

INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION
COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL

Bulletin — Boletín
Vol. VII, No. I

**SOME RELATIONSHIPS OF METEOROLOGICAL,
HYDROGRAPHIC, AND BIOLOGICAL VARIABLES
IN THE GULF OF PANAMA**

**ALGUNAS RELACIONES DE LAS VARIABLES
METEOROLOGICAS, HIDROGRAFICAS, Y BIOLOGICAS
EN EL GOLFO DE PANAMA**

by — por
ERIC D. FORSBERGH

La Jolla, California
1963

CONTENTS — INDICE

ENGLISH VERSION — VERSION EN INGLES

	Page
SUMMARY.....	3
ACKNOWLEDGEMENTS.....	4
EXPLANATION OF SYMBOLS.....	5
INTRODUCTION.....	6
METHODS.....	8
RESULTS AND DISCUSSION.....	11
Graphic representation of data.....	11
Rates of upwelling.....	11
Biological differences between seasons.....	12
Primary production calculated from changes in oxygen and phosphorus concentrations.....	12
Oxygen-phosphorus relationship.....	14
Productivity index and relative efficiency of photosynthesis.....	15
Phosphorus and productivity.....	18
Relationship of relative efficiency and upwelling.....	19
Relationships of wind, upwelling, and relative efficiency.....	20
Photosynthesis-chlorophyll ratio.....	21
Phytoplankton-zooplankton relationships.....	23
Attempts at prediction of annual biological productivity.....	27
<hr/>	
FIGURES—FIGURAS.....	31
TABLES—TABLAS.....	46

SPANISH VERSION — VERSION EN ESPAÑOL

	Página
RESUMEN.....	55
RECONOCIMIENTO.....	56
EXPLICACION DE LOS SIMBOLOS.....	57
INTRODUCCION.....	58
METODOS.....	60
RESULTADOS Y DISCUSION.....	63
Representación gráfica de los datos.....	63
Tasas del afloramiento.....	63
Diferencias biológicas entre estaciones.....	64
Los cambios en las concentraciones de oxígeno y fósforo.....	65
Relación oxígeno-fósforo.....	67
Índice de productividad y eficiencia relativa de la fotosíntesis.....	68
Fósforo y productividad.....	71
Relación de la eficiencia relativa y el afloramiento.....	72
Relaciones del viento, el afloramiento y la eficiencia relativa.....	73
Proporción fotosíntesis-clorofila.....	74
Relaciones fitoplancton-zooplancton.....	77
Intentos sobre la predicción de la productividad biológica anual.....	82
LITERATURE CITED—BIBLIOGRAFIA.....	86
<hr/>	
APPENDIX A—Mean monthly wind velocities at Balboa for northerly and southerly quadrants.....	92
APPENDIX B—Meteorological, hydrographic and biological data at the Gulf of Panama station.....	93
<hr/>	
APENDICE A—Media mensual de las velocidades del viento en Balboa para los cuadrantes nortefios y surefios.....	92
APENDICE B—Datos meteorológicos, hidrográficos y biológicos de la estación del Golfo de Panamá.....	93

SOME RELATIONSHIPS OF METEOROLOGICAL, HYDROGRAPHIC, AND BIOLOGICAL VARIABLES IN THE GULF OF PANAMA

by

Eric D. Forsbergh

SUMMARY

An average of 78 m. of water was vertically displaced by wind-driven upwelling during the dry season (January-April) in Panama Bay at the head of the Gulf of Panama.

The standing crop of phytoplankton and its productivity were significantly greater during the months of upwelling than during the rainy season.

Equivalent results were found by three different methods used to calculate photosynthesis: direct measurement with radiocarbon; increase of dissolved oxygen in the water column; and decrease of phosphate-phosphorus in the water column. About 90 g. of carbon per square meter of sea surface were fixed by the phytoplankton during each upwelling season (January-April) and about 90 g. of carbon were fixed during each rainy season (May-December) resulting in an annual production of about 180 g. of carbon per square meter of sea surface.

Carbon fixation was significantly related to both dissolved oxygen and phosphate-phosphorus, about 35 per cent of the variation in either case being attributable to the other variable. Dissolved oxygen and phosphate-phosphorus were well correlated with 74 per cent of the variation of either variable being attributable to the other.

For a decrease of 1.0 microgram atom of phosphate-phosphorus in the water there was an increase of 1.9 milliliters of dissolved oxygen. Apparent oxygen utilization was 180 atoms of oxygen per atom of phosphorus.

The relative efficiency of photosynthesis (photosynthesis corrected to unit standing crop and unit light energy) below saturation intensity increased as light decreased. Relative efficiency at saturation intensity (equivalent to Strickland's productivity index) was closely related to indices of upwelling such as temperature and salinity. Mean northerly winds for three days preceding the station day were better correlated with indices of upwelling and relative efficiency of photosynthesis than means of other numbers of days, indicating the rapid response of photosynthesis to changes in wind velocity and direction. Forty-six per cent of the variation in upwelling index (temperature) was attributable to wind, 14 per cent of the variation in photosynthesis was attributable to upwelling index and 21 per cent to wind.

The photosynthesis-chlorophyll ratio at light saturation centered around 11 mg C/mg chl *a*/hr. Examination of other tropical data yields ratios centering around 8 mg C/mg chl *a*/hr.

Phosphate-phosphorus does not seem to be limiting to photosynthesis in the Gulf, at least during the upwelling season, and probably during the rest of the year as well.

The phytoplankton-zooplankton relationship is not clear but there is an indication that it may have been positive during the upwelling season and negative during the rainy season.

Partly because of the low sampling frequency relative to the high variability of the hydrography of the Gulf no relationships were found between mean values of wind and hydrography for the upwelling season and the mean annual biological variables, but a significant correlation was found between zooplankton during the upwelling season and annual catch-per-effort of skipjack tuna.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author gratefully acknowledges Mr. Gerald V. Howard, Mr. Antonio Landa, Mr. Izadore Barrett, Mr. Julio Berdegué A., and Mr. William H. Bayliff who collected many of the data and performed the chemical determinations and data transcriptions. The Meteorological and Hydrographic Branch of the Panama Canal Company and the Meteorological Branch of the Army Signal Corps in the Canal Zone both obligingly permitted the transcription of some of their records. Dr. Roy L. Fox of the National Weather Records Center at Asheville, N. C. kindly supplied some of the light data.

EXPLANATION OF SYMBOLS

*	significance at $0.01 < P < 0.05$
**	significance at $P < 0.01$
AOU	apparent oxygen utilization = oxygen concentration – oxygen concentration at saturation
C:P	carbon-phosphorus ratio in phytoplankton
D	depth in meters at which Secchi disk disappears
day ₂₄	24-hour day
ΔO_2_{37-0}	increase in oxygen concentration from 37 m. to surface
$-\Delta P_{37-0}$	decrease in phosphorus concentration from 37 m. to surface
F	factor for converting mg chlorophyll <i>a</i> to equivalent mg carbon
f.c.	foot-candles of illumination
I_0	incident radiation; or light intensity at the surface
I_z	light intensity at depth Z in meters
k	vertical absorption coefficient per meter
ly	langley = gram-calorie of radiant energy/cm ²
md	median
μC	microCurie
n.s.	not significant
v_p	nutrient index of Riley, Stommel, and Bumpus
PI	Strickland's productivity index
PQ	photosynthetic quotient
P_{max}	maximum photosynthesis in the water column
P_{sat}	photosynthesis at saturation intensity
$P_{1000 \text{ f.c.}}$	photosynthesis at 1000 foot-candles
r	product-moment coefficient of correlation
r_d	Spearman's rank-difference coefficient of correlation
r^2 and r_d^2	proportion of variation of either variable attributable to its correlation with the other
RE	relative efficiency of photosynthesis: mg C/mg chl <i>a</i> /ly
S.D.F.	standard day of fishing effort
T	light transmission per meter
W	Kendall's coefficient of concordance

INTRODUCTION

The Gulf of Panama is the main source of the tropical anchovy, *Cetengraulis mysticetus*, the most important baitfish used for tuna fishing in the Eastern Pacific Ocean. Although the recent conversion of many of the baitboats to purse-seiners has greatly reduced the demand for tuna bait, the anchoveta stocks in the Gulf of Panama still support a substantial fishery by local vessels to supply the needs for meal and oil in Panama. For these reasons the hydrographic and biological properties of the Gulf have been studied by Commission scientists since 1954. Much of the resulting information has been published by Howard (1954), Alverson and Shimada (1957), Howard and Landa (1958), Berdegué (1958), Schaefer and Bishop (1958), Schaefer, Bishop, and Howard (1958), Simpson (1959), Peterson (1961), Klima, Barrett, and Kinnear (1962), and Bayliff and Klima (1962).

The Gulf of Panama opens to the south, is 108 miles across at the mouth and 92 miles in length. Excepting the islands in the west of Panama Bay, at the head of the Gulf, and the Archipelago de las Perlas, the depth grades evenly from shore to 100 fathoms at the mouth. The prevailing offshore northerly winds change seasonally with great regularity: the dry season, from January through April, brings steady moderate northerly winds; the rainy season, during the rest of the year, brings weaker northerly and stronger southerly winds (H. O. Pub. No. 174).

Wind-driven upwelling in the Gulf of Panama was first shown by Fleming (1935). He found relations among northerly winds, sea level, temperature, and salinity, and determined that the hydrographic changes were caused by movement of the deeper oceanic water into the Gulf, at depths below about 100 m., and then upwards to replace surface water moved seawards by offshore winds. Fleming described two areas of upwelling: one in Panama Bay (where the measurements for this survey were also made), and one southeast of the Archipelago de las Perlas, and estimated that the upwelled water replaced 40 m. of surface water during the early months of the year. In a later paper Fleming (1940) revised this estimate of replaced water to 75 m.

Schaefer, Bishop and Howard (1958) examined and analyzed wind, sea-level and surface-temperature data collected by the Panama Canal Company between 1908 and 1956, and some offshore surface temperatures. They showed that the decrease in surface temperatures in the spring months is limited to the Gulf and does not extend to the high seas, and that highly significant correlations exist among long-term monthly averages of sea level, surface temperature and northerly wind.

In November 1954 the personnel of the Commission's Panama laboratory began a time-series of hydrographic and biological measurements

in Panama Bay near the head of the Gulf, with measurements made roughly every two weeks at the same location, in order to study the seasonal fertilization caused by upwelling and its effects on the biological productivity of the area. These serial observations were completed in June 1959. Schaefer (1957), after examining the first two years of these observations, used these data to show the relation of wind, sea level, temperature, salinity, oxygen and phosphate concentrations, and estimated that the water upwelled at least 50 m. each spring. He also pointed out that the anchoveta in the Gulf spawns at the beginning of the upwelling season, and that the juveniles are abundant when there is a high standing crop of plankton. Howard and Landa (1958) found, from a study of the gonads, that the anchoveta is sexually mature from October to January, and Simpson (1959) found the eggs in the plankton only during this time. Simpson further suggested that the breeding season of the anchoveta is determined by the availability of food for the young and that "this requirement is apparently satisfied by the appearance of the juveniles in the months of most abundant plankton (January-March) consequent upon the seasonal upwelling. The degree of upwelling may be an index of the size of the incoming age-group."

Schaefer, Bishop and Howard (1958) have examined some of the hydrographic data from these observations up to December 1956. By comparison of temperatures and of salinities with those of deeper waters off the mouth of the Gulf, they estimated that about 40 meters of water welled up during the dry season. Their suggestion that the high oxygen level during the upwelling season was a result of high primary production was supported by the fact that the standing crops of both phytoplankton and zooplankton were also high at this time. The double upwelling year of 1956 was pointed out as illustrating the excellent correspondence between wind, temperature, salinity, oxygen and inorganic phosphate.

Schaefer and Bishop (1958) found particulate iron concentration very high in the Rio Escota which flows into the Gulf, higher inshore than offshore, and higher at the surface than at 30 m. during the spring, but inferred that it was not limiting to the growth of phytoplankton in inshore waters.

Smayda (1959), in examining phytoplankton samples collected bi-weekly by the Commission from 1954 to 1957, found that diatoms were by far the predominant form, there being about 15 to 20 times the number of these as of either coccolithophores or dinoflagellates. His figures show a ten-fold increase in diatom concentration and a two-fold increase in coccolithophore and dinoflagellate concentrations at the time of upwelling indicating that fertilization certainly is successful. Smayda (1963) states that ". . . the phytoplankton dynamics observed at the permanent station are indeed generally representative of the Gulf of Panama, . . .".

The present study is a continuation and an extension of that begun by Schaefer, Bishop and Howard (1958). In addition, photosynthetic carbon fixation, chlorophyll concentration, submarine light attenuation, and incident solar radiation data have been incorporated. During the four-and-one-half-year period hydrographic and biological observations were collected at about two-week intervals at a station 8°45'N 79°23'W or about 20 miles south of the mainland and 10 miles southeast of Taboga Island where the depth is about 40 m.

METHODS

Sea-level and surface temperature data at Balboa and wind data at Balboa Heights were obtained from the Panama Canal Company (see Schaefer, Bishop and Howard, 1958); zero sea-level given here is equivalent to precise level datum at Balboa +12.00 ft. Total incident radiation data were obtained from the U. S. Weather Bureau. Measurements were made at Albrook Air Force Base, Curundu, Las Cruces, and Corozal (see Appendix A). Values are reported in langley (ly/day). Water transparency was measured with a Secchi disk on station from station 39 on; at the location of the carbon-fixation experiments, just off Taboga Island, it was measured from station 98 on. 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 transmission per meter (T) in relation to unity is given by e^{-k} . The depth of one per cent of surface light, which approximates the compensation depth, was found by multiplying D by 2.7 (see Strickland, 1958 and Riley, 1941). Light intensities at depths (I_z) of carbon-fixation experiments were derived from total incident radiation (I_0) measured on the mainland and from transmission values (T) at the location of the experiments by the use of the equation:

$$I_z = I_0 \times T^Z$$

where Z is depth in meters. No correction was made for loss of energy by reflection from the sea-surface.

A bathythermograph was used to measure temperature, which was corrected with readings taken at the surface with a bucket thermometer and at 20 meters with a reversing thermometer. Dissolved oxygen was measured by the standard Winkler method and salinity by the Knudsen method. Oxygen concentrations are reported as milliliters per liter of sea water (ml/L). The percentage of saturation of the water with oxygen was determined from concentration, temperature and salinity using the nomogram of Richards and Corwin (1956). Sea-water density is represented by σ_t which was determined from salinity and temperature using "Tables for Sea Water Density" (H. O. 615). The molybdenum-blue colorimetric

method was used to determine the concentration of inorganic phosphate. Optical density was measured with a Klett photometer and later with a Beckman Model DU spectrophotometer. Phosphate concentrations are given as microgram-atoms per liter $\mu\text{g.at/L}$; total amounts in the water column are given as milligram-atoms per square meter of sea surface (mg.at/m^2) where concentrations have been integrated with a planimeter to a depth of 40 meters.

Water samples for chlorophyll *a* concentrations were collected at about 0830 hours with Van Dorn plastic samplers and were filtered through HA Millipore filters (pore diameter: 0.45μ). The extracts were prepared by the method of Creitz and Richards (1955) and the concentrations were determined by the method of Richards with Thompson (1952). Depths of sampling were 0, 10 and 25 meters (stations 52-90) and later 0, 5, 10, 15 and 25 meters (stations 91-112). Values are given as milligrams of chlorophyll *a* per cubic meter of sea water (mg/m^3); water-column content is given as milligrams per square meter of sea surface (mg/m^2) to a depth of 25 meters as determined by planimeter integration. Vertical hauls for phytoplankton were made from the bottom with nets made of No. 20 bolting silk or 18 XXX grit-gauze, both of which have apertures 0.076 millimeters across. Volumes were measured after samples were allowed to settle in a graduate for 24 hours and are reported as milligrams per cubic meter.

Primary production by the phytoplankton was measured using the C^{14} -fixation method of Steemann Nielsen (1952); the radiocarbon solutions ($\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$) were also prepared and standardized by his methods with slight modifications described by Holmes, Schaefer and Shimada (1957). The C^{14} method is thought to measure net photosynthesis (Ryther, 1956) or "photosynthesis that is somewhere between the net and gross value, possibly nearer to the former" (Strickland, 1960).

A total of 11 different radiocarbon preparations were used, ranging in activity from about one to 20 microCuries per milliliter ($\mu\text{C/ml}$). Three different counters were used to measure the activity of both the phytoplankton samples and the solutions: an Anton 1001-T tube with a Nuclear-Chicago scalar (Model 182A); a Nuclear Measurements Corporation gas-flow proportional counter without a window (NMC-PC-1-157); and an identical instrument but with a Mylar window (NMC-PC-1-163). These data are shown below:

Stations	Solution activity $\mu\text{C/ml}$	Standardization counter		
		Anton tube	NMC-PC-1 157	NMC-PC-1 163
2 - 5	2	x		
27 - 44; 47	5	x	x	
46; 48 - 50	20		x	
51 - 56	1		x	
56 - 74	1		x	
75 - 89	10		x	x
89 - 93; 99	3			x
94 - 97	1		x	
98	3		x	
100 - 101	10		x	x
102 - 112	1		x	x

All solutions remaining (see last column above) were restandardized in 1959. Almost all samples from station 40 to station 104 which had been counted on counter No. 157 were recounted on No. 163; the latter registered activity far more accurately than the former which permitted a static charge to build up, reducing the apparent counting rate.

Initially water samples for productivity experiments were collected with Van Dorn samplers at 10 m. only (station 1 - 86) but later they were taken at four depths: 0, 5, 10, and 15 m. (stations 87 - 112). Samples were collected on station at about 0830 hours, placed in 250-ml. citrate bottles, kept in the dark for one-and-a-half to two hours until the vessel arrived at the productivity buoy just off Taboga Island, then inoculated with one ml. of radiocarbon solution. The bottles were attached to a weighted line suspended from the buoy and lowered to the same depths from which the samples were taken. This is then an *in situ* method in the sense that the samples were incubated at the depths from which they came, but it is not strictly *in situ* because of the different locations.

The experiments ran for 24 hours, starting at about 1000 hours and ending at about that time the following day. Samples were then filtered under suction through HA Millipore filters (pore diameter: 0.45μ), washed with surface sea water, and dried in a vacuum desiccator. They were dried again before counting. The carbonate-carbon content of sea water was assumed to be constant at 24 mg/L. No correction was made for non-photosynthetic fixation in the dark, and no correction was made for the isotope effect. Production rates are given as milligrams of carbon per cubic meter per 24-hour day ($\text{mg C/m}^3/\text{day}_{24}$) and as $\text{g C/m}^2/\text{day}_{24}$ for the water column to a depth of 15 m. Values were calculated to two significant figures.

Zooplankton was collected by means of 25-minute oblique hauls from near bottom to surface made with nets having a mouth-diameter of one-

half meter. The nets were made with 40 XXX grit-gauze in the body and 56 XXX grit-gauze in the cod-end. An Atlas current meter was used to measure the volume of water filtered. Wet volumes, found by displacement, are reported as ml/1000 m³ and do not include any organisms over 5 cm. in length. Values are slightly different from those shown in Schaefer, Bishop and Howard (1958) for the same data owing to adjustments in the calibration factors for the flow-meter.

The statistical tests used are described either in Snedecor's "Statistical methods," 1956, or in "Nonparametric and shortcut statistics," 1957 by Tate and Clelland.

RESULTS AND DISCUSSION

Graphic representation of data

Figures 1-5, which should be examined from bottom to top, sum up the information collected during the four-and-a-half-year sampling period: mean monthly values of northerly and southerly winds, sea-surface temperature, and sea level at Balboa are plotted to show seasonal differences; mean three-day northerly winds (defined in page 20) is represented by a histogram; fluctuation of physical and chemical properties in the next six panels is clearly related to fluctuation of mean three-day northerlies; fluctuations of chlorophyll *a* concentration and primary production appear to be related to hydrographic fluctuations; zooplankton volume, in the uppermost panel, is not obviously related to any of the other variables.

Rates of upwelling

The vertical displacement of water at this position was calculated by means of the rise of isotherms and isohalines between successive measurements (see Figs. 1-5). In order to minimize effects caused by factors other than wind-driven upwelling, only the deepest isopleths common to two consecutive measurements were used; downward movement of isopleths was not used because it was assumed to depend largely on other factors such as radiation, evaporation and rainfall. For simplicity, no corrections were made for these other factors, so the measurement is approximate. Total rise in meters is shown in Table 1. Since some downward movement of isopleths may be due to downward vertical advection when the offshore winds slacken or reverse direction these estimates are probably maximal.

The dates given are the dates of sampling closest to the limits of the defined seasons (Jan.-Apr.; May-Dec.) except for the 1957 upwelling season when strong upwelling began in the middle of December. 1959 was not included because the data were insufficient. The mean value of 78 m. of water upwelled during the Jan.-April period corresponds closely to Fleming's (1940) estimate of 75 m. The mean rate of upwelling for this season, calculated from these data, is 0.6 m/day (values for the rainy season are

probably meaningless because the prevailing southerly winds at this time would tend to produce a reverse movement of water negating the effects of any upwelling).

The highest rates of upwelling, determined from salinity isopleths, are given below:

Jan. 2—Jan. 14, 1957	2.1 m/day
Feb. 11—Feb. 25, 1957	2.5 m/day
Feb. 10—Feb. 24, 1958	2.8 m/day

Roden (SIO Ref. 61-26) states that "the maximum rate of upwelling, estimated from the curl of the wind stress, is about 10 m. per day" in the central and eastern part of the Gulf. The rates above are averages over two-week periods so instantaneous rates could be greater, approximating Roden's value.

Biological differences between seasons

Comparison of biological data for the upwelling and rainy seasons is shown in Table 2. All the data were used (excepting C¹⁴ data for stations 2 - 5 because of their isolation in time) so that sample sizes would be large. The means (\bar{X}) for the upwelling seasons are, in each case, about twice those for the rainy season. The data are not normally distributed for any of the observations during the upwelling season. Variation during this season is greater: the standard deviation (s) being two to three times as large and the range (ω) about twice. Because of absence of normality, and differences in variance, the rank test (Wilcoxon T test or Mann-Whitney U test) was applied to determine the significance of the differences between means. Chlorophyll *a* concentration and primary production proved to be significantly greater during the upwelling season but zooplankton crop did not.

The efficiency of photosynthesis for the water column, based on carbon fixation and photosynthetically-active incident light averaged 0.3 per cent during the upwelling season and 0.2 per cent during the rainy season.

Primary production calculated from changes in oxygen and phosphorus concentrations

Primary production was calculated from photosynthetically-produced changes in the chemistry of the water and compared to that measured by the radiocarbon method. During upwelling, water with high nutrient concentration and low oxygen concentration moves into the Gulf. The phytoplankton changes these concentrations as light becomes available: as the water rises the nutrients are depleted and the oxygen increased even to supersaturation.

Because an estimate of the upwelling rate was needed for these methods, the mean value of 78 m. during the upwelling season was used

(the 1959 upwelling rate was not calculated because of insufficient data). Primary production was calculated for the 1959 upwelling season only, because carbon fixation in the water column was not measured at this season in other years.

The assumption was made that incoming water at the maximum depth of sampling (37 m.) was unaffected by photosynthesis; which assumption is not unreasonable since the compensation depth was about 23 m. As the water rises through the euphotic zone in the spring months, changes in concentrations of phosphate-phosphorus and dissolved oxygen may be attributed to photosynthesis. Changes in the phosphate-phosphorus and oxygen content of the water as it moves upward from 37 m. were estimated from the differences in the concentrations (averaged over all values during the upwelling season) at various depths. These data are shown in Table 3, and in Figure 6 are plotted the changes through the water column from initial values at 37 m., negative for phosphate and positive for oxygen. Phosphate concentration decreases towards the surface as it is utilized by the phytoplankton and oxygen concentration increases as it is produced.

About 78 m. of water moves upward during an upwelling season; when the upwelled water reaches the surface it is driven seaward by the wind and replaced by more upwelled water, so about 40 m. of water which have moved up to the surface are blown away. The chemical changes in this water (which is taken to be equal to the difference in mean concentration at 37 m. and at the surface) should therefore be added to those of the water column. The total seasonal changes are represented by the hatched areas of Figure 6. During the upwelling season of 1959, 2.23 g. of phosphate-phosphorus were removed per square meter of sea surface and 190 liters of oxygen were added (assuming no losses to the atmosphere). Using a carbon-phosphorus ratio of 40:1 (Strickland, 1960) yields an equivalent of 89 g. of carbon produced by the phytoplankton. The carbon equivalent of the oxygen produced, assuming a photosynthetic quotient of 1.2 (Strickland, 1960), is 85 g. The carbon fixed, as measured by the radiocarbon method was 82 g. (determined by averaging all the determinations made during the upwelling season). These determinations were made to a depth of only 15 m., so there was some production which was not measured between this depth and the compensation depth at 23 m. Arbitrarily adding 10 per cent to compensate for this unmeasured portion of the water column yields a value of 90 g. Results of these different methods of estimating net production agree remarkably closely, even if this correction for photosynthesis below 15 m. is not made.

A quicker method to find indices of production at each station is to employ the differences in phosphate ($-\Delta P_{37-0}$) and in oxygen ($\Delta O_{2\ 37-0}$) concentrations between the bottom (37 m.) and the top of the water column at each station. Results were compared with carbon fixation in the water column at 21 stations (see Table 4) and the rank-difference

coefficients of correlation, which were calculated because the data were not normally distributed, are given below:

Variables	n	r_d	r_d^2
g C/m ² /day ₂₄ and ΔO_2 ₃₇₋₀	21	0.58**	0.34
g C/m ² /day ₂₄ and $-\Delta P$ ₃₇₋₀	21	0.60**	0.36
ΔO_2 ₃₇₋₀ and $-\Delta P$ ₃₇₋₀	21	0.86**	0.74

All three variables were significantly correlated, oxygen increase and phosphate decrease having the highest correlation. In this case 74 per cent of the variation in one variable was attributable to the other.

Oxygen-phosphorus relationship

The relation of oxygen and phosphate-phosphorus was examined at various depths: as expected, the relationship improved with depth, as the possibility of oxygen exchange with the atmosphere diminished. The relationship was better during the upwelling season than during the rainy season, being best during the former season at 20 m. and below ($r = 0.88^{**}$, Fig. 7).

Using all data, and calculating the means at each depth, yielded points falling on two straight lines which had the following slopes: $\Delta O_2/\Delta P = -1.85$ ml/ μ g.at for the rainy season and -2.00 ml/ μ g.at for the upwelling season (Fig. 8). Because of the distribution of the variables (highly skewed in opposite directions) this method of fitting a line was thought to be as good or better than the Bartlett (1949) method (for all observations taken as one sample the Bartlett method yielded a slope of -1.21 with 5 per cent confidence limits being -1.85 and -0.81 , but this line did not appear to fit the data as well as did the lines derived from means of observations at each depth).

There is a considerable difference between these slopes and that obtained by Steele (1957) on the Fladen Ground (North Sea) near the bottom. The North Sea slope was -3.87 ml O_2/μ g.at P, and although the observations fell within a narrow range, the relation was good within this range.

Data collected on STEP-I Expedition (SIO Ref. 61-9) in the Eastern Tropical Pacific between 95°W and the coast of South America showed a good linear relationship between oxygen and phosphorus from the surface down to the depth of minimum oxygen; below this depth there appears to be no relation between these two variables. A rough measure of the slope was obtained by drawing a line between mean values for the 90 stations at the surface and at the depth of minimum oxygen resulting in a value of -2.50 ml O_2/μ g.at P, which does not differ greatly from those found at the Gulf of Panama station.

Richards and Vacarro (1956) derived a line (from Black Sea, Cariaco Trench, and western Atlantic data) for apparent oxygen utilization (AOU = O_2 concentration - O_2 concentration at saturation) and phosphorus, with a slope, $\Delta \text{AOU}/\Delta \text{P}$, of 235 at/at. Rotschi (1962), for data from four cruises in the Coral Sea, found slopes ranging from 126 to 186 at/at. The STEP-I slope to the depth of the oxygen minimum was about 285 at/at. and the Gulf of Panama slopes were 170 and 190 at/at. Rotschi in the same paper suggested that in the equatorial Pacific the slope decreases from east to west; the Gulf of Panama slopes do not corroborate this suggestion, but the comparison may not be fair because of the shallow, inshore, and largely euphotic environment at which the measurements were made. Slopes are listed below:

	$\Delta O_2/\Delta P$ (ml/ $\mu\text{g.at}$)	$\Delta \text{AOU}/\Delta P$ (ml/ $\mu\text{g.at}$)	(at/at.)
Steele, 1957, North Sea	-3.87		
Gulf of Panama			
Rainy season	-1.85	1.90	170
Upwelling season	-2.00	2.20	190
STEP-I Expedition			
Eastern Tropical Pacific	-2.50	3.07	285
Richards and Vacarro, 1956		2.64	235
Rotschi, 1962, Coral Sea			
"Astrolabe" Cruise			186
"Boussole" Cruise			152
"Choiseul" Cruise			126
"Dillon" Cruise			135

Productivity index and relative efficiency of photosynthesis

The productivity index (PI) based on carbon production per unit of visible light at suboptimal intensities and on the carbon content of the standing crop was defined by Strickland (1960):

$$\text{PI} = \frac{\text{Rate of production of crop (at unit light intensity)}}{\text{Amount of standing crop}}$$

where production is in mg C/hr., intensity in ly/min. visible light, and standing crop in mg C. In this paper the relative efficiency (RE) is equivalent to Strickland's productivity index, but the light is in ly/day of total radiant energy and the standing crop is represented by chlorophyll *a* because the standing crop of carbon was not measured. Strickland suggests that PI is a measure of the "vitality" of the phytoplankton, so here the RE was expected to reflect changes in nutrient availability dependent upon hydrography and ultimately upon wind force.

The carbon production per unit of chlorophyll *a* per unit of radiant energy (mg C/mg chl *a*/ly) was calculated for each of the four depths of incubation for the 12 stations (101-112) at which Secchi disk measurements

were made at the location of the *in situ* productivity experiments near Taboga Island. It was found that RE increased with depth, and since submarine light (I_z) is a function of depth, the relationship between RE and I_z was sought. Figure 10 shows the logarithmic plots of relative efficiency against submarine light for each of the 12 stations. Logarithm transformations were used to normalize the data and RE was multiplied by 100 to avoid negative logarithms. All stations show a good linear relationship, with RE decreasing as I_z increases. To detect differences in regression coefficient and adjusted mean among stations, covariance analysis was performed on the transformed data, the results being summarized in the following table:

Analysis of covariance: Log [100 RE] and Log [ly/day]				
Source of variance	Degrees of freedom	Sum of squares	Mean square	Variance ratio F
Within individual regressions	22	1.80	0.082	
Regression coefficients	11	0.47	0.043	1.91 n.s.
Common	33	2.27	0.069	
Adjusted means	11	1.90	0.173	2.51*
Total	44	4.17	0.095	

Variance-ratio tests indicated no significant differences among regression coefficients, but did indicate a significant difference among adjusted means for the 12 stations. The common slope and the means adjusted to 70 ly/day are illustrated in Figure 11.

The relative efficiency of photosynthesis thus appears to increase as the available light decreases, and the rate of increase was the same on different occasions. It is interesting to find such a good relationship in the ocean considering the rather crude methods which were used here. This relationship can be explained simply if the assumption is made that an algal cell cannot utilize light energy beyond a certain maximum rate. The ratio of assimilated light energy to light energy present in the environment must increase as the latter decreases until a low light level is reached where a maximum portion of it is assimilated; the ratio should then remain constant as the light continues to decrease, the assimilated energy of carbon fixed now being directly proportional to the light present.

The data of Manning, Juday and Wolf (1938, Fig. 5) for *Chlorella* were replotted in Figure 12 using logarithmic transformations for both variables. The central part of the transformed curve shows an inverse linear relationship, but at intensities greater than 300 ly/day (original intensities were given in ergs/cm²/sec; 1 ly/day = 969 ergs/cm²/sec) the efficiency decreases more rapidly with increasing light, apparently the result of light-saturation and inhibition and, at intensities less than about 40 ly/day, the efficiency increases less rapidly with decreasing light reaching a constant maximum at intensities less than about 6 ly/day, which is apparently the

point of maximum energy utilization. The Panama data correspond to the linear portion of this curve but do not show the maximum efficiency plateau, nor do they show the drop in efficiency at high intensities, perhaps because there are few values at extreme intensities. The solid portion of the regression line from the Panama data (Fig. 11) is within the intensity range of the linear portion of the *Chlorella* curve; the broken portion was considered to be unreliable because of extreme values and deviation from the *Chlorella* curve.

To compare relative efficiency in the Gulf with Strickland's (1960) productivity index, standing crop, here represented by chlorophyll *a*, had to be converted to units of organic carbon. The conversion factor (F) varies widely, as shown by Strickland (*op. cit.*), but values of $F = 30$ and $F = 60$ were used as he suggested. In addition, a value of $F = 100$ was derived from the Long Island Sound data of Harris and Riley (1956), using only data for the summer months and rounding off to one significant figure. Summer light intensities in that region approximate intensities at Panama, and therefore, if chlorophyll content is dependent upon light the carbon-chlorophyll ratios should be similar in both regions.

Corresponding factors for converting relative efficiency (RE) to productivity index are:

$$\begin{aligned} F = 30 & \quad PI = 4 \times RE \\ F = 60 & \quad PI = 2 \times RE \\ F = 100 & \quad PI = 1.2 \times RE \end{aligned}$$

when adjusted means of RE at 70 ly/day total radiation are used (which is about optimal, or saturation intensity, and therefore not strictly according to Strickland's formula). PI values for the Gulf of Panama are given below:

Station	RE (Adjusted means)	Productivity index ([hour] ⁻¹ [ly/min] ⁻¹)		
		(F = 30)	(F = 60)	(F = 100)
101	0.60	2.4	1.2	0.72
102	0.90	3.6	1.8	1.1
103	1.2	4.8	2.4	1.4
104	1.4	5.6	2.8	1.7
105	0.16	0.64	0.32	0.19
106	1.8	7.2	3.6	2.2
107	1.8	7.2	3.6	2.2
108	1.9	7.6	3.8	2.3
109	1.1	4.4	2.2	1.3
110	2.2	8.8	4.4	2.6
111	2.2	8.8	4.4	2.6
112	0.48	1.9	0.96	0.58

PI values for surface samples using $F = 100$ were calculated from data

collected on STEP-I Cruise (SIO Ref. 61-18) in the southeastern tropical Pacific between the equator and 24°S, and between 95°W and the coast of South America. For 23 stations the range was 0.2 to 3.2 [hour]⁻¹ [ly/min]⁻¹, which is not large considering that both coastal upwelling waters and offshore waters are included. Carbon fixation was for half a day (about 6 hours) at about 0.05 ly/min. visible light or 70 ly/day total radiation. The following table shows that PI values for the Gulf of Panama station and the southeastern tropical Pacific were similar:

	F	Light	PI ([hour] ⁻¹ [ly/min] ⁻¹)	
			Central tendency	Range
Strickland, 1960	30,60	Suboptimal	0.5 - 2.0	0.1 - 5
Gulf of Panama	100	Optimal	0.9 (md.)	0.2 - 2.6
S.E. tropical Pacific	100	Optimal	1.0 (md.)	0.2 - 3.2

It has been shown that RE increases as light decreases, so the light should be constant for calculations of PI. The "vitality" (Strickland) of the phytoplankton would seem to be measured best at optimal light. For these reasons the productivity at an intensity of 70 ly/day total radiation was used; this is about optimal or saturation intensity.

Phosphorus and productivity

If inorganic phosphate were limiting production it would be expected that correction of the relative efficiency (RE) values for phosphate concentration would improve the relationship with radiant energy. The correction was made by dividing the transformed values by the nutrient index (v_p) of Riley, Stommel, and Bumpus (1949). The nutrient index is based on an inorganic phosphate concentration of 0.55 $\mu\text{g.at/L}$ below which growth becomes limited for *Nitzschia closterium* (Ketchum, 1939). Riley defined the nutrient index: ". . . the ratio of the phosphate concentration to the maximum limiting concentration of 0.55, with the added stipulation that this ratio will not exceed unity." The dependent variable thus corrected became $\log[100 \text{ mg C/mg chl } a/v_p/\text{ly}]$. The common sample correlation coefficient (r) for the phosphate-corrected relationship was -0.88^{**} . The 95 per cent confidence limits for the common population correlation coefficient (ρ) were -0.94 and -0.76 which include the coefficient for the uncorrected relationship (-0.90) signifying that correction for inorganic phosphate did not significantly alter the relationship.

The common sample regression coefficient (b) for the phosphate-corrected relationship was -0.77 ; for the uncorrected relationship it was -0.81 . These coefficients were not significantly different because the 95 per cent confidence intervals for the common population regression coefficients overlapped ($-0.92 < \beta < -0.62$ for the corrected; $-0.96 < \beta < -0.67$ for the uncorrected).

As was determined for the uncorrected RE, the adjusted means for the phosphate-corrected variable were significantly different and the vari-

ance ratios were identical ($F = 2.51^*$ for the uncorrected variable; $F = 2.49^*$ for the corrected variable).

Since the coefficients of correlation, the coefficients of regression, and the variance ratios of the adjusted means for both the phosphate-corrected and the uncorrected relationships were not significantly different, it can be concluded that inorganic phosphate was not limiting to production at these stations. But these stations were made between November 18 and June 3, covering the entire upwelling season with two stations preceding it and three following it. Inorganic phosphate concentration is high during the season of upwelling. The mean nutrient index for these stations was 0.80 and the range was 0.34 to 1.00. So, although phosphate concentration apparently had no limiting effect here, it may not be safe to extrapolate the conclusion to the non-upwelling periods as well.

If the limiting phosphate concentration is assumed to be $0.25 \mu\text{g at/L}$, as found by Goldberg, Walker and Whisenand (1951) for *Asterionella japonica*, nutrient indices based on this value would be unity at all these stations (101-112) except one, where the index ranged from 0.76 to 0.92. On this basis as well phosphate concentrations can be said not to have been limiting to production during this period.

It is not unreasonable to have applied limiting values for phosphate concentrations derived from diatoms considering that Smayda (1959) found that, for the period from November 1954 to March 1957 at the station location, diatoms were the predominant form, particularly during the upwelling season when their biomass increased tenfold.

Relationship of relative efficiency and upwelling

The variability of the adjusted means of the relative efficiency values (RE) was assumed to be related to factors, presumably limiting concentrations of nutrients, dependent upon the degree of upwelling. Fleming (1935, 1940) first estimated the vertical displacement of the water in the Gulf of Panama from temperature and salinity profiles, and his latter estimate is corroborated in the present paper (p. 11). Although temperature and salinity are used for identifying the upwelling water, these physical properties in themselves probably do not greatly affect its productivity. Temperatures and salinities at the greatest depth sampled (37 m.) were considered to be the more reliable indices of upwelling; temperature at lesser depths was thought to be more influenced by other factors such as radiation, heat-transfer from rainfall and river-flow, and salinity at lesser depths by dilution effects. Correlation coefficients for these properties and the adjusted means of RE suggest that these assumptions are correct: for the salinity at 37 m. and RE, $r = 0.71^{**}$ and $r_d = 0.78^{**}$; for the temperature at 37 m. and RE, $r = -0.68^*$ and $r_d = -0.67^*$; correlations were not

significant for measurements at 10 m. or less. The data are given in Table 5 and the relationships shown in Figure 13.

Relationships of wind, upwelling, and relative efficiency

Schaefer, Bishop and Howard (1958) have shown that mean spring surface temperatures at Balboa are related to total northerly winds ($r = 0.40^{**}$). In the present paper relationships of mean net northerly wind velocity at Balboa with temperature and salinity were examined. "Mean net northerly winds" signifies mean northerlies (NW, N & NE) less mean southerlies (SW, S & SE): southerlies were subtracted because they probably have a negative effect on upwelling by moving nutrient-deficient surface waters back into the Gulf. Mean net northerly wind velocities for varying numbers of consecutive days previous to the station-day (the day immediately preceding the station-day always being included) were calculated and their relationships with indices of upwelling and productivity were examined in order to determine the wind period of greatest effect. Correlation coefficients are given in Table 6 (at the highest value of r a check on their reliability was made by calculating r_d , since parametric tests are not strictly justifiable with such small samples; results indicate that here r is as conservative as r_d and therefore can be used safely) and the relationship of these with the number of wind-days used to calculate the mean is shown in Figure 14.

Temperature at 37 m. was highly correlated with mean net northerly wind for periods ranging from one to ten days; the highest coefficients were for the three- and four-day periods ($r = -0.93^{**}$). Salinity at 37 m. was also well correlated with wind, the highest coefficient being for the three-day period ($r = 0.76^{**}$). RE was significantly correlated with wind only up to and including a four-day period; maximum coefficients were for the two- and three-day periods ($r = 0.68^*$; $r = 0.67^*$). Although within each group of relationships (wind-temperature, wind-salinity, and wind-RE) the population correlation coefficients (ρ) are not significantly different, the smooth appearance of each of the three curves and the fact that all three have their greatest amplitude around three-day wind suggests that this period is the best for predicting the degree of upwelling and productivity from wind velocity, and that little time is lost between nutrient availability and measurable phytoplankton response. Such rapid response was also found by Rodhe (1958) for plankton from Lake Erken: "... primary production within 24 hours after the addition could be increased as much as 80% by means of hypolimnic water . . .".

In order to substantiate these relationships which are based on data from 12 stations only, they were tested using more extensive data; temperature at 37 m. for 110 stations was well correlated with three-day mean net northerly wind ($r = -0.68^{**}$) indicating that 46 per cent (r^2) of the variation can be explained by wind; the logarithm of carbon fixation at

10 m. for 81 stations was significantly correlated with temperature at 37 m. ($r = -0.37^{**}$) indicating that 14 per cent of the variation was caused by hydrographic changes, and significantly correlated with wind ($r = 0.46^{**}$) so that 21 per cent of the variation was due to wind.

Variables	n	r	r ²
Temperature at 37 m. and three-day mean net northerly wind	110	-0.68**	46%
Logarithm of carbon fixation at 10 m. and temperature at 37 m.	81	-0.37**	14%
Logarithm of carbon fixation at 10 m. and three-day mean net northerly wind	82	0.46**	21%

Photosynthesis-chlorophyll ratio

It is often of interest to apply formulae derived under a given set of conditions to analogous situations under a different set of conditions in order to test the universality of the established relationship. Thus Ryther's (1956) method of determining absolute photosynthesis from radiation, transparency, and photosynthesis at light-saturation was applied to the data for these last 12 Gulf of Panama stations. Ryther defines the relationship as follows: "An absolute value of total photosynthesis (P), in mg of carbon assimilated per day beneath a square meter of sea surface, may now be obtained for a homogeneously distributed population from the expression:

$$P = \frac{R_s}{k} \times P_{sat}$$

where R_s = total relative photosynthesis within the euphotic zone for the appropriate value for total daily surface radiation (S), from Figure 6

k = extinction coefficient per meter, as measured

P_{sat} = measured total or 'gross' photosynthesis at light saturation of a sample of the population, expressed as mg carbon/m³/hour."

Comparison of the observed values with those calculated from the above expression (Table 7) shows that the ratio of observed photosynthesis to calculated photosynthesis ranged from 0.7 to 2.2, the median being 1.2. However, the expression requires values for gross photosynthesis while the values given here represent net photosynthesis. Furthermore, the measurements were made only to a depth of 15 m., whereas the depth of the euphotic zone averaged 23 m. If it is arbitrarily assumed that respiration requires 10 per cent of gross production, and likewise that 10 per cent of the total photosynthesis in the water column occurred between the depths of 15 and 23 m. (compensation depth), where it was not measured, then the observed measurements should be increased by about 25 per cent.

Ratios calculated from such corrected values range from 0.9 to 2.8, the median being 1.6. Ryther's expression then appears to fit the Gulf of Panama data since the 60 per cent difference between corrected observed values and those calculated for photosynthesis is not judged significant.

Similarly, the expression of Ryther and Yentsch (1957) for the estimation of production from radiation, transparency, and chlorophyll was applied to the same data. Their equation is:

$$P = \frac{R}{k} \times C \times 3.7$$

where $P = \text{g Carbon/m}^2/\text{day}$,

$R = R_s$ in Ryther's expression,

$k = \text{extinction coefficient}$,

$C = \text{g chlorophyll/m}^3$,

$3.7 = \text{photosynthesis-chlorophyll ratio (g Carbon/g chlorophyll/hour)}$.

In this case the ratios of the corrected observed photosynthesis to the calculated photosynthesis had a median of 5.6, and ranged from 1.9 to 12. This suggests that the expression is not correct for this type of environment. Comparison of values calculated from both of the above equations shows that Ryther's yields values 1.2 to 14 times as great, the median being 3.2 times as great as those derived from that of Ryther and Yentsch. The photosynthesis-chlorophyll ratio of 3.7 should be 3.2 times as great, or 12, for the equations to be consistent here.

Calculation of the photosynthesis-chlorophyll ratios from actual productivity and chlorophyll measurements for 18 stations (Sta. 87-109) in the Gulf of Panama where data were available at all four depths, and the maximum value (P_{max}) was taken to represent photosynthesis at light saturation (P_{sat}), resulted in a median ratio of 11.

Some photosynthesis-chlorophyll ratios in the tropical waters taken from other publications are given in Table 8. James Joseph (personal communication), while examining data from "Swansong" Expedition off the Galapagos Islands in 1961, found a median ratio of 11 for surface plankton at light intensity where maximum productivity occurred. Data collected on STEP-1 Expedition to the Peru Current and southeastern tropical Pacific (SIO Ref. 61-18) were arbitrarily divided into two regions because of a possible latitudinal effect upon the ratio: the median ratio was 12 from 5°N to $12^\circ00'\text{S}$; from $12^\circ01'\text{S}$ to 24°S it was 5.7. Ratios calculated from maximum productivity values in the water column in the Eastern Tropical Pacific had a median of 6.4 (from Holmes, Schaefer, and Shimada, 1957).

Doty (1961), discussing five well-correlated relationships obtained in 16 cruises in the tropical Pacific, states: "Of the cases of close correlation between productivity and chlorophyll-*a* it is interesting, to note, only in one case was there a ratio of chlorophyll-*a* to productivity as low as twice the

'3.7 mg of carbon per mg of chlorophyll-*a* per hour' ratio used so frequently by those using the pigment method of measuring productivity."

Steemann Nielsen (1959) showed that for tropical surface plankton at light saturation the ratio was 9. The difference between the ratio of Ryther and Yentsch (derived from measurements made in the temperate zone) and these from the tropics was apparently explained by Steemann Nielsen: "If measured per unit of chlorophyll, the rate of light saturated photosynthesis in phytoplankton increases with increasing light intensity . . ." His graph shows the relationship. Odum, McConnell, and Abbott (1959) have reviewed the work of several authors who found that chlorophyll content decreased as light increased. They have suggested that this is an adaptation for optimum energy absorption and have described a model which illustrates the postulated mechanism. However, examination of the incident radiation in question (I_0 , Table 8) does not indicate that light was a major factor affecting the ratio, as there was little difference between light values at which Ryther and Yentsch applied their formula and those during these experiments in the tropics. Median chlorophyll *a* concentrations in these tropical regions were one tenth or less of the median values given in Table 2 of Ryther and Yentsch (0.08 — 0.32 mg/m³ compared to 2.8 mg/m³), suggesting that the ratio is inversely related to chlorophyll concentration. Ichimura (1958), however, found just the opposite: a high ratio in eutrophic lakes and a low ratio in oligotrophic lakes.

All the above ratios from the tropics (derived from P_{sat} or P_{max} , see Table 5) have a median value of 9. Ratios using productivity values from surface phytoplankton incubated at 1000 foot-candles ($P_{1000 \text{ f.c.}}$) were lower except for data from the Costa Rica Thermal Dome. According to Ryther (1956, Fig. 2) the mean curve of photosynthesis for marine phytoplankton shows light saturation to be about 2000 f.c. Multiplying these ratios by two as a correction to convert $P_{1000 \text{ f.c.}}$ to P_{sat} yields ratios of 4.0, 6.8, 8.4, and 26 (see Table 8 for references). Adding these corrected ratios to the first group of ratios measured at P_{sat} or P_{max} yields a median ratio of 8.4.

From these data one would expect the photosynthesis-chlorophyll ratio in the tropics to be at least double the 3.7 of Ryther and Yentsch derived from temperate zone data, but the reasons are not clear. Perhaps the ratio is related to water temperature: as temperature increases the viscosity of water decreases and therefore the sinking rate of a phytoplankter increases; if the surface-volume ratio of tropical phytoplankton is greater to reduce the sinking rate, and providing that surface area through which chemical exchange can occur is also greater, the productivity rate and therefore the photosynthesis-ratio can be greater.

Phytoplankton-zooplankton relationships

In seeking relationships between measures of standing crop of phytoplankton and zooplankton, the sources of error and the assumptions and

simplifications made must be noted. Errors in measurements made with nets are great, partly because of the difficulty of measuring the amount of water strained. Both phytoplankton and zooplankton usually follow aggregated, or contagious, distributions, therefore sampling should cover a sufficient distance in horizontal and vertical planes to minimize the effect of patchiness. The method of standard oblique hauls for zooplankton approaches a good sampling method because both the horizontal and vertical components of the distribution are included, but can be expected only to minimize, not eliminate, such effect. Sampling phytoplankton in the water column by means of both chlorophyll *a* concentrations and vertical net hauls only eliminates the effects of the vertical component of variation, leaving the values subject to the horizontal component of variation.

The relationship of zooplankton crop to chlorophyll *a* concentration or to volumes of phytoplankton collected by net hauls is not clear. Chlorophyll *a* is a measure of all the phytoplankton present (assuming that only chlorophyll from living organisms is measured), but the herbivores may consume only certain types or sizes of organisms which constitute a varying proportion of the total phytoplankton. Conversely, the nanoplankton passing through a net may contribute an important portion to the food of the grazers which probably bears no constant relation to the phytoplankton retained by the net.

For sake of simplicity in attempting to find functional relationships it is generally assumed that zooplankton is composed of herbivores only, although it is composed of both herbivores and carnivores representing at least two trophic levels. Treating these two levels as one which is directly dependent upon the phytoplankton introduces additional error since carnivore growth must lag behind herbivore growth. In view of these methods and over-simplifications it is not surprising that few investigators have found significant relationship in the ocean between standing crop at primary and secondary trophic levels.

The relation of zooplankton and chlorophyll *a* was sought from data collected at 54 stations from December 15, 1957 to June 3, 1959. Zooplankton volumes from oblique hauls were used; data from surface hauls were not used. Logarithmic transformations were used to normalize the distributions: the logarithm of chlorophyll *a* concentration in the water column to a depth of 25 m. ($\log[\text{mg}/\text{m}^2]$) was made the independent variable; the logarithm of zooplankton crop ($\log[\text{ml}/1000 \text{ m}^3]$) was made the dependent variable.

Two methods were used in an attempt to find relationships: in the first, both variables were from simultaneous measurements; in the second, the dependent variable was computed from measurements made later than those of the corresponding independent variable. With respect to the former method, Bainbridge (1953) stated that “. . . it has been demonstrated that generally, but by no means always, there is an inverse relationship be-

tween the quantities of zooplankton and phytoplankton taken in any one limited area . . . ” and his experiments support Harvey's (1934) proposal and that of Harvey, Cooper, Lebour and Russell (1935) that this was caused by zooplankton grazing. Bainbridge proposed that “. . . this may be accounted for by a combination of migration and grazing.” With regard to the latter method, a direct relationship can be expected if a sufficient period of time is permitted to allow the zooplankton population to respond to changes in the phytoplankton, providing that migration does not occur. Steemann Nielsen (1937) states: “The essence of my opinion as to the cause of inverse relation between quantities of zooplankton and phytoplankton is that although there is some connection between the amounts of zooplankton and phytoplankton, as the former depends for food on a good production of the latter, the slower development of a zooplankton population will delay the appearance of its maximum as compared with the time of the phytoplankton maximum.” For convenience, a two-week lag period was used because the stations were made bi-weekly. This may be enough time for the grazers to respond, in biomass, to phytoplankton increase. Marshall and Orr (1955), in their study of the copepod *Calanus*, examined the results of experiments made by Nicholls: egg-laying rate increased in starved animals as soon as they were fed; at 14°-15°C a minimum of 30 days were required for development from egg to adult “. . . and about the same time for ripening the genital products, a total life of 60-70 days” Assuming $Q_{10} = 2$ for zooplankton, the growth rate in the Gulf of Panama should be double since the average temperature is about 10°C greater than in these experiments. So, on this basis, a minimum of 15 days can be estimated for a new generation of adult grazers to be added to the standing crop of the Gulf of Panama in response to phytoplankton increase. If the biomass increase is sufficient, a direct relationship is expected.

The results of both methods are given in Table 9.

Sample correlation coefficients (r) for all available data, analyzed as one sample, are not significant. Since the seasonal change in the ratios of the different types of phytoplankton (Smayda, 1959) may have affected the relationships, correlation coefficients were calculated separately for both seasons but none are significant. In order to avoid possible variation among years correlation coefficients were calculated separately for each season in each year. None is significant. Coefficients for simultaneous measurements show no clear tendency towards either direct or inverse relationships. Lagged measurements show a tendency towards the expected direct relationship if the coefficients for the separate seasons are examined. The negative correlation coefficient for all upwelling stations analyzed as one sample was caused by differences in years. Analysis of covariance indicates that the slopes of the lagged values for the three upwelling seasons are not all the same, although the slopes are all positive. The slopes for the 1958 and 1959 seasons, however, were similar ($b = 0.63$, $b = 0.67$) and their correlation coefficients are fairly high ($r = 0.67$, $r = 0.52$). In spite of

these few apparent trends no statistically significant relationship was found between chlorophyll *a* and zooplankton.

Braarud (1958) states that “. . . net methods should not be employed for quantitative phytoplankton studies.” But net hauls might be a reliable measure of relative phytoplankton concentration in the Gulf if most diatoms are large enough to be retained by the net, since, according to Smayda (1959) diatoms are the prevalent form there. Furthermore, if most of the grazers can only utilize the larger forms of phytoplankton and cannot feed on nannoplankton (perhaps because of an inability to strain these smallest organisms from the water), then net phytoplankton would be a better measure of the available food than chlorophyll *a* which measures total phytoplankton. Harvey (1937) found that *Calanus* strained larger phytoplankton more efficiently than smaller phytoplankton. The data were, therefore, retested for correlation with phytoplankton from net hauls replacing chlorophyll *a* as a measure of standing crop. Correlation coefficients were calculated for the logarithm of the zooplankton and the logarithm of ten times (to avoid negative logarithms) the phytoplankton volume ($\log[10 \text{ ml/m}^3]$). The transformed data were normally distributed. Results are given in Table 10.

Correlation coefficients are significant and unexpectedly are positive for simultaneous measurements for all data analyzed as one sample ($r = 0.32^{**}$) and for all rainy season stations analyzed as one sample ($r = 0.35^{**}$). Correlation coefficients are significant and positive as expected for the same groupings of the data when a two-week lag was used ($r = 0.32^{**}$, 0.33^*). The slopes were calculated by the method of Bartlett (1949) because the independent variable was subject to error. The 1956 upwelling season was not tested because of insufficient data. Excepting 1957, correlation coefficients for the lagged relationships tend to be greater in the upwelling season ($r = 0.74, 0.62, 0.65$) although none are significant because of small values of *n*. Analysis of covariance of the upwelling data indicates that the slopes are different, which partly explains the non-significance of the correlation coefficient for all the upwelling data analyzed as one sample. Except for the 1958 rainy season, all of the correlation coefficients for the relationship of lagged values are algebraically greater than for simultaneous values during the individual seasons, suggesting that lagging the data does tend to produce relationships which are more directly and better correlated.

To eliminate some of the variation from the data, to see if any trends could be identified, moving averages from groups of five consecutive stations were calculated from the logarithms of zooplankton and chlorophyll *a* concentrations. These means were plotted and are shown in Figure 15. The points are connected and arrows indicate the sequence. The graph shows a strong tendency for positive slopes to occur during the upwelling seasons and for negative slopes to occur during the rainy season. The

points on the graph at which the alignment of points appears to change have been labeled. The tendencies towards positive or negative slopes are summarized in the following table (the months shown being the central ones in the period from which the means were calculated):

Period	Approximate season	Sign of slope
January-March 1957	Upwelling	+
March-November 1957	Rainy	-
November 1957-March 1958	Upwelling	+
March-September 1958	Rainy	-
September 1958-January 1959	End of rainy	?
January-April 1959	Upwelling	+
April-May 1959	Beginning of rainy	-

Except for the period from September 1958 to January 1959, where no apparent relationship exists, the signs of the slopes are consistent for each season.

Riley and Bumpus (1946) found that on Georges Bank (off Cape Cod, Massachusetts) “. . . the seasonal trend in the phytoplankton-zooplankton relationship is direct in the early spring and inverse later.” Positive correlations occurred in February, March, and April, the season of mixing and fertilization, and negative correlations occurred during the remainder of the year. So, the relationships in the Gulf of Panama, at least as illustrated by this figure, tend to be the same as those found by Riley and Bumpus: direct when plant production is high and inverse when plant production is low.

A similar figure was constructed for zooplankton and net phytoplankton, but, although the tendencies were not as clear and the scatter was greater, it showed the slopes to be the reverse of those found above: these were negative during the upwelling season and positive during the rainy season.

Attempts at prediction of annual biological productivity

An attempt was made to establish a basis for predicting annual biological productivity from wind and hydrography. Most of the variables during the upwelling season, given in Table 11, were tested for significant differences among years; significance was here set at the 10 per cent level because of the small samples. Mean sea level ($n = 120$) and mean surface temperature ($n = 120$) at Balboa were not tested because they were considered significantly different among years owing to small variation and large n . There were significant differences among years for the following variables: mean northerly wind for all days ($n = 120$); temperature and density at 37 m.; phosphate decrease from the bottom to the top of the water column ($-\Delta P_{37-0}$); chlorophyll a in the water column; extinction coefficient (k); and zooplankton volume. Abundance of anchoveta (from

Alverson and Shimada, 1957 and from F. G. Alverson, personal communication), abundance of skipjack (*Katsuwonus pelamis*) and of yellowfin (*Neothunnus macropterus*) tunas (from Tuna Commission records) were all considered significantly different among years because of the extensive data (given as catch-per-standard-day's-fishing effort, Catch/S.D.F.; for derivation see Shimada and Schaefer, 1956).

The remaining variables showed no significant differences among years and therefore could not be used to establish correlations: three-day northerly wind (N) and three-day net northerly wind (N - S); salinity at 37 m.; increase in oxygen from the bottom to the top of the water-column (ΔO_2_{37-0}); and carbon fixation at 10 m.

Means of temperature at 37 m. and $-\Delta P_{37-0}$ for four years were not significantly correlated but the coefficients were high ($r_d = -0.82$; $r = -0.74$). Row numbers are from Table 11.

Ranks of variables ($r_d = -0.82$)

Row	Variable	1956	1957	1958	1959
6	Temperature at 37 m.	4	3	2	1
9	$-\Delta P_{37-0}$	3	4	2	1

Temperature at 37 m., $-\Delta P_{37-0}$, chlorophyll *a*, and extinction for three years were not significantly correlated but the coefficient was fairly high ($W = 0.67$; $0.10 < P < 0.20$).

Ranks of variables ($W = 0.67$; $0.10 < P < 0.20$)

Row	Variable	1957	1958	1959
6	Temperature at 37 m.	3	2	1
9	$-\Delta P_{37-0}$	3	2	1
12	Chlorophyll <i>a</i>	2.5	2.5	1
13	Extinction coefficient	3	1	2

Excluding extinction coefficient from the test because of possible effects of detritus unrelated to productivity improves the correlation coefficient but reduces the significance ($W = 0.86$; $P < 0.20$).

A series of daily measurements must describe seasonal conditions in the Gulf more accurately than bi-weekly measurements, so the relative magnitude of variables in different years may be different when based on daily data. Bi-weekly data suggest, though none of the tests were significant, that 1959 was a year of weak winds and small effects; but mean northerly winds for all days during the upwelling season ($n = 120$) were greater in 1959 than in 1955, 1956, and 1958 (Link-Wallace shortcut analysis of variance: $P < 0.05$) and, although mean sea level ($n = 120$) was only moderate in 1959, mean surface temperature ($n = 120$) was lowest that year. So 1959 was probably the year of greatest upwelling and productivity and not that of the least. Primary production here responds so rapidly to

wind changes that means of bi-weekly measurements may not represent average daily production (see page 30 for further examination of this). Zooplankton responds to phytoplankton changes more slowly than does phytoplankton to nutrient changes, so zooplankton might be a better index of seasonal production than other bi-weekly measurements. 1959 does in fact have a maximum mean value for zooplankton in the upwelling season which is 50 per cent greater than that of the next lowest year, but there is no correlation between ranks of means of daily wind or surface temperature and zooplankton data.

Further attempts to correlate higher trophic levels such as anchoveta, yellowfin tuna, and skipjack tuna with wind, hydrography, and lower trophic levels failed, except in the case of skipjack tuna with zooplankton. Catch in tons of skipjack per standard-day-of-fishing effort in the Gulf (statistical areas: 005-075-14, -15, -19, -20; see Schaefer, 1953) during the entire year was significantly correlated with mean zooplankton volume during the upwelling season ($r_d = 0.90$ $P < 0.10$; $r = 0.91^*$). The skipjack data were divided into quarters of the year, but only in the second quarter (April-June) were there sufficient data to derive reliable indices for all five years; again the correlation was high, though r was not quite significant at the 5 per cent level ($r_d = 0.90$ $P < 0.10$; $r = 0.86$ n.s.). The relationships are shown in Figure 16.

The indications of the strength of upwelling, and resultant biological effect, of the different types of data for 1959 are summarized below:

<u>1959: weak year</u>	<u>1959: strong year</u>
<u>Short-period variables</u>	Mean daily northerly wind
Temperature at 37 m.	Mean daily surface temperature
- ΔP_{37-0}	<u>Long-period variables</u>
Chlorophyll <i>a</i> per m ²	Zooplankton volume
	Skipjack abundance

Variables which tend to respond rapidly to wind changes (short-period variables) indicate that 1959 was the year of weakest effects; but mean daily northerly wind and mean daily surface temperature and variables which respond slowly to wind changes (long-period variables) indicate that 1959 was the year of strongest wind and greatest effects. Though zooplankton volume is intrinsically a crude measure of biological production, it may be better in reflecting the effects of average upwelling than the other bi-weekly measurements, because of its slower response to upwelling. Mean daily northerly wind values are reliable because they are based on continuous data. Skipjack abundance in the Gulf, which is also reliable because of extensive data, was also greatest that year, suggesting that the fish in their wanderings accumulated in the area because of abundant food (F. G. Alverson, personal communication).

These apparent differences indicate that samples were too infrequent to obtain means representative of actual average conditions. Rodhe (1958) in his study of Lake Erken, which is similar to the Gulf of Panama during the upwelling season in having its productivity largely controlled by wind force, states: "The conclusion that can be drawn from this example is that a sampling frequency as high as once a week need not warrant a true picture of temporal succession," and also that ". . . the extent of possible daily variations should be investigated, before the significance of the less frequent data is taken for granted." If it is decided that the sample mean for the wind during the upwelling season is representative when it is within one m.p.h. of the true mean in 19 cases out of 20, then 18 days must be sampled (in this case both the standard deviation σ , and the population mean μ , are known). In fact, at least 21 days were sampled during each season since at least seven three-day means were used. In 1959 however, the difference ($\bar{x} - \mu = 7.3-8.8$) was greater than one m.p.h. so the sample mean is not representative of the true mean (which can occur in one case out of 20).

For the remaining variables only about eight days out of 120 were sampled. Population standard deviations (σ) were estimated from standard deviations (s) of bi-weekly data for all years during the upwelling season. The maximum differences expected between sample means and true means in 19 cases out of 20 were calculated and found to be large; expected differences were also calculated from samples of 16 and 32 (see Table 6). In order to reduce the maximum expected differences by half, sampling frequency must be four times as large; in this case 32 measurements during the upwelling season, or twice a week. This may be difficult to do for practical reasons, but, judging from these data, future sampling here or in a similar region must be increased to obtain representative measures of hydrographic and biological variables that can be compared between years. The size of the sample required depends directly upon the variance (σ^2), so in regions or seasons with less variation smaller samples are needed to obtain the same results. One must have an estimate of the variance to determine the required sampling-frequency, but this is unknown in a new region, so estimates must be taken from known regions. The results above may be of use to those establishing sampling programs where conditions are similar.

Further attempts were made to find relationships between yearly indices of fish abundance (anchoveta, skipjack tuna, and yellowfin tuna) and data collected by the Panama Canal Company (mean northerly winds, surface temperature, and sea level at Balboa during January-April). It was thought that these more extensive data might reveal some correlation (see Table 12). In spite of larger samples than in the preceding analyses no significant correlations were found between fish abundance and northerly winds, surface temperature, or sea level.

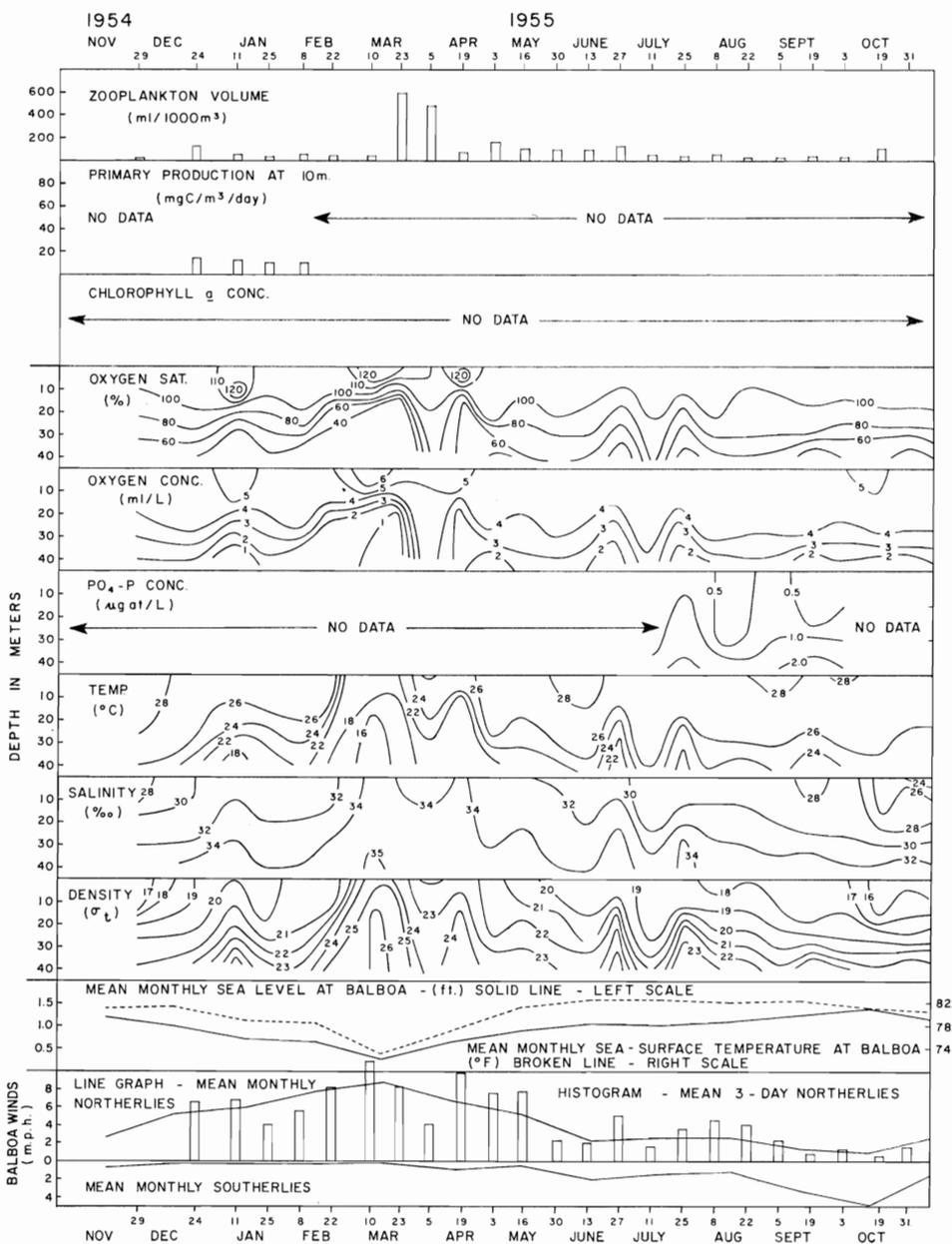


Figure 1. Wind velocity, sea level and sea temperature at Balboa, C. Z., and hydrographic and biological data at Gulf of Panama station, 8°45'N 79°23'W, 1954-1955.

Figura 1. Velocidad del viento, nivel del mar y temperatura del mar en Balboa, Z. del C., datos hidrográficos y biológicos en la estación del Golfo de Panamá, 8°45'N 79°23'W, 1954-1955.

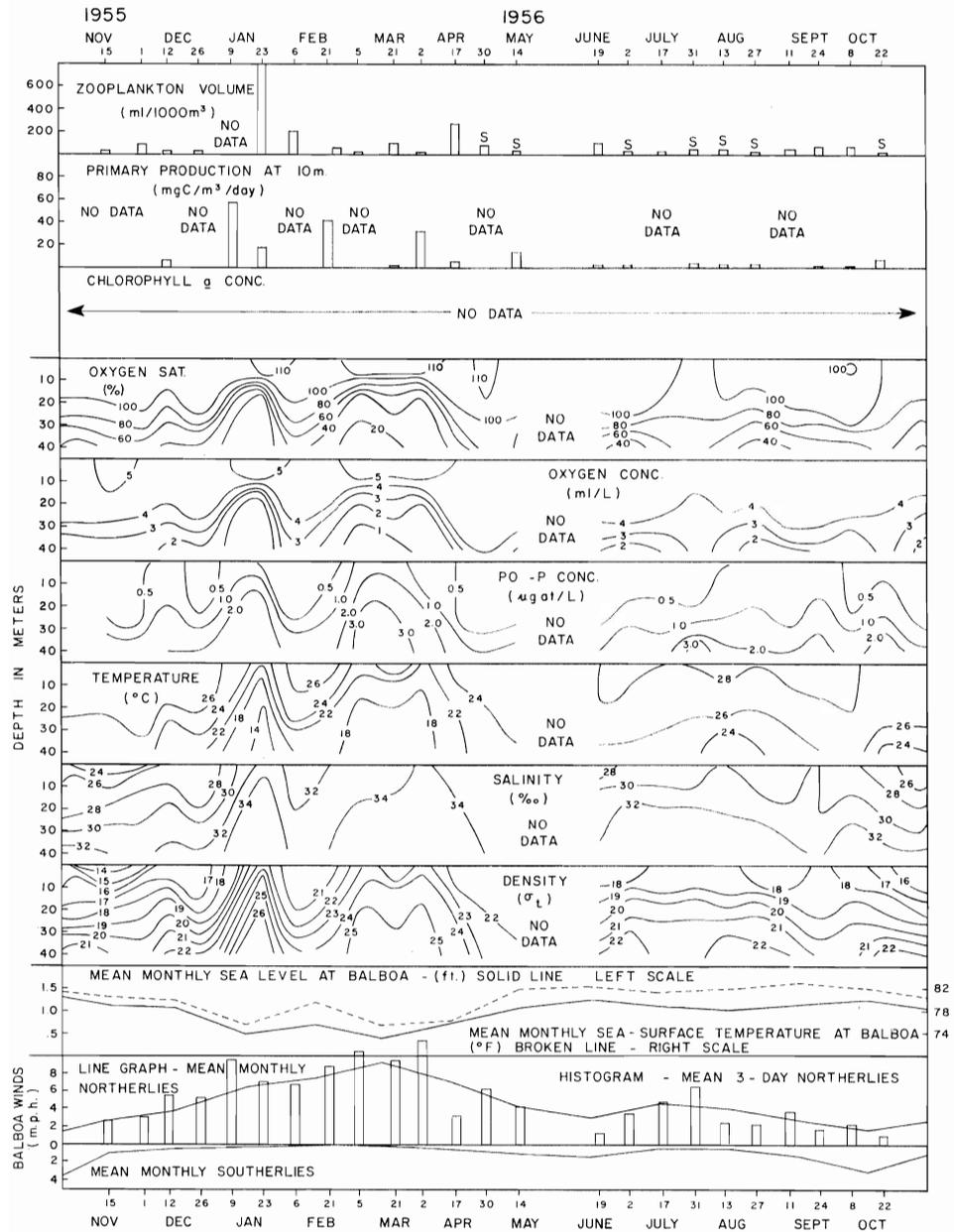


Figure 2. Wind velocity, sea level and sea temperature at Balboa, C. Z., and hydrographic and biological data at Gulf of Panama station, 1955-1956.

Figura 2. Velocidad del viento, nivel del mar y temperatura del mar en Balboa, Z. del C., datos hidrográficos y biológicos en la estación del Golfo de Panamá, 1955-1956.

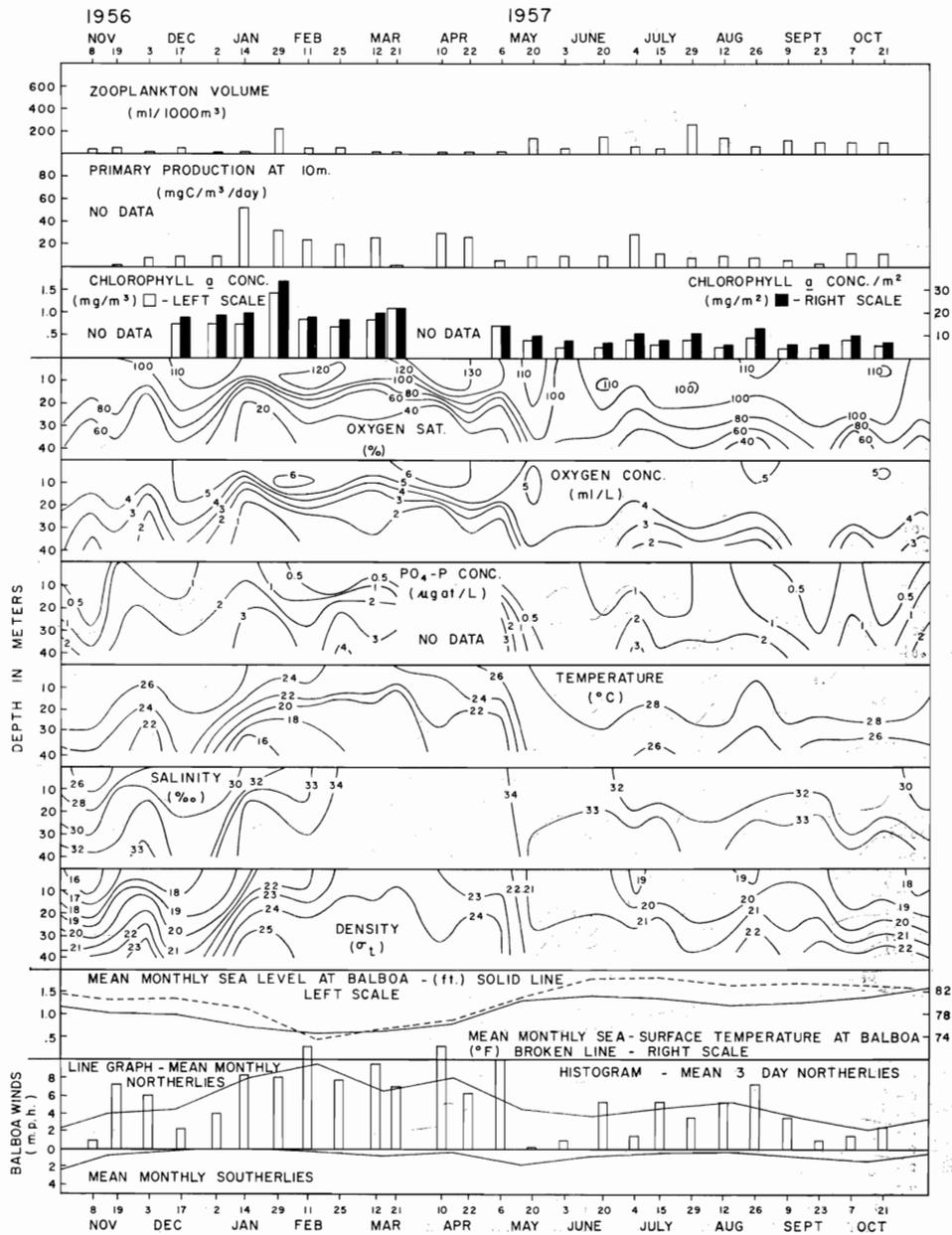


Figure 3. Wind velocity, sea level and sea temperature at Balboa, C. Z., and hydrographic and biological data at Gulf of Panama station, 1956-1957.

Figura 3. Velocidad del viento, nivel del mar y temperatura del mar en Balboa, Z. del C., datos hidrográficos y biológicos en la estación del Golfo de Panamá, 1956-1957.

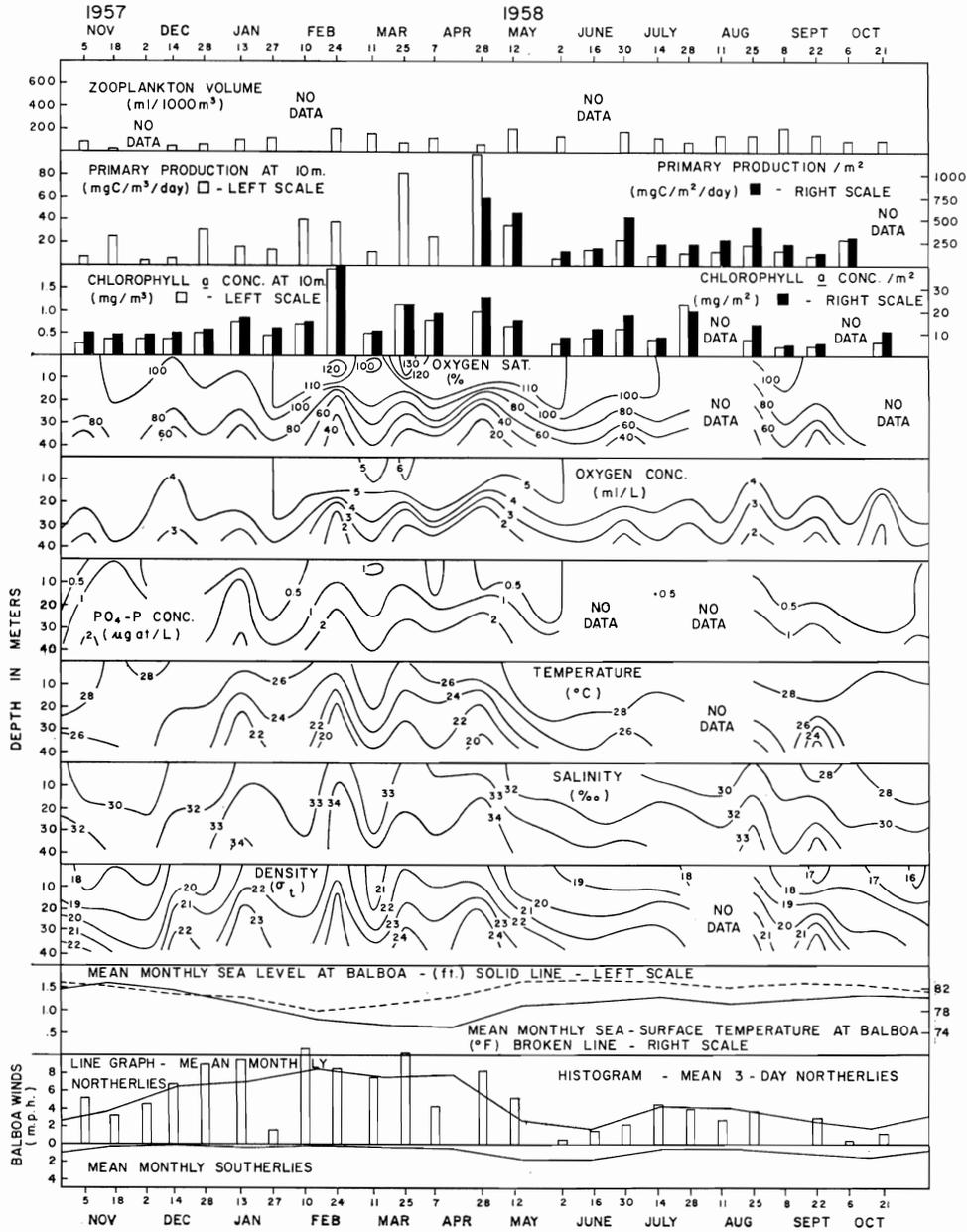


Figure 4. Wind velocity, sea level and sea temperature at Balboa, C. Z., and hydrographic and biological data at Gulf of Panama station, 1957-1958.

Figura 4. Velocidad del viento, nivel del mar y temperatura del mar en Balboa, Z. del C., datos hidrográficos y biológicos en la estación del Golfo de Panamá, 1957-1958.

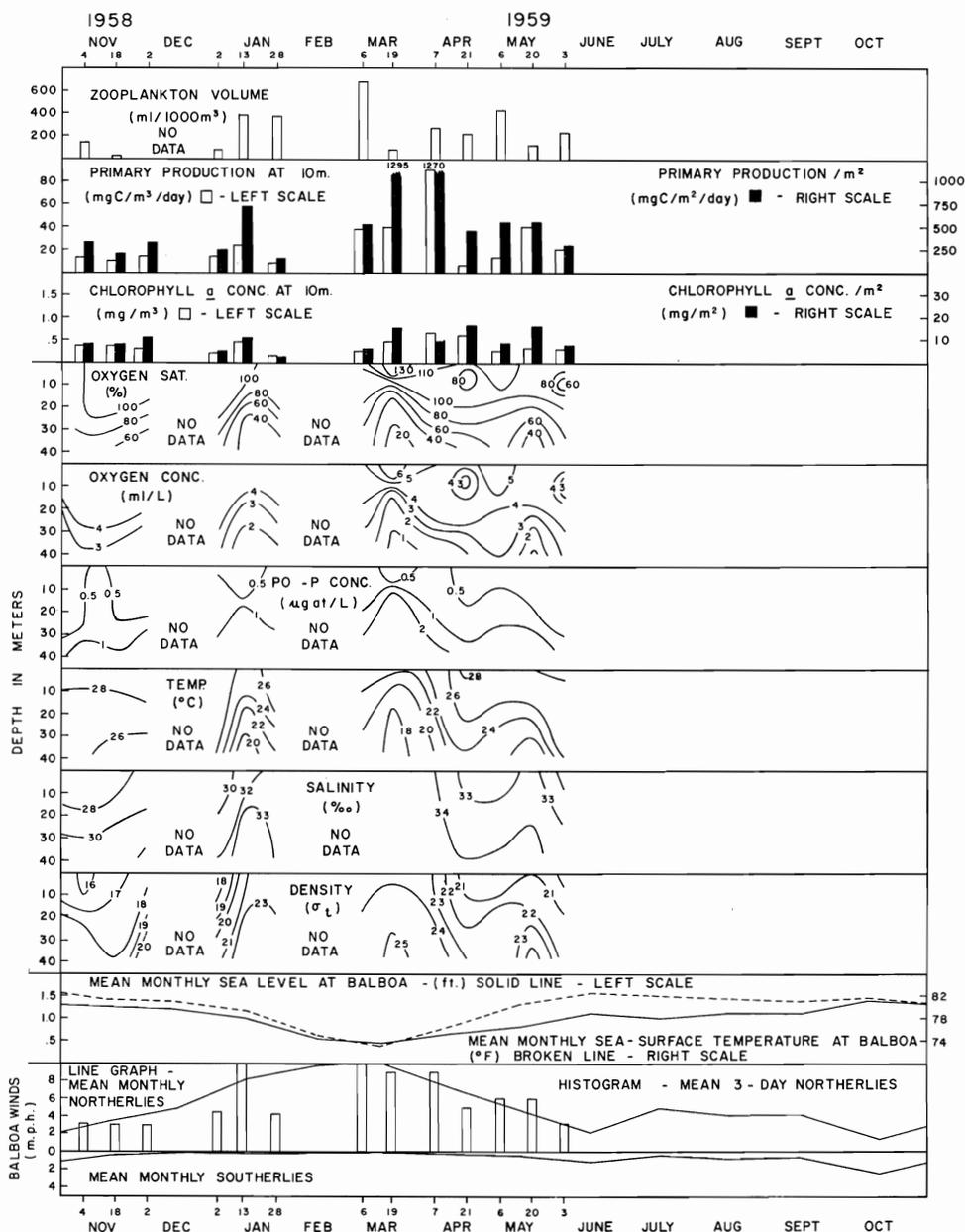


Figure 5. Wind velocity, sea level and sea temperature at Balboa, C. Z., and hydrographic and biological data at Gulf of Panama station, 1958-1959.

Figura 5. Velocidad del viento, nivel del mar y temperatura del mar en Balboa, Z. del C., datos hidrográficos y biológicos en la estación del Golfo de Panamá, 1958-1959.

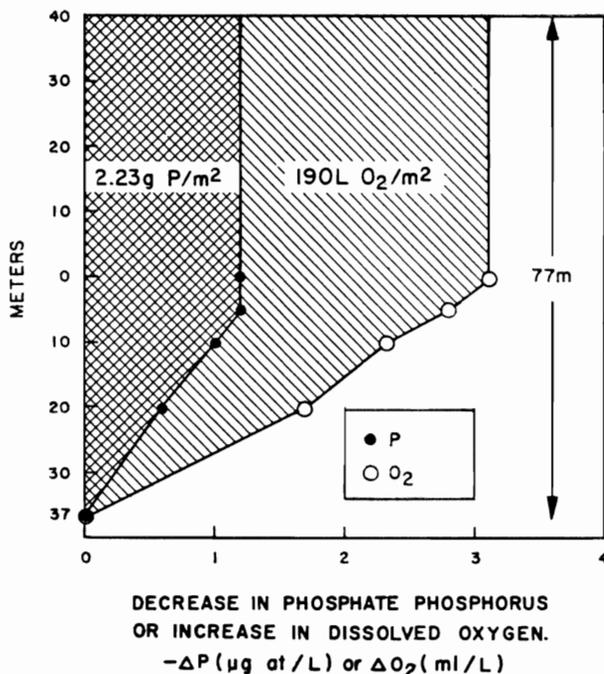


Figure 6. Calculated changes in phosphate-phosphorus and dissolved oxygen concentrations in the water column from values at 37 m. from Table 3, Gulf of Panama station, January-April 1959.

Figura 6. Cambios calculados en el fosfato-fósforo y en las concentraciones del oxígeno disuelto en la columna de agua, según los valores a 37 m. tomados de la Tabla 3. Estación del Golfo de Panamá, período enero-abril, 1959.

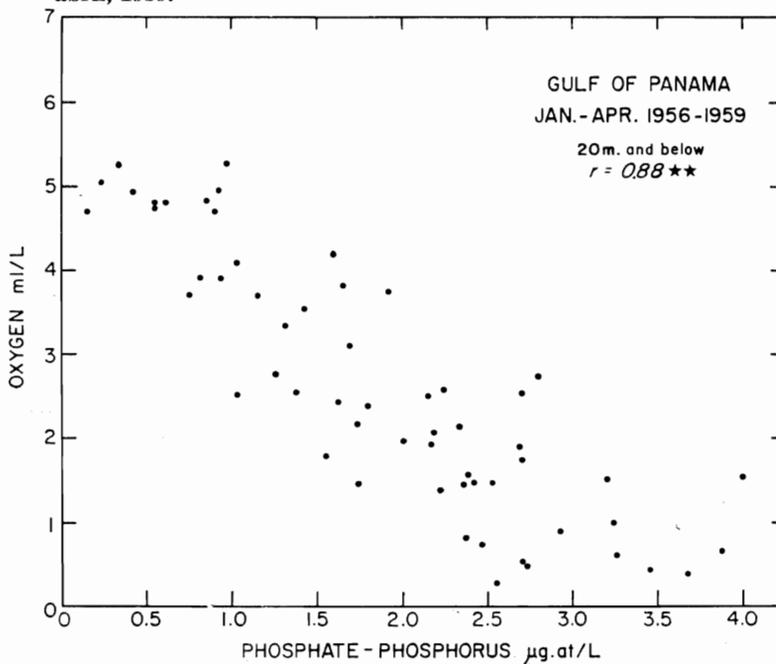


Figure 7. Dissolved oxygen and phosphate-phosphorus concentrations at 20 m. and below, Gulf of Panama station, January-April 1956-1959.

Figura 7. Concentraciones del oxígeno disuelto y del fosfato-fósforo a 20 m. y más abajo en la estación del Golfo de Panamá, período enero-abril, 1956-1959.

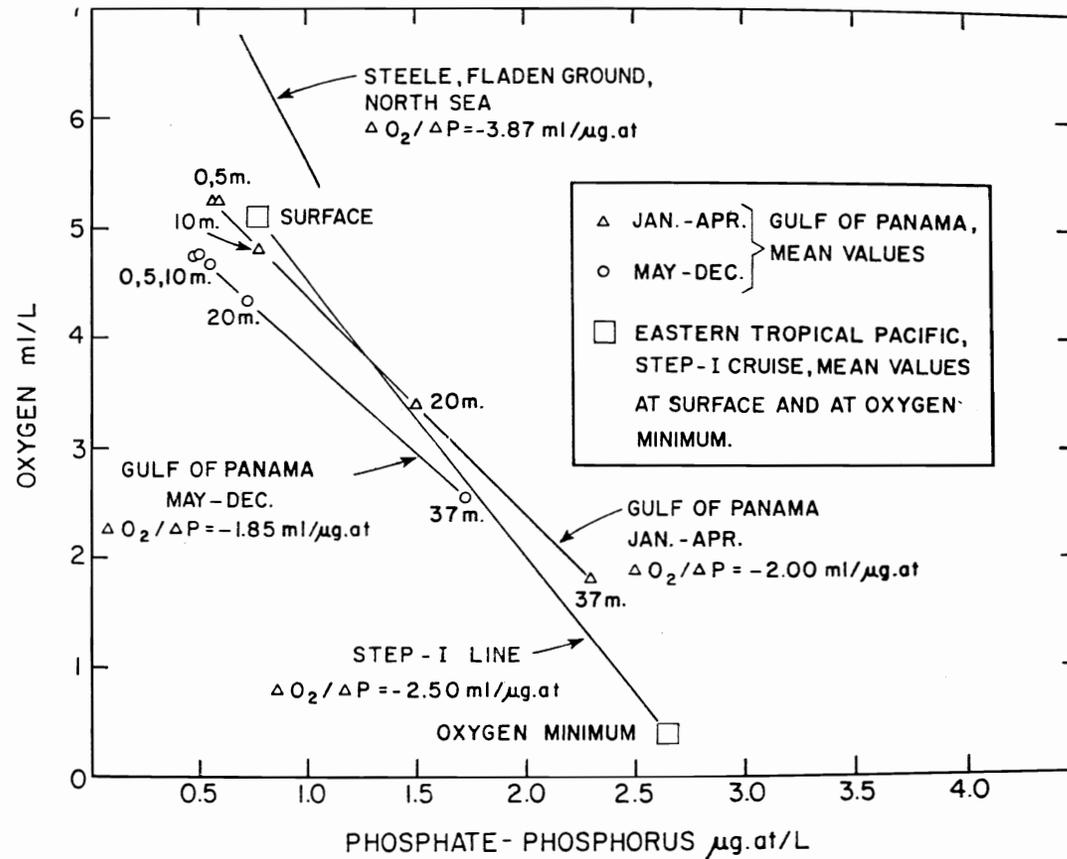


Figure 8. Relationships of dissolved oxygen and phosphate-phosphorus concentrations in the North Sea, Eastern Tropical Pacific, and at the Gulf of Panama station.

Figura 8. Relaciones de las concentraciones del oxígeno disuelto y del fosfato-fósforo en el Mar del Norte, en el Pacífico Oriental Tropical y en la estación del Golfo de Panamá.

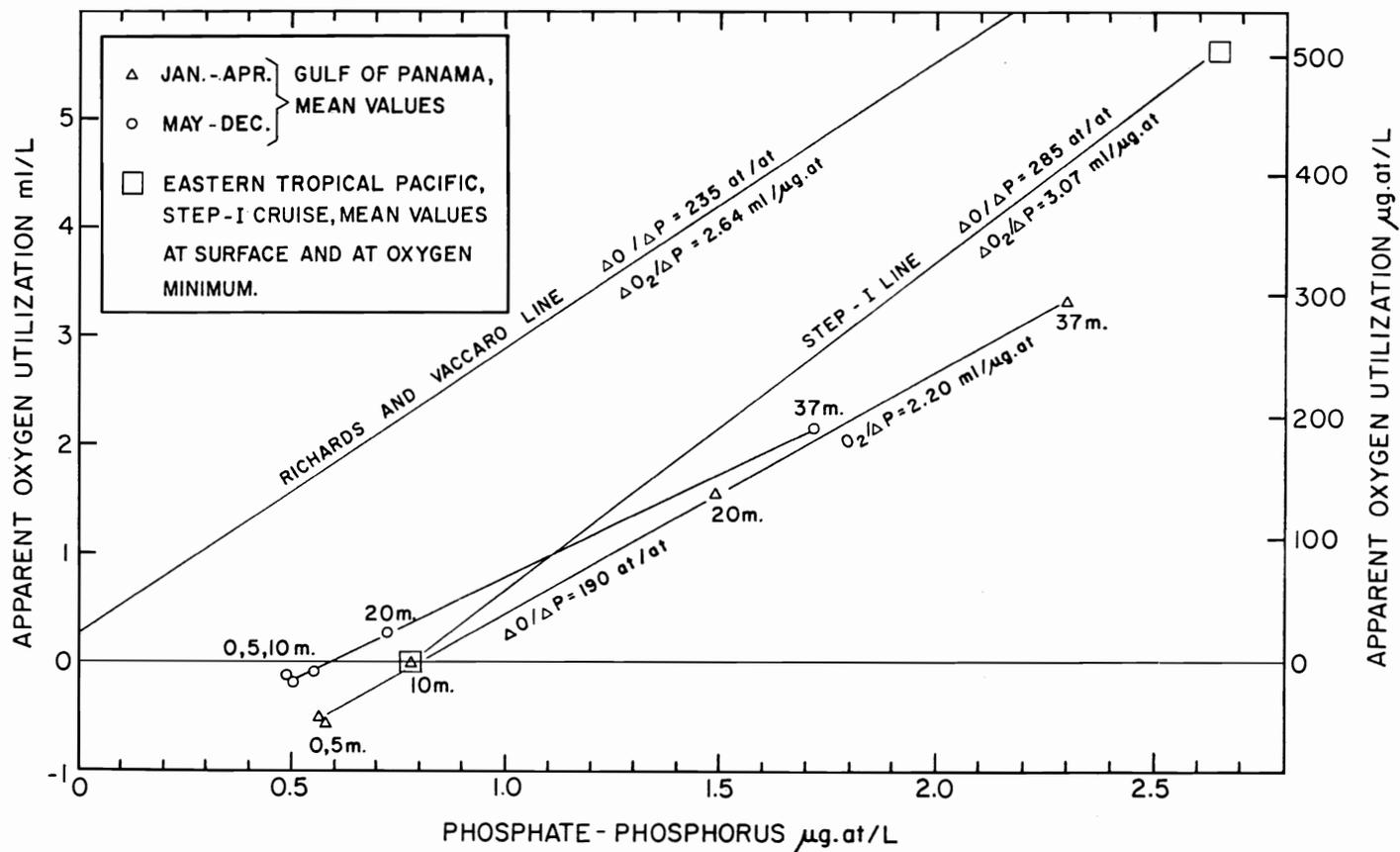


Figure 9. Relationships of apparent oxygen utilization and phosphate-phosphorus concentration in the Eastern Tropical Pacific and at the Gulf of Panama station, compared to that of Richards and Vaccaro (1956).

Figura 9. Relaciones de la utilización aparente del oxígeno y de la concentración del fosfato-fósforo en el Pacífico Oriental Tropical y en la estación del Golfo de Panamá, comparadas con las encontradas por Richards y Vaccaro (1956).

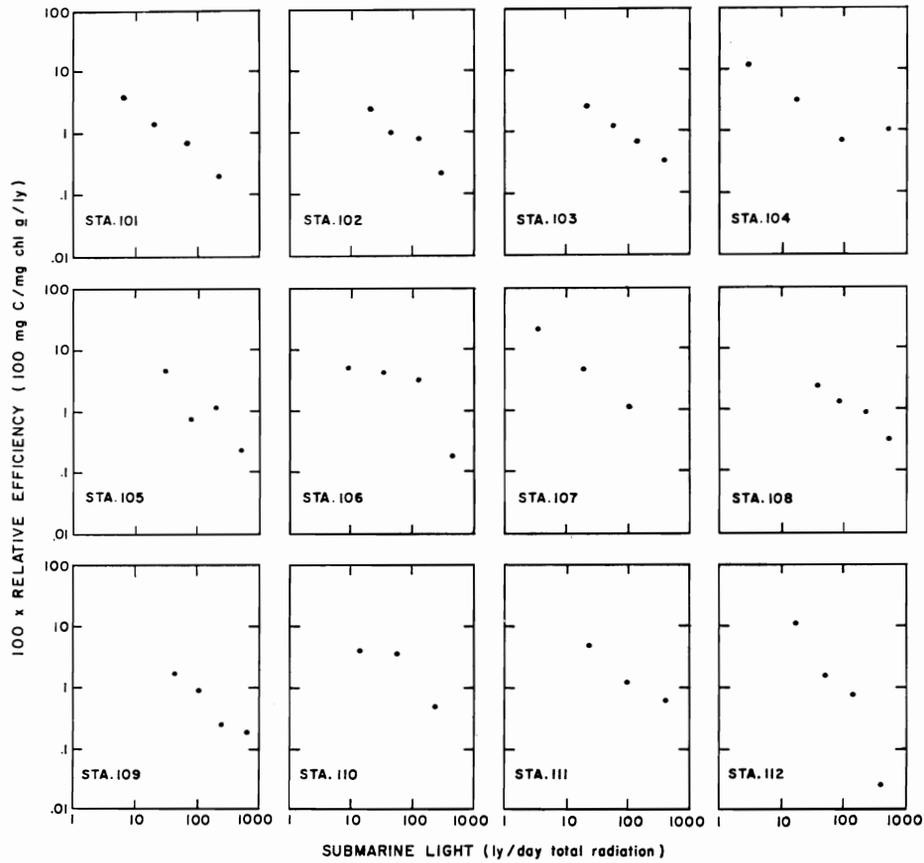


Figure 10. Relative efficiency of photosynthesis as a function of submarine light intensity, Gulf of Panama station, Sta. 101-112.

Figura 10. Eficiencia relativa de la fotosíntesis como una función de la intensidad de la luz submarina. Estación del Golfo de Panamá, Est. 101-112.

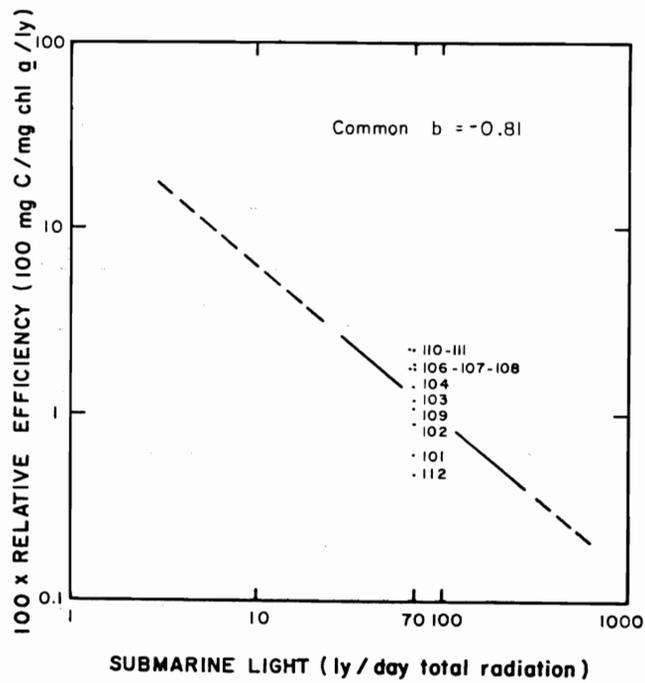


Figure 11. Common slope and adjusted means of relative efficiency of photosynthesis and submarine light intensity, Gulf of Panama station, Sta. 101-112.

Figura 11. Gradiente común y media ajustada de la relativa eficiencia de la fotosíntesis e intensidad de la luz submarina. Estación del Golfo de Panamá, Est. 101-112.

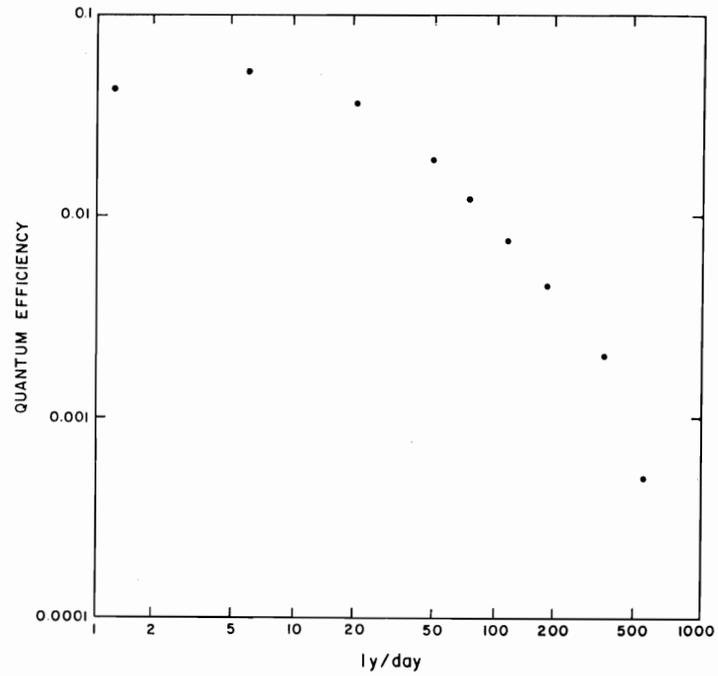


Figure 12. Quantum efficiencies for *Chlorella* as a function of light intensity, from Figure 5 in Manning, Juday and Wolfe (1938).

Figura 12. Eficiencia de "quantum" para *Chlorella*, como una función de la intensidad de la luz, de la Figura 5 de Manning, Juday y Wolfe (1938).

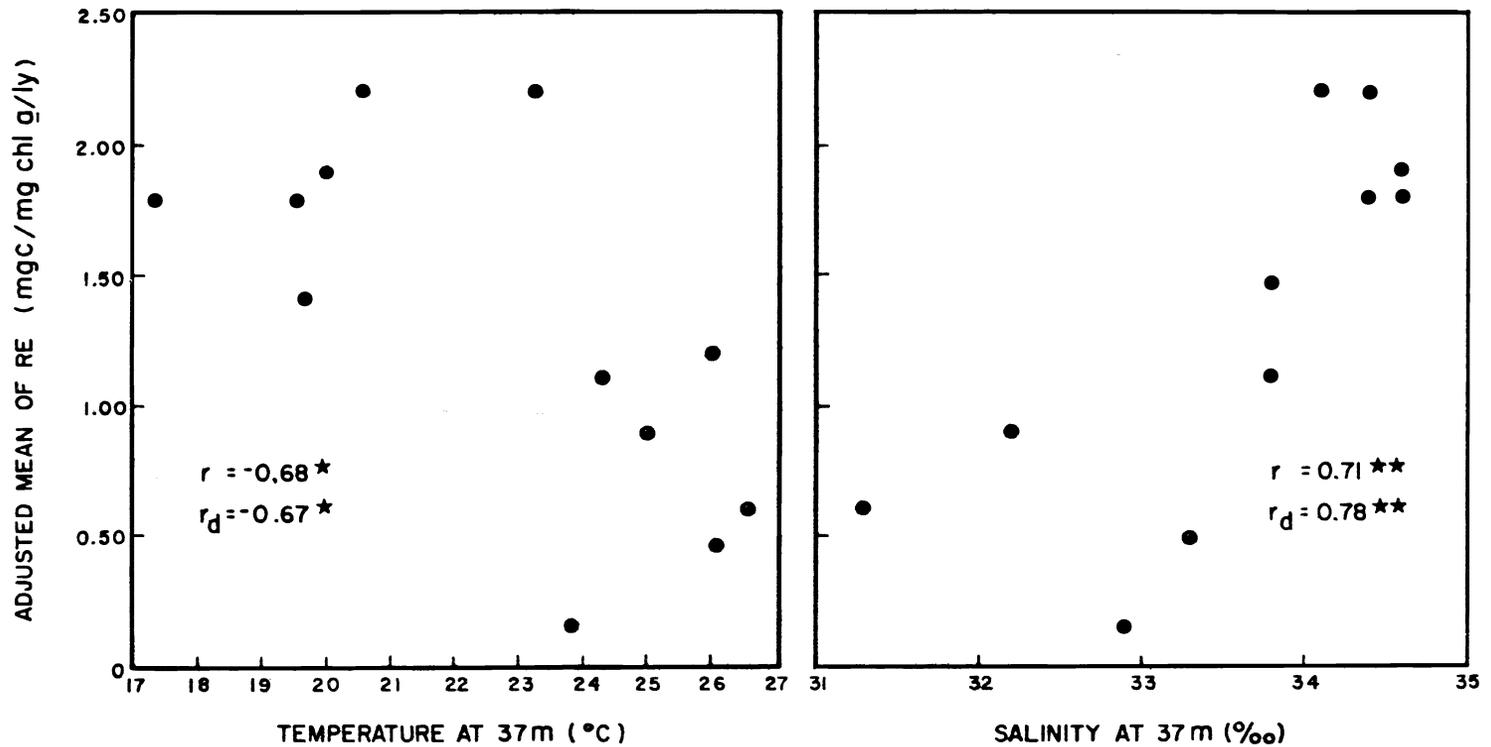


Figure 13. The adjusted mean of relative efficiency of photosynthesis as a function of upwelling indices (temperature and salinity at 37 m.), Gulf of Panama station, Sta. 101-112.

Figura 13. La media ajustada de la eficiencia relativa de la fotosíntesis como una función de los índices de afloramiento, (temperatura y salinidad a 37 m.), estación del Golfo de Panamá, Est. 101-112.

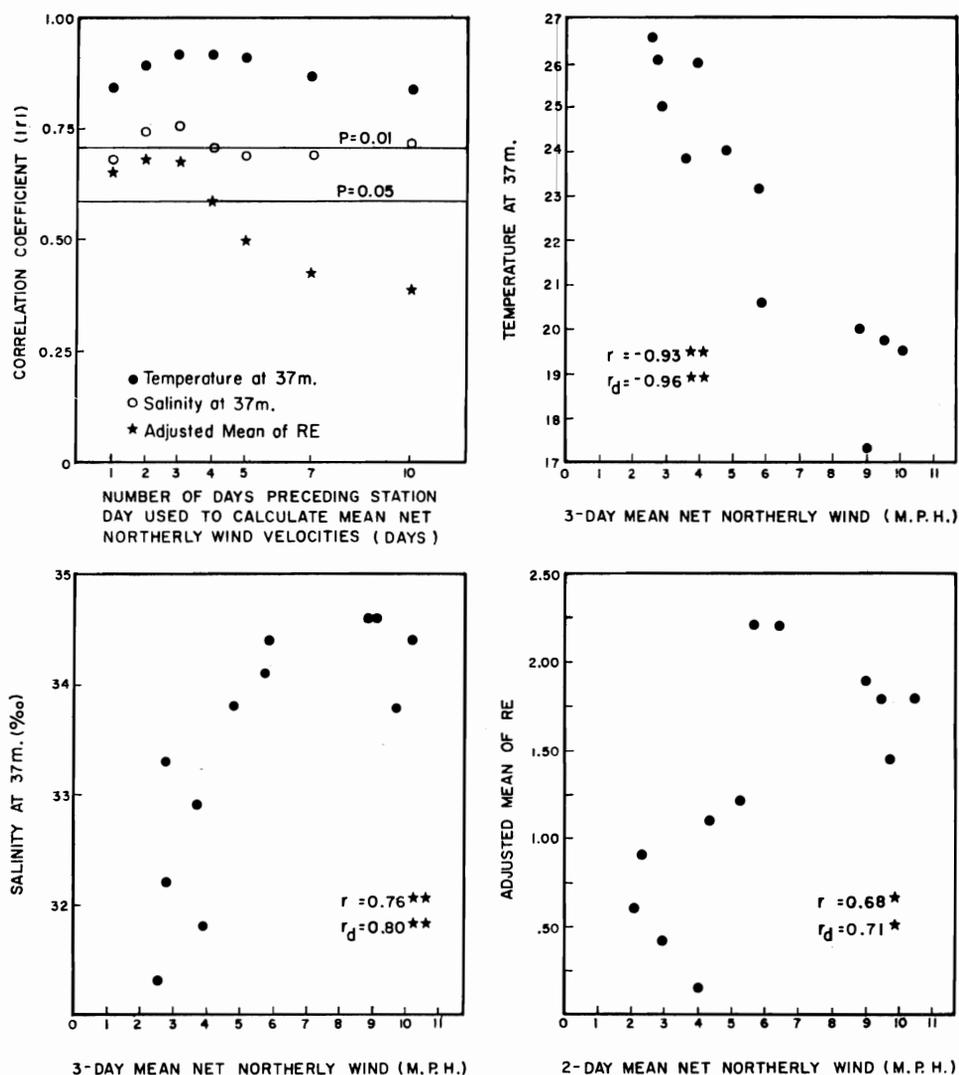


Figure 14. Correlation coefficients of upwelling indices (salinity and temperature at 37 m.) and relative efficiency of photosynthesis (RE) with mean net northerly winds calculated from wind data from varying numbers of days immediately preceding the station day, as a function of the numbers of days; and plots of the best correlated data. Gulf of Panama station, Sta. 101-112.

Figura 14. Coeficientes de correlación de los índices de afloramiento (salinidad y temperatura a 37 m.), y eficiencia relativa de la fotosíntesis (RE) con la media de los vientos netos del norte, calculados según los datos del viento en números variantes de días que precedieron inmediatamente al día de la estación, como una función del número de días, y gráficos de los datos mejor correlacionados. Estación del Golfo de Panamá, Est. 101-112.

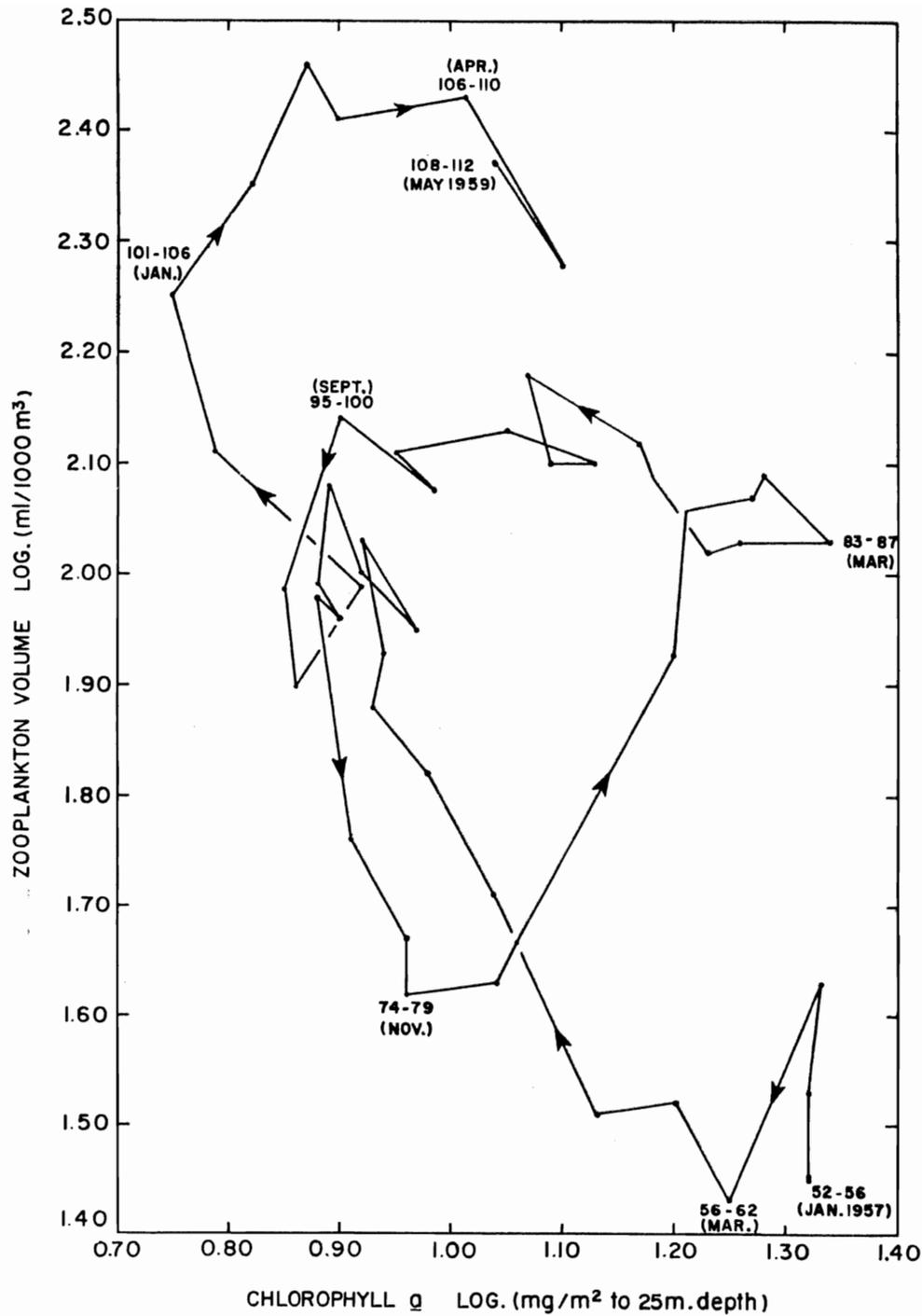
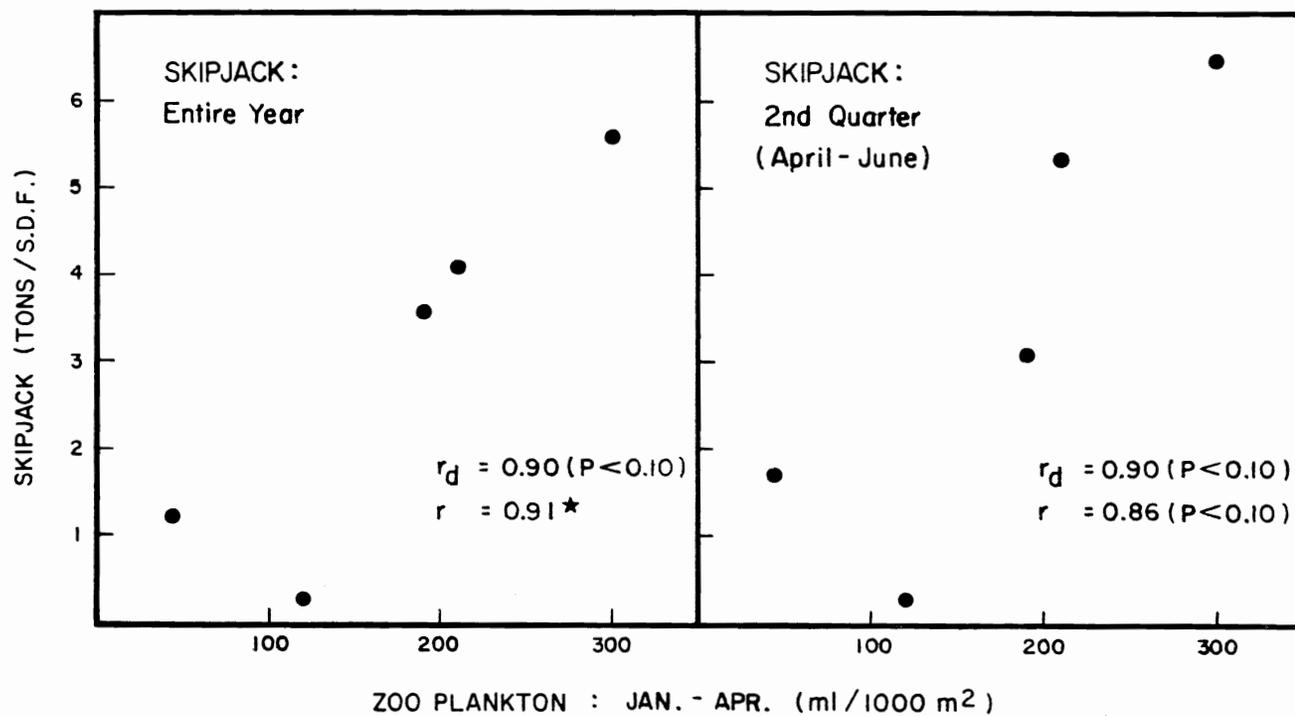


Figure 15. Five-station moving averages of logarithms of simultaneous measurements of zooplankton and chlorophyll *a* concentrations. Numbers represent the range of station numbers from which the mean was calculated, and the central months of the periods are given within the parentheses. Gulf of Panama station, Sta. 52-112.

Figura 15. La media móvil de cinco estaciones de logaritmos de mediciones simultáneas de concentraciones de zooplancton y clorofila *a*. Los números representan el orden de los números de las estaciones de la cuál, la media fué calculada, y los meses centrales de los periodos se dan entre paréntesis. Estación del Golfo de Panamá, Est. 52-112.



GULF OF PANAMA

Figure 16. Skipjack tuna (tons per standard-day-of-fishing in statistical areas 005-075-14, 15, 19, and 20) as a function of zooplankton concentration at the Gulf of Panama station, January-April 1955-1959.

Figura 16. El atún barrilete (toneladas por día estándar de pesca en las áreas estadísticas 005-075-14, 15, 19 y 20), como una función de la concentración de zooplancton en la estación del Golfo de Panamá, periodo enero-abril 1955-1959.

TABLE 1. Rise in meters of isotherms and isohalines, Gulf of Panama station.**TABLA 1. Subida en metros de las isothermas e isohalinas en la estación del Golfo de Panamá.**

	Season Temporada	Total rise in meters Subida total en metros		
		Isotherms Isothermas	Isohalines Isohalinas	Mean Media
Dec. 24, 1954 - May 3, 1955	Upwelling Afloramiento	73	68	70
May 3, 1955 - Dec. 26, 1955	Rainy Lluviosa	58	50	54
Dec. 26, 1955 - Apr. 30, 1956	Upwelling Afloramiento	74	103	88
Apr. 30, 1956 - Dec. 17, 1956	Rainy Lluviosa	48	54	51
Dec. 17, 1956 - May 6, 1957	Upwelling Afloramiento	49	62	55
May 6, 1957 - Dec. 28, 1957	Rainy Lluviosa	47	60	54
Dec. 28, 1957 - Apr. 28, 1958	Upwelling Afloramiento	92	103	98
Apr. 28, 1958 - Jan. 2, 1959	Rainy Lluviosa	33	50	42
Mean values Valores medios	Upwelling Afloramiento	72	84	78
	Rainy Lluviosa	46	54	50

TABLE 2. Statistics of biological observations for upwelling and rainy seasons, Gulf of Panama station, Nov. 1954 - June 1959.**TABLA 2.** Estadísticas de las observaciones biológicas para las temporadas de afloramiento y de lluvia en la estación del Golfo de Panamá, noviembre de 1954 - junio de 1959.

	Stations		Upwelling season Jan. - Apr.	Rainy season May - Dec.	Significance level (rank test)
	Estaciones		Temporada de afloramiento Enero - Abril	Temporada lluviosa Mayo - Dic	Nivel de significancia (prueba de rango)
Chlorophyll <i>a</i> in water column (mg/m ² to 25 m) Clorofila <i>a</i> en la columna de agua (mg/m ² hasta los 25 m)	52 - 112	\bar{x}	17	11	**
		s	8.9	4.1	
		ω	2.5 - 34	4.8 - 20	
		N	22	35	
Primary production at 10 m (mg C/m ³ /day ₂₄) Producción primaria a los 10 m (mg C/m ³ /día ₂₄)	27 - 112	\bar{x}	30	12	**
		s	25	8.9	
		ω	1.5 - 99	1.2 - 40	
		N	30	49	
Primary production in water column (mg C/m ² /day ₂₄ to 15 m) Producción primaria en la columna de agua (mg C/m ² /día ₂₄ hasta 15 m)	87 - 112	\bar{x}	680	330	*
		s	420	140	
		ω	160 - 1300	160 - 580	
		N	8	17	
Zooplankton crop (ml/1000 m ³) Cosecha de zooplankton (ml/1000 m ³)	1 - 112	\bar{x}	160	92	n.s.
		s	200	72	
		ω	5 - 770	6 - 430	
		N	37	61	

TABLE 3. Means of concentrations, and differences of concentrations, at various depths, from concentrations at 37 m., of phosphate-phosphorus and dissolved oxygen during January-April, 1959, Gulf of Panama station.**TABLA 3.** Promedio y diferencia de las concentraciones a distintas profundidades, según las concentraciones a los 37 m. de fosfato-fósforo y oxígeno disuelto durante el periodo enero-abril de 1959, en la estación del Golfo de Panamá.

Depth (m)	Phosphate conc. ($\mu\text{g.at/L}$)	Phosphorus change ($\mu\text{g.at/L}$)	Dissolved oxygen conc. (ml/L)	Dissolved oxygen change (ml/L)
Profundidad (m)	Fosfato conc. ($\mu\text{g.at/L}$)	Fósforo cambio	Oxígeno disuelto conc. (ml/L)	Oxígeno disuelto cambio
0	0.5	-1.2	5.1	3.1
5	0.5	-1.2	4.8	2.8
10	0.7	-1.0	4.3	2.3
20	1.1	-0.6	3.7	1.7
37	1.7	0.0	2.0	0.0

TABLE 4. Carbon fixation in the water column and differences in oxygen and phosphate concentrations from the bottom (37 m.) to the top of the water column, stations 87-112, Gulf of Panama station.

TABLA 4. Fijación del carbono en la columna de agua y diferencias en las concentraciones de oxígeno y fosfato desde el fondo (37 m.) hasta la cima de la columna de agua, estaciones 87-112, estación del Golfo de Panamá.

Station Estación	g C/m ² /day ₂₄ to 15 m.	$\Delta O_{2\ 37-0}$ ml/L	$-\Delta P_{37-0}$ $\mu\text{g at/L}$
87	0.76	4.67	2.11
88	0.58	3.46	1.56
89	0.16	2.13	0.84
92	0.24	1.54	0.46
95	0.42	3.15	1.31
96	0.23	1.70	0.87
97	0.17	3.05	1.12
98	0.30	0.92	0.39
100	0.33	1.63	0.62
101	0.19	2.00	0.48
102	0.34	2.94	1.40
103	0.26	1.56	0.88
104	0.72	3.11	1.67
105	0.16	2.69	0.80
106	0.53	2.37	0.73
107	1.30	5.96	1.96
108	1.27	3.58	1.65
109	0.46	2.36	0.60
110	0.54	2.00	0.66
111	0.56	3.61	1.39
112	0.28	1.06	0.43

TABLE 5. Three-day mean net northerly wind, salinity and temperature at 37 m., and adjusted means of relative efficiency, stations 101-112, Gulf of Panama station.

TABLA 5. Media de tres días del viento neto del norte, salinidad y temperatura a los 37 m., y medias ajustadas de la eficiencia relativa, estaciones 101-112, estación del Golfo de Panamá.

Station Estación	3-day mean net northerly wind (m.p.h.) Media de tres días del viento neto del norte (m.p.h.)	Salinity at 37 m. ($^{\circ}/_{\infty}$) Salinidad a los 37 m. ($^{\circ}/_{\infty}$)	Temperature at 37 m. ($^{\circ}\text{C}$) Temperatura a los 37 m. ($^{\circ}\text{C}$)	Adjusted means RE Medias ajustadas RE
101	2.59	31.3	26.6	0.60
102	2.80	32.2	25.0	0.90
103	3.90	31.8	26.0	1.2
104	9.66	33.8	19.7	1.4
105	3.63	32.9	23.8	0.16
106	10.12	34.4	19.5	1.8
107	9.01	34.6	17.3	1.8
108	8.81	34.6	20.0	1.9
109	4.73	33.8	24.3	1.1
110	5.68	34.1	23.2	2.2
111	5.84	34.4	20.6	2.2
112	2.71	33.3	26.1	0.48

TABLE 6. Correlation coefficients for mean net northerly wind calculated from varying numbers of days immediately preceding the station day correlated with temperature and salinity at 37 m., and adjusted means of relative efficiency, stations 101-112, Gulf of Panama station.

TABLA 6. Coeficientes de correlación para la media del viento neto del norte, calculados según números variables de días, que preceden inmediatamente a la fecha de la estación, correlacionados con la temperatura y la salinidad a los 37 m., y medias ajustadas de la eficiencia relativa, estaciones 101-112, estación del Golfo de Panamá.

Mean net northerly wind Days preceding station day	Temperature at 37 m.		Salinity at 37 m.		RE Adjusted means	
	r	r _d	r	r _d	r	r _d
Media del viento neto del norte	Temperatura a los 37 m.		Salinidad a los 37 m.		RE Medias ajustadas	
Días que preceden a la fecha de la estación	r	r _d	r	r _d	r	r _d
1	-0.84**		0.68*		0.66*	
2	-0.90**		0.74**		0.68*	0.71*
3	-0.93**	-0.96**	0.76**	0.80**	0.67*	
4	-0.93**		0.71**		0.58*	
5	-0.92**		0.69*		0.50 n.s.	
7	-0.87**		0.69*		0.43 n.s.	
10	-0.84**		0.72**		0.39 n.s.	

TABLE 7. Comparison of photosynthesis (P) determined by Ryther's method using light data (1956) with observed photosynthesis (P_{obs}), stations 101-112, Gulf of Panama station.

TABLA 7. Comparación de la fotosíntesis (P) determinada por el método de Ryther usando los datos de luz (1956) con la fotosíntesis observada (P_{obs}), estaciones 101-112, estación del Golfo de Panamá.

Sta	I. ly/day	R.	k	P _{sat} mgC/m ³ /hr	P gC/m ² /day	P _{obs} gC/m ² /day	P _{obs} /P	P _{obs} /P + 25%
101	230	15	0.24	1.6	0.10	0.19	1.9	2.4
102	290	17	0.17	2.4	0.24	0.34	1.4	1.8
103	372	19	0.19	2.2	0.22	0.26	1.2	1.5
104	509	22	0.34	15.0	0.97	0.72	0.7	0.9
105	515	23	0.19	1.1	0.13	0.16	1.2	1.5
106	463	22	0.26	3.3	0.28	0.53	1.9	2.4
107	589	24	0.34	15.0	1.0	1.3	1.3	1.6
108	545	23	0.17	9.2	1.2	1.3	1.1	1.4
109	621	25	0.17	4.3	0.63	0.46	0.7	0.9
110	221	14	0.28	6.1	0.30	0.54	1.8	2.2
111	413	20	0.28	3.6	0.26	0.56	2.2	2.8
112	410	20	0.21	2.4	0.23	0.28	1.2	1.5
						median	1.2	1.6
						mediano		
						mean	1.4	1.7
						media		

Note: P_{sat} is here taken to be maximum photosynthesis in the water column (i.e., at one of the four depths sampled).

Nota: P_{sat} en este caso se considera como la fotosíntesis máxima en la columna de agua (i.e. a una de las cuatro profundidades muestreadas).

TABLE 8. Some productivity-chlorophyll ratios from the tropics compared to that of Ryther and Yentsch, 1957.**TABLA 8. Algunas proporciones de la productividad y clorofila en los trópicos comparadas con las de Ryther y Yentsch, 1957.**

Reference - Referencia	Region - Región	Measurement Medida	Latitude Latitud	n	I ₀ (ly/day) mean	Chl. σ (mg/m ³) md.	Ratio - Proporción (mgC/mg Chl σ /hr) range md. 2 x md.
Ryther and Yentsch, 1957	Mainly temperate coastal	P _{sat}	-	-	435(a)	2.8(b)	- 3.7(b)
This paper	Gulf of Panama	P _{max}	8°45'N	18	440	0.30	3-46 11.
Joseph (unpublished)	Off Galapagos Is.	Surface at P _{max}	5°N - 5°S	11	450	0.09	3-23 11.
SIO Ref. 61-18	S.E. Tropical Pacific	Surface at P _{max}	5°N - 12°00'S	8	370	0.17	5-23 12.
SIO Ref. 61-18	S.E. Tropical Pacific	Surface at P _{max}	12°01'N - 24°S	15	500	0.17	2-26 5.7
Holmes, Schaefer & Shimada, 1957	E. Tropical Pacific	P _{max}	12°N - 4°S	7	-	0.32(c)	0.1-10(c) 6.4(c)
Stemann Nielson, 1959	Tropical	Surface at P _{sat}	-	-	-	-	- 9.
Doty, 1961	Tropical Pacific	-	-	-	-	-	- 7.4+
Holmes, 1958	N.E. Tropical Pacific	Surface at 1000 f.c.	20°N - 5°S	15	-	0.27(d)	0.7- 7(d) 2.0(d) 4.0
Holmes, Schaefer & Shimada, 1957	E. Tropical Pacific	Surface at 1000 f.c.	12°N - 4°S	13	-	0.31(c)	0.1-12(c) 3.4(c) 6.8
Shimada, 1958	Clarion Is.	Surface at 1000 f.c.	18°20'N	-	-	0.11	- 4.2 8.4
SIO Ref. 60-20	Costa Rican Thermal Dome	Surface at 1000 f.c.	ca. 8°N	13	460	0.08	3-57 13. 26.

(a) from Table 2 - de la Tabla 2

(b) mean value - valor medio

(c) from Table 1 - de la Table 1

(d) from Figures 1 and 2 - de las Figuras 1 y 2

TABLE 9. Correlation coefficients (r) for zooplankton ($\log[\text{ml}/1000 \text{ m}^3]$) and chlorophyll *a* ($\log [\text{mg}/\text{m}^2]$), Gulf of Panama station.**TABLA 9.** Coeficientes de correlación (r) para el zooplancton ($\log[\text{ml}/1000\text{m}^3]$) y clorofila *a* ($\log[\text{mg}/\text{m}^2]$), estación del Golfo de Panamá.

Season	Simultaneous measurements	Zooplankton lagged 2 weeks
Temporada	Medidas simultáneas	Zooplancton con atraso de 2 semanas
All data—Todos los datos	0.09 n.s.	-0.27 n.s.
All upwelling data	-0.40 n.s.	-0.27 n.s.
Todos los datos del afloramiento		
All rainy season data	-0.13 n.s.	-0.06 n.s.
Todos los datos de la temporada lluviosa		
Upwelling season 1957	0.54 n.s.	0.25 n.s.
Temporada de afloramiento 1957		
Upwelling season 1958	-0.05 n.s.	0.67 n.s.
Temporada de afloramiento 1958		
Upwelling season 1959	-0.29 n.s.	0.52 n.s.
Temporada de afloramiento 1959		
Rainy season 1957	-0.30 n.s.	0.05 n.s.
Temporada lluviosa 1957		
Rainy season 1958	0.00 n.s.	0.26 n.s.
Temporada lluviosa 1958		

TABLE 10. Correlation coefficients (r) and regression coefficients (b) for zooplankton ($\log[\text{ml}/1000\text{m}^3]$) and phytoplankton ($\log[10 \text{ ml}/\text{m}^3]$), Gulf of Panama station.**TABLA 10.** Coeficientes de correlación (r) y coeficientes de regresión (b) para el zooplancton ($\log[\text{ml}/1000 \text{ m}^3]$) y fitoplancton ($\log[10 \text{ ml}/\text{m}^3]$), estación del Golfo de Panamá.

Season	Simultaneous measurements			Zooplankton lagged 2 weeks		
	b	r		b	r	
Temporada	Medidas simultáneas			Zooplancton con atraso de 2 semanas		
	b	r		b	r	
All data—Todos los datos	0.15	0.32	**	0.27	0.32	**
All upwelling data		0.14	n.s.		0.34	n.s.
Todos los datos del afloramiento						
All rainy season data	0.19	0.35	**	0.21	0.33	*
Todos los datos de la temporada lluviosa						
Upwelling season 1955		-0.30	n.s.		-0.13	n.s.
Temporada de afloramiento 1955						
Upwelling season 1957		-0.09	n.s.		0.74	n.s.
Temporada de afloramiento 1957						
Upwelling season 1958		0.02	n.s.		0.62	n.s.
Temporada de afloramiento 1958						
Upwelling season 1959		0.13	n.s.		0.65	n.s.
Temporada de afloramiento 1959						
Rainy season 1955		0.23	n.s.		0.44	n.s.
Temporada lluviosa 1955						
Rainy season 1956		-0.18	n.s.		-	-
Temporada lluviosa 1956						
Rainy season 1957		-0.19	n.s.		0.33	n.s.
Temporada lluviosa						
Rainy season 1958		0.26	n.s.		0.01	n.s.
Temporada lluviosa 1958						

TABLE 11. Mean values of meteorological, hydrographic, and biological variables tested for significant differences among years 1955-1959, with maximum expected differences between sample means and true means dependent upon the number in the sample, Gulf of Panama station.

TABLA 11. Valores medios de las variables meteorológicas, hidrográficas y biológicas probados para ver las diferencias significantes entre los años 1955-1959, con las diferencias máximas esperadas entre las medias de las muestras y medias reales que dependen del número en la muestra, estación del Golfo de Panamá.

Mean values of variables in the Gulf of Panama														
Period	Row	Variables	Units	n	1955	1956	1957	1958	1959	Test	Prob-ability	Maximum expected differences between sample mean and true mean, $P < 0.95$		
												n=8	n=16	n=32
Valores medios de las variables en el Golfo de Panamá														
Período	Línea	Variables	Unidades	n	1955	1956	1957	1958	1959	Prueba	Proba-bilidad	Diferencias máximas esperada entre la media de la muestras y la media real, $P < 0.95$		
												n=8	n=16	n=32
Jan-April	1	Northerly wind (N)	m.p.h.	120	7.3	7.6	8.0	7.7	8.8	Link-Wallace	*			
En.-abril		Viento norte (N)												
Jan-April	2	Surface temperature at Balboa	°F	120	76.9	76.6	76.3	78.9	76.1					
En.-abril														
Jan-April	3	Sea level at Balboa	ft.	120	0.58	0.59	0.68	0.82	0.68					
En.-abril														
Jan-April	4	3-day northerly wind (N)	m.p.h.	7-9	7.2	8.1	8.2	7.6	7.3	Kruskal-Wallace	"H"	n.s.		
En.-abril		Viento norte de tres días (N)												
Jan-April	5	3-day net northerly wind (N-S)	m.p.h.	7-9	7.0	8.0	8.0	7.1	7.1	Kruskal-Wallace	"H"	n.s.		
En.-abril		Viento neto del norte de tres días (N-S)												
Jan-April	6	Temperature at 37 m.	°C	7-9	19.3	18.0	18.7	21.3	21.5	Kruskal-Wallace	"H"	< 0.10	2.1	
En.-abril		Temperatura a los 37 m.											1.5	
Jan-April	7	Salinity at 37 m.	‰	7-9	34.44	34.56	34.07	34.07	33.71	Kruskal-Wallace	"H"	n.s.		
En.-abril		Salinidad a los 37 m.												
Jan-April	8	Density at 37 m.	σ _t	7-9	24.44	24.87	24.37	23.73	23.31	Kruskal-Wallace	"H"	< 0.10		
En.-abril		Densidad a los 37 m.												
Jan-April	9	$-\Delta P_{37-0}$	μg. at/L	7-9	-	1.78	2.57	1.42	1.18	Kruskal-Wallace	"H"	**	0.56	
En.-abril													0.40	
Jan-April	10	$\Delta O_{2\ 37-0}$	ml/L	7-9	3.58	3.70	4.35	3.04	3.09	Kruskal-Wallace	"H"	n.s.	0.94	
En.-abril													0.66	
Jan-April	11	Carbon fixation at 10 m.	mgC/m ² /day ₂₄	6-9	-	26	24	41	32	Kruskal-Wallace	"H"	n.s.	17	
En.-abril		Fijación del carbono a los 10 m.											12	
Jan-April	12	Chlorophyll <i>a</i> in water column to 25 m.	mg/m ²	7-8	-	-	21	21	9.3	Kruskal-Wallace	"H"	**	6.1	
En.-abril		Clorofila <i>a</i> en la columna de agua hasta los 25 m.											4.4	
Jan-April	13	Extinction coefficient (k) at station	-	7-9	-	-	0.21	0.14	0.16	Kruskal-Wallace	"H"	*	0.05	
En.-abril		Coefficiente de extinción (k) en la estación											0.03	
Jan-April	14	Zooplankton crop	ml/1000 m ³	7-9	190	210	45	120	300	Kruskal-Wallace	"H"	**	140	
En.-abril		Cosecha de zooplancton											100	
													70	

TABLE 11. (Continued)

Period	Row	Variables	Units	1955	1956	1957	1958	1959
Year	15	Anchoveta	Scoops/S.D.F.	4100	5400	5900	6200	5500
Año			"Scoops"/D.E.P.					
Year	16	Skipjack	Tons/S.D.F.	3.6	4.1	1.3	0.3	5.7
Año		Barrilete	Tons./D.E.P.					
April-June	17	Skipjack	Tons/S.D.F.	3.1	5.4	1.8	0.4	6.5
Abril-junio		Barrilete	Tons./D.E.P.					
Year	18	Yellowfin	Tons/S.D.F.	3.3	2.3	4.4	3.2	2.9
Año		Atún aleta amarilla	Tons./D.E.P.					
Year	19	Yellowfin and skipjack	Tons/S.D.F.	6.9	6.4	5.7	3.5	8.6
Año		Atún aleta amarilla y barrilete	Tons./D.E.P.					

TABLE 12. Mean value (Jan.-April) of northerly wind velocity, sea level, and surface temperature at Balboa, and mean annual catch/S.D.F. of anchoveta, yellowfin, and skipjack in areas 005-075-14, 15, 19, and 20, Gulf of Panama.

TABLA 12. Valores medios (enero-abril) de la velocidad del viento norte, nivel del mar, y temperatura de la superficie en Balboa, y captura/D.E.P. media anual de la anchoveta, atún aleta amarilla y del barrilete, en las áreas 005-075-14, 15, 19 y 20, Golfo de Panamá.

Year	Mean values at Balboa (Jan.-April)			Mean annual catch/S.D.F. Gulf of Panama Statistical areas 005-075-14, 15, 19 and 20			
	Northerly wind (m.p.h.)	Sea level (ft.)	Surface temp. (°F)	Anchoveta (scoops/S.D.F.)	Yellowfin (tons/S.D.F.)	Skipjack (tons/S.D.F.)	Combined yellowfin & skipjack (tons/S.D.F.)
Año	Valores medios en Balboa (enero-abril)			Captura/D.E.P. media anual Golfo de Panamá Áreas estadísticas 005-075-14, 15, 19 y 20			
	Viento del norte (m.p.h.)	Nivel del mar (pies)	Temp. de la superficie (°F)	Anchoveta (scoops/D.E.P.)	Atún aleta amarilla (tons./D.E.P.)	Barrilete (tons./D.E.P.)	Atún aleta amarilla y barrilete combinados (tons./D.E.P.)
1947	8.5	0.38	77.0	3600	-	-	-
1948	8.6	0.55	76.5	4600	-	-	-
1949	7.8	0.39	75.1	6800	-	-	-
1950	7.8	0.25	75.9	3600	-	-	-
1951	6.9	0.50	76.9	5800	6.4	3.5	9.9
1952	8.2	0.31	75.8	6200	4.2	1.4	5.6
1953	8.1	0.68	77.3	4200	1.7	0.6	2.3
1954	7.6	0.41	77.3	5300	3.0	1.7	4.7
1955	7.3	0.58	76.9	4100	3.3	3.6	6.9
1956	7.6	0.59	76.6	5400	2.3	4.1	6.4
1957	8.0	0.68	76.3	5900	4.4	1.3	5.7
1958	7.7	0.82	78.9	6200	3.2	0.3	3.5
1959	8.8	0.68	76.1	5500	2.9	5.7	8.6
1960	6.0	0.67	77.6	6400	3.8	5.8	9.6

ALGUNAS RELACIONES DE LAS VARIABLES METEOROLOGICAS, HIDROGRAFICAS Y BIOLOGICAS EN EL GOLFO DE PANAMA.

por

Eric D. Forsbergh

RESUMEN

Un promedio de 78 m. de agua fué desplazado verticalmente por la fuerza de los vientos que ocasionan el fenómeno conocido por afloramiento durante la estación seca (enero a abril) en la Bahía de Panamá, a la cabeza del Golfo de Panamá.

La cosecha estable de fitoplancton y su productividad fueron significativamente mayores durante los meses de afloramiento, que durante la estación lluviosa.

Se obtuvieron resultados equivalentes por medio de tres diferentes métodos usados para calcular la fotosíntesis: medición directa con radio-carbono, aumento del oxígeno disuelto en la columna de agua, y disminución del fosfato-fósforo en la columna de agua. Por medio del fitoplancton durante cada estación de afloramiento (enero-abril), se fijaron alrededor de 90 g. de carbono por metro cuadrado de la superficie del mar, y durante cada estación lluviosa (mayo-diciembre) se fijaron 90 g. de carbono lo que resulta en una producción anual de aproximadamente 180 g. de carbono por metro cuadrado de la superficie del mar.

La fijación del carbono tuvo una relación significativa tanto con el oxígeno disuelto como con el fosfato-fósforo, y alrededor del 35 por ciento de la variación en cualquier caso puede atribuirse a la otra variable. El oxígeno disuelto y el fosfato-fósforo tuvieron una buena correlación, el 74 por ciento de la variación de cualquier variable puede atribuirse a la otra.

Por una disminución de 1.0 microgramo átomo de fosfato-fósforo en el agua hubo un aumento de 1.9 mililitros de oxígeno disuelto. La aparente utilización de oxígeno fué de 180 átomos de oxígeno por átomo de fósforo. La eficiencia relativa de la fotosíntesis (fotosíntesis ajustada a la unidad de la cosecha estable y a la unidad de la energía de luz) debajo de la intensidad de la saturación aumentó conforme la luz disminuía. La eficiencia relativa a una intensidad de saturación (equivalente al índice de productividad de Strickland) estuvo estrechamente relacionada con los índices del afloramiento tales como la temperatura, y la salinidad. Los vientos promedio del norte correspondientes a los tres días que precedieron al día de la estación, tuvieron una mejor correlación con los índices del afloramiento y con la eficiencia relativa de la fotosíntesis que los promedios de otro número de días, lo que indica la rápida reacción de la fotosíntesis a los cambios en la velocidad y, la dirección de los vientos. El 46 por ciento

de la variación en el índice del afloramiento (temperatura) fué atribuible al viento, el 14 por ciento de la variación en la fotosíntesis fué atribuible al índice del afloramiento, y el 21 por ciento al viento.

La proporción de la fotosíntesis-clorofila a la saturación de la luz, se centralizó alrededor de 11 mg C/mg chl *a*/hr. El examen de otros datos tropicales da proporciones que se centralizan alrededor de 8 mg C/mg chl *a*/hr.

El fosfato-fósforo no parece limitar la fotosíntesis en el Golfo, por lo menos durante la época del afloramiento y probablemente durante el resto del año tampoco.

La relación fitoplancton-zooplancton no es clara, pero hay una indicación de que puede haber sido positiva durante la estación del afloramiento y negativa durante la estación lluviosa.

En parte debido a la baja frecuencia del muestreo relativo a la alta variabilidad de la hidrografía del Golfo no se encontró relación entre los valores promedios del viento y de la hidrografía, correspondientes a la época del afloramiento y los promedios de las variables biológicas anuales, pero sí se encontró una correlación significativa entre el zooplancton durante la temporada del afloramiento y la captura anual del barrilete según el esfuerzo.

RECONOCIMIENTO

El autor expresa su agradecimiento a los Señores Gerald V. Howard, Antonio Landa, Izadore Barrett, Julio Berdegué A. y William H. Bayliff quienes recolectaron muchos de los datos y efectuaron las determinaciones químicas y las transcripciones. La Sección de Meteorología e Hidrografía de la Compañía del Canal de Panamá y la Sección Meteorológica del Cuerpo de Señales del Ejército en la Zona del Canal tuvieron la amabilidad de permitir la transcripción de algunos de sus registros. El Doctor Roy L. Fox, del "National Weather Records Center" en Asheville, N. C., se sirvió proporcionar algunos de los datos sobre la luz.

EXPLICACION DE LOS SIMBOLOS

*	significación $0.01 < P < 0.05$
**	significación $P < 0.01$
AOU	aparente utilización del oxígeno = concentración del oxígeno – concentración del oxígeno a la saturación.
C:P	proporción del carbono-fósforo en el fitoplancton
D	profundidad en metros a la que desaparece el disco Secchi
día ₂₄	día de 24 horas
$\Delta O_{2\ 37-0}$	aumento en la concentración del oxígeno de los 37 m. a la superficie
$-\Delta P_{37-0}$	disminución en la concentración del fósforo de los 37 m. a la superficie
F	factor para convertir mg. de clorofila <i>a</i> al equivalente de carbono en mg.
f.c.	bujías de iluminación
I_0	radiación incidente; o intensidad de la luz en la superficie
I_z	intensidad de la luz a la profundidad Z en metros
k	coeficiente de absorción vertical por metro
ly	“langley” = gramo-caloría de energía radiante/cm ²
md	mediana
μC	microCurie
n.s.	no significativa
v_p	índice de Riley, Stommel y Bumpus de las sales nutritivas
PI	índice de productividad de Strickland
PQ	cociente fotosintético
P_{max}	fotosíntesis máxima en la columna de agua
P_{sat}	fotosíntesis a la intensidad de la saturación
$P_{1000\ f.c.}$	fotosíntesis a una iluminación de 1000 bujías
r	coeficiente del momento-producto de la correlación
r_d	coeficiente de correlación de la diferencia de rango de Spearman
r^2 y r_d^2	proporción de la variación de cualquiera de las variables atribuible a su correlación con la otra
RE	eficiencia relativa de la fotosíntesis: mg C/mg chl <i>a</i> /ly
S.D.F.	día estándar de esfuerzo de pesca
T	trasmisión de la luz por metro
W	coeficiente de concordancia de Kendall

INTRODUCCION

El Golfo de Panamá es la fuente principal de recursos de la anchoa tropical *Cetengraulis mysticetus*, el pez de carnada más importante usado para la pesca del atún en el Océano Pacífico Oriental. Aunque la reciente conversión de muchos de los barcos de carnada al sistema de pesca con redes de cerco ha reducido enormemente la demanda de carnada para el atún, los stocks de anchoveta en el Golfo de Panamá mantienen todavía una pesquería considerable de los barcos locales que suplen las necesidades para la fabricación de harina y aceite de pescado en Panamá. Por estas razones desde 1954, los científicos de la Comisión han estudiado las propiedades hidrográficas y biológicas del Golfo. Gran parte de la información obtenida ha sido publicada por Howard (1954), Alverson y Shimada (1957), Howard y Landa (1958), Berdegué (1958), Schaefer y Bishop (1958), Schaefer, Bishop y Howard (1958), Simpson (1959), Peterson (1961), Klima, Barrett y Kinnear (1962), y Bayliff y Klima (1962).

El Golfo de Panamá se abre hacia el Sur, el ancho de su boca es de 108 millas y tiene 92 millas de longitud. Exceptuando las islas al oeste de la Bahía de Panamá a la cabeza del Golfo, y el Archipiélago de las Perlas, la profundidad desciende gradualmente desde la costa hasta las 100 brazas en la boca del Golfo. Los vientos del norte que prevalecen fuera de la costa cambian por estaciones con gran regularidad: la estación seca, de enero a abril trae vientos del norte estables y moderados; la estación lluviosa, durante el resto del año, trae vientos más débiles del norte y vientos más fuertes del sur (H. O. Pub. No. 174).

El afloramiento causado por el viento, en el Golfo de Panamá, fué demostrado primeramente por Fleming (1935) quien encontró relaciones entre los vientos del norte, el nivel del mar, la temperatura y la salinidad, y determinó que los cambios hidrográficos eran causados por la moción del agua oceánica más profunda hacia dentro del Golfo, a profundidades debajo de aproximadamente 100 m.; y luego hacia arriba para reemplazar el agua de la superficie desplazada hacia el mar por los vientos fuera de la costa. Fleming describió dos áreas de afloramiento: una en la Bahía de Panamá (en donde también se hicieron las mediciones para esta investigación) y otra al sudeste del Archipiélago de las Perlas, y estimó que durante los primeros meses del año el agua aflorada reemplazaba 40 m. del agua de la superficie. En un trabajo posterior Fleming (1940) revisó esta estimación del agua reemplazada y determinó 75 m. de desplazamiento.

Schaefer, Bishop y Howard (1958) examinaron y analizaron los datos del viento, del nivel del mar y de la temperatura de la superficie recolectados por la Compañía del Canal de Panamá de 1908 a 1956, así como algunas temperaturas de la superficie mar afuera. Demostraron que la baja en las temperaturas de la superficie en los meses de primavera está limitada al Golfo, y no se extiende a alta mar, y que existen correlaciones

altamente significativas entre los promedios mensuales a largo plazo del nivel del mar, de la temperatura de la superficie y del viento del norte.

En noviembre de 1954, el personal de la Comisión en el laboratorio de Panamá comenzó una serie de tiempo de mediciones hidrográficas y biológicas en la Bahía de Panamá cerca de la cabeza del Golfo, las que se efectuaban aproximadamente cada dos semanas en la misma localidad, con el objeto de estudiar la fertilización estacional causada por el afloramiento y sus efectos sobre la productividad biológica del área. Estas observaciones en serie fueron completadas en junio de 1959. Schaefer (1957) después de examinar los dos primeros años de estas observaciones, usó los datos para demostrar la relación entre el viento, el nivel del mar, la temperatura, la salinidad y las concentraciones de oxígeno y fósforo, y estimó que el agua afloraba por lo menos 50 m. cada primavera. También notó que la anchoveta del Golfo desova a principios de la estación de afloramiento, y que los juveniles son abundantes cuando hay una alta cosecha estable de plancton. Howard y Landa (1958) por medio de un estudio sobre las gónadas encontraron que la anchoveta está sexualmente madura de octubre a enero, y Simpson (1959) solamente encontró los huevos en el plancton durante este tiempo. Simpson sugirió además que la época de cría de la anchoveta está determinada por la disponibilidad del alimento para los peces jóvenes, y que "este requisito está aparentemente llenado por la presencia de juveniles en los meses de más abundancia de plancton (enero-marzo) consecuente con la estación de afloramiento. El grado del afloramiento puede ser un índice del tamaño del grupo de edad entrante".

Schaefer, Bishop y Howard (1958) examinaron algunos de los datos hidrográficos de estas observaciones hasta diciembre de 1956. Mediante la comparación de las temperaturas y de las salinidades con las de aguas más profundas frente a la boca del Golfo, estimaron que aproximadamente 40 metros de agua afloraba durante la estación seca. Su sugerencia de que el alto nivel de oxígeno durante la época de afloramiento era un resultado de la alta producción primaria, se apoyaba en el hecho de que tanto las cosechas estables de fitoplancton como de zooplancton, eran también altas en esta época. Destacaron el año de doble afloramiento de 1956 para ilustrar la excelente correspondencia entre el viento, la temperatura, la salinidad, el oxígeno y el fósforo inorgánico.

Schaefer y Bishop (1958) encontraron que la concentración de hierro en partículas era muy alta en el Río Escota que desemboca en el Golfo, más alta cerca de la costa que fuera de ella, y más alta en la superficie que a 30 m. durante la primavera, pero infirieron que no estaba limitando el crecimiento del fitoplancton en las aguas costeras.

Smayda (1959), al examinar las muestras de fitoplancton recolectadas cada dos semanas por la Comisión de 1954 a 1957, encontró que las

diatomeas eran la forma más predominante, siendo 15 ó 20 veces más numerosas que los cocolitóforos o que los dinoflagelados. Las cifras de Smayda muestran un aumento décuplo en la concentración de diatomeas y un doble aumento en las concentraciones de cocolitóforos y dinoflagelados en la época del afloramiento, lo que indica que efectivamente la fertilización tiene buen éxito. Smayda (1963) dice que “. . . la dinámica del fitoplancton observada en la estación fija es indubablemente representativa del Golfo de Panamá, . . .”.

El presente estudio es una continuación y una extensión del comenzado por Schaefer, Bishop y Howard (1958). Además se le han incorporado los datos sobre la fijación fotosintética del carbono, la concentración de la clorofila, la atenuación submarina de la luz y la radiación solar incidente. Durante el período de cuatro años y medio se ha recogido información hidrográfica y biológica a intervalos de aproximadamente dos semanas en una estación en los 8°45'N 79°23'W, o sea, a más o menos 20 millas al sur del continente y 10 millas al sudeste de la Isla Taboga en donde la profundidad es alrededor de 40 m.

MÉTODOS

La Compañía del Canal de Panamá obtuvo los datos sobre el nivel del mar y la temperatura de la superficie en Balboa, así como los datos sobre el viento en Balboa Heights; (véase Schaefer, Bishop y Howard, 1958); el nivel del mar que se da aquí es equivalente a los datos del nivel preciso en Balboa + 12.00 pies. Los datos sobre la radiación incidente se obtuvieron del U.S. Weather Bureau. Las mediciones fueron hechas en Albrook Air Force Base, Curundú, Las Cruces, y Corozal (véase apéndice A). Los valores han sido dados en “langleys” por día (ly/día). En las estaciones la transparencia del agua se midió con un disco Secchi a partir de la estación 39 y cuando se efectuaron los experimentos para la fijación del carbono frente a la Isla Taboga se midió desde la estación 98 en adelante. El coeficiente de la absorción vertical por metro (k) se indicó por la expresión $\frac{1.7}{D}$ en la que D es la profundidad en metros a la cual el disco desaparece de la vista. La transmisión por metro (T) con relación a la unidad se indica por e^{-k} . La profundidad del uno por ciento de la luz en la superficie, que aproxima la profundidad de la compensación, se encontró multiplicando D por 2.7 (véase Strickland, 1958 y Riley, 1941). La intensidad de la luz a las profundidades (I_z) de los experimentos para la fijación del carbono se derivaron por medio de la radiación incidente total (I_0) medida en el continente y de los valores de la transmisión (T) en el lugar de los experimentos mediante el uso de la ecuación:

$$I_z = I_0 \times T^Z$$

en la que Z es la profundidad en metros. No se hizo la corrección por la pérdida de energía causada por la reflexión en la superficie del mar.

Se empleó un batitermógrafo para medir la temperatura y se corrigió por medio de mediciones hechas en la superficie con un termómetro de cubo y a 20 metros con un termómetro reversible. El oxígeno disuelto se midió por el método estándar de Winkler y la salinidad por el método de Knudsen. Las concentraciones de oxígeno se indican en mililitros por litro de agua del mar (ml/L). El porcentaje de saturación del agua con oxígeno se determinó por medio de la concentración, la temperatura y la salinidad usando el nomograma de Richards y Corwin (1956). La densidad del agua del mar está representada por σ_t que se determinó por medio de la salinidad y la temperatura usando "Tables for Sea Water Density" (H.O. 615). Para determinar la concentración del fosfato inorgánico se empleó el método colorimétrico de azul molibdeno. La densidad óptica se midió con un fotómetro Klett y después con un espectrofotómetro Beckman, modelo DU. Las concentraciones del fosfato se dan en microgramo-átomos por litro ($\mu\text{g.at/L}$); las cantidades totales en la columna de agua se dan por miligramo-átomos por metro cuadrado de la superficie del mar (mg.at/m^2) en donde las concentraciones han sido integradas con un planímetro hasta una profundidad de 40 metros.

Las muestras de agua para las concentraciones de clorofila *a* fueron recogidas alrededor de las 0830 horas con muestreadores plásticos Van Dorn y se filtraron por medio de filtros porosos HA Millipore (diámetro del poro: 0.45μ). Los extractos fueron preparados por el método de Creitz y Richards (1955) y las concentraciones se determinaron por el método de Richards con Thompson (1952). Las profundidades del muestreo fueron 0, 10, y 25 metros (estaciones 52-90) y, posteriormente 0, 5, 10, 15 y 25 metros (estaciones 91-112). Los valores se dan en miligramos de clorofila *a* por metro cúbico de agua del mar (mg/m^3); el contenido de la columna de agua se da en miligramos por metro cuadrado de la superficie del mar (mg/m^2) hasta una profundidad de 25 metros según las determinaciones por medio de la integración del planímetro. Para la obtención de fitoplancton, se efectuaron arrastres verticales desde el fondo, con redes hechas de cedazos de seda no. 20 ó de tejido de gasa no. 18 XXX, ambos materiales con aberturas de 0.076 milímetros. Los volúmenes fueron medidos después de que las muestras se dejaron asentar durante 24 horas en una probeta graduada y se indican en miligramos por metro cúbico.

La producción primaria por el fitoplancton se midió por medio del método de fijación C^{14} de Steemann Nielsen (1952); las soluciones de radio-carbono ($\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$) fueron también preparadas y estandarizadas por sus métodos con ligeras modificaciones descritas por Holmes, Schaefer y Shimada (1957). El método del C^{14} se considera que mide la fotosíntesis neta (Ryther, 1956) o "la fotosíntesis que está entre el valor neto y el valor bruto, posiblemente más cerca del primero" (Strickland, 1960).

Se empleó un total de 11 diferentes preparaciones de radiocarbono, que variaron en actividad de uno a 20 microcurios por mililitro ($\mu\text{C/ml}$). Se

usaron tres diferentes máquinas para medir la actividad de las muestras de fitoplancton y de las soluciones: un tubo Anton 1001-T con un Nuclear-Chicago scalar (modelo 182A); un medidor proporcional que usa corriente de gas, sin ventana, del Nuclear Measurements Corporation (NMC-PC-1-157); y un instrumento idéntico a éste pero con una ventana Mylar (NMC-PC-1-163). Estos datos se dan en la tabla siguiente:

Estaciones	Actividad de la solución $\mu\text{C/ml}$	Máquina de estandarización		
		Tubo Anton	NMC-PC-1 157	NMC-PC-1 163
2 - 5	2	x		
27 - 44; 47	5	x	x	
46; 48 - 50	20		x	
51 - 56	1		x	
56 - 74	1		x	
75 - 89	10		x	x
89 - 93; 99	3			x
94 - 97	1		x	
98	3		x	
100 - 101	10		x	x
102 - 112	1		x	x

Todas las soluciones restantes (véase la última columna arriba) fueron estandarizadas de nuevo en 1959. Casi todas las muestras de las estaciones 40 a 104 que habían sido contadas en el medidor No. 157, fueron contadas otra vez en el No. 163; éste último registró la actividad en forma mucho más exacta que el primero, ya que éste permitió la formación de un cargo estático que redujo la tasa aparente de las mediciones.

Para los experimentos sobre productividad, al principio se recogieron muestras de agua con los muestreadores Van Dorn a 10 m. de profundidad solamente (estaciones 1-86), pero más tarde se recogieron en cuatro profundidades: 0, 5, 10 y 15 m. (estaciones 87-112). Las muestras fueron tomadas en la estación alrededor de las 0830 horas, colocadas en botellas de citrato de 250 ml. mantenidas en la obscuridad durante una hora y media a dos horas, hasta que el barco llegó a la boya que tenía el equipo para medir la productividad justo frente a la Isla Taboga; luego fueron inoculadas con un mililitro de solución de radiocarbono. Las botellas fueron amarradas a una cuerda provista de lastre y flotador suspendida a la boya y bajada a las mismas profundidades en las que se tomaron las muestras. Esto es entonces un método *in situ*, en el sentido de que las muestras fueron incubadas a las mismas profundidades de donde provinieron, aunque estrictamente no puede considerarse *in situ* debido a que son lugares diferentes.

Los experimentos duraron 24 horas, comenzando alrededor de las 1000 horas y terminando más o menos a ese mismo tiempo al día siguiente. Las muestras fueron filtradas por succión a través de filtros HA Millipore

(diámetro del poro: 0.45μ), lavados con agua de la superficie del mar y secados en un desecador al vacío. Las muestras fueron secadas otra vez momentos antes de la medición. Se asumió que el contenido de carbonato-carbono del agua del mar estaba constantemente a 24 mg/L. No se hizo corrección alguna por la fijación fotosintética en la obscuridad, ni por el efecto del isótopo. Las tasas de producción se dan como miligramos de carbono por metro cúbico por día de 24 horas ($\text{mg C/m}^3/\text{día}_{24}$) y como $\text{g. C/m}^2/\text{día}_{24}$ para la columna de agua hasta una profundidad de 15 metros. Los valores fueron calculados hasta dos cifras significativas.

Se recolectó el zooplancton por medio de arrastres oblicuos de 25 minutos desde cerca del fondo hasta la superficie, lo cual se hizo con redes cuya boca tenía medio metro de diámetro. Las redes estaban fabricadas con tejido de gasa No. 40 XXX en el cuerpo y con tejido de gasa No. 56 XXX en el extremo. Se usó un medidor de corriente Atlas para medir el volumen del agua filtrada. Los volúmenes del zooplancton húmedo encontrados por desplazamiento se informan en $\text{ml}/1000 \text{ m}^3$, y no incluyen organismos de más de 5 cm. de longitud. Los valores discrepan ligeramente de los presentados por Schaefer, Bishop y Howard (1958) con respecto a los mismos datos debido a los ajustes en los factores de calibración para el medidor de corriente.

Las pruebas estadísticas usadas se encuentran descritas en "Statistical Methods" de Snedecor, 1956, o en "Nonparametric and Shortcut Statistics", de Tate y Clelland, 1957.

RESULTADOS Y DISCUSION

Representación gráfica de los datos

Las Figuras 1 a 5, que deben ser examinadas de abajo hacia arriba, presentan la información recolectada durante el período de muestreo de cuatro años y medio; los valores promedio mensuales de los vientos del norte y del sur, la temperatura de la superficie y del nivel del mar en Balboa, han sido graficadas para mostrar las diferencias entre las estaciones; el promedio de los vientos del norte durante los tres días (que se define en la página 73) está representado por histogramas; la fluctuación de las propiedades físicas y químicas en los seis recuadros siguientes está claramente relacionada con la fluctuación del promedio de los vientos del norte durante tres días; las fluctuaciones de la concentración de la clorofila *a* y de la producción primaria parecen estar relacionadas con las fluctuaciones hidrográficas; el volumen del zooplancton en el recuadro superior, no está obviamente relacionado con ninguna de las otras variables.

Tasas del afloramiento

El desplazamiento vertical del agua en esta posición se calculó mediante la subida de las isotermas e isohalinas entre las sucesivas mediciones

(véase Figuras 1 a 5). A fin de reducir a un mínimo los efectos causados por otros factores ajenos al arrastre del viento que produce el afloramiento, se usaron solamente las isopleas más profundas, comunes a dos mediciones consecutivas; el movimiento hacia abajo de las isopleas no fué utilizado porque se supone que depende en gran parte de otros factores tales como la irradiación, la evaporación y caída de la lluvia. Para simplificar, no se hicieron correcciones para estos otros factores, de modo que la medida es aproximada. La subida total en metros se muestra en la Tabla 1. Como algo del movimiento hacia abajo de las isopleas puede ser debido a advección vertical hacia abajo cuando los vientos fuera de la costa disminuyen o invierten su dirección, estas estimaciones son probablemente máximas.

Las fechas dadas son las del muestreo más cercano a los límites de las estaciones definidas (enero-abril; mayo-diciembre) excepto en cuanto a la temporada de afloramiento de 1957 en la que un fuerte afloramiento comenzó a mediados de diciembre. El año 1959 no ha sido incluido porque los datos eran insuficientes. El valor medio de 78 m. de agua aflorada durante el período enero-abril concuerda muy cerca con la estimación de Fleming (1940) de 75 m. La tasa promedia del afloramiento en esta estación, calculada según estos datos, es 0.6 m/día (los valores correspondientes a la estación lluviosa son probablemente insignificantes porque los vientos prevalecientes del sur en esa época quizás tienden a producir un movimiento inverso del agua, negando los efectos del afloramiento).

Las tasas más altas del afloramiento, determinadas por las isopleas de la salinidad son las siguientes:

enero 2—enero 14, 1957	2.1 m/día
febrero 11—febrero 25, 1957	2.5 m/día
febrero 10—febrero 24, 1958	2.8 m/día

Roden (SIO Ref. 61-26) dice que “la tasa máxima del afloramiento, estimada por el rotor de la fuerza del viento, es alrededor de 10 m. por día” en la parte central y oriental del Golfo. Las tasas indicadas arriba son los promedios de períodos de dos semanas, de modo que las tasas instantáneas podrían ser mayores, aproximándose a los valores de Roden.

Diferencias biológicas entre las estaciones del año

La comparación de los datos biológicos para las temporadas de afloramiento y de lluvia se muestra en la Tabla 2. Se usaron todos los datos (excepto los datos del C¹⁴ en las estaciones 2-5 a causa de su aislamiento en el tiempo), de modo que los tamaños de las muestras podrían ser grandes. Los promedios (\bar{X}) correspondientes a las temporadas de afloramiento son, en cada caso, aproximadamente dos veces los de la época de lluvias. Los datos no están normalmente distribuidos con respecto a cualquiera de las observaciones durante la estación de afloramiento. La

variación durante esta estación es superior: la desviación estándar (S) es de dos a tres veces más grande y la amplitud (ω) aproximadamente dos veces. Debido a la falta de normalidad y a las diferencias en la variancia, la prueba de rangos (la prueba T de Wilcoxon o la prueba U de Mann-Whitney) fué aplicada para determinar el significado de las diferencias entre los promedios. La concentración de clorofila *a* y la producción primaria demostraron ser significativamente mayores durante la temporada de afloramiento, pero la cosecha de zooplancton no lo fué.

La eficiencia de la fotosíntesis para la columna de agua, basada en la fijación del carbono y en la luz incidente fotosintéticamente activa, tuvo un promedio de 0.3 por ciento durante la temporada de afloramiento y de 0.2 por ciento durante la época de lluvias.

La producción primaria calculada de acuerdo a los cambios en las concentraciones del oxígeno y el fósforo.

La producción primaria fué calculada de acuerdo a los cambios producidos fotosintéticamente en la química del agua y comparados con los determinados por el método de radiocarbono. Durante el afloramiento, el agua con alta concentración de sales nutritivas y con una baja concentración de oxígeno se introduce en el Golfo. El fitoplancton cambia estas concentraciones conforme la luz viene a ser disponible: al subir el agua las sales nutritivas se agotan y el oxígeno aumenta aún hasta la supersaturación.

Como se necesitaba una estimación de la tasa del afloramiento para estos métodos, se usó el valor promedio de 78 m. durante la época del afloramiento (no se calculó la tasa del afloramiento del año 1959 por carecer de datos suficientes). Solamente se calculó la producción primaria para la temporada del afloramiento de 1959, porque en otros años no se determinó la fijación del carbono en la columna de agua en esta temporada.

Se asumió que el agua que entraba a la profundidad máxima del muestreo (37 m.) no estaba afectada por la fotosíntesis; esta idea no deja de ser razonable ya que la profundidad de compensación era alrededor de 23 m. Conforme el agua sube a través de la zona eufótica en los meses de primavera, los cambios en las concentraciones de fosfato-fósforo y de oxígeno disuelto pueden atribuirse a la fotosíntesis. Los cambios en el fosfato-fósforo y en el oxígeno disuelto del agua conforme ésta se mueve hacia arriba desde los 37 m. fueron estimados por medio de las diferencias en las concentraciones (promediadas sobre todos los valores durante la temporada del afloramiento) a diversas profundidades. Estos datos se muestran en la Tabla 3, y en la Figura 6 se han graficado los cambios a través de la columna de agua desde los valores iniciales a los 37 m., negativos para el fosfato y positivos para el oxígeno. La concentración del

fosfato disminuye hacia la superficie a medida que es utilizada por el fitoplancton y la concentración del oxígeno aumenta conforme ésta se produce.

Alrededor de 78 m. de agua se mueven hacia arriba durante una temporada de afloramiento; cuando el agua aflorada alcanza la superficie, es empujada por el viento hacia el mar y reemplazada por más agua aflorada, de modo que unos 40 m. del agua que ha subido a la superficie son arrastrados lejos por el viento. Por consiguiente los cambios químicos en esta agua, (que se toma como igual a la diferencia en la concentración media a 37 m. y en la superficie) deberían ser agregados a los de la columna de agua. La totalidad de los cambios de las estaciones están presentados por las áreas marcadas en la Figura 6. Durante la temporada de afloramiento de 1959, 2.23 g. de fosfato-fósforo fueron removidos por metro cuadrado de la superficie del mar y se agregaron 190 litros de oxígeno (asumiendo que no hubo pérdidas en la atmósfera). Al emplear una proporción de carbono-fósforo de 40:1 (Strickland, 1960) se obtiene un equivalente de 89 g. de carbono producido por el fitoplancton. El equivalente de carbono del oxígeno producido es 85 g., asumiendo que el cociente fotosintético es de 1.2 (Strickland, 1960). El carbono fijado según la medida por el método del radiocarbono fué 82 g. (determinado al promediar todas las determinaciones hechas durante la época del afloramiento). Estas determinaciones fueron efectuadas sólo para la profundidad de 15 m., de modo que no se midió la producción entre esta profundidad y la profundidad de compensación a 23 m. Si arbitrariamente se añade un 10 por ciento para compensar esta porción no medida de la columna de agua, se obtiene un valor de 90 g. Los resultados de estos diferentes métodos para estimar la producción neta concuerdan remarcablemente muy de cerca aún sin que se haga la corrección para la fotosíntesis debajo de los 15 metros.

Un método más rápido para encontrar índices de producción en cada estación consiste en emplear las diferencias en las concentraciones de fosfato ($-\Delta P_{37-0}$) y de oxígeno ($\Delta O_{2\ 37-0}$) entre el fondo (37 m.) y el extremo de la columna de agua en cada estación. Los resultados fueron comparados con la fijación de carbono en la columna de agua en 21 estaciones (véase Tabla 4) y los coeficientes en la diferencia de rangos de la correlación, que fueron calculados porque los datos no estaban distribuidos normalmente, se dan en la tabla siguiente:

Variables	n	r_d	r_d^2
g C/m ² /día ₂₄ y $\Delta O_{2\ 37-0}$	21	0.58**	0.34
g C/m ² /día ₂₄ y $-\Delta P_{37-0}$	21	0.60**	0.36
$\Delta O_{2\ 37-0}$ y $-\Delta P_{37-0}$	21	0.86**	0.74

Todas las tres variables guardan una correlación significativa, el aumento en el oxígeno y la disminución en el fosfato tienen la correlación más alta. En este caso, el 74 por ciento de la variación en una de las variables fué atribuible a la otra.

Relación oxígeno-fósforo

Se examinó la relación del oxígeno y fosfato-fósforo a varias profundidades: como se esperaba, la relación mejoró con la profundidad, a medida que disminuía la posibilidad de intercambio del oxígeno con la atmósfera. La relación fué mejor durante la temporada de afloramiento que durante la estación lluviosa, siendo óptima durante la primera a 20 m. y debajo ($r = 0.88^{**}$, Fig. 7).

Utilizando todos los datos y calculando los promedios a cada profundidad, se obtuvieron puntos que cayeron en dos líneas rectas que tenían las siguientes gradientes: $\Delta O_2/\Delta P = -1.85 \text{ ml}/\mu\text{g.at}$ para la estación lluviosa y $-2.00 \text{ ml}/\mu\text{g.at}$ para la estación de afloramiento (Fig. 8). Debido a la distribución de las variables (asimétricas en alto grado en direcciones opuestas) se pensó que este método de ajustar una línea era tan bueno o mejor que el de Bartlett (1949) (para todas las observaciones tomadas como una sola muestra, el método de Bartlett dió una gradiente de -1.21 , con límites de confianza del 5 por ciento de -1.85 y -0.81 , pero esta línea parecía que no se ajustaba a los datos tan bien como las líneas derivadas de los promedios de las observaciones a cada profundidad).

Hay una diferencia considerable entre estas gradientes y la obtenida por Steele (1957) en el "Fladen Ground" (Mar del Norte) cerca del fondo. La gradiente del Mar del Norte era de $-3.87 \text{ ml } O_2/\mu\text{g.at P}$ y, a pesar de que las observaciones cayeron dentro de un margen estrecho, la relación fué buena dentro de este margen.

Los datos recolectados durante la Expedición STEP-I (SIO Ref. 61-9) en el Pacífico Oriental Tropical entre los 95°W y la costa de Sudamérica revelaron una buena relación lineal entre el oxígeno y el fósforo de la superficie hacia abajo, a la profundidad del oxígeno mínimo; por debajo de esta profundidad no parece existir relación entre estas dos variables. Tirando una línea entre los valores medios de las 90 estaciones en la superficie y a la profundidad del oxígeno mínimo, se obtuvo una medida aproximada de la gradiente, resultando en un valor de $-2.50 \text{ ml } O_2/\mu\text{g.at P}$, que no difiere mucho de los encontrados en la estación del Golfo de Panamá.

Richards y Vacarro (1956) derivaron una línea (de los datos del Mar Negro, Cariaco Trench y el Atlántico occidental) para la utilización aparente del oxígeno ($\text{AOU} = \text{concentración de } O_2 - \text{concentración de } O_2 \text{ al punto de saturación}$) y del fósforo, con una gradiente $\Delta \text{AOU}/\Delta P$, de 235 at/at. Rotschi (1962) para los datos de cuatro cruceros en el Mar de Coral, encontró gradientes que variaron de 126 a 186 at/at. La gradiente del STEP-I a la profundidad del oxígeno mínimo fué aproximadamente de 285 at/at y las gradientes del Golfo de Panamá fueron de 170 y 190 at/at. Rotschi, en el mismo estudio, sugirió que en el Pacífico ecuatorial la gradiente disminuye de este a oeste; las gradientes del Golfo de Panamá

no corroboran a esta sugerencia, pero puede ser que la comparación no sea justa si se consideran que las medidas fueron tomadas en regiones iluminadas de poca profundidad cerca de la costa. Se presentan a continuación las gradientes:

	$\Delta O_2/\Delta P$ (ml/ μ g.at)	$\Delta AOU/\Delta P$ (ml/ μ g.at)	(at/at.)
Steele, 1957, Mar del Norte Golfo de Panamá	-3.87		
estación lluviosa	-1.85	1.90	170
estación de afloramiento	-2.00	2.20	190
Expedición STEP-I			
Pacífico Oriental Tropical	-2.50	3.07	285
Richards y Vacarro, 1956		2.64	235
Rotschi, 1962, Mar de Coral			
Crucero "Astrolabe"			186
Crucero "Boussole"			152
Crucero "Choiseul"			126
Crucero "Dillon"			135

Índice de productividad y eficiencia relativa de la fotosíntesis

El índice de productividad (PI) basado en la producción de carbono por unidad de luz visible a intensidades subóptimas y en el contenido de carbono de la cosecha estable fué definido por Strickland (1960):

$$PI = \frac{\text{Tasa de producción de la cosecha (a la unidad de la intensidad de la luz)}}{\text{Cantidad de la cosecha estable}}$$

en donde la producción es en mg C/hora, la intensidad en ly/min. de luz visible, y la cosecha estable en mg C. En este trabajo, la eficiencia relativa (RE) es equivalente al índice de productividad de Strickland, pero la luz es en ly/día del total de energía radiante y la cosecha estable está representada por la clorofila *a* porque no fué medida la cosecha estable de carbono. Strickland sugiere que PI es una medida de la "vitalidad" del fitoplancton, de modo que aquí se esperaba que RE reflejara los cambios en la disponibilidad de las sales nutritivas dependientes de la hidrografía y últimamente de la fuerza del viento.

Se calculó la producción de carbono por unidad de clorofila *a* por unidad de energía radiante (mg C/mg chl *a*/ly) para cada una de las cuatro profundidades de incubación para las 12 estaciones (101-112), en las que se hicieron las mediciones con el disco Secchi en el lugar de los experimentos sobre la productividad *in situ* cerca de la Isla Taboga. Se encontró que RE aumentaba con la profundidad, y como la luz submarina (I_z) es una función de la profundidad, se buscó la relación entre RE y I_z . La Figura 10 presenta los gráficos logarítmicos de la eficiencia relativa contra la luz submarina para cada una de las 12 estaciones. Las transformaciones a

logaritmos fueron usadas para normalizar los datos y RE fué multiplicado por 100 para evitar logaritmos negativos. Todas las estaciones muestran una buena relación lineal con RE, disminuyendo conforme aumenta I_z. Para averiguar las diferencias en el coeficiente de regresión y el promedio ajustado entre las estaciones, se efectuó el análisis de covarianza sobre los datos transformados; a continuación se da un resumen de los resultados:

Análisis de covarianza: Log[100 RE] y Log[ly/día]

Origen de la variación	Grados de libertad	Suma de los cuadrados	Cuadrado promedio	Proporción de la variancia F
Dentro de las regresiones				
individuales	22	1.80	0.082	
Coefficientes de regresión	11	0.47	0.043	1.91 n.s.
Común	33	2.27	0.069	
Promedios ajustados	11	1.90	0.173	2.51*
Total	44	4.17	0.095	

Las pruebas de la proporción de la variancia no indicaban diferencias significativas entre los coeficientes de regresión, pero si indicaron una diferencia significativa entre los promedios ajustados para las 12 estaciones. La gradiente común y los promedios ajustados hasta 70 ly/día se ilustran en la Figura 11.

La eficiencia relativa de la fotosíntesis parece así mismo que aumenta conforme la luz disponible disminuye, y la tasa de aumento fué la misma en diferentes ocasiones. Es interesante encontrar una relación tan buena en el océano, si se consideran los métodos tan imperfectos que usaron aquí. Esta relación puede ser explicada simplemente si se asume que una célula de alga no puede utilizar energía de luz más allá de cierta tasa máxima. La proporción de la energía de luz asimilada, con relación a la energía de luz en el ambiente debe aumentar a medida que esta última disminuye, hasta que se alcance un bajo nivel de luz cuando se asimila una parte máxima de ésta; la proporción entonces debe permanecer constante conforme la luz continúa disminuyendo, debe ser ahora directamente proporcional a la luz presente, la energía asimilada del carbono fijado.

Los datos de Manning, Juday y Wolf (1938, Fig. 5) con respecto a *Chlorella* han sido graficados de nuevo en la Figura 12 con el empleo de transformaciones logarítmicas para ambas variables. La parte central de la curva transformada exhibe una relación lineal inversa, pero a intensidades de más de 300 ly/día (las intensidades originales fueron dadas en ergs/cm²/seg; 1 ly/día = 969 ergs/cm²/seg) la eficiencia disminuye más rápidamente cuando la luz aumenta, aparentemente como resultado de la saturación e inhibición de la luz, y a intensidades de menos de 40 ly/día, la eficiencia aumenta menos rápidamente con la disminución de la luz, alcanzando un máximo constante a intensidades de menos de aproxi-

madamente 6 ly/día, que aparentemente es el punto de utilización de la energía máxima. Los datos de Panamá corresponden a la porción lineal de esta curva, pero no exhiben la plataforma de eficiencia máxima, ni tampoco el declive en la eficiencia a intensidades altas, tal vez porque hay pocos valores a intensidades extremas. La parte continua de la línea de regresión de los datos de Panamá (Figura 11) está dentro de la amplitud de intensidad de la parte lineal de la curva de *Chlorella*; la parte a guiones no se consideró digna de confianza debido a los valores extremos y a la desviación de la curva de *Chlorella*.

Para comparar la eficiencia relativa en el Golfo con el índice de productividad de Strickland (1960), la cosecha estable representada aquí por la clorofila *a* tuvo que ser convertida a unidades de carbono orgánico. El factor de conversión (F) varía ampliamente, como, lo demuestra Strickland (*op. cit.*), pero se usaron los valores de $F = 30$ y $F = 60$ según él lo sugirió. Además usando solamente los datos correspondientes a los meses de verano y redondeando a una cifra significativa, de los datos del Long Island Sound de Harris y Riley (1956), se derivó un valor de $F = 100$. Las intensidades de la luz en el verano en aquella región, se aproximan a las intensidades de Panamá y, en consecuencia, si el contenido de clorofila depende de la luz, las proporciones carbono-clorofila deberían ser similares en ambas regiones. Los factores correspondientes para la conversión de la eficiencia relativa (RE) al índice de productividad son:

$$\begin{aligned} F = 30 & \quad PI = 4 \times RE \\ F = 60 & \quad PI = 2 \times RE \\ F = 100 & \quad PI = 1.2 \times RE \end{aligned}$$

cuando se usan los promedios ajustados de RE a una radiación total de 70 ly/día (que está alrededor del nivel óptimo, o de la intensidad de saturación y, por lo tanto, no estrictamente de acuerdo con la fórmula de Strickland). Los valores del PI correspondientes al Golfo de Panamá son los siguientes:

Estación	RE (Promedios ajustados)	Índice de Productividad ([hora] ⁻¹ [ly/min] ⁻¹)		
		(F = 30)	(F = 60)	(F = 100)
101	0.60	2.4	1.2	0.72
102	0.90	3.6	1.8	1.1
103	1.2	4.8	2.4	1.4
104	1.4	5.6	2.8	1.7
105	0.16	0.64	0.32	0.19
106	1.8	7.2	3.6	2.2
107	1.8	7.2	3.6	2.2
108	1.9	7.6	3.8	2.3
109	1.1	4.4	2.2	1.3
110	2.2	8.8	4.4	2.6
111	2.2	8.8	4.4	2.6
112	0.48	1.9	0.96	0.58

Los valores de PI correspondientes a las muestras de superficie $F = 100$ fueron calculados por medio de los datos recolectados en el Crucero STEP-I (SIO Ref. 61-18) efectuado en el Pacífico tropical sudeste, entre el ecuador y los 24° S, y entre los 95° W y la costa de Sudamérica. Para las 23 estaciones el margen de variación fué de 0.2 a 3.2 [hora] $^{-1}$ [ly/min] $^{-1}$, no es grande si se considera que se incluyeron tanto las aguas del afloramiento costero, como las aguas alejadas de la costa. La fijación del carbono fué por medio día (alrededor de 6 horas) a aproximadamente 0.05 ly/min. de luz visible o a 70 ly/día de radiación total. La tabla siguiente muestra que los valores de PI correspondientes a la estación del Golfo de Panamá y al Pacífico tropical sudeste fueron similares:

	F	Luz	PI ([hora]$^{-1}$ [ly/min]$^{-1}$)	
			Tendencia central	Margen
Strickland, 1960	30,60	Subóptima	0.5 - 2.0	0.1 - 5
Golfo de Panamá	100	Óptima	0.9 (media)	0.2 - 2.6
Pacífico Tropical sudeste	100	Óptima	1.0 (media)	0.2 - 3.2

Se ha demostrado que RE aumenta a medida que la luz disminuye de modo que la luz debe ser constante para los cálculos de PI. La "vitalidad" (Strickland) del fitoplancton parece que se mide mejor a la luz en su grado óptimo. Por esta razón se usó la productividad a una intensidad de 70 ly/día de radiación total; ésta es aproximadamente óptima o de intensidad de saturación.

Fósforo y productividad

Si el fosfato inorgánico estuviese limitando la producción sería de esperarse que la corrección de los valores de la relativa eficiencia (RE) en la concentración del fosfato mejorase la relación con la energía radiante. La corrección fué hecha dividiendo los valores transformados por medio del índice de las sales nutritivas (v_p) de Riley, Stommel y Bumpus (1949). Este índice se basa en una concentración del fosfato inorgánico de 0.55 $\mu\text{g.at/L}$ limita el crecimiento de *Nitzschia closterium* (Ketchum, 1939). Riley definió el índice de las sales nutritivas como ". . . la proporción de la concentración del fosfato con relación a la concentración máxima de 0.55 hasta la que se limita el crecimiento, a lo que se agrega la estipulación de que esta proporción no excederá a la unidad". La dependiente variable, así corregida vino a ser $\log [100 \text{ mg C/mg chl } a/v_p/\text{ly}]$. El coeficiente común de correlación de las muestras (r) para la relación del fosfato corregida fué -0.88^{**} . Los límites de confianza del 95 por ciento para el coeficiente común de correlación de las poblaciones (ρ) fueron -0.94 y -0.76 que incluye el coeficiente para la relación no corregida (-0.90), lo que significa que la corrección para el fosfato inorgánico no alteró la relación en forma significativa.

El coeficiente común de regresión de las muestras (b) para la relación

del fosfato corregida fué -0.77 ; en la relación no corregida fué -0.81 . Estos coeficientes no fueron significativamente diferentes porque los intervalos de confianza del 95 por ciento para los coeficientes comunes de regresión de las poblaciones, se extendieron ($-0.92 < \beta < -0.62$ para la corregida; $-0.96 < \beta < -0.67$ para la no corregida).

Como se determinó para RE no corregida, los promedios ajustados para la variable del fosfato corregida, fueron significativamente diferentes y las proporciones de la variancia fueron idénticas ($F = 2.51^*$ para la variable no corregida; $F = 2.49^*$ para la variable corregida).

Como los coeficientes de correlación, los coeficientes de regresión y las proporciones de la variancia de los promedios ajustados tanto para la relación del fosfato corregida y la no corregida, no fueron significativamente diferentes, puede llegarse a la conclusión de que el fosfato inorgánico no estaba limitando la producción en estas estaciones, pero estas estaciones fueron hechas entre el 18 de noviembre y el 3 de junio, cubriendo toda la época de afloramiento con dos estaciones precedentes y con tres posteriores. La concentración del fosfato inorgánico es alta durante la temporada de afloramiento. El índice promedio de las sales nutritivas correspondiente a estas estaciones fué 0.80 y el margen fué de 0.34 a 1.00. De esta manera, aunque la concentración del fosfato aparentemente no tenía aquí un efecto limitatorio, puede no ser seguro aplicar la extrapolación a los periodos de no afloramiento.

Si se asume que la concentración limitativa del fosfato es de $0.25 \mu\text{g at/L}$, según lo encontrado por Goldberg, Walker y Whisenand (1951) para la *Asterionella japonica*, los índices de las sales nutritivas basados en este valor deberían ser iguales a la unidad en todas estas estaciones (101-112) excepto en una en donde el índice varió de 0.76 a 0.92. Sobre esta base también puede decirse que las concentraciones del fosfato no han estado limitando la producción durante este período.

Es razonable haber aplicado valores limitativos para las concentraciones del fosfato derivadas de las diatomeas, si se considera que Smayda (1959) encontró que en el período de noviembre de 1954 a marzo de 1957 en el sitio de la estación, las diatomeas eran la forma predominante, especialmente durante la época de afloramiento cuando su biomasa aumentó diez veces.

Relación de la eficiencia relativa y el afloramiento

Se asumió que la variabilidad de los promedios ajustados de los valores de la eficiencia relativa (RE) está relacionada con factores limitativos, presumiblemente concentraciones de sales nutritivas dependientes del grado de afloramiento. Fleming (1935, 1940) al principio estimó el desplazamiento vertical del agua en el Golfo de Panamá, tomando como base los perfiles de la temperatura y de la salinidad; su última estimación ha sido

corroborada en el presente estudio (página 64) aunque la temperatura y la salinidad se usan para identificar las aguas de afloramiento, estas propiedades físicas probablemente no afectan por sí mismas su productividad. La temperatura y la salinidad a la profundidad mayor en que fueron muestreadas (37 m.) se consideraron que eran los índices de afloramiento de mayor confianza; en la temperatura a profundidades menores se creyó que influían más otros factores tales como la radiación, la transferencia de calor por la lluvia y la corriente de los ríos, y la salinidad a profundidades menores por los efectos de la dilución. Los coeficientes de correlación correspondientes a estas propiedades y los promedios ajustados de RE sugieren que las suposiciones anteriores son correctas: salinidad a 37 m. y RE, $r = 0.71^{**}$ y $r_d = 0.78^{**}$; para la temperatura a 37 m. y RE, $r = -0.68^*$ y $r_d = -0.67^*$; las correlaciones no fueron significativas en las mediciones a 10 m. ó a profundidades menores. Los datos se dan en la Tabla 5 y las relaciones se muestran en la Figura 13.

Relaciones del viento, el afloramiento y la eficiencia relativa

Schaefer, Bishop y Howard (1958) han demostrado que las temperaturas medias de la superficie durante la primavera en Balboa, están relacionadas con el total de los vientos del norte ($r = 0.40^{**}$). En el presente estudio se han examinado las relaciones de la velocidad promedio del viento del norte neto en Balboa con la temperatura y la salinidad. "El promedio del viento del norte neto" significa el promedio de los vientos del norte (NW, N y NE) menos el promedio de los vientos del sur (SW, S y SE): se substrajeron los vientos del sur porque probablemente tienen un efecto negativo en el afloramiento debido a que devuelven al Golfo las aguas de superficie deficientes en sales nutritivas. Se calculó la velocidad promedio de los vientos del norte correspondientes a cifras variables de días consecutivos previos al día de la estación, (estando siempre incluido el día inmediatamente precedente al día de la estación); y se examinaron sus relaciones con los índices del afloramiento y de la productividad a fin de determinar el período del viento de mayor efecto. Los coeficientes de correlación se dan en la Tabla 6 (con el valor más alto de r se hizo una comprobación de su confiabilidad por medio del cálculo de r_d , porque las pruebas paramétricas no se justifican estrictamente con muestras tan pequeñas; los resultados indican que aquí r es tan conservativo como r_d y en consecuencia puede ser usado con seguridad) y la relación de estos coeficientes con el número de días de viento usado para calcular el promedio se muestra en la Figura 14.

La temperatura a los 37 m. tenía una alta correlación con el promedio neto del viento del norte para los períodos de uno a diez días; los coeficientes más altos fueron para los períodos de tres y cuatro días ($r = -0.93^{**}$). La salinidad a los 37 m. también tenía una alta correlación con el viento, siendo el coeficiente más alto para el período de tres días ($r = 0.76^{**}$). RE tuvo una correlación significativa con el viento sólo hasta un período

de cuatro días; los coeficientes máximos fueron para los períodos de dos y de tres días ($r = 0.68^*$; $r = 0.67^*$). Aunque dentro de cada grupo de relaciones (viento-temperatura, viento-salinidad, y viento-RE) los coeficientes de correlación de las poblaciones (ρ) no son significativamente diferentes, la apariencia de suavizamiento de cada una de las tres curvas y el hecho de que las tres tengan su mayor amplitud aproximadamente a los tres días de los vientos, sugiere que este período es el mejor para predecir el grado del afloramiento y de la productividad por medio de la velocidad del viento, y que se pierde poco tiempo entre la disponibilidad de las sales nutritivas y la reacción determinable del fitoplancton que se puede medir. Una reacción tan rápida como ésta fué encontrada también por Rodhe (1958) con relación al plancton del Lago Erken: “. . . la producción primaria dentro de las 24 horas después de la adición podría ser aumentada hasta 80% por medio del agua hypolímnica . . .”.

Con el propósito de probar estas relaciones, que están basadas en los datos de 12 estaciones solamente, se hizo la prueba con el empleo de datos más numerosos; se encontró que la temperatura a los 37 m. en 110 estaciones, estaba correlacionada con el promedio neto del viento norte en tres días ($r = -0.68^{**}$) lo que indica que el 46 por ciento (r^2) de la variación puede deberse al viento; el logaritmo de la fijación de carbono a los 10 m. en 81 estaciones estuvo significativamente correlacionado con la temperatura a los 37 m. ($r = -0.37^{**}$) lo que indica que el 14 por ciento de la variación fué causada por cambios hidrográficos, y también significativamente relacionado con el viento ($r = 0.46^{**}$) de modo que el 21 por ciento de la variación fué debida al viento.

Variables	n	r	r ²
Temperatura a los 37 m. y promedio del viento del norte neto en tres días	110	-0.68**	46%
Logaritmo de la fijación del carbono a los 10 m. y temperatura a los 37 m.	81	-0.37**	14%
Logaritmo de la fijación del carbono a los 10 m. y promedio del viento del norte neto en tres días	82	0.46**	21%

Proporción fotosíntesis-clorofila

A menudo es de interés aplicar las fórmulas derivadas bajo una serie de condiciones dadas a condiciones análogas bajo una diferente serie de condiciones, a fin de probar la universalidad de una relación establecida. De aquí que se aplicó el método de Ryther (1956) para determinar la fotosíntesis absoluta por la radiación, la transparencia, y la fotosíntesis a la saturación de la luz, para los datos correspondientes a estas últimas 12 estaciones del Golfo de Panamá. Ryther define la relación como sigue: “Un valor absoluto de la fotosíntesis total (P), en mg. de carbono asimilado por día debajo de un metro cuadrado de la superficie del mar, puede ser

obtenido ahora para una población distribuída en forma homogénea por medio de la expresión siguiente:

$$P = \frac{R_s}{k} \times P_{sat}$$

en donde R_s = fotosíntesis relativa total dentro de la zona eufótica para el valor apropiado correspondiente a la radiación diaria de la superficie (S) de la Figura 6

k = coeficiente de extinción por metro, según la medida

P_{sat} = total medido o fotosíntesis "bruta", a la saturación de la luz de una muestra de la población, expresado en mg. de carbono/m³/hora".

La comparación de los valores observados con los calculados según la expresión anterior (Tabla 7) demuestra que la proporción de la fotosíntesis observada con la fotosíntesis calculada varió de 0.7 a 2.2, siendo la mediana de 1.2. Sin embargo, la expresión requiere valores para la fotosíntesis bruta mientras que los valores que se dan aquí representan la fotosíntesis neta. Más aún, las determinaciones fueron hechas solamente hasta una profundidad de 15 m., mientras que la profundidad de la zona eufótica tenía un promedio de 23 metros. Si arbitrariamente se asume que la respiración requiere el 10 por ciento de la producción bruta y, además que el 10 por ciento de la fotosíntesis total en la columna de agua, ocurrió entre las profundidades de 15 y 23 m. (profundidad de compensación), en donde no se midió, entonces las mediciones observadas deberían aumentarse aproximadamente un 25 por ciento. Las proporciones calculadas con base en esos valores corregidos, varían de 0.9 a 2.8, siendo la mediana de 1.6. Entonces la expresión de Ryther parece ser adecuada para los datos del Golfo de Panamá, porque el 60 por ciento de diferencia entre los valores observados corregidos y los calculados para la fotosíntesis no se considera significativa.

De modo similar, la expresión de Ryther y Yentsch (1957) para la estimación de la producción por medio de la radiación, la transparencia y la clorofila, fué aplicada a los mismos datos. Su ecuación es:

$$P = \frac{R}{k} \times C \times 3.7$$

en donde P = g Carbono/m²/día,

R = R_s en la expresión de Ryther

k = coeficiente de extinción

c = g clorofila/m³

3.7 = proporción fotosíntesis-clorofila (g Carbono/g clorofila/hora)

En este caso, la proporción de la fotosíntesis observada corregida, con relación a la fotosíntesis calculada, tenía una mediana de 5.6, y varió de 1.9 a 12. Esto sugiere que la expresión no es correcta para este tipo de ambiente. La comparación de los valores calculados con base en las dos

ecuaciones anteriores demuestra que la de Ryther obtiene valores de 1.2 a 14 veces más altos, siendo la mediana de 3.2 veces mayor que los derivados de la ecuación de Ryther y Yentsch. La proporción fotosíntesis-clorofila de 3.7 debe ser 3.2 veces más grande, ó 12, para que las ecuaciones sean consistentes.

El cálculo de la proporción fotosíntesis-clorofila, por medio de la productividad real y de las mediciones de la clorofila en 18 estaciones (87-109) en el Golfo de Panamá, de donde tuvieron datos para todas las cuatro profundidades, y de donde se obtuvo el valor máximo (P_{max}) para representar la fotosíntesis a la saturación de la luz (P_{sat}), dió como resultado una proporción mediana de 11.

En la Tabla 8 se dan algunas proporciones de la fotosíntesis-clorofila en las aguas tropicales, las cuales han sido tomadas de otras publicaciones. James Joseph (comunicación personal), al examinar los datos de la Expedición "Swansong" de las Islas Galápagos en 1961, encontró una tasa media de 11 para el plancton de superficie a la intensidad de luz en que ocurrió la productividad máxima. Los datos recolectados en la expedición STEP-I de la Corriente del Perú y el Pacífico tropical sureste (SIO Ref. 61-18) fueron divididos arbitrariamente en dos regiones debido a la posibilidad de un efecto latitudinal sobre la proporción: la tasa media fué 12 del 5°N al 12°00'S; del 12°01'S, al 24°S fué de 5.7. La proporción calculada para los valores de la productividad máxima en la columna de agua en el Pacífico Oriental Tropical, tuvo un valor medio de 6.4 (según Holmes, Schaefer y Shimada, 1957).

Doty (1961), analizando cinco relaciones bien correlacionadas obtenidas en 16 cruceros en el Pacífico tropical, manifestó: "De los casos de correlación íntima entre la productividad y la clorofila-*a*, es interesante notar que solamente en un caso hubo una proporción de clorofila-*a* con relación a la productividad, tan baja como el doble de '3.7 mg. de carbono por mg. de clorofila-*a* por hora', proporción usada tan frecuentemente por quienes emplean el método de pigmento para medir la productividad".

Steeman Nielsen (1959) demostró que para el plancton tropical de superficie, a la saturación de la luz, la proporción fué de 9. La diferencia entre la proporción de Ryther y Yentsch (derivada de las mediciones hechas en la zona templada) y las proporciones de los trópicos, fué aparentemente explicada por Steeman Nielsen, al decir: "Si medida por unidad de clorofila, la tasa de la fotosíntesis a la saturación de la luz, en el fitoplancton, aumenta conforme se hace mayor la intensidad de la luz . . .". El gráfico de Nielsen muestra la relación. Odum, McConnell y Abbott (1959) han revisado el trabajo de varios autores quienes encontraron que el contenido de clorofila disminuye a medida que la luz aumenta. Ellos han sugerido que ésta es una adaptación para la absorción de la energía óptima y han descrito un modelo que ilustra el mecanismo postulado. Sin embargo, el

examen de la radiación incidente en cuestión (I_0 , Tabla 8) no indica que la luz fué un factor de mayor importancia para afectar la proporción, ya que hubo poca diferencia entre los valores de luz a los que Ryther y Yentsch aplicaron su fórmula y aquellos obtenidos durante estos experimentos en los trópicos. Las concentraciones medias de clorofila a , en estas regiones tropicales, fueron un décimo o menos de los valores medios dados en la Tabla 2 de Ryther y Yentsch (0.08-0.32 mg/m³ comparados con 2.8 mg/m³), sugiriendo que la proporción está en relación inversa a la concentración de clorofila. Ichimura (1958) sin embargo, encontró exactamente lo contrario: una alta proporción en lagos eutróficos y una baja proporción en lagos oligotróficos.

Todas las proporciones de los trópicos a las que se ha hecho referencia anteriormente, (derivadas de P_{sat} o de P_{max} ; véase Tabla 5) tienen un valor medio de 9. Usando las proporciones, los valores de la productividad del fitoplancton de la superficie, incubado a 1000 bujías de luz ($P_{1000 \text{ f.c.}}$), resultaron más bajos, exceptuando las correspondientes a los datos del Domo Termal de Costa Rica. De acuerdo con Ryther (1956, Figura 2) la curva media de la fotosíntesis para el fitoplancton marino demuestra que la saturación de la luz es de unas 2000 bujías. Al multiplicar estas proporciones por dos, como corrección para convertir $P_{1000 \text{ f.c.}}$ a P_{sat} , se obtienen proporciones de 4.0, 6.8, 8.4 y 26 (para referencias véase Tabla 8). Sumando estas proporciones corregidas al primer grupo de proporciones determinadas a P_{sat} o a P_{max} , se obtiene una proporción media de 8.4.

De estos datos, debería esperarse que la proporción fotosíntesis-clorofila en los trópicos, fuese por lo menos el doble de 3.7 de Ryther y Yentsch, derivado de los datos de la zona templada; pero las razones no son claras. Tal vez la proporción está relacionada con la temperatura del agua: conforme la temperatura aumenta, disminuye la viscosidad del agua y, consecuentemente aumenta la tasa de descenso del fitoplancton; si la proporción superficie-volumen del fitoplancton tropical es mayor para reducir la tasa de descenso, y suponiendo que el área superficie a través de la cual pueden ocurrir cambios químicos es también mayor, la tasa de productividad y por eso la proporción de la fotosíntesis, puede ser más alta.

Relaciones fitoplancton-zooplancton

Al buscar las relaciones entre las medidas de la cosecha estable del fitoplancton y del zooplancton, deben considerarse las fuentes de error, las suposiciones y simplificaciones hechas. En las mediciones efectuadas con redes, los errores son grandes, en parte por la dificultad de medir la cantidad de agua filtrada por la red. Tanto el fitoplancton como el zooplancton, siguen usualmente distribuciones gregarias o contaminadas, en consecuencia el muestreo debe cubrir una distancia suficiente en los planos horizontal y vertical para reducir al mínimo los efectos de la distribución contagiosa.

El método de arrastres oblicuos estándar para la obtención de zooplancton, se acerca a lo que puede ser un buen método de muestreo, porque incluye los componentes tanto horizontales como verticales de la distribución; pero solo puede esperarse de ese método que reduzca y no que elimine tales efectos. El muestreo de fitoplancton en la columna de agua por medio de concentraciones de clorofila *a* y de arrastres verticales con red, solamente elimina los efectos del componente vertical de la variación, dejando los valores sujetos al componente horizontal de la variación.

No es clara la relación de la cosecha de zooplancton a la concentración de clorofila *a*, ó a los volúmenes de fitoplancton recogidos en los arrastres con redes. La clorofila *a* es una medida de todo el fitoplancton presente (asumiendo que sólo se mide la clorofila de los organismos vivos), pero los herbívoros pueden consumir solamente ciertos tipos o tamaños de organismos que constituyen una proporción variante del total del fitoplancton. Recíprocamente el nanoplancton, al pasar a través de una red, puede contribuir como una parte importante al alimento de los herbívoros, que probablemente no mantienen constante relación con el fitoplancton retenido por la red.

Para simplificar el intento de encontrar relaciones funcionales, se supone generalmente que el zooplancton está compuesto solamente de herbívoros, aún cuando está compuesto tanto de herbívoros y de carnívoros que representan por lo menos dos niveles tróficos. Considerando estos dos niveles como uno solo que depende directamente del fitoplancton, se introduce un error adicional, ya que el crecimiento de los carnívoros está necesariamente atrasado con respecto al crecimiento de los herbívoros. En vista de estos métodos y de las simplificaciones en demasía, no es sorprendente que pocos investigadores hayan encontrado relaciones significativas en el océano entre los niveles tróficos primario y secundario de la cosecha estable.

La relación del zooplancton y la clorofila *a* fué investigada de los datos recolectados en 54 estaciones, del 15 de diciembre 1957 al 3 de junio de 1959. Fueron usados volúmenes de zooplancton obtenidos por medio de arrastres oblicuos, no se usaron los datos de los arrastres de superficie. Para normalizar las distribuciones fueron empleadas transformaciones logarítmicas: el logaritmo de la concentración de clorofila *a* en la columna de agua hasta una profundidad de 25 m. ($\log[\text{mg}/\text{m}^2]$) se tomó como la variable independiente; el logaritmo de la cosecha de zooplancton ($\log[\text{ml}/1000\text{m}^3]$) se tomó como la variable dependiente.

En un intento de encontrar relaciones, se usaron dos métodos; en el primero, ambas variables resultaron de mediciones simultáneas, en el segundo, la variable dependiente fué computada por las mediciones hechas después de las correspondientes a la variable independiente. Con respecto al primer método, Bainbridge (1953) manifestó que “. . . ha sido demos-

trado que generalmente pero no siempre, hay una relación inversa entre las cantidades de zooplancton y fitoplancton tomadas en cualquier área limitada . . ." y sus experimentos apoyan la proposición de Harvey (1934) y la de Harvey, Cooper, Lebour y Russell (1935) de que ésto fué causado por el pastoreo del zooplancton. Bainbridge propuso que ". . . esto puede deberse a una combinación de migración y pastoreo." Con respecto al último de los métodos, puede esperarse una relación directa si hay un período de tiempo suficiente que permita a la población de zooplancton reaccionar a los cambios en el fitoplancton, previendo que la migración no ocurra. Steeman Nielsen (1937) manifestó: "La esencia de mi opinión con respecto a la causa de la relación inversa entre las cantidades de zooplancton y fitoplancton, es que aún cuando hay alguna conexión entre las cantidades de zooplancton y fitoplancton, como el primero depende para su alimentación de una buena producción del segundo, el lento desarrollo de la población de zooplancton tiene que demorar la aparición de su máximo en comparación con el tiempo del máximo en el fitoplancton". Convenientemente fué empleado un período de dos semanas de demora, porque las estaciones fueron hechas bisemanales. Este tiempo puede ser suficiente a los herbívoros para responder en biomasa al aumento del fitoplancton. Marshall y Orr (1955), en su estudio del copépodo *Calanus*, examinaron los resultados de los experimentos hechos por Nicholls: la tasa de desove aumentó en animales hambrientos, tan pronto como recibieron alimento, a 14°-15°C, un mínimo de 30 días fué necesario para el desarrollo del huevo hasta el adulto ". . . y más o menos el mismo tiempo para la maduración de los productos genitales; una vida en total de 60-70 días . . .". Asumiendo que $Q_{10} = 2$ para el zooplancton, la tasa de crecimiento en el Golfo de Panamá debe ser el doble, ya que el promedio de la temperatura es de unos 10°C mayor que la observada en estos experimentos. Así, sobre estas bases puede estimarse un mínimo de 15 días para que una nueva generación de herbívoros adultos se agregue a la cosecha estable del Golfo de Panamá en réplica al aumento de fitoplancton. Si el aumento de biomasa es suficiente, es de esperarse una relación directa.

Los resultados de ambos métodos se dan en la Tabla 9.

Los coeficientes de correlación de la muestra (r) correspondientes a todos los datos disponibles analizados como una muestra, no son significativos. Como el cambio estacional en las proporciones de los diferentes tipos de fitoplancton (Smayda, 1959) pueden haber afectado las relaciones, los coeficientes de correlación fueron calculados separadamente para las dos estaciones, pero ninguno es significativo. A fin de evitar una posible variación entre los años, los coeficientes de correlación fueron calculados separadamente para cada estación en cada año. Ninguno es significativo. Los coeficientes para mediciones simultáneas no demuestran una tendencia clara hacia ninguna de las relaciones, ya sea directa ó inversa. Las determinaciones retardadas muestran una tendencia hacia la esperada relación directa, si se examinan los coeficientes para las estaciones separadas. El

coeficiente de correlación negativa correspondiente a todas las temporadas de afloramiento, analizado como una muestra, fué causado por diferencias en los años. El análisis de covariancia indica que las gradientes de los valores retardados correspondiente a las tres temporadas de afloramiento, no son todas iguales, aunque todas son positivas. Sin embargo, las gradientes que corresponden a las estaciones de 1958 y 1959, fueron similares ($b = 0.63$; $b = 0.67$) y sus coeficientes de correlación son bastante altos ($r = 0.67$; $r = 0.52$). A pesar de estas pocas tendencias aparentes, no se encontró una relación estadísticamente significativa entre la clorofila *a* y el zooplancton.

Braarud (1958) establece que “. . . el empleo de redes no debe ser usado para los estudios cuantitativos del fitoplancton”. Pero los arrastres con redes podrían ser una medida recursiva para determinar la relativa concentración de fitoplancton en el Golfo, si la mayoría de las diatomeas son suficientemente grandes como para ser retenidas por la red, ya que según Smayda (1959) las diatomeas son allí la forma prevaleciente. Aún más, si la mayoría de los herbívoros pueden utilizar solamente las formas más grandes del fitoplancton y no pueden alimentarse con el nanoplancton (tal vez por la incapacidad de filtrar del agua estos organismos tan pequeños), entonces el fitoplancton neto sería una medida mejor del alimento disponible que la clorofila *a*, la cual mide el total del fitoplancton. Harvey (1937) encontró que *Calanus* filtraba el fitoplancton de mayor tamaño, más eficientemente que el fitoplancton pequeño. Los datos en consecuencia, fueron probados nuevamente para determinar su correlación con el fitoplancton obtenido en arrastres con red, reemplazando entonces la clorofila *a* como una medida de la cosecha estable. Los coeficientes de correlación fueron calculados para el logaritmo del zooplancton y el logaritmo de diez veces el volumen del fitoplancton (para evitar logaritmos negativos): ($\log[10\text{ml}/\text{m}^3]$). Los datos transformados fueron normalmente distribuidos. Los resultados se dan en la Tabla 10.

Los coeficientes de correlación son significativos e inesperadamente son positivos en mediciones simultáneas para todos los datos analizados como una sola muestra ($r = 0.32^{**}$) y para todas las estaciones lluviosas, también analizadas como una sola muestra ($r = 0.35^{**}$). Los coeficientes de correlación son significativos y positivos, como se esperaba para las mismas agrupaciones de datos, cuando fué empleada una demora de dos semanas ($r = 0.32^{**}$; 0.33^*). Las gradientes fueron calculadas por el método de Bartlett (1949) debido al error a la cual la variable independiente estaba sujeta. La temporada de afloramiento de 1956 no fué analizada por insuficiencia de datos. Exceptuando 1957, los coeficientes de correlación correspondientes a las relaciones demoradas tienden a ser mayores en la temporada de afloramiento ($r = 0.74, 0.62, 0.65$) a pesar de que ninguno es significativo por los bajos valores de *n*. El análisis de la covariancia de los datos de afloramiento indica que las gradientes son

diferentes, lo que explica en parte la no significación del coeficiente de correlación correspondiente a todos los datos del afloramiento analizados como una sola muestra. Excepto por la estación lluviosa de 1958, todos los coeficientes de correlación para la relación de los valores retardados, son algebraicamente mayores que para los valores simultáneos durante cada una de las estaciones, lo que sugiere que los datos retardados tienden a producir relaciones que son mejores y más directamente correlacionadas.

Para eliminar un poco la variación de los datos, a fin de ver si podrían ser identificadas algunas tendencias, fué calculada la media móvil de los grupos de cinco estaciones consecutivas, de los logaritmos de las concentraciones de zooplancton y de clorofila *a*. Estas medias fueron graficadas tal como aparecen en la Figura 15. Los puntos están conectados y las flechas indican la secuencia. El gráfico muestra una fuerte tendencia a las gradientes positivas que ocurren durante las temporadas de afloramiento, y a las gradientes negativas que ocurren durante la estación lluviosa. Los puntos, en el gráfico en que la alineación de puntos parece cambiar, han sido señalados. Las tendencias hacia las gradientes positivas o negativas han sido resumizadas en la Tabla siguiente (en la que los meses mencionados son los meses centrales en el período del cuál las medias fueron calculadas):

Período	Estación aproximada	Signo de la gradiente
enero-marzo 1957	Afloramiento	+
marzo-noviembre 1957	Lluvias	-
noviembre 1957-marzo 1958	Afloramiento	+
mayo-septiembre 1958	Lluvias	-
septiembre 1958-enero 1959	Final de las lluvias	?
enero-abril 1959	Afloramiento	+
abril-mayo 1959	Principio de las lluvias	-

Excepto en el período de septiembre de 1958 a enero de 1959, en el que aparentemente no existe una relación, los signos de las gradientes son estables para cada estación.

Riley y Bumpus (1946) encontraron que en el Banco Georges (frente a Cape Cod, Massachusetts) “. . . la tendencia estacional en la relación fitoplancton-zooplancton es directa a principios de la primavera e inversa más tarde”. Las correlaciones positivas ocurren en febrero, marzo y abril, la época de la mezcla y de la fertilización, y las correlaciones negativas ocurren durante el resto del año. Así, las relaciones en el Golfo de Panamá, por lo menos como han sido ilustradas por esta figura, tienden a ser las mismas encontradas por Riley y Bumpus, o sea directas cuando la producción vegetal es alta e inversas cuando ésa producción es baja.

Para el zooplancton y el fitoplancton neto fué diseñada una figura similar, aún cuando las tendencias no fueron tan claras y la dispersión fué

mayor, la figura mostró las gradientes en forma inversa a las encontradas anteriormente, a saber: fueron negativas durante la temporada de afloramiento y positivas durante la estación lluviosa.

Intentos sobre la predicción de la productividad biológica anual

Se hizo el intento de establecer una base para predecir la productividad biológica anual con los datos sobre el viento y la hidrografía. Muchas de las variables durante la temporada de afloramiento, que aparecen en la Tabla 11, fueron analizadas para ver si existían diferencias significativas entre los años, el significado de las diferencias, fué considerado al nivel de un 10 por ciento por la pequeñez de las muestras. La media del nivel del mar ($n = 120$), y la media de la temperatura de superficie ($n = 120$) en Balboa, no fué probada porque se consideró significativamente diferente entre los años, debido a la pequeña variación y al n grande. Hubo diferencias significativas entre los años, para las siguientes variables: la media del viento del norte en todos los días ($n = 120$); temperatura y densidad a 37 m., disminución del fosfato del fondo a la superficie de la columna de agua ($-\Delta P_{37-0}$); clorofila a en la columna de agua; coeficiente de extinción (k), y volúmen de zooplankton. La abundancia de la anchoveta (según Alverson y Shimada, 1957, y según una comunicación personal de F. G. Alverson), la abundancia del barrilete (*Katsuwonus pelamis*) y del atún aleta amarilla (*Neothunnus macropterus*), (según los registros de la Comisión del Atún), fueron todos considerados significativamente diferentes entre los años, debido a la extensión de los datos (que se han dado como captura por cada día estándar de esfuerzo de pesca, Captura/D. E. P.; para derivaciones véase Shimada y Schaefer, 1956).

Las variables restantes no muestran diferencias significativas entre los años, y en consecuencia, no podrían ser usadas para establecer correlaciones: viento del norte de tres días (N), y viento del norte neto de tres días (N-S); salinidad a 37 m.; aumento en el oxígeno del fondo a la superficie de la columna de agua (ΔO_2_{37-0}); y fijación del carbono a 10 metros.

Las medias de la temperatura a 37 m. y $-\Delta P_{37-0}$ para cuatro años no fueron correlacionadas significativamente, pero los coeficientes fueron altos ($r_d = -0.82$; $r = -0.74$). Los números alineados se han tomado de la Tabla 11.

Rangos de las variables ($r_d = -0.82$)

Línea	Variable	1956	1957	1958	1959
6	Temperatura a 37 m.	4	3	2	1
9	$-\Delta P_{37-0}$	3	4	2	1

La temperatura a 37 m., $-\Delta P_{37-0}$, la clorofila a y la extinción por tres años no fueron correlacionadas significativamente, pero el coeficiente fué bastante alto ($W = 0.67$; $0.10 < P < 0.20$).

Rangos de las variables ($W = 0.67; 0.10 < P < 0.20$)

Línea	Variable	1957	1958	1959
6	Temperatura a 37 m.	3	2	1
9	$-\Delta P_{37-0}$	3	2	1
12	Clorofila <i>a</i>	2.5	2.5	1
13	Coefficiente de extinción	3	1	2

Excluyendo de la prueba el coeficiente de extinción, debido a los posibles efectos de los residuos no relacionados con la productividad, mejora el coeficiente de correlación pero se reduce el significado ($W = 0.86; P < 0.20$).

Una serie de mediciones diarias tiene que describir en forma más precisa, las condiciones estacionales en el Golfo, que las mediciones bisemanales, así que la magnitud relativa de las variables en los diferentes años tal vez sea diferente cuando está basada en datos diarios. Los datos bisemanales sugieren que aunque ninguna de las pruebas fué significativa, 1959 fué un año de vientos débiles y de efectos menores; pero los vientos medios del norte en todos los días de la temporada de afloramiento ($n = 120$) fueron mayores en 1959 que en 1955, 1956 y 1958 (por el método abreviado del análisis de la variancia de Link-Wallace: $P < 0.05$), y aunque la media del nivel del mar ($n = 120$) fué moderada en 1959, la media de la temperatura de superficie ($n = 120$) fué más baja ese año. Así 1959 fué probablemente el año de mayor y no de menor afloramiento y productividad. La producción primaria reacciona aquí tan rápidamente a los cambios del viento, que la media de las mediciones bisemanales puede no representar el promedio de la producción diaria (véase página 84 para un examen más amplio de este asunto). El zooplancton reacciona a los cambios del fitoplancton más lentamente que éste último a los cambios de las sales nutritivas, así que el zooplancton podría ser un mejor índice de la producción estacional que otras medidas bisemanales. El año de 1959 tiene en realidad, un valor medio máximo para el zooplancton en la temporada de afloramiento, que es un 50 por ciento mayor que el del año que se le aproxima en el menor valor, pero no hay correlación de los datos de la media de los rangos del viento diario, la temperatura de superficie y el zooplancton.

Otros intentos han fallado para correlacionar niveles tróficos más altos, tales como la anchoveta, el atún aleta amarilla y el barrilete, con el viento, la hidrografía y niveles tróficos más bajos, excepto en el caso del barrilete con el zooplancton. La captura del barrilete en toneladas por día estándar de esfuerzo de pesca en el Golfo (áreas estadísticas: 005-075-14, -15, -19, -20; véase Schaefer, 1953) durante todo el año estuvo significativamente correlacionada con el volumen medio de zooplancton durante la temporada de afloramiento ($r_a = 0.90 P < 0.10; r = 0.91^*$). Los datos sobre el barrilete fueron divididos trimestralmente por año, pero solamente

en el segundo trimestre (abril-junio) hubo datos suficientes como para derivar índices de confianza para todos los cinco años; nuevamente fué alta la correlación, aunque r no fué muy significativa al nivel del 5 por ciento ($r_{0.1} = 0.90$ $P < 0.10$; $r = 0.86$ n.s.). Las relaciones se muestran en la Figura 16.

Las indicaciones de la fuerza del afloramiento, y los resultados de los efectos biológicos de los diferentes tipos de datos, para el año de 1959, se han sumariado como sigue:

1959: año débil	1959: año fuerte
<u>VARIABLES A CORTO PLAZO</u>	<u>VARIABLES A LARGO PLAZO</u>
Temperatura a 37 m.	Viento medio del norte diario
- ΔP_{37-0}	Media de la temperatura de superficie diaria
Clorofila a por m^2	Volumen de zooplancton
	Abundancia del barrilete

Las variables que tienden a reaccionar rápidamente a los cambios del viento, (variables a corto plazo) indican que 1959 fué el año de efectos más débiles, pero el viento del norte y la media de la temperatura de superficie, según los datos diarios, y las variables que responden lentamente a los cambios del viento (variables a largo plazo), indican que 1959 fué el año de viento más fuerte y de mayores efectos. A pesar de que el volumen de zooplancton es intrínsecamente una medida imperfecta de la producción biológica, tal vez sea mejor reflejando los efectos del afloramiento promedio que las otras mediciones bisemanales, debido a su reacción más lenta al afloramiento. Los valores medios del viento del norte, según los datos diarios, son de confianza por estar basados en datos continuos. La abundancia del barrilete en el Golfo, que es también digna de confianza debido a la abundancia de datos, fué también la mayor en ese año, lo que sugiere que los peces, en sus movimientos errantes, se acumularon en el área a causa de la abundancia del alimento (comunicación personal de F. G. Alverson).

Estas diferencias aparentes indican que las muestras fueron poco frecuentes, para obtener la media representativa de las condiciones promedio en la actualidad. Rodhe (1958), en su estudio del Lago Erken, que es similar al Golfo de Panamá durante la temporada de afloramiento, en cuanto a su productividad controlada en gran parte por la fuerza del viento, dice: "La conclusión que puede sacarse de este ejemplo es que una frecuencia en el muestreo, tan alta como una vez a la semana, no necesita justificar un cuadro verdadero de la sucesión temporal", y también que ". . . la extensión de posibles variaciones diarias debe ser investigada antes de conceder la significación de los datos menos frecuentes". Si se decide que la media muestral, para el viento durante la temporada de afloramiento, es representativa cuando está entre una m.p.h. de la media verdadera en

19 de 20 casos, entonces deben ser muestreados 18 días. (En este caso son conocidos tanto la desviación estándar σ como la media de la población μ). En realidad, por lo menos 21 días fueron muestreados durante cada estación, ya que por lo menos siete medias de tres días fueron usados. Sin embargo en 1959, la diferencia ($\bar{x} - \mu = 7.3-8.8$) fué mayor que una m.p.h.; de modo que la media muestral no es representativa de la media verdadera (lo que puede ocurrir en uno de veinte casos).

En cuanto a las variables restantes, solamente fueron muestreados unos ocho de 120 días. Las desviaciones estándar de la población (σ) fueron estimadas por las desviaciones estándar (s) de los datos bisemanales para todos los años durante la temporada de afloramiento. Las diferencias máximas esperadas entre la media muestral y la media verdadera, en 19 de 20 casos, fueron calculadas y se encontró que eran grandes; las diferencias esperadas fueron calculadas también de las muestras de 16 y 32 (véase Tabla 6). En orden de reducir a la mitad las diferencias máximas esperadas, la frecuencia del muestreo debe ser cuatro veces mayor; en este caso, 32 mediciones durante la temporada de afloramiento, o dos veces por semana. Esto puede ser difícil de hacerse por razones prácticas, pero a juzgar por estos datos, debe ser aumentado el muestreo futuro aquí o en una región similar, para obtener medidas representativas de las variables hidrográficas y biológicas que puedan ser comparadas entre un año y otro. El tamaño de la muestra requerida depende directamente de la variancia (σ^2), así que en regiones o estaciones con menos variación, se necesitan muestras más pequeñas para obtener los mismos resultados. Se necesita tener una estimación de la variancia para determinar la frecuencia de muestreo requerido, pero ésta es desconocida en una región nueva, por lo que las estimaciones deben tomarse de las regiones conocidas. Los resultados que se han dado pueden ser de utilidad para aquellos programas de muestreo que se establezcan en donde las condiciones sean similares.

Se hicieron otros intentos para encontrar relaciones entre los índices anuales de la abundancia de los peces (anchoveta, barrilete y atún aleta amarilla) y de los datos tomados por la Compañía del Canal de Panamá (vientos medios del norte, temperatura de superficie y nivel del mar en Balboa durante el período enero-abril). Se pensó que estos datos más extensos podrían revelar alguna correlación (véase Tabla 2). A pesar de haber obtenido mayores muestras que en los análisis anteriores, no se encontraron correlaciones significativas entre la abundancia de los peces y los vientos del norte, la temperatura de superficie o el nivel del mar.

LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA

Alverson, F. G. and B. M. Shimada

- 1957 A study of the Eastern Pacific fishery for tuna baitfishes, with particular reference to the anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*). Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 2, No. 2, pp. 25-61 (English), pp. 62-79 (Spanish).

Anonymous

- 1960 Physical, chemical and biological data. Costa Rica Dome Cruise SIO Ref. 60-20, xiii + 33 pp.

Bainbridge, R.

- 1953 Studies on the interrelationships of zooplankton and phytoplankton. J. Mar. Biol. Ass. U. K., Vol. 32, No. 2, pp. 385-447.

Bartlett, M. S.

- 1949 Fitting a straight line when both variables are subject to error. Biometrics, Vol. 5, No. 3, pp. 207-212.

Bayliff, W. H. and E. F. Klima

- 1962 Live-box experiments with anchovetas, *Cetengraulis mysticetus*, in the Gulf of Panama. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 6, No. 8, pp. 335-404 (English), pp. 405-446 (Spanish).

Berdegué, A. J.

- 1958 Biometric comparison of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus* (Günther), from ten localities of the Eastern Tropical Pacific Ocean. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 3, No. 1, pp. 1-53 (English), pp. 54-76 (Spanish).

Braarud, T.

- 1958 Counting methods for determination of the standing crop of phytoplankton. Rapp. Proc.-Verb. Cons. Explor. Mer, Vol. 144, pp. 17-19.

Creitz, G. I. and F. A. Richards

- 1955 The estimation and characterization of plankton populations by pigment analysis. III. A note on the use of "millipore" membrane filters in the estimation of plankton pigments. J. Mar. Res., Vol. 14, No. 3, pp. 211-216.

Doty, M. S.

- 1961 Algal productivity of the tropical Pacific as determined by isotope tracer techniques.
Ann. Rept., Dept. Bot., Univ. Hawaii.

Fleming, R. H.

- 1935 Oceanographic studies in the Central American Pacific.
Ph.D. Dissertation, Univ. of Calif.
- 1940 A contribution to the oceanography of the Central American region.
Proc. Sixth Pac. Sci. Cong., Vol. 3, pp. 167-175.

Forsbergh, E. D., editor

- 1961 STEP-I Expedition, Preliminary Report. Part 2, Biological, photometric and additional chemical data.
SIO Ref. 61-18, ix + 66 pp.

Goldberg, E. D., T. J. Walker and A. Whisenand

- 1951 Phosphate utilization by diatoms.
Biol. Bull., Woods Hole, Vol. 101, No. 3, pp. 274-284.

Harris, E. and G. A. Riley

- 1956 Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. VIII. Chemical composition of the plankton.
Bull. Bingham Oceanogr. Coll., Vol. 15, pp. 315-323.

Harvey, H. W.

- 1934 Annual variation of planktonic vegetation, 1933.
J. Mar. Biol. Ass. U. K., Vol. 19, No. 2, pp. 775-792.

Harvey, H. W., L. H. N Cooper, M. V. Lebour and F. S. Russell

- 1935 Plankton production and its control.
J. Mar. Biol. Ass. U. K., Vol. 20, No. 2, pp. 407-441.

Holmes, R. W.

- 1958 Surface chlorophyll "A," surface primary production and zooplankton volumes in the eastern Pacific Ocean.
Rapp. Proc.-Verb. Cons. Explor. Mer, Vol. 144, pp. 109-116.

Holmes, R. W., M. B. Schaefer and B. M. Shimada

- 1957 Primary production, chlorophyll, and zooplankton volumes in the Tropical Eastern Pacific Ocean.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 2, No. 4, pp. 127-156 (English) pp. 157-168 (Spanish).

Howard, G. V.

- 1954 A study of populations of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, based on meristic characters.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 1, No. 1, pp. 4-24 (English), pp. 3-4 (Spanish summary).

Howard, G. V. and Antonio Landa

- 1958 A study of the age, growth, sexual maturity and spawning of the anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*) in the Gulf of Panama.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 2, No. 9, pp. 389-437 (English), pp. 438-467 (Spanish).

Ichimura, S.

- 1958 On the photosynthesis of natural phytoplankton under field conditions.
Bot. Mag., Tokyo, Vol. 71, No. 837, pp. 110-116.

Klima, E. F., I. Barrett and J. E. Kinnear

- 1962 Artificial fertilization of the eggs, and rearing and identification of the larvae of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 6, No. 4, pp. 155-166 (English), pp. 167-178 (Spanish).

Manning, W. M., C. Juday and M. Wolf

- 1938 Photosynthesis of aquatic plants at different depths in Trout Lake, Wisconsin.
Trans. Wisconsin Acad. Sci., Vol. 31, pp. 377-410.

Marshall, S. M. and A. P. Orr

- 1955 The biology of a marine copepod.
Oliver & Boyd, Edinburgh, vii + 188 pp.

Odum, H. T., W. McConnell and W. Abbott

- 1958 The chlorophyll "A" of communities.
Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas, Vol. 5, pp. 65-96.

Peterson, C. L.

- 1961 Fecundity of the anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*) in the Gulf of Panama.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 6, No. 2, pp. 55-62 (English), pp. 63-68 (Spanish).

Richards, F. A. and N. Corwin

- 1956 Some oceanographic applications of recent determinations of the solubility of oxygen in sea water.
Limnol. and Oceanogr., Vol. 1, No. 4, pp. 263-273.

Richards, F. A. with T. G. Thompson

- 1952 The estimation and characterization of plankton populations by pigment analyses. II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments.

J. Mar. Res., Vol. 11, No. 2, pp. 156-172.

Richards, F. A. and R. F. Vacarro

- 1956 The Cariaco Trench, an anaerobic basin in the Caribbean Sea. Deep-Sea Res., Vol. 3, No. 3, pp. 214-228.

Riley, G. A.

- 1941 Plankton studies. IV. Georges Bank.

Bull. Bingham Oceanogr. Coll., Vol. 7, Art. 4, 73 pp.

Riley, G. A. and D. F. Bumpus

- 1946 Phytoplankton-zooplankton relationships on Georges Bank.

J. Mar. Res., Vol. 6, No. 1, pp. 33-47.

Riley, G. A., H. Stommel and D. F. Bumpus

- 1949 Quantitative ecology of the plankton of the Western North Atlantic.

Bull. Bingham Oceanogr. Coll., Vol. 12, Art. 3, pp. 1-169.

Roden, G. I.

- 1961 *In* Scripps Tuna Oceanography Research Program, Annual Progress Report No. 1; M. B. Blackburn, editor; SIO Ref. 61-26, pp. 8-9.

Rodhe, W.

- 1958 The primary production in lakes: some results and restrictions of the ¹⁴C method.

Rapp. Proc.-Verb. Cons. Explor. Mer, Vol. 144, pp. 122-131.

Rotschi, H.

- 1962 Oxigène, phosphate et gaz carbonique total en Mer de Corail. Deep-Sea Res., Vol. 8, No. 3, pp. 181-195.

Ryther, J. H.

- 1956 Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity.

Limnol. and Oceanogr., Vol. 1, No. 1, pp. 61-70.

Ryther, J. H. and C. S. Yentsch

- 1957 The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data.

Limnol. and Oceanogr., Vol. 2, No. 3, pp. 281-286.

Schaefer, M. B.

- 1953 Report on the investigations of the Inter-American Tropical Tuna Commission for the year 1952.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Ann. Rept. 1952, pp. 14-35 (English), pp. 36-61 (Spanish).
- 1957 Report on the investigations of the Inter-American Tropical Tuna Commission for the year 1956.
Ibid., pp. 33-70 (English), pp. 71-112 (Spanish).

Schaefer, M. B. and Y. M. M. Bishop

- 1958 Particulate iron in offshore waters of the Panama Bight and in the Gulf of Panama.
Limnol. and Oceanogr., Vol. 3, No. 2, pp. 137-149.

Schaefer, M. B., Y. M. M. Bishop and G. V. Howard

- 1958 Some aspects of upwelling in the Gulf of Panama
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 3, No. 2, pp. 77-111 (English), pp. 112-132 (Spanish).

Shimada, B. M.

- 1958 Diurnal fluctuations in photosynthesis rate and chlorophyll "a" content of phytoplankton from Eastern Pacific waters.
Limnol. and Oceanogr., Vol. 3, No. 3, pp. 336-339.

Shimada, B. M. 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.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 1, No. 7, pp. 347-421 (English), pp. 422-469 (Spanish).

Simpson, J. G.

- 1959 Identification of the egg, early life history and spawning areas of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus* (Günther), in the Gulf of Panama. *Ibid.*, Vol. 3, No. 10, pp. 439-538 (English), pp. 539-580 (Spanish).

Smayda, T. J.

- 1959 Some preliminary results from a quantitative analysis of the phytoplankton in the Gulf of Panama.
Amer. Assoc. for the Advancement of Sci. Internat. Oceanogr. Congress, Preprints, pp. 901-903.
- 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.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., *in press*.

Snedecor, G. W.

- 1956 Statistical methods, Fifth ed.
Iowa State Coll. Press, Ames, Iowa, xiii + 534 pp.

Steele, J. H.

- 1957 Notes on oxygen sampling on the Fladen Ground.
J. Mar. Biol. Ass. U. K., Vol. 36, No. 2, pp. 227-231.

Steemann Nielsen, E.

- 1937 On the relation between the quantities of phytoplankton and zooplankton in the sea.
J. Cons. Explor. Mer, Vol. 12, No. 2, pp. 147-154.
- 1952 The use of radio-active carbon for measuring organic production in the sea.
Ibid., Vol. 18, No. 2, pp. 117-140.
- 1959 Chlorophyll as a means of estimating potential photosynthesis of marine phytoplankton.
Amer. Assoc. for the Advancement of Sci. Internat. Oceanogr. Congress, 1959, Preprints, pp. 846-647.

Strickland, J. D. H.

- 1958 Solar radiation penetrating the ocean. A review of requirements, data and methods of measurement, with particular reference to photosynthetic productivity.
J. Fish. Res. Bd. Canada, Vol. 15, No. 3, pp. 453-493.
- 1960 Measuring the production of marine phytoplankton.
Fish. Res. Bd. Canada, Bull., No. 122, viii + 172 pp.

Tate, M. W. and R. C. Clelland

- 1957 Non parametric and shortcut statistics.
Interstate Printers and Publishers, Inc., Danville, Ill., ix + 171 pp.

United States Navy Department

- 1938 Sailing directions for South America.
Hydrogr. Office, H. O. Publ. No. 174, 4th ed. viii + 484 pp.
- 1952 Tables for sea water density.
Ibid., H. O. Publ. No. 615, ix + 265 pp.

Van Dorn, W. G.

- 1956 Large-volume water samplers.
Trans. Amer. Geophys. Union, Vol. 37, No. 6, pp. 682-684.

Wooster, W. S., editor

- 1960 STEP-I Expedition, Preliminary report. Part I. Physical and chemical data.
SIO Ref. 61-9, ix + 48 pp.

APPENDIX A — APENDICE A

Mean monthly wind velocities at Balboa for northerly and southerly quadrants.

Media mensual de las velocidades del viento en Balboa para los cuadrantes
norteños y sureños.

	m. p. h.											
	1954		1955		1956		1957		1958		1959	
	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S
Jan.			6.0	0.2	6.6	0.2	7.8	0.0	7.0	0.4	9.2	0.1
Feb.			7.8	0.2	7.6	0.1	9.5	0.3	8.5	0.2	9.7	0.1
Mar.			8.7	0.1	9.2	0.1	6.5	0.7	7.5	0.3	9.9	0.0
Apr.			6.8	0.9	7.1	0.5	8.0	0.3	7.7	0.6	7.2	0.1
May			5.2	0.6	4.2	0.9	4.5	1.8	2.5	1.7	4.8	0.3
June			2.2	2.0	3.1	1.3	3.7	0.8	1.8	1.7	2.2	1.1
July			2.6	1.4	4.7	0.4	4.4	0.4	4.2	0.6	4.9	0.3
Aug.			2.6	1.3	4.1	0.4	5.2	0.3	4.0	0.5	4.1	0.7
Sept.			1.2	3.4	2.8	1.3	3.4	0.8	2.7	1.0	4.2	0.5
Oct.			0.9	4.9	1.8	3.0	2.3	1.2	1.9	1.4	1.4	2.3
Nov.	2.6	0.7	2.7	1.0	4.0	0.7	3.8	0.3	3.4	0.4	3.5	0.5
Dec.	5.3	0.2	3.9	0.4	4.4	0.1	6.4	0.1	4.9	0.1		

Mean monthly sea level (SL) and mean monthly sea surface temperature
(T) at Balboa
(ft. and °F)

Media mensual del nivel del mar (SL) y media mensual de la temperatura
de la superficie del mar (T) en Balboa
(pies y °F)

	1954		1955		1956		1957		1958		1959	
	SL	T										
Jan.			0.72	79.0	0.49	75.8	0.72	79.0	1.16	79.4	0.99	79.4
Feb.			0.66	78.6	0.72	79.7	0.57	73.7	0.82	77.9	0.57	75.0
Mar.			0.27	72.9	0.40	74.6	0.63	75.3	0.68	79.0	0.45	73.2
Apr.			0.64	77.3	0.75	76.3	0.80	77.1	0.62	79.5	0.70	76.8
May			0.90	81.3	1.12	82.1	1.29	81.4	1.14	83.2	0.82	80.4
June			1.06	82.7	1.27	82.4	1.44	84.5	1.20	83.6	1.13	82.7
July			1.03	82.5	1.11	81.5	1.36	84.6	1.31	83.2	0.98	82.0
Aug.			1.13	81.8	1.03	81.9	1.21	83.2	1.16	81.9	1.09	81.7
Sept.			1.23	82.2	1.15	83.1	1.27	83.7	1.25	82.8	1.12	81.2
Oct.			1.37	81.4	1.24	82.0	1.39	83.2	1.34	82.4	1.39	81.4
Nov.	1.21	80.8	1.14	80.4	1.03	80.4	1.65	82.2	1.28	81.3	1.31	80.7
Dec.	1.02	81.5	1.07	80.0	1.00	80.9	1.44	81.2	1.19	81.0		

APPENDIX B

GULF OF PANAMA STATION — METEOROLOGICAL,
HYDROGRAPHIC AND BIOLOGICAL DATA

APENDICE B

ESTACION DE GOLFO DE PANAMA — DATOS
METEOROLOGICOS, HIDROGRAFICOS Y BIOLOGICOS

Date	Depth m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxygen ml/L % Sat.	Inorganic phosphate* µg.at/L mg.at/m ²	Zoo- plankton ml/1000m ³	Net phyto- plankton ml/m ³	Chlorophyll <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Carbon fixed at Taboga* mg/m ³ /day g/m ² /day	Transparency Station Taboga	Sun & Sky radiation* ly/day
Fecha	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxígeno ml/L % Sat.	Fosfato Inorgánico* µg.at/L mg.at/m ²	Zoo- plankton ml/1000m ³	Fitoplancton neto ml/m ³	Clorofila <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Fijación de carbono en Taboga* mg/m ³ /día g/m ² /día	Transparencia Estación Taboga	Radiación Sol y Firmamento* ly/día
1954												
Nov. 29	0	29.00	27.30	16.33	4.64		6	2.23				295
	5	28.94	27.30	16.35	4.66							
Sta. 1	10	28.89	27.59	16.58	4.57							
	20	28.50	30.74	19.06	3.85							
	38	26.33	32.50	21.07	2.16							
Dec. 24	0	26.89	30.01	19.03	4.75		124	15.00				510
	5	26.83	29.28	18.50	4.75							
Sta. 2	10	26.78	30.36	19.33	4.80					13.		
	20	26.89	30.92	19.71	4.60							
	34	24.33	32.17	21.43	2.83							
1955												
Jan. 11	0	26.39	31.16	20.05	5.28		55	5.09				370
	5	26.33	31.29	20.16	5.38							
Sta. 3	10	26.11	31.99	20.76	5.71					12.		
	20	25.00	33.02	21.87	3.65							
	34	17.83	34.56	25.00	0.87							
Jan. 25	0	26.78	30.77	19.63	4.76		32	0.96				420
	5	26.78	30.81	19.73	4.74							
Sta. 4	10	26.61	30.67	19.61	4.75					9.2		
	20	24.83	31.65	20.89	3.99							
	40	20.89	33.68	23.54	1.78							
Feb. 8	0	27.22	—	—	4.97		57	4.04				351
	5	27.11	—	—	4.93							
Sta. 5	10	26.56	31.52	20.26	4.90					9.2		
	20	26.00	32.07	20.85	4.54							
	38	23.67	33.86	22.90	1.22							
Feb. 22	0	26.22	31.76	20.55	4.78		44	2.19				585
	5	26.17	31.77	20.57	4.79							
Sta. 6	10	26.11	31.76	20.58	4.76							
	20	22.22	33.17	22.79	2.63							
	35	18.00	34.49	24.90	1.58							

GOLFO DE PANAMA

Superscripts and asterisks(*) are explained in Notes p. 109.
Values in parentheses are interpolated.

Sobrescritos y asteriscos(*) se explican en las Notas, p. 109.
Los valores en paréntesis son interpolados.

APPENDIX B—(Continued)

Date	Depth m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxygen ml/L % Sat.	Inorganic phosphate* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m ²	Zoo- plankton ml/1000m ³	Net phyto- plankton ml/m ³	Chlorophyll <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Carbon fixed at Taboga* mg/m ³ /day g/m ² /day	Transparency Station Taboga	Sun & Sky radiation* ly/day
Fecha	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxígeno ml/L % Sat.	Fosfato Inorgánico* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m ²	Zoo- plancton ml/1000m ³	Fitoplancton neto ml/m ³	Clorofila <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Fijación de carbono en Taboga* mg/m ³ /día g/m ² /día	Transparencia Estación Taboga	Radiación Sol y Firmamento* ly/día
Mar. 10	0	19.44	34.67	24.68	6.65		50	6.58				692
	5	18.78	34.69	24.86	6.38							
Sta. 7	10	18.28	34.85	25.11	5.57							
	20	15.72	34.96	26.21	1.68							
	38	15.33	35.00	25.92	0.85							
Mar. 23	0	23.39	34.41	23.40	5.89		596	0.91				443
	5	22.72	33.85	23.50	5.24							
Sta. 8	10	17.83	34.58	25.01	4.37							
	20	16.78	34.78	25.42	0.77							
	38	16.44	34.80	25.51	0.60							
Apr. 5	0	26.33	33.21	21.61	5.05		484	2.19				431
	5	25.78	33.72	22.16	5.04							
Sta. 9	10	25.61	33.86	22.32	4.97							
	20	24.17	34.34	23.11	4.70							
	35	21.22	34.51	23.50	4.59							
Apr. 19	0	25.00	34.20	22.76	5.44		71	0.86				399
	5	24.78	34.22	22.84	5.56							
Sta. 10	10	21.61	34.22	23.76	5.01							
	20	21.00	34.51	24.14	2.60							
	40	20.67	34.59	24.29	2.69							
May 3	0	27.28	33.16	21.27	4.63		164	2.03				585
	5	27.28	33.08	21.21	4.63							
Sta. 11	10	27.06	33.26	21.41	4.63							
	20	27.00	33.71	21.70	4.77							
	36	22.28	34.30	23.63	2.16							
May 16	0	27.44	32.10	20.42	4.63		106	2.03				471
	5	27.44	32.15	20.46	4.63							
Sta. 12	10	27.11	32.50	20.83	4.72							
	20	25.83	33.85	22.24	4.00							
	36	23.33	34.25	23.29	3.01							
May 30	0	28.17	31.42	19.68	4.87		96	1.92				362
	5	28.22	31.53	19.41	4.91							
Sta. 13	10	27.28	32.61	20.86	4.91							
	20	27.06	33.21	21.38	4.73							
	40	23.28	34.07	23.17	2.89							
June 13	0	28.56	30.99	19.23	4.66		93	2.11				370
	5	28.61	31.14	19.32	4.86							
Sta. 14	10	28.39	31.38	19.58	4.77							
	20	27.50	31.98	20.31	4.37							
	42	25.50	33.97	22.44	2.47							

APPENDIX B—(Continued)

Date	Depth m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxygen ml/L % Sat.	Inorganic phosphate* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m^2	Zoo- plankton ml/1000m^3	Net phyto- plankton ml/m^3	Chlorophyll <i>a</i> * mg/m^3 mg/m^2	Carbon fixed at Taboga* $\text{mg/m}^3/\text{day}$ $\text{g/m}^2/\text{day}$	Transparency Station Taboga	Sun & Sky radiation* ly/day
Fecha	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxígeno ml/L % Sat.	Fosfato Inorgánico* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m^2	Zoo- plankton ml/1000m^3	Fitoplancton neto ml/m^3	Clorofila <i>a</i> * mg/m^3 mg/m^2	Fijación de carbono en Taboga* $\text{mg/m}^3/\text{día}$ $\text{g/m}^2/\text{día}$	Transparencia Estación Taboga	Radiación Sol y Firmamento* ly/día
June 27	0	27.50	30.86 ¹	19.47	4.68 102.4		132	4.81				373
Sta. 15	5	27.50	30.94 ¹	19.53	4.68 102.4							
	10	27.06	31.95 ¹	20.43	4.44 96.7							
	20	24.00	33.72 ¹	22.70	3.47 73.4							
	40	19.94	34.52	24.43	1.33 26.4							
July 11	0	27.50	29.59 ¹	18.52	4.75 103.3	0.65 35.37	54	1.92				405
Sta. 16	5	27.50	29.59 ¹	18.52	4.75 103.3							
	10	27.56	29.58 ¹	18.49	4.84 105.2							
	20	27.78	29.75 ¹	18.55	4.72 103.3							
	40	26.28	32.37	20.99	3.78 82.2	1.12						
July 25	0	27.72	29.29 ¹	18.23	4.81 104.6	0.62 48.00	36	1.66				272
Sta. 17	5	27.78	29.29 ¹	18.21	4.66 101.3							
	10	28.00	29.59 ¹	18.36	4.69 102.4	1.01						
	20	25.00	32.88	21.76	3.50 74.8	1.08						
	44	21.44	34.19	23.78	1.38 28.1	2.25						
Aug. 8	0	27.72	28.65 ¹	17.75	4.73 102.4	0.59 21.47	49	1.92				491
Sta. 18	5	27.78	28.68 ¹	17.75	4.72 102.4	0.34						
	10	27.50	29.45 ¹	18.42	4.70 102.0	0.44						
	20	26.89	31.03	19.79	4.69 102.0	0.35						
	38	24.50	33.39	22.91	2.86 60.7	1.12						
Aug. 22	0	28.00	28.98 ¹	17.91	4.75 103.5	0.41 16.42	14	1.04				406
Sta. 19	5	27.78	29.28 ¹	18.20	4.75 103.7	0.17						
	10	27.67	29.66 ¹	18.52	4.53 98.9	0.17						
	20	27.22	31.17	19.79	4.43 96.7	0.30						
	40	22.44	33.11	22.68	2.81 57.4	1.14						
Sept. 5	0	27.61	28.16 ¹	17.42	4.51 97.2	0.75 34.11	11	2.06				—
Sta. 20	5	27.72	28.16 ¹	17.38	4.51 97.4	0.66						
	10	28.00	28.57 ¹	17.60	4.57 99.4	0.59						
	20	27.33	29.83 ¹	18.76	4.47 97.0	0.63						
	42	25.00	32.67	21.61	2.49 53.0	1.92						
Sept. 19	0	27.67	27.84	17.16	4.70 101.3	0.09 25.90	30	1.01				385
Sta. 21	5	27.67	27.92	17.22	4.74 102.2	0.14						
	10	27.67	27.96	17.25	4.71 101.5	0.19						
	20	27.17	29.01	18.19	4.59 98.9	0.34						
	40	21.33	33.75	23.48	1.24 25.1	2.37						
Oct. 3	0	28.39	28.33	17.29	— —	0.41 27.79	49	2.08				—
Sta. 22	5	27.83	28.44	17.56	4.78 103.5	0.15						
	10	27.61	28.61	17.75	4.74 102.4	0.35						
	20	27.39	29.20	18.26	4.31 93.3	0.52						
	40	24.00	32.58	21.84	2.10 44.0	1.84						

APPENDIX B—(Continued)

Date	Depth m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxygen ml/L % Sat.	Inorganic phosphate* $\mu\text{g.at/L mg.at/m}^2$	Zoo- plankton ml/1000m ³	Net phyto- plankton ml/m ³	Chlorophyll <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Carbon fixed at Taboga* mg/m ³ /day g/m ² /day	Transparency Station Taboga	Sun & Sky radiation* ly/day
Fecha	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxígeno ml/L % Sat.	Fosfato Inorgánico* $\mu\text{g.at/L mg.at/m}^2$	Zoo- plancton ml/1000m ³	Fitoplancton neto ml/m ³	Clorofila <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Fijación de carbono en Taboga* mg/m ³ /día g/m ² /día	Transparencia Estación Taboga	Radiación Sol y Firmamento* ly/día
Oct. 19	0	27.33	25.20	15.29	5.05 106.3	—	—	106	0.89			472
	5	27.33	25.17	15.27	5.13 108.0	—	—					
Sta. 23	10	26.89	25.24	15.46	5.02 105.2	—	—					
	20	27.44	27.45	16.94	4.62 98.9	—	—					
	39	25.17	31.98	21.04	1.95 41.5	—	—					
Oct. 31	0	27.50	23.61	14.05	4.41 92.5	—	—	21	1.97			415
	5	27.50	26.21	15.99	4.82 102.6	—	—					
Sta. 24	10	27.44	26.77	16.43	4.85 103.4	—	—					
	20	26.72	27.70	17.35	4.62 98.1	—	—					
	39	24.56	33.39	22.28	1.61 34.2	—	—					
Nov. 15	0	27.50	21.68	12.61	5.28 109.3	0.08	18.32	13	—			398
	5	27.28	24.04	14.44	5.17 108.2	0.00						
Sta. 25	10	27.17	25.70	15.25	5.08 107.0	0.00						
	20	26.33	28.27	17.90	4.72 99.8	0.15						
	38	25.06	31.76	20.90	2.58 54.7	1.34						
Dec. 1	0	26.44	24.61	15.13	4.95 101.9	0.31	25.26	85	0.91			400
	5	27.11	26.52	16.35	4.88 103.4	0.13						
Sta. 26	10	26.78	27.62	17.27	4.85 103.0	0.45						
	20	26.67	29.27	18.54	4.80 102.8	0.45						
	38	25.11	31.15	20.43	2.70 57.2	1.63						
Dec. 12	0	26.78	26.82	16.67	4.84 102.1	0.65	44.21	22	—			362
	5	26.78	26.95	16.77	4.88 103.0	0.69						
Sta. 27	10	27.00	28.41	17.80	4.84 103.4	0.72				4.8		
	20	25.22	30.31	19.77	4.09 86.1	0.99						
	40	22.67	32.50	22.16	1.71 35.0	1.98						
Dec. 26	0	27.00	26.60	16.44	4.92 104.0	0.45	30.95	17	—			613
	5	26.56	26.65	16.61	4.93 103.6	0.45						
Sta. 28	10	26.61	26.68	16.62	4.97 104.4	0.49				—		
	20	26.39	28.25	17.87	4.96 105.1	0.37						
	39	22.83	32.14	21.84	1.90 39.0	1.91						
1956												
Jan. 9	0	25.44	28.76	18.54	4.99 104.4	0.66	65.05	—	12.55 ²			—
	5	25.56	28.85	18.57	5.05 105.9	0.62						
Sta. 29	10	25.33	29.38	19.01	4.90 102.7	0.68				57.		
	20	23.06	32.37	21.95	2.17 44.7	1.74						
	38	16.06	34.84	25.91	0.50 9.3	2.73						
Jan. 23	0	23.00	33.17	22.57	5.71 118.2	0.42	78.95	777	12.38 ²			—
	5	18.78	33.77	24.16	6.21 119.7	0.63						
Sta. 30	10	16.83	34.53	25.21	4.70 88.2	1.23				17.		
	20	13.72	35.09	26.33	0.74 13.1	2.46						
	39	13.28	35.11	26.44	0.55 9.7	2.71						

APPENDIX B—(Continued)

Date	Depth m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxygen ml/L % Sat.	Inorganic phosphate* µg.at/L mg.at/m ²	Zoo- plankton ml/1000m ³	Net phyto- plankton ml/m ³	Chlorophyll <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Carbon fixed at Taboga* mg/m ³ /day g/m ² /day	Transparency Station Taboga	Sun & Sky radiation* ly/day
Fecha	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxígeno ml/L % Sat.	Fosfato Inorgánico* µg.at/L mg.at/m ²	Zoo- plankton ml/1000m ³	Fitoplancton neto ml/m ³	Clorofila <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Fijación de carbono en Taboga* mg/m ³ /día g/m ² /día	Transparencia Estación Taboga	Radiación Sol y Firmamento* ly/día
Feb. 6	0	26.67	31.39	20.10	4.96 107.6	0.04 18.32	206	3.04				—
Sta. 31	5	26.50	31.30	20.12	4.96 107.4	0.00					D K T	
	10	26.22	31.39	20.27	4.94 106.5	0.10				—		
	20	25.39	32.01	20.99	4.71 100.6	0.16						
	38	18.33	33.67	24.19	2.77 53.1	1.25						
Feb. 21	0	26.33	32.02	20.71	4.73 102.6	0.30 34.74	50 ^s	0.86				—
Sta. 32	5	26.28	32.04	20.74	4.79 103.9	0.14						
	10	25.50	32.24	21.13	4.80 103.0	0.48				42.		
	20	22.56	32.91	22.50	3.89 79.9	0.83						
	38	18.72	33.99	24.34	1.48 28.5	1.74						
Mar. 5	0	23.17	33.62	22.86	5.68 118.3	1.18 100.42	16	4.81 ²				—
Sta. 33	5	22.44	33.71	23.14	5.87 120.8	1.25						
	10	20.06	33.72	23.79	4.69 92.7	1.66				—		
	20	17.22	34.42	25.04	1.91 36.0	2.69						
	40	16.89	34.65	25.29	0.41 7.7	3.67						
Mar. 21	0	24.78	33.44	22.25	5.40 115.4	1.39 108.00	106	6.25 ²				—
Sta. 34	5	24.06	33.44	22.47	5.59 117.9	1.47						
	10	19.33	33.76	24.01	4.53 88.5	2.08				1.5		
	20	18.00	34.43	24.86	2.73 52.3	2.81						
	40	17.33	34.50	25.07	0.69 13.0	3.88						
Apr. 2	0	21.56	34.43	23.92	5.46 111.2	0.38 63.16	17	1.73 ⁴				—
Sta. 35	5	21.33	34.46	24.04	5.62 114.0	0.34						
	10	18.44	34.43	24.75	4.86 93.8	0.59				31.		
	20	17.33	34.51	25.08	1.97 37.2	2.01						
	40	17.17	34.67	25.24	1.57 29.7	2.39						
Apr. 17	0	27.39	32.83	20.98	4.93 109.1	0.50 27.16	276	1.0 ⁴				—
Sta. 36 ^s	5	26.61	32.84	21.24	4.92 107.9	0.64						
	10	25.28	33.29	21.99	4.94 106.5	0.38				4.7		
	20	22.33	34.37	23.69	4.92 101.7	0.42						
	40	19.56	34.55	24.55	2.46 48.3	1.63						
Apr. 30	0	27.33	33.33	21.38	5.00 111.1	0.12 12.63	83 ^s	4.10 ⁴				—
Sta. 37	5	27.06	33.36	21.49	5.03 111.3	0.06						
	10	26.94	33.40	21.56	5.06 111.7	0.13				—		
	20	25.89	33.46	21.93	5.05 109.8	0.24						
	40	24.50	34.02	22.77	4.09 87.2	1.03						
May 14	0	27.28	32.90	21.07	4.77 105.8	0.21 17.68	28 ^s	1.73				—
Sta. 38	5	27.22	32.89	21.08	4.90 108.4	0.19						
	10	27.17	33.04	21.21	4.82 106.6	0.24				14.		
	20	26.89	33.27	21.47	4.82 106.2	0.27						
	40	25.33	33.82	22.37	2.83 61.1	1.26						

APPENDIX B—(Continued)

Date	Depth m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxygen ml/L % Sat.	Inorganic phosphate* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m ²	Zoo- plankton ml/1000m ³	Net phyto- plankton ml/m ³	Chlorophyll <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Carbon fixed at Taboga* mg/m ³ /day g/m ² /day	Transparency Station Taboga	Sun & Sky radiation* ly/day
Fecha	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxígeno ml/L % Sat.	Fosfato Inorgánico* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m ²	Zoo- plancton ml/1000m ³	Fitoplancton neto ml/m ³	Clorofila <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Fijación de carbono en Taboga* mg/m ³ /día g/m ² /día	Transparencia Estación Taboga	Radiación Sol y Firmamento* ly/día
June 19 Sta. 39	0	27.17	27.43	17.35	4.82 102.8	0.19	13.90	105	1.70		D k T 9 .19 .83	—
	5	28.28	27.79	16.92	4.85 105.4	0.07						
	10	28.06	29.51	18.28	4.79 104.8	0.10						
	20	27.94	30.88	19.35	4.68 103.1	0.22			3.1			
	40	25.39	33.52	22.13	1.97 42.5	1.05						
July 2 Sta. 40	0	28.28	28.82	17.70	4.77 104.4	0.39	30.95	25 ⁶	0.67 ²⁷		7.5 .23 .79	—
	5	28.28	28.74	17.64	4.83 105.5	0.43						
	10	28.06	30.44	18.98	4.74 104.4	0.42			3.4			
	20	27.39	32.34	20.62	4.82 106.4	0.57						
	40	25.06	33.72	22.38	1.27 27.3	1.79						
July 17 Sta. 41	0	28.33	29.76	18.36	4.73 104.2	0.37	27.79	25	2.02		11 .15 .86	273
	5	27.67	29.69	18.54	4.83 105.5	0.44						
	10	27.56	29.94	18.76	4.85 105.7	0.43			—			
	20	27.17	32.17	20.56	4.40 96.9	0.57						
	40	25.72	33.07	21.69	2.57 55.5	1.38						
July 31 Sta. 42	0	28.17	29.24	18.05	4.11 90.1	0.44	46.74	52 ⁶	1.44		12 .14 .87	—
	5	27.94	29.26	18.13	4.14 90.4	0.44						
	10	27.72	30.17	18.89	4.14 90.6	0.45			4.5			
	20	26.67	32.09	20.66	3.79 82.9	0.48						
	40	24.33	32.55	21.72	3.64 76.6	4.00						
Aug. 13 Sta. 43	0	28.11	30.01	18.64	4.82 105.9	0.35	41.69	44 ⁶	1.92		12.5 .14 .87	232
	5	28.06	30.13	18.75	4.64 102.0	0.62						
	10	27.89	30.13	18.80	4.74 104.0	0.71			3.8			
	20	27.22	31.81	20.27	4.41 96.7	0.51						
	40	22.00	33.23	22.90	2.33 47.6	2.18						
Aug. 27 Sta. 44	0	28.11	28.58	17.57	4.63 100.9	0.67	42.32	13 ⁶	0.96		9.5 .18 .84	—
	5	27.83	28.64	17.71	4.67 101.5	0.65						
	10	27.78	29.49	18.36	4.64 101.3	0.68			3.0			
	20	26.11	31.76	20.58	4.10 88.4	0.97						
	40	23.78	33.19	22.36	1.44 30.3	2.13						
Sept. 11 Sta. 45	0	28.56	27.98	16.98	4.79 104.6	—	35.37	49	1.44		9 .19 .83	—
	5	28.56	28.70	17.52	4.78 104.1	0.58						
	10	28.17	29.13	17.96	4.72 101.1	0.57			—			
	20	27.61	30.83	19.41	4.58 100.7	0.59						
	40	24.83	33.16	22.03	1.82 38.7	2.00						
Sept. 24 Sta. 46	0	28.33	29.85	18.45	4.73 104.1	1.01	54.32	71	1.48		15.5 .11 .90	—
	5	28.56	30.24	18.67	4.67 103.5	0.73						
	10	28.28	29.97	18.56	4.67 102.9	0.77			1.3			
	20	27.67	29.85	18.66	4.76 103.9	1.27						
	39	25.89	31.89	20.75	2.42 51.7	2.25						

APPENDIX B—(Continued)

Date	Depth m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxygen ml/L % Sat.	Inorganic phosphate* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m ²	Zoo- plankton ml/1000m ³	Net phyto- plankton ml/m ³	Chlorophyll <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Carbon fixed at Taboga* mg/m ³ /day g/m ² /day	Transparency Station Taboga	Sun & Sky radiation* ly/day
Fecha	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxígeno ml/L % Sat.	Fosfato Inorgánico* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m ²	Zoo- plankton ml/1000m ³	Fitoplancton neto ml/m ³	Clorofila <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Fijación de carbono en Taboga* mg/m ³ /día g/m ² /día	Transparencia Estación Taboga	Radiación Sol y Firmamento* ly/día
Oct. 8	0	28.11	28.66	17.63	4.61 100.4	0.23						
	5	28.17	28.71	17.65	4.56 99.8	0.23						
Sta. 47	10	28.17	29.36	18.13	4.59 100.7	0.22				1.2	D k T	—
	20	27.89	31.02	19.47	4.71 104.0	0.32						
	40	27.94	32.73	20.73	2.20 49.1	1.49						
Oct. 22	0	27.61	26.85	16.44	4.56 97.6	0.21	45.48	4 ⁰	1.92		12	448*
	5	27.56	26.82	16.43	4.86 103.6	0.21					.14	
Sta. 48	10	27.56	28.48	17.67	4.86 103.4	0.57				7.7	.87	
	20	27.11	29.85	18.84	4.38 94.8	0.71						
	40	22.94	33.25	22.65	3.20 66.3	2.88						
Nov. 8	0	27.67	24.88	14.95	4.62 97.7	0.37	13.26	37	1.44		6.5	580
	5	27.17	24.86	15.09	4.20 88.2	0.00					.26	
Sta. 49	10	27.00	25.76	15.81	4.23 89.1	0.03				—	.77	
	20	26.83	28.23	17.71	3.51 74.8	0.15						
	40	23.61	32.89	22.18	1.68 35.2	1.19						
Nov. 19	0	27.39	27.36	16.89	4.68 100.0	0.98	61.27	50	2.08		8	438
	5	27.39	27.30	16.84	4.61 98.5	1.08					.21	
Sta. 50	10	27.44	30.33	19.10	4.31 93.9	1.38				1.9	.81	
	15	26.33	30.37	19.47	4.25 91.4	1.33						
	35	23.56	32.23	21.70	2.93 60.9	2.12						
Dec. 3	0	26.67	28.09	17.66	4.86 103.2	0.82	65.69	17 ⁰	1.87		11.1	—
	5	26.39	28.10	17.75	4.73 100.2	0.78					.15	
Sta. 51	10	25.72	30.12	19.47	4.19 89.2	0.97				8.2	.86	
	15	24.89	31.98	21.12	2.94 62.3	1.52						
	35	19.83	33.23	23.48	1.73 33.9	2.34						
Dec. 17	0	26.83	28.38	17.83	5.40 115.1	0.90	54.95	54	2.23	0.75 17.72	11.2	394
	5	26.78	28.38	17.84	5.25 111.7	0.84					.15	
Sta. 52	10	26.72	28.45	17.91	5.23 109.4	0.81				9.4	.86	
	25	26.00	29.49	18.91	4.55 96.6	1.37			(0.73)			
	38	24.44	31.43	20.84	3.18 66.8	2.76			0.70			
1957												
Jan. 2	0	26.8	29.00	18.30	5.47 117.4	1.19	73.27	6	5.38	0.74 19.00	11.0	—
	5	26.8	28.96	18.27	5.37 115.2	1.21					.15	
Sta. 53	10	26.7	28.90	18.26	5.26 112.6	(1.65)				10.	.86	
	20	25.9	30.50	19.70	3.75 80.0	1.93						
	25											
	30	21.9	31.82	21.72	2.14 43.15	2.34			0.77			

GOLFO DE PANAMA

APPENDIX B—(Continued)

Date	Depth m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxygen ml/L % Sat.	Inorganic phosphate* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m^2	Zoo- plankton $\text{ml}/1000\text{m}^3$	Net phyto- plankton ml/m^3	Chlorophyll <i>a</i> * mg/m^3 mg/m^2	Carbon fixed at Taboga* $\text{mg}/\text{m}^3/\text{day}$ $\text{g}/\text{m}^2/\text{day}$	Transparency Station Taboga	Sun & Sky radiation* ly/day			
Fecha	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxígeno ml/L % Sat.	Fosfato Inorgánico* $\mu\text{g.at/L}$ $\text{mg.at}/\text{m}^2$	Zoo- plankton $\text{ml}/1000\text{m}^3$	Fitoplancton neto ml/m^3	Clorofila <i>a</i> * mg/m^3 mg/m^2	Fijación de carbono en Taboga* $\text{mg}/\text{m}^3/\text{día}$ $\text{g}/\text{m}^2/\text{día}$	Transparencia Estación Taboga	Radiación Sol y Firmamento* ly/día			
Jan. 14	0	26.1	30.24	19.45	5.04	107.5	1.15	103.58	5	—	—	19.62 ^o	D	10.3	542
	5	26.0	30.24	19.35	5.07	108.1	1.34						k	.17	
Sta. 54	10	25.6	32.23	21.09	2.90	62.4	2.24			0.76		52.	T	.84	
Jan. 14	20	22.1	34.07	23.51	0.89	18.3	2.93								
Sta. 54	25									0.84					
	35	13.8	34.11	25.56	0.62	10.9	3.26								
Jan. 29	0	25.2	—	—	5.95	—	0.80	79.58	226	2.99	—	34.18 ^o		8.0	476
	5	24.3	32.39	21.60	5.93	124.8	0.54							.21	
Sta. 55	10	23.1	—	—	6.33	—	0.60			1.45		32.		.81	
	20	19.1	34.04	24.28	1.92	37.3	2.18								
	25									0.88					
	36	17.0	34.58	25.21	0.46	8.7	3.46								
Feb. 11	0	24.5	32.88	21.91	5.53	116.9	0.22	51.16	48	4.06	0.72	18.35		8.0	519
	5	24.2	32.77	21.92	5.33	116.7	0.11							.21	
Sta. 56	10	23.7	32.75	22.05	6.12	127.8	0.26			0.84		24.		.81	
	20	19.0	33.33	23.77	3.55	68.7	1.42								
	25									0.43					
	36	17.9	34.13	24.65	1.49	28.4	2.42								
Feb. 25	0	22.7	34.07	23.34	4.56	94.6	0.08	85.90	53	2.14	1.37	17.09		4.5	444
	5	22.5	34.05	23.37	5.85	120.9	0.05							.38	
Sta. 57	10	21.6	34.04	23.62	5.52	112.4	0.10			0.69		10.		.68	
	20	18.4	34.38	24.81	2.55	49.1	2.71								
	25									0.48					
	36	18.0	34.20	24.68	1.56	29.8	3.99								
Mar. 12	0	23.6	34.11	23.11	5.42	114.1	0.33	76.42	15	2.53 [†]	0.98	19.62		8.8	646
	5	23.6	34.07	23.08	5.41	113.9	0.38							.19	
Sta. 58	10	22.7	34.20	23.36	3.81	78.9	1.06			(0.85)		26.		.83	
	20	19.2	34.41	24.54	2.50	48.9	2.15								
	25									0.50					
	38	18.8	34.42	24.79	1.52	29.5	3.20								
Mar. 21	0	24.1	34.40	23.18	6.06	128.9	0.14	74.53	16	2.02	1.01	22.15		7.0	—
	5	23.2	34.74	23.70	5.98	106.7	0.41								
Sta. 59	10	20.3	34.40	24.25	4.97	99.0	0.48			1.11		2.5		.79	
	20	19.1	34.49	24.63	2.58	50.5	2.25								
	25									0.31					
	38	18.6	34.40	24.68	1.00	19.3	3.24								
Apr. 10	0	24.4	34.23	22.96	6.34	138.4	—	—	20	2.29	—	—		7.0	581
Sta. 60	5	—	34.31	—	6.30	136.7	—	—						.24	
Apr. 10	10	—	34.27	—	6.33	136.7	—	—						.79	
Sta. 60	20	22.6	34.52	23.70	2.06	42.4	—	—							
	25														
	37	—	34.56	—	1.30	25.7	—	—							

APPENDIX B—(Continued)

Date	Depth m	Temp. °C	Sal. °/∞	σ_t	Oxygen ml/L % Sat.	Inorganic phosphate* $\mu\text{g.at/L mg.at/m}^2$	Zoo- plankton ml/1000m ³	Net phyto- plankton ml/m ³	Chlorophyll <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Carbon fixed at Taboga* mg/m ³ /day g/m ² /day	Transparency Station Taboga	Sun & Sky radiation* ly/day
Fecha	Prof. m	Temp. °C	Sal. °/∞	σ_t	Oxígeno ml/L % Sat.	Fosfato Inorgánico* $\mu\text{g.at/L mg.at/m}^2$	Zoo- plancton ml/1000m ³	Fitoplancton neto ml/m ³	Clorofila <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Fijación de carbono en Taboga* mg/m ³ /día g/m ² /día	Transparencia Estación Taboga	Radiación Sol y Firmamento* ly/día
Apr. 22	0	25.8	34.25	22.36	6.08 132.8	—	17	1.67	—	—	D	15.0
	5	25.4	34.38	22.77	5.56 120.6	—	—	—	—	—	k	.11
Sta. 61	10	25.2	34.23	22.72	6.21 134.1	—	—	—	—	26.	T	.90
	20	22.0	34.60	23.94	4.78 98.4	—	—	—	—	—	—	—
	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	37	19.9	34.38	24.34	1.21 24.0	—	—	—	—	—	—	—
May 6	0	26.9	34.07	22.06	5.26 116.9	0.36	85.27	23	0.96	0.37 13.92	—	12.0
	5	26.3	34.11	22.29	5.21 114.5	0.43	—	—	—	—	—	472
Sta. 62	10	25.2	34.25	22.81	5.57 120.3	0.55	—	—	—	6.9	—	.14
	20	22.5	34.52	23.73	3.07 63.6	2.63	—	—	0.71	—	—	.87
	25	—	—	—	—	—	—	—	(0.45)	—	—	—
	37	21.2	34.58	24.14	1.57 31.9	3.59	—	—	0.21	—	—	—
May 20	0	28.3	32.05	20.11	4.91 109.6	0.05	12.00	140	0.86	0.78 10.13	—	29.0
	5	27.9	32.07	20.25	5.09 113.1	0.00	—	—	—	—	—	.06
Sta. 63	10	27.7	32.43	20.58	5.26 116.9	0.02	—	—	—	10.	—	.94
	20	27.5	32.63	20.81	5.03 111.5	0.14	—	—	0.41	—	—	—
	25	—	—	—	—	—	—	—	(0.23)	—	—	—
	37	26.9	33.21	21.43	4.09 90.3	0.93	—	—	0.23	—	—	—
June 3	0	28.4	32.16	20.16	4.32 96.6	1.43	69.48	46	0.96	0.38 7.59	—	23.0
	5	28.4	32.14	20.14	4.12 92.2	1.40	—	—	—	—	—	.07
Sta. 64	10	28.4	32.16	20.16	4.29 96.0	1.53	—	—	—	10.	—	.93
	20	28.0	32.75	20.73	4.32 96.0	1.87	—	—	0.27	—	—	—
	25	—	—	—	—	—	—	—	(0.27)	—	—	—
	37	26.7	33.80	21.93	3.53 77.8	1.93	—	—	0.27	—	—	—
June 20	0	28.7	32.45	20.27	4.72 106.6	0.35	36.63	155	0.96	0.34 6.96	—	27.0
	5	28.6	32.52	20.36	4.75 107.0	0.61	—	—	—	—	—	.06
Sta. 65	10	28.6	32.32	20.21	4.91 110.6	0.57	—	—	—	10.	—	.94
	20	28.2	33.10	21.00	4.60 103.4	0.88	—	—	0.26	—	—	—
	25	—	—	—	—	—	—	—	(0.28)	—	—	—
	37	27.2	33.39	21.46	3.45 76.5	1.52	—	—	0.31	—	—	—
July 4	0	28.9	30.64	18.85	4.68 104.5	0.96	72.63	58	2.18	0.42 10.76	—	28.0
	5	28.8	30.66	18.90	4.64 103.6	0.89	—	—	—	29.	—	.06
Sta. 66	10	28.7	30.68	18.95	4.55 101.3	0.89	—	—	—	29.	—	.94
	20	27.9	32.30	20.42	—	1.75	—	—	0.43	—	—	—
	25	—	—	—	—	—	—	—	(0.41)	—	—	—
	37	26.2	33.31	21.72	2.16 47.2	3.20	—	—	0.37	—	—	—
July 15	0	28.6	31.38	19.51	4.80 107.4	0.59	42.95	43	5.2	0.55 8.23 ⁹	—	16.0
	5	28.5	31.47	19.61	4.67 104.5	0.78	—	—	—	12.	—	.11
Sta. 67	10	28.4	31.36	19.56	4.83 107.8	0.74	—	—	0.29	—	—	.90
	20	27.8	32.77	20.81	4.67 104.2	0.80	—	—	—	—	—	—
	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	37	25.7	33.33	21.89	1.87 40.6	1.91	—	—	—	—	—	—

GOLFO DE PANAMA

APPENDIX B—(Continued)

Date	Depth m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxygen ml/L % Sat.	Inorganic phosphate* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m ²	Zoo- plankton ml/1000m ³	Net phyto- plankton ml/m ³	Chlorophyll <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Carbon fixed at Taboga* mg/m ³ /day g/m ² /day	Transparency Station Taboga	Sun & Sky radiation* ly/day
Fecha	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxígeno ml/L % Sat.	Fosfato Inorgánico* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m ²	Zoo- plancton ml/1000m ³	Fitoplancton neto ml/m ³	Clorofila <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Fijación de carbono en Taboga* mg/m ³ /día g/m ² /día	Transparencia Estación Taboga	Radiación Sol y Firmamento* ly/día
July 29	0	28.5	30.66	19.00	4.80 106.7	0.69	52.71	255	1.4	0.21 11.39	D	14.0
Sta. 68	5	28.4	30.66	19.03	4.84 107.3	1.03					k	.12
	10	28.5	30.68	19.01	4.49 99.8	0.88				8.8	T	.89
	20	28.4	31.64	19.77	4.55 101.6	1.05			0.40 (0.58) 0.65			
	25											
	37	27.4	32.74	20.91	2.92 64.8	2.11						
Aug. 12	0	28.6	30.88	19.13	4.68 104.5	1.10	56.51	139	1.1	0.19 5.70		24.0
Sta. 69	5	28.6	30.90	19.15	4.73 105.6	1.01						.353
	10	28.5	30.93	19.20	4.70 104.9	1.31				10.		.07
	20	28.4	31.67	19.79	4.48 100.0	1.09			0.26 (0.20) 0.16			.93
	25											
	37	26.0	32.95	21.51	2.25 48.8	2.37						
Aug. 26	0	28.4	30.55	18.95	5.27 116.9	0.54	47.36	62	4.4	0.58 12.66		6.0
Sta. 70	5	28.3	30.52	18.96	5.27 116.6	0.61						.28
	10	27.4	30.93	19.56	4.96 108.5	0.56				8.1		.76
	20	26.6	32.57	21.04	4.32 94.3	0.82			0.44 (0.55) 0.64			
	25											
	37	23.8	33.96	22.94	1.59 33.5	2.43						
Sept. 9	0	28.6	31.80	19.82	4.76 106.7	0.43	31.36	106	2.6	0.22 6.33		20.0
Sta. 71	5	28.6	32.45	20.31	4.72 106.3	0.50						.09
	10	28.5	32.03	20.03	4.76 106.7	0.58				6.3		.91
	20	28.1	32.45	20.45	— —	0.70			0.22 (0.25) 0.30			
	25											
	37	26.8	33.33	21.55	3.84 84.6	1.28						
Sept. 23	0	28.8	30.99	19.15	4.73 105.8	0.30	15.68	100	—	0.21 5.70		20.0
Sta. 72	5	28.7	31.00	19.19	4.76 106.3	0.28						.09
	10	28.5	31.67	19.76	4.70 105.4	0.40				3.2		.91
	20	28.3	32.97	20.79	4.64 104.3	0.25			0.23 (0.23) 0.22			
	25											
	37	25.3	33.91	22.45	4.36 94.8	0.65						
Oct. 7	0	28.7	30.21	18.60	4.83 107.3	0.58	39.68	98	0.36	0.38 10.13 ^a		23.0
Sta. 73	5	28.7	29.96	18.41	4.88 108.4	0.58						.07
	10	28.7	30.25	18.63	4.84 107.6	0.53				12.		.93
	20	28.5	30.93	19.20	4.86 108.2	0.78			—			
	25											
	37	25.1	33.30	22.05	1.84 39.5	1.77						
Oct. 21	0	28.6	30.44	18.80	4.76 105.8	0.34	19.20	95	0.21	0.26 6.96		14.0
Sta. 74	5	28.6	30.52	18.86	5.06 112.4	0.34						.12
	10	28.7	30.44	18.77	4.88 108.4	0.41				12.		.89
	20	28.7	31.58	19.62	4.81 107.9	0.41			0.28 (0.29) 0.30			
	25											
	37	24.6	33.80	22.58	3.72 79.3	0.77						

APPENDIX B—(Continued)

Date	Depth m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxygen ml/L % Sat.	Inorganic phosphate* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m^2	Zoo- plankton ml/1000m^3	Net phyto- plankton ml/m^3	Chlorophyll <i>a</i> * mg/m^3 mg/m^2	Carbon fixed at Taboga* $\text{mg/m}^3/\text{day}$ $\text{g/m}^2/\text{day}$	Transparency Station Taboga	Sun & Sky radiation* ly/day
Fecha	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxígeno ml/L % Sat.	Fosfato Inorgánico* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m^2	Zoo- plankton ml/1000m^3	Fitoplancton neto ml/m^3	Clorofila <i>a</i> * mg/m^3 mg/m^2	Fijación de carbono en Taboga* $\text{mg/m}^3/\text{día}$ $\text{g/m}^2/\text{día}$	Transparencia Estación Taboga	Radiación Sol y Firmamento* ly/día
Nov. 5	0	28.3	28.62	17.54	4.40	96.1	0.39	—	—	—	—	—
	5	28.2	28.55	17.52	4.36	95.2	0.52	—	—	—	—	—
Sta. 75	10	28.1	28.84	17.77	4.31	93.9	0.70	—	—	—	—	—
	20	28.1	30.46	18.98	4.13	91.2	—	—	0.26 (0.66)	7.7	—	—
	25	—	—	—	—	—	—	—	0.96	—	—	—
	37	25.0	32.90	21.78	2.43	51.8	2.15	—	—	—	—	—
Nov. 18	0	27.8	28.93	17.93	4.79	104.1	0.92	—	0.32	8.86	—	—
	5	27.8	29.13	18.08	4.86	105.9	1.17	—	—	—	—	—
Sta. 76	10	27.8	29.27	18.19	4.94	107.6	1.19	—	0.32	25.	—	—
	20	27.6	30.14	18.90	4.63	101.5	1.73	—	0.32 (0.32)	—	—	—
	25	—	—	—	—	—	—	—	0.32	—	—	—
	37	26.1	31.42	20.33	4.02	86.5	1.53	—	—	—	—	—
Dec. 2	0	28.2	28.69	17.62	4.74	102.2	0.58	—	—	—	—	—
	5	28.1	28.64	17.62	4.80	104.6	0.55	—	—	—	—	—
Sta. 77	10	27.9	29.04	17.98	4.70	102.4	0.32	—	—	—	—	—
	20	27.8	29.81	18.59	4.32	94.5	1.19	—	0.34 (0.42)	4.6	—	—
	25	—	—	—	—	—	—	—	0.43	—	—	—
	37	27.2	31.20	19.88	3.54	77.3	2.03	—	—	—	—	—
Dec. 14	0	27.4	30.82	19.47	4.67	102.2	—	—	0.56	10.13	—	—
	5	27.4	30.90	19.53	4.22	92.1	—	—	—	—	—	—
Sta. 78	10	27.4	30.81	19.47	3.95	86.4	—	—	0.36	6.1	—	—
	20	26.3	31.87	21.08	3.84	83.1	—	—	0.47 (0.47)	—	—	—
	25	—	—	—	—	—	—	—	0.57	—	—	—
	37	24.0	33.12	22.24	2.10	44.2	—	—	—	—	—	—
Dec. 28	0	27.5	30.84	19.46	4.77	103.9	0.42	—	0.40	11.39	—	—
	5	27.5	30.86	19.47	4.92	107.9	0.42	—	—	—	—	—
Sta. 79	10	27.6	31.06	19.59	4.79	105.5	0.38	—	0.51	31.	—	—
	20	26.0	31.94	20.75	4.40	94.8	0.63	—	0.45 (0.45)	—	—	—
	25	—	—	—	—	—	—	—	0.39	—	—	—
	37	25.4	32.85	21.63	3.69	79.2	1.01	—	—	—	—	—
1958												
Jan. 13	0	26.6	32.48	20.97	4.70	102.8	0.34	—	0.91	17.09	—	—
	5	25.9	32.59	21.27	4.94	106.7	0.60	—	—	—	—	—
Sta. 80	10	25.1	32.97	21.80	4.11	88.2	1.12	—	0.76	17.	—	—
	20	22.4	33.60	23.07	4.21	85.9	1.59	—	—	—	—	—
	25	—	—	—	—	—	—	—	0.47	—	—	—
	37	20.3	34.16	24.06	2.09	41.6	2.19	—	—	—	—	—
Jan. 27	0	26.4	32.61	21.13	5.04	109.6	0.60	—	0.26	12.66	—	—
	5	26.3	32.59	21.15	5.36	116.5	0.34	—	—	—	—	—
Sta. 81	10	25.9	32.86	21.48	5.04	109.1	0.40	—	0.43	14.	—	—
	20	24.6	33.30	22.20	5.25	111.7	0.34	—	—	—	—	—
	25	—	—	—	—	—	—	—	0.85	—	—	—
	37	23.4	33.51	22.71	3.90	81.4	0.94	—	—	—	—	—

GOLFO DE PANAMA

APPENDIX B—(Continued)

Date	Depth m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxygen ml/L % Sat.	Inorganic phosphate* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m ²	Zoo- plankton ml/1000m ³	Net phyto- plankton ml/m ³	Chlorophyll <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Carbon fixed at Taboga* mg/m ³ /day g/m ² /day	Transparency Station Taboga	Sun & Sky radiation* ly/day	
Fecha	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxígeno ml/L % Sat.	Fosfato Inorgánico* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m ²	Zoo- plancton ml/1000m ³	Fitoplancton neto ml/m ³	Clorofila <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Fijación de carbono en Taboga* mg/m ³ /día g/m ² /día	Transparencia Estación Taboga	Radiación Sol y Firmamento* ly/día	
Feb. 10	0	26.3	32.45	21.04	5.13 111.5	0.73 34.56	—	2.3	0.68 15.19			415	
Sta. 82	5	25.8	32.23	21.03	4.73 101.9	0.42					D		
	10	25.7	32.34	21.15	5.29 113.5	0.69			0.70	40.	k	.11	
	20	23.6	32.41	21.82	4.81 100.2	0.62					T	.90	
	25								0.37				
	37	23.1	33.37	22.69	3.11 64.5	1.69							
Feb. 24	0	24.2	33.71	22.63	5.58 118.2	0.70	66.88	194	13.5	0.44 41.77 ^a		11.0	367
Sta. 83	5	24.1	33.89	22.79	5.79 122.7	0.57						.15	
	10	22.6	34.07	23.36	5.84 120.9	0.95			1.92	38.		.86	
	20	19.7	34.43	24.43	2.63 51.9	1.90							
	25								—				
	37	18.6	34.38	24.67	1.53 29.6	2.48							
Mar. 11	0	27.4	32.05	20.40	4.76 105.1	0.90	44.80	148	2.2	0.48 11.39		12.0	276
Sta. 84	5	27.4	31.94	20.31	4.13 91.2	1.04						.14	
	10	27.4	32.00	20.36	4.95 109.3	0.93			0.49	12.		.87	
	20	26.2	32.25	20.92	4.83 104.8	0.86							
	25								0.37				
	37	22.4	33.84	23.25	3.21 66.1	1.85							
Mar. 25	0	25.9	33.37	21.86	6.27 136.0	0.81	63.36	71	2.4	0.75 22.78		10.0	552
Sta. 85	5	25.1	33.58	22.26	6.40 137.3	0.60						.17	
	10	24.6	33.64	22.46	(6.00) —	0.93			1.14	81.		.84	
	20	22.8	34.00	23.25	3.83 79.5	1.66							
	25								0.47				
	37	20.6	34.54	24.27	1.48 29.7	2.52							
Apr. 7	0	27.2	32.95	21.14	5.26 116.1	1.01	57.28	116	4.7	0.68 18.99		11.0	532
Sta. 86	5	26.9	32.92	21.21	5.23 115.0	1.10						.15	
	10	25.7	33.46	22.00	5.25 115.1	1.08			0.79	25.		.86	
	20	23.7	33.60	22.69	5.27 110.7	0.98							
	25								0.78				
	37	22.1	34.18	23.59	1.75 36.0	2.70							
Apr. 28	0	26.9	32.99	21.26	4.98 109.7	0.45	58.56	60	10.4	0.40 25.95		10.5	446
Sta. 87	5	26.5	32.99	21.39	5.18 113.6	0.33						.16	
	10	25.2	33.22	21.96	5.36 115.0	0.40			(0.70)	33.		.85	
	15								0.97	99.			
	20	21.7	34.43	23.89	2.40 49.1	(0.80)			(1.20)	22.			
	25								1.53				
37	19.6	34.58	24.57	0.31 6.1	2.56								
May 12	0	29.0	31.81	19.70	5.04 113.8	0.41	41.92	192	36.4	0.62 15.82		11.0	—
Sta. 88	5	28.9	31.73	19.67	5.03 113.3	0.34			(0.65)	32.		.15	
	10	28.7	31.82	19.80	4.99 112.1	0.46			0.67	35.		.86	
	15					(0.73)			(0.65)	18.			
	20	26.0	32.75	21.36	3.97 85.9	1.02			(0.62)				
	25								0.57				
37	23.1	33.82	23.03	1.58 32.9	1.97								

APPENDIX B—(Continued)

Date	Depth m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxygen ml/L % Sat.	Inorganic phosphate* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m ²	Zoo- plankton ml/1000m ³	Net phyto- plankton ml/m ³	Chlorophyll <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Carbon fixed at Taboga* mg/m ³ /day g/m ² /day	Transparency Station Taboga	Sun & Sky radiation* ly/day			
Fecha	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxígeno ml/L % Sat.	Fosfato Inorgánico* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m ²	Zoo- plankton ml/1000m ³	Fitoplancton neto ml/m ³	Clorofila <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Fijación de carbono en Taboga* mg/m ³ /día g/m ² /día	Transparencia Estación Taboga	Radiación Sol y Firmamento* ly/día			
June 2	0	28.9	30.73	18.92	5.00 111.6	0.62	28.48	130	1.0	0.51 8.23	20.	.160	D	13.0	
Sta. 89	5	29.1	30.84	18.94	5.05 113.2	0.37							k	.13	
	10	29.3	31.55	19.40	5.01 113.4	0.51				0.25	5.7		T	.88	
	15									(0.28)	2.7				
	20	29.0	32.16	19.96	5.00 113.1	0.37				(0.37)					
	25									0.51					
37	25.8	33.42	21.93	2.87 62.3	1.46										
June 16	0	28.6	30.32	18.71	4.74 105.1	—	—	9.4	0.29 11.90	21.	.185	14.5		—	
Sta. 90	5	28.5	30.32	18.75	4.81 106.4	—			(0.30)	6.3		.12			
	10	28.4	30.66	19.03	4.77 105.5	—			0.38	13.		.89			
	15								(0.53)	14.					
	20	28.1	31.49	19.75	4.52 100.4	—			(0.70)						
	25								0.89						
37	26.2	32.99	21.48	2.81 61.2	—										
June 30	0	29.3	30.17	18.37	4.75 106.3	—	170	10.9	0.66 18.25	83.	.530	12.0		—	
Sta. 91	5	29.1	30.21	18.47	4.73 105.8	—			0.52	32.		.14			
	10	28.8	30.66	18.90	4.80 107.4	—			(0.58)	22.		.87			
	15								0.76	15.					
	20	28.1	31.60	19.83	4.24 94.2	—			(0.96)						
	25								1.21						
37	24.8	33.30	22.14	1.35 28.8	—										
July 14	0	28.3	29.61	18.28	4.42 97.1	0.37	22.22	118	12.7	0.20 7.94	21.	.243	13.0	404	
Sta. 92	5	28.2	29.76	18.43	4.47 98.5	0.20			0.27	22.		.13			
	10	28.1	30.19	18.78	4.60 101.3	0.38			0.37	8.5		.88			
	15					(0.49)			0.37	16.					
	20	27.8	32.36	20.50	4.31 95.8	0.58			(0.37)						
	25								0.40						
37	26.6	32.83	21.24	2.88 63.0	0.83										
July 28	0	28.4	29.08	17.85	4.38 96.3	—	73	19.6	0.70 19.84	30.	.233	13.0		—	
Sta. 93	5	28.4	29.01	17.80	4.43 97.4	—			(0.98)	19.		.13			
	10	28.3	29.42	18.14	4.42 97.1	—			1.13	11.		.88			
	15								0.83	5.					
	20	27.9	31.91	20.06	3.89 86.4	—			(0.62)						
	25								0.48						
37	26.8	32.47	20.90	2.24 49.1	—										
Aug. 11	0	—	29.03	—	4.83	—	—	138	9.1	—	40.	.278	11.5	103	
Sta. 94	5	—	29.05	—	4.88	—			—	—	19.		.15		
	10	—	29.29	—	4.74	—			—	—	12.		.86		
	15								—	9.7					
	20	—	31.24	—	4.74	—			—						
	25								—						
37	—	32.54	—	3.15	—										

GOLFO DE PANAMA

APPENDIX B—(Continued)

Date	Depth m	Temp. °C	Sal. ‰	σ _t	Oxygen ml/L % Sat.	Inorganic phosphate* μg.at/L mg.at/m ²	Zoo- plankton ml/1000m ³	Net phyto- plankton ml/m ³	Chlorophyll <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Carbon fixed at Taboga* mg/m ³ /day g/m ² /day	Transparency Station Taboga	Sun & Sky radiation* ly/day					
Fecha	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ _t	Oxígeno ml/L % Sat.	Fosfato Inorgánico* μg.at/L mg.at/m ²	Zoo- plancton ml/1000m ³	Fitoplancton neto ml/m ³	Clorofila <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Fijación de carbono en Taboga* mg/m ³ /día g/m ² /día	Transparencia Estación Taboga	Radiación Sol y Firmamento* ly/día					
Aug. 25	0	28.5	30.14	18.61	4.85	107.3	0.38	39.40	140	13.7	0.40	13.49	36.	.415	D	11.0	—
	5	28.2	30.51	18.99	4.79	105.7	0.41				0.32		30.		k	.15	
Sta. 95	10	27.9	31.47	19.80	3.80	84.1	0.61				0.34		17.		T	.86	
	15						(0.75)				0.85		36.				
	20	27.0	32.58	20.92	2.89	63.7	0.93				(0.75)						
	25										0.53						
	37	23.5	33.44	22.63	1.70	35.6	1.69										
Sept. 8	0	28.5	28.60	17.46	4.71	103.3	0.29	25.27	208	24.5	0.24	4.76	19.	.230		11.5	8.0
	5	28.5	28.74	17.57	4.72	103.5	0.44				(0.23)		20.			.15	.21
Sta. 96	10	28.3	29.07	17.88	4.68	102.4	0.40				0.21		12.			.86	.81
	15						(0.40)				0.23		9.0				
	20	27.6	30.60	19.25	4.49	98.3	0.46				(0.20)						
	25										0.16						
	37	26.9	31.83	20.39	3.01	65.7	1.16										
Sept. 22	0	28.3	27.59	16.77	4.51	97.8	0.40	30.45	145	2.8	0.19	5.56	17.	.170		11.5	—
	5	28.4	27.54	16.70	4.59	99.6	0.54				0.10		16.			.15	
Sta. 97	10	28.4	28.60	17.49	4.44	97.4	0.24				0.19		7.4			.86	
	15						(0.31)				0.19		5.4				
	20	27.3	30.96	19.61	3.77	82.5	0.54				(0.32)						
	25										0.59						
	37	21.3	33.57	23.35	1.46	29.5	1.52										
Oct. 6	0	27.9	28.34	17.46	4.47	97.0	0.32	18.51	81	7.3	—	—	21.	.303		16.5	11.0
	5	27.9	28.50	17.58	4.41	95.7	0.32				—	—	23.			.10	.15
Sta. 98	10	28.1	28.52	17.53	4.58	99.8	0.41				—	—	22.			.90	.86
	15										—	—	9.2				
	20	27.8	29.06	18.03	4.41	96.1	0.40				—	—					
	25										—	—					
	37	26.4	31.08	19.98	3.55	76.5	0.71										
Oct. 21	0	28.0 ¹⁰	27.09	16.49	—	—	0.42	15.72	93	3.2	0.37	10.71	—	—		10.0	4.0
	5	28.0 ¹⁰	27.11	16.51	4.39	94.6	0.36				0.29		79.			.17	.43
Sta. 99	10	28.0 ¹⁰	27.77	17.00	4.39	95.0	0.40				0.29		—			.84	.65
	15										0.37		25.				
	20	28.1 ¹¹	29.24	18.57	2.26	49.3	0.18				(0.37)						
	25										0.36						
	37		31.48		1.95		0.72										
Nov. 4	0	28.0	26.26	15.87	4.69	100.4	0.60	25.87	144	9.8	0.31	8.33	25.	.328		12.	11
	5	28.0	26.16	15.80	4.61	98.5	0.53				0.31		31.			.14	.15
Sta. 100	10	28.0	26.46	16.02	4.65	99.8	0.53				0.35		13.			.87	.86
	15						(0.44)				(0.33)		15.				
	20	28.0	28.37	17.45	4.57	99.4	0.36				(0.30)						
	25										0.26						
	37	—	30.99	—	3.06	—	1.22										

APPENDIX B—(Continued)

Date	Depth m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxygen ml/L % Sat.	Inorganic phosphate* $\mu\text{g.at/L}$ mg.at/m^2	Zoo- plankton $\text{ml}/1000\text{m}^3$	Net phyto- plankton ml/m^3	Chlorophyll <i>a</i> * mg/m^3 mg/m^2	Carbon fixed at Taboga* $\text{mg}/\text{m}^3/\text{day}$ $\text{g}/\text{m}^2/\text{day}$	Transparency Station Taboga	Sun & Sky radiation* ly/day						
Fecha	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxígeno ml/L % Sat.	Fosfato Inorgánico* $\mu\text{g.at/L}$ $\text{mg.at}/\text{m}^2$	Zoo- plancton $\text{ml}/1000\text{m}^3$	Fitoplancton neto ml/m^3	Clorofila <i>a</i> * mg/m^3 mg/m^2	Fijación de carbono en Taboga* $\text{mg}/\text{m}^3/\text{día}$ $\text{g}/\text{m}^2/\text{día}$	Transparencia Estación Taboga	Radiación Sol y Firmamento* ly/día						
Nov. 18	0	28.0	27.09	16.49	4.72	101.7	0.53	22.89	26	5.7	0.40	7.54	19.	.193	D	8.	7	230 ¹²
Sta. 101	5	28.0	27.08	16.49	4.72	101.7	0.47				0.32		16.		k	.21	.24	
	10	28.1	27.67	16.87	4.70	101.7	0.46				0.32		9.7		T	.81	.79	
	15		(28.18)				(0.42)				(0.30)		8.0					
	20	28.0	28.76	17.74	4.73	102.8	0.40				(0.28)							
	25	26.6	31.33	18.00	2.72	59.0	1.01				0.25							
37																		
Dec. 2	0	28.2	29.10	17.93	4.95	108.3	0.43	31.24	—	37.9	0.36	11.11	25.	.335		12.	10	290
Sta. 102	5	28.2	29.14	17.96	4.79	104.8	0.32				0.30		19.			.14	.17	
	10	28.2	29.22	18.02	4.82	105.7	0.35				0.30		14.			.87	.84	
	15		(29.70)				(0.37)				0.42		22.					
	20	27.4	30.40	19.16	4.40	96.1	0.44				(0.63)							
	25	25.0	32.25	21.29	1.99	42.2	1.83				0.90							
37																		
1959																		
Jan. 2	0	27.8	28.62	17.70	4.91	106.5	0.44	29.6	75	—	0.20	5.16	27.	.263		15.	9.	372 ¹³
Sta. 103	5	27.7	28.59	17.71	4.82	104.6	(0.50) ¹⁴				0.19		19.			.11	.19	
	10	27.7	28.81	17.87	4.77	103.5	0.54				0.18		14.			.90	.83	
	15		(29.45)				(0.55)				0.21		13.					
	20	27.0	30.10	19.06	4.79	103.7	0.56				0.34							
	25	26.0	31.81	20.65	3.35	72.2	1.32											
37																		
Jan. 13	0	25.4	31.83	20.85	4.71	100.6	0.33	44.6	380	20.8	0.36	11.39	180.	.725		9.	5.	509
Sta. 104	5	25.3	31.78	20.85	4.84	103.4	0.31				0.40		26.			.19	.34	
	10	24.9	30.80	20.23	4.85	101.9	0.26				(0.43)		24.			.83	.71	
	15		(32.10)				(0.60)				(0.47)		17.					
	20	21.0	33.19	23.14	2.68	53.7	1.31											
	25	19.7	33.78	23.93	1.60	31.4	2.00				0.55							
37																		
Jan. 28	0	26.9 ¹⁵	32.18	20.65	4.48	98.0	0.73	36.7	369	6.8	0.08	2.53	10.	.160		18.	9.	515
Sta. 105	5	26.8 ¹⁵	32.16	20.67	4.44	97.2	0.70				0.06		13.			.09	.19	
	10	26.7 ¹⁵	32.20	20.73	4.46	97.4	0.70				0.13		8.1			.91	.83	
	15		(32.30)				(0.71)				0.08		12.					
	20	25.9 ¹⁵	32.34	21.08	3.70	79.7	0.74											
	25	23.8 ¹⁵	32.88	21.71	1.79	37.5	1.53				0.14							
37																		
Mar. 6	0	23.7	34.07	23.05	4.92	103.6	0.65	38.9	684	1.0 ¹⁶	0.43	5.70	37.	.528		12.5	6.5	463
Sta. 106	5	23.4	34.05	23.12	4.73	99.2	0.62				0.10		40.			.14	.26	
	10	22.1	34.13	23.22	4.80	98.6	0.63				0.24		38.			.87	.77	
	15		(34.30)				(0.82)				0.24		11.					
	20	20.5	34.45	24.23	3.71	74.2	1.16											
	25	19.5	34.45	24.49	2.55	50.1	1.38				0.15							
37																		

GOLFO DE PANAMA

APPENDIX B—(Continued)

Date	Depth m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxygen ml/L % Sat.	Inorganic phosphate* $\mu\text{g.at/L mg.at/m}^2$	Zoo- plankton ml/1000m ³	Net phyto- plankton ml/m ³	Chlorophyll <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Carbon fixed at Taboga* mg/m ³ /day g/m ² /day	Transparency Station Taboga	Sun & Sky radiation* ly/day
Fecha	Prof. m	Temp. °C	Sal. ‰	σ_t	Oxígeno ml/L % Sat.	Fosfato Inorgánico* $\mu\text{g.at/L mg.at/m}^2$	Zoo- plankton ml/1000m ³	Fitoplancton neto ml/m ³	Clorofila <i>a</i> * mg/m ³ mg/m ²	Fijación de carbono en Taboga* mg/m ³ /día g/m ² /día	Transparencia Estación Taboga	Radiación Sol y Firmamento* ly/día
Mar. 19	0	22.3	34.43	23.72	6.78 140.1	0.42 76.4	81	1.2	— 15.2	69. 1.295	D 6.0	589
Sta. 107	5	21.5	34.45	23.96	6.62 134.6	0.25			1.38	180.	k .28	
	10	19.2	34.47	24.58	2.94 57.4	1.86			0.45	41.	T .76	.34
	15		(34.47)			(2.30)			0.26	21.		.71
	20	17.9	34.47	24.91	1.47 28.1	2.37						
	25											
37	17.3	34.61	25.16	0.82 15.3	2.38			0.22				
Apr. 7	0	24.4	34.27	22.99	4.96 106.0	0.57 46.6	267	16.6	0.59 10.1	110. 1.270	12. 10.	545
Sta. 108	5	24.1	33.96	22.85	5.21 110.4	0.47			0.37	79.	.14	.17
	10	24.0	34.09	22.97	5.12 108.5	0.56			0.67	90.	.87	.84
	15		(34.30)			(0.70)			0.33	36.		
	20	21.7	34.47	23.92	4.71 96.3	0.90						
	25											
37	20.0	34.63	24.50	1.38 27.4	2.22			0.20				
Apr. 21	0	28.2	32.63	20.57	4.88 109.4	0.43 26.0	217	11.7	0.42 16.4	52. .465	9. 10.	621
Sta. 109	5	28.0	32.70	20.68	2.96 66.2	0.45			0.52	35.	.19	.17
	10	27.8	32.92	20.92	3.01 67.2	0.45			0.61	5.9	.83	.84
	15		(33.15)			(0.48)			0.67	51.		
	20	26.4	33.35	21.69	4.77 104.6	0.56						
	25											
34	24.3	33.84	22.70	2.52 53.5	1.03			1.04				
May 6	0	27.4	32.16	20.48	5.16 113.9	0.58 33.3	430	50.9	0.47 8.2	51. .540	10.5 6.0	221
Sta. 110	5	27.4	32.16	20.48	5.09 112.4	0.39			0.19	37.	.16	.28
	10	27.2	32.86	21.07	5.19 114.6	0.56			(0.23)	13.	.85	.76
	15		(33.15)			(0.71)			(0.32)	73.		
	20	24.6	33.36	22.25	4.04 85.8	0.86						
	25											
37	23.2	34.09	22.31	3.16 65.8	1.24			0.59				
May 20	0	28.0	33.24	21.09	4.72 105.8	0.21 29.8	117	19.3 ¹⁷	0.17 15.8	43. .562 ⁹	11.5 6.0	413
Sta. 111	5	27.8	33.22	21.14	4.72 105.6	0.19			0.23	30.	.15	.28
	10	27.4	33.33	21.35	4.86 108.0	0.23			(0.31)	40.	.86	.76
	15		(33.55)			(0.36)			0.39	—		
	20	24.5	33.80	22.61	3.70 78.7	0.58						
	25											
36	20.6	34.45	24.20	1.11 22.3	1.60			2.50				
June 3	0	28.3	31.69	19.83	4.59 102.4	0.28 15.5	229	3.7	0.34 7.6	3.5 .282	15.0 8.0	410
Sta. 112	5	28.0	31.65	19.90	3.42 75.8	0.29			0.25	29.	.11	.21
	10	27.7	32.20	20.41	2.01 45.0	0.31			(0.27)	20.	.90	.81
	15		(32.60)			(0.31)			(0.32)	6.0		
	20	27.1	32.83	21.08	4.54 100.2	0.31						
	25											
37	26.1	33.33	21.77	3.53 76.2	0.71			0.43				

NOTES

- * Inorganic phosphate—mg.at/m²: to depth of 40 m.
- * Chlorophyll *a*—mg/m²: to depth of 25 m.
- * Carbon fixed—g/m²/day₂₄: to depth of 15 m.
- Sun & Sky radiation:
 - Nov. 29, 1954 - Aug. 31, 1956 at Albrook Air Force Base, C. Z.
 - Oct. 19, 1956 - Oct. 15, 1958 at Curundu, C. Z.
 - Oct. 24, 1958 - Dec. 31, 1958 at Las Cruces, C. Z.
 - Jan. 1, 1959 - June 3, 1959 at Corozal, C. Z.

SUPERSCRIPITS

1. Chlorinity values for these salinities were obtained with a Jacob burette which is graduated in 0.05 and has no certificate. The other salinities were obtained with the "FAO" Richter and Wiese burette which is graduated in 0.01 and has a certificate (the error never exceeds ± 0.01).
2. A "jelly-like" material did not permit the plankton to settle so that the readings are higher than the actual phytoplankton volumes.
3. Tow was made Feb. 27 with a new net as the net on Feb. 21 was torn.
4. A piece of No. 200 plankton netting was stretched across the net mouth in an attempt to reduce the amount of "jelly-like" material collected. This was only partially effective.
5. This station was made about 3 or 4 miles west of the usual locality.
6. Surface tow only because of winch failure.
7. Oblique only from 50 m. wire out to 40 m. wire out; the rest of the tow was hauled in vertically by hand because of winch failure.
8. Light measured at Curundu from this time on.
9. Vertical distribution curve extrapolated.
10. BT not functioning properly. Bucket temperature used for these three depths as the BT did show them to be isothermal.
11. BT not functioning properly. This temperature was from the reversing thermometer.
12. Light measured at Las Cruces from this time on.
13. Light measured at Corozal from this time on.
14. The value actually measured was 0.99 $\mu\text{g. at. P/L.}$, which was so unusually high compared to the adjacent samples that the sample is thought to have been contaminated and therefore was not used. The value shown was obtained by interpolation.
15. Temperature taken January 30.
16. The zooplankton was strained out before measuring.
17. Phytoplankton haul from 35 m.

NOTAS

- * Fosfato inorgánico—mg.at/m²: hasta la profundidad de 40 metros.
- * Clorofila *a*—mg/m²: hasta la profundidad de 25 metros.
- * Fijación de carbono—g/m²/día₂₄: hasta la profundidad de 15 metros.
- Radiación del sol y del firmamento:
 - nov. 29, 1954 - agosto 31, 1956 en la Base Aérea de Albrook, Z. del C.
 - oct. 19, 1956 - oct. 15, 1958 en Curundu, Z. del C.
 - oct. 24, 1958 - dic. 31, 1958 en Las Cruces, Z. del C.
 - enero 1, 1959 - jun. 3, 1959 en Corozal, Z. del C.

SOBREESCRITOS

1. Los valores de clorinidad correspondientes a estas salinidades, fueron obtenidos con una probeta de Jacob, que está graduada en 0.05 y no tiene certificado. Las otras salinidades fueron obtenidas con la probeta de Richter y Wiese "FAO", que está graduada en 0.01 y tiene certificado. (Los errores nunca sobrepasan de ± 0.01).
2. Un material gelatinoso no permitió asentarse al plancton, por lo que las lecturas son más altas que los volúmenes actuales de fitoplancton.
3. El arrastre fué hecho el 27 de febrero con una red nueva, ya que la anterior se rompió el 21 de febrero.
4. La boca de la red fué cubierta con un tejido de red No. 200 usado para la recolección de plancton, en el intento de reducir la cantidad del material gelatinoso recogido. Esto fué electivo solo parcialmente.
5. Esta estación fué localizada unas 3 ó 4 millas al oeste de la localidad común.
6. Sólo se hizo un arrastre superficial debido a una falla mecánica.
7. Sólo se hizo un arrastre oblicuo de 50 m. a 40 m, de alambre desenrollado, el resto del arrastre se efectuó verticalmente a mano, debido a una falla mecánica.
8. La luz fué medida en Curundu de este tiempo en adelante.
9. Fué extrapolada la curva de la distribución vertical.
10. El BT no funcionó debidamente. La temperatura del agua sacada con cubo de estas tres profundidades demostró evidentemente, como el BT, que era isotermal.
11. El BT no funcionó debidamente. Esta temperatura se obtuvo con el termómetro reversible.
12. La luz fué medida en Las Cruces de este tiempo en adelante.
13. La luz fué medida en Corozal de este tiempo en adelante.
14. El valor fué exactamente de 0.99 $\mu\text{g. a P/L.}$, y siendo tan desacomumbradamente alto, comparado con las muestras adyacentes, se consideró que la muestra había sido contaminada, por lo que no se usó. El valor indicado fué obtenido por interpolación.
15. La temperatura fué tomada el 30 de enero.
16. El zooplancton fué colado antes de medirlo.
17. Arrastre desde 35 m. para la obtención de fitoplancton.