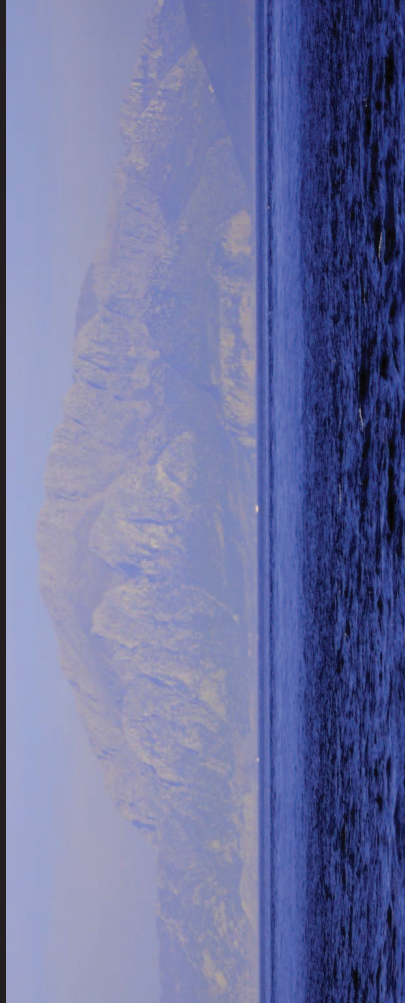


La presente Tesis ha sido realizada gracias a la
concesión de una Beca de Formación del
Profesorado Universitario del Ministerio de
Educación, Ciencia y Deporte y dentro del grupo
de investigación RMN-214 "Estructura y
dinámica de ecosistemas acuáticos"
(Universidad de Cádiz)



Cádiz, 2013

Eduardo Ramírez Romero

Tesis Doctoral

Tesis Doctoral

Análisis de los patrones de
distribución del plancton en el
Estrecho de Gibraltar
asociados al forzamiento
mareal y meteorológico

Eduardo Ramírez Romero
Julio, 2013



TESIS DOCTORAL

**Análisis de los patrones de distribución
del plancton en el Estrecho de Gibraltar
asociados al forzamiento mareal y
meteorológico**

Eduardo Ramírez Romero

Cádiz, 2013



Análisis de los patrones de distribución de plancton en el Estrecho de Gibraltar asociados al forzamiento mareal y meteorológico

Memoria presentada por D. Eduardo Ramírez Romero para optar al grado de Doctor por la Universidad de Cádiz.

Fdo. Eduardo Ramírez Romero

Los directores:

Fdo. Carlos M. García Jiménez

Catedrático de Ecología.
Departamento de Biología
Universidad de Cádiz

Fdo. Miguel Bruno Mejías

Profesor Titular.
Departamento de Física
Aplicada. Universidad de
Cádiz

Fdo. Diego M. Macías Moy

GrantHolder cat. 30. Joint
Research Center. European
Commission

D. CARLOS M. GARCÍA JIMÉNEZ, Catedrático del Departamento de Biología de la Universidad de Cádiz; D. MIGUEL BRUNO MEJÍAS, Profesor Titular del Departamento de Física Aplicada de la Universidad de Cádiz; D. DIEGO M. MACÍAS MOY, Científico contratado del Joint Research Center de la Comisión Europea

HACEN CONSTAR

Que el trabajo recogido en la presente Memoria de Tesis Doctoral, titulada "Análisis de los patrones de distribución del plancton en el Estrecho de Gibraltar asociados al forzamiento mareal y meteorológico", presentada por el licenciado en Ciencias del Mar D. Eduardo Ramírez Romero ha sido realizado bajo nuestra dirección. Considerando que resume su trabajo de Tesis Doctoral y que reúne todos los requisitos legales, autorizamos su presentación y defensa para optar al grado de Doctor por la Universidad de Cádiz.

Para que así conste a los efectos oportunos firmamos la presente en Puerto Real a de de 2013.

Fdo. Dr. D. Carlos M. García
Jiménez

Fdo. Dr. D. Miguel Bruno
Mejías

Fdo. Dr. Diego M. Macías Moy

La presente Tesis ha sido realizada gracias a la concesión de una Beca de Formación del Profesorado Universitario del Ministerio de Educación, Ciencia y Deporte en el marco de los proyectos "Distribución y actividad de los organismos planctónicos en el Estrecho de Gibraltar y su conexión con los procesos hidrodinámicos" (CTM2005-08142C03-01) y "Modelado numérico de la hidrodinámica y la respuesta biológica asociada en el Estrecho de Gibraltar y Mar de Alboran. Análisis retrospectivo y prospectivo de posibles escenarios climáticos relevantes (CTM2008-06124)".

El trabajo se ha llevado a cabo dentro del grupo de investigación RMN-214 "Estructura y dinámica de ecosistemas acuáticos" en el cual se integran los investigadores del área de conocimiento de Ecología de la Universidad de Cádiz. También se ha contado con recursos del grupo de investigación RNM-205 "Oceanografía Física: Dinámica" de la Universidad de Cádiz y del Grupo de Investigación FQM-216 "Ecuaciones Diferenciales, Análisis Numérico y Aplicaciones" de la Universidad de Málaga.

Agradecimientos,

En primer lugar quisiera mostrar mis agradecimientos a Carlos M. García, Diego M. Macías y Miguel Bruno. Directores de Tesis que han compartido su gran experiencia, conocimientos y ganas de lucha. Gracias por darme esta oportunidad y por ayudarme todo lo posible. Gracias a Carlos también por permitirme participar en la Campaña Antártica en el BIO Hespérides.

Gracias al Grupo EDANYA de la Universidad de Málaga: Jorge Macías, Manolo Castro y José Manuel González Vida. Por su interés, disposición y por resolverme la gran cantidad de preguntas que se me formaron durante nuestra colaboración.

A Marcello Vichi por aceptarme en el CMCC (Bologna) para una estancia corta, compartir su amplio conocimiento sobre modelado y reunirse conmigo en sitios tan dispares como un velero en medio del Adriático, Japón o Ciudad del Cabo.

A mis compañeros y amigos de la facultad, por soportarnos a diario y compartir penas y alegrías. También gracias a vosotros a las 13:30 ya tengo hambre a diario.

A todos los amigos y compañeros de que uno fue recogiendo en la Universidad, en Cádiz y en Puerto Real. Al círculo de amigos de Marejada 58. Mucha suerte en la búsqueda de un futuro.

A mis amigos de Rincón. Juntos desde el colegio o instituto y que siga siendo así. A Sara, gracias por enseñarme el lado positivo.

A toda mi familia, con especial cariño a mis abuelos. A mis padres, a mi hermano. Por su apoyo pleno y comprensión, este trabajo va dedicado a todos ellos.

A Vicente, por su cariño, esfuerzo y horas de clase que me dedicó. Aunque no haya podido ver finalmente el resultado de todo, esta Tesis va dedicada en memoria suya.

Domingo 16 de Junio, 23:30 y sonando "Acknowledgment" de John Coltrane (A love supreme, 1965).

Índice

1.Introducción general	1
1.1. Oceanografía física general del Estrecho de Gibraltar	1
1.1.1 Ciclos biogeoquímicos e hidrodinámica	3
1.2. Hidrodinámica en el Estrecho y patrones en el ecosistema pelágico	4
2. Objetivos.	11
Objectives:	12
Sección 3. Capítulos	13
Chapter A: Submesoscale, tidally-induced biogeochemical patterns in the Strait of Gibraltar	
A.1. Introduction	17
A.2. Materials and Methods	19
A.2.1. Data analysis	19
A.2.2. Temporal framework and presentation of results.....	24
A.3. Results	25
A.3.1. Water masses and physical structure of the water column	25
A.3.1.1. Spring tides	25
A.3.1.2 Neap tides	26
A.3.2. Biological variables.....	26
A.3.2.1. Spring tides	27
A.3.2.2. Neap tides	27
A.4. Discussion	31
A.4.1. Physical variables	31
A.4.2. Biological variables.....	34
A.5. Conclusions	36
Chapter B: Biogeochemical patterns in the Atlantic Inflow through the Strait of Gibraltar	
B.1. Introduction.	41
B.2. Materials and Methods	43
B.2.1. Data analysis.	43
B.3. Results.	48
B.3.1. Neap tides.	48
B.3.1.1. Water masses and the physical structure of the water column.....	48
B.3.1.2. Biogeochemical variables.....	49
B.3.2. Spring tides.....	52
B.3.2.1 Water masses and the physical structure of the water column.....	52
B.3.2.2. Biogeochemical variables.....	53

B. 4. Discussion.....	56
B.4.1. Neap Tides.....	56
B.4.2. Spring tides.....	58
B.4.3. Internal waves and consequences to the biogeochemical properties of the AI.....	60
B.5. Conclusions.....	64
Chapter C: Modeling biogeochemical seasonal cycle in the Strait of Gibraltar	
C.1. Introduction	69
C.2. Methodology	71
2.1. Hydrodynamical model	71
C.2.1.1. Interfacial mixing between layers	71
C.2.1.2. Coupling model components	73
C.2.1.3. Observed data	73
C.2.2. Biological model: Integrating primary production in a layer of variable depth.....	74
C.2.2.1. Effect of the layer's thickness on the integrated primary production	77
C.2.3. Design of boundary conditions and forcing factors of the biological model.....	80
C.3. Results	81
3.1. Physical variables	81
C.3.2. Biogeochemical variables.....	83
C.4. Discussion	86
C.4.1. Physical results.....	86
C.4.2. Biogeochemical variables.....	88
C.4.2.1. Biogeochemical features in the original AI	88
C.4.2.2 Effect of the Strait of the Gibraltar on biogeochemical features	90
C.5. Conclusions.....	95
Capítulo D: Efecto de la turbulencia sobre la distribución vertical del fitoplancton. Consecuencias del cambio climático.	
D.1. Introducción	99
D.1.1. Turbulencia y plancton	99
D.1.2. Cambio climático y turbulencia	102
D.1.3. Objetivos:.....	102
D.2. Material y métodos	103
D.2.1 Datos de campo: descripción y tratamiento de los perfiles	103
D.2.2 Descripción del modelo acoplado 1D.	107
D.2.2.1. Marco físico	107
D.2.2.2. Modelo biológico	108
D.2.2.3. Configuración de las simulaciones.....	109

D.2.3 Descripción de las simulaciones	111
D.2.3.1. w_p y k_v constantes	111
D.2.3.2. ϵ variando en profundidad	111
D.2.3.3. Variaciones en los perfiles de ϵ	112
D.2.3.3.1 Variaciones en la posición del máximo de ϵ	112
D.2.3.3.2. Variación en el espesor del máximo de ϵ	112
D.2.3.3.3. Variación de la magnitud del máximo de ϵ	112
D.2.3.4. Perfil presente y futuro de ϵ	112
D.3. Resultados	114
D.3.1. Resultados de datos de TurboMAP	114
D.3. 2. Resultados del modelo.	116
D.4. Discusión	124
D.4.1. Efecto de la turbulencia sobre el MPC: posición y características	126
D.4.1.1 Variaciones verticales de la difusividad o coeficiente vertical de difusión.	127
D.4.1.2. Modulación de la velocidad de sedimentación	128
D.4.2. Turbulencia, distribución del plancton y cambio climático	130
D.5. Conclusiones	133
4. Discusión general	135
4.1. Interacción márgenes costeros-canal	135
4.2. Consecuencias sobre el mar de Alborán	138
4.3. Turbulencia y fitoplancton el Estrecho de Gibraltar	141
4.4. Líneas de actuación	142
Resumen	145
Abstract:	146
6. Conclusiones:	147
Conclusions:	149
7. Bibliografía consultada:	151

Abreviaturas

ADCP	Acoustic Doppler Current Profiler
AMI	Interfaz Atlántico Mediterránea
AJ	Atlantic Jet-Chorro Atlántico
AI	Atlantic Inflow-Entrada Atlántica
BFM	Biogeochemical Fluxes Model
BIO	Buque de Investigación Oceanográfica
Chl a/Chl a	Clorofila a/ Chlorophyll a
C/Chl a (C/Chl)	Relación Carbono-Clorofila
GOTM	Global Ocean Turbulent Model
HW	High Water
HW-2	Two hours before High Water
HW+2	Two hours after High Water
IDPP	Integrated Daily Primary Production
LW	Low Water
MOW	Mediterranean Outflowing Water
MPC	Máximo profundo de clorofila
MPB	Máximo profundo de biomasa
MST	Máximo Subsuperficial de Turbulencia
NACW	North-Atlantic Central Water
NPZD	Nitrogen Phytoplankton Zooplankton Detritus
PCA	Principal Component Analysis
PCM	Profundidad de la Capa de Mezcla
PFT	Plankton Functional Type
SAW	Surface Atlantic Water

1.Introducción general

1.1. Oceanografía física general del Estrecho de Gibraltar

El Estrecho de Gibraltar es la única conexión del Mar Mediterráneo con el resto de la circulación global. En este accidente geográfico se ha descrito una circulación conocida como “estuarina inversa”. Por un lado, esta circulación viene originada por el déficit hidrológico de la cuenca mediterránea; una evaporación mayor frente a la precipitación recibida a nivel de cuenca (ej. Béthoux, 1979) induce la entrada superficial de agua atlántica para compensar el nivel del mar a ambos lados del Estrecho (ej. Lacombe et al., 1981; Lacombe y Richez, 1982). Por otro lado, esta circulación en el Estrecho también viene determinada por circulación termohalina de la cuenca mediterránea, debido a la formación de aguas profundas dentro de esta cuenca (DeMadron et al., 2011). Se han descrito tres tipos de masas de agua distintas involucradas en esta circulación (Gascard y Richez, 1985): el Agua Mediterránea de Salida (MOW según sus siglas en inglés) (salinidad~38,5), el Agua Superficial Atlántica (SAW en inglés) (salinidad ~36,4) y el Agua Central Noratlántica (NACW en inglés) (salinidad ~36-36,2).

La cuantificación de los flujos de intercambio entre la cuenca atlántica y mediterránea ha sido un objeto de estudio clásico en la zona. Las últimas estimas indican que este intercambio medio se sitúa en torno a 1 Sv (Sv, $10^6 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) (Candela et al., 1990; Bryden et al., 1994; García-Lafuente et al., 2002; García-Lafuente y Vargas, 2003). Sin embargo, se han encontrado fluctuaciones en torno al flujo medio que pueden dividirse en tres categorías (Lacombe y Richez, 1982; García-Lafuente y Vargas, 2003): fluctuaciones a escala mareal (periodos de 12 y 24 horas aproximadamente); fluctuaciones subinerciales (periodos de días a varias semanas o pocos meses); fluctuaciones de muy baja frecuencia (señales estacionales e interanuales). De todas estas, la escala de variación más energética sería la mareal, que puede inducir variaciones que alcanzan 4 veces el valor del flujo medio (García-Lafuente y Vargas, 2003).

Otro objeto de estudio que ha centrado los esfuerzos científicos han sido los diferentes fenómenos ondulatorios que ocurren en la Interfaz Atlántico Mediterránea (AMI en sus siglas en inglés). Estos fenómenos se deben a la diferencia de amplitud mareal a ambos lados del Estrecho; este hecho induce corrientes mareales barotrópicas y baroclinas muy intensas que a su vez interaccionan con la abrupta

topografía. Cabe destacar al Umbral de Camarinal (Figura 1.1) como principal obstáculo a estos flujos, ya que eleva el fondo oceánico desde los 900 a los 300m; existiendo también como obstáculo a las corrientes el Umbral de Espartel en el extremo más occidental del Estrecho (Figura 1.1). Estos fenómenos ondulatorios tienen especial importancia para los patrones biogeoquímicos en la zona (como más tarde se explicará) e incluyen: bores internos (Boyce, 1975; Armi and Farmer, 1985), ondas internas (Bruno et al., 2002) y divergencias horizontales superficiales (Izquierdo et al. 2001; Macías et al., 2007a).

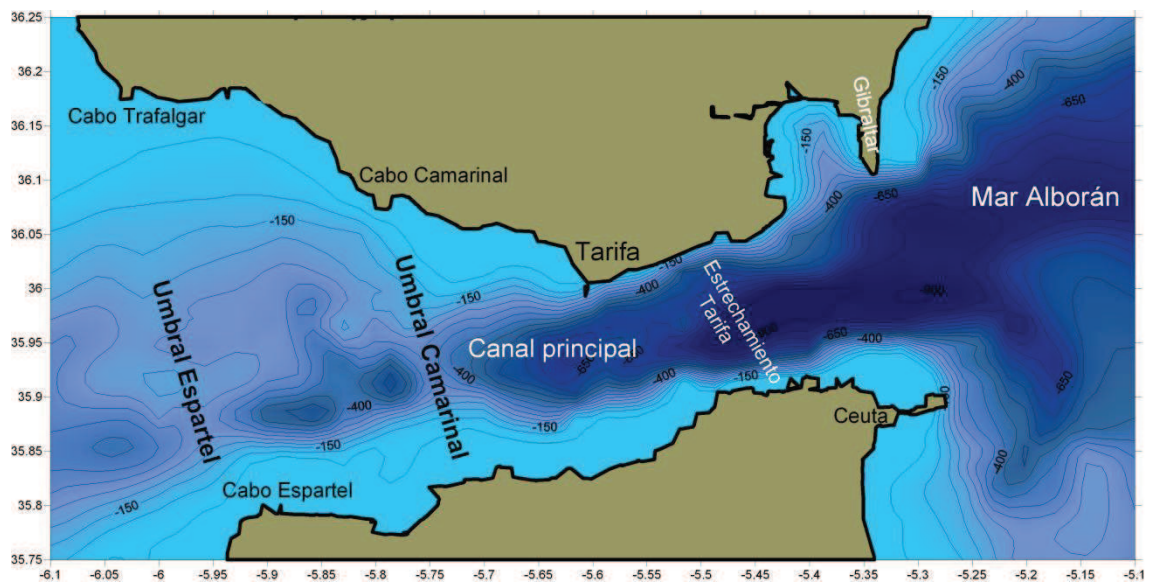


Figura 1.1. Mapa del área del Estrecho de Gibraltar y principales elementos geográficos

En otra escala de variación mayor; los flujos subinerciales (con oscilaciones que van de días a meses) parecen ejercer un control importante en la oceanografía física de esta zona, modulando la intensidad de la corriente de marea unas veces reforzándola y otras reduciéndola. Estos flujos están principalmente forzados por las fluctuaciones de presión atmosférica sobre el Mediterráneo occidental (Crepon, 1965; Candela et al., 1989; García-Lafuente et al., 2002; Vázquez et al., 2008). Tanto Candela et al. (1989) como García-Lafuente et al. (2002), mostraron que los flujos subinerciales barotrópicos están en antifase (180°) con las fluctuaciones de presión atmosférica (en el rango de periodos de oscilación entre 3 y 80 días). Esta relación indica que un aumento de las presiones atmosféricas (en el Mediterráneo Occidental) se traduciría en un descenso en la intensidad del flujo de entrada atlántica (AI en sus siglas en inglés) y viceversa; siempre dentro de este rango de periodos de oscilación. Este control de la entrada atlántica tiene además un efecto sobre la posición del chorro atlántico (AJ en inglés) y sobre el giro occidental de Alborán (WAG en inglés) (Macías

et al., 2008a; Renault et al., 2012). Por otra parte, sobre el flujo de las aguas salientes mediterráneas (MOW en inglés) hacia el Atlántico se puede observar el efecto contrario, por ejemplo un aumento de la presión sobre el Mediterráneo occidental se puede traducir en el aumento de la intensidad de este flujo saliente. Finalmente estas oscilaciones en la presión atmosférica, al modular las salientes pueden reforzar o inhibir la generación de ondas internas (Vázquez et al., 2008), con las consecuencias que se describirán posteriormente.

En último término a una escala temporal mayor como la estacional; el AI también presenta oscilaciones, dándose los flujos máximos durante los meses de verano-otoño (Soto-Navarro et al., 2010). La intensidad de esta entrada del AI tiene la capacidad de controlar la hidrodinámica y procesos de la cuenca del Mar de Alborán (Renault et al., 2012). Por ejemplo durante esta intensificación estival del AI, el chorro atlántico (AJ) fuerza al Mar de Alborán a presentar una circulación compleja con dos grandes giros anticiclónicos y uno menor, central y ciclónico (Renault et al., 2012).

1.1.1 Ciclos biogeoquímicos e hidrodinámica

El Estrecho de Gibraltar representa un ejemplo de región donde el análisis de fenómenos locales se revela clave en el contexto de los ciclos a nivel global. Claro ejemplo de esto, son los estudios en donde se describe el papel crucial de las aguas salientes mediterráneas (MOW en inglés) sobre la circulación termohalina del Atlántico Norte (Ambar and Howe, 1979; Baringer and Price, 1997). Estas aguas salientes (MOW) pueden mostrar trazas del cambio climático a nivel de cuenca (Bethoux and Gentili, 1999). Por otro lado el Estrecho no es solo un sensor pasivo de estos procesos de cambio global, sino que podría actuar como agente forzante del clima a nivel global (ej. Johnson, 1997). Por todo esto, describir los procesos que aquí ocurren y los mecanismos por los cuales están controlados podría permitirnos pronosticar futuras variaciones asociadas al cambio del clima global en el océano.

Aparte del efecto detallado anteriormente; al ser el Estrecho la única conexión del Mediterráneo con el resto del océano, juega un papel clave en los ciclos biogeoquímicos y los balances de elementos. Esta importancia se amplifica si tenemos en cuenta que la cuenca mediterránea tiene tendencia a la oligotrofia: incorpora aguas atlánticas superficiales (pobres en nutrientes) y exporta aguas profundas (con mayores concentraciones de nutrientes). Esto conduce a un balance neto negativo de nutrientes (Rodríguez, 1982; Hopkins, 1999; Huertas et al., 2012). Sin

embargo, se han descrito aportes importantes de macronutrientes asociados a la entrada de aguas atlánticas. Un claro ejemplo de esto sería la entrada de la NACW (Gómez et al., 2001). La presencia de esta masa de agua prevalece durante mareas muertas, ya que se asocia de forma inversa principalmente a la amplitud de marea (Gómez et al., 2001; Macías et al., 2006). Otro aporte de nutrientes descrito en el Estrecho se debe a la mezcla interfacial entre el agua atlántica y la mediterránea. Los fenómenos ondulatorios citados anteriormente pueden romper la AMI y provocar mezcla entre las aguas atlánticas y las mediterráneas (Wesson y Gregg, 1984). Este proceso de mezcla, preferentemente ocurre durante mareas vivas y supone una recirculación de nutrientes que puede alcanzar del 14 al 20% del total de elementos salientes (Wesson y Gregg, 1994; Gómez et al., 2000a; Macías et al., 2007a). Por lo tanto, tendríamos una entrada de nutrientes predominante en mareas muertas (entrada de NACW) y otra en mareas vivas (mezcla interfacial), la cuantificación de estos aportes es clave para estudiar los balances de nutrientes en la cuenca mediterránea. Además la forma y características de estos mecanismos de entrada de nutrientes pueden condicionar los patrones biológicos en la zona.

1.2. Hidrodinámica en el Estrecho y patrones en el ecosistema pelágico

Los procesos hidrodinámicos tan intensos que ocurren en el Estrecho hacen que éste sea un lugar muy adecuado para el estudio de la interacción física-biología, con las dificultades que conlleva este extremo dinamismo y los fuertes gradientes que aquí se encuentran. Se ha llegado a considerar a la hidrodinámica como principal forzamiento de la distribución y comportamiento de las variables biogeoquímicas (ej. Macías et al., 2007a) pero estas variables no se comportan como un simple trazador inerte tal y como han demostrado los estudios de corte más biológico desarrollados en la zona. Como primer apunte, habría que partir de una correcta descripción biológica de las aguas entrantes atlánticas en el Estrecho (AI). Estas aguas proceden del Golfo de Cádiz (Criado-Aldeanueva et al., 2006), presentando características oligotróficas y un máximo profundo de clorofila (MPC) asociado a una picnoclina (Navarro et al., 2006). Como estrategia inicial, los estudios biológicos en esta zona suelen centrarse en estudiar los procesos físicos que ocurren en el Estrecho y las consecuencias de estos sobre características oligotróficas de la AI.

Desde el proyecto europeo CANIGO (1996-1999) se empezaron a proponer hipótesis de acoplamiento de los patrones del fitoplancton con estructuras y procesos hidrodinámicos. Así se describieron concentraciones altas de clorofila en la capa superficial (ej. Gómez et al., 2000b; Echevarría et al., 2002), sugiriéndose que los

procesos de mezcla que ocurren en el umbral de Camarinal (mezcla con NACW o MOW) eran los responsables de este enriquecimiento (Gómez et al., 2001). También se describieron mayores cantidades de clorofila en la sección norte del canal que en la sur, que se vinculó con una menor advección de las masas de agua en el norte conjuntamente con una AMI mas somera (Gómez et al., 2000b; Reul et al, 2002). Otro proyecto europeo que se llevaba a cabo en la misma época, OMEGA (1996-1999), puso de manifiesto, entre otras cosas, una serie de conexiones entre las entradas de NACW y los patrones observados de clorofila en zonas del Mar de Alborán (Ruiz et al, 2001).

Fue también en el seno del proyecto CANIGO cuando se comenzaron a vincular los patrones biológicos con las manifestaciones superficiales de una mezcla intensa forzada por mareas sobre el umbral, los llamados “hervideros”. Sobre este fenómeno de ondas internas generadas por marea, se propusieron ya hipótesis preliminares sobre su formación y consecuencias biológicas (Bruno et al., 2002). Los datos sin embargo, aunque describieron convenientemente tanto los patrones biológicos como estos fenómenos hidrodinámicos, aportaron más preguntas que respuestas a las causas de generación de las distribuciones biológicas asociadas.

Como consecuencia de estas observaciones e hipótesis; los esfuerzos siguientes se centraron en el estudio de la generación de ondas internas, los procesos de mezcla inducidos y los efectos sobre la producción biológica y distribución del plancton. Claro ejemplo de ello fue el proyecto del Plan Nacional “Los procesos de mezcla en el Estrecho de Gibraltar y su influencia en los procesos biológicos del entorno” (REN2002-2733-C02) (2002-2004). En este proyecto se admitía como hipótesis de partida, que la generación de ondas internas de gran amplitud en el umbral principal del Estrecho constituía el principal mecanismo de producción de mezclas a través de la interfaz (Bruno et al., 2002). Como resultado de estas mezclas, las aguas mediterráneas más ricas en nutrientes fertilizaban la capa superior de agua atlántica. Con estas premisas, se pretendían estudiar los posibles efectos biológicos que estas mezclas podrían producir en el Estrecho de Gibraltar y su entorno. Durante ese proyecto se hizo un especial énfasis en la mezcla y transporte que ocurrían prioritariamente a lo largo del eje longitudinal del Estrecho, llegando a desarrollar un modelo acoplado hidrodinámica-procesos biológicos esencialmente de tipo 1D (Macías et al., 2007a).

En anteriores estudios no se tenían en cuenta el transporte y proceso de intercambio que podrían darse en la dirección transversal al canal del Estrecho. Estos se fueron revelando como cruciales para explicar las acumulaciones de biomasa fitoplanctónica que se encontraron en el canal (Macías et al. 2006; Macías et al., 2007a; Macías et al., 2008b). Estos resultados dieron pie a nuevas hipótesis que requerían el desarrollo de un plan de trabajo al menos en 2D, incluyendo herramientas de modelado y diseño de campañas específicas que analizaran los tiempos de residencia de las aguas costeras y de márgenes. Asimismo se debían describir correctamente los transportes costa-canal y su variabilidad e intensidad, relacionada especialmente con escalas mareales (semidiurna y bisemanal). Estas ideas constituyen el núcleo del proyecto de investigación del Plan Nacional (CTM2005-08142-C03-01/MAR) en el que se enmarca parcialmente esta Tesis Doctoral.

Por otro lado, se han realizado observaciones de la variabilidad en los patrones biológicos a escalas espacio-temporales superiores a la mareal. Las escalas subinerciales tal como se comentó anteriormente, dependen del forzamiento meteorológico donde a su vez las posiciones relativas de los centros de presión son cruciales. Este fenómeno añade una nueva fuente de varianza que, además está más relacionada con los potenciales cambios climáticos. Existen trabajos preliminares de análisis de imágenes de satélite y de análisis de datos de campañas en diferentes condiciones de vientos (estrechamente vinculados a la presión atmosférica) (Macías et al., 2007b; 2008a; 2009). De estos análisis se desprende la clara influencia de las posiciones relativas de los centros de presión a un lado y otro del Estrecho (Atlántico y Mediterráneo) sobre la intensidad de flujos de entrada, la generación de las ondas internas (Vázquez et al., 2008) y sobre los patrones de distribución de plancton en el Mar de Alborán. Específicamente, con bajas presiones sobre el Mediterráneo (acompañados de vientos del oeste o ponientes), se intensifica la entrada atlántica (AI), el AJ se sitúa cerca de la costa española y el afloramiento costero de Alborán se activa (Macías et al., 2008a). Sin embargo con altas presiones relativas sobre el Mediterráneo (vientos de levante); el AI se inhibe, el AJ se dirige hacia el sur del Mar de Alborán y el afloramiento se inactiva (Macías et al., 2008a). En esta segunda situación con baja actividad biológica del fitoplancton u oligotrófica, un aporte de nutrientes o de materia orgánica como puede ser el proveniente del Estrecho puede ser clave para entender la dinámica del Mar de Alborán.

Partiendo de todas estas observaciones preliminares, se hacía necesario profundizar el estudio en una serie de puntos que no estaban suficientemente

aclarados. Estos aspectos claves son parcialmente compartidos con los de otro proyecto donde también se enmarca parcialmente esta tesis: "Modelado numérico de la hidrodinámica y la respuesta biológica asociada en el Estrecho de Gibraltar y Mar de Alborán. Análisis retrospectivo y prospectivo de posibles escenarios climáticos relevantes" (CTM2008-06124/MAR. 2008-2011).

Dentro de esta Tesis Doctoral y basándose en aspectos no aclarados anteriormente, se identificaron una serie de objetivos en los que se centrarían los esfuerzos investigadores. Estos aspectos a tratar en esta Tesis serían:

1.2.1. Descripción extensa de las variables biogeoquímicas a nivel de submesoescala en el área del Estrecho:

Trabajos anteriores desarrollados en el Estrecho se centraban principalmente en la dinámica del canal (Macías et al., 2006; Macías et al., 2008b); por lo tanto se hacía necesario un estudio que describiera un área mayor, pero a su vez con una resolución espacial y temporal suficiente para recoger los fenómenos submesoscales. Los márgenes costeros del Estrecho se habían sugerido como supuestas zonas fuentes del material planctónico. Estas zonas de plataformas están más resguardadas de las fuertes condiciones hidrodinámicas del canal pero sometidas parcialmente a los procesos derivados de la generación de ondas internas en el Umbral de Camarinal. Las aguas costeras acabarían siendo inyectadas y transportadas hacia el mar de Alborán a través del canal, por el efecto de la generación y liberación de estas ondas internas (Vázquez et al., 2009). Sin embargo, no se habían caracterizado suficientemente los patrones biogeoquímicos de estas zonas costeras. De igual forma, se quería comprobar si existía una variabilidad quincenal asociada a mareas vivas/muertas y el posible efecto de los flujos subinerciales forzados por la distribución de centros de presión atmosférica.

1.2.2. Patrones biogeoquímicos en el AI y el efecto de los fenómenos ondulatorios:

Los fenómenos ondulatorios que ocurren sobre el Umbral de Camarinal se habían descrito como procesos claves para entender la dinámica del fitoplancton en el AI, tanto por provocar mezclas (Wesson y Gregg, 1994; Macías et al., 2007a) como por producir succión costera que introducían parches de clorofila en el AI (Macías et al., 2006; Vázquez et al., 2009). Sin embargo, se hacía necesario analizar las

características de estos máximos de clorofila y las condiciones en su transporte hacia el Mar Mediterráneo. Particularmente, se requería determinar si estas manchas viajaban conjuntamente con las ondas internas tras su liberación desde el Umbral. Por otro lado, se hacía necesaria también una cuantificación de los efectos de mezcla y succión costera sobre los patrones biogeoquímicos, comparando su importancia relativa respecto a la entrada de nutrientes asociada a la presencia de la NACW. Discerniéndose por primera vez la contribución de los fenómenos ondulatorios sobre el transporte de nutrientes y material planctónico hacia la cuenca mediterránea. De la misma forma, era necesario describir su variabilidad mareal quincenal asociada a mareas vivas/muertas y la modulación de los flujos subinerciales sobre estos patrones.

1.2.3. Ciclo estacional de las variables biogeoquímicas en el Estrecho de Gibraltar

La mayoría de los trabajos previos en el Estrecho se centraban en la escala mareal y su variación quincenal. Se hacía necesaria la descripción de los patrones biogeoquímicos a escalas mayores como la estacional, incluyendo variables como la producción primaria o características del fitoplancton. Existen estimaciones puntuales tanto de producción (Macías et al., 2009; Bartual et al., 2011) como de transporte planctónico (Reul et al., 2002). Sin embargo, los ciclos estacionales de estos procesos no se habían descrito.

En una primera aproximación, el alto dinamismo y la gran cantidad de fenómenos oceanográficos que confluyen en el área del Estrecho, hacen necesario el uso de modelos numéricos para un correcto estudio de esta zona. Sin embargo, la mayoría de los modelos existentes sobre el Estrecho de Gibraltar son esquemas hidrodinámicos (ej. Izquierdo et al., 2001; Castro et al., 2007; Sannino et al., 2007; Sánchez-Garrido et al., 2011). No obstante en un primer esfuerzo Macías et al. (2007a) desarrollaron un modelo acoplado 1D con un modelo biológico sencillo del tipo NPZD. Un siguiente paso nos llevaría hacia modelos acoplados pero con una componente biológica más compleja. Estos esquemas biológicos podrían ser modelos que incluyeran grupos funcionales de plancton (PFT en inglés). Finalmente el uso de modelos biológicos más complejos, aparte de poder estimar la Producción primaria en forma fijación de C (y con unidades de C), estos modelos deberían incluir aspectos de la fisiología del fitoplancton y podrían simular la respuesta de los diferentes grupos ante los fenómenos físicos del Estrecho. Estos modelos acoplados pueden servir de herramienta para simular escalas más largas, paralelamente cubriendo procesos de

muy corta escala por su alta resolución espacio-temporal. Todas estas características nos permiten englobar un amplio rango de procesos biológicos en la zona, que van desde el efecto de las mezclas locales a estimar el ciclo estacional de producción primaria en el Al. Estos modelos acoplados nos permiten cuantificar los flujos de nutrientes y biomasa hacia el Mar de Alborán, en un primer paso para evaluar la importancia de estos procesos en su dinámica.

1.2.4. Relación entre la turbulencia y la distribución vertical del fitoplancton en el área del Estrecho:

Durante la campaña “Gibraltar 2008” a bordo del B.O. Sarmiento de Gamboa, se dispuso de un microperfilador de turbulencia (TurboMAP) (Wolk et al., 2002) que conjuntamente realiza medidas de la fluorescencia en la columna de agua. Inicialmente, se iban a tomar medidas de los altos niveles de turbulencia asociados a las ondas internas (Wesson y Gregg, 1994). Sin embargo, y aprovechando las medidas de fluorescencia; se pensó en buscar si existía o no una relación entre los perfiles de estratificación, turbulencia y fluorescencia (estimador de clorofila), en la columna de agua. Anteriormente (Navarro et al, 2006) se había encontrado una constancia en la asociación de la posición del máximo profundo de clorofila en relación a la densidad del agua, que marcaba a su vez los límites entre masas de agua en el Golfo de Cádiz. En el Estrecho de Gibraltar se conocían diversos tipos de interfaces entre masas de agua y la aparición de posibles diferentes tipos de máximos de clorofila asociados a las mismas (Macías et al, 2008b); y el objetivo inicial que se planteó entonces fue buscar si los máximos de clorofila aparecerían asociados a patrones regulares de variación en los campos de turbulencia en vertical. Basándonos en estas primeras medidas realizadas en el Estrecho, y en la gran cantidad de trabajos que trataban la relación turbulencia-fitoplancton (tanto teóricos como con datos de laboratorio), se elaboraron una serie de hipótesis preliminares que se verán extensamente detalladas en el Capítulo D.

Finalmente, esto desembocó en la recopilación de una serie de perfiles conjuntos de turbulencia, densidad y fluorescencia. Estos perfiles procedían de varias regiones oceánicas diferentes y distantes que van desde aguas abiertas del Atlántico Norte al Océano Antártico, pasando por el mismo Estrecho de Gibraltar y Mar de Alborán. Analizando este conjunto de datos, se examinó minuciosamente la relación de la turbulencia con el máximo profundo de clorofila (MPC o DCM en inglés). Las relaciones encontradas fueron la base para el desarrollo de un modelo sencillo

acoplado física-biología en la vertical (1D), para evaluar qué mecanismo vinculado a la turbulencia era más efectivo en el control de la posición del MPC. A su vez, esta herramienta nos permitía explorar en qué forma el perfil de la turbulencia modulaba las características básicas del MPC. Por último, con todas las experiencias acumuladas y el modelo físico desarrollado, se decidió realizar simulaciones de los efectos que tendrían sobre el MPC determinados supuestos que, según la bibliografía, se espera que se den asociados al cambio climático, con énfasis en la variación vertical de estratificación y turbulencia asociada.

2. Objetivos.

El objetivo general de esta tesis es profundizar en el estudio del acoplamiento físico-biológico en la zona del Estrecho de Gibraltar, con especial énfasis en el forzamiento mareal sobre los patrones biogeoquímicos de la zona y las posibles consecuencias sobre el Mar de Alborán. Con más detalle los objetivos específicos serían:

1-Realizar una descripción extensa y de alta resolución de los patrones biogeoquímicos en la zona, extendiendo el análisis del canal hacia los márgenes costeros que lo rodean. Esta descripción diferenciaría los patrones según las fases de mareas principales en el ciclo mareal, siendo estas fases relativas a los fenómenos hidrodinámicos más relevantes. A su vez discerniría entre mareas vivas/muertas.

2-Análizar los patrones biogeoquímicos en el AI en función de la variación mareal quincenal (mareas vivas/muertas). Haciendo especial énfasis en el efecto de los diferentes fenómenos ondulatorios sobre las comunidades fitoplanctónicas que viajan hacia el mar de Alborán. A su vez se cuantificará y se pondrán en valor la entrada de nutrientes y biomasa del fitoplancton hacia el Mar Mediterráneo que deriva de estos ciclos mareales.

3-Describir el ciclo estacional del fitoplancton en el Estrecho, incluyendo la producción primaria. Aquí se analizará mediante modelos acoplados el efecto que tienen los fenómenos hidrodinámicos del Estrecho sobre las poblaciones de fitoplancton en el AI y como estos fenómenos modulan y alteran el ciclo estacional inicial de las aguas del Golfo de Cádiz. A su vez, se analizaran las consecuencias de la hidrodinámica sobre las características biogeoquímicas del AI y sus aportes al Mar de Alborán.

4- Analizar el efecto de la turbulencia sobre la distribución vertical de fitoplancton, discerniendo los mecanismos que controlan la posición del MPC. Llevando a cabo este análisis a través de perfiles *in situ* y mediante un modelo numérico acoplado físico-biológico. Finalmente, se cuantificará el efecto del cambio climático sobre la distribución vertical de fitoplancton considerando las condiciones hidrológicas esperadas en escenarios futuros.

Objectives:

The main objective of this Thesis is to go deeply in the study of physical-biological coupling in the area of the Strait of Gibraltar, focusing on the tidal forcing over the biogeochemical pattern and the potential consequences over Alboran Sea. To achieve this, the specific objectives are:

1- To describe with a wide high-resolution the biogeochemical patterns in this area, extending the analysis from the channel toward the coastal margins of the Strait. This description should discern between the different patterns during the main phases of the tidal cycle, these phases are related to the main hydrodynamical processes. This analysis also should differentiate the patterns during spring and neap tides

2-To analyze the biogeochemical patterns in the AI, depending on the fortnightly tidal variation (spring/neap tides). This point focused on the effect of the different undulatory phenomena over the phytoplankton communities moving towards Alboran Sea. Furthermore, nutrient and phytoplankton biomass inflow towards Alboran Sea and derived from these tidal cycles will be assessed.

3-To describe the seasonal cycle of the phytoplankton features in the Strait, including primary production. In this point, physical-biological coupled model should be used to assess the effect of the hydrodynamical phenomena in the Strait over phytoplankton populations in the AI. Furthermore, the role of Strait processes over the original seasonal cycle in the incoming waters of the Gulf of Cádiz will be analyzed. Finally, consequences of these phenomena over the biogeochemical features in the AI will be assessed and the associated supply to the Alboran Sea.

4- To analyze the effect of the turbulence over the vertical distribution of the phytoplankton, discerning the mechanisms that control the position of the Deep Chlorophyll Maximum (DCM). This analysis will use in situ profiles and a coupled physical-biological numerical model. Finally, the effect of the climate change over the vertical distribution of phytoplankton will be simulated, by assuming potential future hydrological conditions described in the literature.

Sección 3. Capítulos

“El siete de marzo, a las 3.30 de la tarde, advertí que la balsa entraba en una zona donde el agua no era azul, sino de un verde oscuro. Hubo un instante en que vi el límite: de este lado, la superficie azul que había visto durante siete días; del otro, la superficie verdosa y aparentemente más densa”.

(Relato de un naufrago, Gabriel García Márquez)

Chapter A:

Submesoscale, tidally-induced biogeochemical patterns in the Strait of Gibraltar

E. Ramírez-Romero; D. Macías; M. Bruno; E. Reyes; G. Navarro; C.M. García
Estuarine, Coastal and Shelf Science 101 (2012) 24-32

A.1. Introduction

The Strait of Gibraltar is the only connection between the Mediterranean Sea and the Atlantic Ocean, with a minimum width and sill depth of approximately 14 km and 300 m, respectively. The water circulation in the Strait is described as “inverse-estuarine,” characterized by a surface inflow of Atlantic waters and a deep outflow of denser Mediterranean waters that is ultimately driven by an excess of evaporation over precipitation in the latter basin (Lacombe and Richez, 1982). The description of the exchange as a simple one-dimensional, two-layer system flowing in opposite directions is a good first approximation (Armi and Farmer, 1985), but it is deficient in describing the 2D distribution of some variables and their changes across and along the main channel of the Strait.

The hydrodynamics of the Strait are so intense that they can be considered the most important forcing on the distribution and behavior of biogeochemical variables (e.g., Macías et al., 2007a). The hydrological processes in the Strait, as in other coastal regions, cover a wide range of temporal scales including interannual, seasonal, subinertial and tidal (Lacombe and Richez, 1982). Much attention has been paid to tidal forcing and its effects on along-Strait circulation, including the hydraulic control of flow (Armi y Farmer, 1985; Izquierdo et al., 2001), tidal transport through the Strait (Bryden et al., 1994; García Lafuente et al., 2000) and the vertical structure of the tidal currents (Bruno et al., 1999; Tsimplis and Bryden, 2000; Sánchez-Román et al., 2008). Essential processes in the physical-biological coupling in this area involve the large amplitude internal waves generated in the Camarinal Sill by the interaction between tidal-flows and bottom topography (Armi and Farmer, 1985; Bruno et al, 2002; Vázquez et al., 2008).

Subinertial flows, with periods ranging from days to months, have been found to be principally forced by the atmospheric pressure fluctuations over the western Mediterranean Sea (Crepon, 1965; Candela et al., 1989; García Lafuente et al., 2002, Vázquez et al., 2008). Both Candela et al. (1989) and García Lafuente et al. (2002) found that subinertial barotropic flows were consistently counter-phase (180°) to the atmospheric pressure fluctuations for oscillating periods between 3 and 80 days. Thus, within this period range, an increase (or decrease) in the atmospheric pressure over the Mediterranean is followed by a subsequent decrease (or increase) in the intensity of the AI. This modulation of the inflow velocity has also been found to have an effect

on the position of the AJ and Western Alboran Gyre (Macías et al., 2008a). The opposite effect of this meteorological forcing can be observed in the velocity of the Mediterranean outflow; thus, these atmospheric pressure oscillations can either reinforce or inhibit the generation of internal waves (Vázquez et al., 2008).

There have been a number of studies on the biogeochemical features within the Strait and the physical-biological coupling in the region. However, most research concerning the physical-biological coupling in the area has been devoted to studying the 1D along-Strait dynamics. There are at least three main water masses involved in the circulation through the Strait (Gascard and Richez, 1985): Surface Atlantic Water (SAW), NACW and Mediterranean Outflowing Water (MOW). In a west-east section, the position of the Atlantic-Mediterranean Interface (AMI) and the distribution of the nutrient-enriched NACW are dependent on the fortnightly tidal-amplitude variation (Gascard and Richez, 1985; Gómez et al., 2001; Macías et al., 2006). Tidal forcing controls the pulsating mixing processes occurring in the Camarinal Sill, which, in turn, conditions the presence of patches with high chlorophyll concentrations within the AJ (Macías et al., 2006). Also, the pulsating presence of the different types of water masses throughout the tidal cycle conditions the presence of different chlorophyll maxima associated to specific water interfaces (Macías et al., 2008b; Bartual et al., 2011).

Recent studies, however, have suggested the importance of submesoscale processes and the 2D interaction between the coastal zones and the main channel in creating the biological signatures found within the Strait. Using a coupled physical-biological model and field data, Macías et al. (2007a) found that the high chlorophyll patches at the eastern section of the Strait could not be explained by in-situ growth of phytoplankton triggered by the fertilization of the upper layer, as had been previously suggested (e.g., Gómez et al., 2000b; Echevarría et al., 2002). The authors suggested that the existence of a surface divergence just east of the Camarinal Sill, as simulated by the model of Izquierdo et al. (2001), could induce not only the ascent of the interface, but also a lateral advection of coastal waters into the center of the channel during the maximum outflowing current shortly before high-water time.

These coastal chlorophyll-enriched waters would then be advected towards the Mediterranean Sea, which explains the previously observed pulsating patterns of chlorophyll in the AJ (Macías et al., 2006). This hypothesis was recently confirmed by Vázquez et al. (2009), who used in-situ data and satellite images showing how the

generation of internal waves induced transport of chlorophyll-enriched coastal waters to the channel and their advection towards the Alboran Sea. Bartual et al. (2011) found evidence of a change in the plankton primary production pattern concomitant with the presence of an internal bore in the main channel of the Strait, which was consistent with the arrival of active coastal plankton communities.

Nevertheless, the 2D nature of the current field and associated biological signatures has not been rigorously assessed. Previous works have described the 2D characteristics of the Strait (Gómez et al., 2000b; Echevarría et al., 2002), although the variability due to the tidal cycle was not taken into account properly because of a sampling resolution that was inadequate in resolving this short-scale variability (i.e., hourly). These previous studies elucidated two mechanisms that can support the high phytoplankton biomass on the eastern side of the Strait: (i) a shallower position of the AMI towards the north-east and (ii) an injection of nutrients into the upper layer by mixing processes due to hydraulic jumps or arrested topographic waves above the Camarinal Sill. Nevertheless, these works did not analyze the submesoscale phenomena described above, which are known to be critical in the dynamics of this ecosystem.

The present work is the first comprehensive description of the submesoscale 2D structure of water mass distributions and biogeochemical signatures within the Strait of Gibraltar for the analysis of tidal-scale patterns and meteorological-induced variability. We will focus on the tidal scale, highlighting the differences between spring and neap tide periods and proposing mechanisms for the observed distribution patterns that take into account the local conditions (i.e., the tidal amplitude and phase) and climatic conditions over the Mediterranean basin.

A.2. Materials and Methods

A.2.1. Data analysis

Data were obtained on a cruise during September and October of 2008 on the research vessel B/O “Sarmiento de Gamboa”. The study area covered the Strait of Gibraltar and the western Alboran Sea (Figure A.1), and it was surveyed twice to account for the fortnightly tidal variability; thus, the data was acquired under different tidal conditions (spring and neap tides). All 53 stations were sampled twice (once during spring and once during neap tides). The different grids obtained were designated “D1” for the spring tide phase and “D2” for the neap tide phase (Figure A.2 A,B)

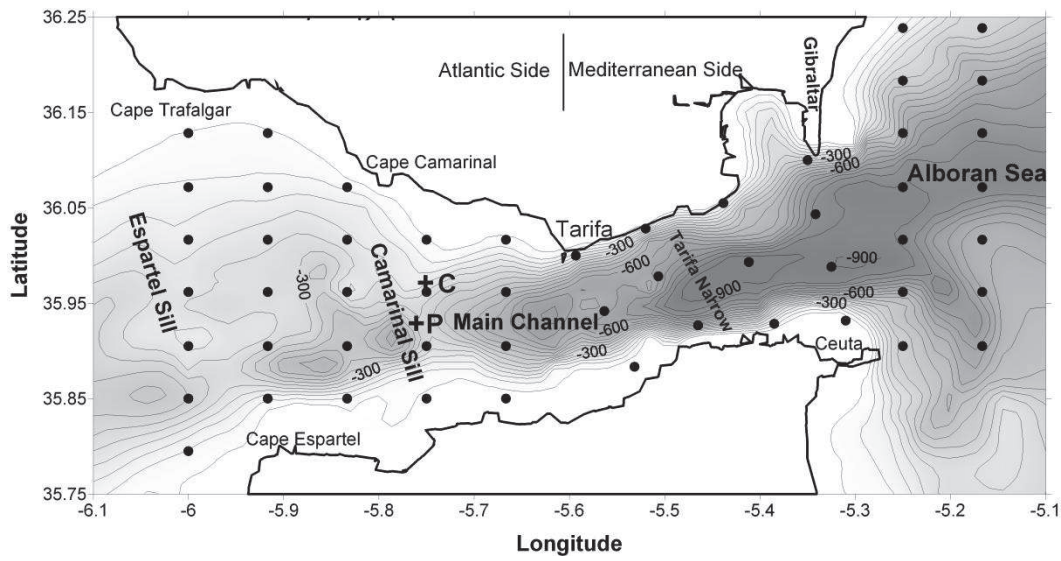


Figure A.1. Map showing the location and main geographic points of the study area. “C” marks the location of the current meter over the Camarinal Sill at a depth of 100 m. “P” marks the location of the currents predicted.

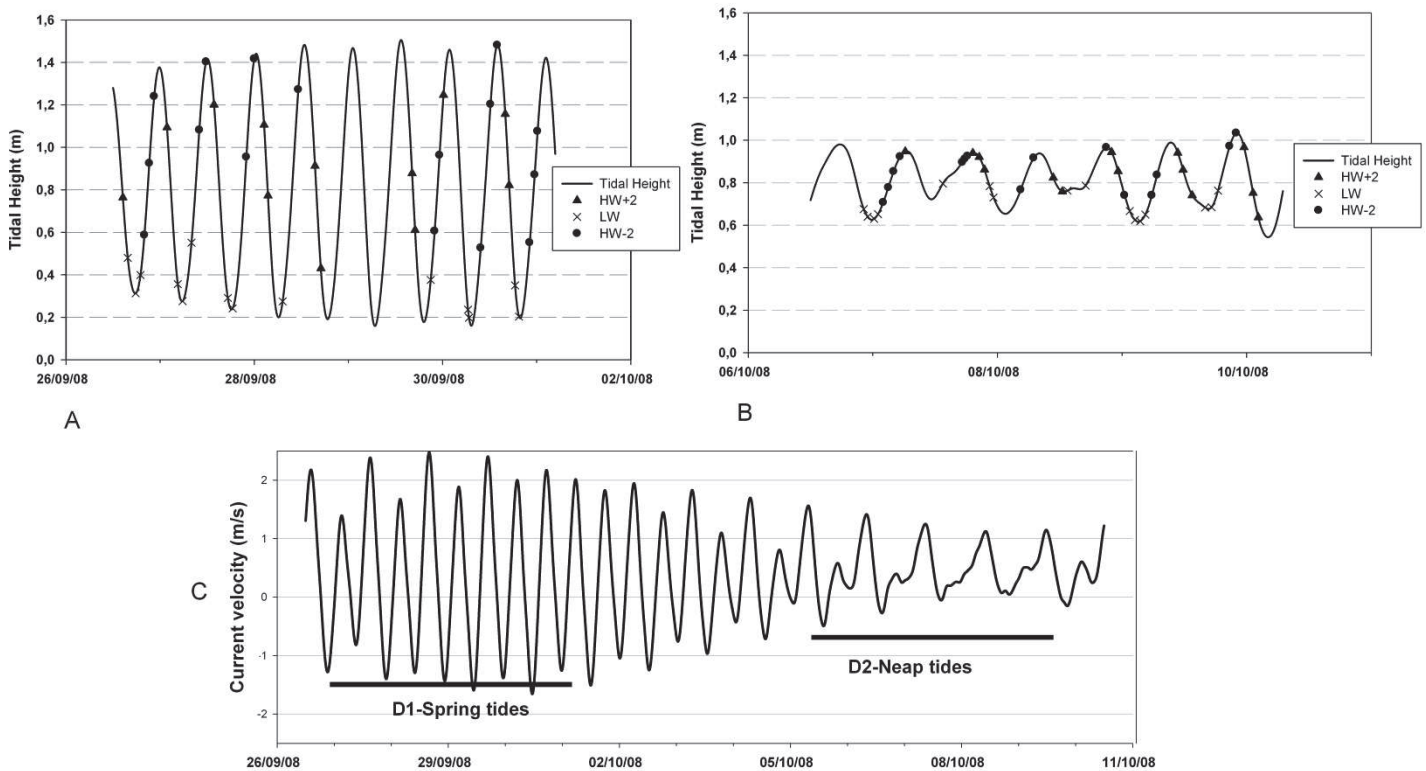


Figure A.2. Tidal height predicted at Tarifa for the different cruises (A and B), and current velocity prediction over the Camarinal Sill at 45 m depth (C). Positive and negative values indicate currents toward the Mediterranean and Atlantic, respectively.

A combined CTD probe (Seabird SBE-911) was used to register the physical structure of the water column and the distribution of water masses. Median of data from the upper 75 m of the water column was used for all the variables. Following the time-averaged transport and interfaces structure simulated in a 3-layer hydrodynamic model by Sannino et al. (2007), this section of the water column (including the Atlantic and/or the interfacial layer) finally enters into the Alboran Sea.

The interface between the Atlantic and Mediterranean Waters (AMI) was assumed to correspond to the 37.5 isohaline westward of the Tarifa Narrow (Figure A.1) and the 37 isohaline eastward of this point (Gascard and Richez, 1985; Garcia Lafuente et al., 2002). The presence of NACW was determined by examining each CTD profile and was denoted by the presence of salinities < 36.2 (Gascard and Richez, 1985). The presence of this water mass is denoted by a square on the map, and triangles indicate its absence (see Results, 3.1).

Water sample data from 5, 25, 50, and 75 m were compared to the CTD records. Total chlorophyll was estimated from 0.5-L seawater samples filtered through Whatman GF/F filters using the fluorimetric method described by Yentsch and Menzel (1963) and modified by Holm-Hansen et al. (1965). The fluorescence data from the CTD's vertical profiles was converted to units of chlorophyll by a linear equation using Least square fitting method ($r^2=0.68$, $p\text{-value}<0.01$) using 256 bottle samples in which the chlorophyll concentration was measured.

The percentage of larger cells (i.e., microphytoplankton) was estimated by comparing the amount of chlorophyll extracted from the fraction of particles retained on a 20- μm mesh to the total chlorophyll concentration. This is referred to as the percentage of chlorophyll contained in cells larger than 20 μm . Five liters of seawater were filtered through a nylon mesh with a 20- μm nominal pore size. The fraction retained on the mesh was then collected by washing it with clean, filtered (Whatman GF/F, $\approx 0.7 \mu\text{m}$) seawater. This fraction was filtered again through a Whatman GF/F filter, and its chlorophyll content was determined following the same fluorimetric protocol described above for total chlorophyll.

The percentage of active chlorophyll was estimated using a Pulse Amplitude Modulated (PAM) fluorometer specifically designed to study phytoplankton cells (PhytoPAM[®], see Kolbowski and Schreiber, 1995 for a detailed description). The PhytoPAM provides an estimate of the proportion of total chlorophyll within active PS II

(i.e., the chlorophyll available for photosynthesis (Kolber and Falkowski, 1993)) or “active chlorophyll.” The measurements were done on board with dark-adapted seawater samples from each station and depth as in Macías et al. (2008b and 2009).

In order to examine the associations between the different biological variables, and trying to avoid showing redundant information and plots; a principal component analysis (PCA) was performed using the Pearson correlation's coefficient matrix. Several authors state that PCA used as a descriptive method (as in this work), does not require distributional assumptions (including normality) (Quinn and Keough, 2002; Zuur et al., 2007). Factor scores were extracted using a regression method. Furthermore, different Box-Cox transformations were performed for the data but the best correlations were found for the original data.

Atmospheric pressure fields over the Alboran basin were generated using version 3.7.4 of the Fifth-Generation National Center for Atmospheric Research (NCAR) - Penn State Mesoscale Model (MM5, Grell et al., 1994) implemented for Andalusia (south of Spain) and centered at the Strait of Gibraltar. The model simulation was initialized using 1-degree NCEP-GFS analysis (Rutledge et al., 2006) and was first run in non-hydrostatic mode at a 30-km horizontal resolution using one-way nesting. The output from the coarse domain was then used to initialize the 10-km simulation. Both domains had 35 vertical levels. The time step used in integration was 90 s for the coarse domain and 30 s for the 10-km domain. The hourly sea-level pressure was derived from surface pressure and adjusted to sea level. Five representative node outputs of the Alboran Sea were selected and averaged to obtain the sea-level pressure during the different legs of the cruise. As can be seen in the Figure A.3 (B,C) the model is able to reproduce main patterns of sea-level pressure both sides of the Strait (Gulf of Cadiz and Aboran Sea).

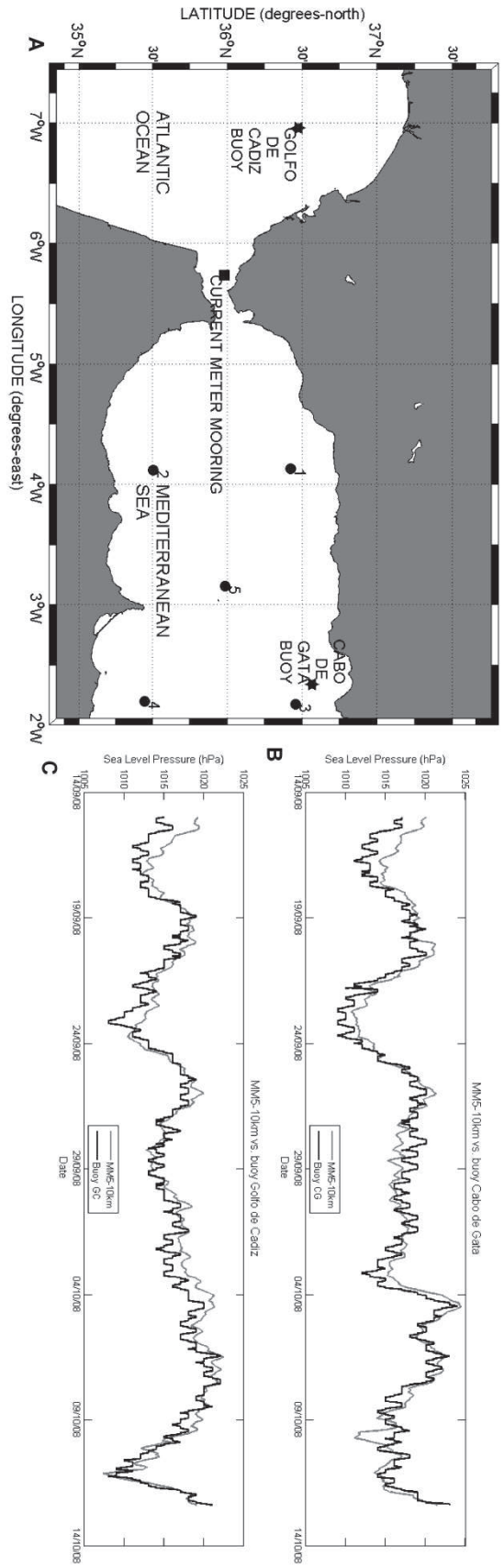


Figure A.3. Map of the area (A) showing the buoys locations (stars), current meter mooring point (square) and the extraction pressure points from the model grid (black points). Comparison of sea level pressure (hPa) between MMS-10 km results (grey line) and buoys data (black line) in Cabo de Gata (B) and Golfo de Cádiz (C) Buoy locations.

Tidal height and tidal currents were predicted to classify the sampling stations (Section 2.2), the prediction of the tidal currents shown in Figure A.2 C were based on the tidal constants extracted from the least squares harmonic analysis (Foreman and Henri, 1989) of two years long time series recorded by an ADCP moored at Camarinal Sill (“P” in Figure A.1). Full details could be revised in Alonso del Rosario et al. (2003). Tidal height prediction has been built on the base of the tidal constants for Tarifa Harbour published in the Admiralty tables of the Spanish Hydrographic Service. Additionally, current velocity (west-east component) was recorded by a one-point current meter (Anderaa RCM7) located over the Camarinal Sill at a depth of 100 m (“C” in Figure A.1). The original current velocity series was filtered to isolate the sub-inertial signal (periods greater than 33 hours) by applying a FFT filter.

In addition, MODIS Level 2 surface chlorophyll images at a 1-km resolution (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>) were used to obtain synoptic images of the region for each different tidal amplitude (spring and neap tides). MODIS chlorophyll images were geo-located, atmospherically-corrected (level-2) and projected.

A.2.2. Temporal framework and presentation of results

The time scale of sampling for the entire grid was on the order of 5 days, so the tidal-scale effects on the distribution of the different variables could not be resolved in the entire domain, which occurs on a scale of hours. Therefore, sampling stations were classified within tidal-specific periods following the same criteria as in Macías et al. (2008b) and assuming homogeneity in the tidal cycles occurring during each tidal amplitude. The tidal cycle was referenced to the tidal level in Tarifa, a town near the middle section of the Strait (Figure A.1), and was divided into three stages of four hours: HW-2 (from 4 hours before high water to high water, representing conditions before the tidal shift), HW+2 (from high water to 4 hours after high water, representative of the conditions just after the tidal shift) and LW (from 2 hours before low water to 2 hours after low water, coinciding with the deceleration of the inflowing flux).

The selection of these stages was related to the primary hydrodynamic processes known to dominate the Strait’s dynamics and served as periods of reference to analyze the water mass distribution and plankton patterns along the entire tidal cycle (Macías et al., 2008b). At HW-2 (i.e., shortly before HW), the Camarinal Sill is predicted to have high current velocities and an enhanced outflow that are related to the generation of arrested internal waves (Bruno et al., 2002) and the reversion of the

surface Atlantic flow (Izquierdo et al., 2001). These arrested or stationary internal waves are then established over the sill 2–3 h before high water (Alonso Del Rosario et al., 2003), and at HW (when the tide turns), they start to propagate eastward. Around HW+2, both internal waves and the surface Atlantic water move towards the Mediterranean, completely reestablishing the inflow. Around the time of LW, the outflow over the Camarinal Sill begins to increase, and the internal waves created in the previous outflowing phase usually reach the eastern side of the Strait (Farmer and Armi, 1988; Macías et al., 2006).

Results are presented in horizontal maps of integrated values up to a 75-m depth, with the sorting of stations being dependent on the tidal stage described above and using the Krigging interpolation.

A.3. Results

A.3.1. Water masses and physical structure of the water column

A.3.1.1. Spring tides

During the entire tidal cycle, surface salinity was constant at both boundaries of the study area. Salinity reached values of 36.2-36.3 in the Atlantic sector and 36.7-36.85 in the Mediterranean side (Figure A.4 B,E,H). During HW-2 and just above the Camarinal Sill, there was a salty patch (salinity = 38) (Figure A.4 B). Furthermore, during HW+2, a band of salty water (salinity = 37) was present in the surface layers from the east side of the Camarinal Sill to the eastern sector of the Strait (Figure A.4 E).

NACW was irregularly distributed, extending primarily in the western region of the study area (Figure A.4 B,E,H). This water mass was only detected westward of Cape Espartel (stations marked with squares), but not in the northern coastal platform near Trafalgar Cape.

In general, the AMI was deeper in the southern margin of the Strait, an effect that was variable over the tidal cycle, and was more marked at HW-2 (Figure A.4 A). The minimum depth (-10m) was located over the sill (HW-2) (Figure 4 A). During LW, the pattern of the AMI depth was different from the other tidal stages (Figure 4 G). It was located deeper, with an east-west gradient being the deepest values close to

Tarifa. Moving eastward from Tarifa, the gradient became steeper, with the minimum depth located in the northern Alboran coast (-70m).

A.3.1.2 Neap tides

Salinity (Figure A.5 B,E,H) was low in the western side around Cape Espartel and progressively increased towards the Mediterranean basin. Maximum values (37.2) were observed in the northern Alboran area.

NACW was present at all of the southern stations during HW-2 (Figure A.5 B). The presence of NACW was more intermittent during HW+2. It was detected westward of the Camarinal sill around the Tarifa Narrow and at some stations in the southern section of the Alboran Sea (Figure A.5 E). During LW, this water mass was only detected at the Atlantic stations, except at the most shallow stations and those located the furthest north (Figure A.5 H).

In general, the AMI was deeper (-200m) on the Atlantic side (Figure A.5 B,D,F) and more shallow on the Mediterranean Side (-60m), creating a strong gradient between these areas. This gradient followed a west-east direction on the Atlantic side, but turned to a north-south direction east of the Tarifa Narrows.

A.3.2. Biological variables

Total chlorophyll, active chlorophyll (%) and chlorophyll contained in large cells (%; diameter > 20µm) were highly correlated (Table A.I), so these variables were synthesized in a principal component. Only one extracted component had an eigenvalue >1 (2.310). Bartlett's Test of Sphericity was passed (Chi-square value=150.181, degrees of freedom=3, $p < 0.01$). Furthermore, the component explained 77% of the system's biological variability and was well correlated with each variable (Table A.I). Positive factor scores denote high concentrations of total chlorophyll and high percentages of active and large-cell chlorophyll. Thus, this component could be associated with the gradient from coastal (i.e., more eutrophic) to open ocean (i.e., more oligotrophic) waters.

Variables	Total Chl a	% Chl a > 20µm	% Active Chl a	Communalities	Principal component	Coefficients
Total Chl a	1	-	-	0.840	0.917	0.397
% Chl a > 20µm	0.592 *	1	-	0.649	0.805	0.349
% Active Chl a	0.799 *	0.565 *	1	0.821	0.906	0.392

Table A.I. *Principal Component Analysis (PCA) of data from the 53 stations each sampled twice. The correlation matrix is shown using the Pearson correlation coefficient ($p < 0.01$). Correlation of each variable to the extracted principal component, communalities and coefficients for calculation of the factor scores are shown too for each variable.*

A.3.2.1. Spring tides

Biological variables had the same general distribution in all tidal stages during spring tides. Maximum values of the principal component were reduced to the north-west platform in a band parallel to the coastline from Trafalgar Cape to the Camarinal Sill (Figure A.4 C,F,I). During HW-2, another relative maximum was located in the Alboran Sea between Gibraltar and Ceuta (Figure A.4 C). Maximum values of total chlorophyll, chlorophyll in large cells and active chlorophyll varied from 1 mg m^{-3} , 50% and 20%, respectively, in the northern-west coast (factor score = 4.2) to 0.1 mg m^{-3} , 5% and 2% near Cape Espartel (factor score = -0.5).

A.3.2.2. Neap tides

During these stages (HW-2 and LW), there was a common pattern in total chlorophyll, chlorophyll in large cells (%) and active chlorophyll (%) following the principal component (Figure A.5 C,I). Maximum values were found in the northern coastal stations (0.3 mg m^{-3} , 10% and 5%, respectively, factor score = 0.4) with a “tongue” extending from the coast between Trafalgar Cape and Tarifa to the Camarinal Sill area. However, this feature was more prominent during HW-2 (Figure A.5 C) than in LW (Figure A.5 I). The distribution of stations in HW+2 was different than the other tidal stages (Figure A.5 F) because the Cape Trafalgar area was not covered. Nevertheless, in this case, the biological variables seemed to have the same “tongue-shaped” distribution, with highest values at both coastal stations on the Atlantic side (north and south coasts).

Mean values of biological variables in this tidal cycle were lower than during spring tides (Table A.II A). Total chlorophyll and active and large-cell chlorophyll (%)

were significantly different between spring and neap tides. Furthermore, the loading scores of the PCA were higher during spring tide compared to lower tides.

Variables	D1- Spring tides	D2- Neap tides	Significant difference
	Median	Median	
<u>A-Entire domain (n=53)</u>			
Total Chl a (mg m ⁻³)	0.21	0.16	*
% Chl a > 20µm	10.2	6	*
% Active Chl a	12.4	2.85	*
<u>B-Mediterranean Side (n=27)</u>			
Total Chl a (mg m ⁻³)	0.23	0.14	*
% Chl a >20 µm	10.24	6.27	*
% Active Chl a	10.34	2.85	*

Table A.II. Statistics of the sampled variables between the different phases of the survey (spring/neap tides). * Significant differences ($p < 0.05$). Mann-Whitney U test for independent samples was used.

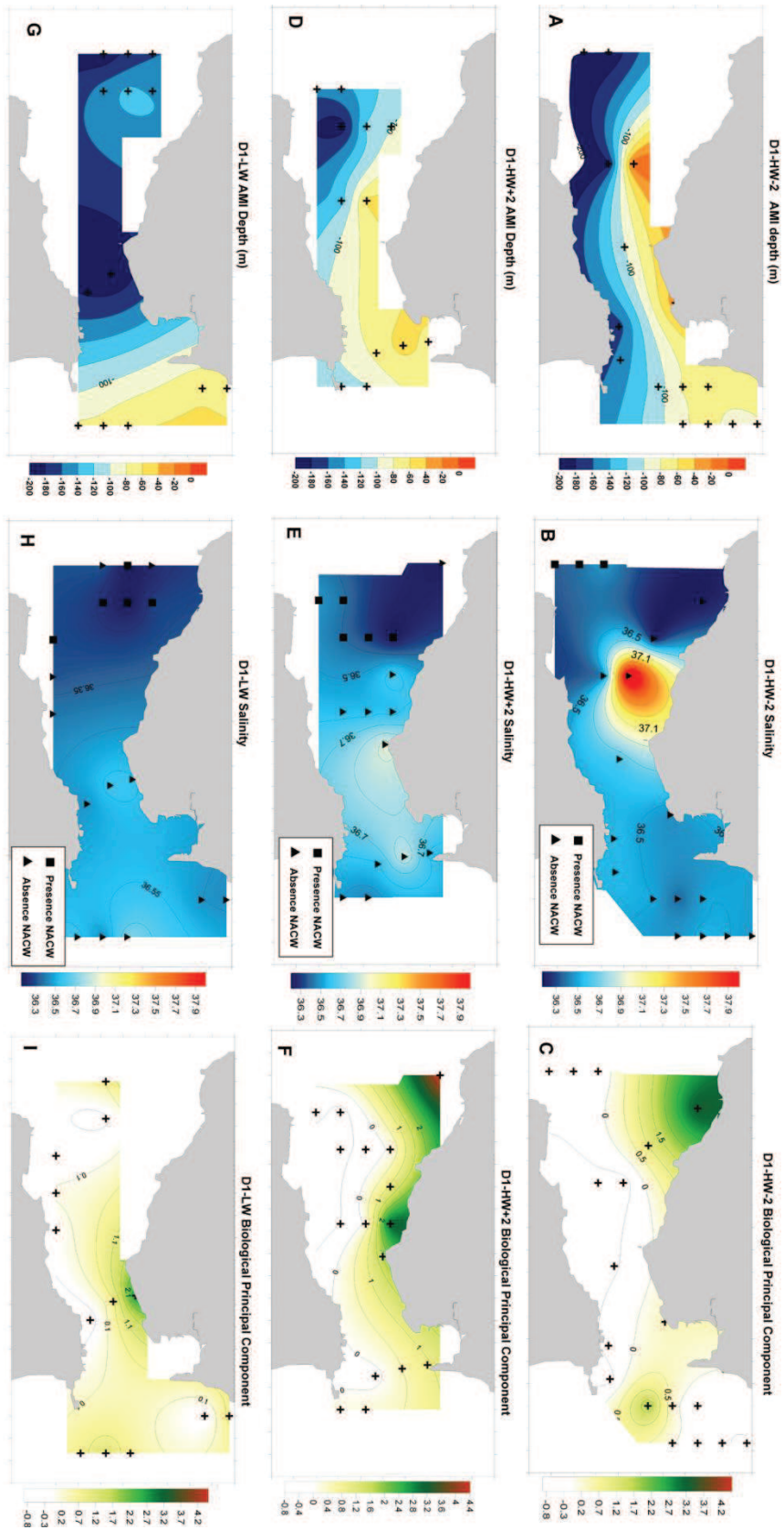


Figure A.4. Distribution of the AMI (Atlantic Mediterranean Interface) depth of the different tidal stages for sampling during spring tides (A,D,G). Median of the surface salinity over the top 75 m (B,E,H). The presence/absence of NACW is marked by a square/triangle (B,E,H). Factor scores of

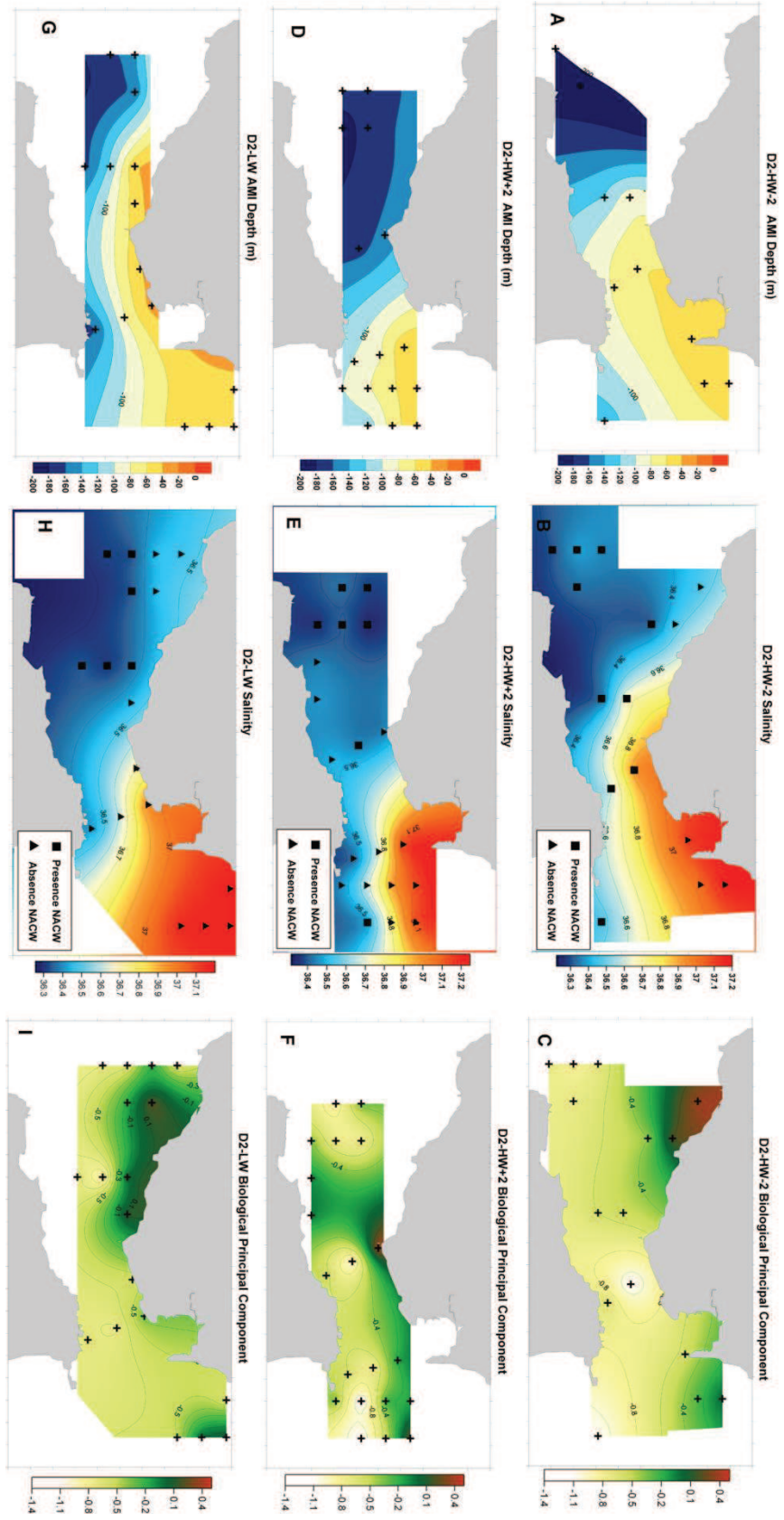


Figure A.5. Distribution of the AMI (Atlantic Mediterranean Interface) depth of the different tidal stages for sampling during neap tides (A, D, G). Median of the surface salinity over the top 75 m (B, E, H). The presence/absence of NACW is marked by a square/triangle (B, E, H). Factor scores of the principal component for each station (C, F, I).

A.4. Discussion

A.4.1. Physical variables

A simple two-layer approximation could not be enough accurate for the description of the Strait dynamics as it is usually assumed that the interfacial layer plays a crucial role in the water interchange (e.g., Bray et al., 1995; Macías et al., 2007a; Sannino et al., 2007). Sannino et al. (2007) showed the midpoint of the interfacial layer placed at 80-100 meters eastward Camarinal Sill with a thickness larger than 120 meters. Therefore, our integration of the upper 75 meters should be considered as representative of both the Atlantic and intermediate layers. As commented on above, this section of the water column is the one finally entering in the surface layer of the Alboran Sea and, hence, is the most crucial for the biogeochemical budgets of this basin. So, for the specific purposes of the present study, the two layer approximation adopted could be considered adequate.

The analyzed data set reinforces the large discontinuity in the physical processes of the Strait, highlighting the pulsating nature of this particular environment (Macías et al., 2006). In our results, interfacial mixing associated with internal waves (Wesson and Gregg, 1994; Macías et al., 2007a; Sannino et al., 2007) was clearly visible in the high surface salinity values over the Camarinal Sill detected only at HW-2 and during spring tides (Figure A.4 B). During spring tides (D1), outflowing currents higher than 1 m s^{-1} were predicted over the Camarinal Sill (Figure A.2 C). Consequently, approximately 2-3 hours before high water (HW-2), internal waves should be generated and remain arrested on the Camarinal Sill for approximately 4 hours (Vázquez et al., 2008). These mixed waters were advected westward during the HW+2 period (salty patch along the main channel in Figure A.4 E) when the inflow was reestablished, reaching the eastern side of the Strait six hours after HW (Sánchez-Garrido et al., 2008; Vázquez et al., 2008). During this phase, westward subinertial currents were intensified (Figure A.6 B) and favored the generation of large-amplitude internal wave events (Vázquez et al., 2008).

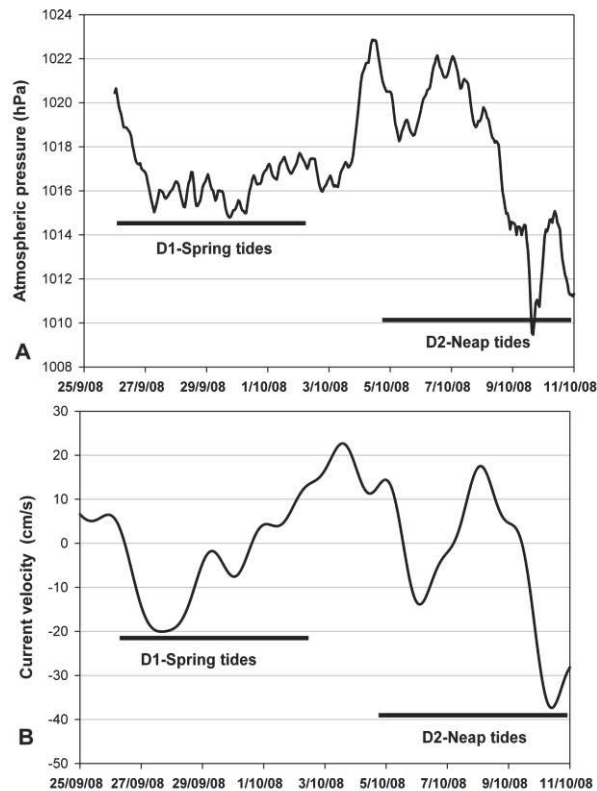


Figure A.6. Time series of simulated mean atmospheric pressure in the Alboran Sea during the cruise (A). Time series of subinertial currents over the Camarinal Sill during the cruise (B). Positive and negative values indicate currents toward the Mediterranean and Atlantic, respectively. The lengths of the spring/neap tidal phases are indicated.

It is worth noting that these mixing phenomena may provide a mechanism for nutrient supply to the surface layer of the Alboran Sea. Furthermore, this may provide a way to modify the biogeochemical budget of the Mediterranean Sea through the recirculation of nutrients from deep waters, which would otherwise be lost to the deep Atlantic Ocean (Macías et al., 2007a). However, no mixed waters were observed throughout the entire Strait during neap tides (see salinity distributions in Figures A.5 B,E,H) so this recirculation process is less likely to happen during this tidal conditions.

The inflow of NACW into the Alboran Sea has been described as an additional mechanism for nutrient input to the surface waters of the basin (Gómez et al., 2001). However, the input has typically been described as an intermittent process directly related to the tidal amplitude (Gascard and Richez, 1985; Gómez et al., 2001; Macías et al., 2006); because of the intense tidal flows and strong vertical mixing above the Camarinal Sill (Wesson and Gregg, 1994; Sannino et al., 2007) that makes NACW less identifiable (Macías et al., 2008b). This was observed in the present study, as no

NACW signal was detected eastward of the Camarinal Sill during spring tides (Figure A.4 B,E,H). On the other hand, during neap tides, NACW is able to overcome the sill more easily (Figure A.5 B,E,H), especially on the southern side of the main channel concomitant with the deeper AMI (see below). However, enhanced westward subinertial currents (Figure A.6 B) could reduce the AI, and this condition could impede a larger input of NACW (Macías et al., 2008a).

On the tidal scale, the AMI depth was controlled by two main phenomena: (i) large amplitude internal waves raising the interface to ~10 m, close to the Camarinal Sill (during HW-2 in spring tides, Figure A.4 A) and (ii) the Coriolis force proportional to the AJ velocity. When the inflow was reinforced (at HW+2), the water within the AJ was forced towards the south side of the Strait, and the AMI was located deeper in the southern part of the channel, creating a steep latitudinal gradient (Figures A.4 E and A.5 F). This Coriolis forcing, therefore, brings deep waters that are rich in nutrients close to the surface of the northern section of the Strait. This shallower AMI could be broken more easily by additional mixing mechanisms, such as those induced by the eastward-propagating internal waves reaching the proximity of the Algeciras Bay (Sannino et al., 2007). This process could help to explain the quasi-permanent chlorophyll enrichment of the northeastern side of the channel of the Strait (Gómez et al., 2000b; Macías et al., 2006).

In our results, clear and different patterns in the AMI depth were observed for neap and spring tidal cycles (Figures A.4 A,D,G and A.5 A,D,G). By grouping the stations independent of the spring/neap cycles, Bray et al. (1990) described an average AMI geography and proposed a semi-diurnal cycle for the AMI depth. However, while their mean interface geography is quite similar to the neap tide's distribution presented here (Figure A.5 A,D,G), the spring tide distribution (Figure A.4 A,D,G) differs considerably. Furthermore, these authors proposed a general semi-diurnal cycle showing high oscillations of the AMI depth over the Camarinal Sill, as in the spring tidal cycle shown here (Figure A.5 A,D,G). However, this differs from the neap tide distribution of the AMI presented here (Figure A.5 A,D,G). Thus, the different response to tidal forcing should be taken into account to describe the different behavior of the AMI depth separately during neap and spring tides.

A.4.2. Biological variables

Atlantic waters were clearly present in the western region of the Strait of Gibraltar, especially near Cape Espartel. These water masses originate from the anticyclonic, quasi-permanent gyre in the Gulf of Cadiz (Criado-Aldenueva et al., 2006; García-Lafuente and Ruiz, 2007), contained a biological signature typical of surface open-sea waters (Navarro et al., 2006; Macías et al., 2008b), that was characterized by a low chlorophyll concentration and low percentages of active and large-cell chlorophyll (see Results 3.2, Figures A.4 C,F,I and A.5 C,F,I).

Coastal areas, especially in the northern shelf platform in the neighborhood of Cape Trafalgar, had high levels of chlorophyll and high percentages of active and large-cell chlorophyll (Figure A.4 C,F,I). This zone has specific dynamics within the Gulf of Cadiz with an intense bloom in September (Navarro and Ruiz, 2006) due to a highly localized input of nutrients in the surface layer from mixing and tide–topography interactions (Vargas-Yáñez et al., 2002). At the same time, the dominant mesoscale circulation seems to increase the water residence time in this region, protecting this area from the intense hydrodynamics of the main channel (Vázquez et al., 2009) and, hence, increasing biological productivity.

Our sampling grid did not cover the submarine ridge extending offshore from Trafalgar Cape because of problems with the draught of the oceanographic vessel. Satellite images show that, during spring tides, the area occupied by the bloom extended far (Figure A.7 A,B) and reached the adjacent sampled area (Figures A.4 C,F,I). However, the high chlorophyll zone near Cape Trafalgar had lower values and occupied a smaller area during neap tides (Figure A.7 C). Consequently, there was a considerable reduction in chlorophyll and other biological variables in the sampled region (Table A.II and Figure A.5 C,F,I). During neap tides, the low tidal currents would not create strong mixing in the region, and the input of nutrients to the surface layer should be lower. This reduction in local upwelling could apparently disagree with the occurrence of a bloom at this time of year, as was previously reported by Navarro and Ruiz (2006). However, in this previous work, weekly-integrated satellite images were used, so the effects of the change in the tidal amplitude could not be observed.

On the Atlantic side of the Strait, clear differences in biological signatures between both coastal zones were visible (see Results 3.2), with northern areas having higher biological activity than southern areas. However, during neap tide conditions

(Figure A.5, C,F,I), there was a “tongue” of relatively high chlorophyll values extending from the north coast to the center of the channel. During this neap tidal cycle, the predicted tidal outflow velocity was very weak (almost non-existent) (Figure A.2 C); thus, no Type I internal waves were expected (Vázquez et al., 2008). However, outflowing subinertial currents were reinforced during certain stages (Figure A.6 B), and this could enhance the generation of Type II internal waves. This suggests that surface divergences and coastal suction are associated with these smaller topographic internal arrested waves typical of neap tides (Bruno et al., 2002). These tongue-shaped structures were also found in satellite data by Vázquez et al. (2009) during spring tides, but we present here the first evidence of this process during neap tides (Figures A.5 C,F,I and A.7 C).

The generation of internal waves over the Camarinal Sill during spring tides (Bruno et al., 2002; Vázquez et al., 2008) has been observed to coincide with the suction of coastal waters (e.g., Vázquez et al., 2009), which introduce high-chlorophyll patches within the main along-Strait circulation (Macías et al., 2006; 2008b; Bartual et al., 2011). In our data, a high chlorophyll patch was observed at the eastern entrance of the Strait during HW-2 at spring tides (Figure A.4 C), which could originate from the suction of coastal waters in the previous outflowing event (see details of the mechanics and timing in Macías et al., 2006). The trace of the coastal suction as a “tongue” of high chlorophyll extending from the north coast to the channel could not be detected clearly in our sampled stations, likely due to the spatial resolution of the grid (Figure A.4 C). However, in Figure A.7 B, this structure could be found extending from both coastal areas to the main channel around the Camarinal Sill.

High-level pressures were simulated in the Alboran Sea throughout the survey (Figure A.6 A), and the derived subinertial currents did not favor the inflowing tidal currents (Figure A.6 B). These atmospheric conditions reduced the AI and displaced the AJ southward, flowing in a south-east direction (Macías et al., 2008a). Furthermore, coastal upwelling in the northwestern Alboran sea was not favored by these conditions (Macías et al., 2008a), and the absence of active upwelling can be noticed in Figure A.7 (A,B,C). Thus, on the Mediterranean side of the sampled grid, the origin of the measured chlorophyll should only be associated with the AI. In addition, on the Mediterranean side of the Strait, mean chlorophyll concentration (and % active chlorophyll) was significantly higher during spring tides (Table A.II B), indicating a stronger coastal suction under these tidal conditions. Moreover, the environmental conditions of the chlorophyll patches moving towards the Alboran Sea should be

different during spring and neap tides. Phytoplankton growth should be intensified during spring tides because of the mixing processes over the Sill, which is concomitant with coastal suction (Macías et al., 2007a). This should bring phytoplankton and relatively high nutrient concentrations together at the surface during spring tides, as confirmed by the higher % of active chlorophyll during D1 (Table A.II B).

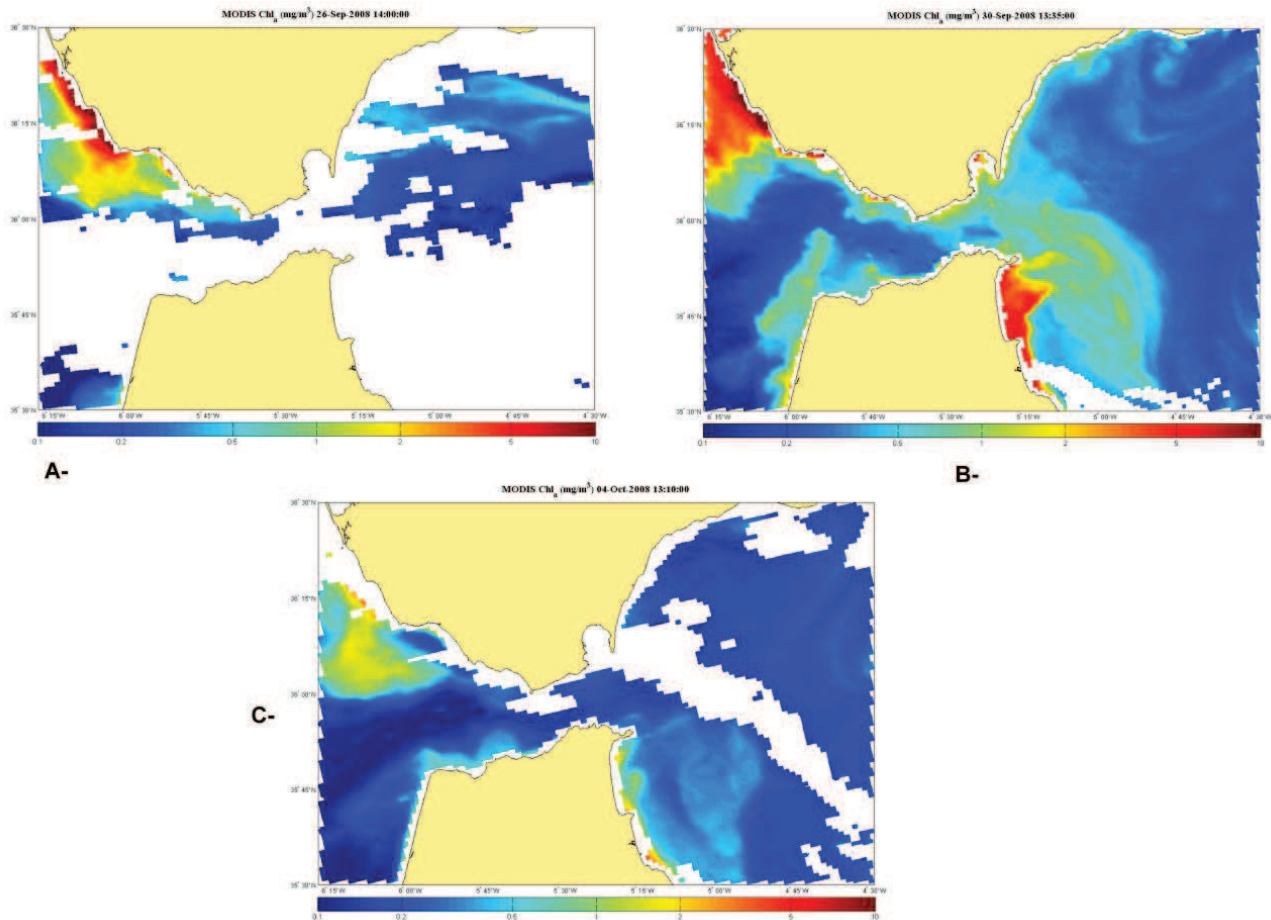


Figure A.7. Representative MODIS chlorophyll images for spring tides (A) (26/09/2008) and (B) (30/09/2008) and neap tides (C) (04/10/2010).

A.5. Conclusions

This chapter represents the first comprehensive description of the submesoscale biogeochemical features in this area, including the effects of arrested internal waves and their release in the Strait of Gibraltar and adjacent Alboran Sea. On the western side of the Strait, the main oceanographic phenomena were the mixing processes over the sill (only during spring tides). Another important process was the suction of high chlorophyll coastal waters from the northern platform, with high biological activity. This advection of coastal waters occurred during both spring and neap tides, but the arrival of chlorophyll at the Alboran Sea was more evident during

spring tides. In the Alboran Sea, these processes caused the pulsating arrival of advected waters rich in large cells and active chlorophyll. Two mechanisms of nutrient inputs to the surface layer are proposed for this area: mixed Atlantic-Mediterranean waters (during spring tides) and the inflow of NACW to the AJ (during neap tides).

*“Dean se lanzó decididamente hacia la imponente pared del paso de Berthoud que se alzaba unos cien kilómetros delante de nosotros en el techo del mundo, un tremendo estrecho de Gibraltar envuelto en nubes”
(On the road, Jack Keruac).*

Section 3.

Chapter B

Biogeochemical patterns in the
Atlantic Inflow through the Strait of Gibraltar

B.1. Introduction.

The Strait of Gibraltar is the only connection between two large marine basins, the Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea, the largest semienclosed water body on Earth. The Strait represents an example of a relatively small marine area where the analysis of local phenomena is relevant in the context of global cycles. Thus, this is a key place to evaluate processes that affect the biogeochemical budget of the entire Mediterranean basins (*e.g.*, Huertas et al., 2012). At the same time, the Mediterranean outflow is a crucial player in the North Atlantic thermohaline circulation (Ambar and Howe, 1979; Baringer and Price, 1997).

The average circulation through the Strait can be described as a two-layer inverse-estuarine exchange, with a superficial inflow of Atlantic waters and a deep outflow of Mediterranean waters (Armi and Farmer, 1985). However, this averaged scheme is strongly modified at tidal scales, where the most energetic processes dominate (García-Lafuente and Vargas, 2003). Differences in tidal amplitude between the western and eastern parts of the Strait induce barotropic and baroclinic tidal currents along its main channel (Lacombe and Richez; 1982). These currents are 4 times greater in magnitude than the time-averaged flow (García-Lafuente and Vargas, 2003). The bottom topography of the Strait presents a main sill on the western side (Camarinal Sill), which lifts the seabed from a depth of nearly 900 m to a depth of only ~300 m. The interaction between tidally forced flows and the sharp topography of the channel of the Strait generates a very complicated hydrodynamic pattern. This interaction cause undulatory features at the Atlantic–Mediterranean Interface (AMI), such as internal bores (Boyce, 1975; Armi and Farmer, 1985), internal waves (Bruno et al., 2002) and horizontal surface divergences (Izquierdo et al. 2001, Macías et al. 2007a).

In addition, at larger scales as subinertial there is a modification of the flows forced by the atmospheric pressure fluctuations over the western Mediterranean Sea (Crepon, 1965; Candela et al., 1989; García Lafuente et al., 2002; Vázquez et al., 2008). An increase (or decrease) in the atmospheric pressure over the Mediterranean is followed by a subsequent decrease (or increase) in the intensity of the AI. The opposite effect can be observed in the velocity of the Mediterranean outflow. Therefore, these atmospheric pressure oscillations can either reinforce or inhibit the generation of internal waves (Vázquez et al., 2008). Finally, Atlantic inflowing waters constitute the AJ, a relevant physical feature characterized by a typical flowing speed

of ca. 1 m s^{-1} and $\sim 30 \text{ km}$ wide that feeds the Western Alboran Gyre and controls Alboran Sea dynamics (Renault et al., 2012).

The intense hydrodynamics of the Strait have been described as the main forcing agent for the distribution and dynamics of biogeochemical variables in this area. Without taking into account the physical oceanography, *in situ* biological processes alone cannot explain the resulting biogeochemical patterns (e.g., Echevarría et al., 2001; Macías et al., 2008b). There are at least three main water masses involved in the circulation through the Strait (Gascard and Richez, 1985): Surface Atlantic Water (SAW) (salinity ~ 36.4), North Atlantic Central Water (NACW) (salinity $\sim 36-26.25$) and Mediterranean Outflowing Water (MOW) (salinity ~ 38.5). The position of the Atlantic-Mediterranean Interface (AMI) and the distribution of the NACW are dependent on the fortnightly tidal amplitude variation (Gascard and Richez, 1985; Gómez et al., 2001; Macías et al., 2006).

According to previous work (Macías et al., 2008b); three biologically important contact zones have been defined: SAW–NACW, SAW–MOW and NACW–MOW. In these water interfaces different chlorophyll maxima have been described, with different biogeochemical characteristics and hypothetically different origin (Macías et al., 2008b; Bartual et al., 2011). Especially relevant in the area is the observation of patches with higher chlorophyll concentrations within the AJ (Vázquez et al., 2009). The potential intrusions of chlorophyll-rich patches coming from coastal water were denominated as coastal advection to the central channel, “injection” or “suction” (Macías et al., 2008b). This phenomenon was proposed to be associated with the tidally induced periodical creation of velocity divergences in the surface layer and with the presence of arrested internal waves over Camarinal Sill, especially during spring tides (Vázquez et al., 2009). Furthermore, these processes could constitute a regular supply of planktonic material to the surface of the NW Alboran Sea and could have a considerable influence on the biogeochemical patterns in this basin, particularly when the coastal upwelling in the Estepona region (east of the Strait) is relaxed. Nevertheless, these supplies have never been fully assessed at tidal scale, neither the relative relevance of each kind of internal waves.

Two main mechanisms have been described as relevant for the nutrient supply to the surface layer of the Alboran Sea. (1) During neap tides, the dominant input is the inflow of nutrient-enriched NACW toward the Mediterranean (Gómez et al. 2001). (2) During spring tides and provoked by the internal waves, interfacial mixing processes

occur at the Camarinal Sill (Wesson and Gregg, 1994). This phenomenon could change the properties of the AJ while it flows toward the Mediterranean, thus modifying the biogeochemical budget of the Mediterranean Sea through the recirculation of nutrients from deep waters (Macías et al., 2007a). Nevertheless, the relative relevance of each nutrient input has been not estimated yet as most of the previous works that assess nutrient fluxes did not resolve the tidal scale (e.g., Gomez et al., 2000a; Huertas et al., 2012).

The present study is a comprehensive high-resolution description of the water-mass distributions and biogeochemical signatures of the AI within the Strait of Gibraltar. We will focus on the tidal scale, highlighting the differences between the spring- and neap-tide periods. In particular, in this work, we aim to study the effects of different internal-wave events on the biogeochemical patterns of the AI. In addition, the relationship between tidal conditions and the structure and characteristics of chlorophyll patches is analyzed. Finally, the relative importance of the main inputs of nutrients to the Alboran Sea is discussed, pondering the relative importance of interfacial mixing, coastal injection and NACW inflow to the biogeochemical budget of the Alboran basin.

B.2. Materials and Methods.

B.2.1. Data analysis.

Data were collected during two different cruises carried out in September 2008 in the Strait of Gibraltar on board the research vessel B/O “Sarmiento de Gamboa”. During each cruise, one fixed station (“A” in the Tarifa Narrows, Fig. B.1) was sampled during a period of approximately 24 hours. The data were acquired under different tidal conditions, during spring tides (Fig. B.2 a, b) and neap tides (Fig. B.2 b, c).

At this fixed station “A” (Fig. B.1), several hourly CTD profiles were made using a combined CTD probe (Seabird SBE-911). Salinity and temperature distributions were sampled from the surface to a depth of 200 m to register the physical structure of the water column and the distribution of the water masses. To describe the AI, the AMI was associated with the 37.8 isohaline (Huertas et al., 2012). The presence of the less-abundant NACW was identified by examining each CTD profile and was denoted by the presence of salinity < 36.25 (Gascard and Richez, 1985). The presence of this water mass is marked with a square on the figures, and triangles indicate its absence (see 3.2.1). Complementarily, in order to describe the characteristics of coastal waters

in the northern platform of the Strait (Fig. B.1), 9 stations were sampled (on the 20th September 2008).

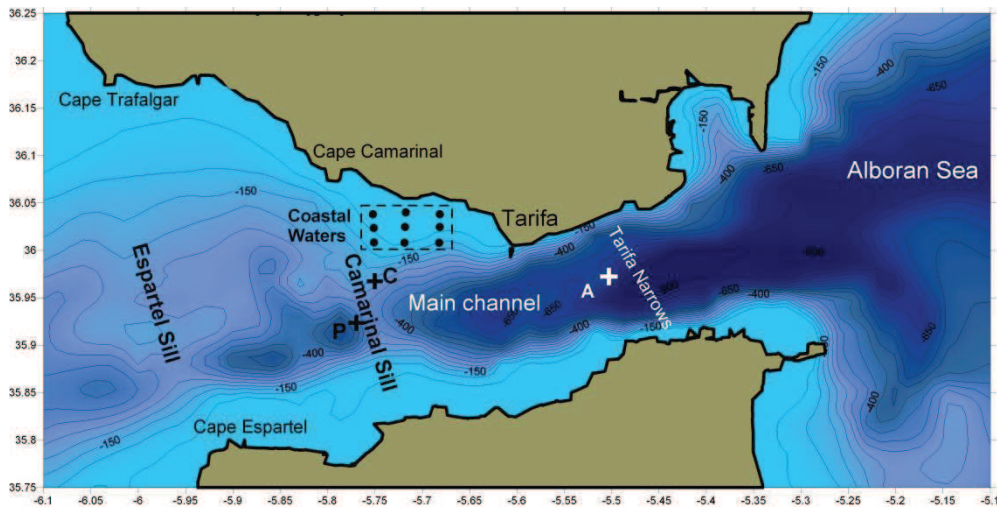


Figure B.1. Map showing the location and main geographic points of the study area. “C” marks the location of the current meter over the Camarinal Sill at a depth of 100 m. “P” marks the location of the currents predicted. “Coastal waters” marks the reference area used in Table B.1.

Predictions of the tidal currents shown in Fig. B.2 (a, c) were based on the tidal constants extracted from a least-squares harmonic analysis (Foreman and Henri, 1989) of a two-year-long time series recorded using an ADCP moored at the Camarinal Sill (“P” in Fig. B.1). Full details of this series were reported by Alonso del Rosario et al. (2003). Additionally, the current velocity (zonal component) was recorded using a one-point current meter (Anderaa RCM7) located on the Camarinal Sill at a depth of 100 m (“C” in Fig. B.1). The currents measured during these samplings are plotted together with the predictions (red and black lines, respectively, Fig. B.2 a, c). The tidal height prediction was based on the tidal constants for Tarifa Harbor, published in the Admiralty tables of the Spanish Hydrographic Service. The tidal cycle was referenced to the tidal level in Tarifa, a town near the middle section of the strait (Fig. B.1). The original current-velocity series recorded (“C” in Figure B.1) was filtered to isolate the sub-inertial signal (Fig. B.3) (periods longer than 33 h) by applying an FFT filter.

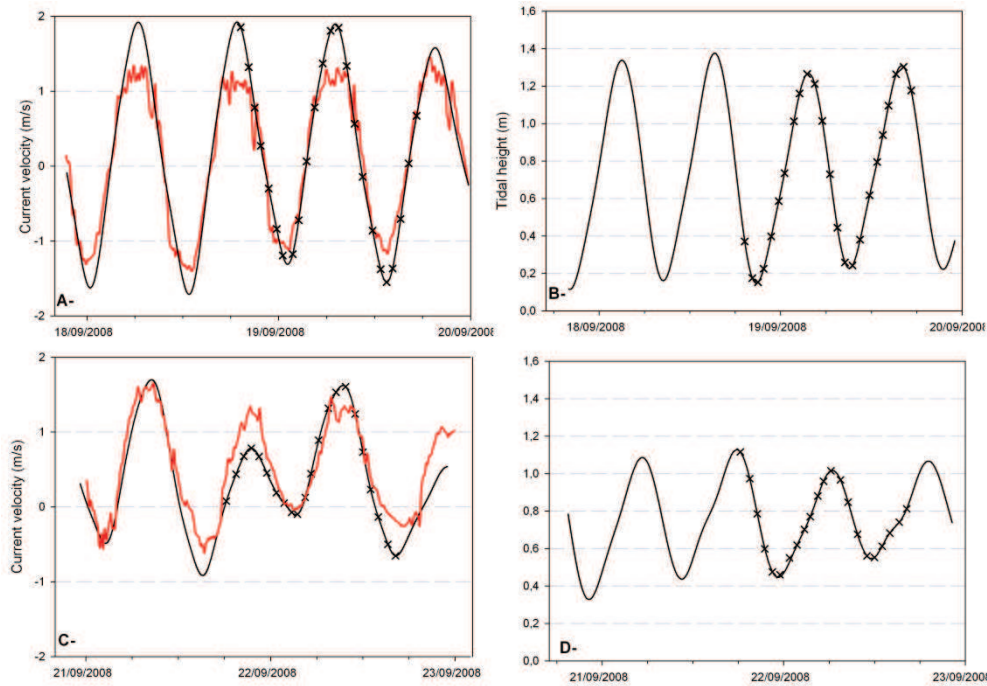


Figure B.2. Current velocity prediction over the Camarinal Sill at 45 m depth during each cruises (spring tides-A and neap tides-C). Measured currents in Camarinal Sill (A, C-red line) in “C” (Figure B.1). Tidal height predicted at Tarifa for the different cruises (spring tides-B and neap tides-D). Positive and negative values indicate currents toward the Mediterranean and Atlantic, respectively.

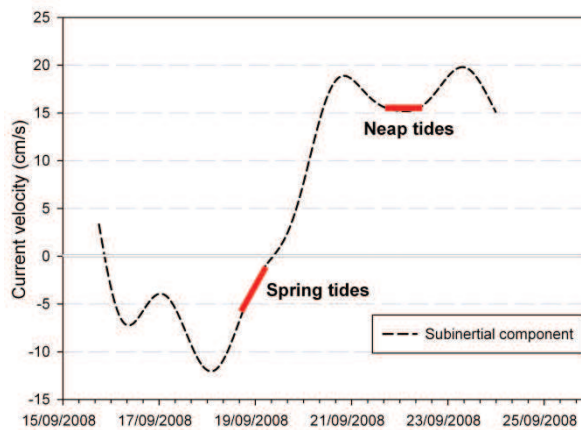


Figure B.3. Time series of subinertial currents over the Camarinal Sill during the cruise. Positive and negative values indicate currents toward the Mediterranean and Atlantic, respectively. The lengths of the spring/neap tidal phases are indicated.

Current-velocity profiles were acquired using a vessel-mounted ADCP (75 KHz). The temporal resolution of these measurements was 60 s, and the bin size was 8 m. To obtain a clear record of the internal wave’s arrival at the fixed station, we had to isolate the internal-wave signal at the different bin depths of the ADCP, from 16 to 200 m. For this aim, in the first step, a high-pass filter was applied to the current time series to remove signals with periods longer than 3 h. In the second step, to isolate the

baroclinic signal in the current velocity associated with the internal waves, an empirical orthogonal function (EOF) analysis was applied to the previously filtered signal. The EOF has been described as a useful technique for separating the barotropic and baroclinic variability of currents in several studies (Candela et al., 1990; Bruno et al., 2000; Bruno et al., 2006). As expected, the application of the EOF for both neap and spring tides yielded a first mode that exhibited a barotropic character (positive spatial weights at all depths) (Fig. B.4 a, c, e, g). The second mode showed a clear baroclinic character in both of the tidal phases (the spatial weights changed their sign at a given depth) (Fig. B.4 b, d, f, h). Finally, using the spatial and temporal weight of the second empirical mode (the baroclinic mode), the current-velocity signal corresponding to the internal wave was synthesized (see 3.1.1 and 3.2.1).

The water sample data obtained at depths of 5, 25, 50, 75, 150 and 200 m were compared to the CTD records. The water samples were averaged over the surface layer until the 37.8 isohaline, as described above. The total chlorophyll concentration was estimated from 0.5 L seawater samples filtered through Whatman GF/F filters using the fluorometric method described by Yentsch and Menzel (1963) and modified by Holm-Hansen et al. (1965). The fluorescence data from the vertical CTD profiles were converted to units of chlorophyll using a linear equation with the least-square fitting method ($r^2=0.68$, $p\text{-value}<0.01$) based on the chlorophyll concentrations measured from 256 bottle samples.

The percentage of larger autotrophic cells (i.e., microphytoplankton) was estimated by comparing the amount of chlorophyll extracted from the fraction of particles retained on a 20- μm mesh to the total chlorophyll concentration. This value is referred to as the percentage of chlorophyll contained in cells larger than 20 μm . Five liters of seawater were filtered through a nylon mesh with a 20- μm nominal pore size. The fraction retained on the mesh was then collected by washing the mesh with clean, filtered (Whatman GF/F, $\approx 0.7 \mu\text{m}$) seawater. This fraction was filtered again through a Whatman GF/F filter, and its chlorophyll content was determined following the same fluorometric protocol described above for the total chlorophyll.

The percentage of active chlorophyll was estimated using a pulse amplitude modulated (PAM) fluorometer specifically designed to study phytoplankton cells (PhytoPAM[®], see Kolbowski and Schreiber; 1995, for a detailed description). The PhytoPAM provides an estimate of the proportion of total chlorophyll within active PS II (i.e., the chlorophyll available for photosynthesis) (Kolberg and Falkowski, 1993) or

“active chlorophyll.” The measurements were conducted on board with dark-adapted seawater samples from each station and depth as described by Macías et al. (2008) and Ramírez-Romero et al. (2012).

Three replicates of filtered seawater (12 mL, passed through Whatman GF/F filters) were taken at each station and stored at -20°C for inorganic nutrient analysis. The concentrations of nitrate, silicate and phosphate were measured in the laboratory using a Skalar San++ System autoanalyzer and the techniques of Grasshoff et al. (1983).

Finally, the fluxes of biogeochemical constituents toward the Alboran Sea were calculated by multiplying the averaged velocities and thickness (m) of the AI (water column with salinity < 37.8) (Huertas et al., 2012) by the averaged concentrations in this layer. A low-pass filter was applied to the current time series to remove signals with periods shorter than 60 minutes as internal waves. Macronutrient concentrations (nitrate, silicate and phosphate) and chlorophyll *a* concentrations were used for these estimations. At last, averaged velocities, thickness of the AI, width of the channel (10 km) and biogeochemical constituent's concentration were multiplied in order to obtain the transport. In the station A (Fig. B.1) placed in Tarifa Narrows, averaged velocity could be considered representative of almost the whole section of the Strait. This is due to the rectangular shape of this section (Fig. B.1). The width of the channel (10 km) was chosen as the distance between the northern and southern 200m isobaths, without taking into account the narrow coastal platforms (Fig. B.1).

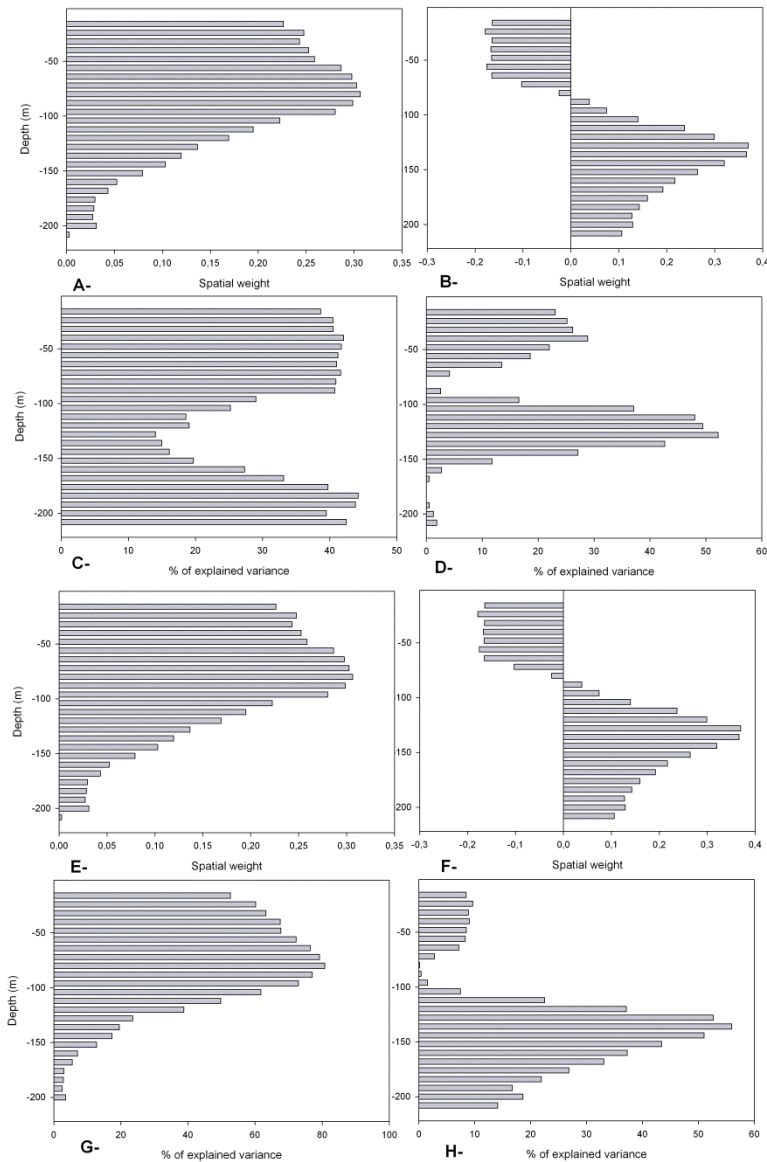


Figure B.3. Time series of subinertial currents over the Camarinal Sill during the cruise. Positive and negative values indicate currents toward the Mediterranean and Atlantic, respectively. The lengths of the spring/neap tidal phases are indicated.

B.3. Results.

B.3.1. Neap tides.

B.3.1.1. Water masses and the physical structure of the water column.

The three water masses usually found and cited in the introduction (SAW, NACW and MOW) were present during this tidal phase (Fig. B.5 a). The presence of NACW (marked with dark blue color in the salinity scale) was continuous throughout the sampling. The AMI oscillated from 60 to 160 m, deepening from low water (LW) to

two hours previous than high water (HW-2), i.e., when the tide was rising (broken dark line in Fig. B.5 a).

Westward currents dominated in the deep Mediterranean layer, where maximum peaks reached values of -1 m s^{-1} (around HW-2) (Fig. B.5 c). However, the Atlantic layer is controlled by eastward currents and never reverted to the west at this site, contrary to previous observations in the western sector of the Strait. The maximum values were found during the second LW and reached 2.5 m s^{-1} .

The baroclinic component (of zonal velocity, u) presented two types of oscillations associated with the arrival of successive internal waves (Fig. B.6 a). The first one was found between LW and HW-2, and the velocity oscillated from -0.2 to 0.2 m s^{-1} (total range of 0.4 m s^{-1}) with a period of approximately tens of minutes. The second event was registered during the second large period of eastward currents (from HW-2 to LW) (Fig. B.5 c). The range of the oscillation reached 0.6 m s^{-1} with a period of approximately 1 h (Fig. B.6).

B.3.1.2. Biogeochemical variables

A persistent DCM (0.7 mg m^{-3}) was observed, mainly related to the interface between SAW-NACW (the red broken line in Fig. B.5 b). When the AMI deepened (from LW to HW-2), two DCM were found, one between SAW-NACW and the other between NACW-MOW (Fig. B.5 b). Nevertheless, around the first LW and over a period of three hours, a water mass with a surface chlorophyll maximum (with a thickness of approximately 40 m) arrived at the fixed station (Fig. B.5 b).

Chlorophyll a fluxes toward the Alboran Sea showed two peaks (45 and $70 \text{ mg chl a m}^{-1} \text{ s}^{-1}$) concurrent with maximal eastward currents and the deepest AMI (Fig. B.5 a and 6 a). The percentage of chlorophyll in large cells ($\text{Ø} > 20 \text{ }\mu\text{m}$) presented an irregular pattern with values oscillating from 2% to 14%; the maximum value was observed during the first LW (Fig. B.6 a). The percentage of active chlorophyll presented low values (0-10%), and these values were generally below the analytical limit of detection.

The nitrate fluxes presented maximum values (500 and $750 \text{ mmol m}^{-1} \text{ s}^{-1}$) (Fig. B.6 b) coinciding with the maximum current inflow and the deepest AMI (Fig. B.5 a, c). The minimum values (approximately $200 \text{ mmol m}^{-1} \text{ s}^{-1}$) were found during minimum eastward current flows and shallow AMI (Fig. B.5 a and c). The silicate-flux pattern was

related with that of the nitrate fluxes; the peaks reached 1000 and 1750 $\text{mmol m}^{-1} \text{s}^{-1}$, and the minimum reached 150 $\text{mmol m}^{-1} \text{s}^{-1}$. The phosphate fluxes showed a large peak from the first LW to HW-2 (45 $\text{mmol m}^{-1} \text{s}^{-1}$) (Fig. B.6 b), coinciding with the presence of medium oscillations (the black line in Fig. B.6 a). Generally, the phosphate concentration was below the analytical limit of detection.

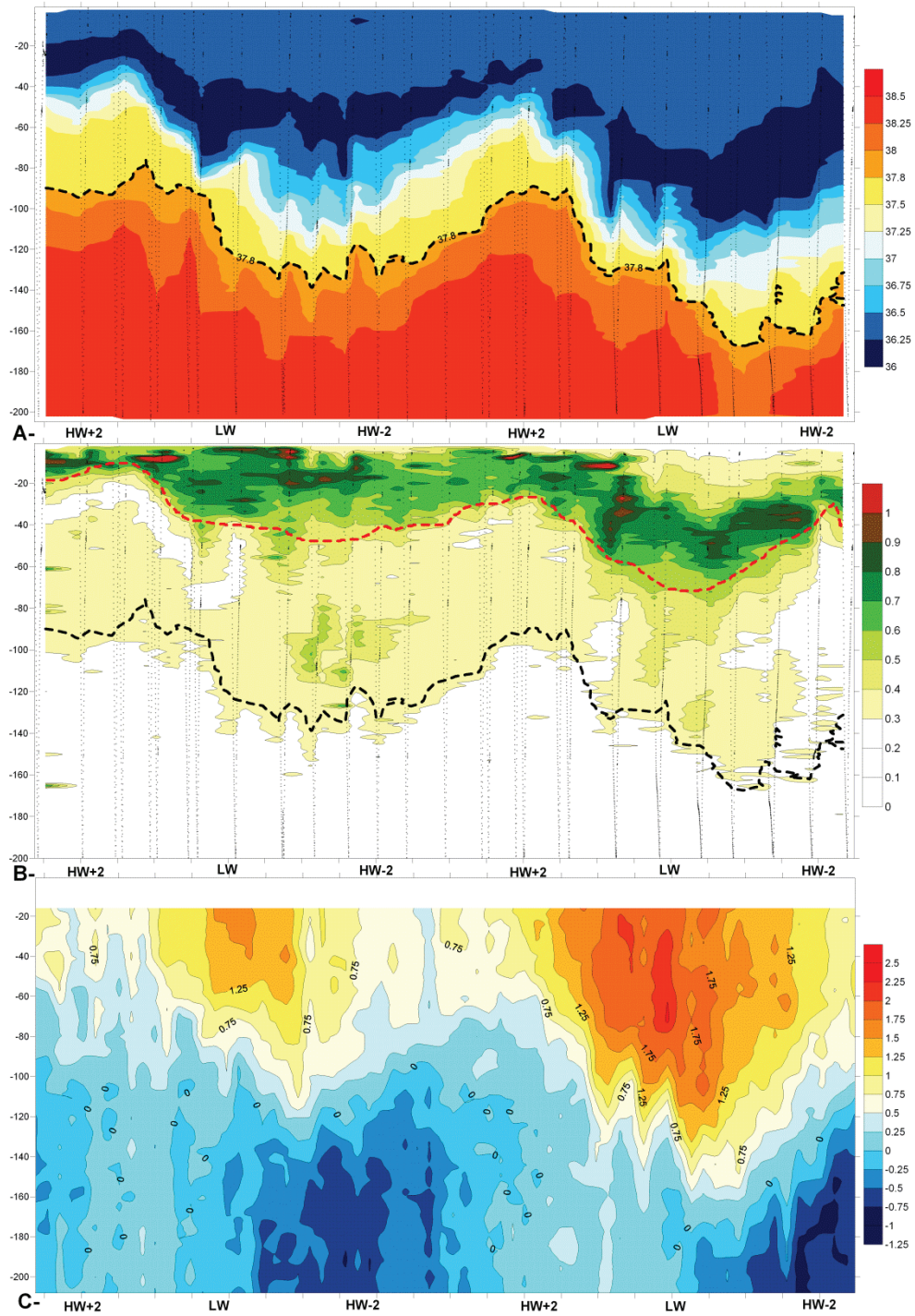


Figure B.5. Temporal evolution of salinity (A), chlorophyll (mg m^{-3})(B) and current velocity (m s^{-1}) during neap tides. Note that the presence of NACW was continuous during this sampling.

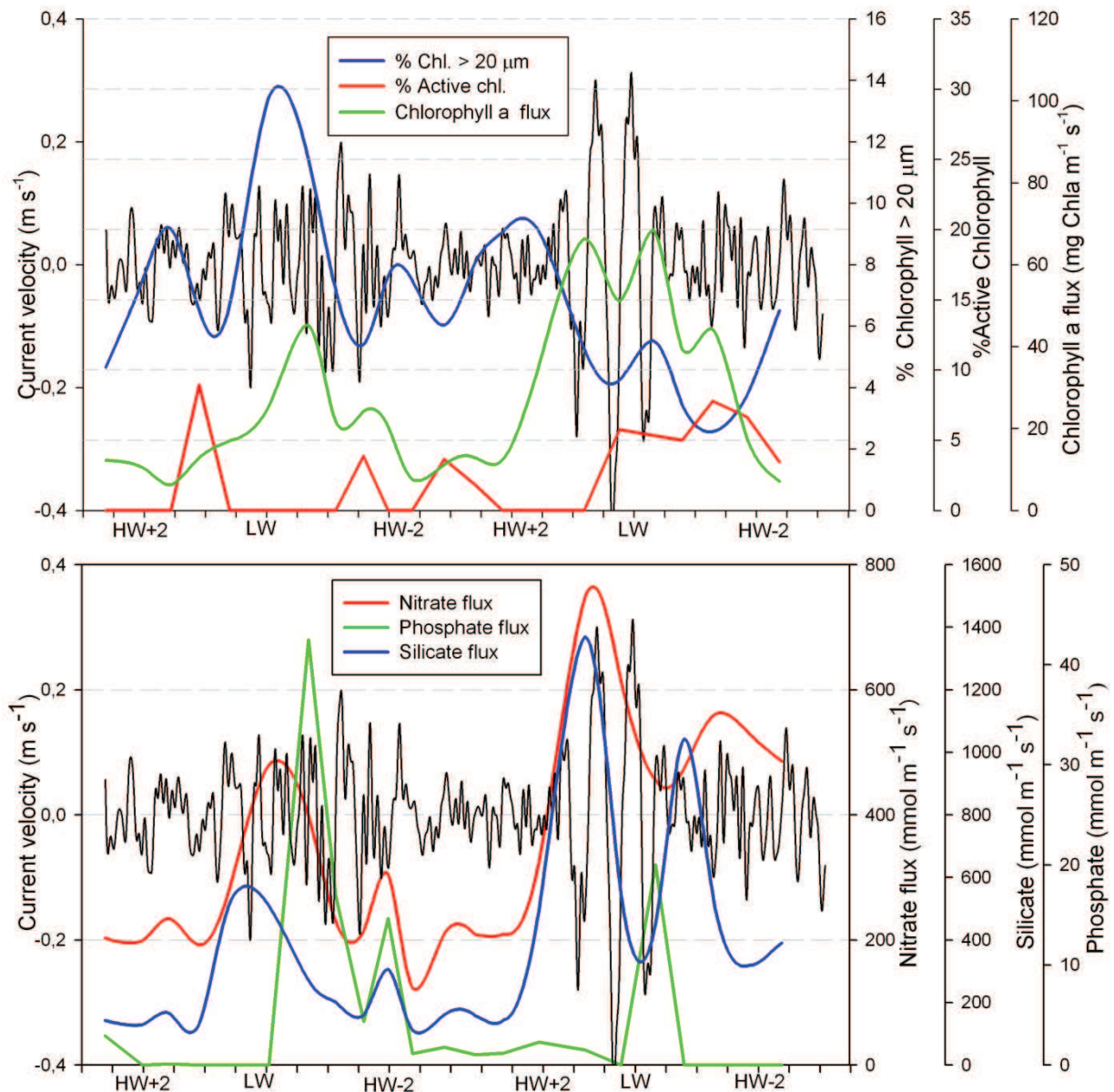


Figure B.6. A- Time series of baroclinic component of the current (u) ($m s^{-1}$) during neap tides. Chlorophyll a fluxes ($mg m^{-1} s^{-1}$), % of chlorophyll in large cells ($\emptyset > 20 \mu m$) and % of active chlorophyll. B- Time series of baroclinic component of the current (u) ($m s^{-1}$). Nutrient fluxes ($mmol m^{-1} s^{-1}$): nitrate, phosphate and silicate.

B.3.2. Spring tides.

B.3.2.1 Water masses and the physical structure of the water column.

SAW, NACW and MOW were present during this sampling phase (Fig. B.7 a). In contrast with the sampling during neap tides (Fig. B.5 a), the presence of NACW was not continuous throughout the sampling (profiles marked with a triangle) (Fig. B.7 a). Just before LW and when the AMI was placed at -120 m, an NACW signal was not detectable, and the mean surface salinity presented values of approximately 37 during

the first LW and 36.5 during the second LW (Fig. B.7 a). NACW was not observed for 2-3 h after the first HW+2, and concurrent with a shallow AMI position (-60 m), mixed waters with higher salinity arrived at the fixed station.

The structure of the currents during the spring tides was similar to the structure found during the neap tides (Fig. B.7 c and B.5 c). An alternating pattern for the westward currents (deep layer) and eastward currents (surface layer) was registered (Fig. B.7 c). The maximum current speed reached values similar to those during the neap tides (HW-2: -1.25 m s^{-1} and LW: 2 m s^{-1}). Nevertheless, in this case and in the deep Mediterranean layer (Fig. B.7 c), the westward currents were more intense, reaching -1 m s^{-1} down to 120 m and persisting for a longer period (approximately 4 h).

Regarding the baroclinic component of the longitudinal current, two internal-wave groups arrived at the station (black line in Fig. B.8 a). These oscillations reached total values of 0.6 m s^{-1} (from -0.3 to 0.3 m s^{-1}) with a period of approximately ten to fifteen minutes. The first internal-wave event arrived one hour before LW (Fig. B.7 c); however, the second was initially detected at the station three hours before LW.

B.3.2.2. Biogeochemical variables.

The series of chlorophyll concentration showed an intermittent pattern (Fig. B.7 b). There were two periods (extending 3-4 h around LW) when a thick ($\sim 80 \text{ m}$) water column with higher chlorophyll concentrations was registered at the station. The first maximum reached values of approximately 1 mg m^{-3} , and the second one reached 0.7 mg m^{-3} . These maxima were associated with the presence of mixed waters (i.e., the absence of NACW) and with the arrival of the internal-wave packets (Fig. B.7 a and B.8 a).

Chlorophyll a fluxes and the percentage of active chlorophyll also presented two marked pulses (Fig. B.8 a) in the same periods noted above. The chlorophyll fluxes reached 110 and $120 \text{ mg chl a m}^{-1} \text{ s}^{-1}$, and the relative percentage of active chlorophyll was higher in this mixed and deep column in the two periods (20 and 35%, respectively), indicating the presence of healthy living cells. The percentage of chlorophyll attributable to cells larger than $20 \mu\text{m}$ also showed maximum values in the first peak of chlorophyll (14%), although this variable seemed to not be clearly related to the internal-wave events during the rest of the sampling (Fig. B.8 a). This first peak of chlorophyll did not co-occur with the maximum peak of the eastward currents (Fig. B.7 c) but occurred approximately one hour later.

The nitrate fluxes showed two maxima ($650 \text{ mmol m}^{-1} \text{ s}^{-1}$) concurrent with the arrival of the internal waves and pulses of chlorophyll (Fig. B.7 b and B.8 a, b). During HW+2 (Fig. B.8 b), a secondary maximum was found ($450 \text{ mmol m}^{-1} \text{ s}^{-1}$) that corresponded to the absence of NACW, a shallow AMI (placed at -60 m) and the lowest chlorophyll signature (Fig. B.8 b and B.7 a). In contrast, the minimum values were found during HW-2 and were concurrent with the presence of NACW ($50 \text{ mmol m}^{-1} \text{ s}^{-1}$, reaching $10 \text{ mmol m}^{-1} \text{ s}^{-1}$) and the lowest eastward current flows (Fig. B.7 a and B.8 b). The silicate fluxes followed the same pattern as nitrate (Fig. B.8 b); the values oscillated from 400 and $900 \text{ mmol m}^{-1} \text{ s}^{-1}$ at the maxima and $30 \text{ mmol m}^{-1} \text{ s}^{-1}$ at the minimum (reaching $10 \text{ mmol m}^{-1} \text{ s}^{-1}$). The phosphate fluxes also showed the same pattern as the other macronutrients (nitrate and silicate) (Fig. B.8 b). The maxima of 40 and $20 \text{ mmol m}^{-1} \text{ s}^{-1}$ were associated with the arrival of the internal waves and chlorophyll maxima. During the rest of the sampling time, the concentrations were below the limit of detection.

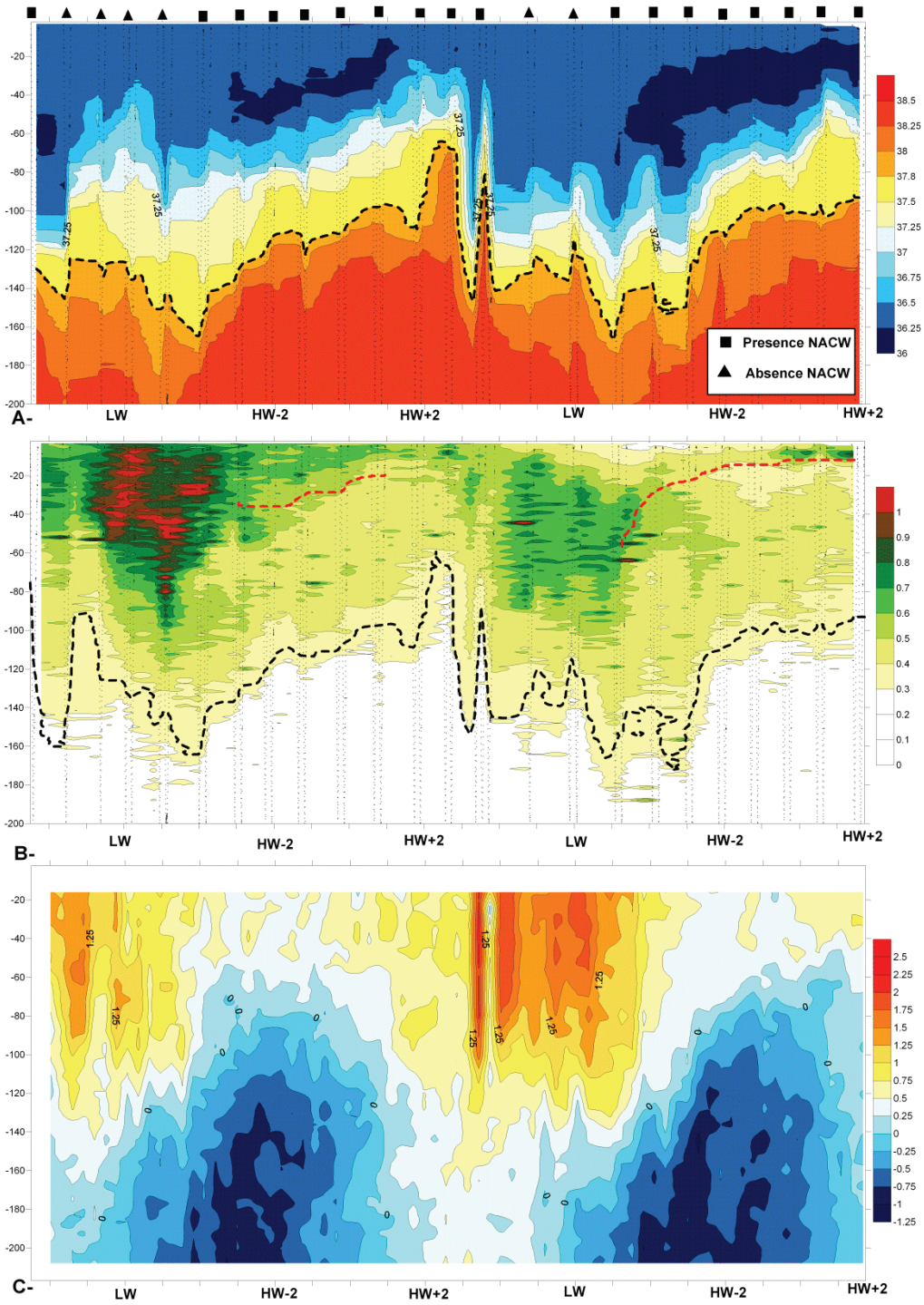


Figure B.7. Temporal evolution of salinity (A), chlorophyll (mg m^{-3})(B) and current velocity (m s^{-1}) during spring tides. Squares showed the presence of mixing of NACW, the triangles the absence of NACW.

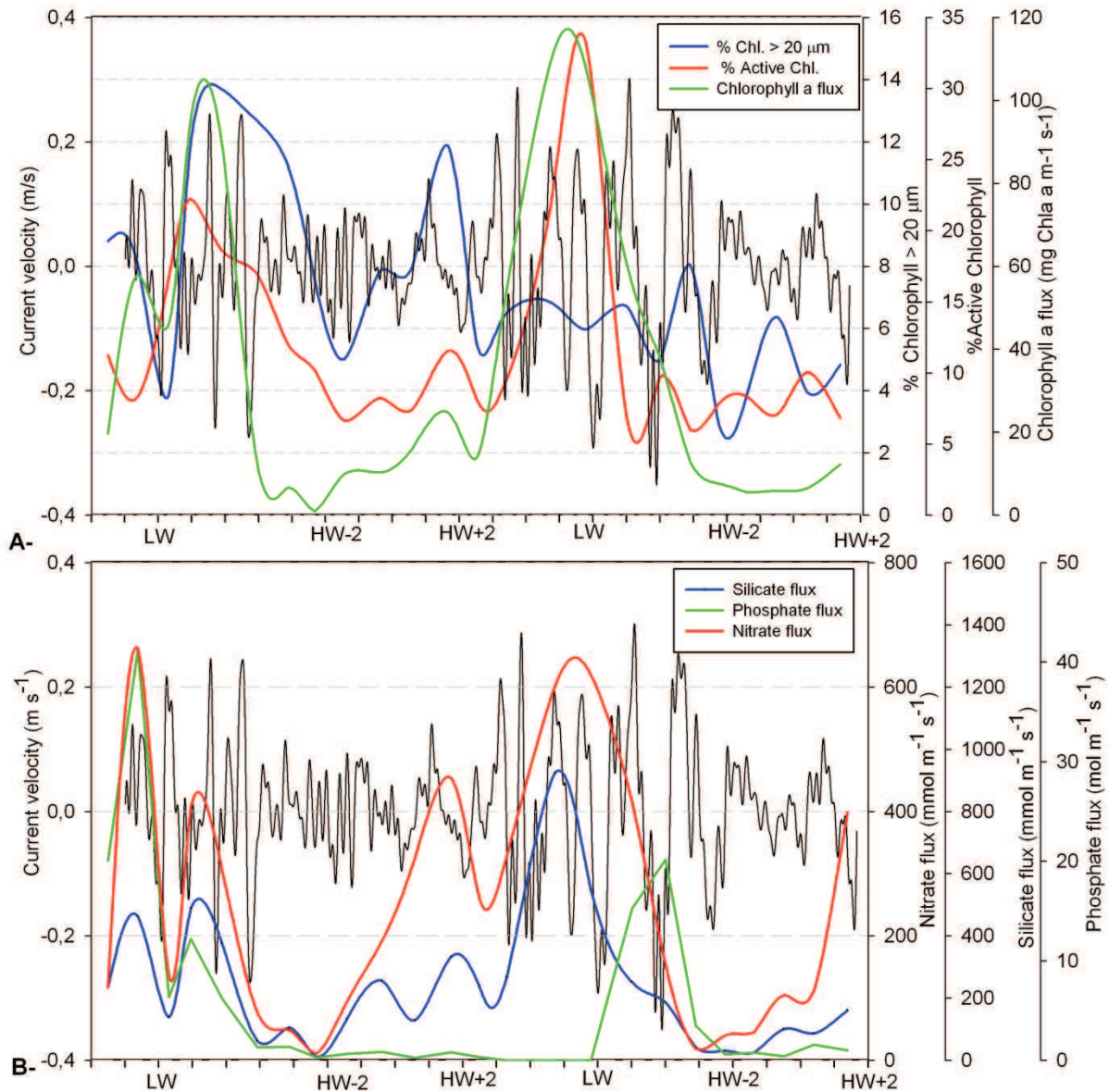


Figure B.8. A- Time series of baroclinic component of the current (u) ($m s^{-1}$) during spring tides. Chlorophyll a fluxes ($mg m^{-1} s^{-1}$), % of chlorophyll in large cells ($\varnothing > 20 \mu m$) and % of active chlorophyll. B- Time series of baroclinic component of the current (u) ($m s^{-1}$). Nutrient fluxes ($mmol m^{-1} s^{-1}$): nitrate, phosphate and silicate.

B. 4. Discussion.

B.4.1. Neap Tides.

During neap tides, an undisturbed AI coming from the anticyclonic, quasi-permanent gyre in the central Gulf of Cadiz was observed. The typical features of the AI included SAW and NACW, last water mass was continuously detected in this phase (Fig. B.5 a). This fact (continuous presence of NACW) indicates that strong vertical mixing did not occur in this phase (Gómez et al., 2001; Macías et al., 2006). In

addition, during this phase, eastward subinertial currents were intensified (Fig. B.3) and could favor the continuous NACW inflow.

AI contained a biological signature typical of surface open-sea waters (Macías et al., 2008b) that was characterized by low chlorophyll concentrations and low percentages of active and large-cell chlorophyll (Fig. B.6 a). According to previous observations (Navarro et al., 2006; Macías et al., 2008b), DCM appear to be associated with water-mass interfaces, with a constant presence of a chlorophyll maximum between SAW and NACW (Fig. B.5 b). Thus, this DCM could be partially associated with the marked nutricline between SAW and NACW (Table B.I). Nevertheless, two concurrent maxima (between SAW-NACW and NACW-MOW, as described by Macías et al., 2008b) were only clearly found when the AMI deepened, concomitant with the maximum eastward current flows (Fig. B.5 a, b). This second deep maximum (between NACW-MOW) was not associated with a nutricline like the shallower one was (Fig. B.9 and Table B.I). These maxima were explained in terms of the physical accumulation of aggregates and senescent cells (Macías et al., 2008b).

Water Masses	Salinity	Nitrate (μM)		Silicate (μM)		Phosphate (μM)	
		Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
SAW (n=30)	~36.4	0.39	0.27	2.2	2.02	0.05	0.11
NACW (n=31)	<36.25	4.98	1.8	2.64	1.10	0.09	0.13
MOW (n=67)	~38.4	8.92	1.81	5.02	1.71	0.19	0.15
Coastal waters (n=29)	36.57	3.47	2.93	4.74	3.71	0.17	0.18

Table B.I. Salinity, mean nutrients concentration and standard deviation (SD) of the water masses found in the main channel in the fixed station "A" and on the "Coastal Waters" area (Fig. B.1).

During neap tides, the predicted westward current (at 45 m depth) did not exceed -1 m s^{-1} (Fig. B.2 c); therefore, Type I internal-wave events should not occur (following Vazquez et al., 2008). In addition, eastward sub-inertial currents were intensified (Fig. B.3), thus making the generation of this type of internal wave less likely. However, the first outflow (-0.9 m s^{-1} , Fig. B.2 c) could generate Type II internal waves, and, effectively, moderate-amplitude baroclinic oscillations were found (between LW and HW+2, Fig. B.6 a). These processes did not seem to cause a

significant interfacial mixing because the NACW signature was not lost throughout the sampling (Fig. B.5 a), but they still could provoke the suction of coastal waters (Ramírez-Romero et al., 2012). When these coastal waters arrived at the fixed station, the chlorophyll concentration did not show a noticeable maximum (0.4 mg m^{-3}), but the percentage of chlorophyll in large cells presented maximum values (14%) (Fig. B.6 a), and the phosphate concentration showed a large peak ($0.35 \text{ } \mu\text{M}$).

During the second period of eastward currents (from HW-2 to LW), a second internal-wave event arrived at the sampling station (Fig. B.6 a). These internal waves showed a larger period (approximately 1 h) and were preceded by a weak (almost inexistent) westward tidal current and an intensified sub-inertial westward current (Fig. B.2 a and B.3). Neither of those circumstances favor the generation of large-amplitude internal waves at the Camarinal Sill. As has been shown in numerical simulations (Sánchez-Garrido et al., 2011), an internal bore is formed on the western flank of the Espartel Sill during the westward phase of the tidal current. In a normal situation, the high intensity of the dominant westward mean current over that sill prevents the propagation of the internal bore eastward by the establishment of supercritical conditions there. During our sampling, however, the internal bore formed at the Espartel Sill could find favorable conditions (subcritical conditions) to propagate eastward away from the sill. This fact could be due to the coincidence of a weak westward tidal current (Fig. B.2 c) along with a reduced intensity of the westward mean deep current. This last condition was due to a meteorologically increased eastward subinertial flow (Fig. B.3). However, these internal waves did not affect the biogeochemical features. The salinity and biological patterns were not clearly modified (Fig. B.6 a, b). Neither interfacial mixing nor coastal advection seems to have occurred during this second event.

B.4.2. Spring tides.

During spring tides, the outflowing (westward) current flows over the Camarinal Sill were predicted greater than -1 m s^{-1} (Fig. B.2 a). Additionally, westward sub-inertial currents were intensified during this phase (Fig. B.3). All of these conditions favor the generation of large-amplitude internal-wave events (Type I) over the Camarinal Sill. Internal waves would appear when the velocity of the outflow reached -1 m s^{-1} (before the peak outflow) (Vázquez et al., 2008). Then, internal waves are released when the velocity of the outflow reaches -1 m s^{-1} (after the peak outflow). Therefore, the stronger the outflowing current, the longer the waves are trapped over the sill (Vázquez et al., 2008). The first outflow involved in this sampling was more intense (-1.7 m s^{-1}) than the

second one (-1.3 m s^{-1}) (Fig. B.2 a). Thus, the first group of internal waves was arrested during a longer period than was the second event.

During the spring tides, the internal waves caused an important alteration of the biogeochemical features of the AJ. In particular, it is necessary to stress the arrival of pulsating chlorophyll patches concurrent with the internal waves (Fig. B.7 b and B.8 b). The existence of velocity divergences in the surface layer (Izquierdo et al., 2001) and the induced coastal-water suction associated with the arrested internal waves might explain this pattern (Vázquez et al., 2009). This phenomenon was suggested by Macias et al. (2006) and described later using satellite-image analysis (Vázquez et al., 2009). However, the present study is the first work that has registered the internal waves and analyzed the characteristics of these chlorophyll nuclei together. After the release of the internal waves, the wave-induced vertical shear at the internal wave troughs matches the background state of the vertical shear of the current. Therefore, the transport of the chlorophyll maxima concomitant with the traveling internal waves could be caused by the formation of trapped cores inside those waves (Lamb, 2003). The coastal waters surrounding the main channel could serve as the supplying area for such patches (Fig. B.1) and show distinct biogeochemical features, especially in the northern platform (Table B.1). This area is sheltered from the strong hydrodynamics of the channel and presents a high concentration of chlorophyll and high percentage of large and active phytoplankton cells (Ramírez-Romero et al., 2012).

Our results suggest that the intensity of the westward currents not only control the arresting period of the internal waves (Vazquez et al., 2008) but also influence the attributes of the advected chlorophyll maxima. The first chlorophyll patch (originated by the most intense outflow) presented a higher concentration of chlorophyll and a higher percentage of large cells (Fig. B.7 b and B.8 a). The second patch was dominated by smaller and more active phytoplankton cells (Fig. B.8 a). Thus, the strength of the westward currents could control the amount of advected coastal waters or even the original location of such coastal waters. This pattern could be linked to different conditions in the coastal waters (Fig. B.1); for instance the inherent patchiness distribution of the pelagic system. Unfortunately satellite images were not available during this period. Thus, assuming constant coastal conditions during 24 h (or 2 following tidal cycles), we could found reasonable this former rationale.

Interfacial mixing has been described as a direct consequence of the internal-wave event (Wesson and Gregg, 1994). Mixing could occur concurrent to injection of

coastal waters, these processes happened during the arresting period of the internal waves (westward tidal phase) in the lee side of the sill. Both processes could explain the interruption of the NACW identification at this tidal phase (Table B.1 and Fig. B.7 a) and could raise the nutrients concentrations found concurrent with the chlorophyll patches (Table B.1 and Fig. B.8). The chlorophyll patches (observed in the inflow) (Fig. B.7 b) and the concomitant mixing during the arresting period may be explained using the following reasoning. The internal waves formed on the lee side of the Camarinal Sill provoke upper-layer convergences in the transition from crest to trough (moving toward the west) (Bruno et al., 2002). This particular position of the upper-layer convergences protects the accumulated coastal chlorophyll from the effects of the strong interfacial mixing occurring in the trough of the waves.

Furthermore, during westward phase of the tidal current (arresting period) and just over and a little upstream of the Camarinal Sill, the AMI tends to be close to the surface (at depths of some tens of meters) and associated with strong shear (Fig.1 in Vázquez et al., 2008). These processes (shallow AMI and strong shear) could provoke mixing, breaking the strong stratification between water masses and erasing the NACW signal. As can be seen around the first HW+2 (Fig. B.7 a and B.8 b), part of these mixed and nutrient-enriched waters could travel toward the east due to a divergence in the upper layer in the central zone of the Strait, a little west of Tarifa Point (Macías et al., 2007a). This divergence occurs during the westward phase of the tidal current as currents revert westward in the western part of the Strait meanwhile the flow continues traveling eastward east of Tarifa Narrows (Fig. B.1). Unfortunately, due to the duration of the sampling, this phenomenon was not registered a second time because the sampling ended at the second HW+2. Finally this process implies that during spring tides, a part of the nutrient pulse due to interfacial mixing does not travel concurrently with chlorophyll pulses, but moves ahead towards the Alboran Sea.

B.4.3. Internal waves and consequences to the biogeochemical properties of the AI.

To assess the relative importance of the nutrient and biomass inputs to the Alboran Sea, time-integrated fluxes of chlorophyll and inorganic nutrients were obtained by integration of the pulses or maxima (Fig. B.6 and B.8). At the same time, nutrients and biomass transport was computed taking into account the width of the channel (10 km), as explained in section 2.1. During each sampling we registered different events in each pulse or peak; as a consequence of the intensity of previous outflow phase over Camarinal Sill (Vázquez et al., 2008):

(i) outflow phase without internal waves (over Camarinal Sill), where the second peak (eastward-current phase) registered during neap tides represents the contribution of the direct advection of Gulf of Cadiz waters (Fig. B.6). This phenomenon will be named as a Non Wave Event (NWE). The relevance of this event could be overrated because of the intensified eastward subinertial currents (widely explained in section 4.1).

(ii) Type II event (TIIE): the first peak (eastward-current phase) during neap tides (Fig. B.6) represents the contribution of the Type II internal-waves phenomenon.

(iii) Type I event (TIE): the second peak (during the eastward-current phase) of spring tides (Fig. B.8) represents the contribution of large internal wave-induced phenomena (Type I).

Finally, taking into account the semidiurnal characteristics of the tide in this area (two tidal cycles per day); we extended this analysis throughout the entire year. For this purpose, we used the frequency of each event reported by Vázquez et al. (2008) (Table B.II). This approach provides the relative contribution of each type of event to the total supply to the Alboran Sea and also allowed computing integrated yearly fluxes. In this tentative approach different event consequences have been generalized from a single observation assuming that coastal and main channel conditions are constant all over the year.

Outflow phase: kind of event	Type I	Type II	No internal waves	Total
Frequency (based on Vázquez et al.,2008)	28%	20%	52%	730 outflow phases (per year)
Nitrate fluxes (per peak) (megamol)	133.4	4.98	165.64	5.63 megatons year ⁻¹ / 90.87 gigamol year ⁻¹
% of total nitrate transport	30	69	1	
Phosphate fluxes (per peak) (megamol)	1.40/2.43	2.83	0.74	102.4 kilotons year ⁻¹ / 1.07 gigamol year ⁻¹
% of phosphate transport	29	42	29	
Biomass fluxes (per peak) (tonnes C)	959.60	374.11	801.44	554.18 kton C year ⁻¹
% of C transport	35	10	55	

Table B.II. Different features of the time-integrated peaks of nutrients and phytoplankton biomass, regarding the kind of event (or outflow phase).

Using this tentative approach, we found a total transport of 5.63 megatons year⁻¹ of nitrate toward the Mediterranean basin by the AI. This value falls in the range of previous works in the Strait that did not resolved the tidal scale: e.g. 4.69 megatons year⁻¹ (Huertas et al., 2012) or 3.84 megatons year⁻¹ (Gómez et al., 2000a).

However, our analysis allowed to us to discern the relative importance of each event. Pulse-integrated supply provided by TIE and NWE were quite similar (133 and 165 megamol respectively). However, NWE are more frequent (52% of the outflow phases) (Table B.II). Therefore, nitrate transport in the AI is mostly controlled by the NWE (70%), meaning a direct inflow from the Gulf of Cadiz. This large supply is due to the high nitrate concentration found in the NACW (Table B.I) (Gómez et al., 2001). Moreover, the relative supply of the TIE could not be disregarded (30%), especially taking into account its special biological implications, as explained below. TIE supply was minimal compared to the other events, especially for the total transported nitrate per year (Table B.II).

Sarhan et al. (2000) reported a total supply to the surface layer of 13.9 tons m⁻¹ year⁻¹ of nitrate, summing different modes of upwelling in Alboran Sea (northwestern coast). Assuming an extension about 50 km for the coastal upwelling, these phenomena mean 0.695 megatons nitrate year⁻¹, which is one order of magnitude lower than the supply through the Strait. Therefore the nutrient input through the Strait should not be ignored for the understanding the Alboran Sea dynamics (Oguz et al., 2013).

Regarding to phosphate (Figure B.6 b and B.8b), time-integrated peaks were observed to be coincident with the different internal waves during spring tides (1.43 and 2.42 megamol for TIE) or even during neap tides (2.83 megamol for TIE) (Table B.II). The maximum concentrations reached in the peaks (0.35 or 0.27 μM) could not originate only from deep interfacial mixing because these values are higher than the mean value of phosphate found in the MOW (0.19 μM) (Table B.I). Thus it could be related to advected coastal waters. For instance and supporting this, strong mixing was not registered during TIE (Fig. B.5 a). Using this tentative approach based on different pulses, both internal waves' events (Type I and II) account for 74% of the total phosphate supply to the Mediterranean Sea (102.4 kilotons year⁻¹). This flux is lower than other previously reported, e.g. 599 kilotons year⁻¹ (Huertas et al., 2012) or 475 kilotons year⁻¹ (Gómez et al., 2000a). The lower transport in our results could be related to the fact that we found lower phosphate concentrations in the SAW (0.05±0.11 μM) and NACW (0.09±0.13 μM (Table B.I) that previously reported (e.g. Huertas et al., 2012). Therefore, to make a generalization using only one example of phosphate-peak (for NWE) could be a too-strong assumption. At least, we could state that in some

periods, as during this sampling interval, wave-induced phosphate supplies (TIE and TIIE) are essential to explain the characteristics of the AI. Originally these advected water masses come from the platform of the Gulf of Cádiz. This area typically receives high inputs of phosphate from terrestrial sources (Navarro et al., 2006, Prieto et al., 2009). Furthermore, in these advected water masses, the N/P ratios are lower than the reference Redfield ratio (16:1) (data not shown). Previous phytoplankton blooms and the differential requirements for N and P of the phytoplankton could explain this relative enrichment in P. Higher phosphate concentrations have been described in the surface waters of the Gulf of Cádiz (Navarro et al., 2006) compared to levels in the Alboran Sea (Karafistan et al., 2002). Thus, this intermittent input of phosphate could be significant for the nutrient budget and biological productivity of the Alboran and Mediterranean basins, where phosphate could be the limiting factor for biological productivity (mainly in the eastern Mediterranean).

Using the C/chlorophyll ratio (59) proposed for this area by Echevarría et al. (2009), chlorophyll concentration has been transformed in phytoplankton biomass (mg C m^{-3}). Therefore the former analysis could be extended to the biomass supply associated to the different events. Total biomass transport through the Strait means $554.18 \text{ kton C year}^{-1}$, where the 50% of this amount is due to NWE (Table B.II). These peaks, especially during neap tides are related with NACW inflow (Fig. B.5 a and B.6 a), oligotrophic planktonic features (low chlorophyll levels and small cells with low activities)(Fig. 6) and a marked nutricline (Fig. B.9 and Table B.I). While the averaged nutrient levels in the AI may be high (Huertas et al., 2012) due to the NACW contribution, SAW is nutrient-depleted (Table B.I), and phytoplankton growth might be limited in this layer. The nutrient values found in SAW did not exceed the phytoplankton semisaturation constants for nitrate ($K_s=0.5 \mu\text{M}$) (Eppley et al., 1969) and phosphate ($K_s=0.05 \mu\text{M}$) (Davies and Sleep, 1989).

Phytoplankton biomass supply provided by TIE (960 tonnes C) is higher than the non-waves peak (801 tonnes C). However, the last one are more frequent (Table B.II) so in the integrated computation only around 30 % of total biomass is supplied by TIE. Furthermore, the biological features were completely different in this chlorophyll pulse, particularly for the % of active chlorophyll (Figure B.8 b). In addition, nutrient concentrations found in the TIE pulse are high enough to sustain phytoplankton growth (e.g., 2-3 μM of nitrate) (Fig. B.8 b). Only one previous work reporting phytoplankton biomass transport in the Strait, from *in situ* data (a single-day) (Reul et al., 2002), reported an autotrophic biomass of $\sim 2500 \text{ tones C d}^{-1}$. Our results fall in this range, as for instance two TIE almost mean $2000 \text{ tones d}^{-1}$. All these phenomena supply nitrate

and active phytoplankton to the surface layer of the Alboran Sea effectively fertilizing this region of the Mediterranean basin. As a result, this area has been described as the most productive zone in the Mediterranean Sea (Siokou-Frangou et al., 2010).

B.5. Conclusions

This chapter constitutes a wide high-resolution description of the biogeochemical patterns of the AI, highlighting the differences between spring and neap tides. During neap tides (unmodified flow), oligotrophic open-ocean water from the Gulf of Cádiz constitutes the clear dominant flow through the Strait. This phenomenon is the most frequent kind of inflow (52%) and during this tidal condition, NACW inflow acts as the main nutrient input to the surface layer of the Alboran Sea, supplying almost 70% of total nitrate transport per year. Oligotrophic phytoplanktonic features (averaged chlorophyll concentrations around 0.3-0.4 mg m⁻³) are registered in the main channel of the Strait during this tidal phase. These features represent around 50% of total phytoplankton biomass transport per year.

In contrast, during spring tides, there is an intermittent arrival of patches with high chlorophyll levels (0.7-1 mg m⁻³) concurrent with the presence of internal waves coming from the Camarinal Sill. Large internal waves (Type I) imply strong interfacial mixing and likely concurrent injection of coastal waters to the main channel of the Strait. These processes could represent around 30% of total nitrate transport per year. Furthermore, and at least during some periods, phosphate injections to the inflowing water could be mostly associated to internal waves events (Type I or II).

A regular inflow of large and active phytoplankton cells (immersed in waters with relatively high nutrient concentrations) was registered during the registered internal-waves events (Type I, 28% of the inflowing periods). This phenomenon constitutes a relevant supply of planktonic resources to the pelagic ecosystem of the Alboran Sea, almost 30% of total of total phytoplankton biomass transport per year. Particularly, the relevance of these processes raise during inactive periods of coastal upwelling in the Alboran basin.

*“...y también contamos el tiempo con el mar, el mar,
movido eternamente por el viento,
el mar también es un reloj, el gran reloj de sal”*

(“El pequeño reloj”. Poema de León Felipe, en la voz de Enrique Morente)

Section 3.

Chapter C

Modeling biogeochemical seasonal cycle
in the Strait of Gibraltar

C.1. Introduction

The intense hydrodynamics of the Strait can be considered the most important forcing agent explaining the distribution and behavior of biogeochemical variables in the AJ (e.g. Macías et al., 2007a). The hydrological processes in the Strait, as in other coastal regions, cover a wide range of temporal scales including interannual, seasonal, sub-inertial and tidal (Lacombe and Richez, 1982). Thus, biological features in the Strait, heavily dependent on the physical processes, should follow these temporal scales too. In spite of the wide range of scales associated to the physical-biological coupling in the area, most of the studies have been focused on the tidal scale and particularly on internal waves generation and effects; e.g. biogeochemical effects of the undulatory processes currents have been widely studied (e.g. Macías et al., 2006; Vázquez et al., 2009). These relevant undulatory processes are forced by the interactions of sharp topography (Camarinal Sill) with tidal currents (e.g. Bruno et al., 2002).

AI through the Strait mainly consists of open ocean waters coming from the Gulf of Cádiz (Criado-Aldeanueva et al., 2006) with oligotrophic features (Navarro et al., 2006; Macías et al., 2008b; Ramírez-Romero et al., 2012). Previous works showed that the pelagic ecosystem in the Gulf of Cadiz and near open Atlantic present an annual cycle (Longhurst, 1995; Teira et al., 2005; Navarro and Ruiz, 2006; Navarro et al., 2012). The original seasonal cycle of biological features in the AI could, however, suffer important changes when crossing the Strait. This modification is especially obvious during spring tides and includes interfacial mixing associated to internal waves or intrusions of high chlorophyll patches (Macías et al. 2006; Vázquez et al., 2009; Ramírez-Romero et al., 2012).

Assessment of phytoplankton productivity in the ocean is a key goal of Biological Oceanography, as assimilation of Carbon by marine phytoplankton via primary production is the basis of the ocean's food web and of the biological carbon pump. Hence, the determination of primary production rates is a relevant aim; however the complexity of the interactions of hydrodynamics with primary producers in the Strait constitutes a limitation but also an extra-motivation in this field laboratory. Classical incubation methods as oxygen evolution or C¹⁴ uptake (Macías et al., 2009) have already been used to estimate primary production in this area. Fluorescence-based measurements of photosynthesis have also been used in the area (Fast Repetition Rate Fluorometry, FRRF) (Bartual et al., 2011). Recent works have shown that

biological probes (as FRRF) can be a useful tool to obtain high spatial and temporal resolution primary production estimations, particularly in highly dynamic systems (Bartual et al., 2011). Nevertheless, the non-synoptic and scattered nature of the sampling process implies limited spatial and temporal estimations of primary production, especially at larger scales as seasonal or interannual.

Coupled physical-biological models can cover these larger scales, including long-time processes and regional (e.g. Franks and Chen, 2001) or global scale simulations (Vichi et al., 2007a). In addition, due to its high spatio-temporal resolution, coupled models could cover a wide range of processes, as very local or short-scale could be simulated too. Nevertheless in the Strait, most of the modeling efforts focused on hydrodynamic processes (e.g. Izquierdo et al. 2001, Sannino et al., 2009; Sánchez-Garrido et al., 2011) with only some studies including coupled physical-biological models (Macías et al. 2007a; Skliris and Beckers, 2009). However, nitrogen-based, single compartments models, as used in previous works, did not provide direct estimations of C-based primary production nor of plankton's structure. In order to fulfill these aims, in the present work Biogeochemical Fluxes model (BFM) was used. This model discerns three different functional groups among phytoplankton (diatoms, nanoflagellates and picophytoplankton) (see details in Vichi et al., 2007 b). Furthermore, this model can simulate separately the dynamics for the C, N, P, Si and chlorophyll content; reproducing in a coarse way the physiological features of the phytoplankton. Therefore, BFM allows to observe the effect of the physical forcing on the different components of the model both under the taxonomic-biological and biogeochemical point of view.

The main purpose of this study is the development of a coupled model focusing in local phenomena at the central channel of the Strait of Gibraltar. As explained above, this is a very particular and extreme ecosystem forced by tidal dynamics. A proper inclusion of these local phenomena is needed to simulate correctly the processes in the Mediterranean basin (Sannino et al., 2009; Oguz et al., 2013). To fulfill this aim, we will propose a phytoplankton seasonal cycle, which could be used as an input or boundary condition for coupled models of the Mediterranean Basin. Our first aim was to simulate primary production and phytoplankton's biomass and structure in the incoming Atlantic waters (open ocean waters of the Gulf of Cadiz and nearby areas). Afterwards we assessed the effect of the hydrological processes (tidal forcing) at the Strait and their modulation of the biological features of the AI.

C.2. Methodology

2.1. Hydrodynamical model

The hydrodynamical component of the physical-biological coupled model was a 1-D two-layer shallow water model for channels with irregular geometry, in both width and depth. In this model, sea-water density was uniform and prescribed in each layer. The first layer represented the surface Atlantic water entering the Alboran Sea, where biological processes take place. The second layer represented the denser Mediterranean water flowing deeper. A complete model description, including governing equations and parameter values used can be found in Castro et al. (2004a, 2004b) and Bruno et al. (2010). Model equations were discretized using a second order extension of the finite volume scheme presented in Castro et al (2004a) by means of a flux limiter function as described in Toro (1989).

The biological model was the BFM (Vichi et al., 2007b) formulated in conservative form. The temporal changes in the concentration of the constituents were given by the general equation:

$$\frac{\partial(A_1 C)}{\partial t} + \frac{\partial(u_1 A_1 C)}{\partial x} = \text{Biological terms}; \quad (\text{equation 1})$$

where C was the concentration of a biogeochemical variable. A_1 was the upper layer wet area (depending on the position along the Strait axis), and u_1 was the upper layer integrated velocity.

C.2.1.1. Interfacial mixing between layers

Besides advection, interfacial mixing in the Strait of Gibraltar is a crucial phenomenon for understanding the biogeochemical patterns in this area (e.g. Macías et al., 2007a). Aiming to avoid complex parameterizations of interfacial mixing strongly dependent on some coefficients, we have considered the value of the stability Froude number to determine when mixing was occurring or not:

$$F_I^2 = \frac{u_1 - u_2}{g'(h_1 + h_2)}; \quad (\text{equation 2})$$

In this expression, u_1 and u_2 were the upper and lower layer integrated velocities, respectively. $g' = g(1-r)$ was the reduced gravity with $r = \frac{\rho_1}{\rho_2} = \frac{1027}{1029} = 0.99805$ the ratio of densities, and g gravity. Finally h_1 and h_2 were the upper and lower layer water thickness, respectively.

When $F_1^2 > 1$ (in equation 2), this fact is related with the appearance of Kelvin-Helmholtz instabilities. In this situation, interfacial mixing has an important role (Cushman-Roisin, 1994). Then in a general form, biological flux equations were finally computed as:

$$\frac{\partial(A_1 C)}{\partial t} + \frac{\partial(u_1 A_1 C)}{\partial x} = \text{Biological terms} + C_m; \quad (\text{equation 3})$$

where C_m was the mixing term, parameterized as:

$$C_m = k_{mix} * (C_{ref} - C); \quad (\text{equation 4})$$

where k_{mix} was a function of the mixing between layers that parameterized as a function of the Froude stability number. C_{ref} was the constant concentration in the deep Mediterranean layer and C was the computed concentration of a variable for the upper Atlantic layer. Equation 4 was valid for the physical variables (salinity, temperature) and biogeochemical variables with non-null concentration in the deep layer (Mediterranean layer) as nutrients. For the rest of the variables, mixing term was computed as: $C_m = -k_{mix} * C$. The values for the variables in deeper layer were collected in Table C.I.

Finally, mixing was parameterized as:

$$k_{mix} = \alpha * F_1^2 * A_1 / h_1; \quad (\text{equation 5})$$

where α was a coefficient found calibrating this term with *in situ* data as explained below (here $\alpha=0.002$). Therefore using this parameterization, mixing is proportional to F_1^2 .

Variable	Value (deep layer)	Source
Nitrate (μM)	9.8	Macías et al. (2007a)
Ammonium (μM)	1	own data
Silicate (μM)	8	own data
Phosphate (μM)	0.5	Huertas et al. (2012)
Temperature ($^{\circ}\text{C}$)	13	Gascard and Richez (1985)
Salinity	38.4	Gascard and Richez (1985)

Table C.I: Fixed Values of the different variables in the deep layer and sources.

C.2.1.2. Coupling model components

The discretization of the BFM equations was performed in a fully coupled way with the hydrodynamical component, following the same procedure as Fernández-Nieto and Narbona-Reina (2008). In this method a flux limiter function is used to ensure the second order accuracy in space and time. It is worth to notice that here we did not use the so-called *off-line mode* in order to couple model components. Furthermore, this last method could not be done here as the hydrodynamical numerical mass flow of the finite volume scheme is used in the definition of numerical flux for the biological component finite volume discretization.

C.2.1.3. Observed data

Data were collected during a cruise carried out in September 2008 on board the research vessel B/O “Sarmiento de Gamboa”. One fixed station (“A” in the Tarifa Narrows, Fig. C.1) was sampled twice during a period of approximately 24 hours. At this fixed station “A” (Fig. C.1), several hourly CTD profiles were made using a combined CTD probe (Seabird SBE-911). Salinity was sampled from the surface to a depth of 200 m to register the physical structure of the water column and the distribution of the water masses. Atlantic Mediterranean Interface (AMI) was associated with the 37.5 isohaline and salinity was averaged in surface layer without taking into account the presence of NACW. Consequently, original salinity in the Atlantic layer was considered to be 36.5, both in the model and *in situ* salinity.

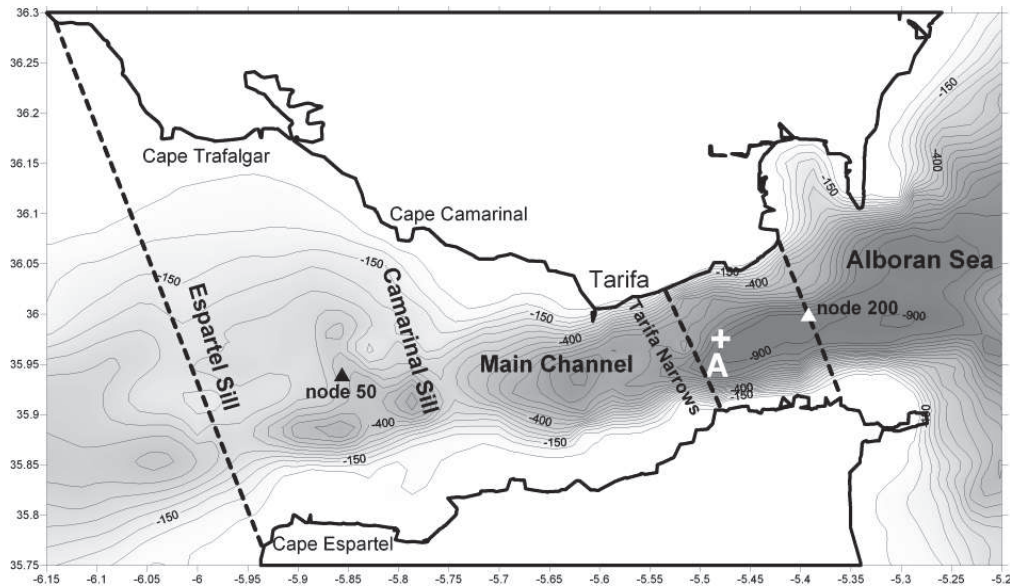


Figure C.1: Map showing the location, main geographic points of the study area and boundaries of the model. First and last sections of the model are marked with broken lines. The origin of longitudinal axes is marked with the central broken line (Tarifa Narrows). “A” marks the location of the fixed sampling station referenced in the text. Triangles mark the central position of the nodes 50 and 200.

C.2.2. Biological model: Integrating primary production in a layer of variable depth

BFM was the selected model aiming to simulate lower-trophic level dynamics and biogeochemical processes (Vichi et al., 2007 b). The original parameterisation used in the BFM is suitable for 3D models with several levels along the vertical axis, being capable to solve accurately the upper water-column physical structure. However in order to couple BFM with the simplified hydrological model described above, biological parameterisations that are conceived for a level-explicit model had to be transformed into integrated single-layer functional responses. Specifically, we focused in the implementation of the Integrated Primary Production (IPP) in a single-layer and the implication of this parameterisation on phytoplankton physiology. This issue was already treated in some of the first coupled biological models of the mixed layer (e.g. Evans and Parslow, 1985; Fasham et al., 1990; Ebenhöh et al., 1997).

In this work, BFM equations for phytoplankton were implemented (chlorophyll, carbon and nutrients equations). In the original model (Vichi et al., 2007 b); gross primary production (G_{pp}) was defined as:

$$G_{pp} = f_t * f_E * r_0 * P_C; \quad (\text{equation 6})$$

where f_t and f_E were the regulating factors for temperature and light respectively, both non-dimensional (0-1). Maximum specific photosynthesis rate without limitations were

r_0 , and P_C was the Carbon concentration. The light regulating factor (f_E) had to consider the light environment in the layer; therefore it was integrated between surface ($z=0$) and the bottom of the layer ($z=h_1$). Irradiance decayed exponentially with depth, depending on the concentration of chlorophyll (self-shading effect) and the coefficient of attenuation of the pure water. At first, two ways were considered for this integration:

(i) Mean Irradiance of the Layer (MIL): exponential-decay curve of the light was integrated between the boundaries of the layer, in order to obtain the averaged irradiance of the layer. Light equation, as function of depth, was defined as:

$$E(z) = E_0 * \exp -(\lambda_0 + \lambda_{Chla} * P_l)z ; \text{ (equation 7)}$$

We defined $\lambda = (\lambda_0 + \lambda_{Chla} * P_l)$, where λ_0 was the coefficient of attenuation of pure water and λ_{Chla} was the coefficient of attenuation of chlorophyll. P_l was the chlorophyll concentration. Then, mean light of the layer (\bar{E}) was computed in this way:

$$\int_{h_1}^0 E(z) dz = \int_{h_1}^0 E_0 * \exp(-\lambda_0 + \lambda_{Chla} * P_l z) dz ; \text{ (equation 8)}$$

$$\bar{E} = \frac{1}{h_1} \int_{h_1}^0 E(z) dz = \frac{E_0}{\lambda * h_1} (1 - \exp -\lambda * h_1) ; \text{ (equation 9)}$$

Finally, this averaged light (\bar{E}) was transformed in the light regulating factor (f_E) using a Production-Irradiance relation (P-E curve) (Platt et al.; 1980; using notation from Sakshaug et al., 2001):

$$f_E = 1 - \exp -E / E_k ; \text{ (equation 10)}$$

where E was the available light, that in this case is \bar{E} . E_k was the light saturation parameter, calculated as $E_k = P_m / \alpha$. Where P_m is the maximum chlorophyll-specific photosynthetic rate and α was the maximum light utilization coefficient. P_m was computed as $P_m = f_t * r_0 * P_C / P_l$. Then $\alpha = f_t * \alpha_0$, where α_0 was the maximum slope of the P-E curve. All these parameters were defined in Vichi et al. (2007b). After some algebra, finally f_E becomes:

$$f_E = 1 - \exp \left(- \frac{\alpha_0 * \bar{E} * P_l}{r_0 * P_C} \right) ; \text{ (equation 11)}$$

(ii) Integrated production "Ramp": This method was based on an integration of a P-E curve between the boundaries of the layer. Following Ebenhöh et al. (1997), let

$p(E(z))$ be the productivity per volume, then the light-dependent factor (f_E), as a function of I_0 , in the considered layer of thickness H was:

$$f_E(E_0) = \int_{h_1}^0 p(E_0) * e^{-\lambda * z} dz = \frac{1}{\lambda * h_1} \int_{E_{h_1}}^{E_0} \frac{p(E)}{E} dE; \quad (\text{equation 12})$$

where E_{h_1} was the light at the lower boundary of the layer ($z=h_1$), $E_{h_1} = E_0 * \exp(-\lambda * h_1)$. P-E curve was defined as a simple ramp, in this way:

$$p(E) = p_0 * \min(1, x); \quad (\text{equation 13})$$

where $x = E/E_k$. p_0 was the maximum productivity value; if $x=1$, $p=p_0$. In this case, as f_E is non-dimensional (0-1); if $x=1$, $f_E=1$. For the further calculation we needed to work with a dimensionless function $q(x)$, thus $p(E)$ was transformed as:

$$p(E) = p_0 * x * q(x); \quad (\text{equation 14})$$

Using the function $q(x)$ the depth integral could be expressed as:

$$f_E(E_0) = \frac{p_0}{\lambda * H} \int_{x_{h_1}}^{x_0} q(x) dx; \quad (\text{equation 15})$$

where $x_0 = E_0 / E_k$. And $x_{h_1} = E_{h_1} / E_k = E_0 / E_k * \exp(-\lambda * h_1)$.

The integral in equation 15 is a dimensionless figure that can be carried out analytically in this way:

$$q(x) = \min\left(\frac{1}{x}, 1\right); \quad \int q(x) dx = \begin{cases} 1 + \ln x & x > 1; \\ x & x < 1; \end{cases} \quad (\text{equation 16})$$

Finally, applying this integral in its boundaries (equation 15 and 16); f_E was computed as:

$$f_E = \begin{cases} 1 & x_1 \geq 1; \\ \frac{1}{\lambda * h_1} * (\ln(x_0) + 1 - x_{h_1}) & x_0 \geq 1; \\ \frac{1}{\lambda * h_1} * (x_0 - x_{h_1}) & x_0 < 1; \end{cases} \quad (\text{equation 17})$$

C.2.2.1. Effect of the layer's thickness on the integrated primary production

In order to assess the effect of a varying thickness of a single-layer on IPP, several set of simulations were done, using both of the proposed methods (MIL and “Ramp”, section 2.2.). Therefore, integrated daily primary production (IDPP) was simulated in a set of 0D numerical experiments varying the thickness of the layer. Standard parameters of the BFM were used, for a more detailed description see Vichi and Masina (2009). “Oligotrophic” and “eutrophic conditions” are obtained from previous works (Marañón et al.,2003;Lorenzo et al.,2005; Teira et al., 2005; Navarro et al.,2006) and are collected in Table C.II. Nutrient concentrations were fixed in each numerical experiment and after reaching stable results (100 days); internal ratios were stored (C/Chlorophyll, C/N, C/P, C/Si). Finally, one day was simulated using these internal ratios, in order to compute the Integrated Daily Primary Production (IDPP).

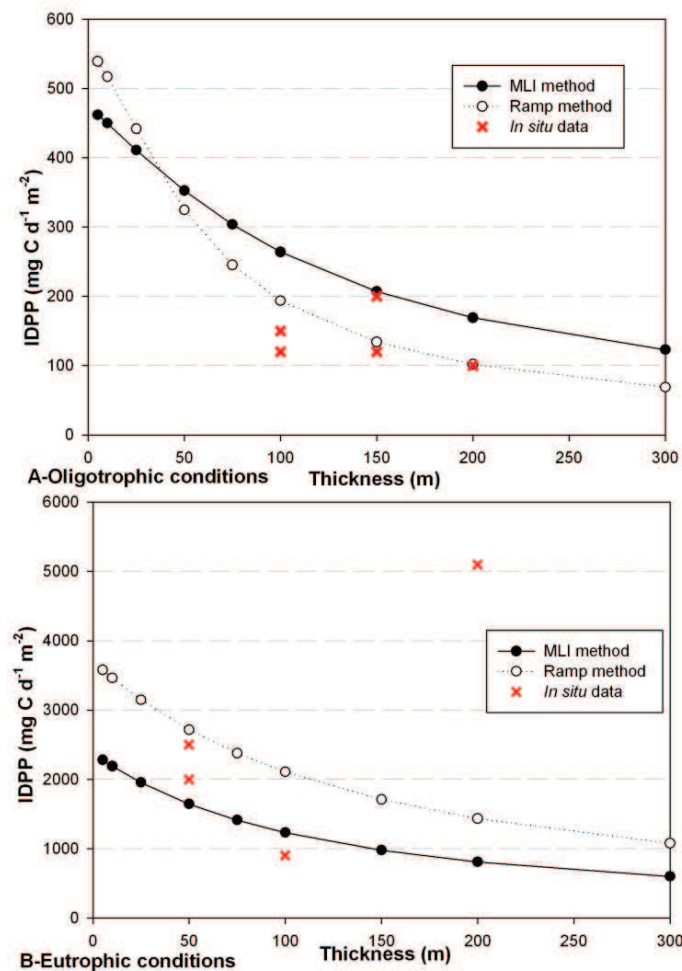


Figure C.2: IDPP values versus thickness of the layer for “oligotrophic” (A) and “eutrophic conditions” (B). Both integration methods are plotted: Ramp (white circles) and MIL (black circles).

Both approaches showed a similar response to a varying thickness layer, increasing IDPP with thinner single-layer (Fig. C.2 a,b). MIL approximation presented a slightly more linear response to varying thickness than “Ramp” method, this behavior was particularly found with “oligotrophic conditions” (Fig. C.2 a,b). However, average absolute values obtained with “Ramp” are closer to the available data (Fig. C.2 a,b). It was not easy to compare *in situ* data with this OD experiments, as it was not possible to collect all the controlling factors values for primary production (PAR, photoperiod or biomass) in the reported bibliography. We have chosen standard values trying to represent the high variability in the data and aiming to use the simulations and data for the decision of the best integration method. With “oligotrophic conditions”, computed “Ramp” values ($193 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, thickness =100m; $133 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, thickness=150m) were lower and more similar to *in situ* data than MIL (Fig. C.2 a). Measured IDPP in close oligotrophic areas were collected in Table C.III and plotted in Fig. C.2 a. Furthermore with “eutrophic conditions”, “Ramp” values are higher and closer to the available data than MIL approach (Fig. C.2 b). IDPP in near eutrophic areas were collected in Table C.III and plotted in Fig. C.2 b. Therefore, we could say that MIL tends to underestimate IDPP with these conditions.

Comparing IDPP from simulations and *in situ* data is not straight-forward (e.g. Vichi and Masina; 2009). A source of ambiguity of C^{14} uptake method is whether this incubation method is a measure of gross primary production, net primary production or some value in between (Marra; 2009). A recent work showed that C^{14} uptake method tends to underestimate the net primary production, especially in the case of nutrient-stressed cells (Robinson et al., 2009). Consequently, real *in situ* estimates of primary production should be higher than the reported in these former works.

For all of the above reasons, “Ramp” approximation was the chosen method for the integration of Primary production in a single-layer and was implemented in the coupled model.

Conditions	“Oligotrophic conditions”	“Eutrophic conditions”
Integrated chlorophyll (mg m ⁻²)	20	100
%		
diatoms/nanoflagellates/ picophytoplankton	33:33:33	33:33:33
C/Chl ratio	50	50
Temperature (°C)	18	18
Maximum surface irradiance (W m ⁻²) (I ₀)	300	300
Nitrate(μM)	0.2	5
Phosphate(μM)	0.1	0.5
Silicate(μM)	0.1	8
Ammonium(μM)	0.00001	0.00001

Table C.II. Values of forcing factors and different variables used for the OD set of simulations in the “oligotrophic” and “eutrophic conditions”.

IDPP(mg C m ⁻² d ⁻¹)	Thickness (m)	Integrated chlorophyll (mg chl m ⁻²)	Location and source
“Oligotrophic conditions”			
120-150	100	~20	Gulf of Cadiz. Navarro et al. (2006)
120-200	150	~20	Eastern North Atlantic Subtropical Gyre Province (NASE). Marañón et al. (2003), Teira et al. (2005)
101	200	30	Canary Islands, Basterretxea and Aristegui (2000)
“Eutrophic conditions”			
2000-2500	~30	~90	Upwelling NO of Spain, Lorenzo et al., 2005)
900	100	75	Gulf of Cadiz (Navarro et al., 2006)
5300	200	150	Canary Islands, Basterretxea and Aristegui (2000)

Table C.III. Collected data referenced in the text for the “oligotrophic” and “eutrophic conditions”. Data are plotted in the Fig. C.2 (a,b).

C.2.3. Design of boundary conditions and forcing factors of the biological model

Boundary conditions are designed to simulate phytoplankton features and the seasonal cycle of the Gulf of Cadiz (oligotrophic open-waters), including primary production. Forcing factors and values of variables in boundary conditions are obtained from different sources. PAR is simulated following the standard astronomical equations from Brock (1981) and the cloud-cover model from Smith and Dobson (1984); using a constant value of 4 oktas. SST and chlorophyll concentration were obtained from satellite and *in situ* observations (Navarro and Ruiz, 2006; Navarro et al., 2012). SST, chlorophyll and nutrients were simulated as sinusoidal functions based on the available data; season presenting maxima and minima values are shown in Table C.IV (Navarro et al., 2006). The ratio C/chlorophyll is extracted from Taylor et al.(1997). Initially in the boundary condition (and along the year); chlorophyll and C concentrations are equally distributed between the different phytoplankton groups (diatoms, nanoflagellates and picophytoplankton) (33:33:33).

Variable	Maximum value	Minimum value
Temperature (°C)	23 (summer)	17 (winter)
Chlorophyll concentration (mg m⁻³)	0.3 (winter)	0.1 (summer)
Phytoplankton biomass * (mg C m⁻³) / integrated (mg C m⁻²)	9 /2100	-
Nitrate(μM)	1.1 (winter)	0.1 (summer)
Phosphate(μM)	0.25 (winter)	-
Silicate(μM)	8 (winter)	0.1 (summer)
Ammonium(μM)	0.1 (winter)	0.001(summer)

Table C.IV. Forcing factors and boundary conditions designed as sinusoidal functions. Maxima, minima and the respective season are shown. * Phytoplankton biomass and phosphate concentration in the boundary condition were constant along the year

C.3. Results

3.1. Physical variables

Salinity of the surface layer (Atlantic layer) was used as a proxy of interfacial mixing; in Fig. C.3 (a,d), model output was compared to the *in situ* data. More details about the sampling were explained in section 2.1.1.

During the first sampling, the model could reproduce the main salinity patterns including two conspicuous peaks (Fig. C.3 a). *In situ* salinity showed two peaks (36.9 and 36.8) with 6 h of separation (Fig. C.3 a). Simulated salinity showed also two peaks (36.9) with a semidiurnal frequency (period of 12 h). Minima values from model and measured data matched (36.5-36.6) (Fig. C.3 a).

During the second sampling, *in situ* and simulated salinity showed two minima (36.55 and 36.6 respectively) with 12 h of separation (Fig. C.3 b). A central main peak was found in this sampling, almost reaching 36.8 from measured salinity and 37 from simulated one (Fig. C.3 b). This last sampling was carried out during special subinertial forcing conditions. Westward currents, the main forcing agent for the internal wave's generation at Camarinal Sill, were inhibited by an enhanced eastward flow responding to atmospheric forcing on the Western Mediterranean. Thus large amplitude internal wave's generation and the associated vertical mixing processes were not favored (Vázquez et al., 2008). Details concerning these inhibition phenomena are widely explained in Chapter B (section B.4.1).

The physical model could reproduce h_1 general patterns; being h_1 the thickness of surface layer (in the model) or the equivalent AMI depth (in the data). *In situ* data oscillated from -50 to -150 m and simulated h_1 moved from -25 to -100 m (Fig. C.3 b and d). Thus, the model slightly underestimates the thickness at least in the sampled point (Fig. C.1, "A") and especially during the second sampling (Fig. C.3 d).

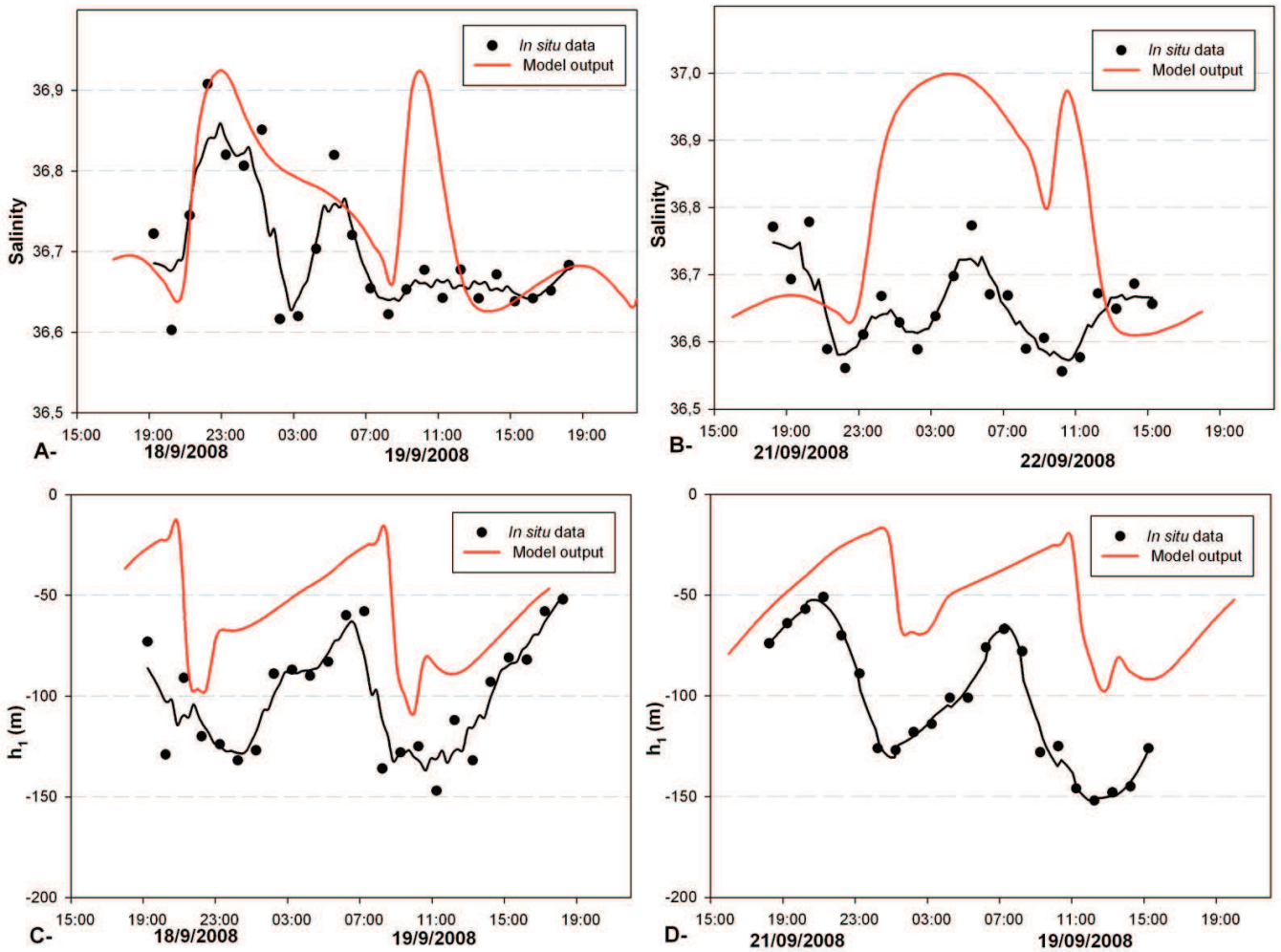


Figure C.3: Model output (red lines) versus in situ data from station A (Figure C.1): salinity (A, B); h_1 (AMI or thickness of the layer) (C,D)

After confirmation of a proper behavior of the model, one year-simulations were carried out to observe the role of the physical process on the biogeochemical characteristics of the water. In addition of a semidiurnal cycle, salinity in the easternmost node (node 200) showed a fortnightly variation (Fig. C.4 a). Spring tides showed largest salinity ranges, from 36.65 to 37.1. Highest salinity (37.1) was found during spring equinoctial tides around spring (julian days from 60 to 120) and autumn (220 to 270 julian days) (Fig. C.4 a).

Annual-averaged h_1 are plotted together with the corresponding standard deviation and the bathymetry of the model (Fig. C.4 b). The thickness of the upper layer was about 200 m westward of Camarinal Sill, decreasing eastward and reaching 40 m in the easternmost nodes of the domain. The highest deviations were found above Camarinal Sill and nearby areas (Fig. C.4 b).

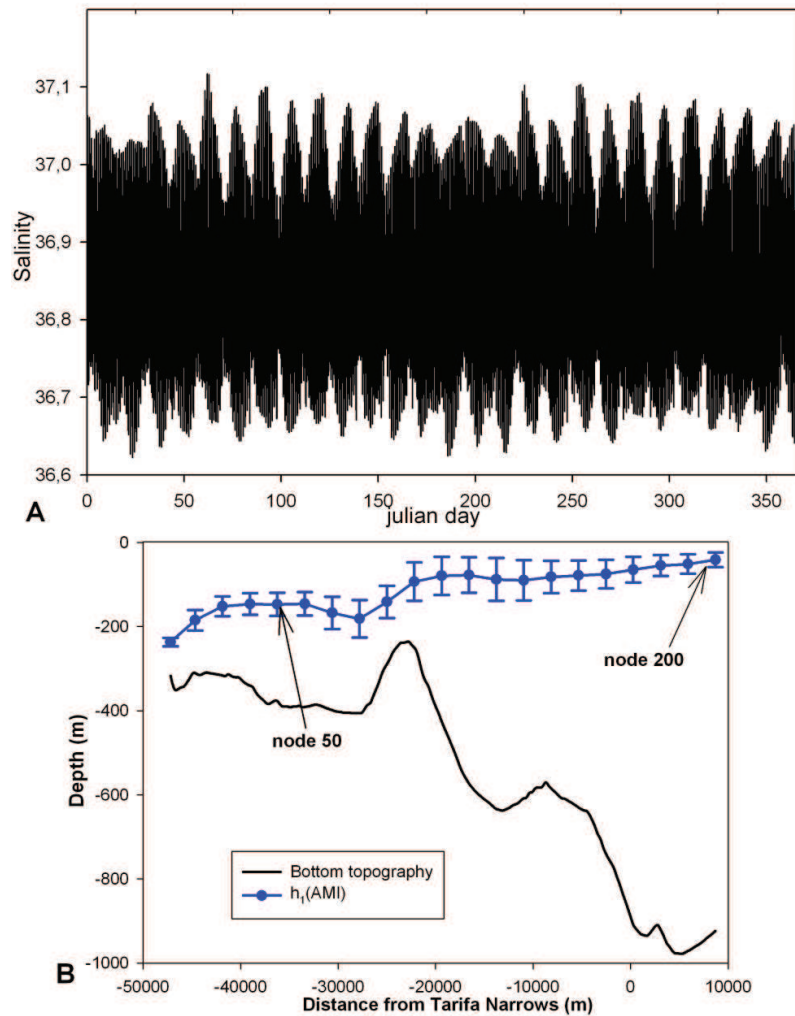


Figure C.4: A-Time series along the year of salinity in the last node or section of the domain (node 200). B- Bathymetry of the domain (black line), average position of the AMI (h_1) (blue line) and standard deviation. Node 50 and node 200 are marked.

C.3.2. Biogeochemical variables

Biogeochemical variables are shown in both sides of Camarinal Sill, aiming to observe the original features and the resulting characteristics after AI crosses through the Strait. Trying to avoid as possible the influence of the boundary conditions, biogeochemical results are shown extracted from the node 50 (Fig. C.1 and C.4 b), representing features of the open-waters of the Gulf of Cadiz forming the AI. The easternmost node (node 200) (Fig. C.4 b) was the other selected point for showing the results.

Nitrate concentration in node 50 followed a sinusoidal curve as a consequence of the designed boundary conditions (Section 2.3), oscillating from winter ($1 \mu\text{M}$) to summer ($0.1 \mu\text{M}$) (Fig. C.5 a). During spring tides some nitrate peaks were found ($1 \mu\text{M}$); mixed waters from Camarinal Sill could reach node 50 (Fig. C.5 a) when currents

revert westward. The annual nitrate series in node 200 were less influenced by the boundary conditions, as concentrations were higher and more constant than in node 50 (Fig. C.5 a). Nevertheless, nitrate followed the same spring/neap tides modulation than salinity (Fig. C.4 a), as an example of this, during spring tides the concentration could reach 2.5 μM (summer) or even 3.5 μM (during the rest of the year) (Fig. C.5 a).

Phytoplankton biomass, as the sum of the three phytoplankton functional groups concentration, presented a seasonal cycle (Fig. C.5 b) in the node 50: maximum value (11 mg C m^{-3}) was found in spring (around julian day 100-150): minimum value (7 mg C m^{-3}) in summer (around julian day 200) and finally a secondary maximum (slightly higher than 10 mg C m^{-3}) was found in autumn (around julian day 250). In the eastern part of the Strait (node 200), biomass followed the same seasonal cycle trends than in the western part (node 50) (Fig. C.5 b). However, both, first and second maxima reached higher values, 14 and 12 mg C m^{-3} respectively. Minimum values (summer) were in the same range than in node 50 (7 mg m^{-3}).

Primary production, in terms of IDPP, followed the same seasonal trends described for the phytoplankton biomass (Fig. C.5 c). In the western sector (node 50) maximum value occurred during spring (almost 1000 $\text{mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$), and minimum during summer (300 $\text{mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$). There was also a secondary maximum in autumn (800 $\text{mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$). In addition, IDPP in the node 200 presented the same cycle (Fig. C.5 c); however most of the year absolute values were slightly lower than production in node 50. Only during some period (from days 100 to 250) and during some peaks, IDPP in node 200 could be higher than in node 50. Chlorophyll concentration in both sides of the Strait approximately followed the values fixed in the boundary condition, from 0.3 (winter) to 0.1 mg m^{-3} (summer) (Fig. C.5 d).

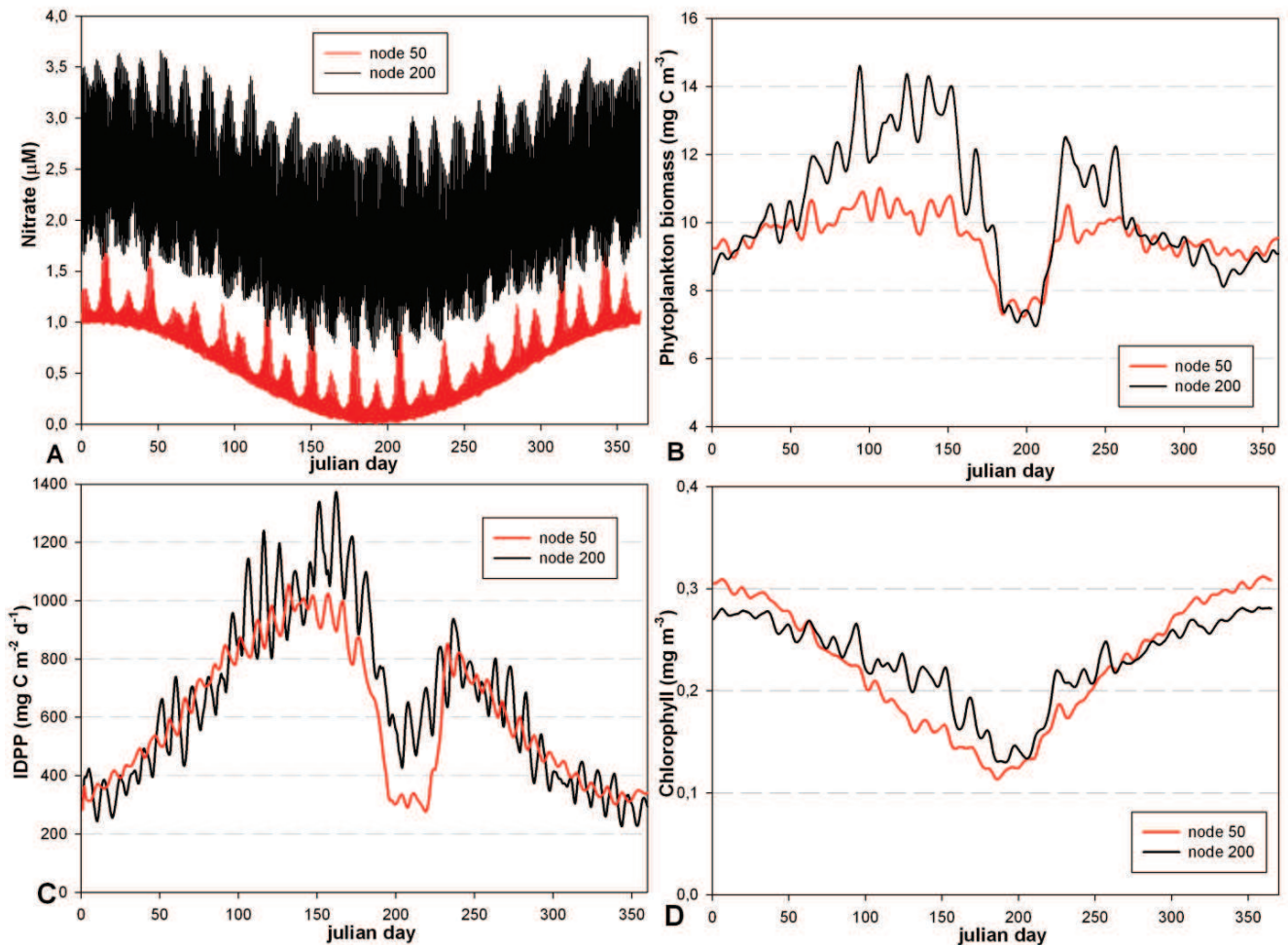


Figure C.5: A-Time series along the year of nitrate concentration in the node 50 (red line) and in the node 200 (black line). B-Time series along the year of smoothed phytoplankton biomass in the node 50 (red line) and in the node 200 (black line). C- Time series along the year of IDPP in the node 50 (red line) and in the node 200 (black line). D- Time series along the year of chlorophyll concentration in the node 50 (red line) and in the node 200 (black line)

The relative (%) biomass of phytoplankton for each simulated functional group (diatoms, nanoflagellates and picophytoplankton) presented also seasonal-successional trends along the year (Fig. C.6 a). Biomass is more or less equally distributed among the groups during winter, particularly in the western station (node 50). However, during the spring and autumn biomass maxima (Fig. C.5 b) nanoflagellates dominated (45% and 40% respectively) (Fig. C.6 a). Furthermore, during the late summer minimum of biomass (Fig. C.5 b), picophytoplankton was the predominant group (almost 50%) (Fig. C.6 a). In the eastern limit (node 200), the percentage of nanoflagellates was higher than in node 50 (Fig. C.6 b), 40% along most of the year and reaching 50 and 45% in the first and second peak respectively. During summer and in the node 200, picophytoplankton reached almost 60% of the phytoplankton biomass (Fig. C.6 b).

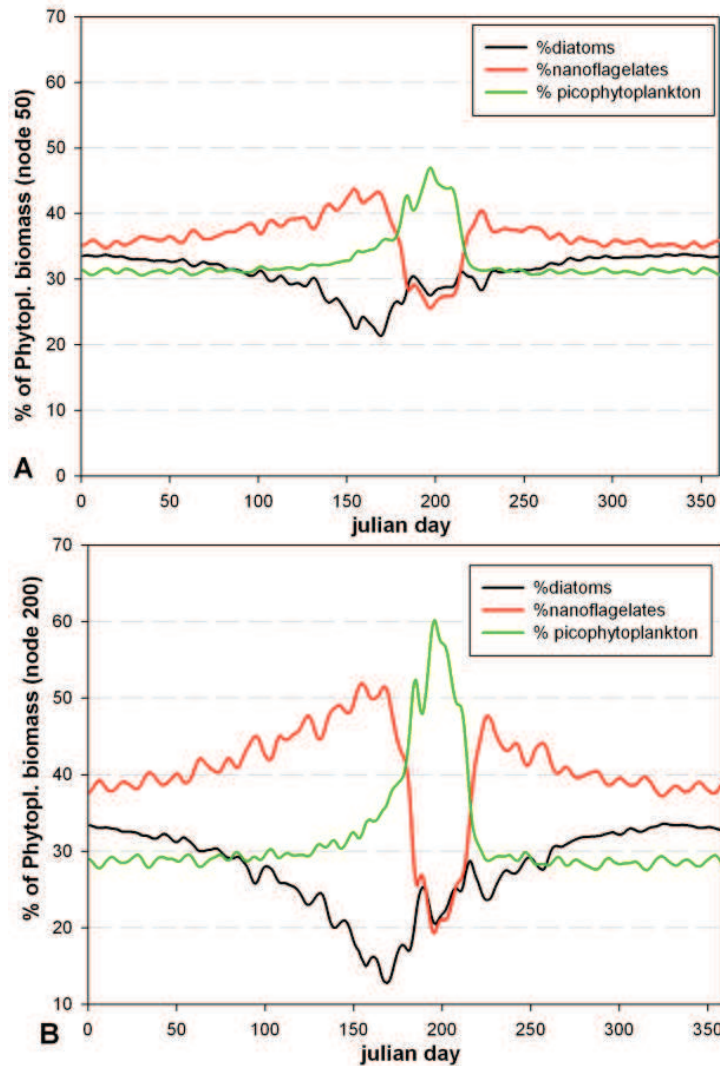


Figure C.6: A- Relative abundance (% of biomass) of phytoplankton groups in the node 50. B- Relative abundance (% of biomass) of phytoplankton groups in the node 200

C.4. Discussion

C.4.1. Physical results

The model could satisfactorily reproduce some of the main physical features of the principal channel of the Strait (Fig. C.3). Regarding the 1D dynamics, the model was able to reproduce the reduction of the thickness of the surface or Atlantic layer (h_1) from west to east (Fig. C.4 b) (e.g. Bray et al., 1990; Ramírez-Romero et al., 2012). Salinity as a tracer of interfacial mixing showed the same patterns at tidal scale explained in Macías et al. (2007a); presenting two mixing events per day (Fig. C.3 a,b), this semidiurnal behavior indicates the tidally-related periodicity of the phenomenon. Peaks correspond to the increased shear that takes place during flood tide (García-Lafuente et al., 2000; Izquierdo et al., 2001; García-Lafuente et al., 2002). Spatially mixing processes dominate around Camarinal Sill, with a secondary area

around Tarifa Narrows (Fig. C.7) in good agreement with some previous works (e.g. Macías et al., 2007a).

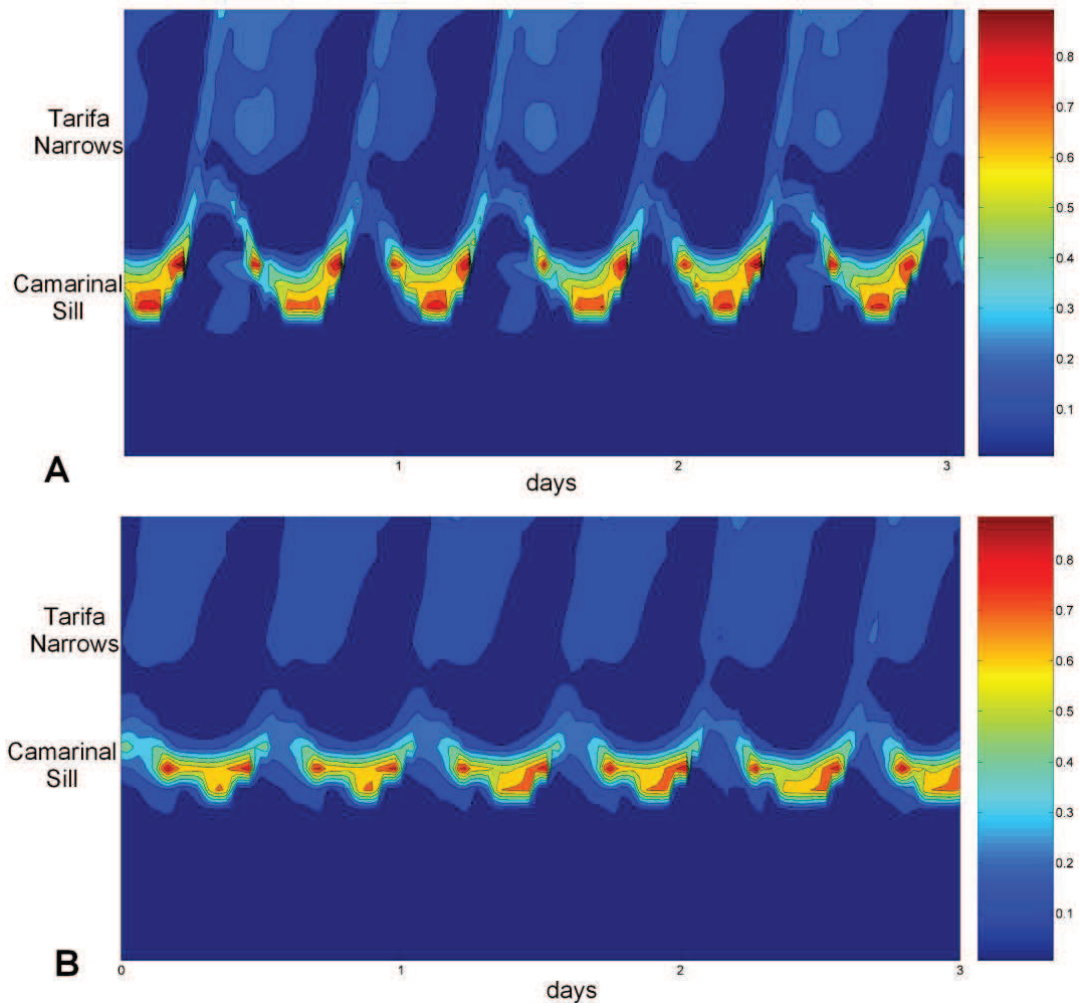


Figure C.7: Spatio-temporal distribution of the index of mixing (F_i^2 , equation 2) during three days of simulations for spring tides (A) and neap tides (B).

At larger scales, salinity in the eastern boundary showed a modulation due to the spring/neap tidal cycle (fortnightly variation) (Fig. C.4 a). Mixing was less intense during neap tides but still significant (Fig. C.4 a and 6 b). This phenomenon could be attributed to the origin of mixing processes; mainly proportional to the shear between layers as is parameterized in equations 2 and 5. As it was shown by Bruno et al. (2010), at subinertial scales non linear interactions among tidal components of the flow minimize the differences of maximum shear between neap and spring tides. This process could contribute to a more regular interfacial mixing than would be expected if only semidiurnal tide dynamics were considered. This fact has consequences on the biological features as will be explained below.

C.4.2. Biogeochemical variables

C.4.2.1. Biogeochemical features in the original AI

Using all the data inputs from previous works; the boundary conditions (section 2.3) were set up trying to simulate the pelagic dynamics of open-ocean waters of the Gulf of Cadiz. At first, conditions were similar to the proposed bio-province “*subtropical nutrient-limited winter-spring production period*” (Model 3) (Longhurst; 1995). The biomass and IDPP values (in node 50; Fig. C.5 b,c) were in the range reported by previous works in nearby open waters (NASE) (Longhurst, 1998; Marañón et al., 2003; Teira et al., 2005). Nevertheless, for the first time, a seasonal cycle in biomass and IDPP was described for this site. Main features included a main maximum in spring, a minimum during summer and a secondary maximum during autumn (node 50; Fig. C.5 b,c). This seasonal cycle was similar to Model 2 (*mid-latitude nutrient limited spring production peak*) or even Model 8 (*canonical nutrient-limited spring bloom of temperate waters*) (Longhurst; 1995).

Using a single-layer model dependent on tidal forcing, concepts as “mixed-layer depth” could not be used in this crude approach. However, nutrient concentrations were forced to follow mixed-layer dynamics (Fig. C.5 a), presenting higher values during winter (mixing season) and lower at summer (Navarro et al., 2006). The different seasonal cycle respect to Model 3 obtained in our results could be associated to the main assumption of the proposed Model 3, that is: “*productivity is not light limited, and increases during winter as the progressive deepening of the mixed layer recharges photic zone*” (Longhurst et al., 1995). Following this rationale, Navarro et al. (2012) stated that in the Gulf of Cadiz there is not light limitation. Using satellite data they found the maximum of chlorophyll concentration (0.3 mg m^{-3}) occurring during winter; as happens in the open Alboran Sea (Garcia-Gorriz and Carr; 1999). Nevertheless, during winter our single-layer ($\sim 150 \text{ m}$ in node 50) (Fig. C.4 b) presented the same thickness as mixed-layer reported in the Gulf (Navarro et al., 2012). With these conditions the simulated IDPP presented low values, suggesting light limitation (Fig. C.5 c). Chlorophyll concentration and temporal evolution (Fig. C.5 d) are similar to the ones reported by Navarro et al., (2012). However, there were decoupled patterns of biomass/ production with chlorophyll, arising from the use of the C/chlorophyll formulation proposed by Geider et al. (1996). As an advantage of the model, proposed formulation included and adaptable C/chlorophyll ratio and depends on available nutrients too (Geider et al., 1996; 1998). In the boundary condition, phytoplankton biomass was fixed along the year (9 mg C m^{-3}) (section 2.3). However biomass evolve

depending on favorable/unfavorable conditions for growth presenting maxima or minima in different seasons (node 50)(Fig. C.5 a).Therefore C/Chlorophyll ratio oscillated from 30 during winter to 60 and 80 at summer; for nanoflagellates and picophytoplankton respectively. These ratios are in the range of the reported values by Echevarría et al. (2009) (mean ratio of 59) in this area. Furthermore and supporting the simulated behavior, Reul et al. (2005) showed that photoacclimation of phytoplankton occurs in the close Alboran Sea, causing these decoupled biomass and chlorophyll patterns. Obviously, our approach was still simple; therefore the patterns found need a correct description combining *in situ* data (biomass, IDPP) with other methodologies as model simulations or satellite data.

Consequently, the expected mechanism for this pattern is the “Gran effect” or the “Critical-depth hypothesis” (Sverdrup, 1953). As it was explained above using a single-layer model depending on tidal forcing, concepts as “mixed layer” or “critical depth” should not be used. Therefore, seasonal cycle here was forced by the annual irradiance curve (maximum value in summer) and nutrients availability (minimum value in summer) (Fig. C.6 a). Biomass maxima were found then when there is a coincidence of enough nutrients and light to support phytoplankton growing, mainly during spring and autumn (Fig. C.5 a).

Unfortunately, previous works showing the cycle of total phytoplankton biomass in open waters of the Gulf could not be found. Reul et al. (2006) reported punctual values between 0-15 mg C m⁻³ for phytoplankton <13 µm. Echevarría et al. (2009) reported picophytoplankton biomass in the Gulf of about 5 mg C m⁻³ and Marañón et al. (2000) found that total autotrophic biomass were about 5-10 mg C m⁻³ for more oligotrophic open-ocean waters in the same latitude (Subtropical Gyre). Our results fall in the range previously reported (Fig. C.5 b), so the annual cycle depicted by our model could be regarded as a reasonable approach to plankton dynamics in the region.

In addition and emerging from the forcing conditions explained before (mainly light and nutrients cycle), simulations showed a phytoplankton seasonal succession in the AI (Fig. C.6 a). Nanoflagellates dominated during the blooms conditions (spring and autumn) and picophytoplankton during summer (Fig. C.6 a). These functional groups are the most representative groups for open Atlantic waters in the Gulf (Echevarría et al., 2009; Brotas et al., 2013). Furthermore, these groups were pointed as the fastest for growing at the end of the winter due to the fastest intrinsic growth rates (Taylor et al., 1993), but as it was said above there is a lack of *in situ* data to compare

C.4.2.2 Effect of the Strait of the Gibraltar on biogeochemical features

As a 1D two-layer model was used, coastal-channel interactions could not be taken into account. Consequently, advected chlorophyll patches from coastal areas (Vázquez et al., 2009) could not be reproduced by the model. However, these patches were detected only during 2-3 h in each tidal cycle (12 h) and mostly during spring tides (Macías et al., 2006; Ramírez-Romero et al., 2013; submitted). Furthermore during spring tides, an important amount of mixed waters did not traveled eastward concurrent with the chlorophyll patches (Ramírez-Romero et al., 2013; submitted). Therefore, this coupled model covered a wide part of the AI and these results could be considered as the background processes in the AJ, excluding the intermittent presence of coastal patches.

There is a biomass increase in the AI after passing the Strait, especially notable during spring and autumn (Fig. C.5 b). Mixing processes mainly around Camarinal Sill (Fig. C.7) could provide high nutrient concentrations (Fig. C.5 a) concomitant with a thinner surface layer in the eastern side of the Strait (Fig. C.4 b). Therefore this mechanism could be described like a “Gran effect” (Gómez et al., 2000b), as high nutrients and phytoplankton are found in a shoaling well-illuminated layer. However, this mechanism presents a tidal-related periodicity, mostly semidiurnal (Fig. C.3 a,b and C.4 a). As it is commented before mixing also occurs during neap tides (Fig. C.4 a and C.7 b), allowing a nutrient input and active growing also during these periods.

On the other hand, intense mixing could mean an important biomass loss for the surface layer (strong dilution). Thus, at short scales in the Strait there are two opposite processes regarding phytoplankton biomass: growth (primary production) versus mixing. Macías et al. (2007a) found a decrease of phytoplankton biomass along the Strait due to intense mixing concentrated around Tarifa Narrows. Nevertheless during summer and winter, biomass increase in the eastern side could not be appreciated (Fig. C.5 b). This fact could indicate that this fast response and increase of the phytoplankton biomass could depend on physiological state of the cells, simulated by the internal ratios of the BFM. With unfavorable conditions, light or nutrients during winter and summer respectively, simulated populations need more time to adapt internal ratios and present an effective increase of the biomass.

Unluckily, there is a lack of reported phytoplankton biomass annual cycle in the Strait. From a punctual sampling in the eastern side of the Strait, reported biomass reached 18-50 mg C m⁻³ (Reul et al., 2002; 2008). In addition, from a station in the AJ

and close to the Strait, biomass values presented a seasonal cycle with values in the former range, 40-50 mg C m⁻³ with minima during summer (24 mg C m⁻³) (Reul et al.; 2005). In the North side of the Western Alboran Gyre and in the AJ; Arín et al. (2002) reported phytoplankton biomass around 10-20 mg C m⁻³. These biomass values are in the range or slightly higher than those showed here (Fig. C.5 a). Furthermore, and coinciding with our simulations (Fig. C.6 b) sampled biomasses were dominated by nanoflagellates (40-70 %) throughout the year (Reul et al., 2002; 2005). During summer, picophytoplankton was also the most representative group (50%)(Reul et al., 2005).

Regarding primary production, simulated IDPP in the eastern side of the Strait were in the same range or even higher than in western side (Fig. C.5 c). However, the thickness of surface layer is quite thinner eastward the sill than westward (Fig. C.4 b). Therefore per unit of volume, values of primary production in the eastern side were 3-times higher than westward of the sill (data not shown). During late summer, this increase could be higher than 7-fold. Increased available-light in the surface layer (east side of the Strait) could trigger production along the year. Maxima differences in summer could be associated to the nutrient limitation in the AI (Fig. C.5 a). In this season, nutrients supply due to mixing processes is summed to the effect of light to raise the production in this period.

Former reported values of IDPP in the Strait rounded 14-66 mg C m⁻² d⁻¹ (Macías et al., 2009). Surprisingly these low values matched with high nutrients concentrations (nitrate ~3 µM) and chlorophyll maxima (0.4 mg m⁻³) close to surface. Our simulations also fall in this range of chlorophyll and nitrate (Fig. C.5 a,d) but estimated IDPP are considerably larger (Fig. C.5 c). In addition, using other *in situ* method (FRRF), Bartual et al. (2011) found a mean IDPP in oligotrophic waters in the Strait of 81.91±53.76 mg C m⁻² day⁻¹ (100 m). Macías et al. (2009) suggested that photoinhibition could cause these unexpected low values. At long terms, the Strait dynamics could raise a deep chlorophyll maximum from 100m to close to the surface in approximately one day (Macias et al., 2007a; 2008b). Specifically, Bartual et al. (2011) found that this raising of the maximum could occur in ~20 min. in the vicinity of the sill. Also, this maximum is under high turbulent levels (Wesson and Gregg, 1994); favoring the exposition of the phytoplankton to harmful light levels. Unfortunately, BFM does not include photoinhibition in its formulation (Vichi et al., 2007 b), thus this mechanism could not be appreciated in our results.

In addition, Moran et al. (2002) reported higher IDPP ($330 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) values westward within the Alboran Sea (AJ and WAG), and Arín et al. (2002) reported an active growth of phytoplankton in that same station. An explanation for this could be that after passing through the Strait, phytoplankton communities in the AJ need a relative long time to become acclimated to the new light conditions.

In general terms, the relative importance of picophytoplankton decreases from the Gulf of Cádiz towards Alborán Sea, because of the upwelling processes in this area (Echevarría et al., 2009). However this pattern is not applicable in the AJ influence area and in the WAG (Arín et al., 2002; Reul et al., 2005). This was also the case in our results (Fig. C.6 b). Nevertheless, the intense physical processes in the Strait force the waters to have a short residence time in the domain, around 22 h, similar to the results of Macías et al., 2007a. This time span did not allow observing a posterior evolution of the phytoplankton immersed in high nutrients and high light levels. As it was commented, at this short scale only the fast responding groups with high intrinsic growth rates could be observed to have a response (picophytoplankton or nanoflagellates) (Fig. C.6 d). A fast response of nanoflagellates to the biogeochemical changes occurring in the Strait was also showed by Reul et al. (2008). At longer scales, the phytoplankton biomass would tend to be larger in this favorable conditions and the group succession in the AJ could be different. In these long scales, zooplankton should be included, as picophytoplankton use to be intensively grazed (e.g. Taylor et al., 1993; Quevedo and Anadón, 2001).

In conclusion, we collected the relevant results in a “Longhurst diagram” (Fig. C.8), proposing this seasonal cycle for the Strait of Gibraltar region. There was a tidal signal (mostly semidiurnal) superimposed over this cycle, not took into account in this figure for a better visualization of the results. We suggest these results for include as boundary condition or input for biological models of the Mediterranean Sea.

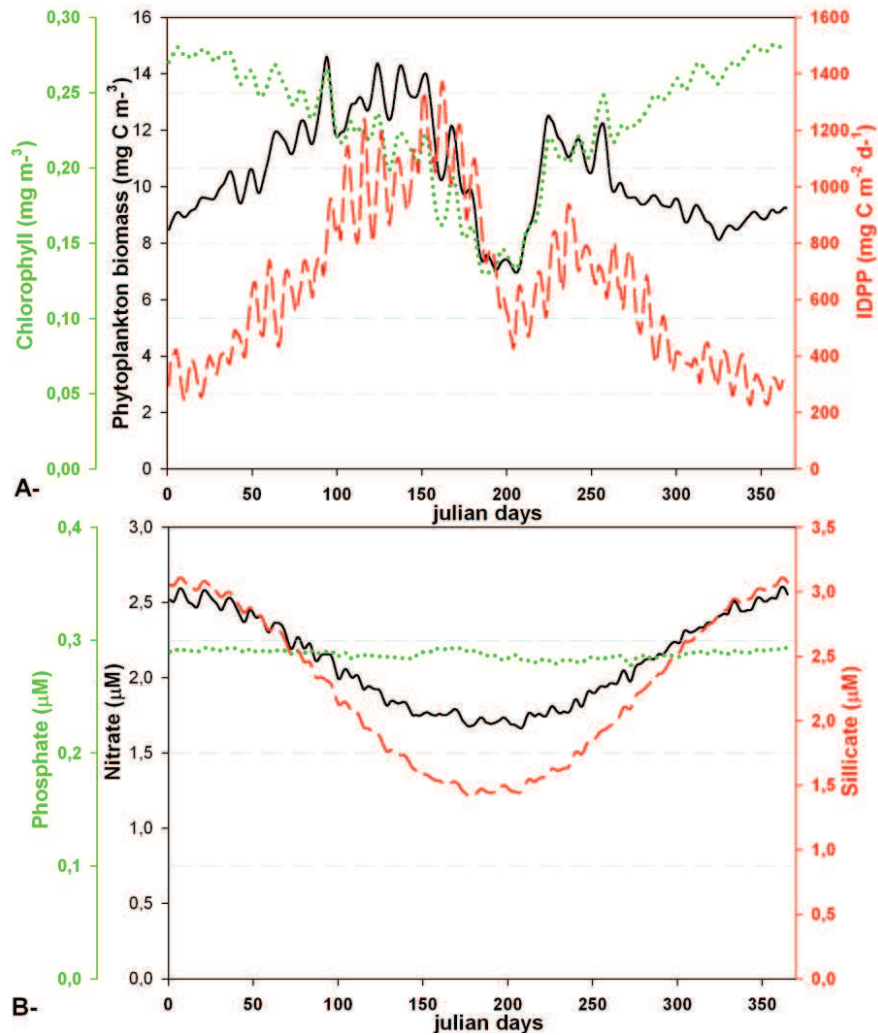


Figure C.8: Longhurst diagram for the Strait of Gibraltar (node 200). A: Black line represents Phytoplankton biomass (mg C m^{-3}). Green dotted line represents Chlorophyll concentration (mg m^{-3}). Red broken line represents IDPP ($\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$). B: Black line represents Nitrate concentration (μM). Green dotted line represents Phosphate concentration (μM). Red broken line represents Silicate concentration (μM)

The Alboran Sea has been described as the most productive area in the Mediterranean Sea (Siokou-Frangou et al., 2010). In this area, Lazzari et al. (2012) estimated an integrated production of $274 \pm 11 \text{ g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$, defining this area as mesotrophic (production between 100 and $300 \text{ g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$), while the eastern Mediterranean is typically oligotrophic. In this work, AI in the easternmost side of the Strait presented an integrated production of $105 \text{ g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$, which is barely within this range. Nevertheless the AI containing constantly high nutrients levels and phytoplankton actively growing could have an effect of fertilization and biomass increase in the upper layer of the NW Alboran Sea. Coastal upwelling has been described as a crucial process to enhance the primary production in this area (e.g. Rodríguez et al., 1998; Macías et al., 2009). However, the effect of the AI should not

be disregarded (Oguz et al., 2013). Using this crude approximation of the AI without taking into account the role of NACW, AI could supply of 275.13 tons m^{-1} year $^{-1}$ of nitrate to the surface Alboran Sea. Sarhan et al. (2000) reported 13.9 tons m^{-1} year $^{-1}$ of nitrate, summing different modes of upwelling in Alboran Sea (northwestern coast). It should be said that these values are per linear meter parallel to the coast, being the Strait section about 20 km at the easternmost boundary in our domain and the coastal upwelling extending \sim 50 km. Performing the calculations, it could be computed that these phenomena mean 4.950 and 0.695 megatons nitrate year $^{-1}$ respectively, being the Strait's supply one order of magnitude higher than that of the coastal upwelling. Thus, during inactive periods of this coastal upwelling, the relevance of the Strait raises, as it plays a role of quasi-constant fertilization of the Alboran Sea. Furthermore, Huertas et al. (2012) reported that the AI means an input of 4.69 megatons year $^{-1}$ of nitrate; in spite of a simple approach our results fall in this range with 4.95 megatons year $^{-1}$ of nitrate.

Regarding phytoplankton biomass, our data show that AI supply to Alboran Sea with 230 ± 40 tons C d^{-1} (84.2 ktons C year $^{-1}$); presenting a season cycle with minima during summer (180 tons C d^{-1}) and maxima during first spring (320 tons C d^{-1}). There is only one reported value of this supply; Reul et al. (2002) from *in situ* data (a single-day), reported an autotrophic biomass of \sim 2500 tons C d^{-1} . In addition it is worth saying this phytoplankton biomass is transported in favorable conditions for growth, immersed in high nutrients concentration and high light levels as commented above.

Aiming to improve our understanding of biological processes in the Strait, more complex and extended models should be developed. In the physical part, this model should include 2D or 3D dynamics in order to analyze coastal-channel interactions and solving accurately biological processes as primary production. Biological model should include photoinhibition processes aiming to investigate the unexpectedly low primary production values in the Strait. Also, model domain should be extended towards the Alboran Sea for observing the evolution of the plankton communities under new conditions after passing through the Strait, including zooplankton dynamics. All this processes should be backed up with corresponding observations.

C.5.Conclusions.

This chapter presents the effect of the process occurring in the Strait of Gibraltar over the biogeochemical features of the AI, focusing on the phytoplankton. First of all, from crude assumptions this model shows the seasonal cycle of the phytoplankton in the AI coming from the Gulf of Cádiz. Main characteristics are biomass and primary production maxima during summer and autumn, when nanoflagellates are the most representative phytoplankton group. Minima of biomass and production in the AI are found during the summer season dominated by picophytoplankton. Physical processes in the Strait mean a relatively-constant nutrient supply and a thinner surface-layer (raising the available light for phytoplankton). These phenomena trigger primary production and raise phytoplankton biomass, especially during spring and autumn. These processes also modified the seasonal succession in the AI at short scale, intensifying the dominance of nanoflagellates (spring and autumn) and picophytoplankton (summer). Finally, all this processes mean a quasi-constant fertilization of the surface Alboran waters through a relevant supply of nitrate and phytoplankton in favorable conditions for growth.

*¡Y son tan sólo pensamiento,
imágenes, cálculos! Pero tan reales parecen,
que no sabemos, de estos dos mundos, cuál es el impostor:
si el del galope de los cálculos a las órdenes de la mente
o el de las hojas que se dejan, indolentemente,
mecer en la luminosa turbulencia.*

(“Simulación del viento en un ordenador”, David Jou)

Sección 3.

Capítulo D.

Efecto de la turbulencia sobre
la distribución vertical del fitoplancton.
Consecuencias del cambio climático.

D.1. Introducción

D.1.1. Turbulencia y plancton

La turbulencia es una característica ubicua de los flujos geofísicos que surge como consecuencia de la transferencia de energía de escalas mayores a otras menores (Kolmogorov, 1941). En los ecosistemas marinos, los organismos pequeños y con movilidad reducida, o bien sin ella, como las células de fitoplancton, están inmersos en un ambiente turbulento que afecta a diferentes procesos biológicos. Estos procesos abarcan desde la fotosíntesis (Belyaev, 1992), la asimilación de nutrientes (Lazier and Mann, 1989; Bowen et al., 1993), las tasas de encuentro y depredación (Rothschild and Osborn, 1988) a incluso la composición de la comunidad (Margalef, 1978; Falkowski and Oliver, 2007). La distribución del plancton ha sido, también, tradicionalmente vinculada a la naturaleza turbulenta del océano (Platt, 1972), tanto en la escala vertical como en la horizontal (Abraham, 1998; Franks, 2005; d'Ovidio et al., 2010).

Una de las características más habituales en la distribución vertical del plancton es la presencia de un Máximo Profundo de Clorofila (MPC) (Cullen, 1982). Como primera aproximación, la presencia del MPC puede explicarse por la existencia de dos gradientes verticales opuestos que controlan la biomasa planctónica: la luz disponible (que disminuye con la profundidad) y la concentración de nutrientes (que aumenta con la profundidad) (Longhurst and Harrison, 1989). Según esto, la biomasa del fitoplancton encontraría como idónea una zona restringida, donde encontraría la luz y nutrientes suficientes para realizar la fotosíntesis y presentar un crecimiento neto positivo.

Sin embargo, existen evidencias de que la aparición del MPC puede venir explicada por la fotoaclimatación de las células de fitoplancton, es decir, por un aumento del contenido de clorofila por célula (baja relación C/Cla) (Falkowski, 1980; Fennel and Boss, 2003). Este fenómeno ocurre sobre todo en el océano subtropical, donde el MPC no coincide con el máximo de abundancia de células, biomasa o producción primaria (Zubkov et al., 2000; Pérez et al., 2006). Sin embargo, dado que típicamente existe un aumento de la relación C/Cla con la profundidad (Cullen and Lewis, 1988), la presencia de un Máximo Profundo Biomasa (MPB) usualmente implica la existencia de un MPC, especialmente en la fase temprana de la estación productiva (primavera) en zonas templadas del océano.

Aunque los factores que hacen plausible la presencia del MPC en la zona superficial del océano parecen bien establecidos, los mecanismos que controlan su posición exacta en la columna de agua siguen debatiéndose en la actualidad. Así, se han propuesto procesos biológicos, que incluyen: producción preferente en la nutriclina (como se explicó anteriormente), comportamiento (“*behavioural aspects*”) del fitoplancton (como la variación en la flotabilidad de las células) o fotoaclimatación a través de la variación de la relación C/Cla (Cullen, 1982; Falkowski, 1998; Fennel and Boss, 2003). Los procesos físicos propuestos incluyen variaciones en la velocidad de sedimentación de las células a través de gradientes de densidad (Riley et al., 1949; Bienfang, 1980) y erosión o intrusiones horizontales asociadas a movimientos de masas de agua (Mann and Lazier, 1991). Todos los mecanismos propuestos no son exclusivos y pueden contribuir simultáneamente a controlar la posición del MPC dentro de la columna de agua.

Por otra parte, el papel de la turbulencia y la modulación que ejerce sobre la distribución vertical del plancton no se ha aclarado aún suficientemente. La turbulencia podría modificar la distribución vertical de la comunidad a través de variaciones en la tasa de difusividad de las partículas suspendidas en el fluido. Como consecuencia de esto, partículas más densas que el fluido no podrían permanecer en zonas de altas fluctuaciones de la vorticidad y se acumularían en zonas con baja fluctuación de la vorticidad (Wang et al. 2000; Mitchell et al. 2008; Schmitt & Seuront, 2008). Este efecto se ha observado en trabajos que usan modelos con rutinas tipo “*random-walk*” (e.g., Druet & Zieliński 1994; Dzierzbicka 2006; Ross, 2006). No obstante, la mayoría de estos estudios solo consideran un perfil de turbulencia homogéneo; pocos estudios consideran la influencia de la variación en vertical de la difusividad en los movimientos de las partículas (Ross & Sharples, 2004).

El régimen turbulento puede, por otro lado, afectar a la velocidad de sedimentación de las partículas. Según resultados obtenidos con simulaciones numéricas, la turbulencia puede aumentar la sedimentación de partículas pesadas en un fluido (Yang & Leui 1998; De Lillo et al. 2008), en función de varios factores. En particular, el número de Stokes (relación entre la escala temporal de las partículas y la menor escala temporal del movimiento turbulento) es el factor que más fuertemente influye en la sensibilidad de la velocidad de sedimentación ante el flujo turbulento (Wang & Maxey, 1993).

Asimismo, existen varios trabajos de laboratorio que muestran como la turbulencia afecta a esta velocidad de sedimentación. Algunos estudios concluyen que la turbulencia reduce la velocidad de sedimentación (Brucato et al. 1998; Zhou & Cheng 2009); mientras que otros indican que la turbulencia aumenta la tendencia natural de las partículas (a flotar o hundirse) (Aliseda et al., 2002; Yang y Shy, 2003; Ruiz et al. 2004; Schimdt & Seuront 2008). Aunque la mayoría de estos trabajos usaron partículas inertes, un experimento se llevó a cabo con cultivos de fitoplancton y usando diferentes sistemas de generación de turbulencia (Ruiz et al. 2004). Este trabajo concluye que la turbulencia aumenta la velocidad de sedimentación de las partículas del plancton en función de la relación entre la microescala de Kolmogorov, el tamaño de la partícula y su tendencia natural a flotar o hundirse.

Extrapolar estos experimentos de laboratorio a la naturaleza conlleva una gran dificultad. En parte esto se explica por la ausencia de medidas apropiadas, ya que las estimaciones de la turbulencia son difíciles de realizar en ambientes acuáticos (Kiørboe, 1993) y se ha acostumbrado a usar diferentes métodos de estimación. Entre estos métodos destaca el cálculo del grado de estratificación de la columna de agua; así, se supone que la turbulencia debe ser baja en zonas muy estratificadas de la columna y alta en zonas poco estratificadas (Jassby and Powell, 1975). De este modo, la relación entre turbulencia y distribución vertical de plancton se ha discutido en términos de la estratificación de la columna de agua (Abbott et al., 1984; Fasham et al., 1985; Seuront and Lagadeuc, 1997). Sin embargo, tal como lo explican Brainerd y Gregg (1995), la “capa mezclada” (zona no estratificada de la columna) no siempre corresponde con la zona de la columna de agua que se mezcla activamente y que presenta niveles altos de turbulencia (“capa de mezcla”).

El desarrollo de microperfiladores de alta frecuencia ha permitido medidas más precisas sobre la estructura vertical de la turbulencia y de la distribución de fluorescencia de forma simultánea. En años recientes, el desarrollo comercial de una microsonda para la turbulencia (TurboMAP) (Wolk et al., 2002) ha permitido que aumenten los estudios sobre la turbulencia y la distribución del plancton (Yamazaki et al., 2006 and 2010; Doubell et al., 2009; Prairie et al., 2011). Sin embargo, la mayoría de estos trabajos se centran en la estructura a nivel de microescala de la turbulencia (por debajo del centímetro) (Wolk et al., 2002; Yamazaki et al., 2006) y sus consecuencias biológicas (Doubell et al., 2009). Solo dos trabajos han examinado los patrones macroscópicos (> 1m) que surgen de esas interacciones a nivel de microescala (Yamazaki et al., 2010; Prairie et al., 2011); sin embargo estos dos

trabajos únicamente se centran en una región oceánica determinada y en una época concreta. Por tanto, en la literatura actual falta una descripción más generalizada de la relación entre las distribuciones de fitoplancton y turbulencia en las capas superficiales del océano.

D.1.2. Cambio climático y turbulencia

Por otra parte, es un hecho aceptado por la comunidad científica que, debido en gran parte a la actividad del ser humano, el clima va a sufrir cambios en el futuro. Según los escenarios previstos, que tienen en cuenta las diferentes emisiones supuestas de CO₂ a la atmósfera, se produciría un calentamiento de ésta que provocaría una mayor estratificación del océano superficial. Este fenómeno se debería tanto al aumento de la temperatura superficial como por el aumento de las precipitaciones (Manabe et al., 1991; Sarmiento et al., 1998; Boop et al., 2001). El aumento global de la temperatura superficial del océano ya es detectable según han recogido series de datos que comenzaron hace mas de 40 años (Levitus et al., 2000).

Este aumento de la estratificación llevaría a una reducción de la entrada de nutrientes a la capa superficial. Este proceso disminuiría la producción primaria lo que conllevaría una reducción del carbono atmosférico/superficial exportado al océano profundo, significando esto una retroalimentación positiva para el calentamiento global (Sarmiento et al., 1998; Boop et al., 2001; Schmittner, 2005). Por otro lado, otra consecuencia aceptada del cambio climático sería un aumento del forzamiento por viento, debido tanto a una intensificación de los patrones generales atmosféricos (Hoskins and Valdes, 1990; Toggeweller and Russell, 2008) y un aumento de la frecuencia y la intensidad de las tormentas (Ulbrich and Christoph, 1999). Se espera que estos fenómenos aumenten los niveles de turbulencia del océano superficial, a su vez mas aislado del océano profundo por el aumento de estratificación como se explicó anteriormente (Jumars et al., 2009). Como estos cambios en los niveles de estratificación y turbulencia puedan afectar a la distribución de plancton en el futuro es aún una incógnita para la comunidad científica internacional.

D.1.3. Objetivos:

En este capítulo se evaluará el efecto que la turbulencia tiene al interaccionar con el fitoplancton y sus consecuencias sobre su distribución vertical y con ello la posición del MPC. Este estudio se basará en el análisis una gran cantidad de perfiles de turbulencia y fluorescencia registrados simultáneamente, cuya procedencia

corresponde a regiones del océano diferentes, lo que nos permitirá extraer patrones y mecanismos comunes.

Posteriormente y a través de un modelo acoplado sencillo físico-biológico, se explorarán los diferentes mecanismos en los que la turbulencia puede afectar a la distribución vertical de fitoplancton. Estos mecanismos se cuantificarán por separado mediante diferentes series de simulaciones diseñadas con este objetivo en particular.

Finalmente, tras conocer los mecanismos clave y tras desarrollar el modelo acoplado, se realizarán simulaciones basadas en condiciones promedio actuales de estratificación y turbulencia y, por otro lado, en unas previsible condiciones futuras derivadas del cambio climático. Comparando los resultados de estas simulaciones se estimarían las consecuencias del cambio climático sobre la distribución vertical de fitoplancton y sobre los flujos verticales de exportación de materia orgánica particulada hacia el océano profundo.

D.2. Material y métodos

D.2.1 Datos de campo: descripción y tratamiento de los perfiles

El TurboMAP-L (Doubell et al. 2009) es una microsonda de alta frecuencia que registra conductividad, temperatura, cizalla vertical y fluorescencia en escalas por debajo del centímetro. Este instrumento se lanza desde la cubierta del buque y realiza medidas en la columna de agua en caída libre con una velocidad vertical entre 0.5 y 0.8 m s⁻¹. A partir de las medidas de cizalla de este instrumento, se estiman las tasas de disipación de energía cinética turbulenta (ϵ , m² s⁻³) siguiendo esta formulación:

$$\epsilon = (15/2)\nu\overline{\left(\frac{\partial u}{\partial z}\right)^2}; \quad (\text{ecuación 1})$$

Donde ν es la viscosidad cinemática ($\nu = 10^{-6}$ m² s⁻³) y $\left(\frac{\partial u}{\partial z}\right)$ es la cizalla vertical, registrada por el TurboMAP y promediada en intervalos de 1m (Yamazaki et al. 2010). Se analizaron 64 perfiles del TurboMAP, procediendo de regiones marinas con diferentes características (Figura D.1): afloramiento costero (Mar de Alborán), zona de gran influencia mareal (Estrecho de Gibraltar), zona oligotrófica (aguas abiertas del Atlántico Norte) y Océano Antártico.

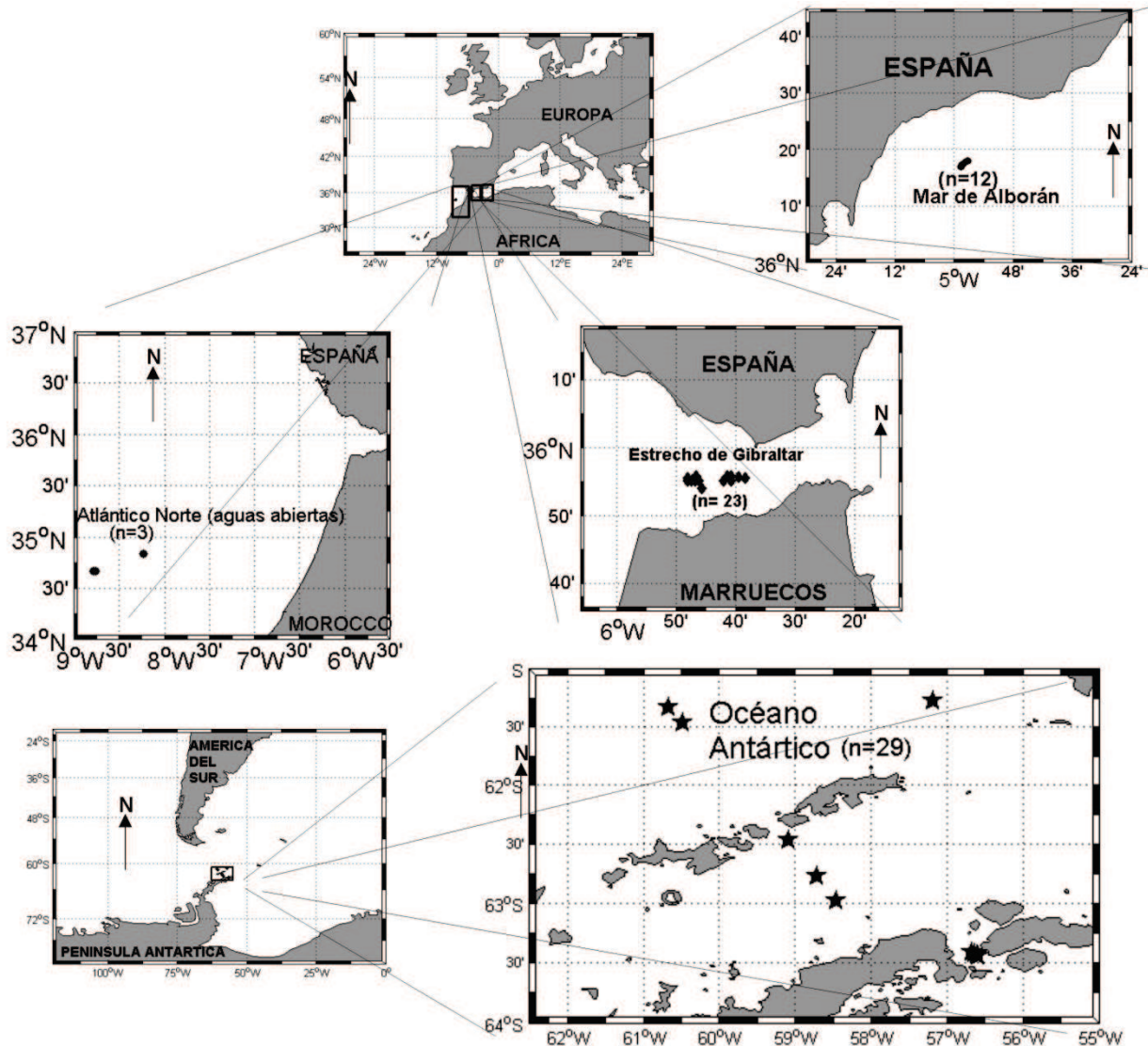


Figura D.1: Localización y número de perfiles de las cuatro regiones incluidas en este estudio.

Cada perfil de fluorescencia se ajustó a una curva tipo gaussiano siguiendo a Platt et al. (1988):

$$F(z) = F_0 + \text{MPC}_{\max} \exp \left[-\frac{(z - \text{MPC}_{\text{prof}})^2}{\text{MPC}_{\text{esp}}} \right]; \quad (\text{ecuación 2})$$

donde $F(z)$ es la fluorescencia definida en función de la profundidad (z) y F_0 es la fluorescencia de fondo (o base). Esta ecuación proporciona la posición del máximo de fluorescencia (MPC_{prof} , m), el valor del máximo sobre el nivel base (MPC_{\max} , unidades relativas u.r.) y el espesor vertical del MPC (MPC_{esp} , m) (Figura D.2 a y c). Además, la intensidad relativa del MPC se calculó para cada perfil de la forma $(\text{MPC}_{\max} - F_0)/\text{MPC}_{\max}$.

El mismo tipo de curva se ha usado para el ajuste de los perfiles de ε , ya que una característica constante en los perfiles es la presencia de un máximo subsuperficial de ε (ejemplos en la Figuras D.2 b y d). La ecuación que definiría esto sería:

$$\varepsilon(z) = \varepsilon_0 + \varepsilon_{\max} \exp\left[-\frac{(z - \text{MST}_{\text{prof}})^2}{\text{MST}_{\text{esp}}}\right]; \text{ (ecuación 3)}$$

donde $\varepsilon(z)$ es la tasa de disipación de la energía cinética turbulenta, definida en función de la profundidad y $\varepsilon_0(z)$ es el nivel basal de esta tasa de disipación. Al igual que en la ecuación anterior, esta expresión proporciona los valores máximos de ε en el pico subsuperficial o Máximo Subsoperficial de Turbulencia (MST), la posición y extensión vertical del pico (MST_{prof} y MST_{esp}). Esta ecuación 3 se aplicó a los 64 perfiles de ε disponibles, que se consideraban “positivos” cuando la correlación entre los datos registrados y los ajustados era alta ($r^2 > 0.5$) y significativa ($p < 0.05$).

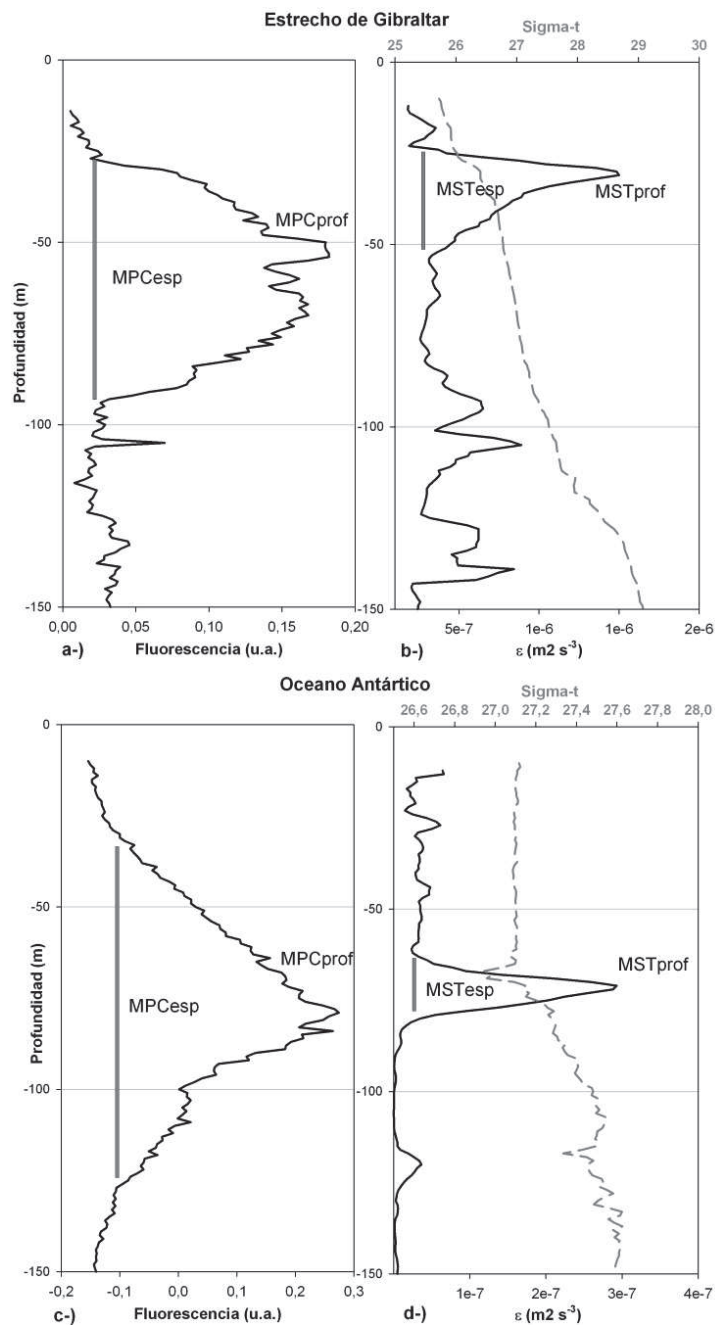


Figura D.2: Ejemplos de perfiles representativos de fluorescencia y ϵ . A la izquierda se muestran los perfiles de fluorescencia (línea negra) y los parámetros obtenidos a través del ajuste gaussiano (ecuación 2): MPC_{prof} , MPC_{esp} . A la derecha se muestran los perfiles de ϵ (línea negra) y los parámetros obtenidos a través del ajuste gaussiano (ecuación 3): MST_{prof} , MST_{esp} . A su vez la densidad (σ -t) se muestra (línea gris discontinua).

D.2.2 Descripción del modelo acoplado 1D.

Para analizar las interacciones entre la estratificación, turbulencia y fitoplancton, se ha diseñado un modelo de la forma más sencilla posible, tanto desde la perspectiva física como biológica.

D.2.2.1. Marco físico

La ecuación de difusión-advección-reacción (ecuación 4) es la base sobre la que se desarrolló el modelo acoplado físico-biológico en 1D (dimensión vertical). Esta aproximación se ha usado en gran número de trabajos clásicos (Riley et al., 1949; Steele and Yentsch, 1960) y se sigue usando en la actualidad (Huisman et al., 2006; De Lillo et al. 2008):

$$\frac{\partial C}{\partial t} + \frac{\partial uC}{\partial x} + \frac{\partial vC}{\partial y} + \frac{\partial w_t C}{\partial z} = -\frac{\partial}{\partial z} \left(-k_v \frac{\partial C}{\partial z} \right) + \text{reacción} \quad ; \text{(ecuación 4)}$$

donde C es la propiedad analizada, k_v es el coeficiente de difusividad vertical y (u,v,w) son las componentes de la velocidad del fluido. La velocidad vertical total (w_t) sería la suma de la velocidad del agua (w) mas la velocidad de sedimentación/ascensión de las partículas (w_t) inmersas en el fluido, $w_t = w + w_p$.

La fórmula que define a k_v sería:

$$k_v = \frac{0.25\varepsilon}{N^2} \quad ; \text{(m}^2 \text{ s}^{-1}\text{)} \quad \text{(ecuación 5)}$$

dónde N^2 es la frecuencia de flotación (Gill, 1982), y que se calculó a partir del promedio de datos de campo (Figura D.3 a y b) :

$$N^2 = -g/\rho \frac{\partial \rho}{\partial z} \quad ; \text{(s}^{-1}\text{)} \quad \text{(ecuación 6)}$$

Donde g es la fuerza de la gravedad, y ρ es la densidad del agua. Los términos a la izquierda de la igualdad (ecuación 4) son los términos advectivos, mientras que a la derecha está el término difusivo. El término de “reacción” incorpora los procesos biológicos (crecimiento, mortalidad, etc).

Asumiendo la incompresibilidad del fluido $\left(\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0 \right)$, omitiendo variaciones horizontales y asumiendo que la velocidades verticales son despreciables respecto a la velocidad vertical de la partícula, $w_t = w + w_p \cong w_p$, la ecuación 5 queda reducida a:

$$\frac{\partial C}{\partial t} = \text{reacción} - w_p \frac{\partial C}{\partial z} - \frac{\partial}{\partial z} \left(-k_v \frac{\partial C}{\partial z} \right) \quad ; \text{(ecuación 7)}$$

Esta ecuación 7 indica que la tasa de variación temporal de cambio de la propiedad C, depende de los procesos biológicos (“reacción”) y de dos flujos: un término de advección vertical que depende de la velocidad de sedimentación (w_p) y un término de difusión, que depende del coeficiente de difusividad vertical (k_v).

D.2.2.2. Modelo biológico

La ecuación 7 se ha aplicado para el fitoplancton (P) y nitrógeno disuelto (N). Para el nitrógeno disuelto, se asume $w_p = 0$, pero para el fitoplancton esta velocidad puede ser diferente a cero. Añadiendo diferentes términos biológicos (“reacción”) a la ecuación 5, se crea un modelo sencillo unidimensional (1D) de la dinámica vertical del fitoplancton, muy similar al propuesto por Huisman et al. (2006) para estudiar la distribución vertical del fitoplancton:

$$\frac{\partial P}{\partial t} = (f_i * V_p * Q - m) * P - w_p \frac{\partial P}{\partial z} - \frac{\partial}{\partial z} \left(-k_v \frac{\partial P}{\partial z} \right); \text{ (mol N m}^{-3}\text{) (ecuación 8)}$$

$$\frac{\partial N}{\partial t} = -(f_i * V_p * Q - m) * P - \frac{\partial}{\partial z} \left(-k_v \frac{\partial N}{\partial z} \right); \text{ (mol N m}^{-3}\text{) (ecuación 9)}$$

donde V_p es la tasa máxima de crecimiento del fitoplancton, Q es el factor de limitación por nutrientes (ecuación 13) y m es la tasa de mortalidad natural del fitoplancton (ecuación 14). El factor de limitación por luz (ecuación 10) está basado en Franks (2002):

$$f_i = \left(\frac{I}{I_{opt}} \right)^{(1 - I/I_{opt})}; \text{ (ecuación 10)}$$

En esta ecuación I_{opt} es la radiación óptima para el crecimiento del fitoplancton (Tabla D.1), y I es la intensidad de la luz a cada profundidad, definida como:

$$I(z) = I_0 * e^{-(\lambda_w + \lambda_{Chla} * P) * z}; \text{ (ecuación 11)}$$

donde I_0 es la radiación superficial, λ_w es el coeficiente de atenuación del agua de mar pura y λ_{Chla} es el coeficiente de absorción debido a la Clorofila. La radiación superficial (I_0) se simuló con una variación noche/día de 0 a I_{max} ($2000 \mu E m^{-2} s^{-1}$) siguiendo la ecuación 12, donde t es el tiempo en días:

$$I_0 = \max [0, I_{max} \sin(2\pi(t - 0.25))]; \text{ (ecuación 12)}$$

El factor de limitación por nutrientes (Q) se expresa como:

$$Q = \frac{N}{(k_1 + N)}; \text{ (ecuación 13)}$$

Donde k_1 es la constante de semisaturación para la asimilación de nutrientes, y la mortalidad del fitoplancton sigue esta expresión:

$$m = \left(\frac{(\mu_1 P^2)}{k_5} \right); \text{ (ecuación 14)}$$

Donde μ_1 es la tasa máxima de mortalidad y k_5 es la constante de semisaturación para la mortalidad natural del fitoplancton.

Las unidades y el modelo se basan en el Nitrógeno (mmol N m^{-3}), ya que generalmente se asume que es el principal nutriente limitante para el crecimiento del fitoplancton en el océano. Los parámetros biológicos usados en estas ecuaciones proceden de la bibliografía consultada, asumiendo un tipo de fitoplancton (Tabla D.I) compuesto por células pequeñas (“picofitoplancton”), adaptado a ambientes más luminosos, con alta afinidad por nutrientes y baja tasa de crecimiento (adaptada a ambientes oligotróficos); tal como describe Koné et al. (2005).

Parámetro	Unidades	Valor	Fuente
V_p, tasa máxima de crecimiento	d^{-1}	1	Koné et al., 2005
μ_1, tasa máxima de mortalidad	d^{-1}	0.05	Fasham et al., 1990
K_1, constante de semisaturación para la asimilación de nutrientes	--	0.1	Koné et al., 2005
k_5, constante de semisaturación de la mortalidad	--	0.2	Fasham et al., 1990
λ_w, coeficiente de extinción de la luz por agua del mar pura	m^{-1}	0.05	Varela et al., 1994
λ_{Chla}, coeficiente de absorción de la luz debido al fitoplancton	$(\text{mg N m}^{-3})^{-1} \text{m}^{-1}$	0.016	Kishi et al., 2007
I_{opt}, Irradiancia óptima	W m^{-2}	100	Follows et al., 2007

Tabla D.I. Valores de los parámetros biológicos usados en las simulaciones

D.2.2.3. Configuración de las simulaciones

La evolución espacial y temporal de las variables de estado se simuló en una malla de tipo euleriana (0-200 m) con una resolución vertical de $\Delta z=1\text{m}$ y una

resolución temporal de $\Delta t=1/100$ d. Las condiciones de contorno (siguiendo a Klausmeier y Litchman, 2001) se definen como:

$$\text{En } z=0; \quad k_v \frac{\partial P}{\partial z} - w \frac{\partial P}{\partial z} = \frac{\partial N}{\partial z} = 0; \quad (\text{ecuación 15})$$

$$\text{En } z=200; \quad \frac{\partial P}{\partial z} = 0; \quad N(200, t) = N_{\text{deep}} = \text{constante}; \quad (\text{ecuación 16})$$

En todas las simulaciones, se ha asumido un perfil estacionario de densidad. Los perfiles de N^2 y ϵ se han ajustado al promedio de los datos de campo obtenidos con el TurboMAP (Figura D.3 a y b). Finalmente, la velocidad de sedimentación del fitoplancton se calculó en función de la turbulencia siguiendo la relación empírica hallada en experimentos de laboratorio por Ruiz et al. (2004) (Figura D.3 a):

$$w_p = -(e^{((\log \epsilon + 135)/1.626)} + 69.5); \quad (\text{m d}^{-1}) \quad (\text{ecuación 17})$$

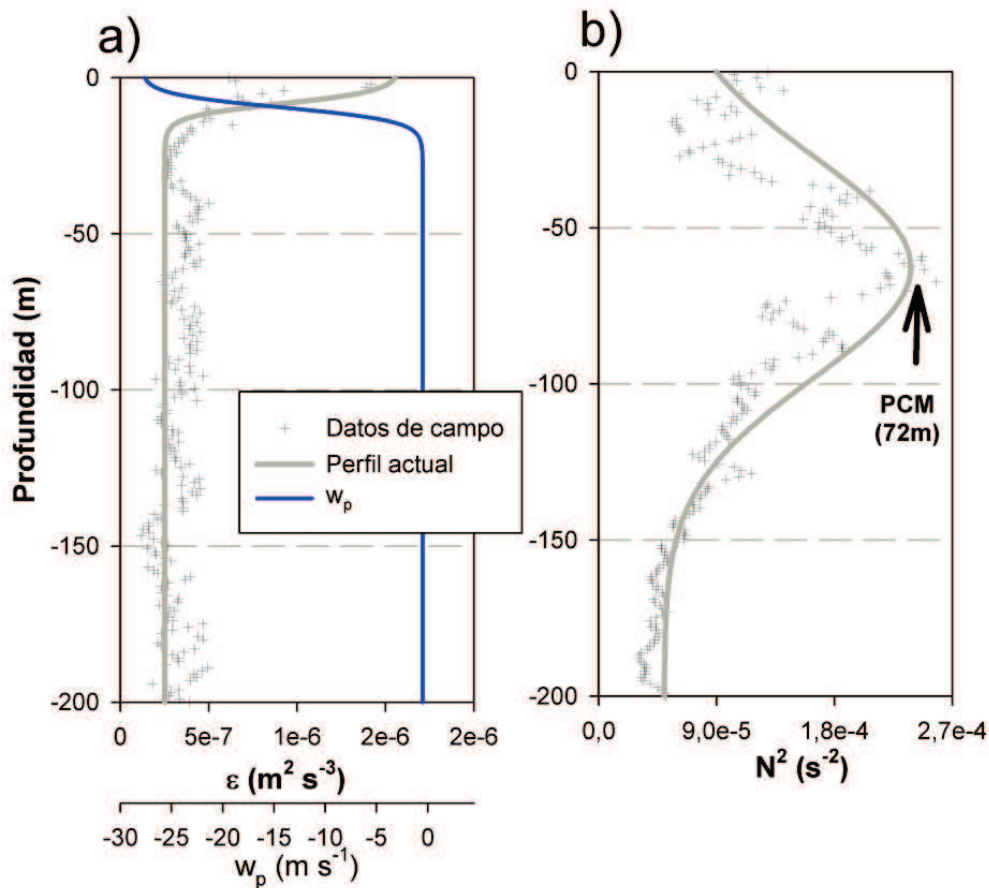


Figura D.3: Perfiles usados de a) ϵ y b) N^2 . Las cruces representan los datos de campo promediados, la línea gris serían las condiciones actuales (ajustadas a los datos de campo) y la línea negra serían las condiciones futuras (tal como se ha descrito en el texto). La flecha negra (b) señala la profundidad a la que se encuentra la base de la capa de mezcla (PCM). En a) se muestra el perfil de w_p para células grandes usado (línea azul) según la ecuación 17.

D.2.3 Descripción de las simulaciones

El modelo acoplado físico-biológico descrito anteriormente se ha usado para ejecutar un gran número de simulaciones, variando diferentes parámetros y formulaciones, persiguiendo comprobar los diferentes efectos de la turbulencia en la distribución vertical de la biomasa del fitoplancton.

Todas las simulaciones comienzan con unas condiciones iniciales donde P y N son constantes en la vertical y se ejecutaron durante 50 días, hasta alcanzar perfiles estables de P y N. Finalmente, el perfil de biomasa se ajustaba a la curva gaussiana propuesta por Platt (1988) (ecuación 2) para determinar la posición, intensidad y espesor del MPC tal como se describe anteriormente (apartado 2.1).

D.2.3.1. w_p y k_v constantes

En esta simulación se han asumidos constantes (respecto a la profundidad) la velocidad de sedimentación ($w_p = -1.5 \text{ m d}^{-1}$) y el coeficiente vertical de difusividad ($k_v = 200 \text{ m}^2 \text{ d}^{-1}$). Esta simulación nos permite identificar el efecto único de los procesos biológicos (como la co-limitación por nutrientes y luz); definiendo de este modo la situación de referencia.

D.2.3.2. ε variando en profundidad

Como se indica en el apartado 2.1, el perfil de ε no es constante con la profundidad, sigue una curva gaussiana con un pico subsuperficial tal como se puede observar en los diferentes perfiles obtenidos (ejemplos de esto en la Figura D.2 b y d). Sin embargo, para las diferentes simulaciones se ha usado un perfil basado en un perfil promediado y aproximado por un ajuste de mínimos cuadrados a una curva sigmoidea (Figura D.3 a) del tipo:

$$\varepsilon(z) = 10 \left[-5.8 - \frac{0.8e^{(0.45z)}}{100 - e^{(0.45z)}} \right]; (\text{m}^2 \text{ s}^{-3}) \text{ (ecuación 18)}$$

El mismo conjunto de datos se usó para crear un perfil promedio de N^2 (Figura D.3 b) a través del ajuste a una curva gaussiana (ecuación 2). A través del ajuste se define la capa de mezcla hasta los 72 m, en el máximo de N^2 (Figura D.3 b).

$$N^2(z) = 0.0001882 \exp \left[-0.5 \left(\frac{z - 72.5}{35.47} \right)^2 \right]; (\text{s}^{-2}) \text{ (ecuación 19)}$$

Usando las ecuaciones 18 y 19, se ha definido un perfil vertical de k_v , aplicando la ecuación 5. En estas simulaciones se uso la relación de w_p y ϵ propuesta por Ruiz et al. (2004) (ecuación 17).

D.2.3.3. Variaciones en los perfiles de ϵ .

Estas simulaciones se diseñaron para comprobar si variaciones en diferentes características de la distribución vertical de la turbulencia pueden alterar la distribución vertical del fitoplancton y en qué modo lo harían.

D.2.3.3.1 Variaciones en la posición del máximo de ϵ .

Usando las simulaciones anteriores como condiciones estándar, la expresión de ϵ (ecuación 18) se modificó para cambiar la posición del máximo. Se lanzaron dos series de simulaciones con el objetivo de determinar qué mecanismo puede modificar la distribución vertical de la biomasa fitoplanctonica cuando el perfil de turbulencia varía. Por un lado, se asumía w_p constante (-1.5 m d^{-1}) y que k_v variaba según ϵ como anteriormente. En el segundo grupo de simulaciones, k_v se mantenía constante ($200 \text{ m}^2 \text{ d}^{-1}$) y w_p variaba en función de ϵ según la ecuación 17.

D.2.3.3.2. Variación en el espesor del máximo de ϵ .

Para explorar el efecto que tiene la extensión vertical o espesor del máximo de turbulencia sobre la magnitud del MPC, se realizaron diferentes simulaciones con perfiles de ϵ diferentes. En este caso manteniendo constante la profundidad del máximo (para inducir el MPC a la misma profundidad) pero variando el espesor vertical o extensión de dicho máximo.

D.2.3.3.3. Variación de la magnitud del máximo de ϵ .

En estas simulaciones se mantuvieron constantes la profundidad media y el espesor del pico de ϵ , pero se cambiaron los niveles de ϵ por encima y por debajo de este máximo. El objetivo de este diseño era ver el efecto de estos niveles en la forma e intensidad de los MPCs inducidos.

D.2.3.4. Perfil presente y futuro de ϵ

Tal y como se ha descrito anteriormente, asumiremos que el cambio climático afectará a dos parámetros del modelo acoplado: el valor de N^2 (ya que aumentaría la estratificación) y los perfiles de ϵ (aumentaría la turbulencia al aumentar el forzamiento por viento). Para simular las condiciones hidrológicas actuales y en un escenario

futuro, se usó el modelo GOTM (General Ocean Turbulence Model; <http://www.gotm.net/>). Este es un modelo unidimensional que simula los procesos hidrodinámicos y termodinámicos de la columna de agua; especialmente los relacionados con la mezcla vertical en ecosistemas acuáticos. El núcleo del modelo calcula las soluciones para las ecuaciones unidimensionales del transporte de momento, sal y calor. El factor clave para resolver estas ecuaciones es el modelo turbulento elegido, en este caso se eligió un término de cierre (“*closure-term*”) de segundo orden (Canuto et al., 2001); basado en dos ecuaciones y en una parametrización dinámica k- ϵ para el cálculo de ϵ (Buchard and Baumert, 1995; Cheng et al., 2002). La selección de otros modelos de turbulencia disponibles lleva a resultados similares, especialmente refiriéndose a niveles de turbulencia y estratificación en los dos escenarios que se propondrán.

Con la configuración seleccionada del GOTM, se ejecutaron simulaciones de un año con $\Delta t=1$ h y con condiciones constantes en la interfaz atmosfera-océano. Los flujos de calor y momento desde la atmósfera se calcularon según la velocidad del viento, temperatura superficial del océano (TSO) y aire (TA), usando las ecuaciones de Kondo (1975). Para las condiciones actuales, el modelo usó un forzamiento superficial basado en un viento constante (valor medio a largo plazo calculado por Archer (2005)); TSO y AT representativas de la actualidad (Levitus et al., 2000). Para un escenario futuro, los modelos climáticos muestran un incremento de la frecuencia e intensidad de las tormentas, al menos en las regiones templadas y polares (Ulbrich and Christoph, 1999; Toggeweller and Russell, 2008), así la velocidad del viento se aumentó en un 30% en ese escenario futuro. TSO y AT futuras se obtuvieron aumentado un 6,5% los valores actuales, dentro del rango de aumento esperado en el próximo siglo según los modelos climáticos (Sarmiento et al., 1998 and 2004; Boop et al., 2001).

Para ambas simulaciones se asumieron perfiles iniciales constantes de salinidad y temperatura, lo que conlleva una densidad constante y ausencia de estratificación. Después de un año de simulación, se alcanzaban perfiles estables de densidad y ϵ , que se usaban como condiciones iniciales constantes de las variables biológicas (N y P).

D.3. Resultados

D.3.1. Resultados de datos de TurboMAP

La mayoría (73,4 %) de los perfiles de ϵ analizados presentaban un máximo subsuperficial de turbulencia (MST), cumpliendo el criterio definido en la metodología (apartado 2.1) y siendo señalados como perfiles “positivos” en la Tabla D.II. En el 83% de los perfiles “positivos” el MPC_{prof} se encontró en la base del pico subsuperficial de ϵ , dentro de una distancia menor que MST_{esp} . Estos perfiles serán señalados como perfiles “match” (Tabla D.II) (ejemplos en Figura D.2). El gráfico de dispersión de MPC_{prof} y MST_{prof} , que usa los perfiles “match” (Figura D.4 a), muestra que existe una relación positiva y estadísticamente significativa entre estas variables; con el MPC localizado sobre 17 m por debajo de los picos de ϵ . La intensidad relativa del MPC también muestra una relación positiva con el MST_{esp} (Figura D.4 b); a medida que aumenta la anchura o espesor de este pico o máximo, mayores son las acumulaciones relativas en el MPC.

En los perfiles marcados como “match” (Tabla D.II) y dentro de la región de la columna de agua situada en las proximidades de MPC_{prof} ($MPC_{prof} \pm \frac{1}{2} MPC_{esp}$), hay una relación significativa y negativa entre la fluorescencia y ϵ (Figura D.5). Esta relación indica que los máximos de fluorescencia están asociados a niveles menores de turbulencia dentro de la capa superficial que se estaría mezclando activamente (capa de mezcla). Los coeficientes de correlación con la ecuación lineal de ajuste (r^2) son constantes a lo largo de las diferentes zonas muestreadas (Tabla D.III), con una pendiente en torno a -0.1 y un punto de corte con el eje x de casi -0.4 (excepto en las aguas abiertas del Atlántico Norte con solo dos perfiles “match”). Esta relación inversa hallada entre la fluorescencia y ϵ sólo se encontró en la región del MPC (definida anteriormente como $(MPC_{prof} \pm \frac{1}{2} MPC_{esp})$ y no existe si se consideran los datos procedentes de toda la columna de agua.

En aproximadamente el 17% de los perfiles “positivos”, los MPC no estaban asociados a gradientes de ϵ (MST) (perfiles “no match”, Tabla D.II). En estos perfiles la estratificación era alta en la zona de la columna de agua donde se encontraba el MST (definido en torno a $MST_{prof} \pm MST_{esp}$). (media $N^2 = 3,21 \times 10^{-3} s^{-1}$; desviación típica = $1,82 \times 10^{-3} s^{-1}$; n = 7). Por el contrario, en los perfiles “match”, la estratificación fue mucho más débil en esta zona en torno al MST (media $N^2 = 1,1 \times 10^{-3} s^{-1}$; desviación típica = $1,2 \times 10^{-3} s^{-1}$; n = 13).

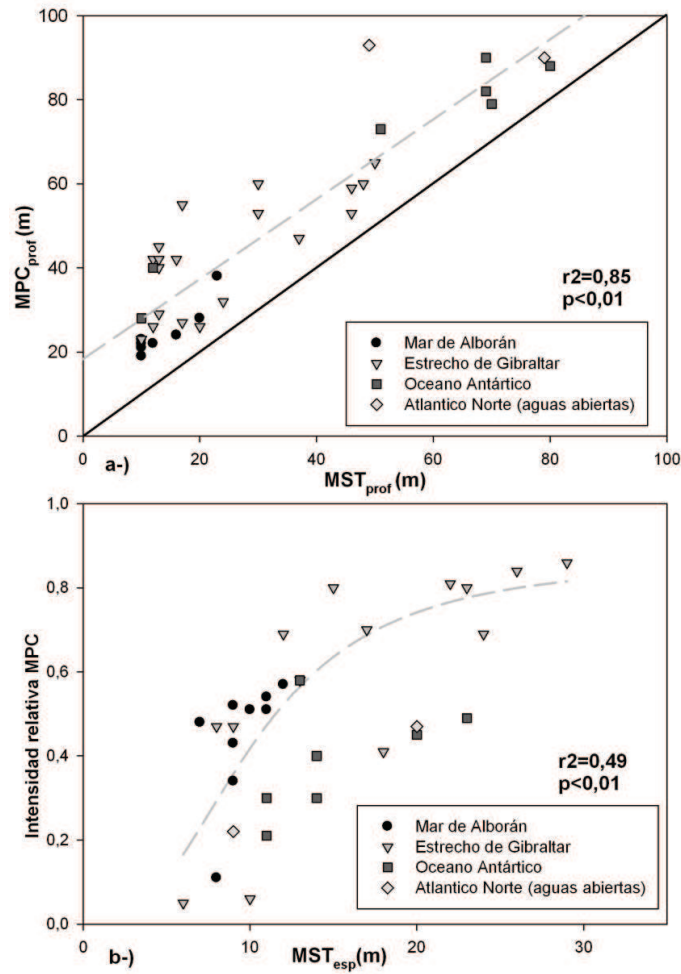


Figura D.4: a) Gráfica de dispersión entre MPC_{prof} y MST_{prof} . La línea ancha negra representa la relación 1:1 y la línea partida gris correspondería a la ecuación lineal de ajuste. b) gráfica de dispersión entre MST_{esp} y la intensidad relativa del MPC, definida como: $(MPC_{max} - F_0) / MPC_{max}$.

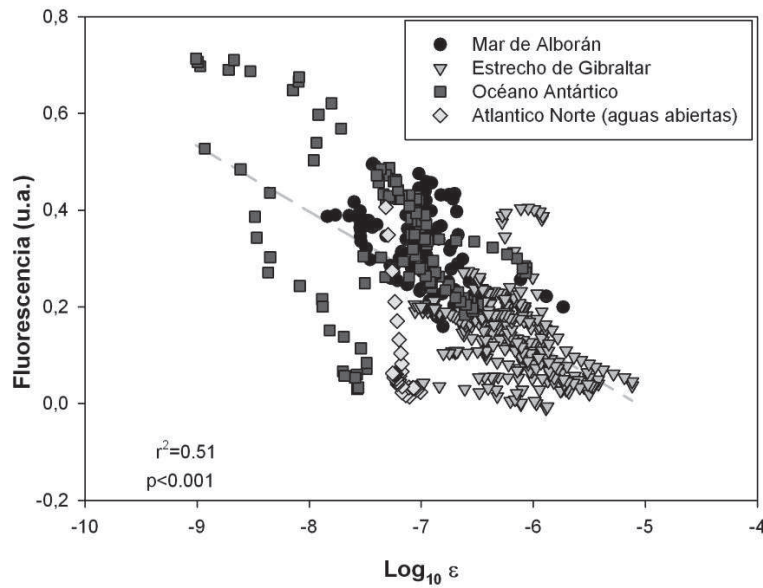


Figura D.5: Gráfica de dispersión entre la fluorescencia (unidades arbitrarias) y ϵ , para los perfiles "match" en las proximidades del MPC ($MPC_{prof} \pm \frac{1}{2}MPC_{esp}$).

Región	Nº de perfiles analizados	% positivos	% match	% no match	Relación de $MST_{prof}(m)$ y $MPC_{prof}(m)$, r^2
Mar de Alborán	12	83,3	100	0	0,7
Estrecho de Gibraltar	23	91,3	80,5	9,5	0,77
Océano Antártico	29	44,8	61,6	38,4	0,94
Atlántico Norte (mar abierto)	3	100	66,6	33,3	_*
Total	64	73,4	83,0	17,0	0,91

Tabla D.II. Análisis estadístico de los perfiles: perfiles de ε “positivos” serían aquellos en los que el ajuste de la curva gaussiana (ecuación 2) es estadísticamente significativo y presenta una $r^2 > 0,5$. “Match” indica que el MPC está situado por debajo del pico de ε (MST) y dentro de una distancia inferior a MST_{esp} . “No match” serían los perfiles “positivos” donde el MPC no está asociado a la base del gradiente de ε . El coeficiente de correlación corresponde a la relación de MST_{prof} y MPC_{prof} en cada región (Figura D.1). *_solo dos perfiles ‘match’

Región	Estación	Correlación fluorescencia – ε		
		Ecuación	r^2	Nº de datos
Mar de Alborán	Final Verano	$Fluo = -0,1 * \log_{10} \varepsilon - 0,38$	0,42*	101
Estrecho de Gibraltar	Final Verano	$Fluo = -0,08 * \log_{10} \varepsilon - 0,37$	0,35**	300
Océano Antártico	Verano austral	$Fluo = -0,11 * \log_{10} \varepsilon - 0,49$	0,27**	131
Atlántico Norte (aguas abiertas)	Primavera	$Fluo = -0,76 * \log_{10} \varepsilon - 5,4$	0,41*	30

Tabla D.III. Detalles de la relación ε -fluorescencia en cada región y en las proximidades del MPC. *_ $p < 0,01$, ** $p < 0,05$

D.3. 2. Resultados del modelo.

Esta sección se organiza siguiendo las diferentes simulaciones presentadas en la Metodología (apartado 2.3), desde la más sencilla a la más compleja.

En la primera simulación realizada con el modelo acoplado, k_v y w_p se dejaron constantes respecto a la profundidad. La evolución temporal del nitrógeno disuelto (N)

y fitoplancton grande (P) se representa en la Figura D.6 a. Partiendo de perfiles iniciales homogéneos de N y P (Figura D.6 c), después de los 50 días de simulación se alcanza un perfil de P que muestra un claro MPC sobre los 30m y una marcada nutriclina a esta misma profundidad (zona donde la tasa de cambio es máxima para la concentración de N) (Figura D.6 d). En este momento, sería apropiado indicar que por comodidad y por unificar criterios en la redacción, en este apartado se calificará como MPC lo que realmente sería un máximo de biomasa o MPB.

En el segundo experimento numérico, k_v y w_p se definían en función de ϵ según las ecuaciones 2 y 17 respectivamente. La evolución temporal del nitrógeno disuelto (N) y fitoplancton grande (P) se representa en la Figura D.6 b. Partiendo de las mismas condiciones iniciales del anterior experimento (Figura D.6 c), los perfiles estables obtenidos presentan también un MPC y una nutriclina (Figura D.6 d). Sin embargo, en este caso la posición y la forma difieren respecto al anterior, siendo este MPC más profundo y más acusado (de mayor intensidad).

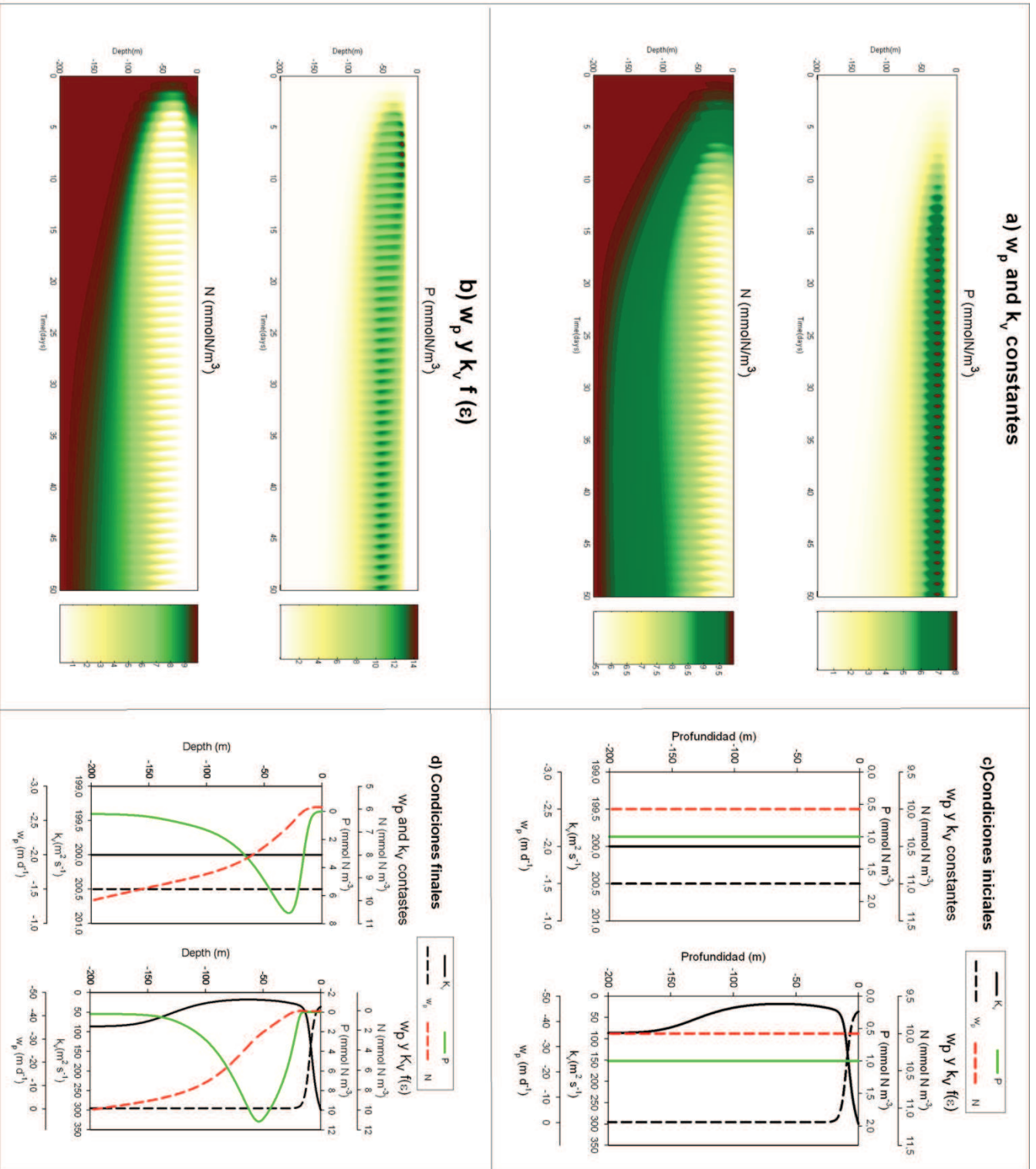


Figura D.6: a) Evolución temporal de P y N simulados con w_p y k_v constantes.

b) Evolución temporal de P y N simulados con w_p , k_v variables (y definidos en función del perfil actual de ϵ).

c) Condiciones iniciales para las simulaciones (k_v línea negra sólida; w_p línea discontinua negra; P línea gris sólida y N línea gris discontinua).

Para comprobar que parámetro (k_v o w_p) afectaban en mayor medida a la posición y forma del MPB, se lanzaron dos series de simulaciones (apartado D.2.3.3.1). En la primera, se fijaba constante w_p en la vertical, permitiendo que k_v variase con ε (ecuación 5). Los resultados que derivan de este experimento indican que la posición e intensidad del MPC no están relacionadas con el perfil de ε , si solo k_v viene definido por éste (cruces en Figura D.7 a y b).

El segundo grupo de simulaciones se realizó manteniendo k_v constante y dejando que w_p variase en función de ε (ecuación 17). En este caso, hay un claro efecto del gradiente de ε sobre las características del MPB inducido. La profundidad del MPB coincide con la base del gradiente (puntos negros y ajuste lineal en Fig. D.7 a) y a su vez, gradientes más anchos generan MPCs mas grandes (Figura D.7 b). Como la relación entre k_v y ε no parece que modifique significativamente las características del MPB, las siguientes simulaciones solo permitían que w_p variase con la intensidad de la turbulencia (definida en este caso como ε).

El siguiente experimento numérico se diseñó para determinar si la magnitud del gradiente de ε (diferencia entre la base y el máximo del gradiente) podría modificar la forma del MPB. Podemos observar en la Figura D.7 c, como diferencias mayores entre los niveles de ε (gradiente mayor) crean MPB más finos, que van de los 20m de ancho con w_p constante a 13m con variaciones de w_p por encima de 20 m d^{-1} .

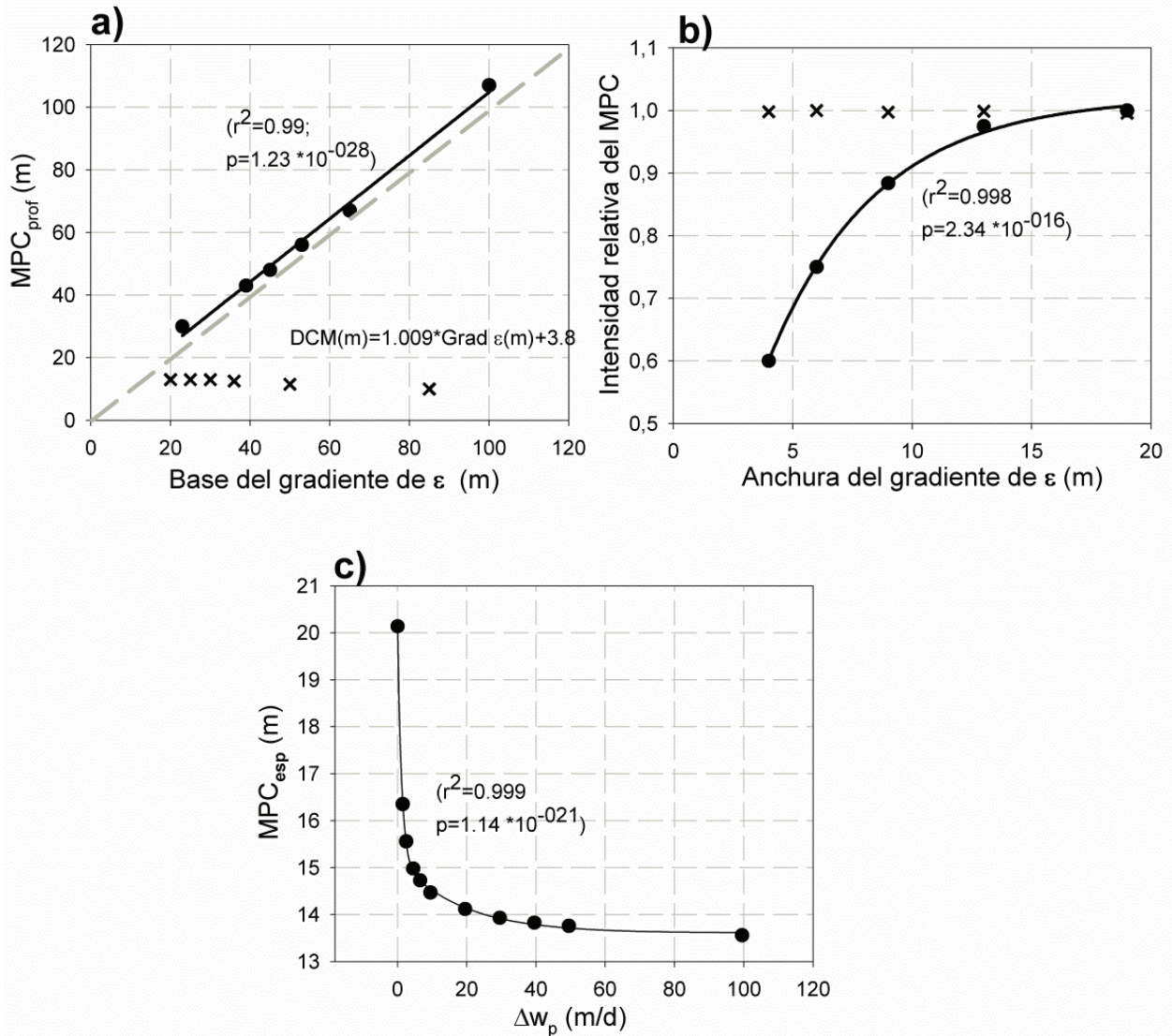


Figura D.7: a) Gráfica de dispersión entre la posición de la base del gradiente de ϵ y MPC_{prof} . b) Gráfica de dispersión entre la intensidad del MPC y anchura del gradiente de ϵ . c) Gráfica de dispersión entre MPC_{esp} y la diferencia de w_p por encima y debajo del gradiente. Las cruces corresponden a la serie de simulaciones donde w_p se mantuvo constante y k_v variable (sección D.2.3.3.1). Los círculos corresponden a las simulaciones donde w_p era variable y dependiente de ϵ , mientras que k_v era constante

Finalmente, se usó la formulación de w_p variable (ecuación 17) para simular las consecuencias del cambio climático (variaciones N^2 y ϵ) sobre la distribución vertical del fitoplancton (apartado 2.3.4). En primer lugar, las condiciones físicas actuales y futuras que proceden de las simulaciones del GOTM, se muestran en la Figura D.8. En la columna oceánica actual, la profundidad de la capa de mezcla se situaría sobre los 59 m (PCM), si consideramos su base como el punto medio de la pycnoclina (línea partida en Figura D.8 a). Con las condiciones futuras, la PCM aumentaría hasta los 72 m, ϵ medio en la capa de mezcla aumentaría un 5% y a su vez la estratificación (N^2)

aumentaría sobre el 20% (Figura D.8 b). A pesar de la aparente simplicidad del modelo físico 1D, los valores son coherentes con las observaciones actuales (Brainerd and Gregg, 1985) y con las condiciones futuras obtenidas a través de modelos 3D globales (Bopp et al., 2001).

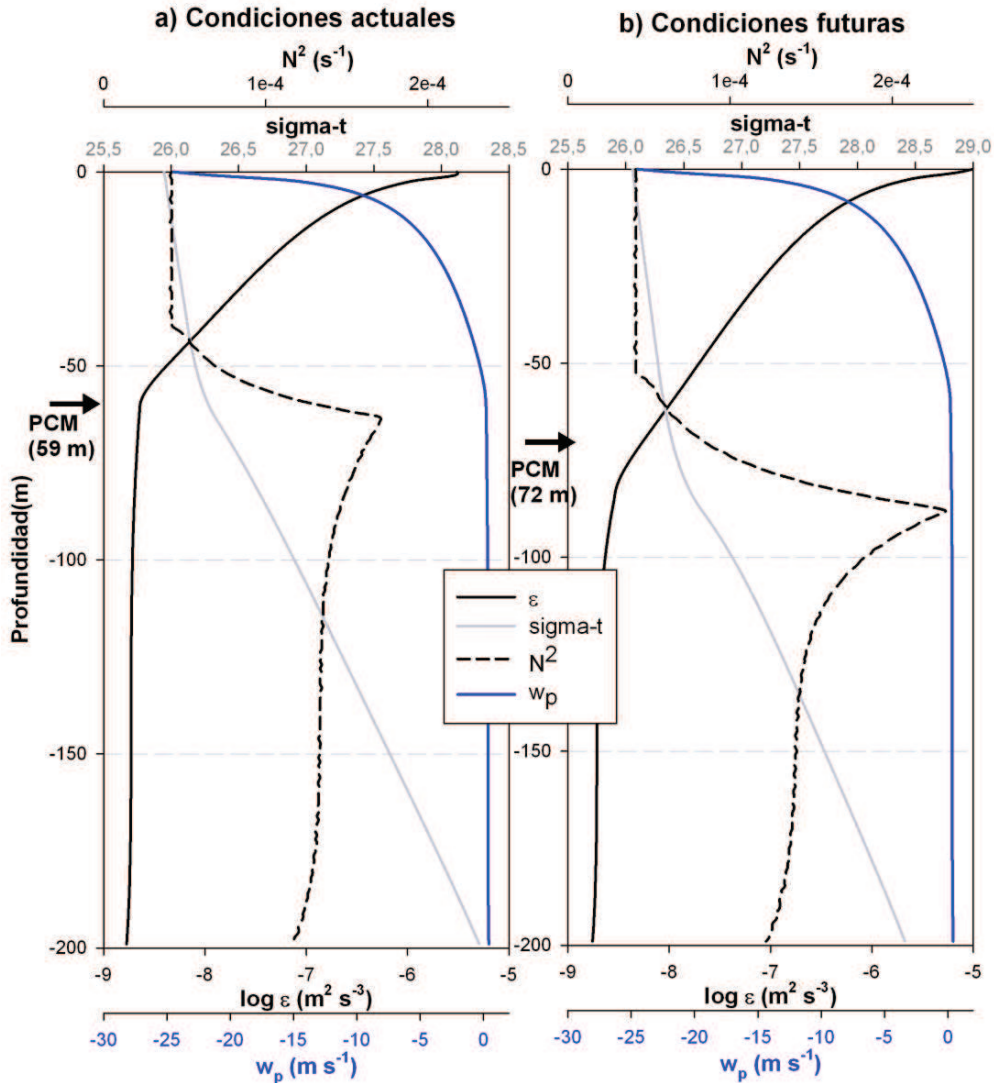


Figura D.8: Condiciones físicas actuales (a) y futuras (b) de ϵ (línea negra), N^2 (línea discontinua), densidad (línea gris) y w_p (línea azul). La profundidad de la capa de mezcla (PCM) se señala con una flecha negra.

Como anteriormente se explicó, las simulaciones comenzaban con condiciones homogéneas de N y P (Figura D.9 a). Usando los perfiles de densidad y ϵ obtenidos con las condiciones actuales del GOTM (Figura D.8 a); k_v y w_p se obtuvieron a través de las ecuaciones 5 y 17 (Figura D.9 a). Después de los 50 días simulados con las condiciones actuales y alcanzando resultados estables, se observa un claro MPC situado sobre los 53 m (línea negra en Figura D.9 c), en la base de la capa de mezcla

y a su vez donde se sitúa la nutriclina (línea roja en Figura D.9 c). Los resultados usando el escenario futuro de densidad y ϵ obtenidos a través del GOTM (Figura D.8 b), derivan en los perfiles de k_v y w_p de la Figura D.9 c. En este caso se simuló un MPC más estrecho y profundo (sobre los 68 m) (línea negra partida en la Figura D.9 c) también asociado a la nutriclina (línea roja partida en la Figura D.9 c).

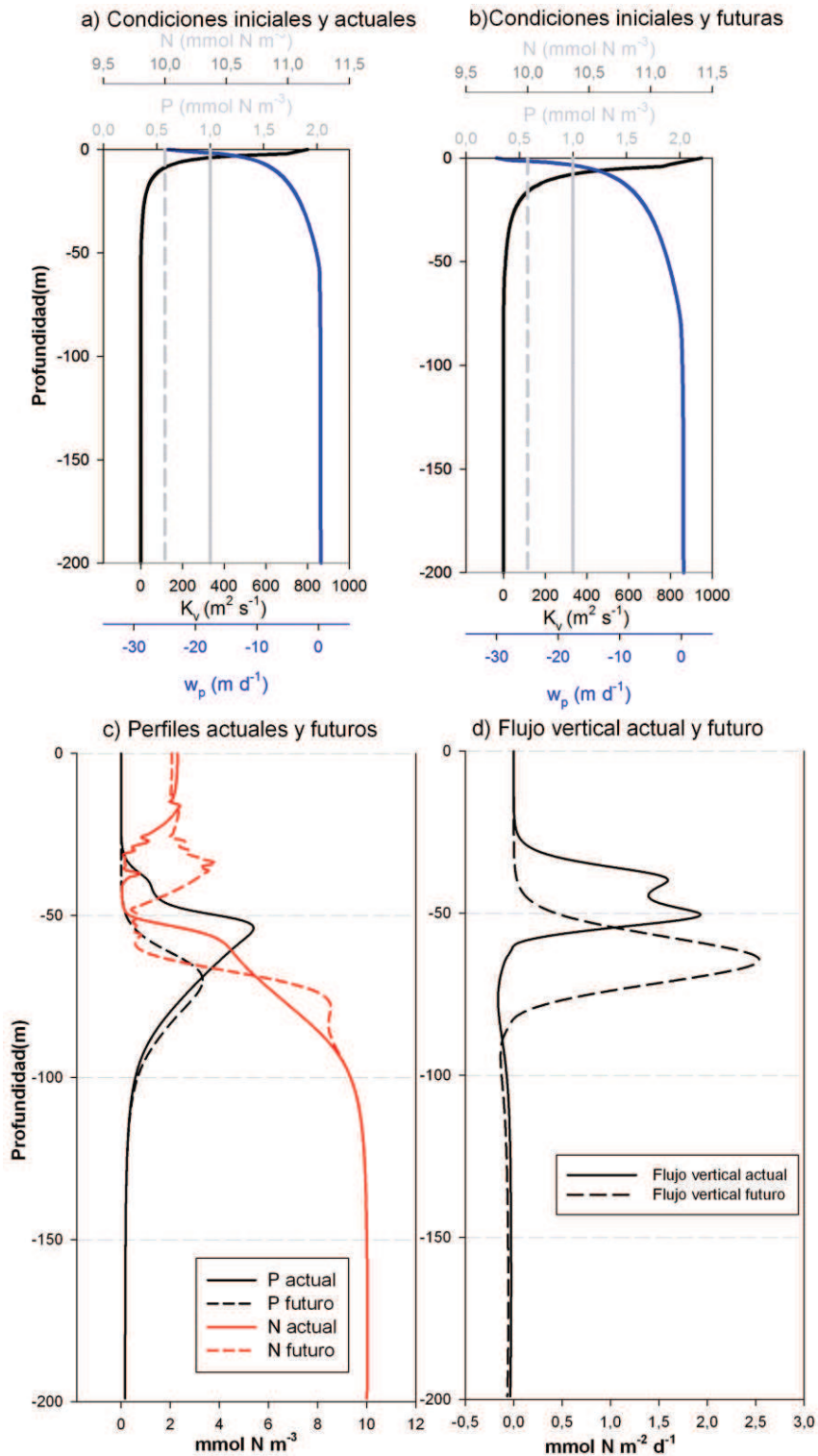


Figura D.9: a) Condiciones iniciales para N (línea gris discontinua) y P (línea gris); perfil actual de k_v (línea negra) y w_p (línea azul). En b) igual pero para condiciones futuras. c) Perfiles estables obtenidos con condiciones actuales: N (línea roja) y P (línea negra). Perfiles estables obtenidos con condiciones futuras: N (línea roja discontinua) y P (línea negra discontinua). d) Flujo vertical calculado (P por w_p) para condiciones actuales (línea negra) y futuras (línea negra discontinua).

La biomasa integrada de fitoplancton en la capa de mezcla es considerablemente mayor con las condiciones actuales (sobre el 25%) en comparación con las futuras (Tabla D.IV). El flujo vertical de partículas asociado se puede calcular multiplicando P (biomasa) por w_p (Ruiz et al., 1996); el resultado de esto se muestra en la Figura D.9 d para ambos escenarios. El flujo vertical integrado en la capa de mezcla sería mayor con las condiciones futuras (sobre el 26%, Tabla D.IV), aun teniendo una menor biomasa integrada de fitoplancton (Tabla D.IV).

Biomasa Integrada (mmol N m^{-2})			Flujo vertical integrado ($\text{mmol N m}^{-1} \text{d}^{-1}$)		
Actual	Futuro	% variación	Actual	Futuro	% variación
67.5	50.1	-25.9	34.1	43.0	+26,1

Tabla D.IV. Valores integrados en la capa de mezcla para la biomasa de fitoplancton simulada y flujo vertical particulado; tanto para la solución estacionaria con las condiciones actuales como para las futuras.

D.4. Discusión

Los mecanismos que explican la formación y características del MPC han sido muy discutidos en la bibliografía. Principalmente, esto se debe a su amplia presencia en los diferentes océanos y a su relevancia dentro de la producción primaria global. Tal como se citó anteriormente, la explicación inicial más comúnmente asociada a su génesis es la combinación en el océano superficial de dos gradientes verticales opuestos de recursos para el fitoplancton (luz y nutrientes). Este fenómeno incluye una co-limitación por luz (desde arriba) y nutrientes (desde abajo). Por todo esto, el fitoplancton se acumularía en una región estrecha de la columna con luz y nutrientes suficientes para presentar un crecimiento neto positivo (Longhurst and Harrison, 1989).

Este fenómeno de la co-limitación como mecanismo para conformar un MPC se puede observar claramente en las primeras simulaciones aquí recogidas (apartado 2.3.1 y Figura D.6 a y c), ya que la luz y los nutrientes son los únicos factores exclusivamente biológicos que controlan la biomasa del fitoplancton en este modelo.

Sin embargo, se ha descrito como imprescindible que exista una velocidad de sedimentación de las células para la formación de un MPC (Hodges y Rudnick; 2004). Esta sedimentación tiene el efecto de transportar nitrógeno desde la superficie (donde estaba en forma disuelta) hacia la profundidad (en forma particulada). A través de un

modelo 1D de similares características al aquí presentado (Hodges y Rudnick, 2004) encontraron que sin incluir una velocidad de sedimentación, se daría una acumulación superficial de células que iría disminuyendo uniformemente al aumentar la profundidad. De la misma manera, en el modelo propuesto aquí es necesario establecer w_p diferente de cero para obtener un máximo subsuperficial de biomasa de fitoplancton (P).

Se han descrito un gran número de factores que controlan la posición en la vertical del MPC. En este estudio se propone la hipótesis de que el MPC se crea cuando se dan una serie de condiciones físicas y biológicas adecuadas (tal como se explica en la Introducción y bibliografía citada), pero que existe un efecto de la turbulencia que es capaz de contribuir redistribuyendo el material planctónico acumulado. Este efecto de removilización debe darse, por tanto, dentro de unos ciertos límites verticales determinados por unas condiciones físico-biológicas donde encontraríamos una ventana óptima para la existencia del MPC (Longhurst and Harrison, 1989), ya que la turbulencia no podría crear el MPC fuera de estos límites. Esto podría explicar que haya una serie de observaciones que no se puedan encuadrar dentro de las hipótesis que se desarrollarán extensamente con posterioridad. Un claro ejemplo de esto sería que la relación inversa hallada entre la fluorescencia y ϵ (Figura D.5 y Tabla D.III) sólo se encontró en la región del MPC (definida anteriormente como $(MPC_{prof} \pm \frac{1}{2} MPC_{esp})$) y no es válida para el resto de la columna de agua. Además, hay ocasiones en donde encontrándose un perfil “positivo” (MST que cumple el criterio de clasificación expuesto) el MPC_{prof} no coincide con el MST_{prof} (17% de “no match”, Tabla D.II). Esto nos sugiere que deben existir otros muchos factores que controlan la posición del MPC. Es digno de mención que, tal como se explicó, en los perfiles “no match” el MST se encontraba cerca de una zona estratificada, mientras que los perfiles “match” se daban preferentemente en la capa mezclada y con estratificación más débil. Todo esto nos sugiere que discontinuidades en la columna de agua (tal como termoclinas o picnoclinas) pueden distorsionar esta redistribución de partículas por efecto de la turbulencia. Finalmente, todas estas anomalías no hacen más que corroborar que, aparte del efecto de la turbulencia, existe un gran y complejo grupo de factores que parcialmente controlan la posición y características del MPC.

Evidentemente, el mecanismo por el cual la turbulencia controla la posición del MPC y que se explicará detalladamente con posterioridad, solo sería aplicable si este MPC corresponde con un máximo de biomasa (MPB). Como se comentó

anteriormente, se ha demostrado que la posición del MPC no coincide con el MPB en grandes áreas del océano subtropical y ecuatorial (Zubkov et al., 2000, Pérez et al., 2006). Principalmente esto se debe a cambios fisiológicos en el ratio C/Cla por procesos de fotoadaptación (Falkowski, 1980).

Este fenómeno de disociación entre la posición del máximo de clorofila y biomasa es típico de ecosistemas oceánicos altamente estratificados y estables (Longhurst and Harrison, 1989). A su vez, esta estructura también es típica en fases tardías del ciclo estacional (finales verano-otoño) de aguas templadas y estratificadas, donde se darían capas superficiales estables y con pocos nutrientes (oligotróficas) (Mann and Lazier, 1991). Este fenómeno aparentemente no ocurre en el Estrecho de Gibraltar y Mar de Alborán, en donde se ha observado que el MPC (a finales del verano y principios de otoño) si coincide con acumulaciones o máximos de carbono particulado (Macías et al., 2008b). Además, en la misma región de la Península Antártica muestreada en este estudio, se encontró que la clorofila estaba fuertemente correlacionada con la biomasa total microbiana a lo largo del verano austral completo (Karl et al., 1991). Sin embargo los perfiles recogidos aquí que podrían presentar este fenómeno son los que pertenecen a aguas abiertas del Atlántico Norte (Figura D.1); que a su vez fueron obtenidos en verano (Tabla D.III). Esta es la zona de la que se tiene menos información (3 perfiles únicamente) y parece que son los datos que menos se adecuan a las hipótesis planteadas; generando una mayor dispersión en la correlaciones halladas (Figura D.4 a y Tabla D.III).

D.4.1. Efecto de la turbulencia sobre el MPC: posición y características

Este trabajo no es el primero en el que se presenta la existencia de acumulaciones de fitoplancton en zonas de la columna de agua con baja cizalla (Estrada et al., 1993; Deksheniecks et al., 2001; Yamazaki et al., 2010) o por debajo de regiones donde se da una mezcla más intensa (Cullen and Eppley, 1981; Abbott et al., 1984). Sin embargo, en este estudio se recoge la existencia de esta relación a través de una serie de medidas de alta resolución de perfiles de ϵ y fluorescencia que provienen de regiones marinas muy diferentes. Estas mediciones directas también vienen apoyadas por un análisis mediante un modelo acoplado (apartado 2.2), que permite analizar y cuantificar mediante simulaciones los mecanismos y patrones comunes obtenidos de los datos. Asimismo permite extrapolar las consecuencias de las variaciones futuras en estratificación y turbulencia debidas al cambio climático.

Uno de los principales problemas que aparecen al estudiar como afectaría la turbulencia a la posición y características del MPC, surgiría al analizar las escalas temporales de ambos fenómenos. La turbulencia se caracteriza por actuar en escalas muy cortas y variar rápidamente, mientras que el MPC requiere tiempos más largos para variar significativamente (Ruiz et al., 1996). A esta diferencia en los tiempos de reacción o inercia, también se le pueden asociar el hallazgo de algunos de los perfiles “not match”, ya que los mecanismos que proponemos que determinan la redistribución de partículas necesitarían un tiempo mínimo de actuación para ser efectivos.

No obstante, Carniel et al. (2012) usando un microperfilador de turbulencia similar al usado aquí, muestra como en un sitio concreto sometido a unas ciertas condiciones atmosféricas e hidrológicas, se dan relativamente pocas variaciones en los perfiles de ϵ , al menos a escala subinercial (i.e., en el rango de pocos días). Por lo tanto en lo sucesivo y con las precauciones pertinentes, asumiríamos que los perfiles (fluorescencia y ϵ) que aquí se recogen representan un estado cercano al estado estacionario de la columna de agua. Sin embargo y para una mejor comprensión de la naturaleza de la turbulencia y de correlación entre turbulencia y distribución de plancton, serían necesarios fondeos o elementos flotantes que ofrecieran medidas adecuadas de forma más continua (Jumars et al., 2009).

D.4.1.1 Variaciones verticales de la difusividad o coeficiente vertical de difusión.

La mayoría de los estudios anteriores explican los patrones observados de correlación entre turbulencia y distribución del plancton a través de variaciones del coeficiente de difusión (k_v) a lo largo de gradientes de turbulencia. Esta hipótesis contempla que las partículas más densas que el fluido no pueden mantenerse en zonas de fluctuaciones altas de la velocidad y se concentrarían en zonas de baja vorticidad (Wang et al., 2000; Mitchell et al., 2008; Schmitt and Seuront, 2008). Este fenómeno ha sido reproducido en simulaciones de modelos del tipo “random-walk” (Druet and Zieliński, 1994; Ross, 2006). Sin embargo, esta hipótesis es muy controvertida ya que otros autores (como Visser, 1997) consideran que estas acumulaciones de partículas en zonas de baja k_v son un artefacto metodológico del modelo, y que debe ser otro el mecanismo que explique los patrones encontrados en la naturaleza.

Cambios en la intensidad de mezcla (asociados a variaciones de k_v) pueden a su vez modificar la concentración de nutrientes en la profundidad del MPC (Kjørboe, 1993); modificando así su posición y características. No obstante, los datos

recopilados aquí muestran claramente como el máximo de ε (y de k_v) están por encima de MPC_{prof} (ejemplos en Figura D.2 a y b; Figura D.4 a). Ya que la concentración de nutrientes tiende a aumentar con la profundidad en aguas relativamente superficiales (Herbland and Voituriez, 1976), este aumento de mezcla en el MST no podría aumentar los nutrientes en MPC_{prof} al producirse en capas más superficiales con menos concentración de nutrientes (Figura D.6 c y d).

Apoiando estas hipótesis, en las simulaciones aquí realizadas (apartado 2.3.3.1) en las que k_v se hacía dependiente del perfil de ε (ecuación 5) y dejando constante w_p , al hacer variar este perfil de ε no se producía ninguna respuesta, ni variación en MPC_{prof} ni en la intensidad relativa del MPC (Figura D.7 a y b). Esta ausencia de respuesta puede deberse a la dependencia inversa entre k_v y N^2 (ecuación 5). N^2 toma valores muy bajos en zonas poco estratificadas como la capa de mezcla, por eso este número tan bajo (en el denominador de k_v) tiene más peso en determinar el valor numérico de k_v que ε (que se encuentra en el numerador).

D.4.1.2. Modulación de la velocidad de sedimentación

La variación en la velocidad de sedimentación ya ha sido propuesta como mecanismo para la formación del MPC (Riley et al., 1949; Menzel and Ryther, 1960; Bienfang, 1980). Sin embargo, esta variación en la velocidad se ha atribuido principalmente a cambios en la fisiológicos en la flotabilidad de las células, debido principalmente a la alteración de las condiciones físico-químicas del ambiente (Steele and Yentsch, 1960; Bienfang et al., 1983). Esto hace principalmente referencia a los niveles de luz y nutrientes, no a un efecto directo de la turbulencia. Aparte de la variación en la velocidad de sedimentación debida a cambios fisiológicos en la flotabilidad, también se han atribuido variaciones debidas cambios en las propiedades del agua del mar (densidad o viscosidad dinámica). No obstante, estos cambios en las propiedades físicas apenas tendrían un efecto sobre la velocidad de sedimentación de las partículas, ya que por ejemplo, una reducción de 10°C debida a la termoclina solo supondría una disminución del 20% en la velocidad de sedimentación. Por todos esto, el impacto de este efecto sobre la distribución vertical del plancton puede considerarse poco relevante (Ruiz, 1996). La magnitud de los cambios en la velocidad de sedimentación asociados a cambios en los niveles de turbulencia son mucho mayores (Ruiz et al., 2004; Acuña et al., 2010) y por lo tanto deberían ser suficientes para alterar la distribución vertical del plancton (Lande and Wood, 1987). Siguiendo estos argumentos y para simplificar al máximo el modelo 1D, el mecanismo de reducción de velocidad de sedimentación por diferencia en la densidad del agua no se incluyó en la formulación del modelo.

En este capítulo se propone una explicación alternativa (pero no exclusiva) para las relaciones empíricas encontradas entre ε y la fluorescencia (Figura D.4 a). Esta relación podría ser consecuencia del efecto de la turbulencia sobre las velocidades de sedimentación del fitoplancton. Mediante simulaciones numéricas se ha mostrado como la turbulencia puede reforzar la velocidad de sedimentación o flotación de las partículas, dependiendo de si son más ligeras o pesadas que el fluido (Yang and Leui, 1998; De Lillo et al., 2008). Se han desarrollado también estudios de laboratorio que han demostrado que la turbulencia puede modificar la velocidad vertical de partículas pequeñas. Entre los trabajos que muestran como la turbulencia aumenta esta velocidad vertical, como respaldo a la hipótesis propuesta, destaca el realizado por Ruiz et al. (2004). Este se llevó a cabo con células reales de fitoplancton y con diferentes instrumentos generadores de turbulencia.

Este último estudio apoya la hipótesis de que la turbulencia aumenta la velocidad de sedimentación de partículas naturales de plancton, en función de la relación entre la microescala de Kolmogorov y el tamaño de las partículas. Por todo esto, las células se hundirían más rápido en zonas de alta turbulencia y más despacio en zonas de baja turbulencia; acumulándose en regiones de baja vorticidad. Esta hipótesis explicaría por qué se encuentran los MPC justo por debajo de máximos de turbulencia (MST) o de zonas de disminución continua de ε (a su vez también serían de w_p) (Figuras D.4 a y D.7 a). El efecto directo de removilización o redistribución de la turbulencia sobre el fitoplancton puede observarse directamente en la Figura D.5, donde solo se recoge la relación de ε y fluorescencia en los perfiles “match” y cercanías del MPC. En esta gráfica se aprecia como niveles altos de turbulencia provocan una menor fluorescencia (o mayor sedimentación de las células). Realmente aquí es donde se fusionan las dos escalas temporales que anteriormente se citan, la de la turbulencia y MPC, apreciándose directamente aquí este efecto de redistribución. Por otra parte, esta hipótesis también podría explicar las relaciones positivas entre MST_{esp} y la intensidad relativa del MPC (Figura D.4 b y D.7 b). En picos o gradientes más anchos de ε , la reducción de velocidad de sedimentación se daría en una fracción mayor de la columna de agua, causando potencialmente una acumulación relativa mayor en torno a MPC_{prof} .

Nuestras simulaciones también muestran que existe una clara relación negativa entre el tamaño o magnitud del gradiente de ε (o w_p) y la anchura del MPC (Figura D.7 c). Esta correlación nos muestra que gradientes más grandes de ε (o w_p) (mayor

diferencia entre el nivel superior y el inferior), inducen MPC más finos. Otros estudios, mediante modelos (como Klausmeier and Litchman, 2001) también encontraron que gradientes mayores de ϵ crean MPC más finos o estrechos. Por lo tanto, con mayor turbulencia superficial se inducen MPC mas grandes (o más intensos) (Figura D.7 b) y más concentrados espacialmente (Figura D.7 c). Esto debería ser una ventaja en la localización de su fuente de alimentación para sus depredadores (zooplancton), como se discutirá más adelante.

Este efecto entre turbulencia y velocidad de sedimentación puede parecer contrario al marco teórico o paradigma actual dentro de la dinámica del fitoplancton. Sin embargo, habría que destacar que este mecanismo no solo indicaría que la velocidad de sedimentación aumentaría con la turbulencia (con partículas con flotabilidad negativa); a su vez las partículas o células con flotabilidad positiva tenderían a ascender más rápidamente con mayores niveles de turbulencia (Ruiz et al., 2004). Este mecanismo obligaría a revisar como un rasgo clave del fitoplancton el control de la flotabilidad de las células. Existe un número considerable de estudios que muestran tanto en laboratorio como en la naturaleza que existe una flotabilidad positiva de las células, siendo esta dependiente de la cantidad de nutrientes externos (por ejemplo Moore and Villareal, 1996; Acuña et al., 2010). Aunque como se ha comentado anteriormente obtener en la naturaleza estimas de la velocidad real de ascenso de las partículas sin además afectar a los niveles de turbulencia reales es muy complicado actualmente. En conclusión, la puesta en valor de este mecanismo turbulencia-sedimentación abre un amplio campo para el estudio del control de la flotabilidad de las células como comportamiento clave del fitoplancton, desde un punto de vista tanto evolutivo como de estrategia competitiva.

D.4.2. Turbulencia, distribución del plancton y cambio climático

El modelo acoplado también se usó para indagar en el efecto que tendría el cambio climático en la distribución vertical del plancton y la variación que esto supondría en el flujo vertical de materia orgánica. Asumiremos entonces la dependencia de w_p en función de ϵ (Ruiz et al., 2004), apoyándonos en las conclusiones extraídas de la gran cantidad de perfiles que anteriormente se discuten y de las simulaciones realizadas.

En el océano actual, se asume que un 15% de las células sedimentan por debajo de la zona fótica, siendo hidrolizadas y oxidadas por debajo de la zona epipelágica (Laws et al., 2000). Esta degradación de la materia orgánica superficial

que sedimenta, enriquece el océano profundo de carbono inorgánico (Sarmiento and Bender, 1994). Este fenómeno se conoce como bomba biológica de carbono (Volk and Hoffert, 1985), ya que el CO₂ atmosférico acabaría secuestrado en el océano profundo.

Se ha predicho un aumento futuro en la estratificación (3-20%), que conllevaría una reducción en la entrada de nutrientes a capas superficiales y un descenso en la productividad biológica (Sarmiento et al., 1998; Manabe et al., 1991; Bopp et al., 2001; Boyce, 2010; Steinacher et al., 2010). A través de nuestro modelo se ha obtenido un aumento de estratificación en torno al 20% (en el rango superior de las predicciones citadas anteriormente). Estas nuevas condiciones físicas, disminuirían la biomasa de fitoplancton (Figura D.9 c), con una reducción media de cerca del 26% (Tabla D.IV). Esta reducción en la biomasa planctónica de la capa de mezcla se ha asociado, clásicamente, a una disminución de la exportación de carbono orgánico al océano profundo, siendo este un mecanismo de retroalimentación positiva para el calentamiento global (Schmittner, 2005).

Sin embargo, los cambios previstos en los niveles de turbulencia que están asociados al viento (Hoskin and Valdes, 1990; Ulbrich and Christoph, 1999); tenderían a producir MPCs más estrechos y más profundos (línea negra discontinua en la Figura D.9 b). De esta forma, el flujo vertical calculado en un futuro sería mayor (Figura D.9 d y Tabla D.IV). Si este flujo vertical futuro lo cuantificamos o integramos a lo largo de la capa de mezcla, el flujo aumentaría cerca del 26% respecto al actual (Tabla D.IV). Si calculamos el flujo vertical solo en la base de la capa de mezcla, tal como recoge Ruiz et al. (1996), este incremento sería aun mayor (33%). Este efecto es el contrario al predicho por los modelos existentes para el cambio climático y podría contrarrestar la reducción del flujo vertical debido a la reducción de biomasa asociado al aumento de estratificación por disminuir la inyección superficial de nutrientes.

La menor biomasa prevista para las condiciones futuras no parece asociarse a una entrada menor de nutrientes, ya que se simulaban valores de k_v mas altos en el futuro (Figura D.8 b y D.9 b). Esta menor biomasa podría asociarse a la menor irradiancia disponible al inducirse MPC más profundos y a su vez a una mayor exportación vertical del fitoplancton (Tabla D.IV). Por otra parte, un aumento futuro de la turbulencia podría provocar otras modificaciones en la dinámica y estructura trófica del sistema pelágico. Por ejemplo, hay predicciones que sugieren que un aumento de la turbulencia cambiaría la composición de la comunidad hacia especies más

pequeñas (Falkowski and Oliver, 2007) o más grandes (Peters, 2008). También existen hipótesis que tratan como entradas de nutrientes más frecuentes y discontinuas (por ejemplo asociadas a tormentas) podrían cambiar la estructura de la comunidad hacia células mayores (Macías et al., 2010a), debido a su en general mayor volumen vacuolar y cuota interna. En nuestro caso, al inducirse en el futuro MPCs más profundos (Figura D.9 c), esto podría favorecer a especies esciáfilas que pueden alcanzar una Irradiancia Óptima baja en comparación a otras por tener muy buena capacidad de fotoaclimatación. Estas especies, que en muchos casos pueden identificarse con el grupo de diatomeas, son capaces de producir a una irradiancia menor y también más adaptadas a ambientes turbulentos (Margalef, 1978). Asumiendo que en el futuro el conjunto de poblaciones fitoplanctónicas evolucionase hacia proporciones mayores que las actuales de células grandes, el aumento del flujo vertical de materia orgánica podría ser aún mayor, ya que su velocidad de sedimentación también sería mayor (Ruiz et al., 2004).

En un escenario futuro, podrían esperarse MPCs más estrechos y marcados (más intensos) (Figura D.7 b y c). Estas acumulaciones de fitoplancton más concentrado podrían a su vez provocar un consumo más eficiente del zooplancton (Kjørboe, 1997), provocando que un porcentaje mayor de la producción primaria alcance el nivel trófico de los consumidores primarios. La excreción de estos consumidores, combinado con sus migraciones verticales, es un mecanismo más eficiente de transporte vertical de materia que la sedimentación del fitoplancton, así se conoce como “la escalera del zooplancton” (Longhurst and Harrison, 1989). Por lo tanto, este mecanismo puede reforzar la efectividad de la bomba biológica en este escenario futuro.

Además, en MPCs mas compactos o concentrados sería más fácil la formación de agregados de fitoplancton, al aumentar la tasa de encuentro de las partículas y la turbulencia (Jackson, 1990). Los agregados tenderían a sedimentar más rápidamente también que las células individualmente, siendo otra manera más eficiente de exportar carbono desde la capa superficial.

Evidentemente, el modelo físico propuesto es una simplificación de la dinámica de la capa de mezcla que solo considera la turbulencia derivada del viento, obviando otros fenómenos como la rotura de las olas, células de Langmuir, afloramientos, convecciones, etc.. (Oakey, 1985). No obstante, el perfil medio de ϵ (Figura D.8 a) es similar a los publicados basados en datos (por ej. Brainerd and Gregg, 1995) y el aumento de estratificación en el futuro está también dentro del rango de lo predicho en

distintos modelos climáticos (Bopp et al., 2001; Sarmiento et al., 2004). Por lo tanto, el marco físico podría considerarse una aproximación plausible para nuestras simulaciones. Por otra parte un modelo biogeoquímico mas complejo, incorporando diferentes grupos funcionales de fitoplancton y el efecto del zooplancton, sería más adecuado para evaluar cambios en la comunidad tal como se detalló anteriormente.

El grado de simplicidad y la configuración del modelo no permiten extrapolar las predicciones de producción de biomasa y exportación de materia orgánica en valor absoluto. Sin embargo, este modelo, siendo sensiblemente sencillo, ha demostrado que la interacción entre la turbulencia y el plancton no es trivial y que debería tenerse en cuenta en los modelos actuales para una mejor evaluación del efecto potencial del cambio climático en el océano.

D.5. Conclusiones

La turbulencia es capaz de redistribuir la biomasa fitoplanctonica, una vez que las condiciones físico-biológicas (estratificación, luz y nutrientes) permiten que se forme un máximo profundo clorofila (MPC). Esto ocurriría siempre que este máximo de clorofila coincida con un máximo de biomasa y que la acumulación se produzca en una región no estratificada de la columna de agua. De los dos mecanismos propuestos a través de los cuales la turbulencia podría moldear el MPC: (i) el efecto del coeficiente de difusión vertical variable con la profundidad no parece controlar directamente las características del MPC. (ii) la modulación de la velocidad de sedimentación por la turbulencia parece crear acumulaciones de células por debajo de zonas con mayores niveles de turbulencia (también mayores velocidades de sedimentación). Controlando este mecanismo a su vez otras características como la intensidad o anchura de los MPC.

Asumiendo como cierto el mecanismo descrito anteriormente (ii), en el futuro con mayor estratificación y mayor entrada superficial de turbulencia, la biomasa integrada de fitoplancton será menor en la capa de mezcla, los MPC serán más estrechos y profundos pero la exportación vertical de materia al océano profundo será mayor.

4. Discusión general

4.1. Interacción márgenes costeros-canal

El propósito de esta tesis es analizar los patrones biogeoquímicos en el área de influencia del Estrecho de Gibraltar, intentando detallar la interacción de un rango amplio de fenómenos con diferentes escalas espacio-temporales. Como se explicó anteriormente, los últimos trabajos desarrollados en la zona sugerían una alta relevancia de los márgenes costeros en la dinámica general del área del Estrecho (Macías et al., 2007a; Vázquez et al., 2009; Macías et al., 2010b; Bruno et al., 2013). Estos márgenes presentan diferentes giros, un tiempo de retención mayor y están más desconectados de los flujos hacia el Este que impone la alta hidrodinámica del canal (Bruno et al., 2013). En ese sentido, destaca sobre todo la plataforma noroeste del Estrecho (alrededor del Cabo Trafalgar, Figura 1.1). En esta zona costera de plataforma, relativamente somera y con altas corrientes mareales, podrían darse frentes mareales o topográficos que sostuvieran una alta producción biológica (Pingree et al., 1975; Pingree and Griffith; 1978; Vargas-Yañez et al., 2002).

Todos estos fenómenos permiten que estas zonas costeras tengan unas características biológicas bien diferenciadas de las aguas del canal, presentando una mayor actividad biológica o características más eutróficas que el canal (Cap. A, Fig. A.3 y A.4). Sin embargo, se dan intrusiones de estas aguas costeras hacia el canal, principalmente asociadas a los fenómenos de generación de ondas internas sobre el Umbral de Camarinal (Vázquez et al., 2009). Estos fenómenos parecen ser continuados en el tiempo, ya que pueden ocurrir tanto en mareas vivas (ondas tipo I) como en muertas o intermedias (ondas tipo II) (Vázquez et al., 2008) (Cap. B, Fig. B.5 y B.7). Estos procesos ondulatorios con sus intrusiones o manchas de clorofila derivadas, se aprecian en el canal principal tanto en mareas vivas como en mareas muertas, tal y como se observa en los Capítulos A y B. Sin embargo, la intensidad de estos procesos es mucho mayor en mareas vivas que durante muertas. A su vez, los procesos de mareas vivas hacen que las manchas costeras de clorofila se encuentren en condiciones muy diferentes en su viaje hacia el Mediterráneo; como se muestra en el Capítulo B (Fig. B.8).

Finalmente, trabajos recientes evidencian que una parte importante de la clorofila presente en el Mar de Alborán occidental procede del Estrecho (Navarro et al., 2012). Este descubrimiento resalta el papel del Estrecho, por un lado esta conexión

puede deberse a advección o inyección de las manchas de clorofila que ocurren en las proximidades del Umbral de Camarinal. Por otro lado, cobraría especial importancia tanto los fenómenos que ocurren durante este desplazamiento hacia el canal así como en el transporte de estos núcleos de clorofila, ya que podrían variar sus características. Esto se puede observar en el Capítulo B, los núcleos de clorofila van inmersos en aguas mezcladas (más salinas) y con altos niveles de nutrientes, especialmente durante mareas vivas (Fig. B.8). A su vez, estas manchas se ven sometidas a altos niveles de turbulencia derivados de la generación de las ondas internas en el Umbral (Wesson y Gregg, 1994), o en su desplazamiento.

Sin embargo en mareas vivas, tras una serie de ciclos mareales muy amplios se puede producir un exceso de “extracción” o lavado de las zonas costeras. La exportación hacia el canal debido a las ondas/divergencias sería mayor que el crecimiento de las poblaciones en los márgenes; es decir, la actividad biológica podría no responder con la suficiente celeridad ante mareas tan intensas. Este hecho podría explicar en parte porque durante determinadas mareas muertas que suceden a mareas vivas muy grandes, se halló menor concentración de clorofila en la zona (Cap. A, Fig. A.4 y A.7). Esta explicación podría sumarse al ya citado fenómeno de menor fertilización la capa superficial, por una menor mezcla debido a mareas muertas (Capítulo A), en la línea de la explicación propuesta por Pingree et al. (1975).

Todos estos procesos de escala mareal tan intensos están modulados por una escala temporal mayor, la subinercial. Una posible explicación a la importancia de la clorofila del Estrecho y Golfo de Cádiz sobre la distribución de la clorofila en el Mar de Alborán (Navarro et al., 2011), podría ser que la advección o paso de clorofila a través del Estrecho parece siempre favorecida por los flujos subinerciales:

(i) Cuando los flujos subinerciales favorecen los flujos salientes (altas presiones relativas en el Mediterráneo); aunque la intensidad del AI se habrá reducido, las salientes y por lo tanto la generación de ondas sería más probables. Esta generación de las ondas tiene sus consecuencias como el transporte o inyección de clorofila desde los márgenes hacia la zona central del canal. Estas condiciones atmosféricas pueden favorecer la generación de ondas tipo I o II tanto en mareas muertas como en vivas, dependiendo tanto de la intensidad de las mareas como del flujo subinercial.

(ii) Cuando los flujos subinerciales favorecen los flujos entrantes (bajas presiones relativas en el Mediterráneo), los procesos de generación de ondas serían menos probables, por ejemplo, ocurriendo ondas Tipo II en mareas vivas o inhibiendo las ondas Tipo II en mareas intermedias. Estas condiciones de presión atmosférica provocan que aumente el nivel del mar en el Mar de Alborán y se produzca una demanda de agua desde el Golfo que se traduce en un mayor transporte de clorofila hacia el Mar Mediterráneo. Por otra parte, un aumento del flujo de agua atlántica puede favorecer que lleguen aguas de la plataforma atlántica más septentrional (Golfo de Cádiz) hacia la zona de los bajos de Trafalgar y plataforma norte del Estrecho. Este fenómeno podría suplir la pérdida de material planctónico extraído en ciclos mareales intensos, como se comentó anteriormente. A su vez, en estos bajos y áreas costeras del Estrecho, por su alta hidrodinámica pueden producirse mezclas (Vargas-Yañez et al., 2002) que reactiven la actividad biológica de las aguas de la plataforma del Golfo. Estos procesos hacen que esta zona particular tenga una dinámica independiente del resto de la plataforma del Golfo de Cádiz (Navarro y Ruiz, 2006).

De forma contraria, cuando el flujo entrante de agua atlántica se mantiene reducido durante un largo periodo, el AJ sería inducido a dirigirse hacia el sur de la cuenca de Alborán (Macías et al., 2008a; Renault et al., 2012). Este hecho llevaría a que el afloramiento costero que afecta a toda la parte noroccidental de Alborán quedase inactivo, con consecuencias sobre los patrones biológicos que dependen de él. En estas condiciones más oligotróficas, es cuando la llegada de pulsos de clorofila activos y con células mayores puede tener una mayor importancia en el ecosistema pelágico del Mar de Alborán (Fig. 4.1).

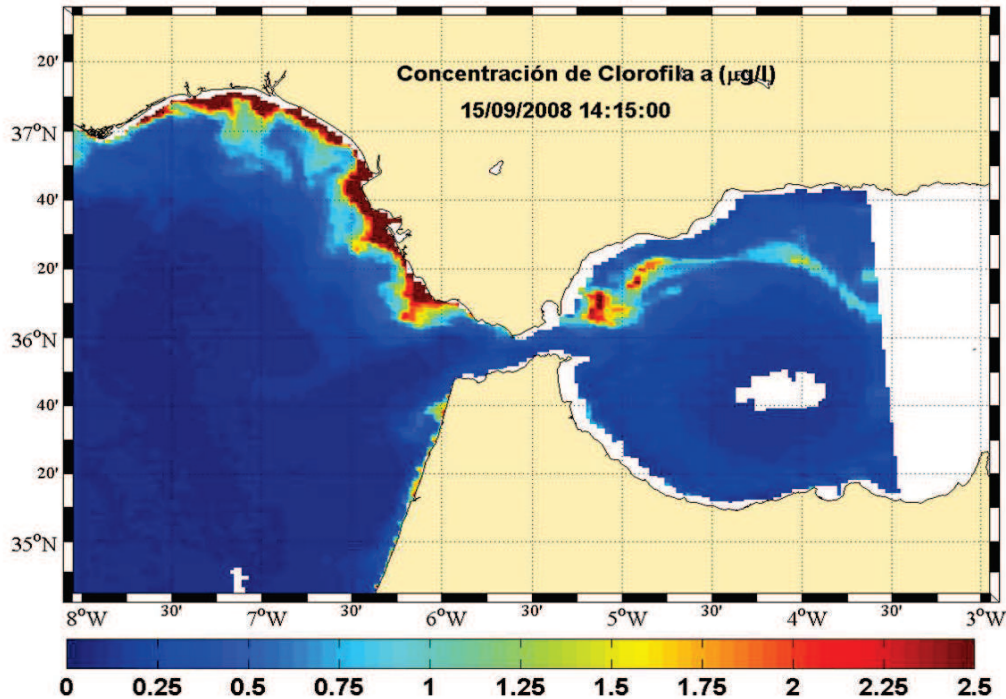


Figura 4.1. Concentración de clorofila superficial a través de satélite donde se observa una situación de afloramiento inactivo en el Mar de Alborán y pulsos de clorofila en el AJ

4.2. Consecuencias sobre el mar de Alborán

En el Capítulo B, se pone de manifiesto la llegada de manchas de clorofila y pulsos de aguas mezcladas hacia el Mar de Alborán, extendiéndose durante 2-3 horas y principalmente durante mareas vivas. Sin embargo para una precisa puesta en valor de este fenómeno, sería necesaria una evaluación de la dinámica del AI sin estas intrusiones, es decir determinar el “estado basal” o la dinámica original del chorro sin perturbar. Haciendo uso del modelo acoplado (Capítulo C), este serviría tanto para evaluar la dinámica y características de las masas de aguas entrantes durante el resto del ciclo mareal (excluyendo las manchas de clorofila) así como para mareas muertas. Las características del modelo físico (1D, dos capas) no permiten observar el fenómeno horizontal de advección o succión desde zonas costeras al canal. No obstante, tal y como se observa y discute en el Capítulo B (sección B. 4.2), una parte de las aguas mezcladas que se encontraron durante mareas vivas, no viajan conjuntamente con las manchas de clorofila y las ondas. Por lo tanto, el modelo si sería en parte realista y capaz de evaluar este efecto de los procesos del Estrecho sobre las aguas entrantes en el Mediterráneo. Por otra parte, los modelos físicos más avanzados no han conseguido aún reproducir los procesos de inyección costera correctamente (García-Lafuente et al., 2013).

Se ha realizado una comparación de los flujos hacia la cuenca mediterránea hallados por diferentes métodos propuestos en esta Tesis, conjuntamente con estimas de anteriores trabajos (Tabla 4.I). La metodología propuesta en esta Tesis sería el uso de modelos acoplados (Cap. C) y el cálculo a través de los picos o pulsos, según se muestra en el Cap. B. A través de este análisis se puede observar que los flujos de nitrato son similares para ambos métodos y referencias (Tabla 4.I). Por lo tanto la aproximación tomada en el Capítulo B al extender las características puntuales de los diferentes pulsos a un periodo anual es asumible al menos para el nitrato. En el caso del modelo acoplado (Cap. C), las estimas de los flujos son similares a otros trabajos debido a que concentración en el AI rondaría los 3 μM en el límite oriental del Estrecho debido a los procesos de mezcla. Este resultado se da a pesar de que en este trabajo no se tuviera en cuenta la NACW y en las condiciones de contorno de entrada se simulase una fuerte variación estacional.

Respecto al transporte de fosfatos, el cálculo mediante los picos o pulsos (Cap. B) si parece minusvalorar estos flujos. Como se discute en el Cap. B (sección B.4.3) esto puede deberse a que el pulso derivado de la saliente más frecuente (NWE con NACW) (Vázquez et al., 2009) presentaba concentraciones de fosfato más bajas que las publicadas en trabajos anteriores (Gómez et al., 2000a; Huertas et al., 2012). Sin embargo, estos trabajos anteriores no tenían en cuenta los aportes derivados de las ondas internas, lo que podría hacer que los flujos reales fueran mayores que los estimados. Sería necesario realizar una evaluación más precisa de estas entradas de fosfato hacia la cuenca mediterránea de fosfato y de la relación N/P en estas aguas. Este cálculo es muy relevante si atendemos a que el fosfato se ha descrito como posible nutriente limitante en el Mar Mediterráneo, sobre todo en la cuenca más oriental (Krom et al., 1991). En parte, esta limitación podría ser explicada por la circulación “estuarina-inversa” en el Estrecho (Krom et al., 1991). Sin embargo, recientemente Huertas et al. (2012) proponen que la limitación por P no sería causada por la entrada empobrecida en el AI, sino más bien sería por procesos internos en la cuenca.

La entrada de biomasa de fitoplancton proporcionada por el modelo acoplado (Cap. C) parece infravalorar este transporte, si lo comparamos con el hallado mediante el análisis de los pulsos (Cap. B) (Tabla 4.I). Este fenómeno se explica fácilmente por que el modelo no incorpora estas entradas de aguas costeras asociadas a las ondas. Estas entradas asociadas a ondas suponían el 45% del transporte total de biomasa

según los resultados presentados en el Capítulo B. Cabe destacar que no se han encontrado otros trabajos que estimen estas entradas anuales de biomasa.

Flujo	Cap. B	Cap.C	Bibliografía
Nitrato	5,63 megatoneladas año ⁻¹	4,950 megatoneladas año ⁻¹	4.69 megatoneladas año ⁻¹ (Huertas et al., 2012) ; 3.84 megatoneladas año ⁻¹ (Gómez et al., 2000a)
Fosfato	102,4 Kilotoneladas año ⁻¹	1027 kilotoneladas año ⁻¹	599 kilotoneladas año ⁻¹ (Huertas et al., 2012); 475 kilotoneladas año ⁻¹ (Gómez et al., 2000a)
Biomasa fitoplancton	554,18 kilotoneladas C año ⁻¹	84,2 kilotoneladas C año ⁻¹	-

Tabla 4.I. Transporte de diferentes variables biogeoquímicas hacia la cuenca mediterránea según diferentes métodos usados en esta tesis y ejemplos de otros cálculos previos

Como queda reflejado en los diferentes Capítulos (B y C), el aporte de nitrato a través del Estrecho es considerablemente superior al aportado anualmente por el afloramiento Noroccidental de Alborán (0.695 megatoneladas nitrato año⁻¹) (Sarhan et al., 2000). Sin embargo, solo el 30% de ese nitrato vendría en aguas mezcladas y no altamente estratificadas, a su vez con poblaciones de fitoplancton activas (Cap. B. Fig. B.8). Aun así por ejemplo, este 30% del total de nitrato transportado rondaría 1,68 megatoneladas (según datos del Capítulo B); cifras superiores a las del afloramiento.

Según el ciclo estacional descrito en el AI (Soto-Navarro et al., 2010), esta entrada se intensifica durante los meses estivales y otoño (con máximo en septiembre). Atendiendo a nuestras simulaciones, en verano primaría una entrada de aguas con una menor biomasa de fitoplancton, el cual además estaría limitado por nutrientes (Cap. B.; Fig. C.5) (Reul et al., 2005). Los fenómenos simulados en el Estrecho pueden aumentar la producción primaria y la concentración de nutrientes, aunque no se observa directamente un incremento en la biomasa según las simulaciones realizadas (Fig. C.5). Aunque a primera vista estos suministros de nutrientes no parezcan tan relevantes, en verano (y otoño) en el resto de la cuenca mediterránea son meses donde predominan las condiciones oligotróficas (Siokou-Frangou et al., 2010; Lazzari et al., 2012). Por lo tanto, estas entradas cuasi-continuas a través del Estrecho más el patrón hidrodinámico de giros y afloramientos costeros derivados por la intensificación del AI (Renault et al., 2012) favorecen que esta cuenca

de Alborán sea considerada como la más productiva del Mediterráneo (Siokou-Frangou et al., 2010).

4.3. Turbulencia y fitoplancton el Estrecho de Gibraltar

Tal y como se muestra en el Capítulo B (Fig. B.8), gran parte de los núcleos de clorofila viajan conjuntamente con las ondas internas. Aunque los niveles de turbulencia descritos en el Estrecho sean muy elevados y en gran medida debido a las ondas internas (Wesson y Gregg, 1994); no podemos extender el efecto de la turbulencia sobre la velocidad de sedimentación del fitoplancton. La asunción realizada en el Capítulo D (sección D.2.2.1), $w_t = w + w_p \cong w_p$ no puede extrapolarse aquí ya que las ondas internas si inducen altas velocidades verticales $w \neq 0$ (Bruno et al., 2002).

Adicionalmente, estos núcleos de clorofila parecen viajar en lo que se ha denominado como *trapped cores* (Lamb, 2003), estructuras que se forman al coincidir la cizalla inducida de las ondas con la producida por el esquema general de cizalla entre la capa atlántica y la mediterránea (Vázquez et al., 2009). Por lo tanto, estas manchas viajarían más protegidas en estos núcleos y no sufrirían una fuerte disgregación por altos niveles de turbulencia. Esto permite observar estas manchas en el AJ en medio del Mar de Alborán (Fig. 4.1).

Por otra parte, dentro del AI y como se observa en el Capítulo B (Fig. B.5), se ha descrito la presencia de un MPC con origen en las aguas del Golfo de Cádiz (Criado-Aldeanueva, et al., 2006; Navarro et al., 2006). El origen de este MPC está asociado al ciclo estacional de mezcla y estratificación en el Golfo, quedando vinculado a un valor de densidad concreto (Navarro et al., 2006). Este MPC se observa en el Estrecho cerca de la interfaz entre SAW-NACW y está incluido en la serie de datos analizados en el Capítulo D. Por lo tanto, podríamos hacer extensivas las conclusiones de este Capítulo a las características del MPC encontrado en estas aguas oligotróficas entrantes en el Estrecho. Como se discutió en el Capítulo D, las nuevas condiciones forzadas por el cambio climático podrían hacer más profundo y más marcado este MPC entrante en el Estrecho.

La capa superficial al presentar menos biomasa (Cap. D, Tabla D.IV) puede ser más sensible a las mezclas intensas, el efecto de dilución o pérdida de biomasa por mezcla interfacial en el Estrecho podría acentuarse en este caso. Por otro lado, el MPC sería más profundo y suponemos que con especies más esciáfilas o adaptadas a

menor irradiancia; como se propuso en el Capítulo D. En este caso el posible efecto de la fotoinhibición puede acrecentarse sobre estas poblaciones (Bartual et al., 2011). Por lo tanto la Producción primaria podría descender en áreas aledañas al Estrecho en el Mar de Alborán y se necesitaría un tiempo mayor para que estas poblaciones se adapten a las nuevas condiciones ambientales (luz y nutrientes) y muestren un crecimiento efectivo.

4.4. Líneas de actuación

En esta sección se sugerirán los puntos donde se debería centrar la investigación del acoplamiento física-biología y líneas de actuación que se proponen para dirigir la investigación en el área de influencia del Estrecho de Gibraltar:

-Estudio intensivo de la plataforma Noroccidental del Estrecho (área de C. Trafalgar).

Esta zona ha sido considerada área fuente de las aguas costeras inyectadas hacia el canal. Aunque en esta Tesis se han descrito puntualmente sus características, se haría necesario un estudio intensivo de la dinámica de la zona.

Por un lado, a escala mareal se estudiaría si se producen mezclas sucesivas, frentes mareales o topográficos, o diferentes remolinos en esta plataforma; analizándose para todos ellos la variación asociada al ciclo de mareas vivas/muertas. Sería necesario también establecer un ciclo estacional donde se superpongan forzamiento mareal y condiciones climáticas atmosféricas y oceánicas (luz, estratificación, etc.). De esta manera podríamos observar qué mecanismos hacen que su comportamiento sea diferente del resto de plataforma del Golfo de Cádiz (Navarro y Ruiz, 2006).

Por otra parte, habría que evaluar en qué modo afecta el forzamiento subinercial a esta zona, y si puede favorecer que lleguen aguas de la plataforma más septentrional a la zona de plataforma del Estrecho. Una vez aquí estas aguas podrían verse involucradas en mezclas y remolinos que favorecerían la actividad del fitoplancton, para ser finalmente transportadas hacia el Mar de Alborán

Estas propuestas se pueden llevar a cabo mediante campañas oceanográficas que cubran la escala mareal, y otras de carácter más estacional. El uso complementario de imágenes de satélite puede ayudar tanto para elucidar la variabilidad mareal como para la estacional.

-Modelos acoplados físico-biológicos

Los siguientes pasos a seguir para la mejora de estos modelos acoplados, se podrían apuntar desde diferentes perspectivas. Desde un punto de vista físico:

-Extender el dominio en 2D para ver procesos en plataforma del Estrecho e incorporarlos a la dinámica del canal. Esto permite un cálculo más realista de flujos biogeoquímicos. Extender el dominio a su vez hacia el Mar de Alborán, para ver las consecuencias de los fenómenos ocurrientes en el Estrecho, que presentaba una alta tasa de renovación.

-Ecuaciones 3D. Esto permitiría un cálculo más directo de la mezcla interfacial. Sería deseable que el modelo simulase las ondas internas y la inyección de aguas costeras hacia el canal principal.

-Simulación del forzamiento atmosférico. Este punto sería necesario tanto por la modulación de los procesos mareales como para estudiar las consecuencias a mayor escala. En una escala mayor esto supondría por ejemplo observar las consecuencias de los efectos subinerciales en el Estrecho y sobre los afloramientos y giros que ocurren el Mar de Alborán.

Desde un punto de vista biológico:

-inclusión de diferentes niveles en vertical, para evitar el uso de integraciones de la producción primaria. Esto también permitiría incluir la dinámica estacional de la capa de mezcla en las condiciones de contorno. A su vez, habría que incluir procesos de fotoinhibición en las ecuaciones del fitoplancton para comprobar la hipótesis de que ésta puede ser clave en el Estrecho.

-inclusión de niveles tróficos superiores al fitoplancton, inicialmente podrían ser las ecuaciones de zooplancton. Esto podría suponer un primer paso para integrar en un futuro próximo modelos de niveles tróficos inferiores con otros superiores, por ejemplo para simular la dinámica de las pesquerías de pequeños peces pelágicos. Esto solo se podría llevar a cabo si el dominio de los modelos acoplados se extiende hacia el Mar de Alborán.

Relación turbulencia y distribución vertical del fitoplancton

Respecto a la relación de la velocidad de sedimentación del fitoplancton con la turbulencia y MPC, los puntos sobre los que habría que hacer especial incidencia serían:

-Aparte de la relación turbulencia-fluorescencia, se deberían tener datos simultáneos de biomasa del fitoplancton. Esto desecharía las dudas sobre el papel de la relación C/clorofila y la divergencia entre máximo de biomasa y clorofila.

-El modelo biológico se ha hecho sencillo específicamente para ver esta relación turbulencia-MPC. Se podrían incluir más términos en las ecuaciones o más niveles tróficos, pero acabaría por dificultar el discernimiento de las relaciones propuestas. Sin embargo se podría tener en cuenta la fotoaclimatación siguiendo el punto anterior e incluir en las simulaciones esta relación biomasa/clorofila.

-Con un nivel de ambición mayor, se podrían diseñar muestreos o campañas específicos para estudiar la relación turbulencia-MPC, validando las hipótesis y simulaciones propuestas. Podrían ser tanto campañas cortas para estudiar la dinámica del MPC o combinadas con otras de carácter estacional. Estas campañas deberían conjuntamente usar microperfiladores de turbulencia y métodos clásicos de la Oceanografía Biológica. Entre estos últimos destacaremos: producción primaria, nutrientes, biomasa y muestras para taxonomía del fitoplancton.

Resumen

El Estrecho de Gibraltar es la única conexión entre la circulación global y el Mar Mediterráneo, el mayor cuerpo de agua semicerrado del planeta. Por lo tanto los procesos que aquí ocurren son claves para describir los flujos biogeoquímicos en la cuenca mediterránea y fundamentales para la circulación termohalina global. En el Estrecho se ha descrito una circulación “estuarina-inversa” con aguas atlánticas entrando en superficie y aguas mediterráneas más densas en profundidad. Sobre este patrón general existen alteraciones debidas al forzamiento mareal y el atmosférico o subinercial. La gran cantidad de procesos físicos y en varias escalas que ocurren en el Estrecho lo hacen muy atractivo desde el punto de vista del acoplamiento física-biología en el ecosistema pelágico.

El propósito de esta Tesis es la descripción de los patrones biogeoquímicos en el área de influencia del Estrecho, intentando cubrir un rango amplio de fenómenos con diferentes escalas espacio-temporales. Las zonas de plataforma a ambos márgenes del canal principal del Estrecho (especialmente la noroccidental) presentan una alta actividad del fitoplancton con células grandes y activas. En contraposición, la zona del canal originalmente presenta aguas oligotróficas provenientes del Golfo de Cádiz. Estas aguas oligotróficas (a través del NACW) aportan el 70% del nitrato transportado anualmente a las cuencas mediterráneas y el 55% de la biomasa fitoplanctónica. Sin embargo, existen intrusiones de aguas costeras hacia el canal relacionados con la generación de ondas internas y divergencias superficiales que éstas crean. Estos procesos se dan tanto en mareas vivas como en muertas, estando durante las vivas acompañados de alta mezcla interfacial. Los procesos derivados de las ondas internas (Tipo I) pueden significar un 30% del nitrato transportado hacia las cuencas mediterráneas, acompañadas de células activas y grandes. Este aporte también supone el 30% de la biomasa total del fitoplancton transportada.

A su vez, la mezcla interfacial y adelgazamiento de la capa atlántica pueden alterar el ciclo estacional del fitoplancton de las aguas atlánticas entrantes. Estos procesos pueden aumentar la producción primaria y la biomasa, especialmente durante primavera y otoño. Estos procesos también favorecen la dominancia de nanoflagelados (primavera y otoño) y picofitoplancton (verano).

Por otro lado, la turbulencia es capaz de redistribuir la biomasa del fitoplancton en vertical, siempre que existan las condiciones físico-biológicas para que se genere un máximo profundo. La relación entre turbulencia y velocidad de sedimentación del fitoplancton hace que estos máximos se sitúen bajo zonas de mayores niveles de turbulencia (mayores velocidades de sedimentación). En el futuro con mayor estratificación y mayor entrada superficial de turbulencia, la biomasa integrada de fitoplancton será menor en la capa de mezcla pero la exportación vertical de materia al océano profundo será mayor.

Finalmente, los procesos ocurrientes en el Estrecho permiten que el Mar de Alborán reciba una aportación cuasi-constante de biomasa de fitoplancton y nutrientes, este último en un orden de magnitud mayor a la aportación de los afloramientos costeros descritos en esta cuenca. Estos fenómenos podrían fertilizar y mantener alta la producción primaria en esta área descrita como más productiva del Mediterráneo.

Abstract:

The Strait of Gibraltar is the unique connection between the global circulation and Mediterranean Sea, the largest semienclosed water body on Earth. Thus, processes happening in this region are crucial to describe biogeochemical budgets of the Mediterranean basin and are key players of the global thermohaline circulation. In the Strait, “estuarine-inverse” circulation has been described with surface Atlantic water and denser deep Mediterranean water. This general pattern is modified both by tidal forcing and by atmospheric or subinertial forcing. Due to the several concurrent physical processes and scales, the Strait is a relevant area for studying physical-biological coupling in the pelagic ecosystem.

The main aim of this Thesis is the description of biogeochemical patterns in the influence area of the Strait, solving a wide range of phenomena at different spatio-temporal scales. Platform areas (especially north-western one) surrounding the main channel of the Strait present high biological activity with active and large phytoplankton cells. On the other hand, the channel initially presents mainly waters with oligotrophic features coming from the Gulf of Cadiz. These oligotrophic waters (due to the presence of NACW) supply 70% of the total nitrate transport to the Mediterranean basin per year and 55% of the phytoplanktonic biomass per year. Nevertheless, there are intrusions of coastal waters towards the channel related with the generation of internal waves over Camarinal Sill and the presence of surface divergences. These processes occur during neap and spring tides, while interfacial mixing mainly occurs during spring tides. Processes forced by internal wave’s presence (Type I) could mean 30% of the total nutrient supply to the Alboran Sea, concurrent with active and large cells. This phenomenon also means 30% of total phytoplankton biomass transported per year.

On the other hand, interfacial mixing and decreased thickness of the Atlantic layer towards the east could modify the original seasonal cycle of phytoplankton in the inflowing waters. Primary production and biomass could be triggered, especially during spring and autumn. Furthermore, these processes favored the dominance of nanoflagellates (spring and autumn) and picophytoplankton (summer).

On the other hand, turbulence could vertically redistribute phytoplankton biomass, if there are physical-biological conditions for the generation of a deep biomass maximum. The relationship between turbulence and sedimentation velocity caused the presence of biomass maxima below high turbulence levels (with high sinking velocity). In the future, higher stratification and higher surface turbulent input is expected. With these conditions, lower integrated biomass in the mixing layer is expected, concurrent with higher deep exportation of planktonic material.

Finally, hydrological processes in the Strait signify a quasi-permanent biomass and nutrient supply to the Alboran Sea. This nutrients supply is one order of magnitude higher than the reported by the coastal upwelling. These phenomena could fertilize and help maintaining high the primary production in the most productive area of the Mediterranean Sea.

6.Conclusiones:

1- Las zonas de plataforma en ambos márgenes del canal principal del Estrecho, presentan una alta actividad biológica. Destaca la plataforma noroccidental como zona con altas concentraciones de clorofila, y altos porcentajes de células activas y grandes ($\emptyset > 20 \mu\text{m}$). Estas últimas variables presentan una alta correlación entre ellas en el área del Estrecho. Esta zona a su vez puede presentar una variación quincenal asociada a mareas vivas/muertas, hallándose mayores concentraciones de clorofila durante mareas vivas.

2-Existe un transporte transversal desde los márgenes costeros hacia las zonas de divergencia creadas en la zona central del canal del Estrecho durante mareas vivas y muertas. Éste se manifiesta como una “lengua” de aguas ricas en clorofila desde las zonas costeras al canal sobre el Umbral de Camarinal. Este transporte es más evidente durante las mareas vivas debido a la mayor probabilidad de generación de ondas internas de gran amplitud (tipo I), lo cual se traduce en mayores concentraciones de clorofila en el sector mediterráneo del Estrecho.

3-La entrada de aguas oligotróficas no modificadas (con la presencia NACW) desde el Golfo de Cádiz puede suponer el 70% del total del nitrato anual transportado en el Estrecho. Conjuntamente, estas aguas presentan bajas concentraciones medias de clorofila y bajos porcentajes de células grandes y activas. Esta entrada supone el 55% de la biomasa del fitoplancton anual transportada en el Estrecho.

4-Los fenómenos derivados de las ondas internas (ondas tipo I), como mezcla interfacial e inyección costera, pueden suponer el 30% del total del nitrato anual transportado en el Estrecho. Estas ondas viajan con manchas de clorofila de células grandes y activas, significando el 30% de la biomasa de fitoplancton transportada hacia el Mar de Alborán.

5- Los procesos que ocurren en el Estrecho pueden aumentar la producción primaria y la biomasa del fitoplancton en las aguas atlánticas entrantes, especialmente durante primavera y otoño. Estos procesos serían la mezcla interfacial y el adelgazamiento de la capa atlántica, que pueden favorecer que predominen los nanoflagelados (primavera y otoño) y el picofitoplancton (verano), alterando el ciclo estacional en las aguas entrantes.

6- Los procesos descritos en el Estrecho a través de diferentes métodos, suponen una aportación de nutrientes cuasi-permanente al Mar de Alborán. Esto ocurre acompañado de una aportación de biomasa de fitoplancton en condiciones óptimas para su crecimiento. Los aportes de nitrato debido a la dinámica del Estrecho se encuentran un orden de magnitud por encima de los descritos anteriormente en afloramientos costeros en el Mar de Alborán.

7-La turbulencia puede redistribuir la biomasa fitoplanctónica, una vez que las condiciones físicas (estratificación) y biológicas (luz y nutrientes) permiten que se forme un máximo profundo de biomasa en una región no estratificada de la columna de agua. El mecanismo que explica este hecho es la modulación de la velocidad de sedimentación por la turbulencia, que parece crear acumulaciones de células por debajo de zonas con mayores niveles de turbulencia (también mayores velocidades de sedimentación).

8- En el futuro con mayor estratificación y mayor entrada superficial de turbulencia, la biomasa integrada de fitoplancton sería menor en la capa de mezcla. Sin embargo la exportación vertical de material planctónico al océano profundo sería mayor.

Conclusions:

1-Coastal margins around the main channel of the Strait present high biological activity. Particularly, the northwestern platform presents high chlorophyll concentrations, and high percentage of active and large cells ($\varnothing > 20 \mu\text{m}$). These two last variables are highly correlated in the Strait. These areas could present a fortnightly variation related to neap/spring tides, higher chlorophyll concentrations being found during spring tides.

2-Transverse transport from the coastal margins to the channel occurs during both spring and neap tides. This process could be registered as a “tongue” of waters enriched in chlorophyll from the coastal areas towards the divergence zones created in the centre of the channel around Camarinal Sill. This transport is obvious during spring tides due to the great potential generation of large internal waves (Type I) over Camarinal Sill. This fact leads to higher chlorophyll concentrations in the Mediterranean side of the Strait.

3-Inflow of unmodified oligotrophic waters (with NACW) from the Gulf of Cadiz could represent 70% of total nitrate transport per year through the Strait. Concurrent, these waters present low averaged chlorophyll concentration and low percentages of active and large cells. This kind of inflow means 55% of phytoplankton biomass transport per year.

4-Internal waves induced phenomena (Type I), as interfacial mixing and coastal injection, that could mean 30% of total nitrate transport per year through the Strait. These internal waves travel concurrent with active and large phytoplankton cells in patches, meaning 30% total phytoplankton biomass transport per year.

5- Phenomena taking place in the Strait could trigger primary production and phytoplankton biomass, especially during spring and autumn. These processes are interfacial mixing and the decrease of the Atlantic layer thickness. They could favor the dominance of nanoflagellates (spring and autumn) and picophytoplankton (summer), modifying the original seasonal cycle in the inflowing waters.

6- Processes happening in the Strait, described through different methodology, mean a quasi-permanent nutrient supply to the Alboran Sea. This supply is concurrent to a phytoplankton biomass supply in optimal conditions for growing. Nitrate supplies due to

the Strait phenomena are in one order of magnitude higher than previous reported values by coastal upwelling in Alboran Sea

7-Turbulence is able to redistribute planktonic biomass once a subsurface biomass accumulation is created in the upper layer of the ocean, if physical (e.g., stratification) and biological (e.g., light and nutrient) conditions are adequate. The mechanism explaining this fact is the modulation of sinking speed of phytoplankton cells by turbulent motion that creates accumulation of cells bellow region of enhanced sinking speeds

8-In the future with higher stratification and surface turbulence input, integrated biomass in the mixed layer would be lower. However vertical exportation of planktonic material to the deep ocean could be higher.

7. Bibliografía consultada:

- Abbott, M.R., Denman, K.L., Powell, T.M., Richerson, P.J., Richards, R.C., Goldman, C.R., 1984. Mixing and the dynamics of the deep chlorophyll maximum in Lake Tahoe. *Limnology and Oceanography* 29, 862–878.
- Abraham, E.R., 1998. The generation of plankton patchiness by turbulent stirring. *Nature* 391, 577–580.
- Acuña, J., López-Álvarez, M., Nogueira, E., González-Taboada, F., 2010. Diatom flotation at the onset of the spring phytoplankton bloom: an in situ experiment. *Marine Ecology Progress Series* 400, 115–125.
- Afonso, M.M., 2007. On the terminal velocity of sedimenting particles in a flowing fluid. *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical* 41, 13.
- Aliseda, A., Cartellier, A., Hainaux, F., Lasheras, J.C., 2002. Effect of preferential concentration on the settling velocity of heavy particles in homogeneous isotropic turbulence. *Journal of Fluid Mechanics* 468, 77–105.
- Álvarez-Cobelas, M., Rojo, C., Velasco, J., Baltanas, A., 2006. Factors controlling planktonic size spectral responses to autumnal circulation in a Mediterranean lake. *Freshwater Biology* 51, 131–143.
- Archer, C.L., 2005. Evaluation of global wind power. *Journal of Geophysical Research* 110, 1–20.
- Arín, L., Morán, X., Estrada, M., 2002. Phytoplankton size distribution and growth rates in the Alboran Sea (SW Mediterranean): short term variability related to mesoscale hydrodynamics. *Journal of Plankton Research* 24, 1019–1033.
- Armi, L., Farmer, D., 1985. The internal hydraulics of the Strait of Gibraltar and associated sills and narrows. *Oceanologica Acta* 8, 37–46.
- Baird, M., 2004. A plankton population model with biomechanical descriptions of biological processes in an idealised 2D ocean basin. *Journal of Marine Systems* 50, 199–222.
- Bartual, A., Macías, D., Gutiérrez-Rodríguez, A., García, C., Echevarría, F., 2011. Transient pulses of primary production generated by undulatory processes in the western sector of the Strait of Gibraltar. *Journal of Marine Systems* 87, 25–36.
- Basterretxea, G., Aristegui, J., 2000. Mesoscale variability in phytoplankton biomass distribution and photosynthetic parameters in the Canary-NW African coastal transition zone. *Marine Ecology Progress Series* 197, 27–40.
- Belyaev, V.I., 1992. Modeling the Influence of Turbulence on Phytoplankton Photosynthesis. *Ecological Modelling* 60, 11–29.
- Bienfang, P., Szyper, J., Laws, E., 1983. Sinking rate and pigment responses to light-limitation of a marine diatom: Implications to dynamics of chlorophyll maximum layers. *Oceanologica acta*. 6, 52–55.
- Bienfang, P.K., 1980. Phytoplankton sinking rates in oligotrophic waters off Hawaii, USA. *Marine Biology* 61, 69–77.

-
- Bopp, L., Monfray, P., Aumont, O., Dufresne, J.-L., Le Treut, H., Madec, G., Terray, L., Orr, J.C., 2001. Potential impact of climate change on marine export production. *Global Biogeochemical Cycles* 15, 81–99.
- Bowen, J.D., Stolzenbach, K.D., Chisholm, S.W., 1993. Simulating bacterial clustering around phytoplankton cells in a turbulent ocean. *Limnology And Oceanography* 38, 36–51.
- Boyce, D.G., Lewis, M.R., Worm, B., 2010. Global phytoplankton decline over the past century. *Nature* 466, 591–6.
- Boyce, F., 1975. Internal waves in the Straits of Gibraltar. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts* 22, 597–610.
- Boyd, P.W., Watson, A.J., Law, C.S., Abraham, E.R., Trull, T., Murdoch, R., Bakker, D.C., Bowie, A.R., Buesseler, K.O., Chang, H., Charette, M., Croot, P., Downing, K., Frew, R., Gall, M., Hadfield, M., Hall, J., Harvey, M., Jameson, G., LaRoche, J., Liddicoat, M., Ling, R., Maldonado, M.T., McKay, R.M., Nodder, S., Pickmere, S., Pridmore, R., Rintoul, S., Safi, K., Sutton, P., Strzepek, R., Tanneberger, K., Turner, S., Waite, A., Zeldis, J., 2000. A mesoscale phytoplankton bloom in the polar Southern Ocean stimulated by iron fertilization. *Nature* 407, 695–702.
- Brainerd, K.E., Gregg, M.C., 1995. Surface mixed and mixing layer depths. *Deep Sea Research Part I* 42, 1521–1543.
- Bray, N., Winant, C., Kinder, T., Candela, J., 1990. Generation and kinematics of the internal tide in the Strait of Gibraltar, in: Pratt, L. (Ed.), *The Physical Oceanography of Sea Straits*. Kluwer, Boston.
- Brock, T., 1981. Calculating solar radiation for ecological studies. *Ecological Modelling* 14, 1–19.
- Brotas, V., Brewin, R.J.W., Sá, C., Brito, A.C., Silva, A., Mendes, C.R., Diniz, T., Kaufmann, M., Tarran, G., Groom, S.B., Platt, T., Sathyendranath, S., 2013. Deriving phytoplankton size classes from satellite data: Validation along a trophic gradient in the eastern Atlantic Ocean. *Remote Sensing of Environment* 134, 66–77.
- Brown, G.L., Roshko, A., 1974. On density effects and large structure in turbulent mixing layers. *Journal of Fluid Mechanics* 64, 775–816.
- Brucato, A., Grisafi, F., Montante, G., 1998. Particle drag coefficients in turbulent fluids. *Chemical Engineering Science* 53, 3295–3314.
- Bruno, M., Mañanes, R., Alonso, J.J., Izquierdo, A., Álvarez, O., 1999. An experimental method to investigate the role of low frequency phenomena in the generation of tidal residues. *Scientia Marina* 63, 165–175.
- Bruno M., Mañanes, M., Alonso J., 2000. Vertical structure of the semidiurnal tidal currents at Camarinal Sill, the strait of Gibraltar. *Oceanologica acta* 23, 15–24.
- Bruno, M., Alonso, J.J., Cózar, A., 2002. The boiling-water phenomena at Camarinal Sill, the strait of Gibraltar. *Deep Sea Research Part II* 49, 4097–4113.
- Bruno, M., Vázquez, a., Gómez-Enri, J., Vargas, J.M., García Lafuente, J., Ruiz-Cañavate, a., Mariscal, L., Vidal, J., 2006. Observations of internal waves and associated mixing phenomena in the Portimao Canyon area. *Deep Sea Research Part II* 53, 1219–1240.

- Bruno, M., Macías, J., González-Vida, J.M., Vázquez, A., 2010. Analyzing the tidal-related origin of subinertial flows through the Strait of Gibraltar. *Journal of Geophysical Research* 115, C12075.
- Bruno, M., Chioua, J., Romero, J., Vázquez, A., Macías, D., Dastis, C., Ramirez-Romero, E., Echevarría, F., Reyes, J., García, C.M., 2013. The importance of sub-mesoscale processes for the exchange of properties through the strait of gibraltar. *Progress in Oceanography* (in press).
- Bryden, H., Candela, J., Kinder, T., 1994. Exchange through the Strait of Gibraltar. *Progress in Oceanography* 33, 201–248.
- Burchard, H., Baumert, H., 1998. The Formation of Estuarine Turbidity Maxima Due to Density Effects in the Salt Wedge. A Hydrodynamic Process Study. *Journal of Physical Oceanography* 28, 309–321.
- Candela, J., 1989. Meteorologically forced subinertial flows through the Strait of Gibraltar. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 94, 12667–12679.
- Candela, J., Winant, C., Ruiz, A., 1990. Tides in the Strait of Gibraltar. *Journal of Geophysical Research*.
- Canuto, V.M., Howard, A., Cheng, Y., Dubovikov, M.S., 2001. Ocean Turbulence. Part I: One-Point Closure Model—Momentum and Heat Vertical Diffusivities. *Journal of Physical Oceanography* 31, 1413–1426.
- Carniel, S., Kantha, L., Book, J., 2011. Turbulence variability in the upper layers of the Southern Adriatic Sea under a variety of atmospheric forcing conditions. *Continental Shelf Research* 33, 39–56.
- Castro, M.J., García-Rodríguez, J. A., González-Vida, J.M., Macías, J., Parés, C., Vázquez-Cendón, M.E., 2004. Numerical simulation of two-layer shallow water flows through channels with irregular geometry. *Journal of Computational Physics* 195, 202–235.
- Castro, M.J., Macías, J., Parés, C., García-Rodríguez, J. A., Vázquez-Cendón, E., 2004. A two-layer finite volume model for flows through channels with irregular geometry: Computation of maximal exchange solutions. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation* 9, 241–249.
- Castro, M.J., González-Vida, J.M., Macías, J., Parés, C., 2009. Realistic Applications of a Tidal 2d Two-Layer Shallow Water Model to the Strait of Gibraltar, in: Simos, T.E., Psihoyios, G., Tsitouras, C. (Eds.), *Numerical Analysis and Applied Mathematics Vols 1 and 2*. Amer Inst Physics, pp. 1429–1432.
- Cheng, Y., Canuto, V.M., Howard, A.M., 2002. An Improved Model for the Turbulent PBL. *Journal of the Atmospheric Sciences* 59, 1550–1565.
- Criado-Aldeanueva, F., 2006. Distribution and circulation of water masses in the Gulf of Cadiz from in situ observations. *Deep Sea Research Part II* 53, 1144–1160.
- Cullen, J.J., Eppley, R.W., 1981. Chlorophyll maximum layers of the Southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance. *Oceanologica Acta* 4, 23–32.
- Cullen, J.J., 1982. The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll a. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39, 791–803.

- Cullen, J.J., Stewart, E., Renger, E., Eppley, R.W., Winant, C.D., 1983. Vertical motion of the thermocline, nitracline and chlorophyll maximum layers in relation to currents on the Southern California shelf. *Journal of Marine Research* 41, 239–262.
- Cullen, J.J., Lewis, M.R., 1988. The kinetics of algal photoadaptation in the context of vertical mixing. *Journal of Plankton Research* 10, 1039–1063.
- Cushman-Roisin, B., 1994. Introduction to geophysical fluid dynamics (Chapter 11). Prentice-Hall. 320 pp.
- d'Ovidio, F., De Monte, S., Alvain, S., Dandonneau, Y., Lévy, M., 2010. Fluid dynamical niches of phytoplankton types. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 18366–18370.
- Davies, A., Sleep, J., 1989. The photosynthetic response of nutrient-depleted dilute cultures of *Skeletonema costatum* to pulses of ammonium and nitrate; the importance of phosphate. *Journal of Plankton Research* 11, 141–164.
- De Lillo, F., Cecconi, F., Lacorata, G., Vulpiani, A., 2008. Sedimentation speed of inertial particles in laminar and turbulent flows. *EPL* 84, 1–6.
- Dekshenieks, M., Donaghay, P., Sullivan, J., Rines, J., Osborn, T., Twardowski, M., 2001. Temporal and spatial occurrence of thin phytoplankton layers in relation to physical processes. *Marine Ecology Progress Series* 223, 61–71.
- Del Rosario, J.J.A., Mejías, M.B., Vázquez-López-Escobar, Á., 2003. The influence of tidal hydrodynamic conditions on the generation of lee waves at the main sill of the Strait of Gibraltar. *Deep Sea Research Part I* 50, 1005–1021.
- Doubell, M.J., Yamazaki, H., Li, H., Kokubu, Y., 2009. An advanced laser-based fluorescence microstructure profiler (TurboMAP-L) for measuring bio-physical coupling in aquatic systems. *Journal of Plankton Research* 31, 1441–1452.
- Druet, C., Zielinski, A., 1994. Modelling the fine-structure of the phytoplankton concentration in a stable stratified sea. *Oceanologica Acta* 17, 79–88.
- Durrieu de Madron, X., Guieu, C., Sempéré, R., Conan, P., Cossa, D., et al., 2011. Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. *Progress in Oceanography* 91, 97–166.
- Ebenhöh, W., Baretta-Bekker, J., Baretta, J., 1997. The primary production module in the marine ecosystem model ERSEM II, with emphasis on the light forcing. *Journal of Sea Research* 38, 173–193.
- Echevarría, F., Bruno, M., Gorsky, G., Goutx, M., Fernando, G., Vargas, J.M., Picheral, M., Striby, L., Varela, M., Prieto, L., Alonso, J.J., Reul, A., 2002. Physical–biological coupling in the Strait of Gibraltar. *Deep Sea Research Part II* 49, 4115–4130.
- Echevarría, F., Zabala, L., Corzo, A., Navarro, G., Prieto, L., Macías, D., 2009. Spatial distribution of autotrophic picoplankton in relation to physical forcings: the Gulf of Cadiz, Strait of Gibraltar and Alboran Sea case study. *Journal of Plankton Research* 31, 1339–1351.
- Eppley, R., Rogers, J., McCarthy, J., 1969. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnology and oceanography* 14, 912–920.

- Estrada, M., Marrase, C., Latasa, M., 1993. Variability of deep chlorophyll maximum characteristics in the Northwestern Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 92, 189–300.
- Evans, G., Parslow, J., 1985. A model of annual plankton cycles. *Biological Oceanography* 3, 327–347.
- Falkowski, P., 1980. *Primary productivity in the sea*. Plenum Press, New York. 531 pp.
- Falkowski, P., Barber, R., Smetacek, V., 1998. Biogeochemical Controls and Feedbacks on Ocean Primary Production. *Science* 281, 200–206.
- Falkowski, P.G., Oliver, M.J., 2007. Mix and match: how climate selects phytoplankton. *Nature Reviews Microbiology* 5, 813–819.
- Fasham, M.J.R., Platt, T., Irwin, B., Jones, K., 1985. Factors affecting the spatial pattern of the deep chlorophyll maximum in the region of the Azores front. *Progress in Oceanography* 14, 129–165.
- Fasham, M.J.R., Ducklow, H., McKelvie, S., 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *Journal of Marine Research* 48, 591–639.
- Fennel, K., Boss, E., 2003. Subsurface maxima of phytoplankton and chlorophyll: Steady-state solutions from a simple model. *Limnology and Oceanography* 48, 1521–1534.
- Fernández-Nieto, E.D., Narbona-Reina, G., 2008. Extension of WAF Type Methods to Non-Homogeneous Shallow Water Equations with Pollutant. *Journal of Scientific Computing* 36, 193–217.
- Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T., Falkowski, P., 1998. Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science* 281, 237–240.
- Follows, M.J., Dutkiewicz, S., Grant, S., Chisholm, S.W., 2007. Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. *Science* 315, 1843–6.
- Franks, P.J.S., Chen, C., 2001. A 3-D prognostic numerical model study of the Georges Bank ecosystem. *Deep Sea Research Part II* 48, 457–482.
- Franks, P.J.S., 2002. NPZ Models of Plankton Dynamics: Their Construction, Coupling to Physics and Application. *Journal of Oceanography* 58, 379–387.
- Franks, P., 2005. Plankton patchiness, turbulent transport and spatial spectra. *Marine Ecology Progress Series* 294, 295–309.
- Frisch, U., 1995. *Turbulence: the legacy of A.N. Kolmogorov*. Cambridge University Press. 296 pp.
- García-Górriz, E., Carr, M.E., 1999. The climatological annual cycle of satellite-derived phytoplankton pigments in the Alboran Sea. *Geophysical Research Letters* 26, 2985–2988.
- García-Lafuente, J., Vargas, J., Plaza, F., Sarhan, T., 2000. Tide at the eastern section of the Strait of Gibraltar. *Journal of Geophysical Research* 105, 197–213.
- García-Lafuente, J., Delgado, J., Vargas, J., Vargas, M., Plaza, F., Sarhan, T., 2002. Low-frequency variability of the exchanged flows through the Strait of Gibraltar during CANIGO. *Deep Sea Research Part II* 49, 4051–4067.

- García-Lafuente, J. and Vargas, J.M., 2003. Recent observations of the exchange flows through the Strait of Gibraltar and their fluctuations at different time scales. *Recent Research Developments in Geophysics*, Vol. 5, 73-84. Kerala, India.
- García-Lafuente, J., Ruiz, J., 2007. The Gulf of Cádiz pelagic ecosystem: A review. *Progress In Oceanography* 74, 228–251.
- Gascard, J., Richez, C., 1985. Water masses and circulation in the western Alboran Sea and in the Straits of Gibraltar. *Progress in Oceanography* 15, 157–216.
- Geider, R.J., Macintyre, H.L., Kana, T.M., 1996. A dynamic model of photoadaptation in phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 41, 1–15.
- Geider, R.J., MacIntyre, H.L., Kana, T.M., 1998. A dynamic regulatory model of phytoplanktonic temperature acclimation to light, nutrients and temperature. *Limnology and Oceanography* 43 (4), 679–694.
- Gill, A.E., 1982. *Atmosphere-Ocean Dynamics, Astrophysics and Space Science*. Academic Press. 662 pp.
- Gómez, F., González, N., Echevarría, F., García, C.M., 2000a. Distribution and Fluxes of Dissolved Nutrients in the Strait of Gibraltar and its Relationships to Microphytoplankton Biomass. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51, 439–449.
- Gómez, F., Echevarría, F., Prieto, L., Ruiz, J., Reul, A., Jiménez-Gómez, F., Varela, M., 2000 b. Microplankton distribution in the Strait of Gibraltar: coupling between organisms and hydrodynamic structures. *Journal of Plankton Research* 22, 603–617.
- Gómez, F., Gorsky, G., Striby, L., Vargas, J.M., Gonzalez, N., Picheral, M., García-Lafuente, J., Varela, M., Goutx, M., 2001. Small-scale temporal variations in biogeochemical features in the Strait of Gibraltar, Mediterranean side—the role of NACW and the interface oscillation. *Journal of Marine Systems* 30, 207–220.
- Gould, R., 1988. Net phytoplankton in a Gulf Stream warm-core ring: species composition, relative abundance, and the chlorophyll maximum layer. *Deep Sea Research Part I* 35, 1595–1614.
- Herbland, A., Le Bouteiller, A., Raimbault, P., 1985. Size structure of phytoplankton biomass in the equatorial Atlantic Ocean. *Deep Sea Research* 32, 819–836.
- Herbland, A., Voituriez, B., 1979. Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic Ocean. *Journal of Marine Research* 37, 87–101.
- Hodges, B., 2004. Simple models of steady deep maxima in chlorophyll and biomass. *Deep Sea Research Part I* 51, 999–1015.
- Hodges, B., Rudnick, D., 2004. Simple models of steady deep maxima in chlorophyll and biomass. *Deep Sea Research Part I* 51, 999–1015.
- Holm-Hansen, O., 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. *Journal Du Conseil International Pour L'exploration de la Mer* 187, 9–18.
- Hopkins, T., 1999. The thermohaline forcing of the Gibraltar exchange. *Journal of Marine Systems* 20, 1–31.
- Hoskins, B., Valdes, P., 1990a. On the existence of storm-tracks. *Journal of the Atmospheric Sciences* 47, 1854–1864.

-
- Hoskins, B., Valdes, P., 1990b. On the existence of storm-tracks. *Journal of the atmospheric sciences* 47, 1854–1864.
- Huertas, I.E., Ríos, A.F., García-Lafuente, J., Navarro, G., Makaoui, A., Sánchez-Román, A., Rodríguez-Galvez, S., Orbi, A., Ruíz, J., Pérez, F.F., 2012. Atlantic forcing of the Mediterranean oligotrophy. *Global Biogeochemical Cycles* 26, 1–9.
- Huisman, J., Pham Thi, N.N., Karl, D.M., Sommeijer, B., 2006. Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum. *Nature* 439, 322–5.
- Izquierdo, A., Tejedor, L., Sein, D., 2001. Control variability and internal bore evolution in the Strait of Gibraltar: A 2-D two-layer model study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 53, 637–651.
- Jackson, G.A., 1990. A model of the formation of marine algal flocs by physical coagulation processes. *Deep Sea Research Part I* 37, 1197–1211.
- Jamart, B.M., Winter, D.F., Banse, K., Anderson, G.C., Lam, R.K., 1977. A theoretical study of phytoplankton growth and nutrient distribution in the Pacific Ocean off the northwestern U.S. coast. *Deep Sea Research Part I* 24, 753–773.
- Jassby, A., Powell, T., 1975. Vertical patterns of eddy diffusion during stratification in Castle Lake, California. *Limnology And Oceanography* 20, 530–543.
- Jumars, P. A., Trowbridge, J.H., Boss, E., Karp-Boss, L., 2009. Turbulence-plankton interactions: a new cartoon. *Marine Ecology* 30, 133–150.
- Karafistan, A., Martin, J., Rixen, M., Beckers, J., 2002. Space and time distributions of phosphate in the Mediterranean Sea. *Deep Sea Research Part I* 49, 67–82.
- Karl, D.M., Holmhanzen, O., Taylor, G.T., Tien, G., Bird, D.F., 1991. Microbial biomass and productivity in the western Bransfield Strait, Antarctica during the 1986-87 austral summer. *Deep Sea Research Part I* 38, 1029–1055.
- Kiefer, D., Holm-Hansen, O., 1972. Phytoplankton in Lake Tahoe: deep-living populations. *Limnology and Oceanography* 17, 418–422.
- Kiørboe, T., 1993. Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. *Advances in marine biology* 29, 1–72.
- Kiørboe, T., 1997. Small-scale turbulence, marine snow formation, and planktivorous feeding. *Scientia Marina* 61, 141–158.
- Kirk, J.T.O., 1994. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*, New York Cambridge Univ Pr. Cambridge University Press. 595 pp.
- Kishi, M., Kashiwai, M., Ware, D., Megrey, B., Eslinger, D., Werner, F., Noguchiaita, M., Azumaya, T., Fujii, M., Hashimoto, S., 2007. NEMURO—a lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem. *Ecological Modelling* 202, 12–25.
- Klausmeier, C., Litchman, E., 2001. Algal games: The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns. *Limnology and Oceanography* 46, 1998–2007.
- Kolmogorov, A.N., 1941. The local structure of turbulence in incompressible viscous fluid for very large Reynolds numbers. *Doklady Akademii Nauk Sssr* 30, 301–305.

- Koné, V., Machu, E., Penven, P., Andersen, V., Garçon, V., Fréon, P., Demarcq, H., 2005. Modeling the primary and secondary productions of the southern Benguela upwelling system: A comparative study through two biogeochemical models. *Global Biogeochemical Cycles* 19, 1–22.
- Lacombe, H., Richez, C., 1982. The regime of the Strait of Gibraltar, in: Nihoul, N. (Ed.), *Hydrodynamics of Semienclosed Seas*. Elsevier, New York.
- Lamb, K., 2003. Shoaling solitary internal waves: on a criterion for the formation of waves with trapped cores. *Journal of Fluid Mechanics* 478, 81–100.
- Lande, R., Wood, A., 1987. Suspension times of particles in the upper ocean. *Deep Sea Research Part I* 34, 61–72.
- Laws, E.A., Falkowski, P.G., Smith, W.O., Ducklow, H., McCarthy, J.J., 2000. Temperature effects on export production in the open ocean. *Global Biogeochemical Cycles* 14, 1231–1246.
- Lazier, J.R.N., Mann, K.H., 1989. Turbulence and the diffusive layers around small organisms. *Deep Sea Research Part A* 36, 1721–1733.
- Lazzari, P., Solidoro, C., Ibello, V., Salon, S., Teruzzi, a., Béranger, K., Colella, S., Crise, a., 2012. Seasonal and inter-annual variability of plankton chlorophyll and primary production in the Mediterranean Sea: a modelling approach. *Biogeosciences* 9, 217–233.
- Levitus, S., Antonov, J.I., Boyer, T.P., Stephens, C., 2000. Warming of the World Ocean. *Science* 287, 2225–2229.
- Lewis, M.R., Horne, E.P.W., Cullen, J.J., Oakey, N.S., Platt, T., 1984. Turbulent motions may control phytoplankton photosynthesis in the upper ocean. *Nature* 311, 49–50.
- Longhurst, A.R., Harrison, W.G., 1989. The biological pump: Profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Progress in Oceanography* 22, 47–123.
- Longhurst, A., 1995. Seasonal cycles of pelagic production and consumption. *Progress in Oceanography* 36, 77–167.
- Longhurst, A., 1998. *Ecological Geography of the Sea*. Academic Press. 398 pp.
- Lorenzo, L.M., Arbones, B., Tilstone, G.H., Figueiras, F.G., 2005. Across-shelf variability of phytoplankton composition, photosynthetic parameters and primary production in the NW Iberian upwelling system. *Journal of Marine Systems* 54, 157–173.
- Macías, D., García, C.M., Echevarría Navas, F., Vázquez-López-Escobar, A., Bruno Mejías, M., 2006. Tidal induced variability of mixing processes on Camarinal Sill (Strait of Gibraltar): A pulsating event. *Journal of Marine Systems* 60, 177–192.
- Macías, D., Martín, A. P., García-Lafuente, J., García, C.M., Yool, A., Bruno, M., Vázquez-Escobar, A., Izquierdo, A., Sein, D.V., Echevarría, F., 2007a. Analysis of mixing and biogeochemical effects induced by tides on the Atlantic–Mediterranean flow in the Strait of Gibraltar through a physical–biological coupled model. *Progress In Oceanography* 74, 252–272.
- Macías, D., Navarro, G., Echevarría, F., García, C.M., Cueto, J.L., 2007b. Phytoplankton pigment distribution in the northwestern Alboran Sea and meteorological forcing: A remote sensing study. *Journal of Marine Research* 65, 523–543.

-
- Macías, D., Bruno, M., Echevarría, F., Vázquez, A., García, C.M., 2008a. Meteorologically-induced mesoscale variability of the North-western Alboran Sea (southern Spain) and related biological patterns. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78, 250–266.
- Macías, D., Lubián, L.M., Echevarría, F., Huertas, I.E., García, C.M., 2008b. Chlorophyll maxima and water mass interfaces: Tidally induced dynamics in the Strait of Gibraltar. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 55, 832–846.
- Macías, D., Navarro, G., Bartual, A., Echevarría, F., Huertas, I.E., 2009. Primary production in the Strait of Gibraltar: Carbon fixation rates in relation to hydrodynamic and phytoplankton dynamics. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 83, 197–210.
- Macías, D., Ramírez-Romero, E., García, C.M., 2010a. Effect of nutrient input frequency on the structure and dynamics of the marine pelagic community: A modeling approach. *Journal of Marine Research* 119–151.
- Macías, D., Somavilla, R., González-Gordillo, J., Echevarría, F., 2010b. Physical control of zooplankton distribution at the Strait of Gibraltar during an episode of internal wave generation. *Marine Ecology Progress Series* 408, 79–95.
- Manabe, S., Stouffer, R.J., Spelman, M.J., Bryan, K., 1991. Transient responses of a coupled ocean-atmosphere model to gradual changes of atmospheric CO₂. Part I: Annual mean response. *Journal of Climate* 4, 785–818.
- Mann, K.H., Lazier, J.R.N., 1991. *Dynamics of marine ecosystems*. Blackwell Science Oxford. 496 pp.
- Marañón, E., Holligan, P., Varela, M., 2000. Basin-scale variability of phytoplankton biomass, production and growth in the Atlantic Ocean. *Deep Sea Research Part I* 47, 825–857.
- Marañón, E., Holligan, P., Barciela, R., González, N., Mouriño, B., Pazó, M., Varela, M., 2001. Patterns of phytoplankton size structure and productivity in contrasting open-ocean environments. *Marine Ecology Progress Series* 216, 43–56.
- Marañón, E., Behrenfeld, M., González, N., Mouriño, B., Zubkov, M., 2003. High variability of primary production in oligotrophic waters of the Atlantic Ocean: uncoupling from phytoplankton biomass and size structure. *Marine Ecology Progress Series* 257, 1–11.
- Margalef, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* 1, 493–509.
- Marra, J., 2009. Net and gross productivity: weighing in with ¹⁴C. *Aquatic Microbial Ecology* 56, 123–131.
- Maxey, M.R., 1987. The gravitational settling of aerosol particles in homogeneous turbulence and random flow fields. *Journal of Fluid Mechanics* 174, 441–465.
- Menzel, D., Ryther, J., 1960. The annual cycle of primary production in the Sargasso Sea off Bermuda. *Deep Sea Research* 6, 351–367.
- Mitchell, J.G., Yamazaki, H., Seuront, L., Wolk, F., Li, H., 2008. Phytoplankton patch patterns: Seascape anatomy in a turbulent ocean. *Journal of Marine Systems* 69, 247–253.
- Moore, J.K., Villareal, T.A., 1996. Size-ascent rate relationships in positively buoyant marine diatoms. *Limnology and Oceanography* 41, 1514–1520.

- Morán, X.A.G., Estrada, M., 2001. Short-term variability of photosynthetic parameters and particulate and dissolved primary production in the Alboran Sea (SW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 212, 53–67.
- Navarro, G., Ruiz, J., 2006. Spatial and temporal variability of phytoplankton in the Gulf of Cádiz through remote sensing images. *Deep Sea Research Part II* 53, 1241–1260.
- Navarro, G., Ruiz, J., Huertas, I., García, C., Criado-Aldeanueva, F., Echevarría, F., 2006. Basin-scale structures governing the position of the deep fluorescence maximum in the Gulf of Cádiz. *Deep Sea Research Part II* 53, 1261–1281.
- Navarro, G., Vázquez, Á., Macías, D., Bruno, M., Ruiz, J., 2011. Understanding the patterns of biological response to physical forcing in the Alborán Sea (western Mediterranean). *Geophysical Research Letters* 38, L23606.
- Navarro, G., Caballero, I., Prieto, L., 2012. Seasonal-to-interannual variability of chlorophyll- a bloom timing associated with physical forcing in the Gulf of Cádiz. *Advances in Space Research* 50, 1164–1172.
- Oakey, N., 1985. Statistics of mixing parameters in the upper ocean during JASIN Phase 2. *Journal of physical oceanography* 15, 1662–1675.
- Oguz, T., Macías, D., Renault, L., Ruiz, J., Tintore, J., 2013. Controls of plankton production by pelagic fish predation and resource availability in the Alboran and Balearic Seas. *Progress in Oceanography* 112-113, 1–14.
- Osborn, T.R., 1980. Estimates of the Local Rate of Vertical Diffusion from Dissipation Measurements. *Journal of Physical Oceanography* 10, 83–89.
- Pak, H., Kiefer, D.A., Kitchen, J.C., 1988. Meridional variations in the concentration of chlorophyll and microparticles in the North Pacific Ocean. *DeepSea Research part I* 35, 1151–1171.
- Pelegri, J.L., Sangrà, P., 1998. A mechanism for layer formation in stratified geophysical flows. *Journal of Geophysical Research* 103, 30679–30693.
- Pérez, V., Fernández, E., Marañón, E., Morán, X., Zubkov, M., 2006. Vertical distribution of phytoplankton biomass, production and growth in the Atlantic subtropical gyres. *Deep Sea Research Part I* 53, 1616–1634.
- Peters, F., Arin, L., Marrase, C., Berdalet, E., Sala, M., 2006. Effects of small-scale turbulence on the growth of two diatoms of different size in a phosphorus-limited medium. *Journal of Marine Systems* 61, 134–148.
- Peters, H., Lee, C.M., Orlić, M., Dorman, C.E., 2007. Turbulence in the wintertime northern Adriatic Sea under strong atmospheric forcing. *Journal of Geophysical Research* 112, 1–21.
- Peters, F., 2008. Diatoms in a future ocean—stirring it up. *Nature Reviews Microbiology* 6, 407.
- Pingree, R.D., Pugh, P.R., Holligan, P.M., Forster, G.R., 1975. Summer phytoplankton blooms and red tides along tidal fronts in the approaches to the English Channel. *Nature* 258, 672–677.
- Pingree, R., Griffiths, D., 1978. Tidal fronts on the shelf seas around the British Isles. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 83, 4615–4622.

- Platt, T., 1972. Local phytoplankton abundance and turbulence. *Deep Sea Research part I* 19, 183–187.
- Platt, T., Sathyendranath, S., Caverhill, C., Lewis, M., 1988. Ocean primary production and available light: further algorithms for remote sensing. *Deep Sea Research Part A* 35, 855–879.
- Platt, T., Sathyendranath, S., Ravindran, P., 1990. Primary Production by Phytoplankton: Analytic Solutions for Daily Rates per Unit Area of Water Surface. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 241, 101–111.
- Prairie, J.C., Franks, P.J.S., Jaffe, J.S., Doubell, M.J., Yamazaki, H., 2011. Physical and biological controls of vertical gradients in phytoplankton. *Limnology* 1, 75–90.
- Prieto, L., Navarro, G., Rodríguez-Gálvez, S., Huertas, I.E., Naranjo, J.M., Ruiz, J., 2009. Oceanographic and meteorological forcing of the pelagic ecosystem on the Gulf of Cadiz shelf (SW Iberian Peninsula). *Continental Shelf Research* 29, 2122–2137.
- Quevedo, M., Anadón, R., 2001. Protist control of phytoplankton growth in the subtropical north-east Atlantic. *Marine Ecology Progress Series* 221, 29–38.
- Quinn, G., Keough, M., 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press. 537 pp.
- Ramírez-Romero, E., Macías, D., Bruno, M., Reyes, E., Navarro, G., García, C.M., 2012. Submesoscale, tidally-induced biogeochemical patterns in the Strait of Gibraltar. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 101, 24–32.
- Renault, L., Oguz, T., Pascual, a., Vizoso, G., Tintore, J., 2012. Surface circulation in the Alborán Sea (western Mediterranean) inferred from remotely sensed data. *Journal of Geophysical Research* 117, C08009.
- Reul, A., Vargas, J., Jiménez-Gómez, F., Echevarría, F., García-Lafuente, J., Rodríguez, J., 2002. Exchange of planktonic biomass through the Strait of Gibraltar in late summer conditions. *Deep Sea Research part I* 49, 4131–4144.
- Reul, A., Rodríguez, V., Jiménez-Gómez, F., Blanco, J.M., Bautista, B., Sarhan, T., Guerrero, F., Ruiz, J., García-Lafuente, J., 2005. Variability in the spatio-temporal distribution and size-structure of phytoplankton across an upwelling area in the NW-Alboran Sea, (W-Mediterranean). *Continental Shelf Research* 25, 589–608.
- Reul, A., Muñoz, M., Criado-Aldeanueva, F., Rodríguez, V., 2006. Spatial distribution of phytoplankton <math><13\mu\text{m}</math> in the Gulf of Cádiz in relation to water masses and circulation pattern under westerly and easterly wind regimes. *Deep Sea Research Part II* 53, 1294–1313.
- Reul, A., Rodríguez, J., Guerrero, F., González, N., Vargas, J., Echevarría, F., Rodríguez, V., Jiménez-Gómez, F., 2008. Distribution and size biomass structure of nanophytoplankton in the Strait of Gibraltar. *Aquatic Microbial Ecology* 52, 253–262.
- Riley, G., Stommel, H., Bumpus, D., 1949. Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic. *Bulletin of the Bingham Oceanographic collection (Yale University)* 12, 1–169.
- Robinson, C., Tilstone, G., Rees, A., Smyth, T., Fishwick, J., Tarran, G., Luz, B., Barkan, E., David, E., 2009. Comparison of in vitro and in situ plankton production determinations. *Aquatic Microbial Ecology* 54, 13–34.

- Rodríguez, J., 1982. Oceanografía del Mar Mediterraneo. Pirámide Ediciones (Madrid).
- Rodríguez, J., Blanco, J.M., Jiménez-Gómez, F., Echevarría, F., Gil, J., Rodríguez, V., Ruiz, J., Bautista, B., Guerrero, F., 1998. Patterns in the size structure of the phytoplankton community in the deep fluorescence maximum of the Alboran Sea (southwestern Mediterranean). *Deep Sea Research Part I* 45, 1577–1593.
- Ross, O., Sharples, J., 2004. Recipe for 1-D Lagrangian particle tracking models in space-varying diffusivity. *Limnol. Oceanogr.: Methods* 2, 289–302.
- Ross, O.N., 2006. Particles in motion: How turbulence affects plankton sedimentation from an oceanic mixed layer. *Geophysical Research Letters* 33, 1–5.
- Rothschild, B.J., Osborn, T.R., 1988. Small-scale turbulence and plankton contact rates. *Journal of Plankton Research* 10, 465–474.
- Ruiz, J., 1996. The role of turbulence in the sedimentation loss of pelagic aggregates from the mixed layer. *Journal of Marine Research* 54.
- Ruiz, J., García, C., Rodríguez, J., 1996. Sedimentation loss of phytoplankton cells from the mixed layer: effects of turbulence levels. *Journal of Plankton Research* 18, 1727–1734.
- Ruiz, J., Macías, D., Peters, F., 2004. Turbulence increases the average settling velocity of phytoplankton cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101, 17720–4.
- Sánchez Garrido, J.C., García Lafuente, J., Criado Aldeanueva, F., Baquerizo, A., Sannino, G., 2008. Time-spatial variability observed in velocity of propagation of the internal bore in the Strait of Gibraltar. *Journal of Geophysical Research* 113, 1–6.
- Sánchez-Garrido, J.C., Sannino, G., Liberti, L., García Lafuente, J., Pratt, L., 2011. Numerical modeling of three-dimensional stratified tidal flow over Camarinal Sill, Strait of Gibraltar. *Journal of Geophysical Research* 116, 1–17.
- Sánchez-Román, A., Criado-Aldeanueva, F., García-Lafuente, J., Sánchez, J.C., 2008. Vertical structure of tidal currents over Espartel and Camarinal sills, Strait of Gibraltar. *Journal of Marine Systems* 74, 120–133.
- Sánchez-Román, A., García-Lafuente, J., Delgado, J., Sánchez-Garrido, J.C., Naranjo, C., 2012. Spatial and temporal variability of tidal flow in the Strait of Gibraltar. *Journal of Marine Systems* 98-99, 9–17.
- Sannino, G., Carillo, A., Artale, V., 2007. Three-layer view of transports and hydraulics in the Strait of Gibraltar: A three-dimensional model study. *Journal of Geophysical Research* 112 C03010.
- Sannino, G., Herrmann, M., Carillo, A., Rupolo, V., Ruggiero, V., Artale, V., Heimbach, P., 2009. An eddy-permitting model of the Mediterranean Sea with a two-way grid refinement at the Strait of Gibraltar. *Ocean Modelling* 30, 56–72.
- Sarhan, T., Garcia-Lafuente, J., Vargas, M., Vargas, J.M., Plaza, F., 2000. Upwelling mechanisms in the northwestern Alboran Sea. *Journal of Marine Systems* 23, 317–331.
- Sarmiento, J.L., Bender, M., 1994. Carbon biogeochemistry and climate change. *Photosynthesis Research* 39, 209–234.

- Sarmiento, J.L., Hughes, T.M.C., Stouffer, R.J., Manabe, S., 1998. Simulated response of the ocean carbon cycle to anthropogenic climate warming. *Nature* 393, 245–249.
- Sarmiento, J., Slater, R., 2004. Response of ocean ecosystems to climate warming. *Global Biogeochemical Cycles* 18 (3).
- Schmittner, A., 2005. Decline of the marine ecosystem caused by a reduction in the Atlantic overturning circulation. *Nature* 434, 628–633.
- Schmitt, F.G., Seuront, L., 2008. Intermittent turbulence and copepod dynamics: Increase in encounter rates through preferential concentration. *Journal of Marine Systems* 70, 263–272.
- Seuront, L., Lagadeuc, Y., 1997. Characterisation of space-time variability in stratified and mixed coastal waters (Baie des Chaleurs, Quebec, Canada): application of fractal theory. *Marine Ecology Progress Series* 159, 81–95.
- Siokou-Frangou, I., Christaki, U., Mazzocchi, M.G., Montresor, M., Ribera d'Alcalá, M., Vaqué, D., Zingone, a., 2010. Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences* 7, 1543–1586.
- Skliris, N., Beckers, J., 2009. Modelling the Gibraltar Strait/Western Alboran Sea ecohydrodynamics. *Ocean Dynamics* 59, 489–508.
- Smith, S.D., Dobson, F.W., 1984. The Heat Budget at Ocean Weather Station Bravo 22, 1–22.
- Steele, J., Yentsch, C., 1960. The vertical distribution of chlorophyll. *Journal Exploration of Marine Biology and Ecology* 39, 217–226.
- Sverdrup, H., 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *Journal Du Conseil International Pour L'exploration de la Mer* 287–295.
- Steinacher, M., Joos, F., Frölicher, T.L., Bopp, L., Cadule, P., Doney, S.C., Gehlen, M., Schneider, B., Segschneider, J., 2010. Projected 21st century decrease in marine productivity: a multi-model analysis. *Biogeosciences* 7, 979–1005.
- Takahashi, M., Hori, T., 1984. Abundance of picophytoplankton in the subsurface chlorophyll maximum layer in subtropical and tropical waters. *Marine Biology* 79, 177–186.
- Taylor, A., Harbour, D., Harris, R.P., Burkill, P.H., ES, E., 1993. Seasonal succession in the pelagic ecosystem of the North Atlantic and the utilization of nitrogen. *Journal of Plankton Research* 15, 875–891.
- Teira, E., Mouriño, B., Maraño, E., Perez, V., Pazo, M., Serret, P., Dearmas, D., Escanez, J., Woodward, E., Fernandez, E., 2005. Variability of chlorophyll and primary production in the Eastern North Atlantic Subtropical Gyre: potential factors affecting phytoplankton activity. *Deep Sea Research Part I* 52, 569–588.
- Toggweiler, J.R., Russell, J., 2008. Ocean circulation in a warming climate. *Nature* 451, 286–288.
- Toro, E.F., 1989. A Weighted Average Flux Method for Hyperbolic Conservation Laws. *Proceedings of the Royal Society A Mathematical Physical and Engineering Sciences* 423, 401–418.
- Tsimplis, M., Bryden, H., 2000. Estimation of the transports through the Strait of Gibraltar. *Deep Sea Research Part I* 47, 2219–2242.

- Ulbrich, U., Christoph, M., 1999. A shift of the NAO and increasing storm track activity over Europe due to anthropogenic greenhouse gas forcing. *Climate Dynamics* 15, 551–559.
- Varela, R.A., 1994. A simulation analysis of various biological and physical factors influencing the deep-chlorophyll maximum structure in oligotrophic areas. *Journal of Marine Systems* 7963.
- Vargas-Yáñez, M., Viola, T., Jorge, F., 2002. The influence of tide-topography interaction on low-frequency heat and nutrient fluxes. Application to Cape Trafalgar. *Continental Shelf Research* 22, 115–139.
- Vázquez, A., Stashchuk, N., Vlasenko, V., Bruno, M., Izquierdo, a., Gallacher, P.C., 2006. Evidence of multimodal structure of the baroclinic tide in the Strait of Gibraltar. *Geophysical Research Letters* 33, 1–6.
- Vázquez, A., Bruno, M., Izquierdo, A., Macías, D., Ruiz-Cañavate, A., 2008. Meteorologically forced subinertial flows and internal wave generation at the main sill of the Strait of Gibraltar. *Deep Sea Research Part I* 55, 1277–1283.
- Vázquez, A., Flecha, S., Bruno, M., 2009. Internal waves and short-scale distribution patterns of chlorophyll in the Strait of Gibraltar and Alborán Sea. *Geophysical Research Letters* 36, 1–6.
- Vichi, M., Masina, S., Navarra, A., 2007a. A generalized model of pelagic biogeochemistry for the global ocean ecosystem. Part II: Numerical simulations. *Journal of Marine Systems* 64, 110–134.
- Vichi, M., Pinardi, N., Masina, S., 2007b. A generalized model of pelagic biogeochemistry for the global ocean ecosystem. Part I: Theory. *Journal of Marine Systems* 64, 89–109.
- Vichi, M., Masina, S., 2009. Skill assessment of the PELAGOS global ocean biogeochemistry model over the period 1980 – 2000. *Biogeosciences* 6, 2333–2353.
- Visser, A., 1997. Using random walk models to simulate the vertical distribution of particles in a turbulent water column. *Marine Ecology Progress Series* 158, 275–281.
- Volk, T., Hoffert, M., 1985. Ocean carbon pumps: Analysis of relative strengths and efficiencies in ocean-driven atmospheric CO₂ changes, in: *The Carbon Cycle and Atmospheric CO₂*. Ocean Geophysical Monographs (AGU).
- Wang, L., Maxey, M., 1993. Settling velocity and concentration distribution of heavy particles in homogeneous isotropic turbulence. *Journal of Fluid Mechanics* 256.
- Wang, L.-P., Wexler, A.S., Zhou, Y., 2000. Statistical mechanical description and modelling of turbulent collision of inertial particles. *Journal of Fluid Mechanics* 415, 117–153.
- Wesson, J., Gregg, M., 1994. Mixing at Camarinal sill in the Strait of Gibraltar. *Journal of Geophysical Research* 99, 9847–9878.
- Wolk, F., Yamazaki, H., 2002. A new free-fall profiler for measuring biophysical microstructure. *Journal of Atmospheric and Oceanic technology* 19, 780–793.
- Woods, J., Onken, R., 1982. Diurnal variation and primary production in the ocean preliminary results of a Lagrangian ensemble model. *Journal of Plankton Research* 4, 735–736.
- Yamazaki, H., Mitchell, J., Seuront, L., 2006. Phytoplankton microstructure in fully developed oceanic turbulence. *Geophysical Research Letters* 33, L01603.

- Yamazaki, H., Honma, H., Nagai, T., 2010. Multilayer biological structure and mixing in the upper water column of Lake Biwa during summer 2008. *Limnology* 63–70.
- Yang, C.Y., Lei, U., 1998. The role of the turbulent scales in the settling velocity of heavy particles in homogeneous isotropic turbulence. *Journal of Fluid Mechanics* 371, 179–205.
- Yang, T.S., Shy, S.S., 2003. The settling velocity of heavy particles in an aqueous near-isotropic turbulence. *Physics of Fluids* 15, 868–880.
- Zhou, Q., Cheng, N.S., 2007. Particle Settling Behavior in Turbulent Flow Generated by Oscillating Grid. *Glass* 142–145.
- Zubkov, M. V, Sleight, M.A., Burkill, P.H., Leakey, R.J.G., 2000. Picoplankton community structure on the Atlantic Meridional Transect: a comparison between seasons. *Progress in Oceanography* 45, 369–386.

