bull.*, 27(3): 119-126.
- . 1935. The distribution of certain whales as shown by logbook records of American whale ships. *Zoologica*, 19(1): 1-52 + 4 plates.
- Tranter, D. J. 1958a. Reproduction in Australian pearl oysters (Lamelli-branchia). III. *Pinctada albina* (Lamarck): Breeding season and sexuality. *Australian J. Mar. Freshwater Res.*, 9(2): 191-216.
- . 1958b. Reproduction in Australian pearl oysters (Lamelli-branchia). IV. *Pinctada margaritifera* (Linnaeus). *Australian J. Mar. Freshwater Res.*, 9(4): 509-525.
- Trewartha, G. T. 1954. An introduction to climate. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York, London, Toronto, 402 p.
- Tyler, J. E. 1968. The Secchi disc. *Limnol. Oceanogr.*, 13(1): 1-6.

- Uda, M. and M. Ishino. 1958. Enrichment pattern resulting from eddy systems in relation to fishing grounds. Tokyo Univ. Fish., J., 44 (1-2): 105-129.
- Ungemach, H. *unpublished*. On the metabolic balance of inorganic ions in the Rio Negro system (summary). Article D-23 *In* "Alpha Helix" Amazon Expedition, 1967. Progress Report (*n.p.*).
- U.S. Navy. 1959. Marine climatic atlas of the world. Vol. V. South Pacific Ocean. Chief of Naval Operations, NAVAER 50-IC-532, 267 charts.
- Vaccaro, R. F. 1965. Inorganic nitrogen in sea water. p. 365-408 *In* J. P. Riley and G. Skirrow, Chemical Oceanography, Vol. I. Academic Press, London and New York, 712 p.
- Verduin, J. 1957. Daytime variations in phytoplankton photosynthesis. Limnol. Oceanogr., 2(4): 333-336.
- Vinogradov, M. and N. Voronina. 1962. The distribution of different groups of plankton in accordance with their trophic level in the Indian Ocean. Cons. Perm. Inter. Explor. Mer., Rapp. Proc. Verb., 153: 200-204.
- Weather Bureau. 1938. Atlas of climatic charts of the oceans. U.S. Dept. of Agriculture, Weather Bureau, No. 1247, 130 charts.
- . 1952. Normal weather charts for the Northern Hemisphere. U.S. Dept. of Commerce, Weather Bureau, Technical Paper, No. 21, 74 p.
- Weinmann, H. 1955. The nitrogen content of rainwater in Southern Rhodesia. S. African J. Sci., 52(3): 82-84.
- West, R. C. 1957. The Pacific Lowlands of Colombia. Louisiana State University Studies No. 8. Louisiana State University Press, Baton Rouge, 278 p.
- White, O. E., P. E. James and J. J. Parsons. 1965. Amazon. p. 709-715 *In* Encyclopaedia Britannica, Vol. I. Encyclopaedia Britannica, Inc., 1032 p.
- Wickett, W. P. 1967. Ekman transport and zooplankton concentration in the North Pacific Ocean. Fish. Res. Bd. Canada, J., 24(3): 581-594.
- Williams, F. *unpublished*. Studies on skipjack ecology and biology bearing on their offshore distribution. p. 66-72 *In* EASTROPAC Information Paper No. 10: EASTROPAC Colloquium, La Jolla, Calif., 1969.
- Williams, P. M. 1967. Sea surface chemistry: organic carbon and organic and inorganic nitrogen and phosphorus in surface films and subsurface waters. Deep-Sea Res., 14(6): 791-800.

- Wood, E. J. F. and E. F. Corcoran. 1966. Diurnal variation in phytoplankton. *Bull. Mar. Sci.*, 16(3) : 383-403.
- Wooster, W. S. 1959. Oceanographic observations in the Panama Bight, "Askoy" Expedition, 1941. *Amer. Mus. Nat. Hist., Bull.*, 118(3) : 115-151.
- , T. J. Chow and I. Barrett. 1965. Nitrite distribution in Peru Current waters. *J. Mar. Res.*, 23(3) : 210-221.
- , and J. L. Reid, Jr. 1960. Eastern boundary currents. p. 253-280 *In* M. N. Hill, editor, *The Sea: Ideas and observations on progress in the study of the seas*, Vol. 2. Interscience Publishers, New York and London, 554 p.
- , and H. A. Sievers. *unpublished*. Seasonal variations of temperature, drift and heat exchange in surface waters off the west coast of South America.
- , and B. A. Taft. 1958. On the reliability of field measurements of temperature and salinity in the ocean. *J. Mar. Res.*, 17: 552-566.
- Wuest, G. 1936. Oberflächensalzgehalt, Verdunstung, und Niederschlag aus dem Weltmeere. *Landeskundliche Forschung, Festschrift Norbert Krebs*, p. 347-359.
- Wyrtki, K. 1964a. The thermal structure of the eastern Pacific Ocean. *Deutsche Hydrographische Zeitschrift*, 8(6) : 1-84.
- . 1964b. Upwelling in the Costa Rica Dome. *U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.*, 63(2) : 355-372.
- . 1965. Surface currents of the eastern tropical Pacific Ocean [in English and Spanish]. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 9(5) : 269-304.
- . 1966a. Seasonal variation of heat exchange and surface temperature in the north Pacific Ocean. *Hawaii Inst. Geophys.*, HIG-66-3.
- . 1966b. Oceanography of the eastern equatorial Pacific Ocean. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 4: 33-68.
- Yentsch, C. S. and D. W. Menzel. 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, 10(3) : 221-231.
- and J. H. Ryther. 1957. Short-term variations in phytoplankton chlorophyll and their significance. *Limnol. Oceanogr.*, 2(2) : 140-142.
- and R. F. Scagel. 1958. Diurnal study of phytoplankton pigments. An *in situ* study in East Sound, Washington. *J. Mar. Res.*, 17: 567-584.