

El fósforo en las capas superficiales del océano

© Claudia R. Benitez-Nelson, 2000
cbnelson@soest.hawaii.edu

RESUMEN

El fósforo (P) es un elemento clave en el crecimiento de microorganismos en todos los océanos del mundo. Sin embargo, se sabe poco del reciclaje de este nutriente en los medios oceánicos costeros y abiertos. En general, el fitoplancton consume P para satisfacer sus necesidades nutritivas en la forma de HPO_4^{2-} . Como consecuencia, los científicos han ignorado a menudo otras fuentes de P. Sin embargo, evidencias recientes sugieren que las bacterias pueden producir una fuente adicional de P inorgánico, al remineralizar compuestos orgánicos específicos que contienen P. Por esto no se puede seguir ignorando la importancia de otras fuentes de P. A continuación se presenta una mirada general del problema del reciclaje de P en las capas superficiales del océano, incluyendo los últimos descubrimientos sobre la composición, biodisponibilidad y utilización del P en ecosistemas marinos.

ABSTRACT

Phosphorus (P) is a key element in the growth of microorganisms throughout the world's oceans. However, little is known about the cycling of this nutrient within coastal and open ocean environments. In general, phytoplankton consume P for their nutrient needs in the form of HPO_4^{2-} . As a result, scientists have often ignored the other P containing pools. Recent evidence, however, suggests that bacteria may produce an additional source of inorganic P by remineralizing specific P containing organic compounds. Thus, the importance of other P pools can no longer be overlooked. An overview of upper ocean P cycling is given in the following discussion and includes the latest information regarding the chemical composition, bioavailability, and utilization of P within marine ecosystems.

El P es un nutriente esencial utilizado por todos los seres vivos. Sin embargo, poco se sabe del PAPEL que éste juega como limitante del crecimiento y la distribución del *fitoplancton* marino (Fig. 1). Estos organismos microscópicos son la base de la cadena alimenticia. Por esto, su abundancia es un factor importante en el control de la composición de *redes tróficas* en el medio oceánico. Además, el fitoplancton consume CO₂ - un *gas de efecto invernadero* - durante la fotosíntesis y convierte carbón en biomasa durante el crecimiento. Durante la alimentación y la excreción, el *zooplancton* produce partículas que sedimentan hacia capas más profundas del océano. El fitoplancton también sedimenta desde la superficie oceánica por agregación en partículas más grandes, especialmente durante las proliferaciones de algas. De esta manera, el CO₂ es extraído de las capas superficiales del océano en forma de materia orgánica particulada que se hunde, y se impide así su interacción con la atmósfera en escalas temporales de 1000 años (Fig. 2). De hecho, los océanos pueden ser responsables de la eliminación de hasta el 50% del total de CO₂ antropogénico emitido a la atmósfera durante el pasado siglo (Quay *et al.*, 1992). La sedimentación de materia orgánica también elimina contaminantes tales como el plomo, que se adsorben a la superficie de las partículas a medida que se hunden en la columna de agua (Wageman & Muir, 1994). Por medio de este proceso, estos contaminantes dañinos son removidos de las capas superficiales del océano, limitando así su potencial incorporación y *bioacumulación* en animales marinos, que pueden ser eventualmente ingeridos por los humanos.

Entonces, ¿qué controla la distribución y crecimiento de fitoplancton en las capas superficiales del océano? Factores físicos (luz, temperatura, profundidad de la capa de mezcla, etc.), químicos (por ejemplo, concentración de nutrientes) y biológicos (por ejemplo, ingestión) pueden controlar el crecimiento del fitoplancton. El papel del P (P) en la *limitación por nutrientes* depende de la accesibilidad de otros nutrientes y elementos poco abundantes como el hierro. La disponibilidad de estos nutrientes puede, a su vez, variar en forma temporal y espacial. Desafortunadamente es complicado comprender cuál es el nutriente que limita el crecimiento y en qué momento. Es necesario saber cuál es la concentración del nutriente, la forma en que se consume y la tasa de reciclaje. La importancia relativa de cada uno de estos factores es motivo de intenso debate en la comunidad científica (Hecky & Kilham, 1988; Codispoti 1989; Hutchins & Bruland 1998). Sin embargo, se ha visto que el fosfato limita la producción de fitoplancton en regímenes que van desde áreas marinas someras (Krom *et al.*, 1991; Fourqurean *et al.*, 1992) a regiones oligotróficas del Pacífico y Atlántico Norte (Cotner *et al.*, 1997; Karl *et al.*, 1997).

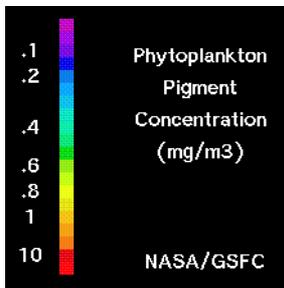
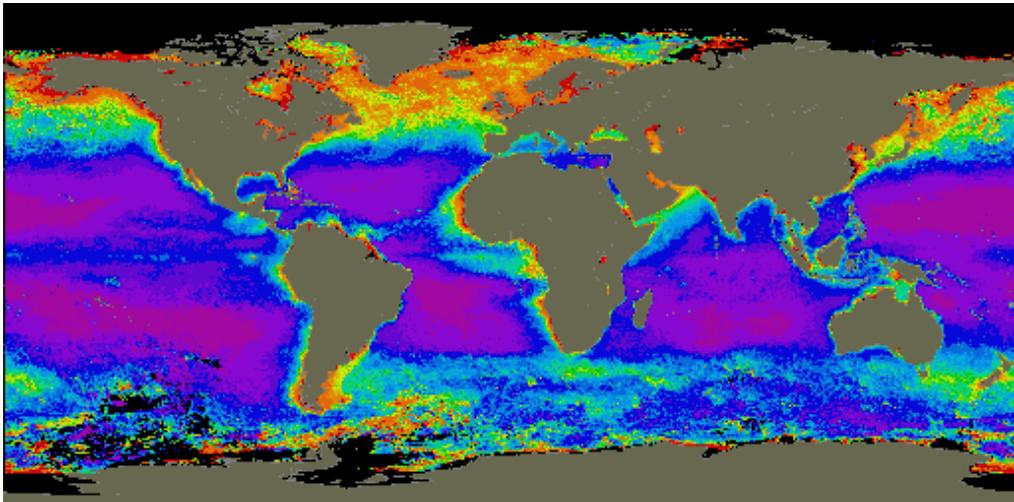


Figura 1. Distribución Global de clorofila (fitoplancton) desde noviembre de 1978 a junio de 1986 como es visto desde satélites. El rojo es equivalente a altas concentraciones de fitoplancton y el violeta, a bajas concentraciones de fitoplancton. Esta imagen es utilizada gracias a la cortesía de SeaWiFS Project Home Page (<http://seawifs.gsfc.nasa.gov/seawifs.html>).

Aún en zonas en las que el P no es el factor limitante, el aumento de aportes antropogénicos de P en ecosistemas costeros puede cambiar sustancialmente la dinámica dentro de estas frágiles comunidades. En áreas altamente pobladas de las costas del mundo, el aporte antropogénico de P a aguas costeras (por ejemplo, por fertilizantes de la agroindustria y por detergentes) es 10-100 veces más alta que en tiempos preindustriales (Caraco, 1993). Las consecuencias de tales aumentos son numerosas e incluyen una reducción en la diversidad de la red trófica, cambios en la composición y abundancia del fitoplancton e incrementos en la intensidad y frecuencia de las *mareas rojas* (e.g. Nixon, 1993). Estas transformaciones podrían afectar de modo importante el crecimiento del fitoplancton y la alimentación del zooplancton, potencialmente alterando el nivel de producción de material particulado en zonas costeras. A pesar de que las aguas costeras representan menos de una décima parte de la superficie de los océanos del mundo, éstas son responsables de 20-40% de la producción de materia particulada marina

que exporta desde la superficie oceánica (Eppley & Peterson, 1978). Por lo tanto, es esencial que comprendamos el papel que juega el P en estos ambientes.

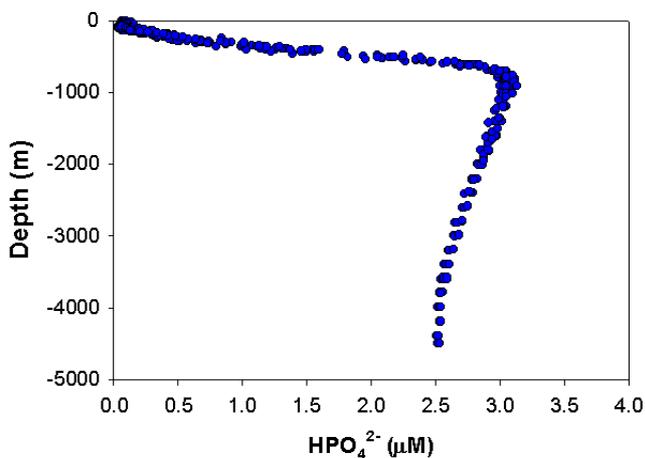


Figura 2. El ciclo del P en las capas superiores del océano.

Fuentes, composición y fuga del P

El P entra en las aguas costeras predominantemente desde los ríos. La cantidad de P inorgánico disuelto que se incorpora varía entre 3×10^{10} y 15×10^{10} mol/año aproximadamente (Delaney, 1990). Se estima que la deposición de P atmosférico, que es soluble en agua, es significativamente menor, entre $1-2 \times 10^{10}$ mol/año (Duce, 1986). A pesar de ser baja, la deposición de P atmosférico es cada vez más reconocida como un factor importante en el océano abierto. En aguas superficiales, el P inorgánico (HPO_4^{2-}) es reducido debido al crecimiento del fitoplancton y a la incorporación de éste a la materia orgánica que sedimenta. En general, esta materia particulada es *remineralizada* en las profundidades, de manera que los perfiles típicos muestran grandes gradientes de concentración de P (Fig. 3). El P vuelve más tarde a la superficie gracias al mezclado físico (por corrientes verticales y por difusión). Estos procesos son responsables de algunas de las áreas pesqueras más productivas del mundo, tales como las que se encuentran frente a la costa del Perú.

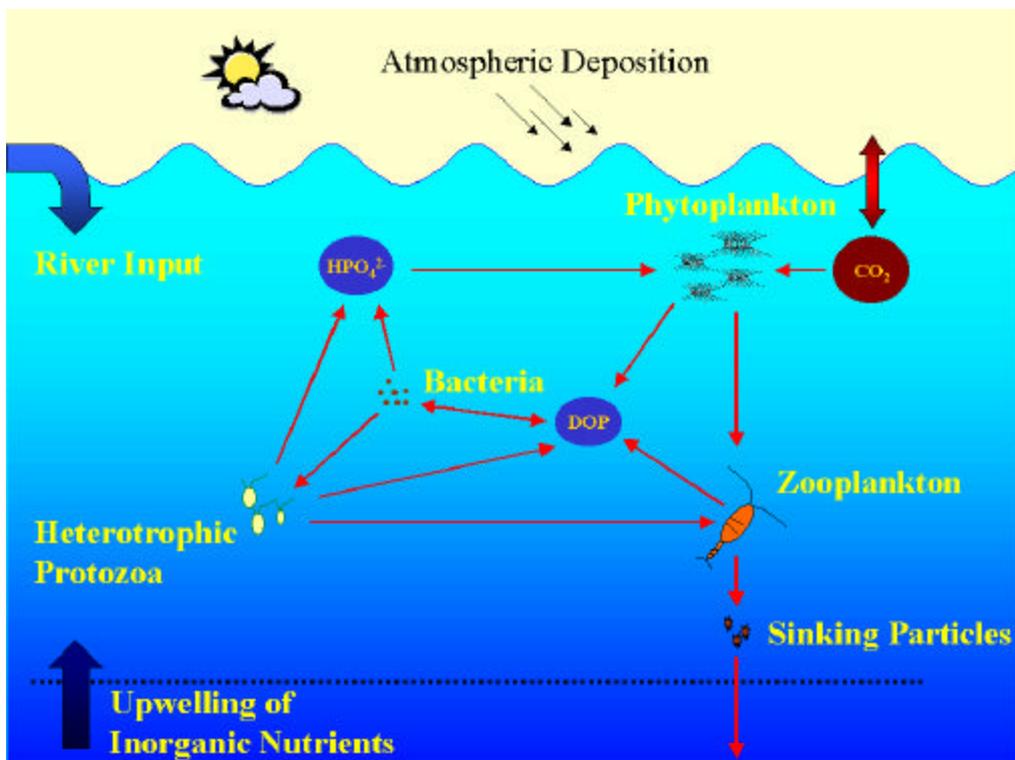


Figura 3. Distribución general de P inorgánico (PRS) a distintas profundidades en el océano. El ejemplo fue tomado de datos obtenidos entre octubre de 1988 y febrero de 1989 en la Estación ALOHA en el Pacífico Central del Norte, como parte del programa Hawaiian Ocean Time-series (<http://hahana.soest.hawaii.edu/hot/hot-dogs/interface.html>).

Actualmente la distribución de P en sistemas acuáticos es definida analíticamente. La porción disuelta es generalmente definida como la materia que es capaz de pasar por un filtro con poros de 0.2-0.7 micrones de diámetro. En la mayoría de los estudios, la porción de P inorgánico disuelto (presumiblemente de HPO₄²⁻) se caracteriza como la fracción que reacciona bajo condiciones ácidas (pH<2) para producir un compuesto coloreado, el fosfomolibdato (Murphy & Riley, 1962). Sin embargo, numerosas investigaciones han encontrado que este tratamiento también incluye una proporción desconocida de compuestos orgánicos sensibles al ácido, tales como azúcares fosfatados (McKelvie *et al*, 1995 y referencias allí citadas). Un término más apropiado para esta fracción es el de “P reactivo soluble” o PRS. La concentración total de P disuelto (PTD) es generalmente cuantificada usando alta temperatura o alta presión en presencia de un reactivo oxidante

fuerte (McKelvie *et al*, 1995). De esta manera, todo el P en una muestra es convertido a P inorgánico y medido utilizando el método del fosfomolibdato descrito más arriba. A menudo la diferencia entre PTD y PRS es utilizada como la medida de P orgánico disuelto (FOD). Esta fracción FOD, sin embargo, puede también contener compuestos inorgánicos no reactivos, tales como polifosfatos. Por esto, esta fracción debiera realmente ser llamada P no-reactivo soluble (PNS).

En ambientes marinos costeros, la fracción del PRS oscila desde un 50 a un 100% del PTD (Tabla 1). En cambio, en el océano abierto el PRS representa menos del 25% (Karl & Yanagi, 1997). Como resultado, la importancia de identificar correctamente la composición de los COMPUESTOS DE PNS aumenta a medida que la distancia desde la costa es mayor. Por medio de técnicas diversas se ha podido demostrar la existencia en el agua de mar de varias clases de compuestos en la fracción PNS, incluyendo fosfatos, nucleótidos, ácidos nucleicos, fosfonatos y ésteres de monofosfato (Solerzano & Strickland, 1968; Karl & Bailiff, 1989; Nawrocki & Karl, 1989; Clark *et al*, 1998). La proporción exacta en la composición del PNS, sin embargo, sigue siendo desconocida. Recientemente, Karl y Yanagi (1997) utilizaron métodos más sensibles para caracterizar parte de la fracción de PNS en regiones oligotróficas del Pacífico Norte. En capas superficiales de la columna de agua (<100m), ellos encontraron que un 66% de la fracción PNS parecía dominada por ésteres monofosfato, compuestos utilizados por el fitoplancton para funciones catabólicas. En cambio, en aguas más profundas, esta fracción disminuía a menos del 50% de la fracción DE PNS, lo que indicaría una remineralización preferente de un componente sobre los otros.

Se han encontrado evidencias adicionales de una “fuente más biodisponible” al utilizar Resonancia Magnética Nuclear (RMN) con ^{31}P . En este estudio, Clark y colaboradores (1998) descubrieron que la fracción de P orgánico disuelto de alto peso molecular (en el intervalo de 1-100 nm de diámetro), o entre el 19-38% del total de materia orgánica disuelta, se encuentra dominada por ésteres de P y por fosfonatos. En el plancton, los fosfonatos se encuentran asociados con fosfolípidos, compuestos utilizados en la estructura celular. Su abundancia en el fitoplancton marino, sin embargo, es casi 10 veces menor que aquella observada en el P orgánico disuelto. Este resultado sugiere nuevamente que existen otros compuestos que contienen P que deben ser eliminados preferentemente con lo que incrementan la concentración relativa de fosfonatos en la columna de agua.

Los estudios recién citados, han generado evidencias indirectas de que existe una fracción concreta de P en los sistemas marinos que es en su mayor

parte eliminada de la columna de agua. ¿Cómo se desarrolla este proceso? Lo más probable es que sea debido a bacterias (Azam, 1998). Las bacterias poseen enzimas en la membrana externa que son capaces de liberar P inorgánico a partir de compuestos orgánicos. Dos de las clases más importantes de enzimas que se encuentran en bacterias marinas son la fosfatasa alcalina y la 5' nucleotidasa (Ammerman & Azam, 1985). Durante los últimos años, estudios de laboratorio han demostrado que, utilizando estas enzimas, las bacterias degradan fácilmente compuestos tales como ésteres de monofosfato y nucleótidos (Ammerman & Azam, 1985; Bjorkman & Karl, 1994). De hecho, mediante ensayos de diagnóstico enzimático, se puede mostrar que en medios marinos costeros se encuentra disponible entre el 10 y el 50% del PNS (Strickland & Solorzano, 1966; Taft *et al*, 1977; Kobori & Taga, 1979). El papel de las bacterias en el reciclaje de materia orgánica en aguas oceánicas, donde la concentración de PNS relativa a PTD es mayor, puede ser aun más significativo.

Tabla 1. Distribución y composición general de P disuelto en los océanos. Ver definiciones en el texto.

| PRS | PNS |
|---|---|
| 50 – 100% del PTD en el océano costero | 0 - 50% del PTD en aguas costeras |
| < 25% del PTD en el océano abierto | > 75% del PTD en mar abierto |
| <i>En general, > 80% se encuentra en forma de HPO_4^{2-}</i> | <i>Es en su mayor parte desconocido. Se sabe que contiene:</i> |
| | 19 - 38% como ésteres de P y fosfonato (Clark <i>et al</i> , 1998) |
| | 66% como ésteres de monofosfato en aguas <i>superficiales</i> (Karl & Yanagi, 1997) |
| | 50% ésteres de monofosfato en aguas <i>profundas</i> (Karl & Yanagi, 1997) |
| | < 1% como nucleótidos y ácidos nucleicos (Karl & Baliff, 1989; Nawrocki & Karl, 1989) |

Las bacterias son la fuente principal de alimento para los *protozoos heterotróficos*. Estudios de laboratorio han demostrado que a través de la alimentación y la egestión, los protozoos pueden convertir el 20-90% del P en la biomasa bacteriana a formas solubles (Anderson *et al*, 1986; Jurgens & Gude, 1990; Ferrier-Pages & Rassoulzadegan, 1994; Eccleston-Parry & Leadbeater, 1995). El P disuelto producido por estos procesos está dominado por P inorgánico, a pesar de que también se forma P orgánico (Anderson *et al*, 1986; Jurgens & Gude, 1990). La eficiencia en la regeneración de P parece depender de las condiciones de limitación de nutrientes, así como de la fase de crecimiento protozoario (Anderson *et al*, 1986; Jurgens & Gude, 1990). Sin embargo, aún existe controversia sobre el papel específico que tienen los protozoos en la regeneración de nutrientes en los sistemas naturales. De hecho, existen pocas evidencias directas de la magnitud de los procesos de remineralización por protozoos heterotróficos y bacterias, así como de su efecto sobre la producción de fitoplancton en general. Con el fin de determinar su importancia, también debemos identificar la tasa de reciclaje de P dentro de cada una de estas fracciones biológicas.

Tasas de reciclaje del P

Un método para la dilucidación de las escalas temporales en las que ocurre el reciclaje de nutrientes es el uso de *radioisótopos*. Esencialmente, los radioisótopos se comportan como “cronómetros”, permitiendo seguir procesos que han ocurrido durante un período de tiempo bien definido. Existen tres isótopos del P, uno estable, ^{31}P , y dos radioactivos, ^{32}P ($t_{1/2} = 14.3$ días) y ^{33}P ($t_{1/2} = 25.3$ días). Utilizando ^{32}P y ^{33}P se puede hacer un seguimiento del paso de P a través de varios reservorios biológicos y determinar la “edad” neta del P dentro de cada fracción particular. Más simplemente, el cociente $^{33}\text{P}/^{32}\text{P}$ crecerá con el tiempo debido a las diferentes tasas de desaparición de ambos radioisótopos. Estos trazadores han sido utilizados para investigar la tasa de reciclaje del P en diversos regímenes acuáticos. En el pasado, el uso de estos isótopos estaba restringido a experimentos de incubación en los cuáles se añadía ^{32}P y ^{33}P producidos artificialmente. La dificultad con este tipo de investigación es que implica perturbaciones significativas del sistema. Por ejemplo, las muestras son inicialmente separadas del ecosistema antes de la incubación. Se debe considerar además que, al realizar incubaciones en botellas, se pierden muchos procesos esporádicos, como las proliferaciones de algas, y las tasas de estimación son válidas sólo para profundidades y tiempos discretos. Aún así, estos estudios han mostrado que el fitoplancton y las bacterias consumen velozmente el P y que existe un intercambio rápido entre

las fracciones de P inorgánico y orgánico (Perry & Eppley, 1981; Orret & Karl, 1987; Bjorkman & Karl, 1994).

¿Cómo se relaciona esto con el mundo oceánico? Durante la década pasada, varios investigadores han usado ^{32}P y ^{33}P producidos naturalmente para investigar directamente la circulación de P marino. Los isótopos ^{32}P y ^{33}P son producidos naturalmente en la atmósfera a través de interacciones de *rayos cósmicos* con núcleos de argón atmosféricos. Una vez generados, éstos son rápidamente incorporados a otras moléculas y entran al océano predominantemente en forma de lluvia. Aunque la magnitud de las concentraciones de ^{32}P y ^{33}P varía dramáticamente de una precipitación a otra, algunos estudios han mostrado que, en general, el cociente de $^{33}\text{P}/^{32}\text{P}$ permanece constante (Waser & Bacon, 1995; Benitez-Nelson & Buesseler, 1999a). La ventaja de usar ^{32}P y ^{33}P producidos naturalmente es que permiten el estudio del reciclaje de P sin perturbar el sistema. Más aún, los resultados integrarán los cambios producidos por todos los procesos que afectan la distribución de ^{32}P y ^{33}P durante los 20 a 35 días previos a las mediciones. Algunos resultados preliminares mostraron que este tipo de aproximación tiene enorme importancia para la comprensión del reciclaje del P en sistemas marinos (Lal & Lee, 1988; Waser *et al*, 1996). En general, se descubrió que el porcentaje de P aumentaba a medida que se sube en los sucesivos niveles tróficos. En el océano, el tiempo de reciclaje de P en el zooplancton era de 60-70 días (Waser *et al*, 1996). En cambio, el tiempo de reciclaje en el zooplancton frente a las costas de California era de menos de 40 días (Lal & Lee, 1988). Las mediciones de ^{32}P y ^{33}P en las fracciones PRS y PNS también indicaron que el tiempo de reciclaje de la PRS era corto, mientras que el de la PNS - de 6 semanas -, era sustancialmente más largo (Lal & Lee, 1988). Desafortunadamente, estos resultados presentaban una gran incertidumbre debido a que era difícil de medir en terreno los niveles de ^{32}P y ^{33}P producidos naturalmente.

Nuevos avances tecnológicos han permitido un estudio mucho más profundo del reciclaje de P usando ^{32}P y ^{33}P . En el Golfo de Maine (EE.UU.), por ejemplo, se midió ^{32}P y ^{33}P en la PRS, PNS y PTD así como también en varias fracciones biológicas, incluyendo bacterias, durante los meses de primavera y verano (Benitez-Nelson & Buesseler, 1999b). En este estudio se encontró que las tasas de reciclaje de P disuelto varían significativamente de temporada a temporada. La tasa de cambio de la PRS siempre era alta, independientemente de la concentración. Por otra parte, las tasas de cambio de

la PNS, variaron entre un mes y más de tres meses. En el verano, las bacterias marinas consumían directamente PNS aunque había concentraciones medibles de PRS. Aunque el PNS consumido por bacterias era sólo una pequeña fracción de la PNS total, es muy probable que este material sea más nuevo que el resto de la PNS.

¿Qué significa todo esto en términos del ciclo del P? Un reciclaje rápido de la PRS indica que bajas concentraciones de P pueden sustentar niveles de producción biológica mucho mayores que lo que se pensaba hasta ahora. En cambio, las tasas de cambio de PNS más altas implican que la mayor parte de esta fuente no se encuentra disponible para su incorporación biológica. Sin embargo, existe una pequeña fracción de PNS que puede ser utilizada directamente por bacterias, indicando que la PNS en estas condiciones está formada por un grupo de compuestos diversos desde un punto de vista químico que circulan a escalas temporales muy diferentes. La observación de que las bacterias consumen la PNS en presencia de la PRS sugiere que las bacterias remineralizan la PRS para otros requerimientos nutricionales, tales como el carbono y el nitrógeno. Independientemente del por qué, la evidencia de que las bacterias consumen compuestos orgánicos fosfatados específicos en los ecosistemas marinos es novedosa e indica que este es un proceso que puede proveer una nueva fuente de nutrientes inorgánicos para el fitoplancton. Es interesante constatar que no existe prueba alguna de que los protozoos heterotróficos estén involucrados de manera significativa en el proceso de remineralización del P.

Este estudio (Benitez-Nelson & Buesseler, 1999b) proporciona la primera evidencia de que las bacterias marinas puedan remineralizar preferentemente algunos compuestos específicos de la PNS. Ya que la fracción de PNS utilizada por bacterias es más nueva que el grueso de la FOD, es muy posible que ésta consista de compuestos de P que tienen altas tasas de reciclaje dentro del plancton marino. Estos compuestos incluyen a los ésteres de monofosfato y nucleótidos, los cuales se ha mostrado en estudios de laboratorio que son remineralizados preferentemente. De esta manera, se obtiene una visión más clara de los tipos de compuestos de P que se encuentran disponibles para su remineralización por bacterias. Más aún, el uso de ^{32}P y ^{33}P representa una técnica efectiva para seguir investigando el reciclaje de P en los océanos.

Conclusiones

Los cambios en el ciclo biogeoquímico del P pueden tener diversas consecuencias globales. Por esto es esencial que comprendamos la distribución, composición y tasas de reciclaje del P en el océano. Sin embargo, el conocimiento de la composición de P en sistemas marinos sigue siendo escaso. Para poder describir completamente la composición del P es necesario el desarrollo de nuevas metodologías. La evidencia de que las bacterias remineralizan compuestos fosfatados orgánicos específicos ha tenido un gran impacto sobre la visión de la comunidad científica referente a las limitaciones nutricionales. Esta información, junto con otros estudios recientes que demuestran el reciclaje rápido de la PRS, deberá ser incluida en todos los modelos futuros de distribución de fitoplancton y su papel en la incorporación de CO₂ y otros compuestos antropogénicos.

Referencias

- Ammerman, J. W. & Azam, F. (1985) Bacterial 5'-nucleotidase in aquatic ecosystems: A novel mechanism of phosphorus regeneration. *Science*, **227**, 1338-1340.
- Anderson, O. K., Goldman, J. C., Caron, D. A. & Dennett, M. R. (1986) Nutrient cycling in a microflagellate food chain: III. Phosphorus dynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **31**, 47-55.
- Azam (1998) Microbial control of oceanic carbon flux: The plot thickens. *Science*, **280**, 694-696.
- Benitez-Nelson, C.R. & Buesseler, K. O. (1999a) Phosphorus 32, phosphorus 33, beryllium 7, and lead 210: Atmospheric fluxes and utility in tracing stratosphere/troposphere exchange. *J. Geophys. Res.*, **104**, 11,745-11,754.
- Benitez-Nelson, C.R. & Buesseler, K. O. (1999b) Temporal variability of inorganic and organic phosphorus turnover rates in the coastal ocean. *Nature*, **398**, 502-505.
- Bjorkman, K. & Karl, D. M. (1994) Bioavailability of inorganic and organic phosphorus compounds to natural assemblages of microorganisms in Hawaiian coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **111**, 265-273.
- Caraco, N. F. (1993) Disturbance of the marine phosphorus cycle: a case of indirect effects of human activity. *Trends Ecol. Evol.*, **8/2**, 51-54.
- Cho, B. C. & Azam, F. (1988) Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior. *Nature* **332**, 441-443.
- Clark, L. L., Ingall, E. D. & Benner, R. (1998) Marine phosphorus is selectively remineralized. *Nature* **393**, 426.
- Codispoti, L.A. (1989) Phosphorus vs. Nitrogen Limitation of New and Export Production. In: *Productivity of the Ocean: Present and Past*, W. H. Berger, V. S. Smetacek, G. Wefer (Eds.), John Wiley & Sons Limited, 377-394.
- Cotner, J. B., Ammerman, J. W., Peele, E. R., & Bentzen, E. (1997) Phosphorus-limited bacterioplankton growth in the Sargasso Sea. *Aquatic Microb. Ecol.*, **13**, 141-149.
- Delaney, M. L. (1998) Phosphorus accumulation in marine sediments and the oceanic phosphorus cycle. *Global Biogeochem. Cycles*, **12**, 562-572.
- Duce, R. A. (1986) The input of atmospheric nitrogen, phosphorus, and iron species on marine biological productivity. In *The Role of Air-Sea Exchange in Geochemical Cycling*,

- P. Buat-Menard (Ed.), D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, The Netherlands, 497-529.
- Eccleston-Parry, J. & Leadbeater, B. S. (1995) Regeneration of phosphorus and nitrogen by four species of heterotrophic nanoflagellates feeding on three nutritional states of a single bacterial strain. *Appl. and Environ. Microb.*, **61**, 1033-1038.
- Eppley, R. W. & Peterson, B. J. (1978) Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature*, **282**, 677-680.
- Ferrier-Pages, C. & Rassoulzadegan, F. (1994) Remineralization in planktonic protozoa. *Limnol. Oceanogr.*, **39**, 411-419.
- Fourqurean, J. W., Zieman, J. C., & Powell, V. N. (1992) Phosphorus limitation of primary production in Florida Bay: Evidence from C:N:P ratios of the dominant seagrass *Thalassia testudinum*. *Limnol. Oceanogr.*, **37**, 162-171.
- Hecky, R. E. & Kilham, P. (1988) Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 796-822.
- Hutchins, D. A. & Bruland, K. W. (1998) Iron-limited diatom growth and Si:N ratios in a coastal upwelling regime. *Nature*, **393**, 561-564.
- Jurgens, K & Gude, H. (1990) Incorporation and release of phosphorus by planktonic bacteria and phagotrophic flagellates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **59**, 271-284.
- Karl, D. M. & Baliff, M. D. (1989) The measurement and distribution of dissolved nucleic acids in aquatic environments. *Limnol. Oceanogr.*, **34**, 543-558.
- Karl, D. M. & Yanagi, K. (1997) Partial characterization of the dissolved organic phosphorus pool in the oligotrophic North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* **42**, 1398-1405.
- Kobori, H. & Taga, N. (1979) Phosphatase activity and its role in the mineralization of organic phosphorus in coastal seawater. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, **36**, 23-39.
- Krom, M. D. Kress, N., Benner, S., & Gordon, L. I. (1991) Phosphorus limitation of primary productivity in the eastern Mediterranean Sea. *Limnol. Oceanogr.*, **36**, 424-432.
- Lal, D. & Lee, T. (1988) Cosmogenic ³²P and ³³P Used as Tracers to Study Phosphorus Recycling in the Upper Ocean. *Nature*, **333**, 752-754.
- McKelvie, I. D., Peat, D. M., & P. J. Worsfold (1995) Techniques for the quantification and speciation of phosphorus in natural waters. *Anal. Proc. Including Anal. Comm.*, **32**, 437-445.
- Murphy, J. & Riley, J. P. (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta*, **27**, 31-36.
- Nawrocki, M. P. & Karl, D. M. (1989) Dissolved ATP turnover in the Bransfield Strait, Antarctica during the spring bloom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **57**, 35-44.
- Nixon, S. W. (1993) Nutrients and coastal waters: too much of a good thing? *Oceanus*, **36/2**, 38-47.
- Orrett, K & Karl, D. (1987) Dissolved organic phosphorus production in surface waters. *Limnol. Oceanogr.*, **32**, 383-395.
- Perry, M. J. & R. W. Eppley (1981) Phosphate uptake by phytoplankton in the central North Pacific Ocean. *Deep-Sea Research*, **28**, 39-49
- Quay, P. D., Tilbrook, B. & Wong, C. S. (1992) Oceanic uptake of fossil fuel CO₂: Carbon-13 evidence. *Science*, **256**, 74-78.
- Strickland, J. D. H. & Solorzano, L (1966) Determination of monoesterase hydrolysable phosphate and phosphomonoesterase activity in sea water. In: *Some contemporary studies in marine science*, H. Barnes (Eds.), G. Allen & Unwin Ltd., London, pp. 665-674.
- Solorzano, L. & Strickland, J. D. H. (1968) Polyphosphate in seawater. *Limnol. Oceanogr.*, **13**, 515-518.

- Taft, J. L., Loftus, M. E. & Taylor, W. R. (1977) Phosphate uptake from phosphomonoesters by phytoplankton in the Chesapeake Bay. *Limnol Oceanogr.*, **22**, 1012-1021.
- Wageman, R. & Muir, D. C. G. (1994) Concentrations of heavy metals and organochlorides in marine mammals of northern waters: Overview and evaluation. *Canadian Technical Report Fisheries Aquatic Science*, **No. 1279**, pp. 97.
- Waser, N. A. D. & Bacon, M. P. (1995) Wet deposition fluxes of cosmogenic ^{32}P and ^{33}P and variations in the $^{33}\text{P}/^{32}\text{P}$ ratios at Bermuda. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **133**, 71-80.
- Waser, N. A. D., Bacon, M. P. & Michaels, A. F. (1996) Natural activities of ^{32}P and ^{33}P and the $^{33}\text{P}/^{32}\text{P}$ ratio in suspended particulate matter and plankton in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Res.* **43(2-3)**, 421-436.

Punteros de interés

1. Información educacional sobre el océano, ¡muy informativo!
<http://www.seasky.org/sea.html>
2. Vea el "color" del océano (distribuciones de fitoplancton) usando satélites.
http://seawifs.gsfc.nasa.gov/seawifs/living_ocean/living_ocean.html
3. Aprenda más sobre proliferaciones de algas y mareas rojas.
<http://www.redtide.whoi.edu/hab/>
4. Bellas fotos de fitoplancton marino
<http://www.gek.org/phytoa.htm>

Glosario

Bacterias: organismos procariotAS, es decir, sin núcleo ni otros organelos, ubicuos en la naturaleza.

Bioacumulación: Proceso por el cuál animales marinos consumen y concentran en sus tejidos componentes nocivos para otros organismos (humanos, por ej.).

Proliferaciones de algas: Grandes aumentos en la abundancia de fitoplancton en la superficie del océano, que se producen con mayor frecuencia en primavera.

Gas o Efecto Invernadero: Uno de los muchos gases que son emitidos a la atmósfera debido a actividades humanas y que se supone estaría causando un efecto de aumento global de la temperatura de la Tierra.

Fitoplancton: Organismos fotosintéticos que flotan pasivamente y que dominan el ambiente marino. Incluye tres reinos de los seres vivos: Bacteria, Archea, y Eukarya.

Mareas Rojas: Fenómeno acuático causado por la proliferación de dinoflagelados productores de toxinas. Las concentraciones de estas especies llegan a niveles tan elevados que le dan una apariencia café-rojiza al agua.

1 Mol: 6.02×10^{23} moléculas.

Oligotrófico: Sistema acuático que tiene bajos niveles de nutrientes para mantener el crecimiento de fitoplancton.

Protozoos heterotróficos: Organismos unicelulares que flotan pasivamente en los océanos y que consumen material orgánico.

Radioisótopos: Elementos inestables que se convierten en formas más estables por la de emisión de radiación de partículas atómicas. Los radioisótopos se caracterizan por su vida media ($t_{1/2}$), que corresponde al tiempo necesario para que exactamente la mitad de los átomos radioactivos originales se transformen en su forma más estable. Por ejemplo, después de transcurridas dos veces la vida media, sólo permanecerá un cuarto del material radioactivo inicial. Usando la diferencia entre una concentración inicial conocida de un radioisótopo y lo medido en una muestra dada, se puede estimar cuanto tiempo ha transcurrido desde la formación de la muestra. Esta es la base de muchas técnicas de datación radioisotópicas.

Rayos Cósmicos: Partículas de alta energía, tales como protones y neutrones, que continuamente bombardean la superficie terrestre.

Remineralización: Proceso a través del cuál material orgánico es convertido en formas inorgánicas más simples.

Zooplancton: Animales que flotan pasivamente en el agua y que consumen fitoplancton.

Claudia Benitez-Nelson (<http://hahana.soest.hawaii.edu/lab/cbnelson.html>) es actualmente la "SOEST Young Investigator" y posee una beca postdoctoral de la UCAR/NOAA en Clima y Cambio Global en la Universidad de Hawaii en Manoa, Honolulu, Hawaii, EE.UU. (<http://www.hawaii.edu/>). Recibió su doctorado en el Programa Conjunto de la Woods Hole Oceanographic Institution y el Massachusetts Institute of Technology (MIT) (<http://www.who.edu/>) en 1998. Allí estudió mezclas atmosféricas, reciclaje del P y exportación de materiales particulados usando radioisótopos de corta vida en el laboratorio del Dr. Ken Buesseler. Actualmente se encuentra estudiando el reciclaje del P y la exportación de material particulado con el Dr. Dave Karl, como parte del programa Hawaiian Ocean Time-series (http://hahana.soest.hawaii.edu/hot/hot_jgofs.html).