

UNIVERSIDAD DE VIGO
Departamento de Biología Vegetal
y Ciencias del Suelo

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES
MARINAS DE VIGO (CSIC)**
Departamento de Recursos y Ecología marina

**DETERMINACIÓN DE PARÁMETROS BIO-ÓPTICOS DEL
FITOPLANCTON MARINO Y SU APLICACIÓN EN
MODELOS DE PRODUCCIÓN PRIMARIA.**

M^a Belén Arbones Fernández

Memoria presentada para optar al grado
de Doctor por la Universidad de Vigo

El Dr. Francisco Gómez Figueiras, Científico Titular del Instituto de Investigaciones Marinas de Vigo (C.S.I.C),

AUTORIZA: la presentación de la memoria adjunta, titulada “Determinación de parámetros bio-ópticos del fitoplancton marino y su aplicación en modelos de producción primaria” realizada bajo mi dirección en el Instituto de Investigaciones Marinas del C.S.I.C de Vigo que para optar al grado de Doctor en Ciencias del Mar presenta M^a Belén Arbones Fernández.

Y para que conste, expido el presente certificado en Vigo, marzo de 1999

Agradecimientos

Quiero expresar mi mas sincero agradecimiento a todas aquellas personas que de un modo u otro han contribuido a la realización de esta tesis doctoral, en especial:

Al Dr. Francisco Gómez Figueiras, director de esta tesis, por su constante orientación, apoyo y ayuda a lo largo de las diferentes etapas de esta tesis.

A todo el equipo de oceanografía del Instituto de Investigaciones Marinas, F. Fraga, Felix, Aida, Pepe, Carmen, Marylo, Kike, Trini, Vicky, Pili, Luisa, Suso, Miguel y Marta y también a Eglee Gómez, Emilio Fernández, M^a José Pazó con los que he compartido largas horas de trabajo en el mar y en el laboratorio, por su constante ayuda y gran apoyo.

A Dr. Gavin Tilstone, Dr. Ramiro Varela y Dra. Marta Estrada por sus valiosos comentarios y sugerencias en los distintos trabajos que componen la tesis.

Al Dr. Manuel Varela y Ana Mosquera por su participación en los contajes de fitoplancton aquí expuestos.

Al Dr. Manuel Zapata por su participación en los análisis de HPLC y al Dr. José Luis Garrido por su aportación y ayuda con los cultivos.

A todo el personal del Instituto de Investigaciones Marinas de Vigo por facilitarme los medios necesarios para la realización de este trabajo y en especial a Ricardo Casal, patrón de la embarcación Lampadena, por su asistencia durante el trabajo en la ría y a Antonio Solla por su ayuda en el diseño y realización de los incubadores.

A los miembros del Instituto Español de Oceanografía que participaron en la campaña “Ambar” así como a la tripulación del Cornide de Saavedra; a los participantes en la campaña “Fruela 95” y a los miembros de la tripulación del BIO Hespérides que participaron en la campaña “Fruela 95”.

Durante los años de realización de esta tesis he disfrutado de una beca predoctoral de la Xunta de Galicia y una beca con cargo al proyecto europeo MAS2 CT93-0065. El proyecto AMB93-0129 ha contribuido de manera relevante en el desarrollo de la misma.

A Lorecho y M^a Carmen

INTRODUCCIÓN	3
DETERMINACIÓN DEL COEFICIENTE DE ABSORCIÓN DEL FITOPLANCTON EN MUESTRAS NATURALES DE AGUA DE MAR: EVIDENCIAS DE UNA ECUACIÓN ÚNICA PARA CORREGIR EL EFECTO DE AMPLIFICACIÓN DEL PASO DE LUZ EN FILTROS DE FIBRA DE VIDRIO.	11
1.1. INTRODUCCIÓN.....	11
1.2. MATERIAL Y MÉTODOS	17
1.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.	23
1.3.1. Determinación del factor de amplificación del paso de luz.	23
1.3.2. Análisis estadístico.	28
1.3.3. Comparación entre los diferentes algoritmos del factor de corrección β	33
1.3.4. Estimación de los coeficientes de absorción espectral del fitoplancton a través de la reconstrucción de espectros.....	36
1.4. CONCLUSIONES.....	40
ESPECTROS DE ACCIÓN Y MÁXIMO RENDIMIENTO CUÁNTICO DE LA FIJACIÓN DE CARBONO EN POBLACIONES NATURALES DE FITOPLANCTON: IMPLICACIONES EN LAS ESTIMACIONES DE PRODUCCIÓN PRIMARIA EN EL OCÉANO.	45
2.1. INTRODUCCIÓN.....	45
2.2. MÉTODOS	48
2.2.1. Espectros de absorción del fitoplancton.....	51
2.2.2 Medidas de la asimilación de carbono.....	52
2.2.3. Radiación fotosintética absorbida por el fitoplancton.....	56
2.2.4. Máximo rendimiento cuántico de la fijación de carbono.....	58
2.3. RESULTADOS	59
2.3.1. Espectros de absorción.....	62
2.3.2. Espectros de acción.....	63
2.3.3. Máximo rendimiento cuántico	65
2.3.4. Modelos de producción primaria.....	68
2.3.5. Análisis de errores debido al modo de determinar los coeficientes de absorción del fitoplancton.....	73
2.4. DISCUSIÓN	74
2.4.1. Espectros de acción.....	74
2.4.2. Máximos rendimientos cuánticos.....	77
2.4.3. Modelos de producción primaria.....	79
2.5. CONCLUSIONES.....	82

Indice

MODELADO BIO-ÓPTICO DE LA FOTOSÍNTESIS DEL FITOPLANCTON EN EL ESTRECHO DEL BRANSFIELD (ANTÁRTIDA): EVIDENCIA DE QUE NO EXISTE LIMITACIÓN DE LA LUZ.....	87
3.1. INTRODUCCIÓN.....	87
3.2. MATERIAL Y MÉTODOS	90
3.2.1. Irradiancia en la columna de agua	92
3.2.2. Clorofila y coeficiente de absorción del fitoplancton.....	93
3.2.3. Parámetros fotosintéticos	94
3.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	97
3.3.1. Regiones hidrográficas.....	97
3.3.2. Parámetros fotosintéticos	104
3.3.3. Máximo rendimiento cuántico	110
3.3.4. Régimen de luz en la columna de agua	113
3.3.5 Evidencias de que no hay limitación por la luz. Rendimiento cuántico de la columna de agua	115
3.3.6. Producción primaria	119
3.4. CONCLUSIONES.....	121
VARIACIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL DE LOS PARÁMETROS FOTOSINTÉTICOS Y DE LA PRODUCCIÓN PRIMARIA EN EL NOROESTE DE LA PENÍNSULA IBÉRICA.	125
4.1. INTRODUCCIÓN.....	125
4.2. MATERIAL Y MÉTODOS	128
4.2.1. Concentración de clorofila	130
4.2.2. Composición del fitoplancton.....	130
4.2.3. Medidas del coeficiente de absorción del fitoplancton.....	130
4.2.4. Penetración de la luz en la columna de agua	132
4.2.5. Modelado de la irradiancia espectral	131
4.2.6. Parámetros de las curvas fotosíntesis - luz.....	135
4.2.7. Producción primaria; modelo de integración	136
4.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	136
4.3.1. Hidrografía durante la campaña Ambar	136
4.3.2. Composición del plancton	139
4.3.3. Relaciones fotosíntesis - irradiancia	140
4.3.4. Producción primaria.....	147
4.4 CONCLUSIONES.....	150
CONCLUSIONES.....	153
REFERENCIAS.....	159

INTRODUCCIÓN

El papel que juega el fitoplancton en los flujos de materia y energía en el océano es primordial. Mediante la fotosíntesis, el fitoplancton sintetiza materia orgánica a partir de luz y sales minerales. Dicha materia será utilizada posteriormente por todos los organismos integrantes de la red trófica marina. Aunque, sobre todo en zonas costeras, existen aportes alóctonos de materia a los mares adyacentes, podemos decir, sin temor a equivocarnos, que el fitoplancton es la principal puerta de entrada de materia y energía en los océanos. Energía que se pone a disposición del resto de los seres vivos marinos en un estado que estos pueden aprovechar con facilidad. Por otra parte, al asimilar CO_2 e incorporarlo en moléculas orgánicas más o menos complejas, el fitoplancton secuestra dióxido de carbono del agua de mar, dejando un déficit de este gas que debe reponerse desde la atmósfera mediante procesos de intercambio físico-químico.

En los últimos años, la puesta en marcha de los satélites posibilita el obtener información de gran escala sobre los procesos que ocurren en el océano. De entre toda esta información destaca la que se refiere a las estimaciones de producción primaria en vastas regiones oceánicas. No obstante, para derivar datos de producción primaria a partir de la información sobre el color que proporcionan los satélites, son necesarios algoritmos que conviertan color a concentración de clorofila. Para pasar concentraciones de clorofila a producción primaria se requiere conocer la fijación de carbono por unidad de clorofila.

Conociendo todo esto, parece evidente que es necesario disponer de técnicas que permitan estimar con seguridad y rapidez la fijación de carbono por las poblaciones naturales de fitoplancton en grandes regiones oceánicas (Eppley et al., 1985). Hasta ahora, la gran mayoría de los estudios sobre producción primaria realizados a bordo de

un barco durante una campaña oceanográfica, se llevan a cabo usando el isótopo radiactivo ^{14}C y mediante incubaciones de corta duración, más o menos sofisticadas, que emulan las condiciones de luz y temperatura de la profundidad de donde se recogió la muestra. Durante los años 80 se desarrollaron una serie de metodologías que permiten obtener información, relativamente rápida, sobre la respuesta fotosintética del fitoplancton (ej. Platt et al. 1980). El posterior estudio de los resultados que se lograron, enseguida puso de manifiesto la necesidad de refinar los modelos que se habían derivado para estimar la producción primaria. Era evidente la necesidad de incluir en los modelos no sólo la intensidad sino también la calidad de la luz (Kyewalyanga et al. 1992).

La incorporación de la calidad de la luz dio paso a los llamados modelos bio-ópticos. Estos modelos consideran las propiedades ópticas de la columna de agua, la penetración de la luz, la absorción de la luz por el fitoplancton y su utilización en la fotosíntesis. La gran mayoría de estos modelos se basan en las relaciones fotosíntesis - luz. En estas relaciones existe una región limitada por la luz y otra región con saturación. La región limitada por la luz es función de la captación de fotones y de la eficiencia con que estos fotones absorbidos se utilizan para asimilar carbono, que es máxima en condiciones de limitación por luz. Por el contrario, la región saturada es independiente de la intensidad y calidad de la luz.

Bannister y Weidemann (1984) observaron además que la eficiencia máxima de la fotosíntesis, también conocida como máximo rendimiento cuántico, era dependiente de la calidad (longitud de onda) de la luz y de la especie de fitoplancton considerada. Cleveland et al. (1989) vieron más tarde que la concentración de nutrientes tenía una gran influencia sobre este máximo rendimiento cuántico, siendo mayor el rendimiento –

próximo al máximo teórico de 0.125 moles de C fijado x moles de fotones absorbidos⁻¹ cuando las concentraciones de nutrientes eran altas. Cuando las concentraciones de nutrientes eran muy bajas (por debajo del límite de detección) el máximo rendimiento cuántico era sensiblemente menor. Por otro lado Mitchell y Kiefer (1988 a, b) observaron que el coeficiente de absorción específico de la clorofila también presentaba variabilidad en función de la disposición de la clorofila en el interior de la célula y, por lo tanto, de la especie y de la composición de pigmentos.

A pesar de todas estas circunstancias, el modelo de fotosíntesis construido teniendo en cuenta el máximo rendimiento cuántico funciona bien cuando se aplica a cultivos de una sola especie de fitoplancton (Sakshaug et al. 1991, Sosik y Mitchell, 1991). La aplicación del modelo a muestras naturales procedentes de ambientes heterogéneos es muy escasa y son necesarias más determinaciones con el objeto de comprobar su utilidad (Schofield et al. 1991, Kyewalyanga et al. 1992).

Cuando se planteó esta tesis existían dos limitaciones metodológicas muy claras a la hora de querer aplicar estos modelos bio-ópticos a aguas oceánicas:

- 1) Era necesario encontrar un método que permitiese medir con suficiente fiabilidad el espectro de absorción de luz por el fitoplancton marino.
- 2) También era imprescindible desarrollar una metodología que permitiese estimar el máximo rendimiento cuántico de un modo rápido y sencillo a bordo de un barco. Su estimación mediante la realización de espectro de acción consume mucho tiempo y la hace totalmente inoperante en oceanografía.

Uno de los principales problemas en el estudio de la fotosíntesis del fitoplancton en muestras naturales es la estimación de la luz absorbida. La baja concentración de

células en el medio marino obliga a concentrar las muestras naturales para obtener una respuesta fiable y con bajo ruido en las medidas del espectro de absorción. La concentración de la muestra sobre un filtro determina que el camino de un fotón incidente sea mayor que el que encontraría en el mar, con lo que la probabilidad de absorción aumenta. Esto es lo que se ha llamado efecto de amplificación del paso de luz o, más coloquialmente, factor β de amplificación. Primero, diversos autores (Kiefer y SooHoo 1982, Lewis et al. 1985, Kishino et al. 1986) asumieron un factor constante. Sin embargo, Mitchell y Kiefer (1984) demostraron que el factor β varía con la absorbancia y con el tipo de filtro utilizado en la concentración de la muestra. Desarrollaron un par de ecuaciones que permitían corregir el efecto de amplificación según el tipo de filtro utilizado. Por último, Cleveland y Weidemann (1993) propusieron una ecuación cuadrática dependiente de la longitud de onda y sugirieron que dicha ecuación podría ser universal. No obstante, quedaba por probar si realmente se podía aplicar una única ecuación a las muestras naturales. Este paso era crítico porque si la ecuación para corregir el factor β no era única, la viabilidad de los modelos bio-ópticos quedaba en entredicho. Por otra parte, en las muestras naturales de fitoplancton, la cantidad de material que no son pigmentos suele ser considerable y al concentrar las células del fitoplancton también se concentra todo este material. Dicho material interfiere con el espectro de absorción del fitoplancton, por lo que se debe eliminar su contribución del espectro de absorción. Por eso el primer objetivo de esta tesis fue encontrar un método analítico sencillo que permitiese la determinación rutinaria de la absorción del fitoplancton. Este método debía ser de fácil aplicación a bordo de un barco durante las campañas oceanográficas.

Los modelos bio-ópticos generalmente requieren un término que considere la variación espectral de la fijación de carbono ó un término que defina la eficiencia de la fotosíntesis en función de la radiación absorbida por el fitoplancton en condiciones de luz limitante. Si bien la determinación espectral directa de esta variable es factible, el gran número de submuestras que es necesario procesar limita enormemente el muestreo en cuanto al número de muestras que se pueden analizar. Esto nos llevó a la búsqueda y desarrollo de métodos alternativos que permitiesen estimar el máximo rendimiento cuántico de una manera más sencilla. El requisito imprescindible era que la incorporación a los modelos bio-ópticos del máximo rendimiento cuántico medido de este modo, no produjese estimaciones de producción primaria diferentes de las derivadas a partir de los modelos espectrales más complejos. Teniendo en cuenta estas premisas se logró determinar los rendimientos cuánticos máximos de fijación de carbono en poblaciones naturales de fitoplancton utilizando relaciones fotosíntesis - luz no espectrales. Para ello es necesario corregir con el espectro de absorción de luz por el fitoplancton el espectro de la lámpara utilizada en las incubaciones. También se demostró que las estimaciones de producción primaria derivadas de los modelos bio-ópticos que utilizan estos rendimientos cuánticos máximos no difieren significativamente de las estimaciones procedentes de modelos espectrales más complejos.

Una vez los dos objetivos metodológicos se alcanzaron con éxito, los métodos desarrollados se aplicaron en dos ambientes oceanográficos completamente diferentes, como son la región del estrecho del Bransfield (Antártida) y la costa norte de Galicia. En ambos casos se caracterizó la respuesta fotosintética de las poblaciones de fitoplancton y se estimó la producción primaria a partir de modelos bio-ópticos. En el

caso del estrecho de Bransfield los parámetros fotosintéticos espectrales se utilizaron para estudiar la posibilidad de la limitación por luz de la fotosíntesis del fitoplancton antártico. Las observaciones en la costa norte de Galicia sirvieron para estudiar la variabilidad de la respuesta fotosintética en el espacio, entre días y dentro de un mismo día.

CAPÍTULO PRIMERO

Determinación del coeficiente de absorción del fitoplancton en muestras naturales de agua de mar: evidencias de una ecuación única para corregir el efecto de amplificación del paso de luz en filtros de fibra de vidrio.

1.1. INTRODUCCIÓN

Los modelos matemáticos que describen la fotosíntesis y el crecimiento del fitoplancton marino son de gran importancia y utilidad para predecir las variaciones de la producción primaria oceánica a escalas global y regionales. Dichos modelos también son básicos en las estimaciones -a partir de los datos de concentración de clorofila a derivados de las imágenes de satélite- de la producción primaria y el crecimiento del fitoplancton en las diversas regiones oceánicas. El primer obstáculo que nos encontramos durante el desarrollo de estos modelos es el de la carencia de una metodología lo suficientemente fiable y precisa que permita determinar el coeficiente de absorción del fitoplancton [$a_{ph}(\lambda)$, m^{-1}] en muestras naturales de fitoplancton, (ver Tabla 1.1 para la lista de símbolos utilizados a lo largo de este capítulo). El problema surge porque la concentración de células de fitoplancton en el océano es muy baja, y esto hace que sea necesario concentrar previamente el material particulado en suspensión con el objeto de lograr una señal suficiente como para que sea captada por un espectrofotómetro.

En una primera aproximación con vistas a solucionar este problema Shibata et al. (1954) y Shibata (1958) midieron la atenuación de la luz debida al material biológico en suspensión, una vez concentrado, utilizando un cristal de ópalo como difusor que servía para recoger la luz refractada lejos del detector del espectrofotómetro. Posteriormente, Yentsch (1962) desarrolló un método que eliminaba la necesidad de concentrar las muestras en suspensión. Esta metodología se basaba en la recolección del material particulado sobre un filtro de membrana que a continuación era aclarado con aceite de cedro para poder leerlo en el espectrofotómetro. Se continuaba utilizando un cristal de ópalo como difusor. Mas tarde, Trüper y Yentsch (1967) concentraron cultivos de bacterias sobre filtros de fibra de vidrio y midieron la absorción directamente sobre el filtro humedo. Actualmente, este método, que emplea filtros de fibra de vidrio (GF/F) como concentradores de material particulado y que al mismo tiempo sirven como difusores ópticos, es la metodología más ampliamente utilizada para la determinación de la absorción de luz por las poblaciones naturales de fitoplancton.

No obstante, cuando se mide la luz absorbida por el material recogido sobre un filtro de fibra de vidrio nos encontramos con que la absorción de luz no solo se debe al fitoplancton sino que también otros materiales, de naturaleza no fotosintética, absorben luz: materia inorgánica en suspensión, restos de células del fitoplancton, organismos heterótrofos presentes en el volumen de agua filtrado. Por otra parte, cuando se concentra sobre un filtro el material particulado presente en un volumen de agua dado y se mide la absorción de dicho material concentrado, se produce en el filtro con relación al volumen de agua original, un efecto de amplificación de la absorción de la luz. Esta amplificación de la absorción se debe a la múltiple dispersión que sufren los fotones incidentes sobre el filtro y que hacen que la probabilidad de que un determinado fotón resulte finalmente absorbido sea mayor en el filtro que en el correspondiente volumen

de agua. Este efecto de una mayor absorción en el filtro que en el correspondiente volumen de agua se conoce como factor de amplificación del paso de luz, también llamado “factor β ”.

Por lo tanto, a la hora de determinar el espectro de absorción del fitoplancton, el espectro de absorción de muestras naturales concentradas sobre un filtro debe corregirse para los dos siguientes aspectos:

- (1) Es necesario estimar y restar la absorción debida al material no fotosintético, bien sea a través de la medida del espectro de absorción del material recogido en el filtro una vez que los pigmentos han sido extraídos con metanol (Kishino et al. 1985), o bien mediante la estimación estadística indirecta del espectro del fitoplancton basada en la existencia de determinadas relaciones entre absorbancias a longitudes de onda donde la absorción de luz en el espectro se debe fundamentalmente a material detrítico (Morrow et al. 1989, Bricaud y Stramski 1990).
- (2) También se debe aplicar una corrección para el efecto de “amplificación de paso de luz” o “factor β ”. Dicho factor fue descrito por primera vez en 1962 por Butler, y se define como la relación existente entre el camino óptico y el camino geométrico de la luz. Dicha relación puede estimarse a partir de la siguiente igualdad:

$$b(\lambda) = a_{\text{filtro}}(\lambda) / a_{\text{sus}}(\lambda) \quad (1.1)$$

donde $a_{\text{filtro}}(\lambda)$ y $a_{\text{sus}}(\lambda)$ son los coeficientes de absorción medidos en filtro y en suspensión, respectivamente.

Actualmente hay métodos para determinar espectros de absorción de material no pigmentario que son ampliamente aceptados y utilizados (Kishino et al. 1985, 1986, Bricaud y Stramski 1990). Sin embargo, existe una gran controversia acerca de cómo estimar el factor β de amplificación del camino óptico. En varios estudios previos (Kiefer y SooHoo 1982, Lewis et al. 1985a, Kishino et al. 1986) se asumió que β era constante para todas las longitudes de onda del espectro visible. Así Kishino et al. (1985) determinaron que β variaba entre 2.43 y 4.71, en función de las especies de fitoplancton consideradas, pero sugirieron un valor de β casi constante con la longitud de onda. Por el contrario, Mitchell y Kiefer (1984, 1988) demostraron que dicho factor no era constante sino que variaba en función de la absorción y del tipo de filtro utilizado para concentrar las muestras. En un estudio ya más reciente Bricaud y Stramski (1990) compararon la absorbancia de muestras naturales en suspensión (A_{sus} , medidas en cubeta) con la correspondiente absorbancia en filtro (A_{filtro}) y encontraron un “efecto de histéresis”, que no es más que la constatación de que para una misma absorbancia en filtro (A_{filtro}) el valor de β variaba en función de la longitud de onda. Sin embargo, Cleveland y Weidemann (1993) no encontraron dicho “efecto de histéresis” y propusieron una relación cuadrática entre las absorbancias en suspensión y en filtro:

$$A_{\text{sus}}(\lambda) = 0.378 A_{\text{filtro}}(\lambda) + 0.523 A_{\text{filtro}}^2(\lambda) \quad (1.2)$$

sugiriendo que esta ecuación podría tener carácter universal puesto que la diferencia media entre los valores de $A_{\text{sus}}(\lambda)$ predichos por la ecuación y los respectivos valores medidos en suspensión son del 2 %.

Teniendo en cuenta que la determinación de la luz absorbida por el fitoplancton marino es clave para la construcción y desarrollo de cualquier modelo bio-óptico de producción primaria y considerando la controversia que existía acerca de la naturaleza y variabilidad de β , la investigación, cuyos resultados se presentan en este primer capítulo, se dirigió a describir y evaluar la variabilidad de dicho factor de amplificación β en muestras naturales de fitoplancton marino.

También se estudió y evaluó la alternativa desarrollada por Bidigare et al (1990) para la estimación del coeficiente de absorción del fitoplancton. Dicha aproximación no considera el factor de amplificación y consiste en la reconstrucción de los espectros de absorción a partir de las concentraciones de pigmentos determinadas mediante el análisis por cromatografía líquida de alta resolución (HPLC). Esta metodología ha demostrado ser eficaz en aguas oceánicas en las que las comunidades de fitoplancton se componen básicamente de pequeños flagelados de formas redondeadas. A lo largo de este capítulo compararemos los espectros de absorción del fitoplancton reconstruidos de acuerdo con Bidigare et al. (1990) con los espectros determinados en filtros GF/F y corregidos para el efecto de amplificación. Para ello se usarán muestras procedentes de una región de afloramiento costero, donde el fitoplancton se compone, en su mayor parte, de grandes diatomeas y dinoflagelados, y donde existe una gran diversidad de formas, muchas de ellas fuertemente alejadas de la esfericidad.

Tabla 1.1. Principales símbolos y unidades utilizados en el texto

λ	Longitud de onda, nm
A_{sus}	Absorbancia de la muestra en suspensión
A_{filtro}	Absorbancia de la muestra en filtro
$A_{\text{filtro } 1\text{cm}}(\lambda)$	Absorbancia de la muestra para obtener 1 cm de paso de luz
A_{p}	Absorbancia de las partículas recogidas sobre filtro
A_{d}	Absorbancia del material no algal
X	Paso de luz en metros, obtenido a partir de V/S
β	Factor de amplificación del paso de luz
$a_{\text{sus}}(\lambda)$	Coefficiente de absorción espectral de la muestra en suspensión, m^{-1}
$a_{\text{filtro}}(\lambda)$	Coefficiente de absorción espectral de la muestra medido sobre filtro, m^{-1}
V	Volumen de muestra filtrada, m^3 o cm^3
S	Area manchada de filtro, m^2 o cm^2
$a_{\text{p}}(\lambda)$	Coefficiente de absorción de material particulado, m^{-1}
$a_{\text{d}}(\lambda)$	Coefficiente de absorción del material no algal, m^{-1}
$a_{\text{ph}}(\lambda)$	Coefficiente de absorción del fitoplancton, m^{-1}
$a_{\text{ph-sol}}(\mathbf{I})$	Coefficiente de absorción del fitoplancton estimado con HPLC, m^{-1}
$a_{\text{ph-sol}}^*(\mathbf{I})$	Coefficiente de absorción del fitoplancton estimado con HPLC y normalizado a clorofila, m^2mg^{-1}
$a_{\text{ph}}^{\Lambda}(\lambda)$	Coefficiente de absorción del fitoplancton estimado con HPLC considerando el efecto de empaquetamiento y normalizado a clorofila, m^2mg^{-1}
c_i	Concentración de pigmento i , mgm^{-3}
$a_i^*(\lambda)$	Coefficiente de absorción de los pigmentos in vitro normalizados a la longitud de onda a la cual se encuentra el valor máximo del coeficiente in vivo, m^2mg^{-1}
C_i	Concentración de clorofila intracelular por unidad de volumen celular, mgm^{-3}
$a_{\text{cm}}(\mathbf{I})$	Coefficiente de absorción del material celular, m^{-1}
d	Diámetro de una esfera cuyo volumen equivale a el volumen medio celular, m
\mathbf{r}'	Variable adimensional calculada como el producto de el coeficiente de absorción del material celular [$a_{\text{cm}}(\mathbf{I})$] y el diámetro celular (d)
Q_a^*	Proporción de reducción de la absorción de pigmentos debido al efecto de empaquetamiento, adimensional

1.2. MATERIAL Y MÉTODOS

El factor β de amplificación del paso de luz puede determinarse mediante la comparación del espectro de absorbancia de una muestra medido sobre filtro [$A_{\text{filtro}}(\lambda)$] y del espectro de absorbancia de la misma muestra medido en suspensión [$A_{\text{sus}}(\lambda)$].

Los espectros de absorción se midieron en un espectrofotómetro (Beckman DU 650) de un solo haz, entre 350 y 755 nanómetros (nm) con un ancho de banda de 1 nm. Dicho espectrofotómetro corrige automáticamente el blanco, que era almacenado antes de realizar los análisis. La reproducibilidad de las longitudes de onda y la precisión del instrumento es de ± 0.2 nm y ± 0.5 nm, respectivamente. La precisión fotométrica del instrumento viene dada por el fabricante y es de ± 0.005 A a un nivel de absorbancia de 1 A utilizando un filtro sólido NIST 930D a la longitud de onda de 546 nm.

El experimento para la determinación del factor de amplificación β se llevó a cabo con nueve cultivos monoespecíficos de fitoplancton. Las algas se cultivaron en agua de mar esterilizada y enriquecida con medio f/2 (Guillard y Ryther 1962). Los cultivos se iluminaron con fluorescentes de luz blanca - fría en fotoperíodos de 12 : 12 h luz/oscuridad.

La precisión en las correcciones efectuadas por el factor β así determinado se verificó comparando la absorbancia en suspensión de nuestras naturales tomadas en la Ría de Vigo (N.O. de la Península Ibérica) frente a la absorbancia en suspensión deducida a partir de las lecturas de absorbancia en filtro corregidas para el efecto de amplificación. La toma de estas muestras se distribuyó a lo largo de la sucesión anual del fitoplancton de la región. De este modo se aseguró que los dos grupos más importantes del fitoplancton de una región de afloramiento (diatomeas y dinoflagelados) estaban representados (Margalef et al. 1955, Figueiras y Niell 1987). Para determinar la

absorbancia en suspensión de muestras naturales de fitoplancton se requiere una concentración previa, dada la baja densidad celular en el agua de mar. Esta concentración, de hasta unas 1000 veces, se realizó mediante filtración por filtros Nucleopore de 0.2 μm de diámetro de poro hasta dejar un volumen de muestra de unos 5 ml. Dicho material se resuspendió en agua de mar libre de partículas con la ayuda de una pequeña brocha y de ultrasonidos durante 2 o 3 minutos (Kirk 1980, Davies-Colley 1983, Bricaud y Stramski 1990). Una vez obtenida la muestra natural concentrada se midieron los espectros de absorción tanto en suspensión como en filtro.

Los espectros de absorción en suspensión de los cultivos del fitoplancton y de las muestras naturales concentradas se midieron en cubetas de 1 cm de paso de luz utilizando la técnica modificada del cristal de ópalo (Shibata 1958, Trüper y Yentsch 1967, Kiefer y SooHoo 1982). Un filtro GF/F humedo hacía las veces de difusor. Para ello, este filtro se situó en la parte posterior del portacubetas, próximo al fotomultiplicador. A los filtros que se utilizaron como blancos se les hacía pasar o bien el medio de cultivo previamente filtrado, cuando se trataba del blanco para los cultivos, o agua de mar prefiltrada, cuando se trataba de muestras naturales.

Para la determinación de la absorbancia sobre filtros [$A_{\text{filtro}}(\lambda)$], volúmenes variables de muestra, dependiendo de la concentración de células de fitoplancton, se filtraron a baja presión sobre filtros GF/F. El filtro con el material recogido se situaba próximo al fotomultiplicador, en la misma posición que se encuentra la cubeta. El valor medio de al menos tres espectros fue utilizado para la estimación del factor de amplificación. Como el paso de luz de las muestras medidas sobre filtro es mayor que el de las muestras en suspensión y para poder obtener el mismo paso de luz (1 cm) en ambas muestras y posibilitar la comparación de espectros, se corrigió la A_{filtro} de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$A_{\text{filtro } 1\text{cm}}(\lambda) = A_{\text{filtro}}(\lambda)/(V/S) \quad (1.3)$$

donde V es el volumen filtrado (cm^3) y S es el área (cm^2) ocupada por el filtrado en el filtro. Una vez corregidas las diferencias debidas al paso de luz $A_{\text{filtro } 1\text{cm}}(\lambda)$ [de aquí en adelante $A_{\text{filtro}}(\lambda)$] solo se diferencia de $A_{\text{sus}}(\lambda)$ en el factor de amplificación β .

Para efectuar las comparaciones entre los espectros de absorción del fitoplancton obtenidos utilizando el algoritmo de corrección del factor β y los espectros de absorción reconstruidos con HPLC (Bidigare et al. 1990) se utilizaron 20 muestras naturales. De ellas 14 se recogieron entre verano y otoño en la Ría de Vigo. Las otras 6 muestras se tomaron durante la campaña AMBAR realizada en la primavera de 1994 en el talud de la costa de norte de Galicia (N.O. de España). La identificación del fitoplancton y las determinaciones de los volúmenes específicos (bio-volúmenes) se llevaron a cabo en muestras fijadas con solución saturada de yoduro potásico (lugol), utilizando cámaras de sedimentación de fondo móvil (Utermöhl 1958) y microscopio invertido. Se tomaron diversas medidas de al menos 20 individuos de cada especie y muestra. Para el cálculo de los volúmenes específicos se asignaron una o varias formas geométricas a cada especie de acuerdo con Edler (1979).

Para la determinación de $A_{\text{filtro}}(\lambda)$ y realizar la reconstrucción del espectro, se tomaron dos aliquotas de cada muestra. La absorbancia del fitoplancton [$A_{\text{ph}}(\lambda)$] se determinó por sustracción de la absorbancia del material no-algal de la absorbancia de las partículas retenidas en el filtro [$A_{\text{p}}(\lambda)$]. La luz absorbida por el material no-algal [$A_{\text{d}}(\lambda)$] se determinó a partir de la medida de la absorbancia del filtro una vez extraídos los pigmentos con metanol (Kishino et al. 1985). Las respectivas absorbancias a 750 nm

fueron sustraídas de las $A_p(\lambda)$ y $A_d(\lambda)$ (Cleveland y Weidemann 1993), y los coeficientes de absorción del fitoplancton [$a_{ph}(\lambda)$, m^{-1}], se estimaron de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$a_{ph}(\lambda) = 2.3 [A_p(\lambda) - A_d(\lambda)] / X \beta(\lambda) \quad (1.4)$$

donde 2.3 es el factor de conversión del logaritmo en base decimal a logaritmo natural, X es el paso de luz en metros obtenido de V/S y $\beta(\lambda)$ es el factor de amplificación del paso de luz.

Las muestras para la determinación de pigmentos por HPLC se filtraron en filtros GF/F de 25 mm de diámetro y se congelaron hasta su posterior análisis en el laboratorio. La técnica utilizada fue HPLC de fase reversa y en todas las muestras se cuantificaron clorofilas (Chl a, Chl b, Chl c1 + c2 + c3) y carotenoides (prasincoxantina, zeoxantina, diadinoxantina, fucoxantina, 19'hexaniloxi-fucoxantina) (Garrido y Zapata 1993). La reconstrucción de los coeficientes de absorción del fitoplancton [$a_{ph-sol}(\lambda)$, m^{-1}] se realizó de acuerdo con Bidigare et al. (1990):

$$a_{ph-sol}(I) = \sum_{i=1}^n c_i \cdot a_i^*(I) \quad (1.5)$$

donde c_i ($mg\ m^{-3}$) son las concentraciones de los pigmentos y a_i^* ($m^2\ mg^{-1}$) son los respectivos coeficientes de absorción de los pigmentos *in vitro*, normalizados a la longitud de onda a la cual se encuentra el valor máximo del coeficiente *in vivo* (Bidigare et al 1989a, b).

La absorción de pigmentos extraídos es mayor que la absorción de células intactas debido al efecto de empaquetamiento (Kirk 1983, Berner et al. 1989). Este efecto de empaquetamiento sobre los espectros reconstruidos se calculó invirtiendo el método descrito para calcular el espectro de absorción “desempaquetado” (Morel y Bricaud 1981). El coeficiente de absorción específico de la clorofila $[a_{ph-sol}^*(\lambda)]$ y el contenido de clorofila a intracelular por unidad de volumen celular (C_i , $mg\ m^{-3}$) sirvieron para determinar el coeficiente de absorción del material celular $[a_{cm}(\lambda)]$, a partir de la ecuación:

$$a_{ph-sol}^*(I) = \frac{a_{cm}(I)}{C_i} \quad (1.6)$$

El coeficiente de absorción específico de la clorofila a teniendo en cuenta el efecto de empaquetamiento $[a_{ph}^\wedge(\lambda)]$ para células en suspensión, puede ser calculado como:

$$a_{ph}^\wedge(I) = a_{ph-sol}^*(I) \cdot \frac{3}{2} \cdot \frac{Q_a(I)}{a_{cm}(I)d} \quad (1.7)$$

donde d es el diámetro de una esfera de volumen equivalente al volumen celular medio; y $Q_a(\lambda)$ es la eficiencia de absorción o fracción de luz absorbida por la célula (Morel & Bricaud 1981, Iturriaga et al. 1988). Q_a es una función de la propiedad sin dimensiones $a_{cm} d$ ($a_{cm} d = \rho'$), y Van de Hulst (1957) lo expreso del siguiente modo:

$$Q_a = 1 + \frac{2e^{-r'}}{r'} + 2 \frac{e^{-r'} - 1}{r'^2} \quad (1.8)$$

El cociente entre $a_{ph}^\wedge(\lambda)$ y $a_{ph-sol}^*(\lambda)$ [también llamado $Q_a^*(\lambda)$ en Morel y Bricaud 1981, y F en Sathyendranath et al. 1987] es el porcentaje de reducción en la absorción de los pigmentos debido al efecto de empaquetamiento. Dividiendo Ec. (1.7) entre Ec. (1.6):

$$Q_a^*(I) = \frac{3}{2} \cdot \frac{Q_a(I)}{r'} \quad (1.9)$$

Q_a^* también puede ser estimado como la relación entre $a_{ph}^*(\lambda)$ y $a_{ph-sol}^*(\lambda)$ (Nelson y Prézelin 1990):

$$Q_a^*(I) = \frac{a_{ph}^*(I)}{a_{ph-sol}^*(I)} \quad (1.10)$$

Las comparaciones entre $Q_a^*(I)$ calculado mediante la Ec. (1.9) y los calculados de acuerdo con la Ec. (1.10) permiten estimar la fiabilidad de suponer una forma esférica de las células a la hora de estimar el efecto de empaquetamiento.

1.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

1.3.1. Determinación del factor de amplificación del paso de luz.

El análisis de datos se realizó en la región visible del espectro (400 a 700 nm) considerando un ancho de banda de 1 nm. El análisis del factor de amplificación del paso de luz se llevó a cabo comparando las absorbancias [$A_{\text{sus}}(\lambda)$ en función de $A_{\text{filtro}}(\lambda)$], en lugar de analizar $\beta(\lambda)$ en función de $A_{\text{filtro}}(\lambda)$ (Cleveland y Weidemann 1993). Se eliminaron del análisis todos aquellos valores de $A_{\text{filtro}}(\lambda)$ mayores de 0.4, ya que las absorbancias que normalmente se obtienen en muestras naturales son menores de este valor.

La principal dificultad que nos encontramos a la hora de estudiar la relación entre A_{sus} y A_{filtro} es que dicha relación varía en función de la longitud de onda (Bricaud y Stramski, 1990). Así se observó que para un mismo valor de A_{filtro} , el valor de A_{sus} variaba de acuerdo con la longitud de onda. Esto es lo que se conoce como efecto de histéresis y que, en mayor o menor medida, aparece en muchos de los espectros (Figura 1.1). Este efecto de histéresis se localiza principalmente en la región del verde - amarillo, donde la absorción es baja. En esta región la absorbancia medida en la cubeta se debe, casi exclusivamente, al material celular carente de pigmentos (paredes celulares, restos de organismos muertos en el cultivo) ya que la absorción debida a los pigmentos es baja o nula, dependiendo de la composición pigmentaria y de la concentración de células en el cultivo. Por el contrario, en el filtro y debido al efecto de amplificación del paso de luz, la señal debida a los pigmentos es detectada (Figura 1.1). Esto se traduce en que al realizar el espectro desde 700 a 400 nm, A_{sus} desde aproximadamente 650- 625 a 575-550 nm es casi constante, mientras que A_{filtro} decrece

progresivamente (Figura 1.1, lado izquierdo). Este fenómeno se puede observar claramente cuando representamos A_{sus} frente A_{filtro} donde es evidente la existencia de un bucle (Figura 1.1, lado derecho) haciendo que la relación $A_{\text{sus}} : A_{\text{filtro}}$ entre 575-550 y 400 nm empiece de nuevo desde un punto desplazado en la gráfica. El efecto de histéresis es más acusado cuanto más baja es la concentración de células del cultivo, porque los valores de absorbancia en la región de baja absorción debida a pigmentos esta cerca del límite de detección del espectrofotómetro, y causa un acercamiento de los dos espectros, haciendo que incluso lleguen a cruzarse en algunos casos. Para evitar este problema, Nelson y Robertson (1993) excluyeron las regiones de muy baja absorbancia (559 a 665, > 680 nm) de sus análisis. Estas regiones de baja absorbancia varían de acuerdo con las distintas especies del fitoplancton. Así, *Phaeodactylum tricornutum* (Fig. 1.1) presenta la mínima absorción de luz entre 560 y 600 nm, mientras que *Tetraselmis suecica* y *Dunaliella terciolecta* muestran los mínimos de absorción a longitudes de onda mas cortas, entre 520 y 560 nm (Fig. 1.1). Estas diferencias deben estar relacionas con la composición de pigmentos de las algas (Jeffrey 1980). Los carotenoides fotosintéticos de las diatomeas (*Phaeodactylum tricornutum*) absorben en la región del verde - amarillo.

Por otro lado, se ha podido observar que para una misma concentración de cultivo, los cultivos en fase estacionaria presentan un mayor efecto de histéresis que aquellos cultivos que se encuentran creciendo en fase exponencial, probablemente debido al incremento relativo de material no-algal (ej. células muertas, estructuras).

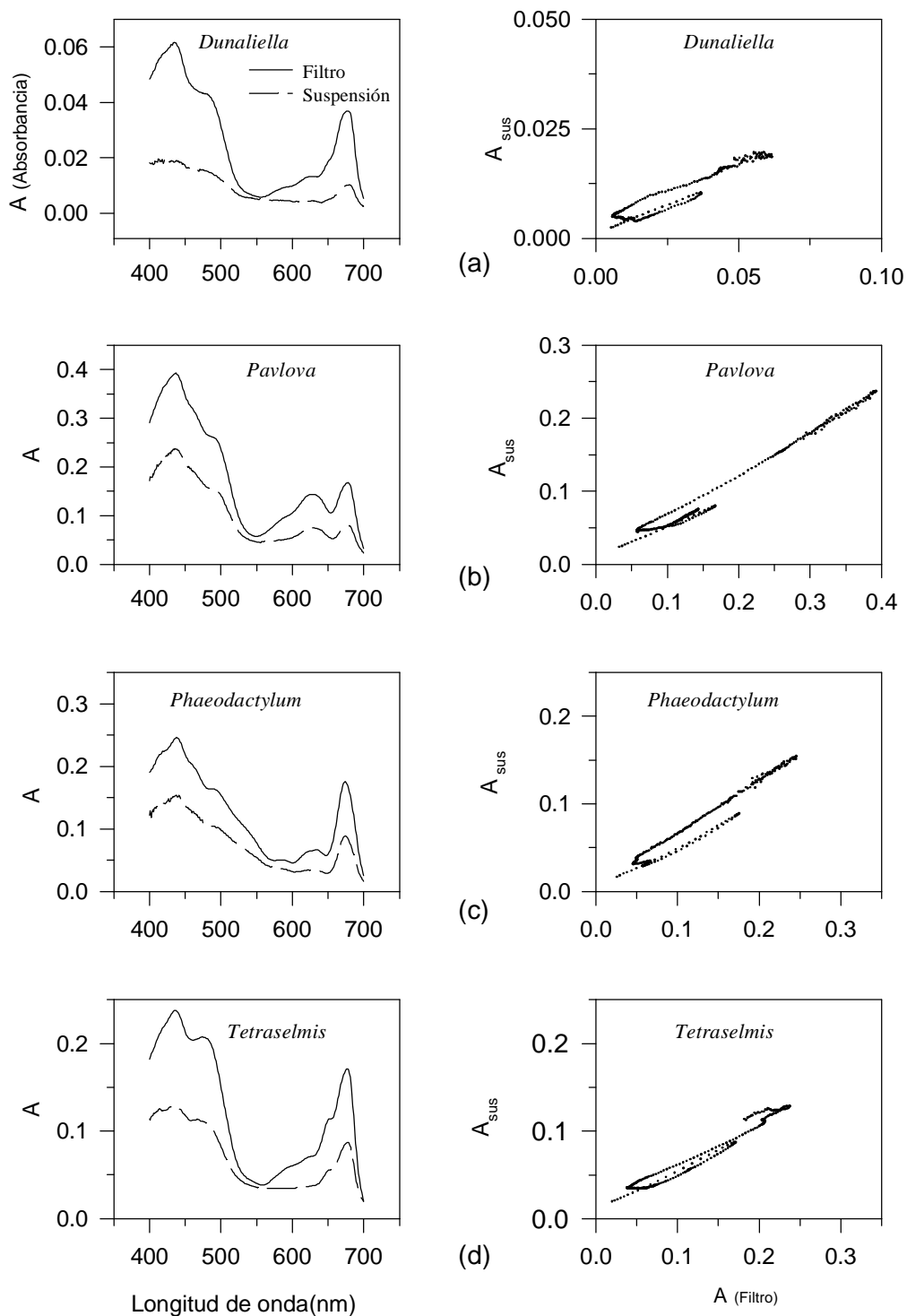


Figura 1.1. Valores espectrales de A_{filtro} (línea continua) y A_{sus} (línea discontinua) para 4 cultivos de fitoplancton (lado izquierdo). Se puede observar el efecto de histéresis cuando se dibuja A_{sus} frente a A_{filtro} (lado derecho de la figura)

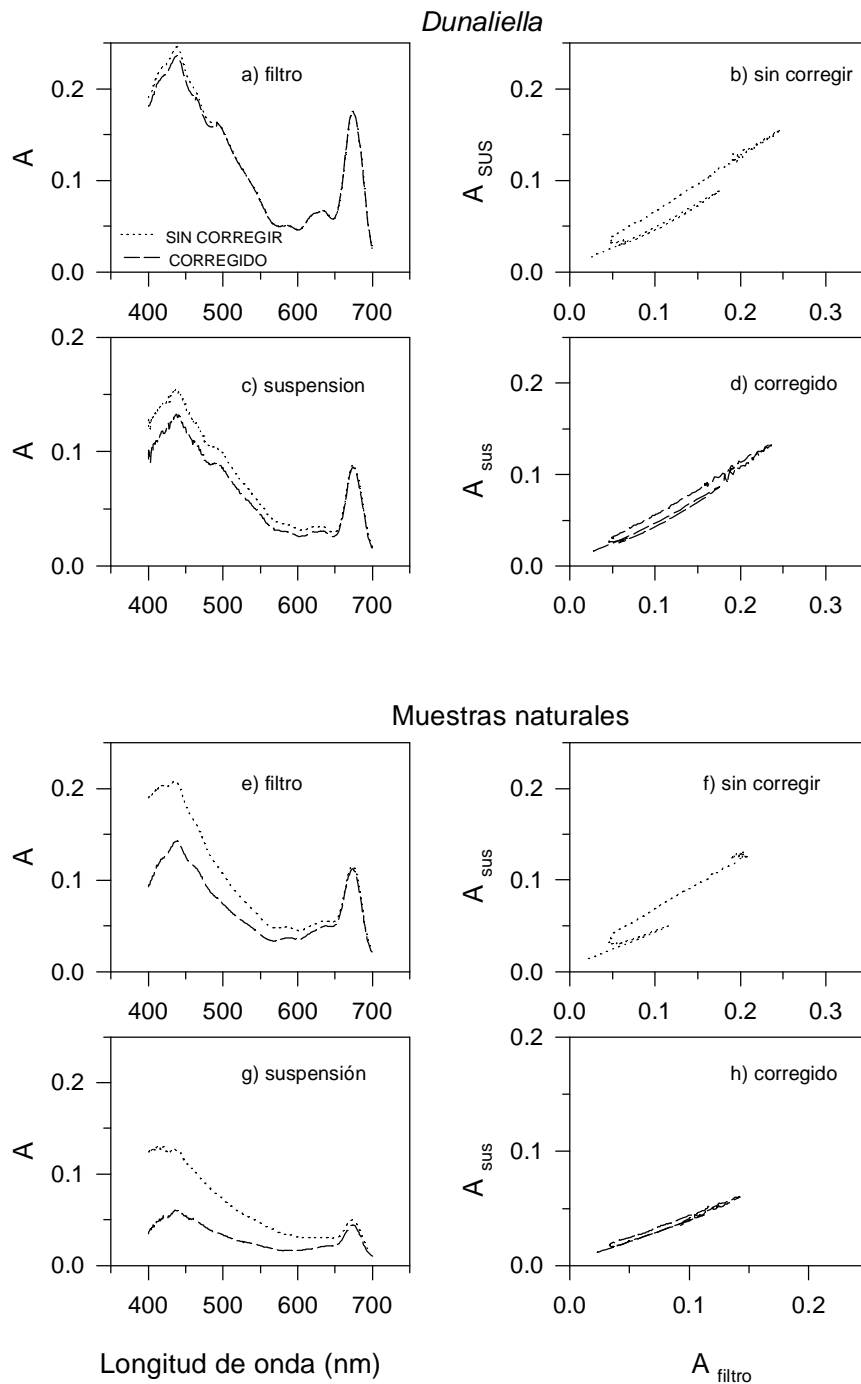


Figura 1.2. Valores espectrales de absorbancia (A) sin corregir (línea de puntos) y valores corregidos para el material no algal (Bricaud & Stramski 1990) (línea discontinua) en filtro (a, e) y en suspensión (c, g). Absorbancias en suspensión frente a las absorbancias en filtro, antes (b, f) (línea de puntos) y después (d, h) (línea discontinua) de ser corregido para el material no algal. El efecto de histéresis ha sido reducido después de realizar la corrección. Las gráficas de la parte superior de la figura corresponden a la especie de cultivo *Dunaliella tertiolecta*. En la parte inferior de la figura aparecen muestras de campo.

Así pues, se puede decir que el efecto de histéresis se debe a la relación existente entre la absorción debida a los pigmentos y la absorción debida al material no algal presente en la muestra. Cuando este cociente es muy bajo el efecto de histéresis es más acusado que cuando la concentración de pigmentos es alta.

Para comprobar si nuestra interpretación de la influencia de las proporciones relativas de material pigmentario y no pigmentario en el efecto de histéresis es cierta, se corrigió el espectro original eliminando la absorbancia debida al material no pigmentario y se comprobó si el efecto de histéresis disminuía. Dicha corrección se realizó a través de un método de estimación indirecta de la contribución relativa de material algal y no- algal (Bricaud y Stramski 1990).

La figura 1.2 nos muestra que la reducción del efecto de histéresis es aparente, una vez se corrigieron ambos espectros de absorción de partículas, tanto en filtro como en cubeta. En aquellos pares de espectros donde el efecto de histéresis era mínimo, el método de corrección de Bricaud y Stramski (1990) estima $A_d(\lambda) = 0$, sugiriendo que el espectro original presentaba una cantidad muy baja de material no pigmentario.

Las muestra naturales de poblaciones de fitoplancton marino pertenecen al grupo de espectros que presentan un fuerte efecto de histeresis, debido a la contribución relativamente alta del material no pigmentario (heterótrofos, partículas no pigmentadas, detritus) presente en todas las muestras de agua de mar, y a la baja concentración de fitoplancton. En la figura 1.2 se muestran los espectros de absorción antes y después de la corrección. Se puede ver como una vez realizada la corrección la relación entre $A_{sus}(\lambda)$ y $A_{filtro}(\lambda)$ presenta una reducción considerable del efecto de histéresis (figura 1.2 f, h).

Por lo tanto, antes de estimar el factor de amplificación del paso de luz en los cultivos de fitoplancton y de comprobar su validez con las muestras naturales de agua de mar, se procedió a corregir el efecto de histéresis en todos los pares de espectros.

1.3.2. Análisis estadístico.

En un primer análisis de los datos, cada par de espectros se ajustó a una polinomio de segundo grado, y se observó que los coeficientes de dicho polinomio varían de una a otra especie (Fig. 1.3) de un modo similar a lo que sucedía con los resultados de Cleveland y Weidemann (1993) y Moore et al. (1995).

También se observaron variaciones en los coeficientes cuando el ajuste polinomial se hizo con todos los espectros juntos. En este caso las variaciones siempre fueron mayores en el segundo coeficiente (Figura 1.4). Varios factores permiten explicar esta variabilidad, que fue encontrada principalmente en las medidas realizadas en cubeta. Factores tales como el diferente comportamiento natatorio, la diversidad de las tasas de hundimiento y las varias formas de las especies pueden contribuir a entender mejor la heterogeneidad de los espectros. El hundimiento de las células en la cubeta durante la medición puede provocar la disminución de la pendiente de la ecuación a través de una menor absorbancia en la cubeta. Las especies que presentan una mayor dispersión debido a la forma de las paredes celulares y/o rigidez pueden presentar una mayor absorbancia en suspensión, mientras que la capacidad natatoria puede hacer que exista una relación aleatoria entre A_{sus} y A_{filtro} .

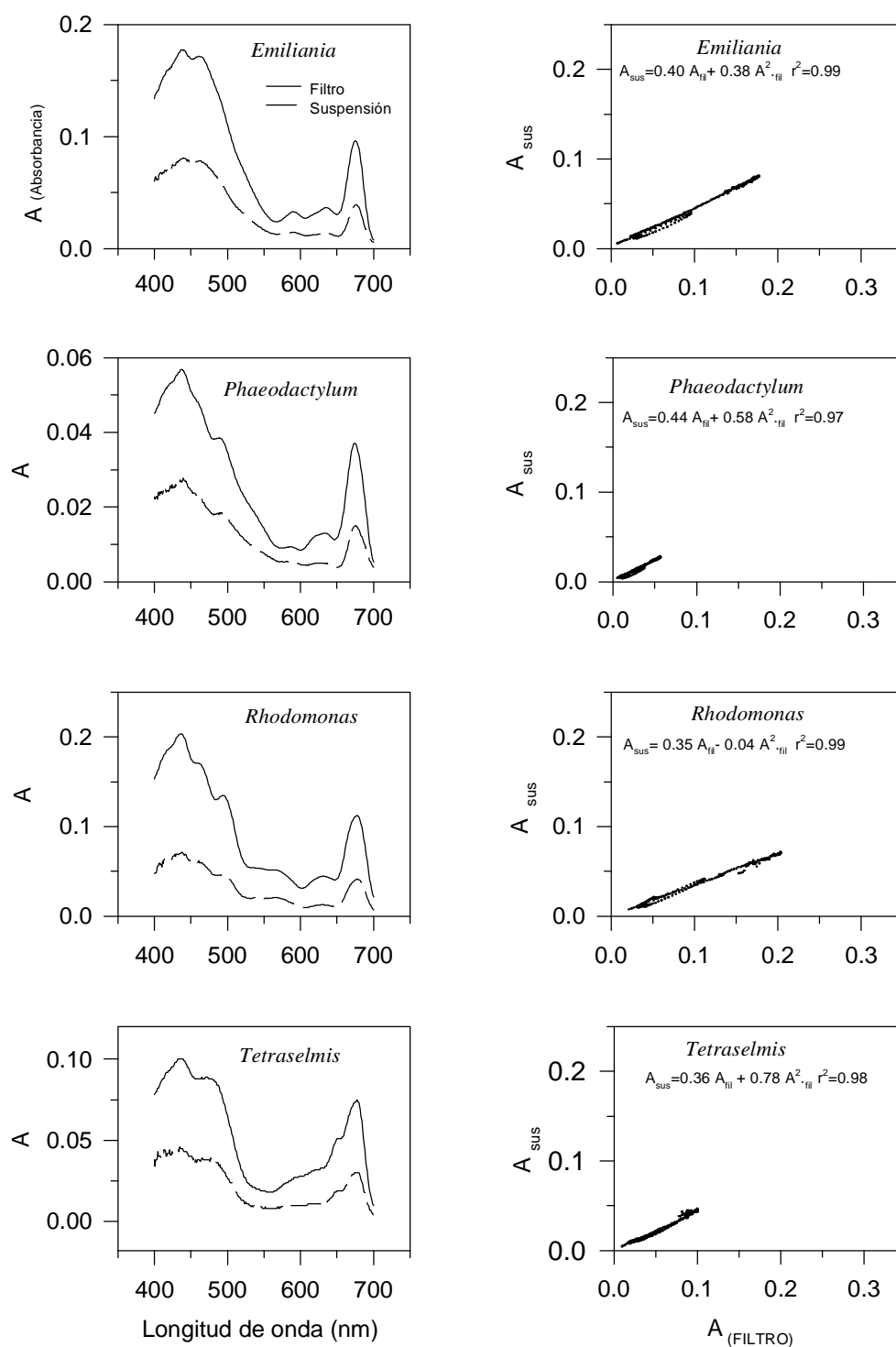


Figura 1.3. Valores espectrales de absorbancias en filtros GF/F (línea continua) y en suspensión (línea discontinua) para 4 cultivos de fitoplancton (lado izquierdo) y valores espectrales de absorbancias medidos en cubeta frente a las absorbancias espectrales medidas en filtro para cada uno de esos cultivos (lado derecho)

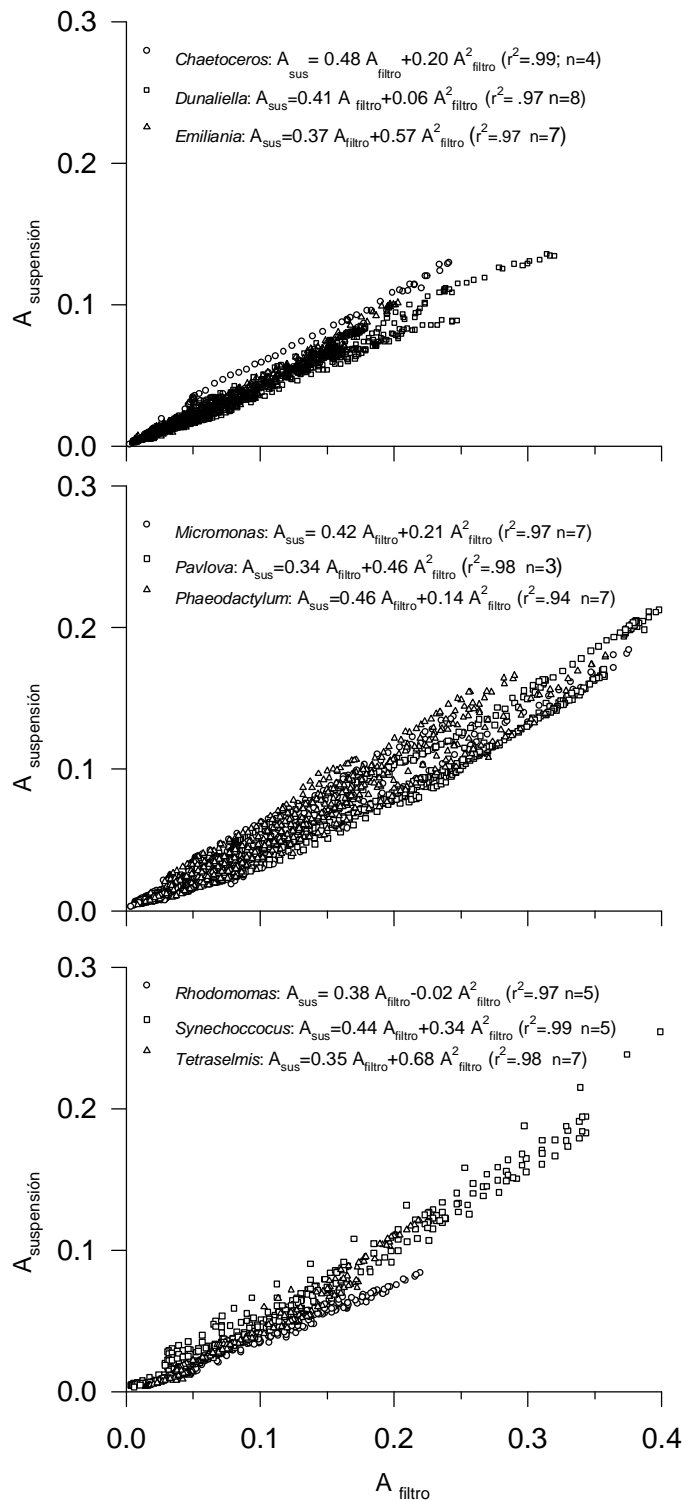


Figura 1.4. Absorbancia espectral de la muestra en suspensión frente a la absorbancia espectral en filtro para las 9 especies de cultivo. Se muestran las ecuaciones cuadráticas, los coeficientes de determinación, (r^2), y el número de espectros (n) para cada una de las especies. Los espectros se representan desde 400 a 700 nm cada 4 nm. Las ecuaciones se ajustaron considerando intervalos de 1 nm.

Pese a todo ello, cuando se ajustan pares de espectros de diferentes concentraciones de cultivo se observa una clara tendencia en los polinomios de segundo grado. Los coeficientes de la ecuación cuadrática son mayores en los cultivos más concentrados (Tabla 1.2). Esta tendencia se observa con mayor claridad cuando se ajustan los datos a una línea recta, por que el segundo coeficiente de la ecuación cuadrática tiene un mayor error standard que la pendiente del ajuste lineal, debido a los relativamente pocos puntos con elevadas absorbancias.

Tabla 1.2. Estimaciones cuadrática y lineal de 3 concentraciones diferentes de las especies *Pavlova gyrans* y *Emiliana huxleyi*

Concentración	Ecuación cuadrática		Estimación lineal
A_{max}	<i>Pavlova</i>		<i>Pavlova</i>
0.26	$A_{sus}(\lambda) = 0.37 A_{filtro}(\lambda) + 0.10 A^2_{filtro}(\lambda)$	$r^2 = 0.994$	$A_{sus}(\lambda) = 0.40 A_{filtro}(\lambda) \quad r^2 = 0.990$
0.36	$A_{sus}(\lambda) = 0.36 A_{filtro}(\lambda) + 0.27 A^2_{filtro}(\lambda)$	$r^2 = 0.993$	$A_{sus}(\lambda) = 0.44 A_{filtro}(\lambda) \quad r^2 = 0.988$
0.50	$A_{sus}(\lambda) = 0.45 A_{filtro}(\lambda) + 0.23 A^2_{filtro}(\lambda)$	$r^2 = 0.994$	$A_{sus}(\lambda) = 0.54 A_{filtro}(\lambda) \quad r^2 = 0.988$
	<i>Emiliana</i>		<i>Emiliana</i>
0.15	$A_{sus}(\lambda) = 0.40 A_{filtro}(\lambda) + 0.38 A^2_{filtro}(\lambda)$	$r^2 = 0.995$	$A_{sus}(\lambda) = 0.45 A_{filtro}(\lambda) \quad r^2 = 0.99$
0.18	$A_{sus}(\lambda) = 0.41 A_{filtro}(\lambda) + 0.30 A^2_{filtro}(\lambda)$	$r^2 = 0.994$	$A_{sus}(\lambda) = 0.46 A_{filtro}(\lambda) \quad r^2 = 0.99$
0.20	$A_{sus}(\lambda) = 0.42 A_{filtro}(\lambda) + 0.42 A^2_{filtro}(\lambda)$	$r^2 = 0.992$	$A_{sus}(\lambda) = 0.49 A_{filtro}(\lambda) \quad r^2 = 0.988$

No obstante, al combinar los tres pares de espectros de las dos especies de la tabla 1.2 (*Pavlova gyrans* y *Emiliana huxleyi*), las dos ecuaciones resultantes fueron muy similares:

$$A_{\text{sus}}(\lambda) = 0.34 A_{\text{filtro}}(\lambda) + 0.46 A_{\text{filtro}}^2(\lambda) \quad R^2 = 0.98 \quad (1.11)$$

$$A_{\text{sus}}(\lambda) = 0.39 A_{\text{filtro}}(\lambda) + 0.47 A_{\text{filtro}}^2(\lambda) \quad R^2 = 0.98 \quad (1.12)$$

Finalmente, se hizo un análisis de regresión conjunto en el que se consideraron 52 pares de espectros de 9 especies diferentes: *Chaetoceros gracilis* (n=3), *Dunaliella tertiolecta* (n=8), *Emiliania huxleyi* (n=7), *Micromonas pusilla* (n=7), *Pavlova gyrans* (n=3), *Phaeodactylum tricornutum* (n=7), *Synechococcus sp.* (n=5), *Tetraselmis suecica* (n=7) y *Rhodomonas baltica* (n=5) (Figura 1.5). El resultado de dicho análisis se muestra en la siguiente ecuación:

$$A_{\text{sus}}(\lambda) = 0.38 A_{\text{filtro}}(\lambda) + 0.42 A_{\text{filtro}}^2(\lambda) \quad R^2 = 0.97, n = 15600 \quad (1.13)$$

donde el primer coeficiente, que informa sobre la pendiente, está dentro de los límites de confianza de la ecuación de Cleveland y Weidemann (1993), mientras que el segundo coeficiente, que se corresponde con la función de curvatura, es menor y se encuentra fuera de dichos límites de confianza; probablemente porque nuestros datos contienen pocos puntos con elevados valores de absorbancia (≈ 0.4).

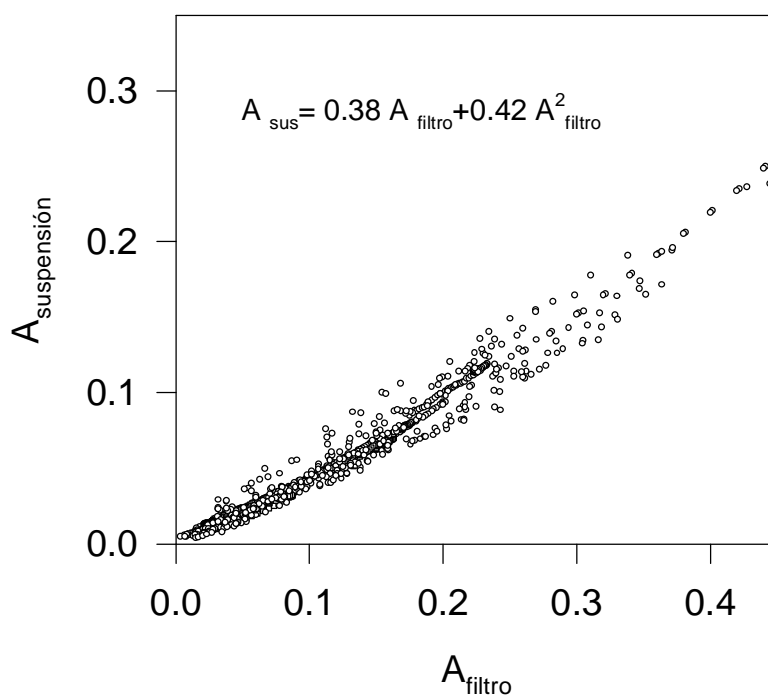


Figura 1.5. *Espectros de absorbancia en suspensión frente a la absorbancia sobre filtro para las 9 especies, 52 cultivos considerados. Solo se han representado 13 puntos de cada espectro (cada 25 nm).*

1.3.3. Comparación entre los diferentes algoritmos del factor de corrección, β .

Para comprobar la fiabilidad del algoritmo propuesto en este trabajo se utilizaron 6 pares de espectros de muestras naturales procedentes de la costa de Galicia durante 1994. También se compararon los valores de $A_{\text{sus}}(\lambda)$ predichos por otros algoritmos (Kishino et al. 1986, Mitchell y Kiefer 1988a, Cleveland y Weidemann 1993). El error medio cometido fue del 8 % al considerar un factor β constante de 2.45, lo que equivale a una pendiente de 0.4 en un ajuste lineal de los mismos datos utilizados para obtener la

ecuación 1.13 (Kishino et al 1986). Utilizando el algoritmo propuesto por Mitchell y Kiefer (1988a) el error medio fue de un 11 % (ecuación tomada de Bricaud y Stramski 1990). El algoritmo utilizado por Cleveland y Weidemann (1993) muestra una menor desviación (3%), mientras que el error obtenido utilizando la ecuación 1.13 fue tan solo del 1 %.

La figura 1.6 muestra varias estimaciones de $A_{\text{sus}}(\lambda)$ frente $A_{\text{sus}}(\lambda)$ de muestras naturales. En aquellos casos en los que el algoritmo encontrado subestima (Figura 1.6a), el algoritmo de Cleveland y Weidemann (1993) nos da resultados próximos a aquellos la absorción de la suspensión; en los casos en que nuestro algoritmo sobrestima, ocurre lo contrario (Figura 1.6b).

Los resultados obtenidos con la ecuación 1.13 difieren en un 2 % (realizando la media con todos los espectros y todas las longitudes de onda) de las estimaciones realizadas con el algoritmo de Cleveland y Weidemann (1993). Comparando ambas ecuaciones, podemos observar que cuando la absorbancia aumenta, las diferencias en los valores estimados también aumenta, mientras que las diferencias entre ambas estimaciones son < 0.01 unidades de absorbancia cuando $A_{\text{filtro}} = 0.3$, lo que implica aproximadamente el 3 % de variación entre ambas estimaciones. Las diferencias entre ambas estimaciones son mayores cuando la absorbancia en filtro es superior a 0.3, sin embargo no es usual encontrar valores tan elevados de A_{filtro} en las muestras naturales, sobre todo una vez eliminada la absorción debida a el material sin pigmentos. Por lo tanto las diferencias entre ambas estimaciones deben ser pequeñas.

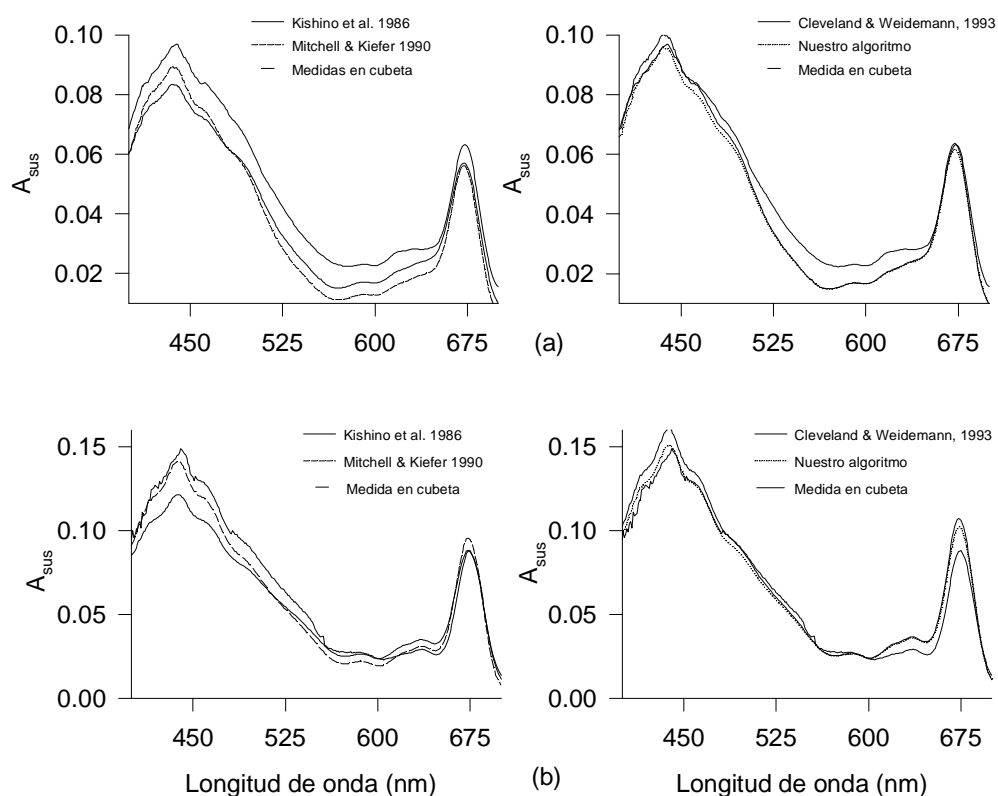


Figura 1.6. Espectros de absorbanca (A) de fitoplancton vivo en suspensión obtenidos con las diferentes estimaciones: Kishino et al. (1986), Mitchell & Kiefer (1990), Cleveland & Weidemann (1993) y el algoritmo encontrado en este trabajo, y la absorción medida en suspensión de 2 muestras naturales.

Estas variaciones entre los 2 algoritmos son de poca importancia, ya que la variabilidad encontrada cuando se realizan varios espectros de absorción de una misma muestra natural es mayor que el error medio encontrado en las estimación utilizando cualquiera de las ecuaciones. La variabilidad de $A_{\text{filtro}}(\lambda)$ [corregida para el volumen y área filtrada a través de la ecuación 1.3] en filtraciones de distintos volúmenes de una misma muestra de agua de mar puede llegar a ser del 20 % a ciertas longitudes de onda. Además, los espectros de absorción de muestras en suspensión son difícilmente reproducibles, ya que las muestras naturales tienen agregados, especies de tamaños y formas diferentes, que hacen que el espectro de absorción varíe cuando se realizan

varias medidas de una misma muestra. Normalmente, los errores encontrados cuando se realizan estimaciones de espectros de absorción varían a lo largo de la región visible del espectro de luz, e indican que los valores proporcionados por los diferentes algoritmos están más próximos a los valores reales en las regiones donde la absorción es alta (picos). En las regiones de los valles, los errores estimados son mayores (Fig. 1.6), ya que en estas regiones los valores de absorbancia son bajos y la precisión de las lecturas del espectrofotómetro también es baja.

Se puede concluir que tanto el algoritmo propuesto por Cleveland y Weidemann (1993) como el propuesto en este capítulo son adecuados para corregir el efecto de amplificación del paso de luz que se produce al concentrar sobre filtros de fibra de vidrio el material particulado que se encuentra en suspensión en las muestras de agua de mar.

1.3.4. Estimación de los coeficientes de absorción espectral del fitoplancton a través de la reconstrucción de espectros.

Se realizó una comparación entre los espectros de los coeficientes de absorción del fitoplancton medidos sobre un filtro humedo y corregidos para el efecto de amplificación del paso de luz y los espectros de absorción del fitoplancton reconstruidos a partir de las concentraciones de pigmentos obtenidas con HPLC (Bidigare et al 1990) en 20 muestra naturales. Las muestras fueron tomadas a la profundidad del máximo subsuperficial de clorofila y a la profundidad del 1 % de la irradiancia en superficie en dos áreas distintas: en el talud de la plataforma costera en el norte de Galicia durante la primavera, y en la Ría de Vigo durante el verano y el otoño.

Al realizar la comparación de ambos espectros, se encontró que los espectros de absorción reconstruidos sobrestiman los espectros medidos sobre filtro. Asumiendo que los espectros de absorción de pigmentos [$a_{ph-sol}^*(\lambda)$] estimados por el método de reconstrucción son correctos, las diferencias entre $a_{ph-sol}^*(\lambda)$ y $a_{ph}^*(\lambda)$ se deben al efecto de empaquetamiento de los pigmentos en la célula (Sathyendranath et al. 1987). La comparación entre $a_{ph-sol}^*(675)$ y $a_{ph}^*(675)$, donde la clorofila es el único pigmento responsable de la absorción (Nelson et al. 1993), puede indicar la existencia del efecto de empaquetamiento. Diferencias significativas entre estas dos absorciones se encontraron en 13 de las 20 muestras (Tabla 1.3), lo que indica la existencia del efecto de empaquetamiento. Cuando el efecto de empaquetamiento se estimó mediante la ecuación 1.9 todas las muestras mostraron un mayor empaquetamiento (Tabla 1.3).

Tabla 1.3. Fracción en la reducción de la absorción de los pigmentos debido al efecto de empaquetamiento calculada de acuerdo con las ecuaciones 1.9 y 1.10.

Estación	$\frac{3Q_a(675)}{2r(675)}$	$\frac{a_{ph}^*(675)}{a_{ph-sol}^*(675)}$
Costa		
T6	0.59	0.57
C5	0.87	1.05
17	0.91	0.52
18-0	0.90	1.05
18-30	0.67	0.93
C16	0.89	0.96
Ría de Vigo		
R1	0.68	1.02
R2	0.49	0.75
R3	0.12	0.80
R5	0.23	0.80
R6	0.42	1.06
R7	0.30	0.34
R8	0.47	0.55
R9	0.17	0.95
R10	0.19	0.87
R11	0.09	0.63
R12	0.27	0.27
R13	0.74	0.50
SR1	0.18	0.47
SR2	0.63	0.84

Se estimó el efecto de empaquetamiento (Morel y Bricaud 1981, Nelson et al. 1993) y se realizaron comparaciones con los espectros reconstruidos (Ec. 1.7) corregidos para el efecto de empaquetamiento [$a_{ph}^{\Lambda}(\lambda)$]. En las muestras costeras, $a_{ph}^{\Lambda}(\lambda)$ subestimó $a_{ph}^*(\lambda)$ entre un 4 y un 35 % de media considerando todas las longitudes de onda del rango de luz visible (400 a 700 nm).

En las muestras de la Ría de Vigo, las diferencias fueron mayores y el rango de variación fue del 12 al 70 % (Fig. 1.7). En algunos casos las diferencias entre ambos espectros fueron aún mayores después de corregir que antes de corregir el efecto de empaquetamiento (Fig. 1.7). La corrección realizada de acuerdo con la ecuación 1.7 asume una forma esférica y homogénea de las células para la obtención de un diámetro medio, d (estimado a partir de los bio-volúmenes) y la concentración intracelular de clorofila por unidad de volumen celular (C_i); sin embargo, las muestras naturales utilizadas en este estudio provienen de un área costera en la cual la diversidad de las formas del fitoplancton es muy elevada y compleja, debido a que la comunidad de fitoplancton está compuesta principalmente por grandes diatomeas y dinoflagelados (Tabla 1.4). Consecuentemente, asumir una forma esférica de las especies de fitoplancton lleva a obtener una menor relación superficie: volumen.

Esta fuerte sobrestimación causada por el efecto de empaquetamiento también se puede ver cuando se compara el $Q_a^*(675)$ estimado por la Ec. 1.9 con $Q_a^*(675)$ calculado a partir de la relación entre los coeficientes específicos de los espectros de absorción obtenidos por ambos métodos [Ec. 1.10, Tabla 1.3].

De acuerdo con Nelson et al. (1993) el efecto de empaquetamiento del fitoplancton en áreas costeras es normalmente bajo, y esto es lo que parece cuando se observan los espectros (fig. 1.7).

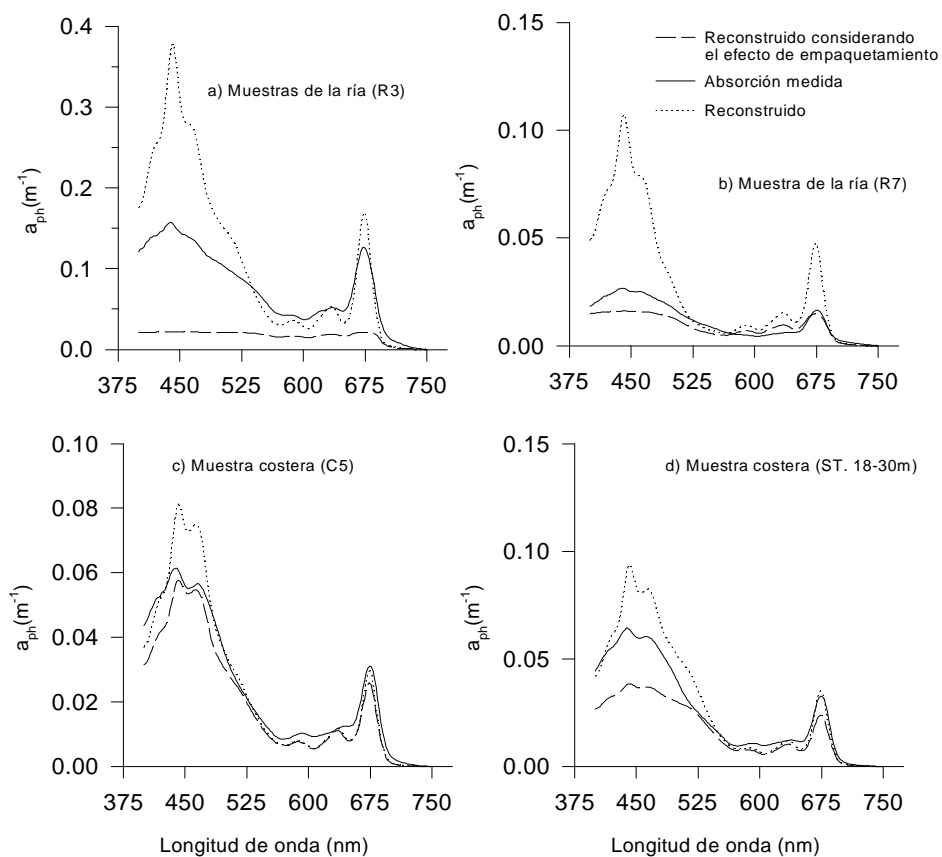


Figura 1.7. Espectros del coeficiente de absorción del fitoplancton, a_{ph} (m^{-1}), en muestras naturales. Comparación entre espectros de absorción, espectros reconstruidos sin considerar el efecto de empaquetamiento, y espectros reconstruidos considerando el efecto de empaquetamiento en muestras costeras y de ría.

Solamente en 2 de las 20 muestras se obtuvo una relativa coincidencia (5 y 10 % de diferencia) entre los coeficientes de absorción estimados por ambos métodos, y esas muestras estaban esencialmente compuestas por pequeñas células con forma casi esférica (pequeños flagelados y diatomeas pequeñas; Fig. 1.7c, d; Tabla 1.4).

Tabla 1.4. Lista de las especies de las muestras representadas en la figura 1.7. Las especies están ordenadas de acuerdo a su biovolumen

a) Muestra de ría (R3)	b) Muestra de ría (R7)	c) Muestra costera (C5)	d) Muestra costera (18:30m)
<i>Rhizosolenia setigera</i>	<i>M. rubrum</i>	<i>Ceratium tripos</i>	<i>Pleurosigma ibericum</i>
<i>Pseudonitzschia</i> spp.	<i>Small flagellates</i>	<i>Monads 3-5 μm</i>	<i>Pseudonitzschia pungens</i>
<i>R. imbricata</i> var. <i>shrub</i>	<i>Cryptophyceae</i> spp.	<i>Monads 5-8 μm</i>	<i>Monads 3-5 μm</i>
<i>Leptocylindrus danicus</i>	<i>Gymnodinium</i> sp	<i>Monads 8-10 μm</i>	<i>Monads 5-8 μm</i>
<i>Mesodinium rubrum</i>	<i>Cachonina niei</i>	<i>Dinoflagellates <30 μm</i>	<i>Ceratium furca</i>
<i>Stephanopyxis turris</i>	<i>Gymnodinium</i> sp. L	Centric diatom spp.	<i>Dinoflagellates <30μm</i>

1.4. CONCLUSIONES

El efecto de histéresis, previamente encontrado por Bricaud y Stramski (1990), también se observó en este estudio y ha sido atribuido a la relativamente alta contribución del material no pigmentario (ej. restos de células, detritus) en relación con la señal de los pigmentos en las regiones de baja absorción del espectro. En estas regiones los pigmentos dan absorbancias muy bajas al medirse en cubeta, sin embargo, debido al efecto de amplificación del camino óptico, la señal se recupera al realizar las lecturas de absorbancia sobre filtros. Esta diferencia entre los espectros provoca un bucle en la relación A_{sus} frente A_{filtro} , dando como resultado una ecuación para las regiones del azul - verde diferente de la ecuación para la región del rojo. Una vez que se eliminaba la absorción debida al detritus utilizando el método de Bricaud y Stramski

(1990), el efecto de histéresis se reduce considerablemente, confirmando que dicho efecto era el resultado de las interferencias del material no pigmentado.

El factor de amplificación del paso de luz (factor β) que se obtuvo considerando los 52 pares de espectros de 9 cultivos de distintas especies de fitoplancton, una vez corregido el efecto de histéresis, se aplicó para corregir espectros de absorción de muestras naturales de agua de mar medidos sobre filtro. Los espectros sobre filtros así corregidos, demostrando una buena correlación (1% de desviación media en la región visible del espectro de absorción) con los espectros de dichas muestras naturales medidos en cubeta. La ecuación dada en este trabajo para corregir el factor de amplificación del paso de luz es muy similar a la encontrada por Cleveland y Weidemann (1993). La diferencia media entre ambas ecuaciones fue de un 2 % cuando ambos algoritmos se aplicaban a una misma muestra natural. Este resultado sugiere que se puede utilizar una única ecuación para corregir el factor de amplificación en muestras naturales de agua de mar con poblaciones mixtas de fitoplancton. Sin embargo, cuando las investigaciones se centran en cultivos monoespecíficos, entonces debe determinarse una ecuación específica porque se ha visto que existen diferencias en las relaciones de absorbancia entre especies.

Los resultados que se obtuvieron al comparar los espectros de absorción del fitoplancton reconstruidos a partir de la concentración de pigmentos determinada por HPLC (Bidigare et al. 1990) con aquellos obtenidos utilizando la técnica de filtros GF/F húmedos, y corregidos para el factor β indica que la reconstrucción de espectros es adecuada siempre que las especies presentes en las muestras no difieran excesivamente de la forma esférica. Situación que probablemente ocurra en aguas de océano abierto.

En las poblaciones naturales de fitoplancton con una elevada diversidad de formas, como pueden ser las de áreas de afloramiento costero, la determinación de los coeficientes de absorción a partir de la concentración del material en suspensión sobre filtros es más fiable, al mismo tiempo que más rápida y simple, permitiendo realizar un muestreo más exhaustivo.

Espectros de acción y máximo rendimiento cuántico de la fijación de carbono en poblaciones naturales de fitoplancton: implicaciones en las estimaciones de producción primaria en el océano.

2.1. INTRODUCCIÓN

Conocer cuáles son los factores que gobiernan la producción primaria marina es crucial para entender la variabilidad natural de la producción global de los océanos y sus fluctuaciones temporales y espaciales, que son inherentes a las estructuras de los ecosistemas. Los modelos bio-ópticos constituyen una herramienta relativamente reciente y particularmente útil para llevar a cabo esta tarea. Estos modelos se basan en que hacen uso de los mecanismos que combinan las propiedades ópticas de la columna de agua, la penetración de la luz y la producción primaria del fitoplancton. La base de la mayoría de los modelos bio-ópticos son las relaciones de fotosíntesis - irradiancia (curvas P-E), las cuales proporcionan una muy útil información fisiológica que puede ser utilizada para determinar los efectos del medio ambiente sobre la fotofisiología de las algas (Platt y Jassby, 1976; MacCaull y Platt, 1977; Côté y Platt, 1984; Prézelin et al. 1987; Prézelin y Glover, 1991). Los parámetros obtenidos con las relaciones P-E son también componentes clave para otros modelos bio-ópticos más sofisticados que intentan predecir los cambios en las tasas de crecimiento del fitoplancton y en la fotosíntesis (Shuter, 1979; Laws y Bannister, 1980; Kiefer y Mitchell, 1983; Lewis et al.

1985a; Geider et al., 1986; Bidigare et al., 1987; Platt y Sathyendranath, 1988; Smith et al., 1989; Baker et al., 1990). Los modelos bio-ópticos generalmente requieren un término que considere la variación de la fijación de carbono con la longitud de onda [espectro de acción, $\alpha^B(\lambda)$] ó bien un término que defina la eficiencia con la que la radiación absorbida por el fitoplancton en condiciones de luz limitante es convertida en material fotosintetizado; esto es decir, un término denominado máximo rendimiento cuántico de la fijación de carbono (ϕ_m). Debido a la escasa información de campo que existe sobre estos dos términos, muchos de estos modelos bio-ópticos han sido desarrollados asumiendo que el espectro de acción es constante (ej. Sathyendranath et al., 1989; 1995; Platt et al., 1991; Kyewalyanga et al., 1992; Longhurst, 1995) ó bien considerando un ϕ_m independiente de la longitud de onda. Algunos autores asumen valores de ϕ_m próximos al valor máximo teórico para la evolución de oxígeno [0.125 moles C (moles fotones)⁻¹] predicho por el esquema Z de la fotosíntesis (ej. Bannister, 1974; Kiefer y Mitchell, 1983). Sin embargo, como ya demostró Myers (1980), la transferencia de energía no es perfecta y las fotoreacciones en el fotosistema I (PSI) reduce el ϕ_m a 0.1, siendo este valor el límite superior del rendimiento cuántico de la fijación de carbono cuando el cociente fotosintético (PQ o CF) es igual a 1. No obstante, alguna energía procedente de la fotosíntesis también se consume en la reducción del nitrógeno, lo que implica que ϕ_m será todavía menor, dependiendo de la fuente de nitrógeno utilizada por el fitoplancton. De acuerdo con Laws (1991) el fitoplancton que asimila NO_3^- tiene un PQ = 1.4, mientras que cuando incorpora NH_4^+ , el PQ = 1.1; lo que se corresponde con un máximo rendimiento cuántico efectivo para la fijación de carbono de 0.07 y 0.09 moles C (moles fotones)⁻¹, respectivamente.

Por otro lado, varios estudios realizados en laboratorio y en el campo han demostrado la dependencia de ϕ_m con la longitud de onda (Smith et al., 1989; Schofield et al., 1990, 1991, 1993, 1996; Arrigo y Sullivan, 1992; Lizotte y Priscu, 1994). Todo ello indica que generalidades tales como el uso de un ϕ_m independiente de la longitud de onda y con un valor constante en los modelos de producción no se puede aplicar sin que se vea seriamente afectada la precisión de dichos modelos.

No obstante, los modelos de producción más recientemente desarrollados (ej. Bidigare et al., 1987; 1992; Smith et al., 1989; Morel, 1991) reconocen la dependencia de ϕ_m con la longitud de onda y que las propiedades bio-ópticas del fitoplancton se adaptan a la variabilidad que presenta la luz en la columna de agua (Prézelin y Boczar, 1986). Estos modelos se basan en las observaciones hechas con anterioridad (Kirk, 1983) según las cuales la producción primaria (P) a una determinada profundidad (z) depende de la luz que hay en la columna de agua, de su absorción por parte del fitoplancton y del rendimiento cuántico fotosintético de este fitoplancton. Las poblaciones naturales de fitoplancton muestran una respuesta fotosintética que depende no solo de la intensidad de luz disponible sino también de la composición espectral de la luz cuando ésta es limitante de la fotosíntesis. Diversos autores (Lewis et al., 1985a; Schofield et al., 1990; Kyewalyanga et al., 1992) abordaron el problema que plantea la dependencia fotosintética de la calidad de la luz realizando espectros de acción de la fijación de carbono durante las campañas oceanográficas, pero, desgraciadamente, esta metodología es muy tediosa y por lo tanto limita el número de medidas que se pueden realizar a bordo, por lo que parece necesario buscar nuevos y menos tediosos modos de determinación. Recientemente, Kyewalyanga et al. (1997) desarrollaron un método para estimar espectros de acción $[\alpha^B(\lambda)]$ utilizando la forma del espectro de absorción del

fitoplancton y el valor de la pendiente de la curva de las relaciones fotosíntesis - irradiancia (P-E) determinadas con luz blanca. Esta aproximación se aplicó en muestras del Atlántico Norte (Kyewalyanga et al., 1998) encontrando buenos resultados en aquellas muestras tomadas en aguas oceánicas del Atlántico, pero la correlación entre los espectros de acción medidos y los estimados fue baja en las muestras de aguas costeras.

El estudio que se presenta en este capítulo se diseñó con el ánimo de encontrar otras alternativas a las determinaciones de los espectros de acción, y para ello se ha realizado una aproximación al problema a través de estimaciones del máximo rendimiento cuántico determinado a partir de las relaciones fotosíntesis - irradiancia obtenidas utilizando las convencionales lámparas de luz halógena. Los máximos rendimientos cuánticos que así se obtuvieron se compararon con aquellos derivados de determinaciones espectrales. Finalmente, se evaluó la influencia que varios modelos de producción primaria con distintos grados de complejidad espectral (desde modelos completamente espectrales hasta modelos de luz blanca) tienen sobre las estimaciones de fijación de carbono en condiciones de luz limitante.

2.2. MÉTODOS

Con el fin de caracterizar la respuesta fotosintética de las poblaciones de fitoplancton en términos de calidad e intensidad de luz, se analizaron muestras correspondientes a 4 regiones con ambientes oceanográficos bien diferenciados (Fig. 2.1). El primer muestreo (campana AMBAR) se realizó en el frente de talud de la costa norte de Galicia (N.O. España) en mayo de 1994 (primavera). Otros dos muestreos se

hicieron en la Ría de Vigo en julio (verano) y octubre (otoño) de 1994. La Ría de Vigo encaja en la definición de estuario propuesta por Hansen y Rattray (1966). Sin embargo, y puesto que la Ría comunica libremente con mar abierto y, por lo tanto, está fuertemente influenciada por el afloramiento de el N.O. de la península Ibérica (Blanton et al., 1987; Alvarez-Salgado et al., 1993), sus poblaciones de fitoplancton son aquellas típicas de un sistema de afloramiento (Figueiras et al., 1994; Tilstone et al., 1994). El último muestreo que se considera corresponde a uno hecho en el estrecho de Gerlache (Antártida) durante la campaña FRUELA realizada entre diciembre del 95 y enero del 96 (verano austral).

En todos los muestreos se hicieron perfiles verticales de temperatura, salinidad y fluorescencia, utilizando una sonda CTD SBE25 en las campañas AMBAR y las de la Ría de Vigo, y una sonda CTD EG & MKIIIc en el estrecho de Gerlache. Cuando en los perfiles de fluorescencia del CTD aparecía un máximo subsuperficial, las muestras se recogieron de este máximo; en caso de que dicho máximo no existiese las muestras se tomaron en superficie y/o a 20 m de profundidad.

De las profundidades muestreadas se recogieron submuestras para realizar análisis de nitrógeno inorgánico disuelto (nitrato, nitrito y amonio), clorofila *a*, espectros de absorción del fitoplancton y curvas fotosíntesis - luz. La determinación de las sales nutrientes se hizo utilizando autoanalizadores (Technicon AAII) siguiendo el protocolo de Hansen et al. (1983), con algunas modificaciones sugeridas por Mouriño y Fraga (1985). La clorofila *a* se determinó por fluorimetría de extractos de acetona (Yentsch y Menzel, 1963). Se utilizó un espectrorradiómetro LI-COR modelo LI-1800 para medir los espectros de luz a varias profundidades en la columna de agua.

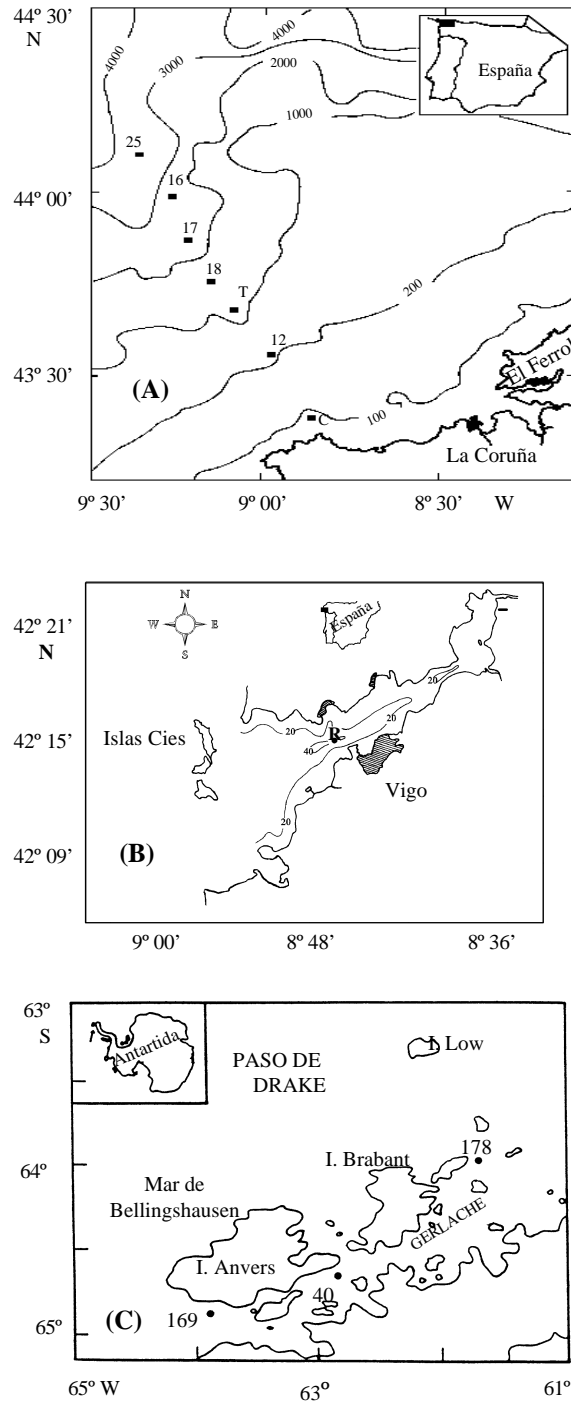


Figura 2.1. Áreas de muestreo y localización de las estaciones de muestreo, (a) plataforma - talud (campana AMBAR, N.O. de la Península Ibérica), (b) Ría de Vigo (N.O. de la Península Ibérica), (c) estrecho del Gerlache (Antártida). En la figura (a) la C indica que la posición de las estaciones C5 y C16, la T indica la localización de las estaciones T6 y T10. En la figura (b) la R indica la posición de las estaciones R1 a R12.

2.2.1. Espectros de absorción del fitoplancton

Los espectros de absorción del fitoplancton se midieron con un espectrofotómetro de un solo haz (Beckman DU 650) en las muestras procedentes de la campaña AMBAR y de la Ría de Vigo. Para las muestras tomadas en el estrecho de Gerlache se utilizó un espectrofotómetro de doble haz (Kontron UVIKON 941). Dependiendo de la concentración del material presente en suspensión, se filtraban entre 0.25 y 1 litro de agua de mar sobre filtros de fibra de vidrio (Whatman GF/F diámetro medio de poro de $1\mu\text{m}$). La absorbancia [A_p (350 - 755 nm)], de todo el material particulado retenido en el filtro, se midió inmediatamente situando el filtro todavía húmedo lo más cerca posible del fotomultiplicador. Los blancos también eran filtros de fibra de vidrio humedecidos con agua de mar previamente filtrada a través de un filtro nucleopore de $0.22\ \mu\text{m}$ de diámetro de poro. Después de las lecturas espectrofotométricas para determinar las absorbancias de todo el material particulado se eliminaban los pigmentos introduciendo los filtros en metanol concentrado durante unos 30-60 minutos. Una vez transcurrido este tiempo se dejan secar los filtros y se humedecían de nuevo en agua de mar filtrada. Las absorbancias de los filtros sin pigmentos, $A_d(\lambda)$, se midieron de nuevo en el espectrofotómetro. A los filtros utilizados como blancos se les aplicó el mismo tratamiento. La diferencia entre las dos lecturas es la absorbancia del fitoplancton retenido en el filtro (Kishino et al. 1985):

$$A_{\text{ph(f)}}(\lambda) = A_p(\lambda) - A_d(\lambda) \quad (2.1)$$

Para corregir el efecto de amplificación del paso de luz se utilizó el algoritmo descrito en el capítulo anterior (Arbones et al. 1996):

$$A_{\text{ph(sus)}}(\lambda) = 0.38 A_{\text{ph(f)}}(\lambda) + 0.42 A_{\text{ph(f)}}(\lambda)^2 \quad (2.2)$$

Los coeficientes de absorción del fitoplancton se calcularon siguiendo la ecuación:

$$a_{\text{ph}}(\lambda) = 2.3 A_{\text{ph(sus)}}(\lambda) / X \quad (2.3)$$

donde X (metros) es el cociente entre el volumen de agua de mar filtrada y el área de manchada en filtro (volumen/área), y 2.3 es el factor de conversión de logaritmo decimal a logaritmo natural.

2.2.2 Medidas de la asimilación de carbono

Los parámetros fotosintéticos se estimaron mediante la determinación de las relaciones fotosíntesis - irradiación (P-E). Para ello se utilizaron incubadores lineales refrigerados con agua circulando (Fig. 2.2), que eran iluminados en su parte anterior con una lámpara halógena de tungsteno (50 W, 12 V). Los incubadores se mantuvieron a la temperatura a la cual se encontraba la muestra en el medio natural mediante el uso de un refrigerador de temperatura controlada PolyScience.

Para estimar los espectros de acción de la asimilación de carbono [$\alpha^B(\lambda)$] se usaron entre 7 y 9 submuestras. Cada submuestra se recogió en un frasco de cultivo

(Corning) y se inoculó con 7.4×10^5 Becquereles ($20\mu\text{Ci}$) de bicarbonato marcado con ^{14}C . Las incubaciones se realizaron en los citados incubadores lineales refrigerados (Fig. 2.2). La calidad de la luz que iluminaba cada incubador estaba controlada con filtros de interferencia (Corion) de un ancho de banda de 25 nm (Fig. 2.3a) que se situaban entre la lámpara y el primer frasco de cultivo en el incubador. La intensidad de luz que llegaba a cada frasco de cultivo dentro del incubador se midió con un sensor de coseno LI 190SA. La última botella de cada incubador se cubrió con papel de aluminio y se usó como control para medir la fijación de carbono en la oscuridad. Los espectros de acción de las muestras de la plataforma costera de Galicia (AMBAR) y de la Ría de Vigo se determinaron utilizando siete incubadores, mientras que para las muestras de estrecho de Gerlache se usaron trece incubadores con sus correspondientes filtros de interferencia que cubrían todo el rango de radiación fotosintéticamente activa (Fig. 2.3a).

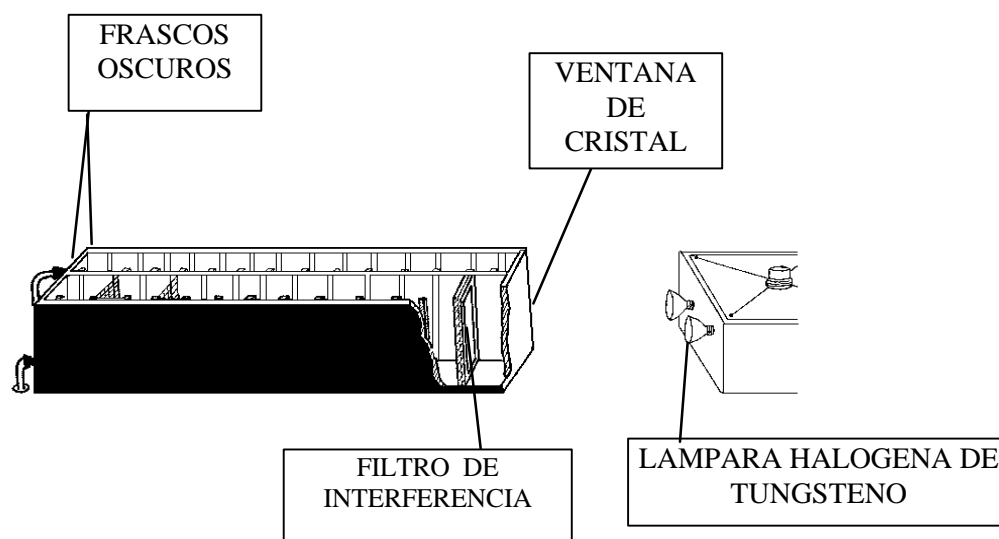


Figura 2.2. Diagrama de los incubadores lineales utilizados para determinar las relaciones de fotosíntesis-luz. Los filtros de interferencia se colocaron en la primera fila de los incubadores, de este modo la calidad de luz era la misma en todo el incubador.

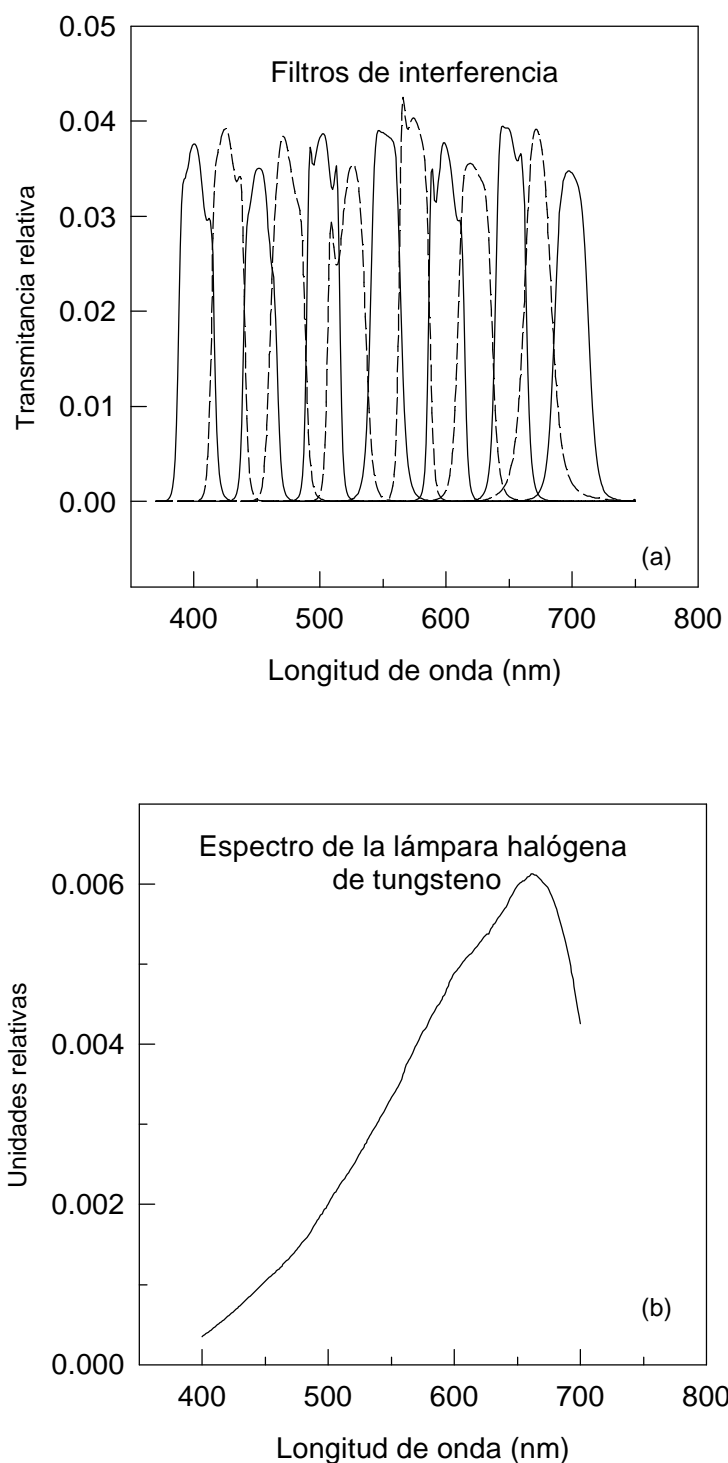


Figura 2.3. (a) *Curvas espectrales de transmisión de los filtros de interferencia utilizados para la determinación de los espectros de acción. La línea continua corresponde a los 7 filtros utilizados en la campaña AMBAR y en los muestreos de la Ría de Vigo.* (b) *Espectro de la lámpara halógena de tungsteno utilizada como fuente de luz en los incubadores.*

Simultáneamente a las determinaciones de los espectros de acción se utilizó un incubador adicional para obtener las relaciones fotosíntesis – luz blanca convencionales (curvas P-E). En dicho incubador el espectro de emisión de la lámpara halógena de tungsteno no se modificaba (Fig. 2.3b). Para la realización de estas curvas blancas se utilizaron 13 botellas de cultivo Corning además de una botella oscura adicional para determinar la fijación de carbono en la oscuridad. La actividad añadida fue de 1.85×10^5 Becquerels ($5\mu\text{Ci}$). Las incubaciones duraron 2-3 horas y se realizaron a una temperatura constante e igual a la temperatura *in situ*. Las incubaciones se terminaban apagando las lámparas. Seguidamente, las muestras se filtraban a baja presión sobre filtros de fibra de vidrio (Whatman GF/F). Después, los filtros se exponían a vapores de HCl durante 12 horas con objeto de eliminar el carbono radiactivo que no había sido asimilado. Las desintegraciones por minuto (d.p.m.) se determinaron en un contador de centelleo líquido (Packard) utilizando los métodos del patrón externo y de la relación de canales para corregir el *quenching*.

Los datos obtenidos de las curvas P-E blancas se ajustaron al modelo de Webb et al. (1974) cuando no se observó fotoinhibición:

$$P_z^B = P_m^B \left[1 - \exp\left(-\mathbf{a}^B \cdot E/P_m^B\right) \right] \quad (2.4)$$

ó al modelo de Platt et al. (1980) si la fotoinhibición era evidente:

$$P_z^B = P_s^B \left[1 - \exp\left(-\mathbf{a}^B \cdot E/P_s^B\right) \right] \cdot \exp\left(-\mathbf{b}^B \cdot E/P_s^B\right) \quad (2.5)$$

En el caso de los espectros de acción, los filtros de interferencia hacían que la intensidad de luz en los incubadores siempre estuviese por debajo de los niveles requeridos para alcanzar las tasas de saturación de la fotosíntesis. Por lo tanto, para cada ancho de banda considerado (cada incubador), los datos se ajustaron a una recta (P frente E) por el método de los mínimos cuadrados y los espectros de acción se dan como pendientes iniciales de las curvas espectrales fotosíntesis - luz, $\alpha^B(\lambda) \pm 1SD$.

2.2.3. Radiación fotosintética absorbida por el fitoplancton

La luz absorbida por el fitoplancton, E_{PUR} ($\mu\text{mol m}^{-3} \text{ s}^{-1}$), durante las incubaciones P-E de luz blanca se calculó como la integral, en el rango de luz visible, del producto de la irradiancia espectral en el incubador [$E_q(\lambda)$; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] y el coeficiente espectral de absorción del fitoplancton, [$a_{ph}(\lambda)$; m^{-1}] (Dubinsky, 1980).

$$E_{PUR} = \int_{400}^{700} a_{ph}(I) \cdot E_q(I) dI \quad (2.6 \text{ a})$$

La misma ecuación se utilizó para estimar E_{PUR} a cada intervalo de longitud de onda definido por los filtros de interferencia que se usaron para determinar los espectros de acción:

$$E_{PUR} = \int_{i-12}^{i+12} a_{ph}(I) \cdot E_q(I) dI \quad (2.6 \text{ b})$$

donde el sufijo i indica el punto medio del intervalo de 25 nm de los filtros de interferencia (Fig. 2.3a).

Al igual que en trabajos anteriores realizados por otros autores (Babin et al., 1994; Kyewalyanga et al., 1997), no se han encontrado cambios significativos en la calidad espectral de la irradiación incidente a lo largo del incubador. Por lo tanto, la irradiancia espectral $E_q(\lambda)$ utilizada para las determinaciones de las curvas P-E blancas se estimó a partir del espectro medio relativo de las lamparas halógenas $E_{rel}(\lambda)$:

$$E_{rel}(I) = E(I) / \int_I E(I) dI \quad (2.7)$$

De este modo, $E_q(\lambda)$ en cada posición dentro del incubador se calculó multiplicando el espectro medio relativo por E_{PAR} :

$$E_q(I) = E_{rel}(I) \cdot E_{PAR} \quad (2.8)$$

La irradiancia espectral, $E_q(\lambda)$, para cada uno de los incubadores con filtro de interferencia se estimó a partir de la transmitancia espectral de cada filtro, $T(\lambda)$, medida en el espectrofotómetro. El espectro de transmitancia, $T(\lambda)$, dividido por el área encerrada bajo la curva de transmitancia, da la transmitancia espectral relativa, $T_r(\lambda)$, cuya integral es igual a 1:

$$T_r(I) = T(I) / \int_I T(I) dI \quad (2.9)$$

Del mismo modo que antes, al multiplicar el espectro relativo de transmitancia por la radiación fotosintéticamente activa (E_{PAR}) que llega a cada submuestra dentro del incubador, se obtiene la irradiancia espectral $E_q(\lambda)$ en cada posición del incubador:

$$E_q(I) = T_r(I) \cdot E_{PAR} \quad (2.10)$$

Debido a que los filtros de interferencia de 400 (± 12) y 700 (± 12) nm tienen un ancho de banda de 25 nm y a que la respuesta del sensor LI-190SA es plana y se corta bruscamente en 400 y en 700 nm, la irradiancia en ambos incubadores se ajustó para compensar este efecto causado por las lecturas del sensor. Consecuentemente, los límites de integración fueron establecidos en 375 y 750 nm.

2.2.4. Máximo rendimiento cuántico de la fijación de carbono

El máximo rendimiento cuántico de la fotosíntesis, ϕ_m [moles C (moles fotones)⁻¹], se define como el cociente entre la tasa de fotosíntesis P (mgC m⁻³ h⁻¹) y la radiación fotosintética (aquella de la parte visible del espectro) absorbida por el fitoplancton, E_{PUR} ($\mu\text{mol m}^{-3} \text{s}^{-1}$), cuando la luz no satura la fijación de carbono:

$$\phi_m = 0.0231 \cdot P / E_{PUR \rightarrow 0} \quad (2.11)$$

donde 0.0231 es el factor de conversión de las distintas unidades. Por consiguiente, ϕ_m es la pendiente inicial de la curva P vs. PUR . Es de destacar, que al realizar dicho cálculo la corrección para la irradiancia de la lámpara del incubador (ej. Dubinsky et al.,

1986; Cleveland et al., 1989; Babin et al., 1995; Schofield et al., 1991, 1993, 1996; Kyewalyanga et al., 1997) está implícita en la ecuación (2.11), pues dicha ecuación corrige la luz incidente para la luz absorbida mediante el cálculo de E_{PUR} .

Los máximos rendimientos cuánticos para las incubaciones realizadas con luz blanca se estimaron a partir de la pendiente inicial de las curvas P vs. PUR . Los máximos rendimientos cuánticos espectrales se calcularon para cada uno de los respectivos intervalos de los anchos de banda correspondientes a los filtros Corion utilizando las correspondientes relaciones P vs. PUR .

2.3. RESULTADOS

Las principales características hidrográficas de las diferentes regiones aparecen ilustradas en la figura 2.4 y en la tabla 2.1. Durante la campaña primaveral AMBAR la columna de agua se encontraba bastante mezclada en aquellas estaciones situadas próximas a la costa (Est. C16); sin embargo, un frente térmico era evidente en la región del talud (Est. T6) donde la termoclina se encontraba entre 40 y 70 m de profundidad. En las aguas costeras las concentraciones de clorofila fueron relativamente bajas y uniformes en toda la columna de agua. Por el contrario, un máximo sub-superficial de clorofila estaba presente en las estaciones del talud. Las concentraciones de nutrientes eran relativamente bajas en todas las estaciones (Tabla 2.1). Durante el muestreo de verano realizado en la Ría de Vigo se observaron elevadas concentraciones de clorofila asociadas con una fuerte termoclina situada entre los 5 y 10 m de profundidad (Est. R6). Las concentraciones de nutrientes fueron generalmente elevadas, excepto en la estación

R6 (Tabla 2.1). La estación R2 mostró una concentración de nitrato muy baja pero el amonio alcanzó valores $>2 \mu\text{mol l}^{-1}$.

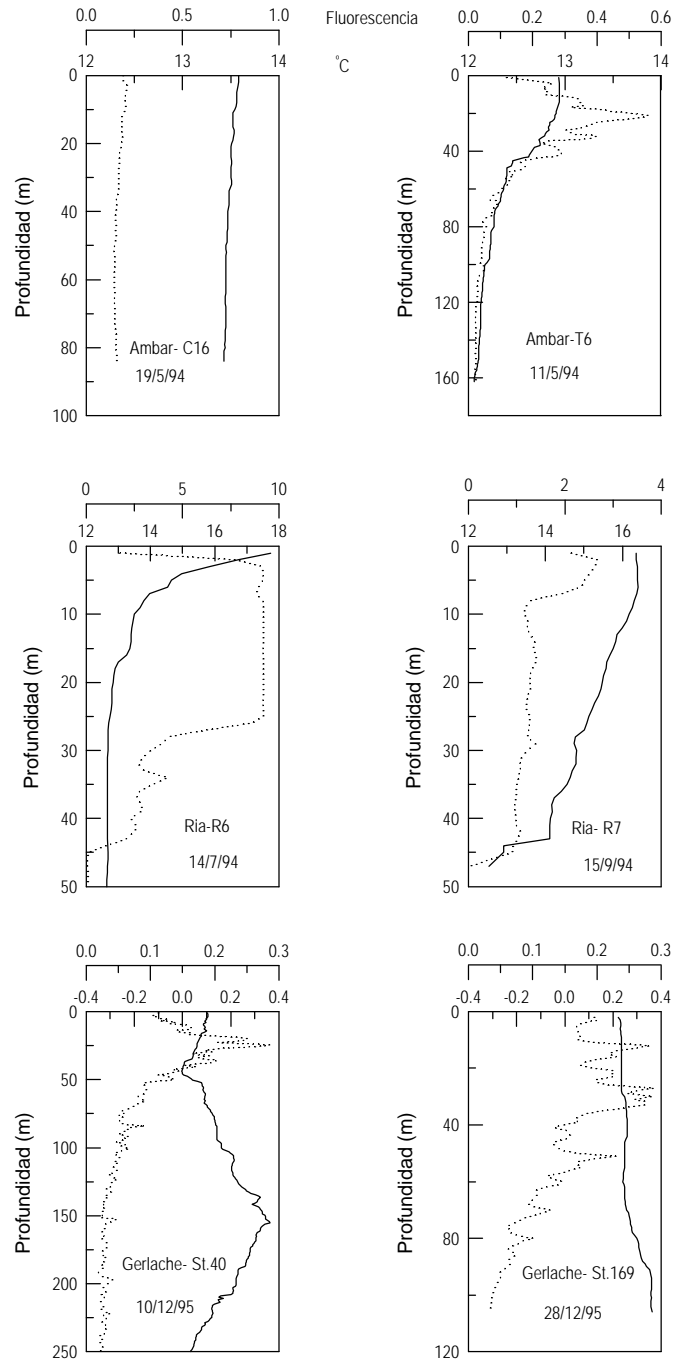


Figura 2.4. Perfiles de temperatura (línea continua) y de fluorescencia en 6 estaciones representativas de los 4 muestreos realizados en las 3 regiones.

Tabla 2.1. Concentraciones de nitrato y amonio ($\mu\text{mol l}^{-1}$) durante los 4 muestreos realizados en las 3 regiones.

Muestras	NO ₃	NH ₄
AMBAR		
T6	0.90	0.00
C5	0.83	0.41
T10	1.79	0.04
17	0.85	0.00
18-0	0.60	0.00
18-30	0.91	0.00
C16	0.56	0.36
Ría de Vigo (verano)		
R1	5.15	4.02
R2	0.07	2.28
R3	3.59	3.96
R4	5.92	2.60
R5	5.54	1.10
R6	0.14	0.52
SR1	4.71	9.02
Ría de Vigo (otoño)		
R7	2.95	3.90
R8	4.26	6.05
R9	3.13	2.06
R11	2.12	0.53
R12	4.53	8.76
SR2	1.06	1.04
Estrecho de Gerlache		
40	27.23	—
169	24.17	0.26
178	17.77	1.42

Durante el muestreo de otoño en la Ría de Vigo las concentraciones de clorofila fueron más bajas que durante el de verano (Fig. 2.4, Est. R7), pese a que las concentraciones de sales nutrientes no parecían ser limitantes (Tabla 2.1), con los elevados niveles de amonio típicos de esta estación del año (Figueiras y Pazos, 1991). En contraste con la situación de verano, las aguas superficiales de la Ría (5-10 m) aparecían fuertemente mezcladas durante el muestreo de otoño. Las muestras del estrecho de Gerlache se recogieron en un área de alta productividad donde las concentraciones de clorofila siempre fueron mayores de 2 mg m^{-3} y las sales nutrientes nunca alcanzaron niveles limitantes.

2.3.1. Espectros de absorción

Todos los espectros de absorción se normalizaron a su respectivo valor medio con el objeto de hacerlos comparables entre sí. Esto permitió observar que las diferencias en la forma eran mas bien pequeñas, con la excepción del espectro de la estación 178 en el estrecho de Gerlache (Fig. 2.5). En los espectros del frente de talud (AMBAR) y en los del muestreo de otoño en la Ría de Vigo puede verse con claridad como próximo al pico de máxima absorción, que se localiza en $438 \pm 2 \text{ nm}$, aparece un hombro a 464 nm. La muestra 178 del estrecho de Gerlache presenta otro hombro secundario a 490 nm antes de una fuerte caída de la absorción. La mayor absorción se dio en la muestra 178 del estrecho del Gerlache donde se encontró un bloom de Criptoficeas.

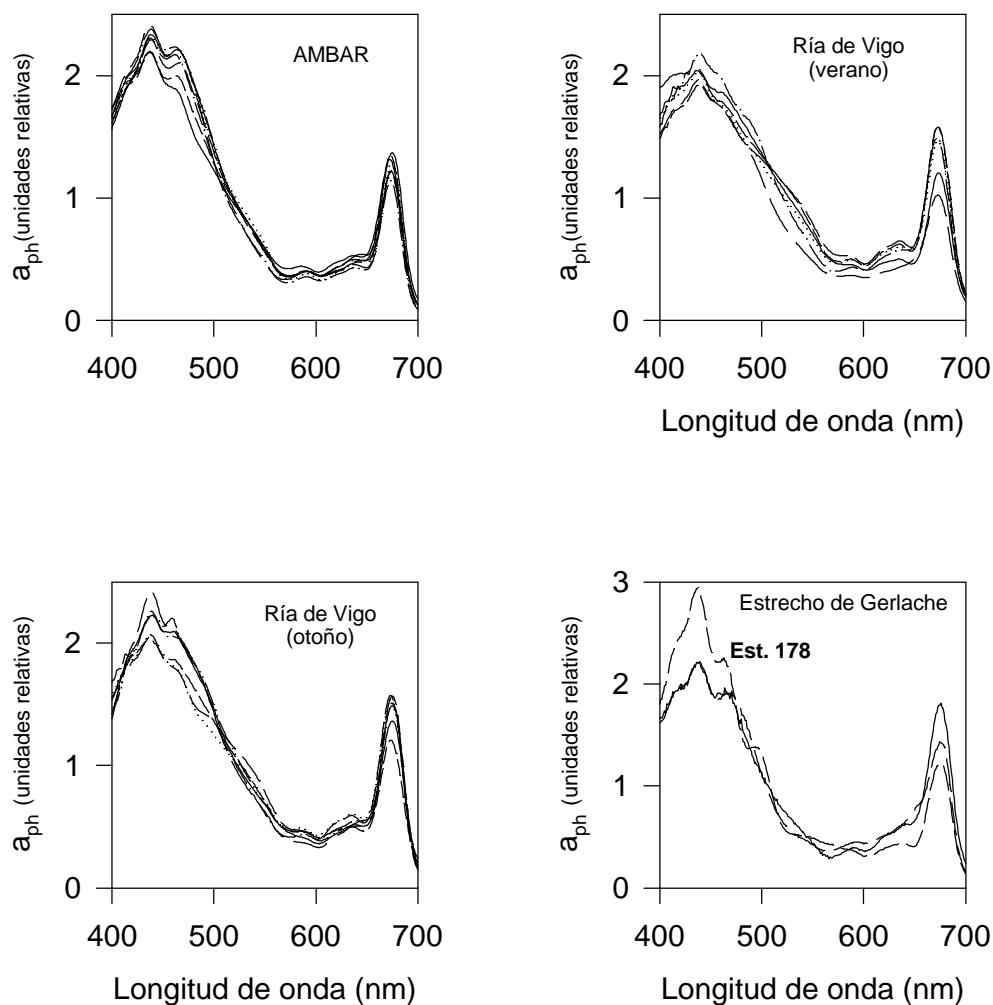


Figura 2.5. Espectros de absorción en los 4 muestreos realizados en las 3 regiones. Los espectros están normalizados a su valor medio para así poder comparar sus formas.

2.3.2. Espectros de acción

Los espectros de acción de la fotosíntesis, los cuales reflejan la dependencia espectral de las pendientes iniciales de las curvas de fotosíntesis - irradiancia, presentaron formas que recuerdan a las de los espectros de absorción (Fig. 2.5, 2.6). No obstante, después de una primera observación, algunas diferencias pueden apreciarse entre ambos tipo de espectros. Los espectros de acción del estrecho de Gerlache, que se realizaron utilizando 13 filtros de interferencia, presentan su máximo principal en 425

nm, correspondiendo bastante bien con el máximo de absorción. Sin embargo, el máximo secundario de acción, encontrado a 500 nm, no aparece reflejado en el correspondiente espectro de absorción. En las restantes muestras (Ría de Vigo y AMBAR), en donde los espectros de acción se determinaron usando solamente 7 filtros de interferencia, los valores mas altos de fijación de carbono se encontraron en 500 nm.

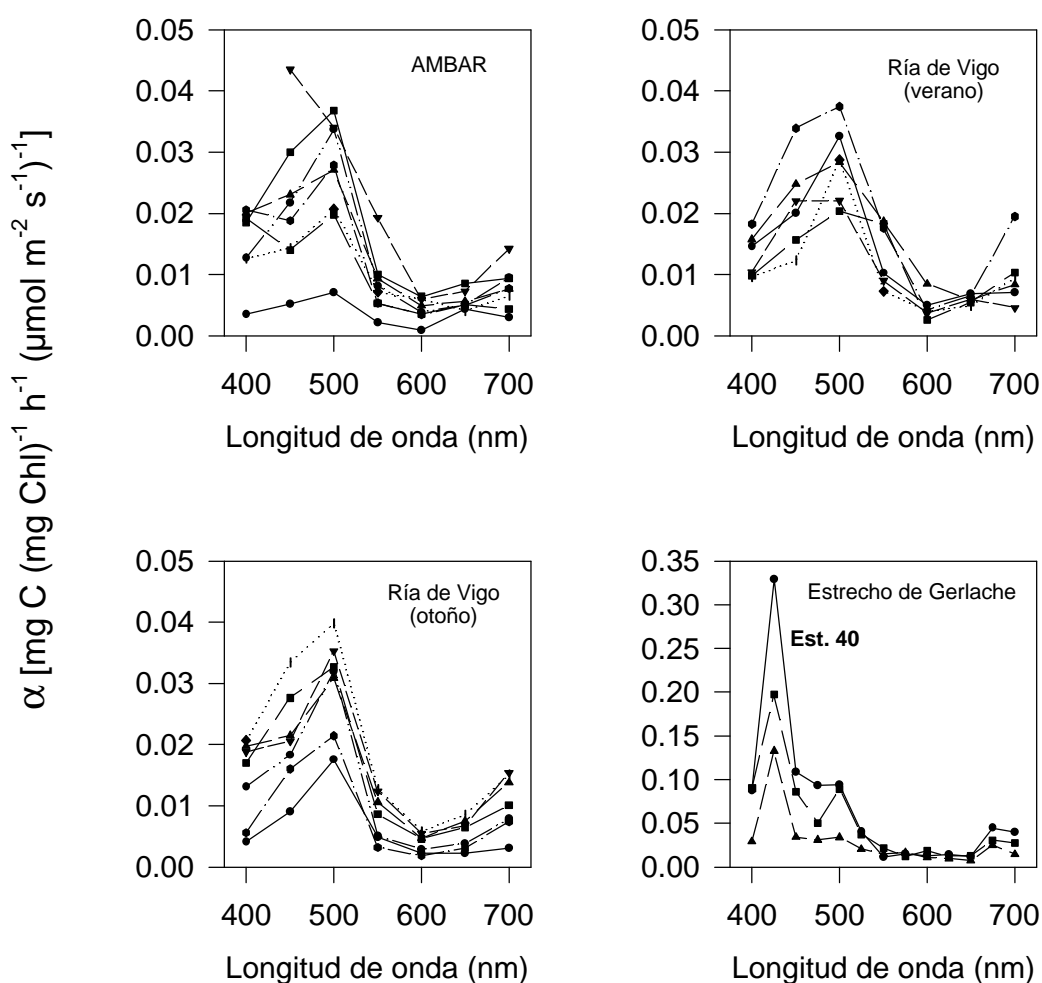


Figura 2.6. Espectros de acción de los 4 muestreos realizados en las 3 regiones. Los espectros de acción muestran las variaciones que las pendientes iniciales de las curvas P-E tienen con la longitud de onda.

El máximo valor de $\alpha^B(\lambda)$ se encontró en la estación 40 del estrecho de Gerlache a 425 nm [$0.32 \text{ mgC mg Chl}^{-1} \text{ h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$], y el menor se obtuvo en una muestra de otoño de la Ría de Vigo a 600 nm [$0.001 \text{ mgC mg Chl}^{-1} \text{ h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$].

El grado de correspondencia entre el espectro de absorción y el de acción puede explorarse realizando análisis de correlación entre $\alpha^B(\lambda)$ y su correspondiente absorción media ponderada para la calidad de luz que se suministra a los incubadores; es decir, ponderados para el rango de longitudes de onda correspondiente a cada filtro de interferencia. De este modo se puede decir que el coeficiente de correlación entre ambos espectros indicará el grado de acoplamiento existente entre ellos. Dicho de otro modo, la correlación informará hasta que punto el espectro de acción (fotosíntesis a luz limitante) sigue al espectro de absorción (luz absorbida por el fitoplancton). La correlación media que se obtuvo fue relativamente baja ($r^2 = 0.54 \pm 0.15$), variando entre 0.16 y 0.81. Cuando se consideraron los diferentes periodos y regiones muestreadas, grandes diferencias aparecieron en estas correlaciones. La muestra T10 tomada a 50 m de profundidad durante la campaña AMBAR mostró la mejor correlación ($r^2 = 0.81$), mientras que una muestra de verano de la Ría de Vigo (Est. R3) presentó una correlación intermedia ($r^2 = 0.53$). La correlación más baja entre ambos espectros ($r^2 = 0.16$) se encontró en una muestra de verano tomada en la Ría de Vigo (Est. R5).

2.3.3. Máximo rendimiento cuántico

El máximo rendimiento cuántico, $\phi_m(\lambda)$, presentó una dependencia espectral con forma muy similar en todas las muestras (Fig. 2.7). En las aguas costeras de Galicia

$\phi_m(\lambda)$ aumentaba desde 400 a 500 nm, disminuía en la región del amarillo-naranja y aumentaba de nuevo en 700 nm, donde normalmente se encontraba el máximo rendimiento cuántico más alto de la muestra. Por el contrario, en aguas Antárticas el valor más alto de $\phi_m(\lambda)$ se observó a 500 nm.

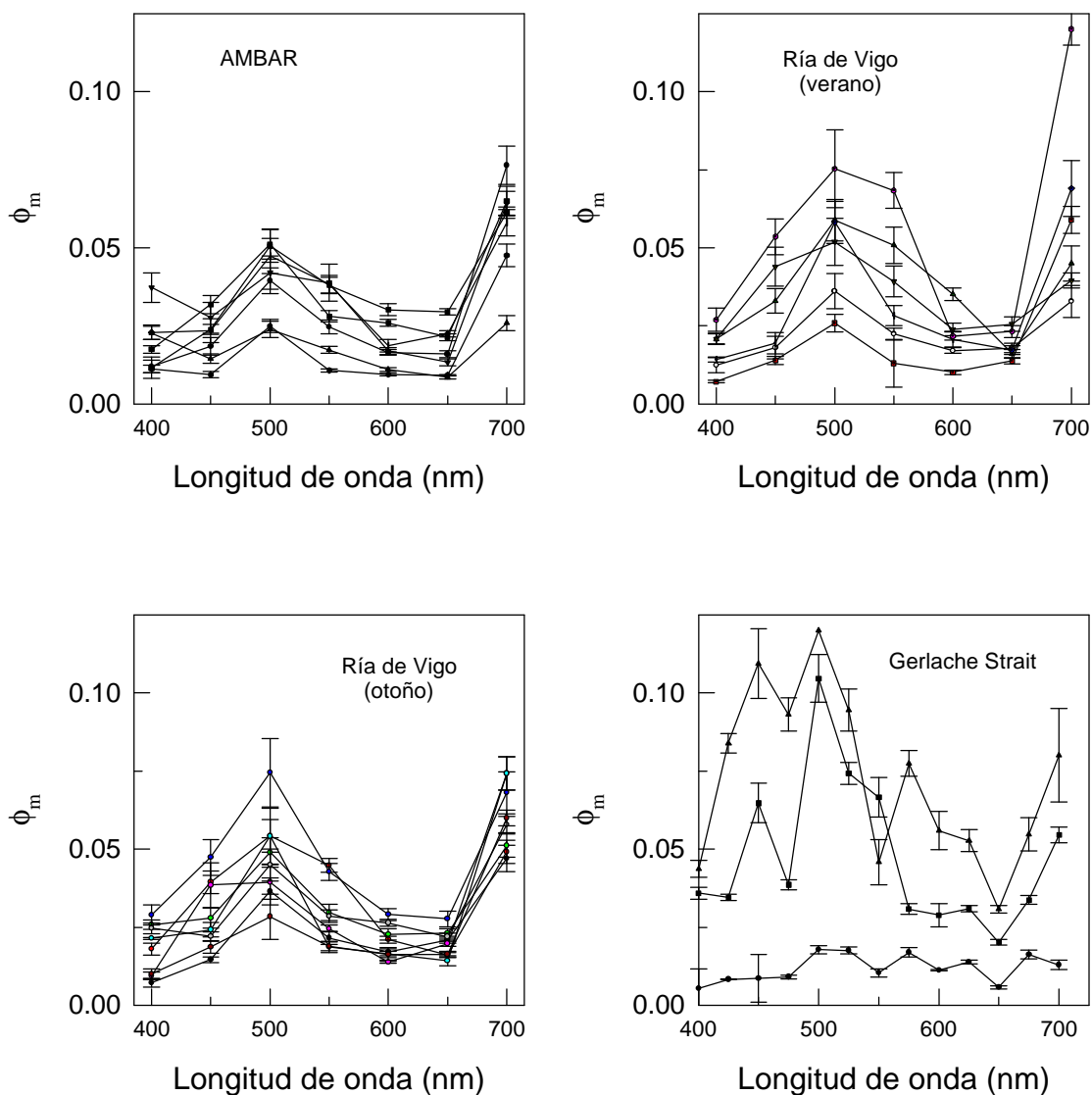


Figura 2.7. Espectros de los rendimientos cuánticos máximos [f_m , moles C (moles de fotones) $^{-1}$] en las 4 muestreos realizados en las 3 regiones.

Los valores de $\phi_m(\lambda)$ oscilaron desde valores próximos al valor teórico máximo predicho por el esquema Z [0.125 mol C (mol fotones)⁻¹] hasta valores tan bajos como 1.5×10^{-4} mol C (mol fotones)⁻¹. La mayor variabilidad se encontró a la longitud de onda de 500 nm en aquellas muestras correspondientes a las aguas Antárticas, donde las oscilaciones fueron desde 0.12 a 0.0013 moles C (moles fotones)⁻¹. Los rendimientos cuánticos más bajos se encontraron en la estación 178 del estrecho de Gerlache (Fig. 2.7), correspondiendo con el mayor espectro de absorción (Fig. 2.5), el cual se debía a la fuerte dominancia de algas criptofíceas.

Como ya se ha mencionado en la sección de métodos, ϕ_m también puede ser estimado a partir de la relación entre la P y el PUR de las curvas blancas siempre que $a_{ph}(\lambda)$ sea conocido. Al comparar el máximo rendimiento cuántico ϕ_m estimado mediante las incubaciones con luz blanca con el máximo rendimiento cuántico espectral medio $\overline{f_m(I)}$ (Fig. 2.8) se obtiene una buena correlación ($r^2 = 0.82$). La relación existente entre ambas estimaciones del máximo rendimiento cuántico medio indica que el ϕ_m deducido de las curvas iluminadas con luz blanca sobrestima $\overline{f_m(I)}$ en un 4 % en promedio. Sin embargo, la prueba de la t para muestras pareadas no dio diferencias significativas entre ambas estimaciones del máximo rendimiento cuántico ($P = 0.34$). La mayor similitud ocurrió en las muestras de verano de la Ría de Vigo ($P = 0.75$) y en las muestras procedentes del estrecho de Gerlache ($P = 0.73$). La menor similitud se encontró en las muestras de otoño de la Ría de Vigo ($P = 0.31$), aunque de todos modos sin diferencias significativas entre ambas estimaciones. Las muestras de la campaña AMBAR estaban en una posición intermedia ($P = 0.59$).

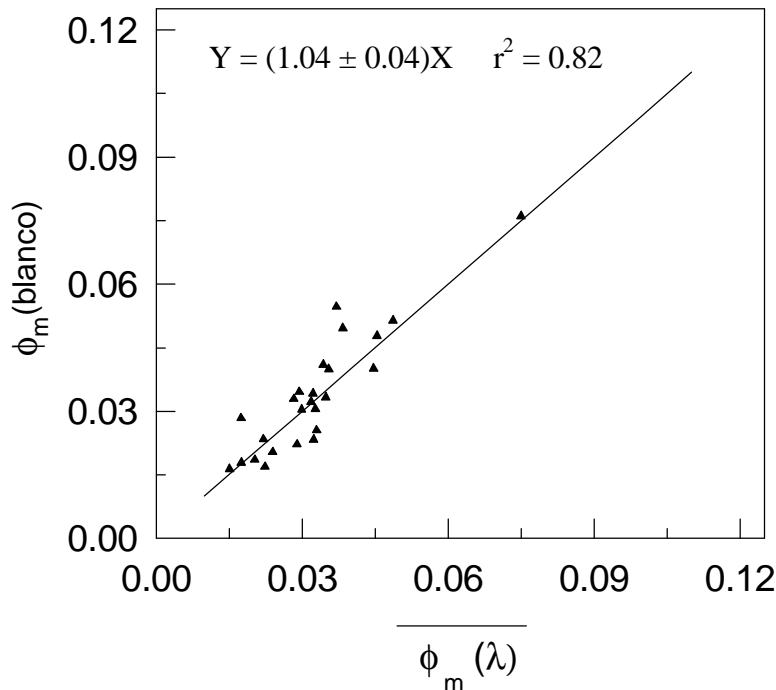


Figura 2.8. *Máximo rendimiento cuántico no espectral (f_m blanco) frente a máximo rendimiento cuántico espectral promediado a partir de las curvas espectrales P-E [$f_m(I)$]. El máximo rendimiento cuántico no espectral (f_m blanco) se calculó considerando la forma espectral de las lámparas utilizadas para iluminar los incubadores y los espectros de absorción del fitoplancton $a_{ph}(I)$. La ecuación que se muestra dentro del gráfico es la correspondiente al modelo II de regresión lineal. Hay pocos rendimientos cuánticos altos; la mayoría de ellos son menores que 0.065 que es la mitad del máximo teórico predicho por el esquema Z de la evolución fotosintética del oxígeno). La línea continua indica la relación 1:1.*

2.3.4. Modelos de producción primaria

Los resultados de varios modelos de producción primaria con diferentes grados de dependencia espectral en los parámetros fotosintéticos se compararon entre sí con el objeto de conocer la influencia que la calidad de la luz tiene sobre las estimaciones de producción primaria, así como los errores que se cometen al asumir dichos diferentes grados de dependencia espectral en los modelos que con más asiduidad se emplean en

oceanografía biológica. Como la longitud de onda sólo tiene influencia en la región limitada por la luz (pendiente) de las curvas fotosíntesis - irradiancia (Pickett y Myers, 1966), la intensidad de la luz introducida en los diferentes modelos fue menor que la requerida para saturar la fijación de carbono, y correspondía con la luz espectral medida en la columna de agua en el momento de realizarse el muestreo.

Modelo a: *Modelo espectral con $\alpha^B(I_i)$ medidos.* - La producción primaria, P_z ($\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) a una determinada profundidad (z) se calculó como la suma de la producción primaria a cada intervalo de longitudes de onda:

$$P_z = Chla \cdot \left[\sum_{I_i} \alpha^B(I_i) \cdot E_z(I) \right] \quad (2.12)$$

donde la dependencia espectral de la fotosíntesis está recogida por el espectro de acción medido [$\alpha^B(\lambda_i)$] y la luz espectral medida a la profundidad z [$E_z(\lambda_i)$]. $Chla$ es la concentración de clorofila a a la profundidad z que se considera. En aquellas muestras donde solamente se utilizaron 7 filtros de interferencia, $\alpha^B(\lambda_i)$ se interpoló para estimar la producción en el rango de longitudes de onda que no estaba cubierto.

Modelo b: *f_m de banda ancha (blanco) y $a_{ph}(I)$ medido.* - Este modelo utiliza el máximo rendimiento cuántico estimado a partir de las curvas blancas, calculado de acuerdo con la ecuación (2.11), $a_{ph}(\lambda)$ que es el coeficiente de absorción espectral del fitoplancton y $E_z(\lambda)$ que es la irradiancia espectral a la profundidad z . La producción primaria en este modelo se calculó mediante la siguiente ecuación:

$$P_z = 43.2 \cdot f_m \cdot E_{zPUR} \quad (2.13)$$

donde 43.2 es el factor de conversión para las distintas unidades y E_{zPUR} es la radiación fotosintética absorbida por el fitoplancton a la profundidad z calculada como:

$$E_{zPUR} = \int_{400}^{700} a_{ph}(\lambda) \cdot E_z(\lambda) d\lambda \quad (2.14)$$

En este modelo la dependencia espectral se incluye en el máximo rendimiento cuántico y en la radiación fotosintética absorbida por el fitoplancton.

Modelo c: *modelo espectral con $a_c^B(\lambda)$ reconstruido.*- Este modelo es similar al modelo *a* pero utiliza el espectro de acción reconstruido siguiendo Kyewalyanga *et al.* (1997):

$$a_c^B(\lambda) = a^B \cdot a_{ph}(\lambda) / \overline{a_{ph}} \quad (2.15)$$

donde $\overline{a_{ph}}$ es el espectro de absorción medio ponderado que corrige la calidad espectral de la lámpara halógena utilizada y las unidades de absorción (m^{-1}):

$$\overline{a_{ph}} = \int_{400}^{700} a_{ph}(\lambda) E(\lambda) d\lambda / \int_{400}^{700} E(\lambda) d\lambda \quad (2.16)$$

La consideración fundamental de este modelo es que el espectro de acción reconstruido tiene la forma del espectro de absorción.

Modelo d: *modelo no espectral (blanco)*.- Es el modelo más sencillo en el cual se asume que todos los parámetros son independientes de la longitud de onda.

$$P_z = Chla \cdot a^B \cdot E_{zPAR} \quad (2.17)$$

donde E_{zPAR} es la radiación fotosintética disponible a la profundidad z calculada integrando la radiación espectral en el rango de 400 a 700 nm y a^B es la pendiente inicial de la curva de P-E blanca.

La figura 2.9 muestra las comparaciones de las tasas de producción obtenidas con los 4 modelos considerando el modelo *a* espectral como modelo de referencia para comprobar los otros tres modelos. En este trabajo las diferencias más pequeñas se encontraron entre los modelos *a* y *b*. La prueba de la *t* para muestras emparejadas no mostró diferencias significativas entre ambos modelos ($P = 0.91$). El modelo *c* también dió resultados relativamente buenos ($P = 0.60$), mientras que el modelo *d* de luz blanca claramente subestima los resultados del modelo *a* ($P = 0.03$) pese a que presenta un coeficiente de correlación bastante bueno (Fig. 2.9c). Como término medio el modelo *b* subestima un 4 % los resultados del modelo espectral *a*, el modelo *c* sobrestima en un 8 % y el modelo *d* subestima el modelo *a* en un 17 %.

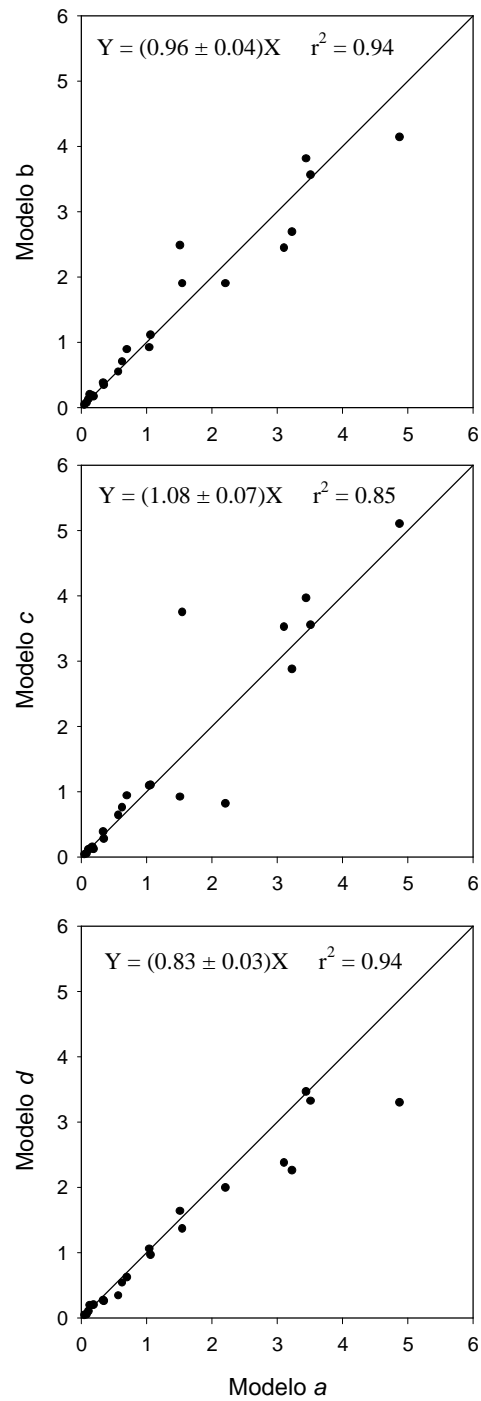


Figura 2.9. Comparación de la producción primaria ($\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$) a luz no saturante estimada por los modelos b, c, y d frente a la deducida con el modelo espectral a. Las ecuaciones que aparecen dentro de cada gráfico corresponden a la regresión lineal modelo II. La línea continua es la relación 1:1.

2.3.5. Análisis de errores debido al modo de determinar los coeficientes de absorción del fitoplancton

Para analizar como la producción primaria se ve afectada por los errores en la determinación de los coeficiente de absorción del fitoplancton, calculamos la producción primaria en condiciones de luz limitante con la ecuación (2.13). Para ello utilizamos un $a_{ph}(\lambda)$ estimado a partir de la concentración de clorofila (Bricaud et al., 1995) que nos sirvió para calcular ϕ_m y E_{ZPUR} . Hemos elegido esta aproximación en lugar de analizar los errores que sistemáticamente se pueden producir al determinar los coeficientes de absorción porque las estimaciones de $a_{ph}(\lambda)$ pueden ser de gran importancia a la hora de calcular la producción primaria derivada de imágenes de satélite.

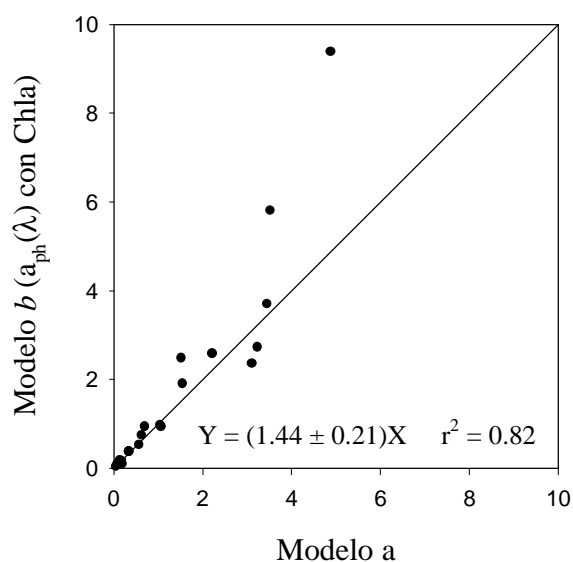


Figura 2.10. Comparación entre la producción primaria ($\text{mg m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) a luz no saturante estimada por el modelo b y por el modelo espectral a cuando el coeficiente de absorción del fitoplancton para el modelo b se deduce de la concentración de clorofila. La ecuación corresponde a aquella de la regresión lineal modelo II. La línea continua se indica la relación 1:1.

Los resultados de este análisis (Fig. 2.10) muestran que las estimaciones de los coeficientes de absorción del fitoplancton basadas en las concentraciones de clorofila pueden sobrestimar la producción primaria hasta un 44 % cuando la luz es limitante. Las sobrestimaciones son tanto más importantes cuanto más elevados son los valores de producción primaria. Sin embargo, los valores de producción primaria no muestran diferencias significativas respecto a aquellos obtenidos con el modelo espectral a ($P = 0.14$).

2.4. DISCUSIÓN

2.4.1. Espectros de acción

Las formas de los espectros de acción fueron similar a aquellas publicadas para cultivos de diatomeas y dinoflagelados (Haxo, 1985, Vernet et al., 1989, Schofield et al., 1996) y a las observadas para poblaciones naturales de fitoplancton (Lewis et al., 1985a, 1985b). Los espectros de acción siguen, aproximadamente, la forma de los espectros de absorción. Presentan un pico en 425 nm cuando se utilizaron 13 filtros y un pico centrado en 500 nm cuando los espectros de acción se determinaron utilizando 7 filtros (figuras 2.5, 2.6). El máximo a 500 nm es también un pico secundario cuando se utilizaron los 13 filtros de interferencia. El máximo encontrado a 425 nm puede ser considerado como el valor máximo del espectro de acción (Lewis et al., 1985a, 1985b). Sin embargo, cuando el espectro de acción fue realizado con 7 filtros este pico estaba oculto porque el juego de filtros no cubría ese rango de longitudes de onda. El pico centrado a la longitud de onda de 500 nm que fue detectado con los 7 filtros y que también aparecía como un máximo secundario cuando se usaron 13 filtros, es posible

que sea un hombro causado por los pigmentos accesorios (Lewis et al., 1985b). En todos los espectros de acción se observó un valle centrado en 600 nm. Los valores de $\alpha^B(\lambda)$ aumentan de nuevo en 675-700 nm.

Existen varios factores a los se puede recurrir para explicar las diferencias observadas entre los espectros de acción y los de absorción (ej. Lutz, 1998). Se pueden atribuir las diferencias a la presencia de pigmentos fotoprotectores que no están canalizando la energía hacia los centros de reacción (SooHoo et al., 1987, Neori et al., 1988). De un modo indirecto, los espectros de acción indican las regiones donde trabajan los pigmentos fotosintéticamente activos. Como los pigmentos fotoprotectores absorben luz en las longitudes de onda corta, las diferencias entre ambos espectros en la región de 400 nm puede deberse en parte a esto. Otro posible factor que podría ser responsable de las diferencias encontradas entre los espectros de acción y absorción es un desequilibrio en el funcionamiento de los dos fotosistemas. La fotosíntesis en el fitoplancton ocurre de acuerdo con el clásico esquema Z, donde ambos fotosistemas trabajan en serie. La mayoría de los centros que recogen la luz transfieren la energía absorbida al PSII, mientras que la energía absorbida por el PSI proviene de su propia antena, formada principalmente por el complejo clorofila a/β -caroteno-proteína (Kirk, 1983). El exceso de energía que llega al PSII puede ser transferido con facilidad al PSI (conocido como “spillover”), pero las diferencias que existen en los niveles energéticos de ambos fotosistemas no permiten el proceso opuesto (Butler, 1978; Kirk, 1983). Por lo tanto, cuando una parte importante de la clorofila a de la célula se encuentra asociada con el PSI, se produce un desequilibrio entre ambos fotosistemas. Este tipo de desequilibrio se ha encontrado en cianofitas, criptofitas y rodofitas, en las cuales más del 70 % de la clorofila a puede estar asociada con el PSI (Ley y Butler 1980; Myers et

al., 1980), pero también se puede encontrar en diatomeas y dinoflagelados (Schofield et al., 1990, 1996). Y en este sentido debe recordarse que es usual la presencia de diatomeas y dinoflagelados en la Ría de Vigo y en las aguas costeras adyacentes (Figueiras y Niell 1987; Figueiras y Pazos 1991). La proporción de cianofíceas y criptofíceas en las muestras analizadas en la Ría de Vigo y en las de la campaña AMBAR variaba entre el 1 y el 23 % de la población total del fitoplancton, mientras que en la muestra 178 de el estrecho de Gerlache la proporción de criptofíceas alcanzaba un 78 % de la población total de fitoplancton. Teniendo en cuenta estas circunstancias se puede decir que las grandes diferencias entre los espectros de acción y de absorción encontrados en las muestras de verano de la Ría de Vigo se deben a que las concentraciones de pigmentos fotoprotectores son relativamente altas (Arbones et al., 1996), y a que las diatomeas, dinoflagelados, y criptofíceas son abundantes (Figueiras et al., 1994). Sin embargo, la mejor correlación que se encontró entre espectros de acción y absorción fue en una muestra profunda del talud en la campaña AMBAR (T10), donde la concentración de pigmentos fotoprotectores es baja y el porcentaje de criptofíceas solo representa el 1 % del fitoplancton total.

Otro posible factor que puede ser responsable de las divergencias observadas entre los espectros de acción y absorción son los estados de transición generados cuando las células crecen bajo diferentes calidades de luz y son expuestas a estrechas bandas de luz en los incubadores utilizados para estimar los espectros de acción. Los estados de transición normalmente producen un incremento en el “spillover” y/o en el flujo cíclico de electrones alrededor del PSI, causando un incremento en la fijación de carbono (Kroon et al., 1993; 1994; Schofield et al., 1996). A pesar de las diferencias existentes entre las especies de fitoplancton, en general las células que se encuentran creciendo

con luz verde son capaces de equilibrar el flujo de electrones entre el PSII y el PSI apropiadamente, mientras que las células que crecen con luz blanca, que están adaptadas a todas las longitudes de onda fotosintéticamente activa, son incapaces de equilibrar el flujo de electrones entre ambos fotosistemas (Kroon et al., 1993; Schofield et al., 1996). Teniendo en cuenta los importantes cambios que suceden en la calidad de la luz durante los primeros metros de la columna de agua en aguas costeras estratificadas con gran abundancia de fitoplancton (Figuroa et al., 1994) no es extraño que se puedan encontrar estados de transición durante la determinación de los espectros de acción.

2.4.2. Máximos rendimientos cuánticos

Los máximos rendimientos cuánticos espectrales promedio [$\overline{f_m(I)}$] estuvieron por debajo de la mitad del límite máximo teórico (Fig. 2.8), excepto en una muestra de la Antártida donde $\overline{f_m(I)} = 0.075$. El rango de valores fue similar al encontrado por otros autores (ej. Schofield et al., 1991; 1993; Sosik, 1996; Kyewalyanga et al., 1998) y la limitación de nutrientes, que actúa disminuyendo ϕ_m (Welschmeyer y Lorenzen, 1981; Kolber et al., 1988; Cleveland et al., 1989), solamente puede ser invocada para explicar los valores encontrados en las muestras de primavera de la campaña AMBAR (Tabla 2.1).

Dada la relación que existe entre el máximo rendimiento cuántico, el espectro de acción y el espectro de absorción específico de la clorofila:

$$f_m(I) = 0.0231 \cdot \frac{a^B(I)}{a_{ph}^*(I)} \quad (2.18)$$

y considerando que las correlaciones entre los espectros de acción y de absorción no son estrictamente satisfactorias, los mismos factores que se utilizaron para explicar la falta de correspondencia entre los espectros de acción y los de absorción pueden ser aplicados para entender la dependencia espectral del máximo rendimiento cuántico; de otro modo, la covariación de los espectros de acción y absorción implicaría que el máximo rendimiento cuántico espectral, $\phi_m(\lambda)$, debería ser constante. Explícitamente, diferencias entre $\overline{f_m(I)}$ y ϕ_m blanco podrían esperarse en el caso de desequilibrios entre PSI y PSII, porque ϕ_m blanco ha sido determinado con luz que cubre todo el rango de longitudes de onda fotosintéticamente activas (400 - 700 nm) mientras que $\overline{f_m(I)}$ se estimó con bandas de longitudes de onda más estrechas. El ϕ_m blanco no estará afectado, por lo tanto, por el desequilibrio entre el PSI y PSII y podría sobrestimar $\overline{f_m(I)}$ (Fig. 2.8). Pequeñas diferencias entre $\overline{f_m(I)}$ y ϕ_m blanco también pueden deberse a la disponibilidad de solo 7 filtros de interferencia con 25 nm de paso de banda en las muestras de AMBAR y Ría de Vigo, dejando 6 bandas intermedias que no fueron considerados en la estimación de $\overline{f_m(I)}$. Sin embargo, cuando se disponía de los 13 filtros (las muestras del estrecho de Gerlache) y se cubría todo el rango del espectro fotosintéticamente activo, se encontraron valores muy similares entre ambos máximos rendimientos cuánticos. Por otra parte, debemos pensar que ciertas diferencias pueden atribuirse a la forma en que se realizaron las estimaciones de los dos máximos rendimientos cuánticos. El ϕ_m blanco se obtuvo a partir del ajuste de los datos de P vs. PUR a una ecuación exponencial y, por tanto, los ϕ_m blancos son las tangentes de las curvas P- E_{PUR} cuando E_{PUR} tiende a cero, mientras que $\overline{f_m(I)}$ es la media de los máximos rendimientos cuánticos espectrales que se obtuvieron mediante el ajuste a un

modelo de regresión lineal. Otra fuente de error es inherente a las técnicas empleadas, principalmente aquellas relacionadas con la técnica de carbono 14 y a los cálculos de la radiación fotosintética absorbida por el fitoplancton (PUR).

2.4.3. Modelos de producción primaria

Varios autores (ej. Sathyendranath et al., 1989; Smith et al., 1989; Schofield et al., 1991; Bidigare et al., 1992; Kyewalyanga et al., 1992; 1997) previamente habían aportado información indicando que los modelos bio-ópticos espectrales mejoraban considerablemente las estimaciones de producción primaria. Kyewalyanga et al. (1992) utilizó un modelo totalmente espectral, similar al modelo *a* utilizado en este capítulo, y obtuvo buenos ajustes entre la producción primaria obtenida a través del modelo y la producción primaria medida *in situ*, durante el bloom de primavera en el Océano Atlántico Norte. Posteriormente, los mismos autores (Kyewalyanga et al., 1997) demostraron que el espectro de acción reconstruido a partir del espectro de absorción del fitoplancton y de la pendiente de la curva P-E en la región limitada por la luz (similar al modelo *c* de este capítulo) proporcionaba estimaciones razonables de la producción primaria en la columna de agua.

En este capítulo se ha demostrado que los modelos de producción primaria basados en los máximos rendimientos cuánticos obtenidos a partir de las curvas de fotosíntesis - luz blanca (ϕ_m blancos) - modelo *b* - y los basados en los espectros de acción reconstruidos - modelo *c* - (Kyewalyanga et al., 1997) proporcionan estimaciones de las tasas de producción primaria, en condiciones de limitación de la luz, que no son significativamente distintas de aquellas que se obtienen con modelos

totalmente espectrales. No obstante, los resultados del modelo *b* presentan mejores correlaciones con los resultados del modelo *a* espectral que aquellos provenientes del modelo *c* (Fig. 2.9). Por otra parte, el modelo basado exclusivamente en la luz blanca (modelo *d*) subestima significativamente la producción primaria calculada por medio del modelo espectral. Estos resultados están de acuerdo con los encontrados por Schofield et al., (1991) los cuales indican que la producción primaria proporcionada por los modelos de luz blanca es consistentemente más baja que aquella dada por los modelos espectrales. En nuestro caso, el modelo blanco subestimó la producción espectral en un 17 %; no obstante, estas diferencias pueden variar para cada caso en concreto y dependerán de que parte de la región limitada por la luz nos encontremos en cada momento. Todos los modelos parten de una misma producción en ausencia de luz ($P=0$) y se vuelven a encontrarse cuando la luz es saturante (Fig. 2.11), lo que quiere decir que ambos modelos se diferencian en la pendiente. En aquellos casos en los que la producción esté próxima al origen (ausencia de luz) las diferencias serán menores, mientras que cuando la producción sea próxima a la saturación (sin que la luz llegue a ser saturante para ambos modelos) las diferencias serán mayores.

Además, las diferencias entre los resultados de distintos modelos no espectrales (blancos) puede atribuirse a las diferencias que existen en la calidad espectral de la lámpara utilizada en el incubador. La subestimación de los modelos no espectrales es de esperar porque el espectro de la luz recibida por el fitoplancton en los incubadores está fuertemente desviado hacia la región del rojo (Fig. 2.3b), mientras que el espectro de absorción del fitoplancton tiene su máximo en la región de longitudes de onda del azul. Esto necesariamente se traduce en unas menores pendientes de la región limitada por la luz en los modelos no espectrales frente a la que se obtiene en los modelos que

consideran los coeficientes de absorción del fitoplancton. En realidad, cuando la pendiente de la región limitada por la luz de los modelos no espectrales se corrige con el espectro de luz de la lámpara halógena de tungsteno a través de la siguiente ecuación:

$$a^B = 43.2 \cdot f_m \cdot a_{ph}^*(I) \quad (2.19)$$

y las tasas de producción primaria se calculan de nuevo utilizando el modelo d , los resultados ya no se diferencian significativamente de los del modelo a ($P = 0.48$; $r^2 = 0.91$).

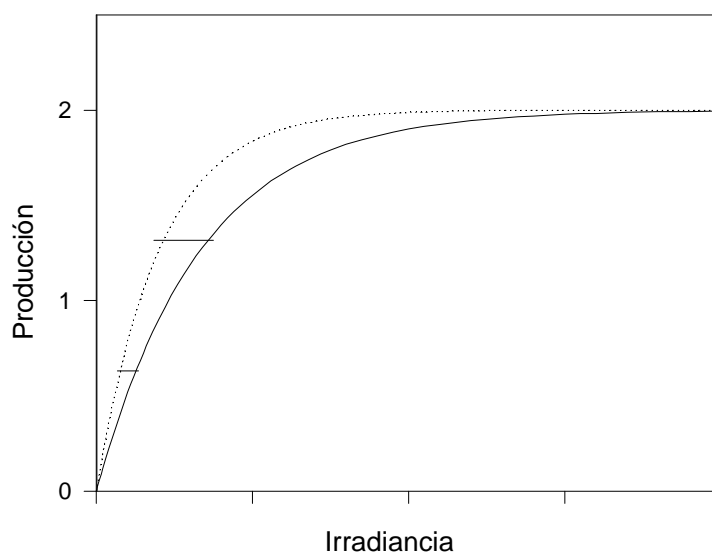


Figura 2.11. Representación de dos curvas con un mismo P_m y diferente pendiente. Se puede ver como cuando la luz es limitante, los errores en las estimas de producción (utilizando distintos modelos de producción) varían dependiendo de la región de la curva en donde nos encontremos. Solo en aquellos casos en los que la luz sea saturante para ambos modelos no habrá diferencias en las estimaciones de producción.

Kywalyanga et al., (1997) ya analizaron la influencia que diversos errores sistemáticos y/o aleatorios en la determinación de los espectros de acción tienen sobre las estimaciones de la producción primaria de la columna de agua. Estos autores concluyen que los errores sistemáticos en la determinación de los espectros de acción tienen una mayor influencia (hasta un 20 %) que los errores aleatorios (1.5 %). Los errores que hemos obtenidos en este trabajo utilizando coeficientes de absorción del fitoplancton estimados a partir de las concentraciones de clorofila fueron mayores. Sin embargo, debemos de considerar que los análisis de Kywalyanga et al. (1997) fueron realizados con la producción primaria de la columna de agua calculada para la luz del mediodía, mientras que nuestro análisis de error se hizo con tasas de producción primaria en profundidades concretas, en donde la producción se encontraba limitada por la luz. Por lo tanto, se puede concluir que los errores causados por las estimaciones de $a_{ph}(\lambda)$ a partir de las concentraciones de clorofila deben ser menores cuando se calculan considerando la producción primaria integrada, ya que las capas superficiales no suelen estar limitadas por la luz. También los errores deducidos por Kywalyanga et al. (1997) pudieran ser mayores si la producción primaria de la columna de agua estuviese calculada para otras horas del día.

2.5. CONCLUSIONES

Podemos concluir que, pese a que existe una clara dependencia espectral del máximo rendimiento cuántico, el ϕ_m no espectral (blanco), deducido considerando los coeficientes de absorción del fitoplancton y el espectro de emisión de la lámpara del incubador, proporciona una estimación razonablemente buena de este parámetro bio-

óptico en el mar. Esto significa que la tediosa y larga determinación de los espectros de acción a bordo de un barco puede obviarse, permitiéndonos estudiar una mayor área oceanográfica y obtener parámetros fotosintéticos fiables con el mismo esfuerzo. Consecuentemente, la producción primaria de poblaciones de fitoplancton que se encuentran creciendo en un régimen lumínico por debajo de la luz de saturación puede estimarse correctamente con un modelo espectral (modelo *a*) o con un modelo (modelo *b*) que incorpore ϕ_m no espectral y coeficientes de absorción del fitoplancton $a_{ph}(\lambda)$ sin que apenas existan diferencias. La producción primaria también puede ser estimada correctamente utilizando el modelo (modelo *c*) basado en los espectros de acción reconstruidos a partir del $a_{ph}(\lambda)$ y del α^B no espectral. Sin embargo, como para reconstruir los espectros de acción es necesario conocer $a_{ph}(\lambda)$, sugerimos la utilización del modelo *b*, ya que los modelos basados en el rendimiento cuántico máximo dan mejores estimaciones de producción primaria en condiciones de luz limitante. No obstante, las estimaciones de $a_{ph}(\lambda)$ a partir de las concentraciones de clorofila pueden dar lugar a grandes sobrestimaciones (hasta un 40 %) de las tasas de producción primaria en condiciones de limitación de la luz, y esto puede tener importantes consecuencias cuando los valores de producción primaria oceánica se derivan de la información proporcionada por los satélites. Cuando las tasas producción primaria en limitación de luz se estiman por un modelo no espectral (modelo *d*), las diferencias con las calculadas utilizando el modelo espectral son mayores, aún estando ambas bien correlacionadas. Las subestimaciones proporcionadas por un modelo tipo *d* dependen del espectro de luz utilizado para iluminar el incubador; sin embargo, las estimaciones de producción primaria en condiciones de limitación de luz deben ser siempre menores que las procedentes de un modelo espectral.

CAPÍTULO TERCERO

Modelado de la fotosíntesis del fitoplancton en el estrecho del Bransfield (Antártida): evidencia de que no existe limitación de la luz

3.1. INTRODUCCIÓN

Durante muchos años el Océano Antártico ha sido objeto de gran investigación oceanográfica y, actualmente, ya existe una base de datos de considerable tamaño referente a tasas de crecimiento del fitoplancton, producción primaria y distribución de especies del fitoplancton (ej. El-Sayed 1970; Fogg 1977; Holm-Hansen et al., 1977; Jaques 1983; Figueiras et al. 1994). En general, se puede decir que la mayoría de las aguas Antárticas están caracterizadas por una baja a moderada productividad y una también baja concentración de fitoplancton. Sin embargo, existe una tremenda variabilidad espacial y temporal que se observa preferentemente sobre la plataforma continental (ej. Hewes et al. 1990; Holm-Hansen y Mitchell 1991; Sullivan et al. 1993) y a lo largo del borde del hielo en el mar de Weddell y en el mar de Ross (ej. Smith y Nelson 1985, 1986; Estrada y Delgado, 1990; Figueiras et al. 1994, 1998). En aguas Antárticas, las concentraciones de nutrientes inorgánicos son muy altas, la biomasa fitoplanctónica es baja pero los nutrientes raramente son limitantes (Hayes et al. 1984). Esta situación de baja concentración de biomasa a pesar de las altas concentraciones de nutrientes se ha dado en llamar la gran “paradoja” biológica del Océano Antártico (El-

Sayed, 1987), y frecuentemente se ha atribuido al control impuesto por la poca luz que existe en estas aguas que siempre o casi siempre se encuentran muy bien mezcladas (Sakshaug y Holm-Hansen 1984), por la deficiencia de hierro (Martin et al. 1991), y por el pastoreo o “grazing” (Smetacek et al. 1990; Klass 1997).

Ya más recientemente se ha sugerido que el fitoplancton Antártico en la capa de mezcla de la superficie del agua puede no estar limitado por la luz, especialmente en las proximidades del borde del hielo (Figueiras et al. 1994), alrededor de la Isla Elefante (Helbling et al. 1995) y en las aguas del Bransfield y aguas del Weddell-Scotia (Figueiras et al. 1998). Sin embargo, la mayoría de estos han ignorado la influencia que la calidad de la luz tiene sobre la fotosíntesis y, por lo tanto, sobre la producción primaria. Es bien sabido que la luz incidente en la superficie del mar está sujeta a cambios con la profundidad, la calidad del agua y la naturaleza de la radiación solar incidente, lo cual influye en la absorción y utilización de la luz por parte del fitoplancton (Kirk 1983). Por eso los modelos de producción primaria que ignoran la dependencia de la calidad de la luz incurren en errores potenciales, aunque muy a menudo se utilizan debido a su simplicidad. La determinación de los espectros de acción de la fijación de carbono (Lewis et al. 1985; Schofield et al. 1990, 1991; Kyewalyanga et al. 1992) consume mucho tiempo, es cara y difícil de aplicar a bordo de un barco, y por ello existen muy pocos datos de esta naturaleza. Recientemente Kyewalyanga et al. (1997) y Arbones et al (enviado y capítulo 2 de esta memoria) han mostrado como determinar los espectros de acción y los máximos rendimientos cuánticos de fijación de carbono en poblaciones naturales de fitoplancton utilizando relaciones fotosíntesis - irradiación blanca. Ambos métodos emplean una corrección para la dependencia espectral de la fotosíntesis. Brevemente, consiste en corregir el espectro de la fuente de luz utilizada en las

incubaciones fotosíntesis- luz, la cual está fuertemente desviada hacia el rojo, utilizando los coeficientes de absorción del fitoplancton.

El máximo rendimiento cuántico de la fotosíntesis (ϕ_m) alcanza un valor próximo a su máximo operacional de $0.06 \text{ mol C (mol fotones)}^{-1}$ cuando los nutrientes no son limitantes pero es menor cuando el metabolismo del fitoplancton se encuentra limitado por la disponibilidad de nutrientes (ej. Cleveland et al, 1989; Platt et al., 1992). En las aguas Antárticas las concentraciones de los macronutrientes son normalmente alta, pero el hierro puede limitar la fotosíntesis en algunos lugares de la Corriente Circumpolar Antártica (de Baar et al. 1995). El máximo rendimiento cuántico estimado para a partir de las relaciones fotosíntesis - luz puede, por lo tanto, utilizarse como un instrumento que sirve para comprobar si la limitación por hierro existe en este área de elevadas concentraciones de nutrientes y baja clorofila.

Este capítulo presenta los parámetros fotosintéticos espectralmente dependientes que se obtuvieron en la cuenca este del estrecho del Bransfield durante el verano austral de 1994. Estos parámetros fotosintéticos espectrales se utilizan para investigar la posible limitación por la luz del fitoplancton antártico en las bien mezcladas aguas superficiales. Además, complementa un estudio previo (Figueiras et al. 1998) en el que la ausencia de limitación por la luz se dedujo del estudio de parámetros fotosintéticos no espectrales. También se compara la producción primaria calculada a partir de la luz espectral y la absorción del fitoplancton con la estimada utilizando la luz blanca.

3.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Entre el 9 y 31 de enero de 1994 se muestrearon 110 estaciones a bordo del buque oceanográfico Hespérides en la cuenca este del estrecho del Bransfield y las áreas más próximas del mar de Weddell y el pasaje de Drake (Fig. 3.1). La mayoría de las estaciones se distribuyeron en una densa cuadrícula cubriendo la cuenca este del estrecho del Bransfield, con 8 estaciones localizadas en el pasaje del Drake al noroeste de la línea que forman las islas Rey Jorge con Elefante. Como el radio de deformación de Rossby en esta región es de alrededor de 30 Km. (García et al. 1994), la distancia característica entre estaciones contiguas dentro de la cuadrícula fue de alrededor de 15 Km., con el objetivo de resolver el flujo de mesoescala y describir la hidrografía. Las aguas de deshielo del borde del hielo, localizadas en la parte sudeste del área de muestreo, también se muestrearon en 7 estaciones. También se muestrearon dos transectos largos en la zona Este que comenzaron en el borde del hielo al noroeste del mar de Weddell y terminaron en el pasaje del Drake.

El muestreo de las variables bio-ópticas se hizo en 23 estaciones uniformemente distribuidas en la región de muestreo (círculos grandes en la figura 3.1). Se realizaron perfiles verticales de temperatura, salinidad y fluorescencia con una sonda CTD EG&F MkIIIc WOCE en cada estación. Las muestras se tomaron a dos profundidades, superficie (5-10 m) y 50 m si el perfil de fluorescencia era homogéneo en la capa superficial (ej. Est. 119 y 102 en la figura 3.2). En aquellas estaciones en las que se observó un máximo subsuperficial de clorofila subsuperficial en el perfil de CTD-fluorescencia (ej. Est. 63 y 13 en la figura 3.2), normalmente situado entre 30 y 70 m, la muestra de 50 m era sustituida por la muestra del máximo subsuperficial de clorofila. Las

muestras de agua se recogían durante el ascenso de la roseta utilizando botellas Niskin de PVC de 12 litros de capacidad.

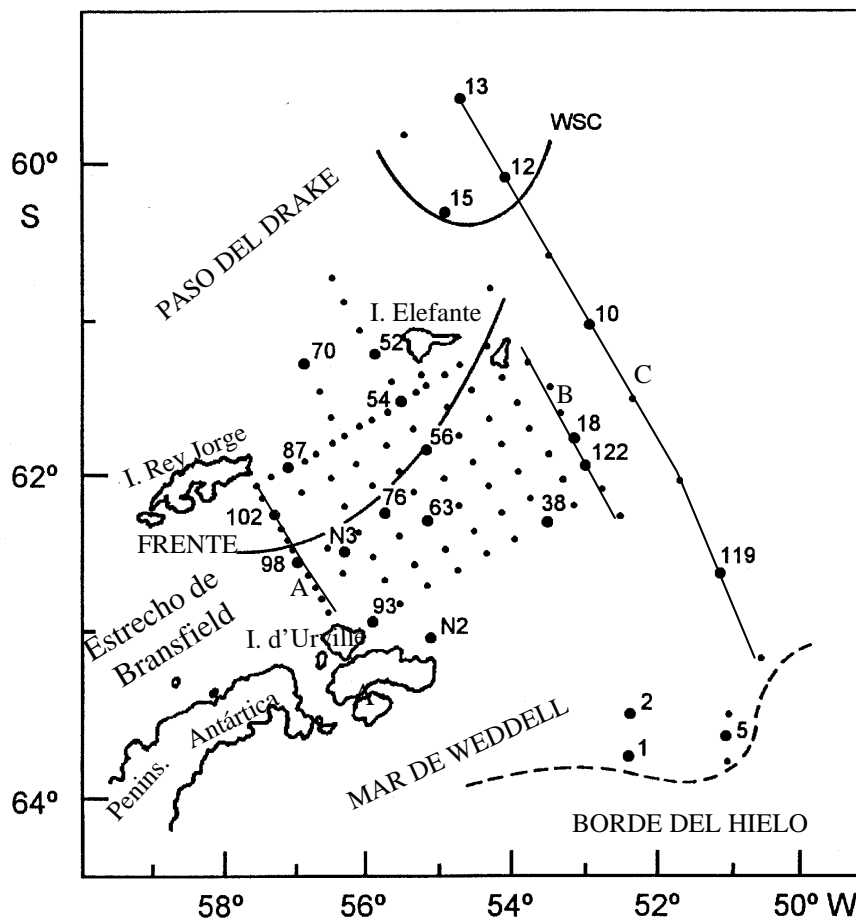


Figura 3.1. Mapa de la zona de muestreo en donde se señalan la situación de las estaciones de CTD. Los círculos grandes corresponden con las estaciones donde se realizaron medidas bio-ópticas. La situación de los 3 frentes hidrográficos está marcado por una línea: Borde del hielo ; WSC Confluencia del Weddell Scotia; FRENTE es la estructura frontal que separa las aguas del Bransfield con influencia del Mar de Bellingshausen (área norte) de las aguas del Bransfield con influencia del Mar de Weddell.

3.2.1. Irradiancia en la columna de agua

Se midieron perfiles de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) en intervalos de 5 - 10 metros en cada una de las estaciones donde se realizaron curvas P-E. Para ello

se utilizó un sensor espectral esférico Li-Cor LI193SA. La luz incidente en la superficie del mar se midió en la cubierta del barco con un sensor de coseno Li-Cor LI-190SA tomando lecturas cada minuto que eran integradas cada 10 minutos. Los frecuentes y rápidos pasos de frentes de nubes en la Antártida causan una gran variabilidad de corta escala en la irradiancia, por eliminar esta variabilidad tan extrema se promediaron los valores de luz incidente para obtener una media mensual diaria de la luz incidente en la superficie del mar ($\overline{E_{0+}}$). La media diaria de la irradiancia justo en la superficie del mar ($\overline{E_{0-}}$) se calculó a partir de $\overline{E_{0+}}$ considerando que la transmitancia en interfase aire-mar es de 0.8 (Austin, 1974).

La luz espectral en la columna de agua se midió a intervalos de 5 - 10 metros utilizando un espectroradiómetro Li-1800. La media mensual del espectro diario de irradiancia justo debajo de la superficie del mar, $\overline{E_{0-}}(\lambda)$, se estimó a partir de los espectros medios justo debajo de la superficie del mar normalizados a la integral (área encerrada bajo la curva) de este espectro medio y multiplicados por la irradiancia PAR media justo debajo de la superficie del mar:

$$\overline{E_{0-}}(\lambda) = \overline{E_{0-}} \cdot \overline{E_0}(\lambda) / \int_{\lambda} \overline{E_0}(\lambda) d\lambda \quad (3.1)$$

La irradiancia PAR media (E_{umlPAR}) recibida por el fitoplancton que se encuentra en la capa de mezcla (Z_{uml}) fue estimada como:

$$E_{umlPAR} = \frac{1}{Z_{uml}} \int_0^{Z_{uml}} \overline{E_{0-}} \exp(-K_{PAR} Z) dz \quad (3.2)$$

De un modo similar, la irradiancia espectral media que recibe el fitoplancton en la capa de mezcla durante un periodo de 24 horas es:

$$E_{uml}(\mathbf{I}) = \frac{1}{Z_{uml}} \int_0^{Z_{uml}} \overline{E_0}(\mathbf{I}) \exp(-K(\mathbf{I})Z) dz \quad (3.3)$$

La profundidad de la capa de mezcla (Z_{uml}) se determinó asumiendo que una variación de $\sigma_t \geq 0.05$ en 5 m de profundidad era suficiente para establecer la picnoclina (Mitchell y Holm-Hansen 1991). Sin embargo, cuando este criterio no era claro y determinante, se realizaron inspecciones visuales de los perfiles de CTD considerando la salinidad y la fluorescencia para establecer dicha profundidad.

3.2.2. Clorofila y coeficiente de absorción del fitoplancton

La determinación de las concentraciones de clorofila se hizo filtrando 250 ml. de agua de mar a través de filtros de fibra de vidrio (Whatman GF/F) y extrayendo los pigmentos fueron extraídos con acetona al 90 %. Las concentraciones de clorofila se estimaron por fluorometría utilizando un fluorómetro Turner Designs.

Para la determinación de los espectros de absorción se filtraron entre 1 y 2 litros de agua de mar a través de filtros de fibra de vidrio Whatman y se midieron los espectros de absorbancia (350 -750 nm) de las partículas retenidas en el filtro utilizando un espectrofotómetro Kontron UVIKON 860 de doble haz y tomando un ancho de banda de 1 nm. Un filtro humedecido en agua de mar previamente filtrada se utilizó como blanco. La absorbancia del material no fotosintético se midió en los mismos filtros

después de haber extraído los pigmentos mediante el método de Kishino et al. (1985). La absorbancia a la longitud de onda de 750nm se restó de las demás absorbancia del espectro para corregir las diferencias entre la muestra y el filtro de referencia. La corrección del efecto de amplificación del paso de luz en el filtro se realizó de acuerdo al capítulo 1 (Arbones et al. 1996).

3.2.3. Parámetros fotosintéticos

La determinación de los parámetros fotosintéticos se realizó en incubadores lineales iluminados en la parte frontal por una lámpara halógena de tungsteno provista de un reflector dicróico y de un protector de vidrio (50 W, 12 V). Cada incubador tiene capacidad para 14 submuestras recogidas en frascos de cultivo de tejidos (Corning) de 75 ml. de capacidad. Estas submuestras fueron inoculadas con 1.85×10^5 Bq (5 μ Ci) de bicarbonato marcado con ^{14}C . Los incubadores se refrigeraron con agua de mar de superficie, mientras que el incubador con las muestras subsuperficiales se mantuvo a la temperatura apropiada mediante un refrigerador Neslab con control digital de temperatura. La radiación fotosintéticamente disponible para la fotosíntesis (E_{PAR}) en la posición de cada frasco en el incubador se midió con un sensor de coseno Li- 190SA (Licor). El frasco situado en la última posición del incubador lineal estaba cubierto con papel de aluminio y se utilizó para comprobar la fijación de carbono en la oscuridad. Después de 2 - 3 horas de incubación, el material en suspensión fue recogido en filtros de fibra de vidrio (Whatman GF/F) utilizando bombas de vacío con presión menor de 20 cm de Hg. Posteriormente los filtros se expusieron a vapores de HCl concentrado durante 12 horas, para eliminar el ^{14}C inorgánico residual. La determinación de las desintegraciones

por minuto (dpm) se realizó en un contador de centelleo líquido (Beckman) utilizando los métodos de patrón externo y de la relación de canales para corregir el quenching.

Los parámetros fotosintéticos no espectrales, tasa máxima de fotosíntesis normalizada a clorofila en condiciones de saturación luz, P_m^B (mg C mg Chl⁻¹ h⁻¹), y la pendiente inicial de la curva P-E, α^B [mg C (mg Chl)⁻¹ h⁻¹ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)⁻¹], fueron estimados ajustando los datos de las curvas a el modelo de Webb et al. (1974) ya que no se observó fotoinhibición:

$$P_z^B = P_m^B \left[1 - \exp\left(-\alpha^B \cdot E_{PAR} / P_m^B\right) \right] \quad (3.4)$$

donde P_z^B es la tasa fotosintética normalizada a clorofila (mg C mg Chl⁻¹ h⁻¹) a cada profundidad.

La calidad espectral de la luz incidente no variaba a lo largo del incubador (Babin et al. 1994; Kyewalyanga et al. 1997; Arbones et al. Enviado) y por lo tanto la irradiancia espectral $E_q(\lambda)$ en cada posición del incubador fue deducida a partir del espectro medio relativo de las lámparas halógenas de tungsteno $E_{rel}(\lambda)$:

$$E_{rel}(I) = E_{rel}(I) / \int_I E(I) dI \quad (3.5)$$

multiplicado por la radiación visible y disponible para la fotosíntesis (E_{PAR}) en la posición de cada frasco en el incubador.

La radiación fotosintética absorbida por el fitoplancton [E_{PUR} ($\mu\text{mol m}^{-3} \text{s}^{-1}$)] en cada posición del incubador fue estimada de acuerdo a Dubinsky (1980):

$$E_{PUR} = \int_{400}^{700} a_{ph}(\lambda) \cdot E_q(\lambda) d(\lambda) \quad (3.6)$$

donde $a_{ph}(\lambda)$ es el coeficiente de absorción espectral del fitoplancton.

El máximo rendimiento cuántico de fijación de carbono (f_m (mol C fijado (mol fotones)⁻¹ absorbidos)) se determinó ajustando las tasas de fotosíntesis P (mg C m⁻³ h⁻¹) a la radiación fotosintética absorbida por el fitoplancton (E_{PUR} (μmol m⁻³ s⁻¹)):

$$P_z = P_m \left[1 - \exp\left(-f_m \cdot E_{PUR} / P_m\right) \right] \quad (3.7)$$

donde $f_m = 0.0231 \cdot f'_m$. El factor de conversión de miligramos de carbono a moles, μmol de fotones a moles y horas a segundos. Ya que la tasa máxima de fotosíntesis es independiente de la longitud de onda (Pickett y Myers 1966) entonces $P_m / Chl = P_m^B$.

El parámetro de saturación de la luz para la radiación absorbida por el fitoplancton [$E_{kPUR} = P_m / f'_m$, (μmol m⁻³ s⁻¹)] puede definirse a partir de la ecuación (3.7), y es análogo al parámetro de saturación [E_{kPAR} , (μmol m⁻² s⁻¹)] para irradiación PAR.

Alternativamente, el máximo rendimiento cuántico puede ser aproximado a partir de a^B y el promedio espectral de los coeficientes de absorción del fitoplancton normalizados a clorofila, $\overline{a_{ph}^*}$:

$$f_m = 0.0231 \cdot a^B / \overline{a_{ph}^*} \quad (3.8)$$

Sin embargo, a^B en la ecuación (3.8) está afectada por el sesgo causado por la forma de el espectro de las lámparas halógenas de tungsteno utilizadas para iluminar los

incubadores, mientras que la ecuación (3.7) corrige este artefacto del espectro directamente.

3.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.3.1. Regiones hidrográficas

En la figura 3.2 se muestra la distribución de temperatura, salinidad y clorofila a la profundidad de 10 m en las estaciones de la cuenca este del estrecho del Bransfield. Aparece un frente separando dos cuerpos de aguas característicos. Diversos autores durante varias campañas realizadas a principios de enero/febrero (ej. Sievers, 1982; Grelowski et al., 1986; Niiler et al., 1991; Capella et al., 1992; García et al., 1994) ya habían descrito dicho frente durante campañas realizadas en el área en los meses de enero y febrero. Siguiendo la terminología empleada por Tokarczyk (1987), el agua de la zona de transición influenciada por el mar de Bellingshausen y el agua dominada por el mar de Weddell se pueden separar entre sí por la isoterma de 1.0 °C y la isohalina de 34.2. Las aguas influenciadas por el mar de Bellingshausen se caracterizan por una menor salinidad y mayor temperatura que aquellas que se encuentran afectadas por entradas de agua del Mar de Weddell. Esta estructura hidrográfica también aparece reflejada en la distribución del clorofila (Fig. 3.2). La concentración de clorofila fue generalmente $< 0.5 \text{ mg m}^{-3}$ en aguas superficiales del mar de Weddell (zona este), mientras que las aguas superficiales influenciadas por el mar de Bellingshausen presentan concentraciones $> 1 \text{ mg m}^{-3}$.

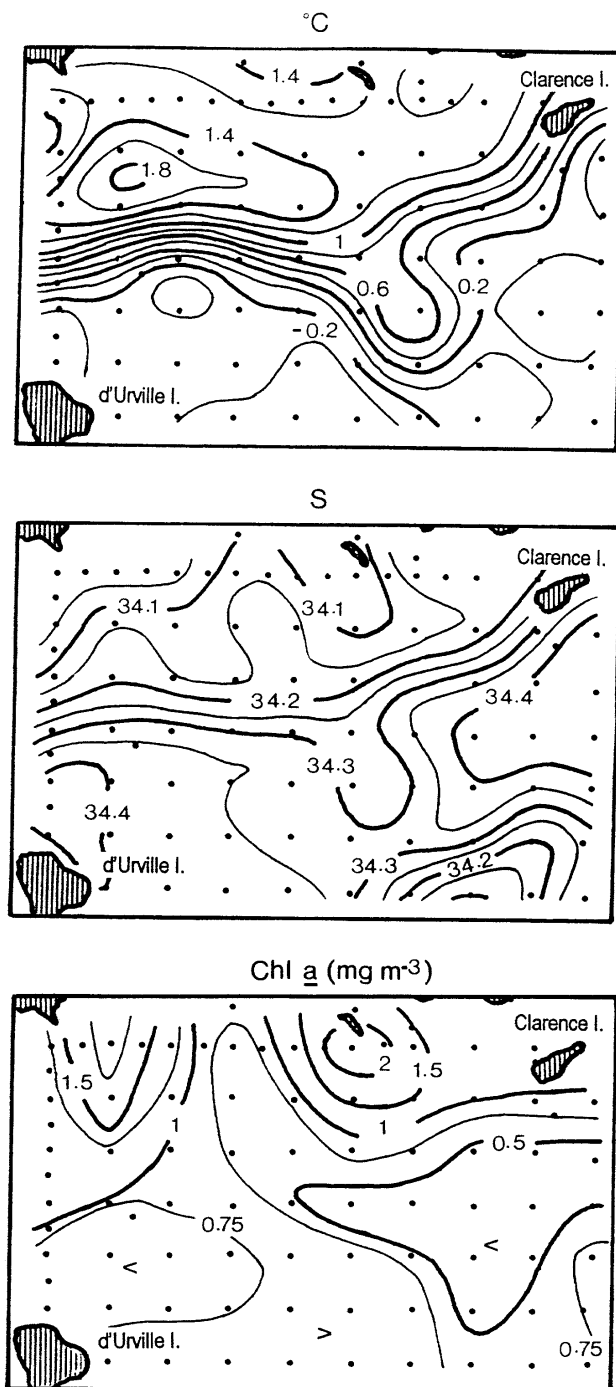


Figura 3.2. Distribución a 10 m de profundidad de la temperatura, salinidad y concentración de clorofila (mg m^{-3}) en las estaciones del estrecho del Bransfield.

En el zona oeste, las señales del frente y del influjo de agua proveniente del Bellingshausen estaban limitadas a la capa superficial (Fig. 3.3, sección A figura 3.1), sin

embargo, en la parte este de la región de muestreo, la estructura frontal generada por la influencia del mar de

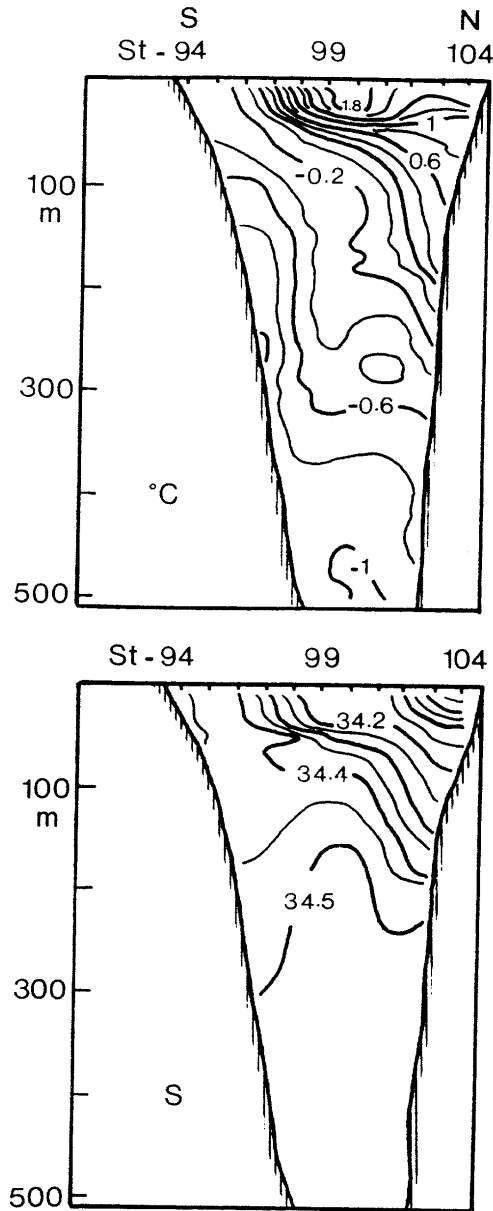


Figura 3.3. Distribución vertical de la temperatura y salinidad a lo largo del transecto oeste (sección A en la Figura 3.1) de las estaciones de muestreo en el estrecho del Bransfield.

Bellingshausen no se observó (Fig. 3.4, sección B en la Fig. 3.1). Las dos estructuras frontales localizadas a ambos lados de esta sección estaban bajo la influencia de las aguas

del Weddell, como se puede deducir que la temperatura de superficie sea menor de 1°C (Fig. 3.5).

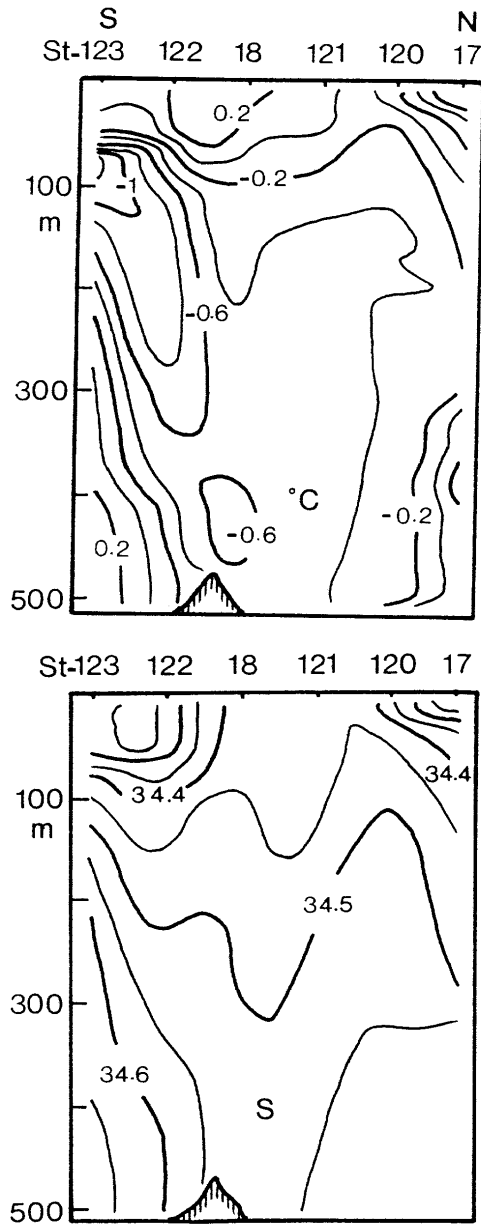


Figura 3.4. Distribuciones verticales de la temperatura y salinidad a lo largo del transecto este (sección B en la figura 3.1) de la región de muestreo del estrecho del Bransfield

El transecto biológico que cruza el oeste del mar de Weddell desde el borde del hielo hasta el pasaje del Drake (sección C en Fig. 3.1) muestra varios rangos

hidrográficos interesantes (Fig. 3.5, 3.6). En el sur (estaciones 7 - 119) se encontró una lengua de agua de deshielo con elevadas concentraciones de clorofila. La concentración de silicato, aunque alta, fue ligeramente más baja que la encontrada a 50 m de profundidad (Fig. 3.6) donde las concentraciones de silicato fueron $> 80 \mu\text{mol l}^{-1}$ características de agua de invierno provenientes del mar de Weddell (Pérez et al., 1994b). Este descenso en las concentraciones de silicato y de otras sales nutrientes asociado con manchas de fitoplancton es típico de aguas de deshielo en el mar de Weddell (ej. Sakshaug y Holm-Hansen, 1984; Nelson y Smith, 1986; Nelson et al., 1987; Figueiras et al., 1994; Pérez et al., 1994a). En las estaciones situadas al norte del transecto (estaciones 12 y 13), se encontró una capa superficial que era más caliente, menos salina y con concentraciones de silicato bajas ($< 50 \mu\text{mol l}^{-1}$). También se observó la presencia de un máximo de clorofila a 100 m de profundidad. En las estaciones 10 -11 había un marcado frente que alcanzaba profundidades de más de 500 m que separaba estos dos cuerpos de agua. Un motivo muy similar a este también se encontró en las estaciones de más al norte del transecto biológico adyacente (no se muestra la distribución). Esta distribución de clorofila y silicato se puede justificar por la fuerte estructura hidrográfica encontrada en el área. Las estaciones de más al norte de estos dos transectos (Paso del Drake) estaban localizadas más allá de la confluencia de Weddell - Scotia, en las estaciones 10 y 11. La confluencia del mar de Weddell con el mar de Scotia es el límite entre el pasaje de Drake, donde se establece en régimen circumpolar, y el mar de Weddell.

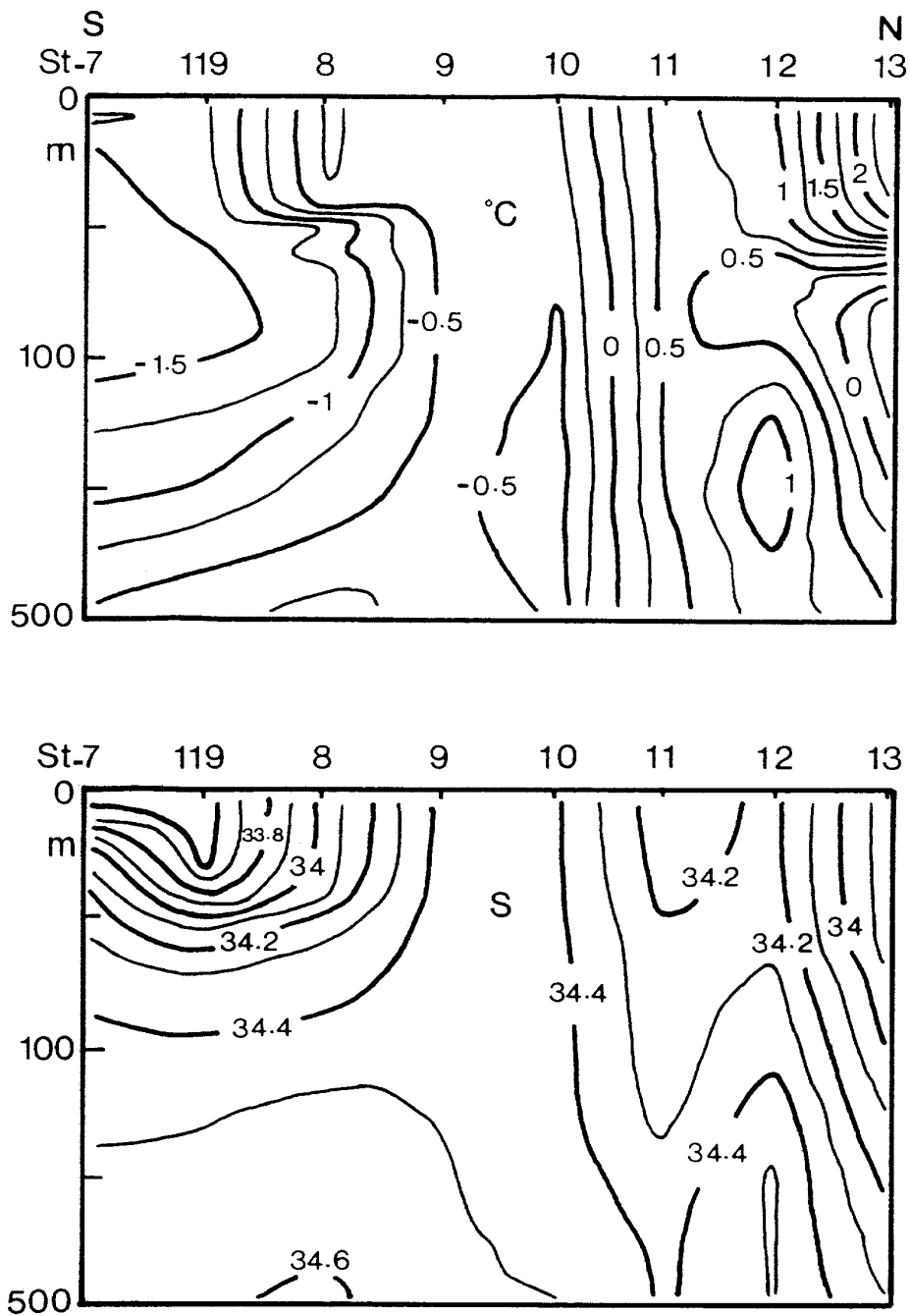


Figura 3.5. Distribución vertical de la temperatura y la salinidad a lo largo del transecto Este (sección C en Figura 3.1) que cruza el Mar de Weddell desde el borde del hielo hasta el pasaje del Drake.

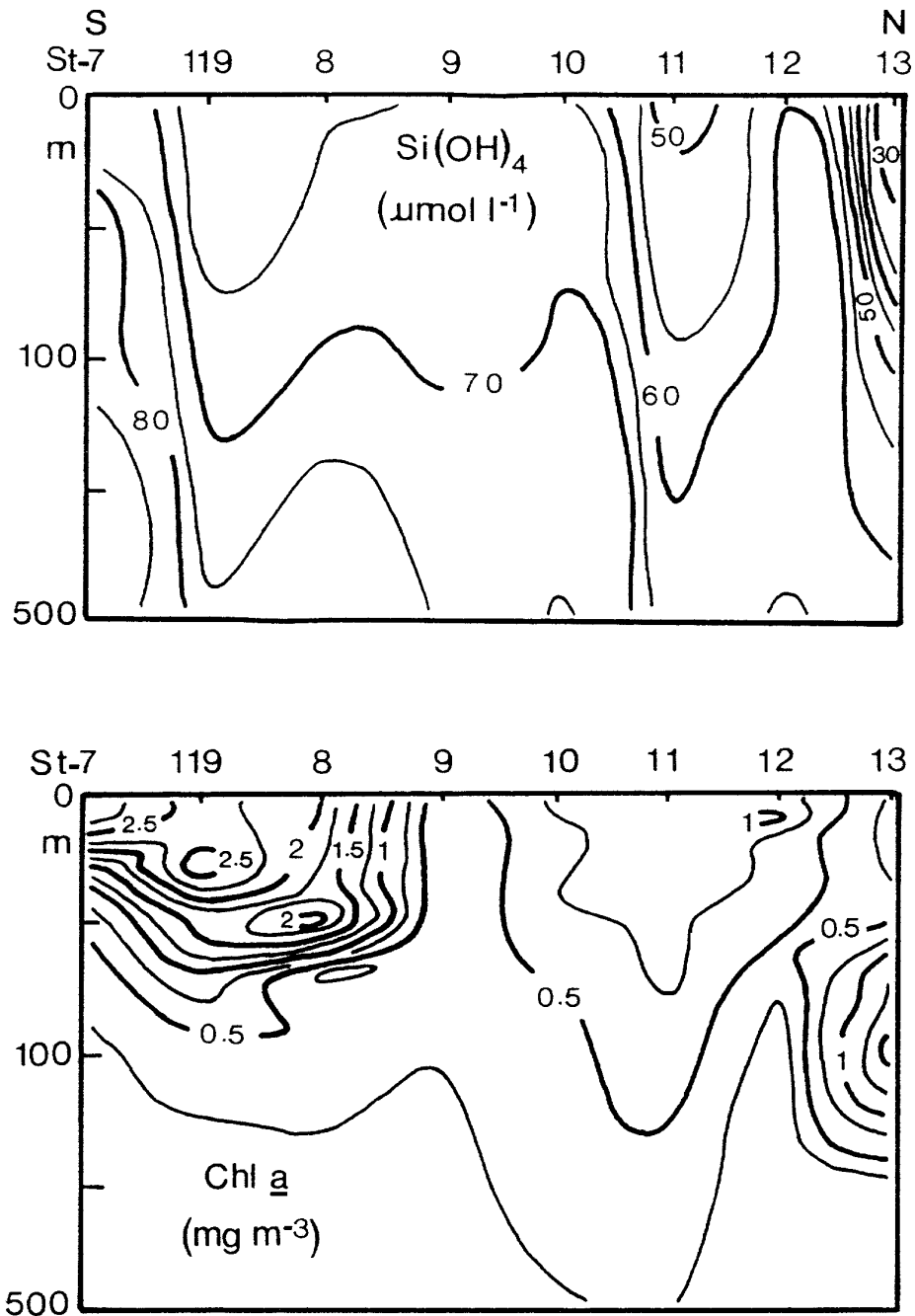


Figura 3.6. Distribución vertical de silicatos ($\mu\text{mol l}^{-1}$) y clorofila (mg m^{-3}) a lo largo del transecto Este (sección C en la figura 3.1) que cruza el Mar de Weddell desde el borde del hielo hasta el pasaje del Drake.

Resumiendo, en la zona se han encontrado tres estructuras hidrográficas claramente diferenciadas (Fig. 3.1). I) Al norte del estrecho del Bransfield se encontró un frente que separa las aguas superficiales del mar de Bellingshausen de las aguas del mar de Weddell. II) La confluencia del mar de Weddell con el mar de Scotia se localiza al norte de la isla Elefante. III) En la zona sudeste de la región de muestreo se encontró el borde del hielo y las lenguas de agua asociadas con el deshielo. Estos tres rasgos hidrográficos delimitan 4 regiones hidrográficas en la parte este del estrecho del Bransfield y áreas adyacentes.

1. Las aguas de Bransfield con influencia del Mar de Bellingshausen (B-B),
2. Aguas del Bransfield con influencia del mar de Weddell (B-W),
3. Aguas de la confluencia del mar de Weddell con el mar de Scotia (WSC), y
4. Aguas del mar de Weddell modificadas por el deshielo (I-E).

3.3.2. Parámetros fotosintéticos

Los parámetros fotosintéticos no espectrales derivados de las 43 curvas P-E (Tabla 3.1) se encuentran dentro del rango de valores recogidos en trabajos anteriores (ej. Jaques, 1983; Sakshaug y Holm-Hansen, 1986; Tilzer et al., 1986; Holm-Hansen y Mitchell, 1991; Figueiras et al. 1994; Boyd et al. 1995). La tasa máxima de fotosíntesis normalizada a clorofila P_m^B [$1.42 \pm 0.52 \text{ mgC (mgChl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$] y la pendiente de la región limitada por la luz α^B [$0.018 \pm 0.009 \text{ mgC (mgChl}^{-1}) \text{ h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$] muestran una elevada correlación ($r^2 = 0.66$, $P < 0.001$) con una pendiente de la regresión ($P_m^B : \alpha = E_{kPAR}$) de $59 \pm 5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Los valores relativamente bajos de E_{kPAR} calculado y la

Tabla 3.1. Parámetros fotosintéticos de las curvas P-E curves, a ($\text{mg C (mg Chl)}^{-1} \text{h}^{-1}$) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), P_m^B ($\text{mg C (mg Chl)}^{-1} \text{h}^{-1}$), E_k ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), r^2 (coeficientes de determinación). La región hidrográfica a la que pertenece cada estación se indica con: (B-B) aguas del Bransfield - Bellingshausen; (B-W) aguas del Bransfield - Weddell ; (WSC) Confluencia del Weddell Scotia; (I-E) Borde del hielo.

Estación	Profundidad	a	P_m^B	E_k	r^2
102 (B-B)	10	0.025	2.63	104	0.95
	50	0.023	1.57	68	0.97
98 (B-W)	11	0.012	1.32	107	0.95
	30	0.016	1.67	108	0.94
1 (I-E)	10	0.036	2.55	70	0.98
	50	0.019	1.32	68	0.94
2 (I-E)	10	0.023	1.74	75	0.97
	50	0.020	1.23	62	0.96
5 (I-E)	10	0.010	1.14	111	0.99
	50	0.046	2.85	62	0.97
119 (I-E)	10	0.009	1.12	121	0.99
	50	0.012	1.06	87	0.96
10 (B-W)	10	0.010	1.18	117	0.99
	30	0.010	1.16	119	0.94
12 (WSC)	5	0.010	1.58	162	0.97
	30	0.012	0.87	74	0.97
13 (WSC)	10	0.008	1.05	136	0.97
	70	0.003	0.24	82	0.96
15 (WSC)	70	0.004	0.21	47	0.95
18 (B-W)	11	0.009	1.08	116	0.98
	50	0.009	1.07	117	0.96
122 (B-W)	10	0.013	1.42	108	0.99
	50	0.018	1.70	95	0.98
38 (B-W)	50	0.021	1.73	83	0.98
54 (B-B)	10	0.017	1.91	115	0.95
	30	0.021	1.47	68	0.97
56 (B-W)	10	0.014	1.24	87	0.98
	30	0.016	1.51	95	0.96
63 (B-W)	10	0.025	2.07	83	0.99
	40	0.038	2.27	60	0.96
76 (B-W)	10	0.016	1.57	99	0.97
	40	0.011	0.82	78	0.97
87 (B-B)	10	0.016	1.52	95	0.99
	40	0.019	1.32	70	0.96
93 (B-W)	10	0.013	0.97	73	0.95
	50	0.017	1.00	59	0.94
N2 (B-W)	10	0.032	1.63	52	0.95
	50	0.029	1.38	47	0.96
52 (B-B)	10	0.013	1.54	115	0.99
70 (B-B)	10	0.017	1.16	67	0.92
	50	0.023	1.24	54	0.92
N3 (B-W)	10	0.021	1.62	76	0.99
	50	0.016	1.15	70	0.99
Media		0.018 ± 0.009	1.42 ± 0.52	87 ± 26	

media del parámetro de saturación E_{kPAR} ($87 \pm 26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para las 43 curvas refleja la adaptación a baja intensidad de luz de el fitoplancton.

Un examen mas detallado de las relaciones fotosíntesis - irradiancia, nos permite obtener mas información sobre la respuesta fotosintética del fitoplancton en las diferentes estructuras hidrográficas presentes en la zona de estudio. En la región situada al borde del hielo (estaciones 119, Fig. 3.7) la capa de mezcla (Z_{uml}) era poco profunda, alrededor de 30 m de profundidad, con una pycnoclina bien establecida y con la biomasa de fitoplancton acumulada en la capa de mezcla. El parámetro de saturación E_{kPAR} del fitoplancton fue en general mayor en el agua de superficie que en las muestras subsuperficiales, debajo de la capa de mezcla. Algo similar se encontró en la estación 13, en la confluencia del Weddell - Scotia (Fig. 3.7), donde la Z_{uml} era un poco más profundo y las E_{kPAR} de las poblaciones de superficie eran mayores que las de las muestras profundas. La comunidad de fitoplancton situada a 70 m de profundidad en la estación 13 tenía un E_{kPAR} bastante similar a las muestra de 50 m de profundidad del borde del hielo (Fig. 3.7). La adaptación del fitoplancton a un régimen de mayor luz en las aguas superficiales del Mar de Scotia parece evidente, como ocurría en las aguas de deshielo. El mismo patrón se encontró en la zona noroeste, cerca de la Isla Rey Jorge donde había una fuerte estratificación relativa, debida a la influencia de las aguas del mar de Bellingshausen (Fig. 3.7). Las poblaciones de fitoplancton que estaban por debajo de la capa de mezcla presentaban un parámetro de saturación de luz $E_{kPAR} < 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que las poblaciones de superficie mostraban un valor de $E_{kPAR} > 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Por el contrario, las agua bien mezcladas de la región intermedia hacia el sur de la estructura frontal (Fig. 3.7) presentaban un parámetro $E_{kPAR} < 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con

pequeñas diferencias entre las poblaciones de superficie y 40 m de profundidad que corresponden con una menor estratificación en esta región.

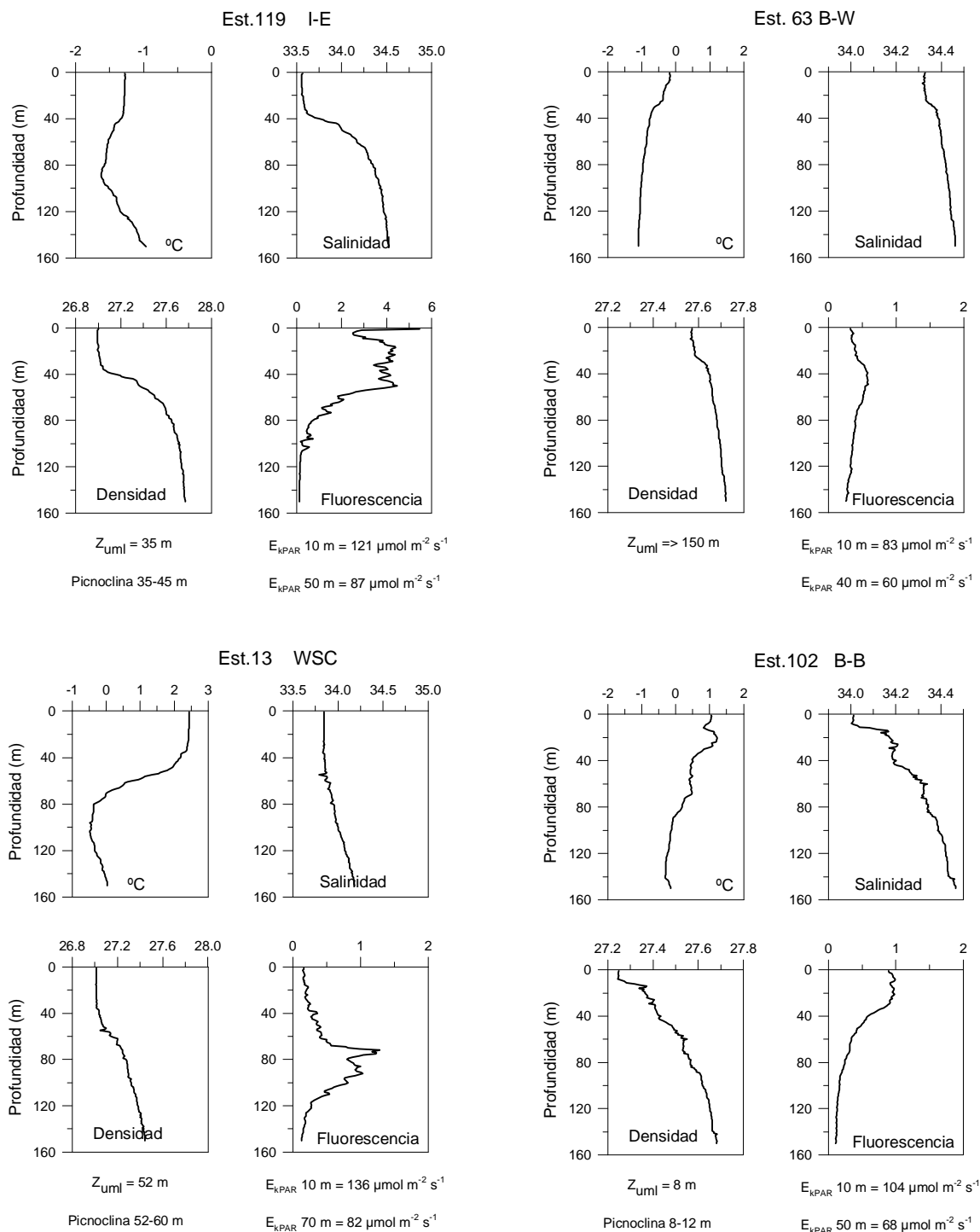


Figura 3.7. Perfiles de temperatura, salinidad, densidad y fluorescencia de 4 estaciones. Se muestra la profundidad de la capa de mezcla (Z_{uml}), profundidad de la picnoclina y el parámetro de saturación de luz (E_{kPAR}) de cada estación.

En la tabla 3.2 se muestran las medias y desviaciones standard de los parámetros fotosintéticos de cada una de las regiones hidrográficas. Los valores relativamente bajos del parámetro de saturación de luz no espectral indican la adaptación del fitoplancton a bajas intensidades de luz.

Tabla 3.2. Media y desviación standard de los parámetros fotosintéticos y régimen de luz en la columna de agua en las 4 regiones hidrográficas encontradas en la zona. B-B, aguas del Bransfield Bellingshausen ; B-W aguas Bransfield - Weddell ; I-E aguas del borde del hielo; WSC aguas de la confluencia de los mares de Weddell y Scotia. P_m^B mg C (mg Chl)⁻¹ h⁻¹; a^B mg C (mg Chl)⁻¹ h⁻¹ (μmol m⁻² s⁻¹)⁻¹; E_{kPAR} and E_{umlPAR} μmol m⁻² s⁻¹ (* considerando solamente aquellas estaciones con capa de mezcla < 150 m); $\overline{a_{ph}}$ m⁻¹; f_m moles C (moles fotones)⁻¹; E_{kPUR} y E_{umlPUR} μmol m⁻³ s⁻¹.

Variables bio- ópticas	B-B	B-W	I-E	WSC
P_m^B	1.60 ± 0.42	1.41 ± 0.36	1.63 ± 0.65	0.79 ± 0.52
a^B	0.019 ± 0.004	0.017 ± 0.008	0.022 ± 0.012	0.007 ± 0.003
E_{kPAR}	84 ± 22	88 ± 22	82 ± 21	100 ± 42
E_{umlPAR}	67 ± 38	44 ± 40 (*83 ± 23)	79 ± 26	67 ± 60
$\overline{a_{ph}}$	0.018 ± 0.009	0.0084 ± 0.0025	0.0165 ± 0.0062	0.0083 ± 0.0054
f_m	0.066 ± 0.024	0.064 ± 0.035	0.062 ± 0.051	0.031 ± 0.018
E_{kPUR}	1.02 ± 0.52	0.49 ± 0.21	0.90 ± 0.48	0.40 ± 0.32
E_{umlPUR}	1.88 ± 0.95	0.63 ± 0.55	1.08 ± 0.44	0.47 ± 0.15

Al comparar los parámetros P_m^B y α^B de la capa superficial y subsuperficial no se encontraron diferencias (prueba de la t de Student para muestras pareadas; P_m^B , P = 0.2; α^B , P = 0.6). Sin embargo, si se encontraron diferencias entre los 4 cuerpos de agua. Así, la tasa máxima de fotosíntesis (P_m^B) y la pendiente inicial no espectral (α^B) de las aguas de la confluencia del Weddell - Scotia (WSC) fueron estadísticamente diferente

de las de los otros tres cuerpos de agua (P_m^B , $0.042 > P > 0.01$; α^B , $0.015 > P > 0.003$). Por el contrario, el parámetro de saturación de luz no espectral (E_{kPAR}) no fue estadísticamente diferente entre los 4 cuerpos de agua ($0.88 > P > 0.46$). Asimismo, la irradiancia media en la capa de mezcla (E_{umlPAR}) no fue estadísticamente distinta del parámetro medio de saturación (E_{kPAR}), y esta diferencia es incluso menor cuando las estaciones con capa de mezcla ≥ 150 m no son consideradas (prueba t NS, $P = 0.83$, ver también Tabla 3.2). Sin embargo, la media de E_{umlPAR} era ligeramente menor que E_{kPAR} en las 4 regiones hidrográficas (Tabla 3.2). No obstante, debemos tener en cuenta que α^B no ha sido corregido para la desviación provocada por las lámparas halógenas de tungsteno utilizadas en las incubaciones y entonces las pendientes son aproximadamente entre 15 % y 40 % mayores que las pendientes limitadas por luz calculadas considerando los efectos de las lámparas (Kyewalyanga et al. 1997). Por lo tanto, los valores de E_{kPAR} deben ser incluso menores que aquellos mostrados en la Tabla 3.2 y consecuentemente el fitoplancton debe estar limitado por la luz al considerar la irradiancia PAR. Esto significa que pequeñas diferencias en intensidad de luz PAR pueden tener importantes consecuencias en la fijación del carbono, puesto que pequeños incrementos o descensos en la intensidad de luz pueden derivar la fijación de carbono por el fitoplancton de la región limitada por la luz a la región saturada en las relaciones fotosíntesis-luz y viceversa. Esto podría causar grandes diferencias en las tasas de producción primaria dadas las fuertes pendientes de las curvas fotosíntesis - luz.

3.3.3. Máximo rendimiento cuántico

El máximo rendimiento cuántico de la fijación de carbono [ϕ_m , moles C (moles fotones) $^{-1}$] en el área de estudio variaba en un factor de 9, oscilando entre casi el 10 %

hasta el 90 % del valor máximo teórico de $0.125 \text{ moles C (moles fotones)}^{-1}$ (Fig. 3.8). La distribución de ϕ_m en ambas capas, superficie y máximo subsuperficial de fluorescencia, fueron muy similares. De hecho, un test de la t de Student para 2 muestras no encontró diferencias significativas ($\phi_m = 0.06 \pm 0.036$, $P = 0.95$). Los valores de ϕ_m en superficie y en las muestras subsuperficiales mostraron una gran similitud en las regiones I-E, B-W y WSC ($0.75 > p > 0.57$), mientras que en las aguas B-B no se encontró tanta semejanza ($P = 0.06$), posiblemente debido a que la influencia de las aguas de WSC en la región del B-B era mucho mayor en la superficie que a mayores profundidades. El valor medio $0.06 \text{ moles C (moles fotones)}^{-1}$, puede considerarse un valor típico de una población de fitoplancton desarrollándose sin limitación de nutrientes (Cleveland et al. 1989; Platt et al. 1992). Los valores más altos [$> 0.06 \text{ moles C (moles fotones)}^{-1}$] se encontraron en la plataforma costera próximo a la Isla d'Úrville, en las estaciones de la región I-E próximo a el hielo, y en la estructura frontal (aguas de B-B) situadas entre la Isla del Rey Jorge y la Isla Elefante. Los valores más bajos de ϕ_m [$< 0.03 \text{ moles C (moles fotones)}^{-1}$] estaban en las estaciones de la confluencia del Weddell - Scotia, mientras que la parte central del área de estudio, ocupada por aguas del B-W y aguas del I-E con una alta influencia del mar de Weddell, tenían valores intermedios ($0.03 < \phi_m < 0.06$). La variabilidad de ϕ_m en estas aguas Antárticas fue similar a la encontrada en estudios previos de otras aguas con características muy distintas, como son aquellas de la corriente de California (Sosik 1996), de la ensenada del sur de California (Schofield et al. 1991, 1993), y del Mar de los Sargazos (Cleveland et al. 1989).

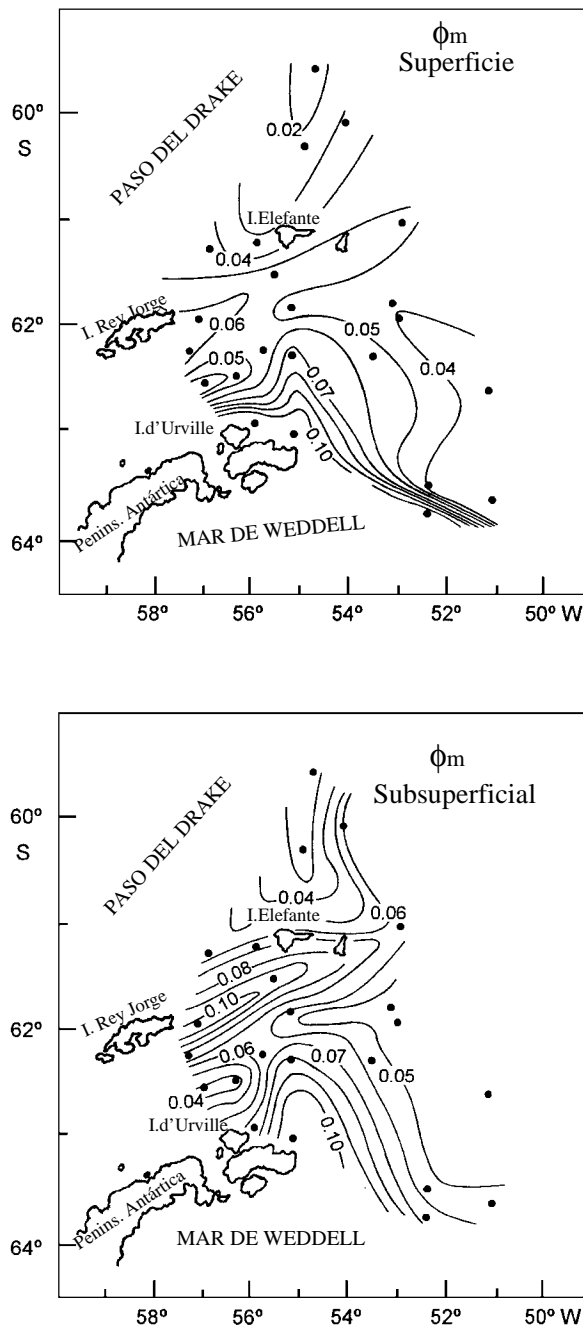


Figura 3.8. Distribución de el rendimiento cuántico [Φ_m , moles C (moles fotones)⁻¹] en aguas superficiales (5-10 m) y subsuperficiales (30-70 m).

Varios autores (Cleveland et al. 1989; Chalup y Laws 1990; Sosik y Mitchell 1994; Sosik 1996) han sugerido que condiciones ambientales tales como la intensidad de luz, temperatura y disponibilidad de nutrientes pueden afectar al máximo rendimiento cuántico. Nosotros aquí no encontramos ninguna correlación significativa, ni realizando análisis de regresión simple ni múltiple, entre el máximo rendimiento cuántico y las

variables ambientales citadas anteriormente, probablemente porque la luz media en la capa de mezcla ($E_{\text{umI PAR}}$, Tabla 3.2) y la temperatura de la columna de agua (Fig. 3.7) no eran extremadamente diferentes entre los 4 cuerpos de agua. La concentración de las sales nutrientes no era limitante, sin embargo el promedio tan bajo de ϕ_m en las aguas de WSC [$0.03 \text{ mol C}(\text{mol fotones})^{-1}$, Tabla 3.2] podrían atribuirse a una limitación por hierro. Este máximo rendimiento cuántico promedio de WSC fue significativamente menor que los de las otras tres regiones (prueba de la t de Student, $0.013 < P < 0.03$). La limitación por hierro parece ser importante en la región de confluencia del Weddell - Scotia (de Baar et al. 1995). El valor medio de ϕ_m es $0.03 \text{ moles C (moles fotones)}^{-1}$ en WSC (Tabla 3.2) es un 25 % del ϕ_m máximo teórico, y además está muy próximo al valor encontrado por Lindley et al. (1995) para aguas del Pacífico ecuatorial donde no existía limitación por nitrato pero sí por hierro. Por el contrario, los ϕ_m medios para los otros 3 cuerpos de agua ($> 0.06 \text{ mol C mol fotones}^{-1}$, Tabla 3.2) son valores compatibles con aquellos de poblaciones de fitoplancton desarrollándose sin limitaciones de micro y macro- nutrientes (Cleveland et al. 1989, Platt et al. 1992, Lindley et al. 1995).

3.3.4. Régimen de luz en la columna de agua

La variabilidad de los espectros de absorción del fitoplancton fue alta tanto en muestras superficiales como subsuperficiales (Fig. 3.9); pero pese a esta variabilidad, no había diferencias significativas en el coeficiente de absorción medio en las dos profundidades dentro de cada región hidrográfica ($0.2 > P > 0.3$). Como consecuencia, el coeficiente de absorción medio en las dos profundidades no fue estadísticamente diferente, como revela la prueba de la t de Student ($\overline{a_{ph}} = 0.012 \pm 0.007 \text{ m}^{-1}$, $P = 0.4$).

Puesto que no hubo diferencias entre las muestras de superficie y de sub superficie, éstas se agruparon y se analizaron las diferencias entre las 4 regiones. Se encontraron, entonces, diferencias significativas entre el coeficiente de absorción medio de B-B, B-W y WSC ($0.012 < P < 0.02$) y I-E, WSC y B-W ($0.007 < P < 0.02$) (Tabla 3.2). Los coeficientes de absorción medios de las regiones I-E y B-B no fueron estadísticamente diferentes (prueba de la t de Student, $P = 0.63$) al igual que los $\overline{a_{ph}}$ de B-W y WSC ($P = 0.96$). De acuerdo con la distribución de clorofila, $\overline{a_{ph}}$ fue mayor en estas regiones (B-B y I-E, Tabla 3.2) con una mayor concentración de clorofila.

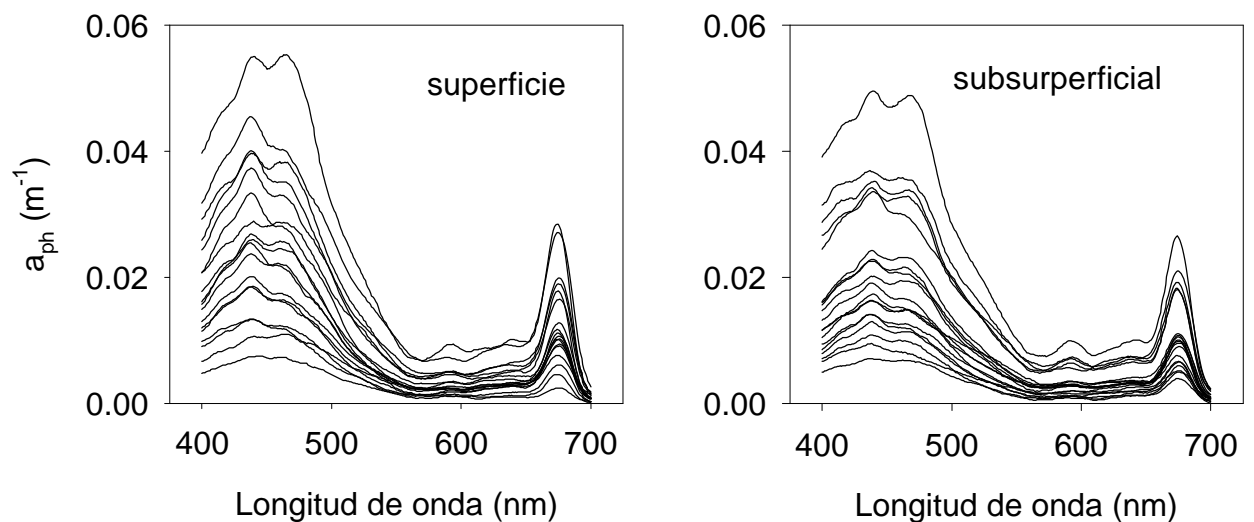


Figura 3.9. Espectros de absorción del fitoplancton en aguas superficiales (5-10 m) y subsuperficiales (30-70 m)

La ausencia de diferencias significativas en $\overline{a_{ph}}$ entre las capas superficial y subsuperficial nos permitió estimar la irradiancia media absorbida por el fitoplancton en la capa de mezcla E_{umlPUR} (Tabla 3.2):

$$E_{umlPUR} = \int_{400}^{700} \overline{a_{ph}}(\lambda) \cdot E_{uml}(\lambda) d(\lambda) \quad (3.9)$$

donde $\overline{a_{ph}}$ es la media de los dos espectros de absorción del fitoplancton en la columna de agua.

El parámetro de saturación de luz espectral (E_{kPUR} $\mu\text{mol m}^{-3} \text{s}^{-1}$), al contrario que el parámetro de saturación de luz blanca (E_{kPAR} , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), muestran diferencias significativas entre las distintas regiones hidrográficas (Tabla 3.2). Las aguas de Bransfield- Bellingshausen tienen un mayor E_{kPUR} que las aguas de B-W y WSC (prueba de la t de Student, $0.018 < P < 0.016$), mientras E_{kPUR} de B-W y WSC no fueron significativamente distintas (prueba de la t de Student NS, $P = 0.59$). Los E_{kPUR} en la región I-E eran más parecidos a los E_{kPUR} de B-B ($P = 0.66$) que los de B-W y WSC ($P = 0.06$). La luz espectral media absorbida por el fitoplancton en la capa de mezcla muestra una pauta similar (E_{umlPUR} , Tabla 3.2), donde B-W y WSC no muestran diferencias ($P = 0.40$) y E_{umlPUR} de B-B fue significativamente mayor que aquellos de B-W y WSC ($0.03 < P < 0.04$). Estas diferencias de E_{umlPUR} de las regiones hidrográficas pueden ser atribuidas a las diferencias encontradas en los espectros de absorción del fitoplancton, porque E_{kPAR} y E_{umlPAR} fueron semejantes en las 4 regiones. En realidad $\overline{a_{ph}}$ muestra el mismo patrón de comportamiento que E_{kPUR} y E_{umlPUR} (Tabla 3.2). Pese de las diferencias existentes entre E_{kPUR} y E_{umlPUR} (Tabla 3.2). Pese a las diferencias

existentes entre E_{kPUR} y E_{umlPUR} entre las distintas regiones, no se encontraron diferencias entre ambas variables al comparar todas las muestras juntas ($\overline{E_{kPUR}} = 0.67 \pm 0.43$; $\overline{E_{umlPUR}} = 0.96 \pm 0.78$; $P = 0.11$) o dentro de cada respectiva región (Tabla 3.1; $0.12 < P < 0.70$). La similitud entre $\overline{E_{kPUR}}$ y $\overline{E_{umlPUR}}$ fue mayor en las aguas de Weddell-Scotia ($P = 0.70$) y menor en las aguas de Bransfield - Bellingshausen ($P = 0.12$). Al comparar E_{umlPUR} con E_{kPUR} ocurre lo contrario de lo que sucedía cuando se comparaban E_{kPAR} con E_{umlPAR} ; esto es, la luz espectral media absorbida por el fitoplancton en la capa de mezcla (E_{umlPUR}) fue siempre ligeramente mayor que el parámetro de saturación de la luz espectral (E_{kPUR}), lo que sugiere que la fotosíntesis no está limitada por la luz. Este hecho apoya y confirma la hipótesis previamente avanzada por (Figueiras et al. 1994, 1998) que la fijación de carbono por parte del fitoplancton en aguas Antárticas que se encuentren bien mezcladas ocurre a la tasa máxima.

3.3.5 Evidencias de que no hay limitación por la luz. Rendimiento cuántico de la columna de agua

Otro modo de confirmar si la fotosíntesis se encuentra limitada por la luz o por el contrario sucede en condiciones de luz saturante es comparando los máximos rendimientos cuánticos frente a los rendimientos cuánticos *in situ*. De acuerdo con la definición de rendimiento cuántico (moles de carbono fijados por moles de fotones absorbidos) éste será máximo cuando las condiciones de luz sean limitantes ya que la eficiencia con la que se utiliza la luz absorbida para fijar carbono es máxima. Por lo tanto, cuando la fotosíntesis ocurra en condiciones de luz limitante, el rendimiento cuántico *in situ* será igual al máximo rendimiento cuántico, puesto que la fotosíntesis está

ocurriendo en la región la curva P-E limitada por la luz. Mientras que cuando la fotosíntesis transcurra en condiciones de saturación de luz en el rendimiento cuántico *in situ* será menor que ϕ_m .

El rendimiento cuántico medio de la columna de agua \bar{f} se estimó como sigue:

$$\bar{f} = \frac{1}{Z} \int_0^z P/E_{PUR} dz \quad (3.10)$$

donde P (ver ec. 3.11 en el siguiente apartado) y E_{PUR} están expresados en unidades de moles C $m^{-3} d^{-1}$ y moles fotones $m^{-3} d^{-1}$ respectivamente y se calcularon para la capa fótica y para la capa de mezcla (Figura 3.10). La media de los rendimientos cuánticos en la capa fótica [$0.03 \text{ mol C}(\text{mol fotones})^{-1}$] no fue significativamente distinta ($P = 0.18$) de la media de aquellos en la capa de mezcla superficial y ambas eran menores ($P < 0.001$) que los máximos rendimientos cuánticos (Fig. 3.11). Estos rendimientos cuánticos operacionales, que eran significativamente más bajos ($P < 0.001$) que la media de $\phi_m = 0.06$, confirman que la fijación de carbono en el fitoplancton Antártico tiene lugar en condiciones de saturación de luz, como ya se había sugerido previamente a partir de los parámetros fotosintéticos no espectrales (Figueiras et al. 1994, 1998) y en la sección anterior a través de la comparación de E_{kPUR} y $E_{uml PUR}$. Si eso no fuese cierto, el rendimiento cuántico *in situ* no sería significativamente más bajo que el máximo rendimiento cuántico.

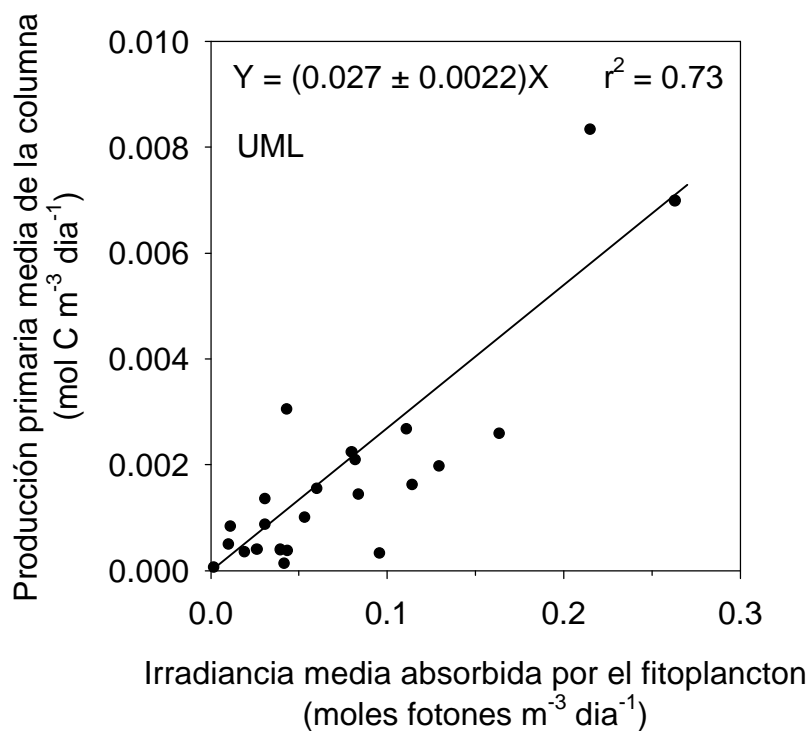
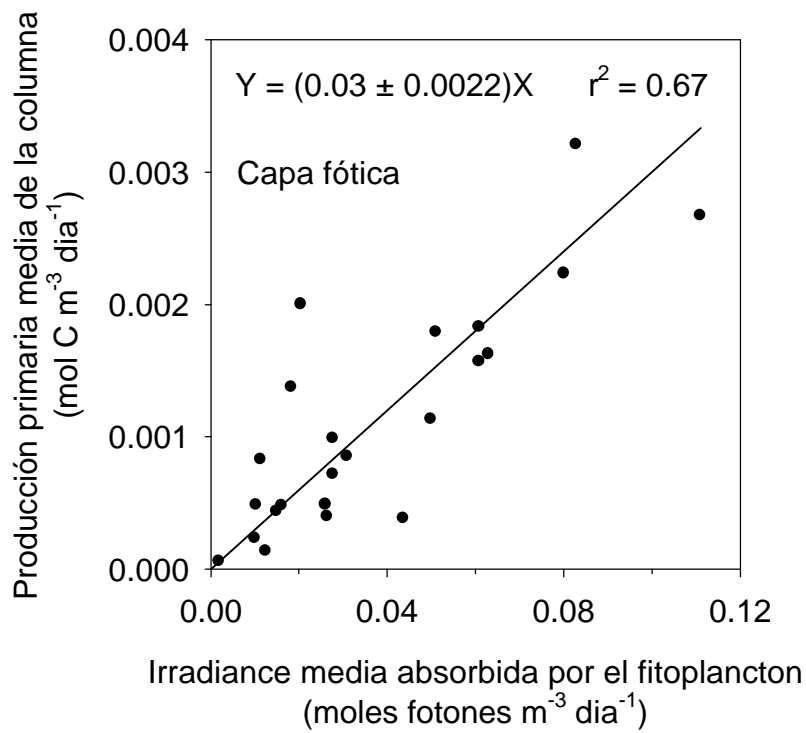


Figura 3.10. Producción primaria media de la columna de agua frente a la luz absorbida por el fitoplancton en la capa fótica y en la capa de mezcla (UML). Las ecuaciones son las del modelo II de regresión lineal. Las pendientes son los rendimientos cuánticos promedios en cada respectiva columna de agua.

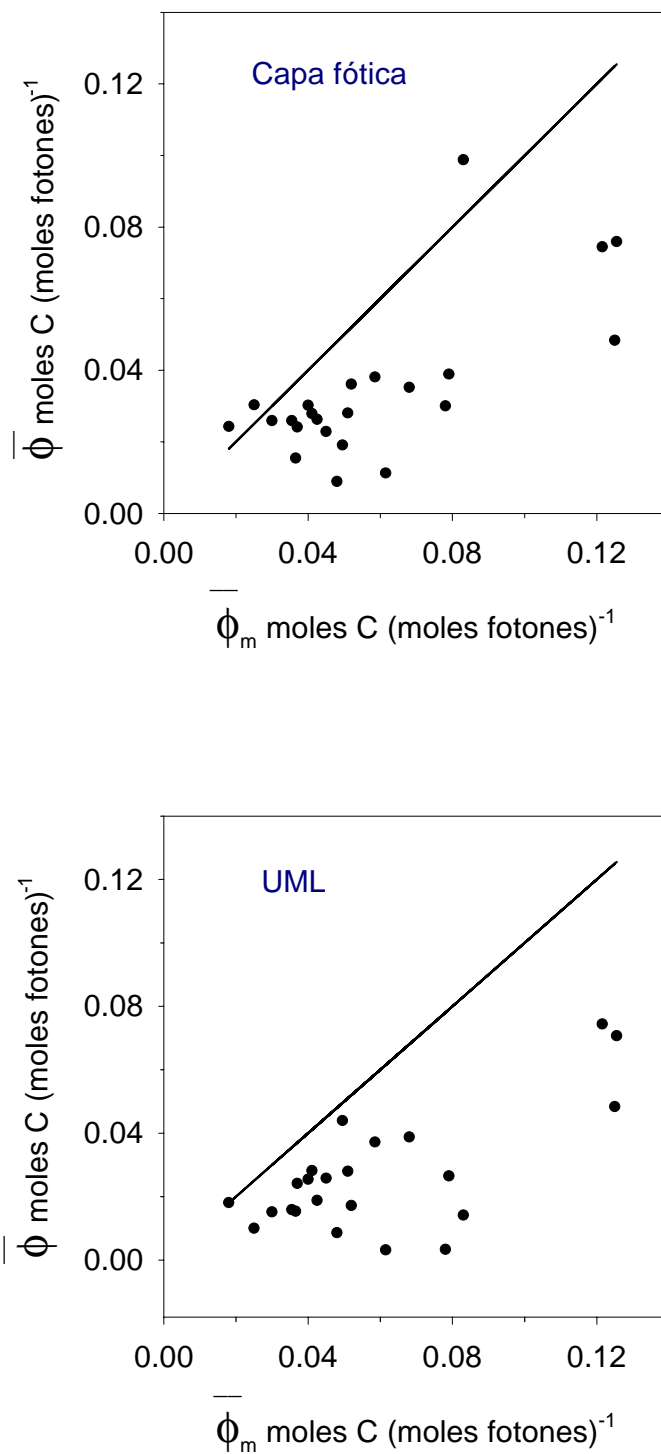


Figura 3.11. Rendimiento cuántico medio in situ frente a máximo rendimiento cuántico en la capa fótica y en la capa de mezcla (UML). La línea continua es la recta 1:1

3.3.6. Producción primaria

La producción primaria integrada con la profundidad en cada estación (P) fue calculada de acuerdo con:

$$P = D \int_0^z Chl \cdot P_m^B \cdot [1 - \exp(-E_{PUR}/E_{kPUR})] dz \quad (3.11)$$

donde la duración del día, D, es 24 horas ya que la irradiancia se promedió para este período de tiempo. La profundidad de integración considerada fue la profundidad de la capa fótica en las estaciones donde la profundidad del 1 % de la luz era mayor que la profundidad de la capa de mezcla (Z_{uml}), y fue Z_{uml} en aquellas estaciones donde la capa fótica era menos profunda que la capa de mezcla.

La producción primaria en el área de estudio fue altamente variable (Fig. 3.12) abarcando valores típicos de aguas oligotróficas, de los más productivos sistemas de afloramiento y de regiones Antárticas con altas concentraciones de clorofila (Boyton et al. 1982; Boyd et al. 1995; Bury et al. 1995). La distribución de la producción primaria integrada reflejaba la existencia de las distintas estructuras hidrográficas en el área. Los valores más altos ($> 2000 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) se encontraban en aguas estratificadas con influencia del mar de Bellingshausen y en las aguas costeras próximas de la Isla de d'Urville, donde la concentración de clorofila y el máximo rendimiento cuántico fueron relativamente elevados (Figs. 3.4 y 3.8). Estos valores altos de producción primaria son similares a aquellos observados sobre plataformas continentales en el estrecho del Gerlache

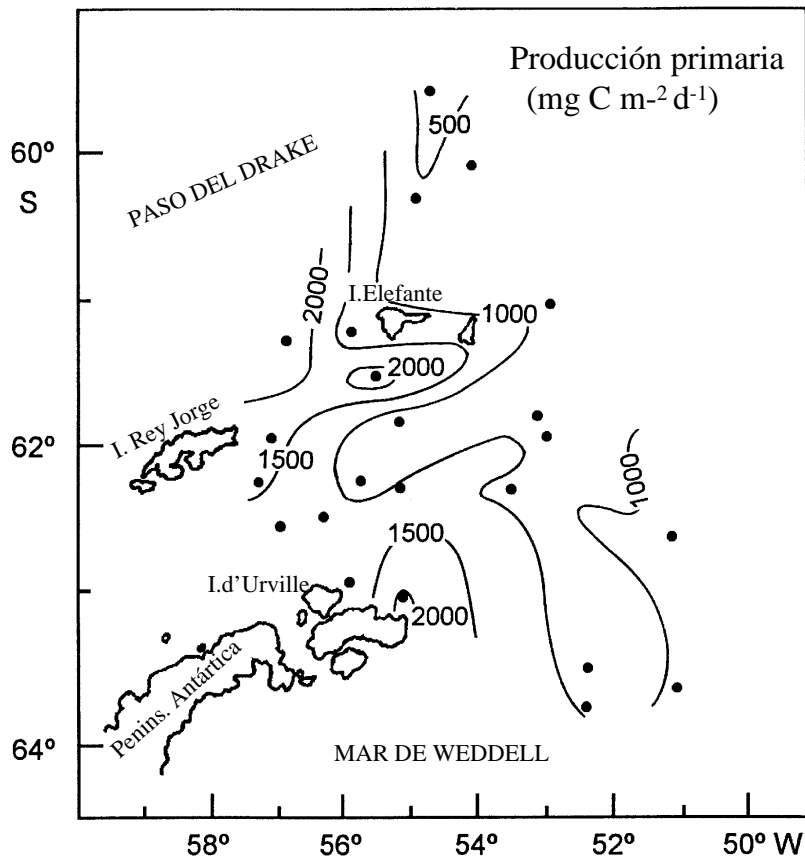


Figura 3.12. Distribución de la producción primaria integrada ($\text{mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$)

(Mandelli y Burkholder 1966; Holm-Hansen y Mitchell 1991). Las aguas de la confluencia del mares de Weddell y Scotia, que tienen el menor ϕ_m de todo el área de muestreo (Fig. 3.8) muestran también los menores valores de producción primaria integrada (Fig. 3.12).

Se comparó la producción primaria integrada calculada considerando la irradiancia PAR con la calculada considerando la luz espectral y la luz absorbida por el fitoplancton (ecuación 3.11), y se encontró una buena correlación entre ambas estimaciones (Fig. 3.13). Pese a ello, la producción primaria calculada utilizando la luz PAR fue un 24 % menor que la derivada de la irradiancia PUR. Esta diferencia entre

ambas estimaciones debe ser atribuida a que cuando se estiman los parámetros fotosintéticos considerando la irradiancia PAR puede ocurrir limitación por luz, mientras que cuando se utiliza la luz espectral la respuesta fotosintética está en condiciones de saturación de luz (ver texto anterior y Tabla 3.2).

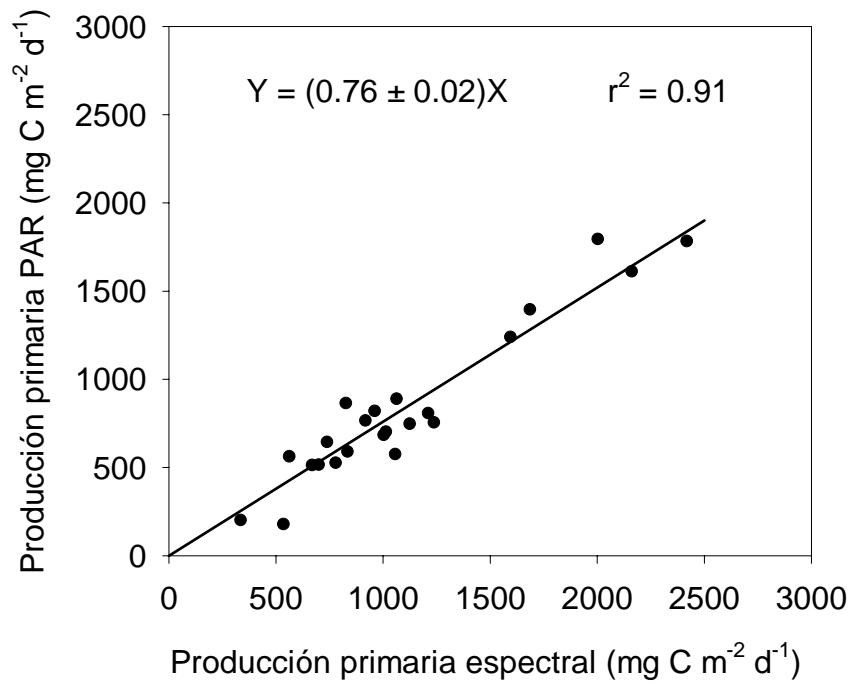


Figura 3.13. Comparación entre la producción primaria integrada estimada utilizando la luz PAR y la luz espectral en la columna de agua. La ecuación es la del modelo II de regresión lineal.

3.4. CONCLUSIONES

Los parámetros bio-ópticos determinados en la cuenca Este del estrecho del Bransfield (Antártida) indican que la fotosíntesis del fitoplancton en la capa de mezcla de estas aguas no se encuentra limitada por la luz. Esto se deduce de la similitud encontrada entre los parámetros de saturación de luz de las curvas de fotosíntesis - luz, tanto espectrales como no espectrales (E_{kPUR} , E_{kPAR}) y la correspondiente irradiancia media de la capa de mezcla (E_{umlPUR} , E_{umlPAR}). Sin embargo, las relaciones fotosíntesis - luz no espectrales muestran una pequeña limitación por luz mientras que las relaciones P-E espectrales indican saturación de luz, y como la fotosíntesis tiene lugar en niveles de luz próximos al parámetro de saturación, la producción primaria calculada utilizando los parámetros de las curvas no espectrales pueden estar subestimada. En este trabajo la subestimación alcanzó hasta un 24 %, lo que nos indica que estas diferencias pueden tener importantes consecuencias en el modelado de los flujos de carbono en los mares del Sur. Por lo tanto, esto sugiere que la producción primaria debería ser calculada a partir de las relaciones espectrales de fotosíntesis - luz. El rendimiento cuántico de la columna de agua también corrobora la conclusión de que la incorporación de carbono no estaba limitada por la luz. Por otra parte, los máximos rendimientos cuánticos indican que la limitación por hierro de la fotosíntesis no debe ser importante en las aguas de la plataforma continental como tampoco en las aguas de deshielo, pero puede suceder en las regiones de la confluencia Weddell- Scotia tal y como ya se ha sugerido previamente (de Baar et al. 1995).

Variación espacial y temporal de los parámetros fotosintéticos y de la producción primaria en el Noroeste de la Península Ibérica.

4.1. INTRODUCCIÓN

El estudio de las relaciones entre la fijación de carbono y la luz (curvas P-E) ayuda a entender mejor la ecología y la fisiología del fitoplancton (Platt y Jassby 1976; Fasham y Platt 1983; Neale y Richerson 1987), al mismo tiempo que constituyen una herramienta que permite estimar la producción primaria en el océano (Dower et al., 1996; Morel et al. 1996). Los parámetros derivados de estas relaciones incluyen una medida de la máxima capacidad fotosintética [P_m^B , mgC (mgChl)⁻¹ h⁻¹], y una medida de la eficiencia fotosintética en condiciones de limitación por luz, y que puede expresarse en función de la luz disponible [a^B , mgC (mgChl)⁻¹ h⁻¹ (μmol m⁻² s⁻¹)⁻¹] o en función de la luz absorbida por el fitoplancton [ϕ_m , moles C fijado (moles fotones absorbidos)⁻¹].

Un parámetro adicional derivado de los dos anteriores es la luz de saturación de la fotosíntesis, que también se puede expresar como luz disponible ($E_{kPAR} = P_m^B / a^B$, μmol m⁻² s⁻¹) o como luz absorbida ($E_{kPUR} = P_m / f_m$, que con el apropiado cambio de unidades en P_m tiene unidades de μmol m⁻³ s⁻¹). Con la determinación de estos parámetros de las relaciones fotosíntesis – luz se puede obtener información esencial

para definir la variabilidad espacial y temporal de la producción primaria tanto en condiciones de saturación de luz como en situaciones de limitación. Estos parámetros también son esenciales para el desarrollo de los algoritmos que permiten estimar la producción primaria a partir de la información suministrada por los satélites (Lohrenz et al. 1988; Platt y Sathyendranath 1988; Platt 1986; Balch et al 1992; Platt et al 1991; Zaneveld et al. 1993; Longhurst et al 1995).

Aunque la luz es un parámetro esencial en la estimación de las tasas de producción primaria a partir de las relaciones fotosíntesis – luz, en la mayoría de los casos tan sólo se considera la cantidad de energía disponible dentro del espectro de luz visible (intensidad de radiación fotosintéticamente disponible PAR = 400 - 700 nm) y normalmente no se tienen en cuenta las variaciones espectrales de la luz PAR. La absorción de luz por el fitoplancton normalmente domina la variabilidad óptica en las capas más superficiales de la columna de agua, y contribuye a la atenuación de la luz con la profundidad (Platt y Jassby 1976; Megard et al 1979; Babin et al 1993). Se conoce que la absorción de luz por parte del fitoplancton presenta un amplio rango de variación de unos a otros cuerpos de agua y la estimación de los coeficientes de absorción de las células del fitoplancton es objeto de actual interés para muchos investigadores (Sathyendranath et al. 1987; Bricaud et al. 1995; Lutz et al. 1996;). La determinación de las tasas de producción primaria teniendo en cuenta la variación espectral diaria de la penetración de la luz en la columna de agua y la luz absorbida por el fitoplancton permiten estimaciones mucho más realistas que las realizadas considerando luz PAR (Lewis et al. 1985a; Babin et al. 1993; Kyewalyanga et al. 1997).

Repetidas veces se ha argumentado (Harding et al. 1981; Harding et al. 1982; Côté y Platt 1983) la gran importancia que las variaciones temporales de corta escala

incluso variaciones diarias) de los parámetros fotosintéticos pueden tener en las estimaciones de producción primaria. Sin embargo, existe poca información sobre la importancia relativa que estas variaciones diarias de corta escala tienen cuando se comparan con las grandes variaciones espaciales e incluso temporales de mayor escala impuestas por el afloramiento. Conocer esto es fundamental a la hora de planificar futuros estudios. Dependiendo de la importancia relativa de un tipo u otro de variabilidad, el plan de observaciones debería dirigirse hacia un mayor esfuerzo en cubrir un área más extensa o dedicar más tiempo al estudio de las variaciones temporales de corta escala.

En este capítulo se describen las variaciones espaciales y temporales (de diversas escalas) de los parámetros fotosintéticos en aguas del noroeste de Galicia durante la época de afloramiento, y se discute la importancia que estas variaciones pueden tener en las estimaciones de la producción primaria.

El noroeste de la península Ibérica está incluido dentro del sistema de afloramiento del noroeste de Africa. Desde mayo a octubre, el anticiclón de las Azores está localizado en el Atlántico Central y la intensidad de la zona de bajas presiones de Islandia disminuye, provocando la predominancia de vientos del norte que causan el afloramiento costero (Fraga, 1981; Blanton et al., 1987). De Octubre a Abril, el gradiente de presión provoca vientos hacia el norte, caracterizándose la circulación durante dichos meses por el desplazamiento de aguas cálidas y salinas hacia el polo (Ambar et al. 1984; Frouin et al., 1990). El marcado cambio de la orientación de la línea de costa en cabo Finisterre permite una intensificación del afloramiento (Fraga, 1981; Fraga et al., 1982; Blanton et al., 1984), el cual está, a su vez, reforzado con el frente subsuperficial causado por la convergencia del agua Central Nor - Atlántica del Este

(ACNAE) procedente del sur, con el agua Central del Golfo de Vizcaya (Fraga et al., 1982). A medida que la época de afloramiento avanza, el centro del afloramiento en esta zona, se extiende hacia la plataforma, llegando a formarse un gran “filamento” que, presumiblemente, contribuye a los procesos de intercambio entre la plataforma y el océano (Haynes et al., 1993).

4.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Con el fin de estudiar la variabilidad espacial y temporal de los distintos parámetros fotosintéticos del fitoplancton se realizó la campaña AMBAR en la costa noroeste de Galicia a bordo del buque oceanográfico Cornide de Saavedra durante la primavera de 1994. Se tomaron muestras en 38 estaciones distribuidas a lo largo de un transecto que atraviesa el frente de talud (fig. 4.1). Dicho transecto se visitó dos veces durante la campaña. La primera vez se muestreó hasta la estación 24, mientras que durante la repetición de la sección se añadieron dos estaciones más para poder definir con mayor claridad las distintas variables hidrográficas. La estación costera y la estación del talud se muestrearon 7 y 5 veces respectivamente a lo largo de la campaña. En la estación costera C se realizó un ciclo diario que sirvió para el estudio de las variaciones de los parámetros fotosintéticos a lo largo de un día. Además el muestreo reiterado en la estación costera permitió el estudio de la variación temporal tanto a lo largo del día como entre días de los parámetros bio-ópticos (P_m^B , α^B y ϕ_m).

En todas las estaciones (fig. 4.1) se realizaron perfiles verticales de temperatura, salinidad y fluorescencia con una sonda CTD Seabird SB-25 que, además, estaba equipada con un sensor de luz PAR.

El muestreo de las variables bio-ópticas se hizo en 20 estaciones distribuidas a lo largo de la sección (cuadrados en la figura 4.1). Las muestras se tomaron en dos profundidades, superficie (0-10 m) y en el máximo de clorofila (normalmente situado entre 20-30 m). En algunas estaciones se muestreo una profundidad adicional (50 m). La toma de muestras se realizó con botellas oceanográficas Go-flo de 20 litros de capacidad.

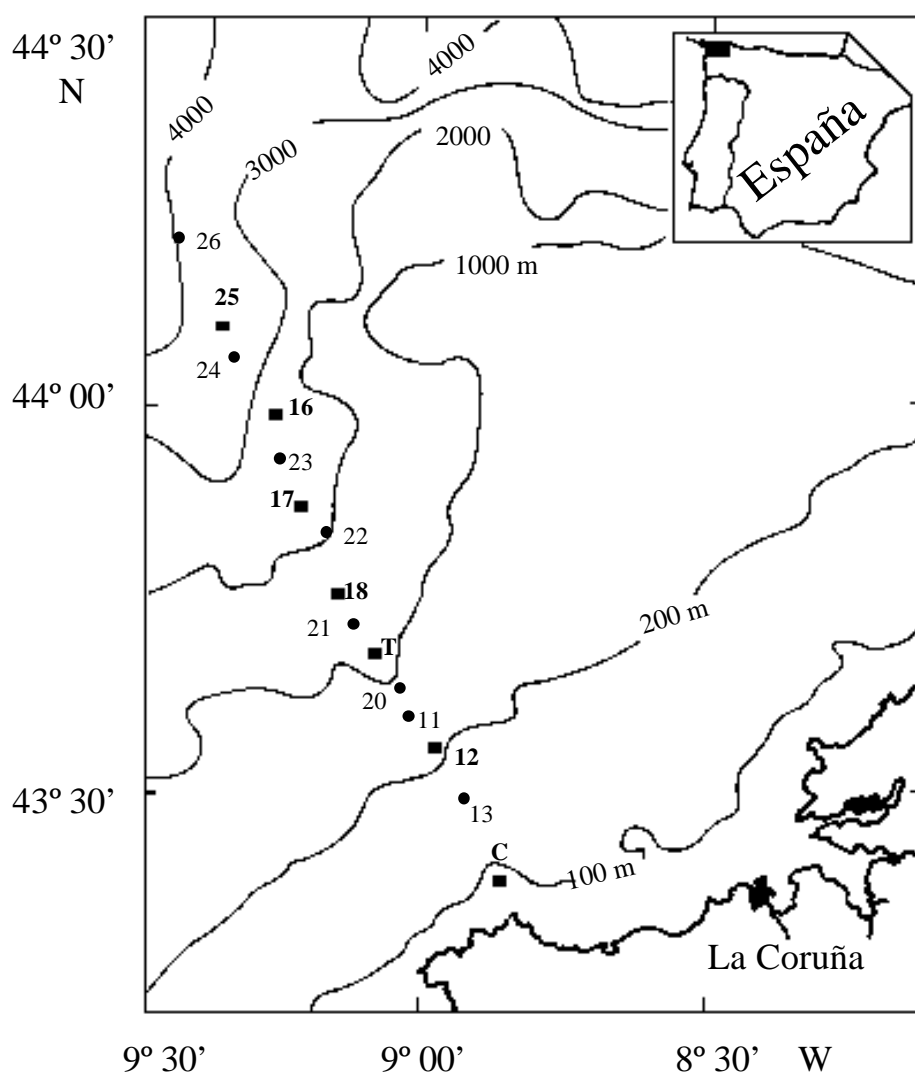


Figura 4.1. Mapa del área de estudio durante la campaña AMBAR. Los cuadrados muestran las posiciones de las estaciones donde se realizaron medidas bio-ópticas. La batimetría (en metros) también se muestra en la figura.

4.2.1. Concentración de clorofila

Para la determinación de la concentración de clorofila se filtraron 100 ml. de agua de mar sobre un filtro GF/F (filtro de fibra de vidrio). Los filtros se congelaban durante 12 horas para después añadirles acetona al 90 % y refrigerarlos a 4 °C en oscuridad durante 5 horas. La concentración de clorofila se determinó por fluorimetría mediante el método de Yentsch y Menzed (1963), con la modificación de Holm-Hansen et al. (1965).

4.2.2. Composición del fitoplancton

Para la identificación y recuento de los organismos microplanctónicos se emplearon cámaras de sedimentación de fondo móvil (Utermöhl, 1958). El volumen y tiempo de sedimentación dependía de la concentración de biomasa de la muestra. Cuando fue posible, los organismos se identificaron hasta el nivel de especie. Para contar las especies identificadas se empleó la técnica de Utermöhl (1958). Se usaron dos transectos con aumentos de 400x y 250x para contar las especies pequeñas, y las formas más grandes se contaron en toda la placa con el aumento de 100x.

4.2.3. Medidas del coeficiente de absorción del fitoplancton

Para la determinación de los coeficientes de absorción del fitoplancton se filtraron entre 200 y 1000 ml de agua de mar en filtros de fibra de vidrio Whatmann GF/F. La absorción de luz por parte de todo el material particulado retenido en el filtro [$a_p(\lambda)$, donde λ varía entre 400 nm y 700 nm] se determinó con un espectrofotómetro

Beckman DU 650, utilizando la técnica de Yentsch (1962) modificada por Mitchell y Kiefer (1984, 1988). La absorción de los pigmentos fotosintéticos, $a_{ph}(\lambda)$ se obtuvo a partir de $a_p(\lambda)$ sustrayendo la absorción debida a detritus $a_d(\lambda)$ de acuerdo con Kishino et al. (1985). Todas las medidas se corrigieron para el efecto de amplificación del paso de luz causado por la dispersión que se origina en el filtro (capítulo 1, Arbones et al. 1996).

4.2.4. Penetración de la luz en la columna de agua

Los perfiles de la radiación fotosintéticamente activa se midieron con un sensor esférico Bio-spherical instalado en la sonda CTD. La radiación PAR diaria se midió, durante todo el periodo de muestreo, a intervalos de 1 minuto con un sensor Li-Cor Li-190SA situado en la cubierta del barco. Dichas lecturas se integraron en periodos de una hora para obtener la radiación incidente en la superficie del mar.

Adicionalmente, se hicieron perfiles de radiación espectral fotosintéticamente activa [$PAR(\lambda)$] mediante un espectrorradiómetro Li-Cor Li-1800. Las medidas se realizaron entre 1 y 75 m de profundidad y desde 350 a 750 nm de longitud de onda con un intervalo de 1 nm. Las medidas de luz espectral se realizaron a intervalos de profundidad variable, en los primeros metros de la columna de agua, donde la variación de la luz es mayor, se midió cada 2 metros, posteriormente cada 5 metros y por último cada 10 metros.

4.2.5. Modelado de la irradiancia espectral

La radiación espectral descendente en la columna de agua sólo se pudo medir una vez en cada estación de muestreo, pero la luz incidente en la superficie del mar y en la columna de agua varía a lo largo del día, con la situación geográfica y de un día para otro. Como la fijación de carbono está influenciada por la intensidad y la calidad de la luz cuando esta es limitante, se modeló la distribución espectral de la luz con el objeto de tener una visión más realista de la tasa de producción primaria diaria.

La intensidad de la radiación solar en la superficie del mar así como su variación son dependientes del tiempo. Para cada lugar, día y hora, la elevación solar se calcula por un procedimiento estándar (Spencer 1971). La componente directa y difusa de la irradiancia espectral al nivel del mar se estimó mediante el modelo de transmisión atmosférica de Bird (1984), el cual supone ausencia total de nubosidad. La variación estacional de la irradiancia solar extraterrestre se calculó utilizando los datos de Thekaekara (1977). El modelado de la irradiancia se realizó para cada estación de muestreo de la campaña y para cada hora del día. La irradiancia obtenida a través del modelo de Bird se normalizó a la irradiancia medida en cubierta a cada intervalo de 1 hora. La pérdida de irradiancia por reflexión y refracción en la interfase aire-agua (τ) se calculó a partir de las medidas realizadas *in situ* por encima y por debajo de la superficie del mar en cada una de las estaciones de muestreo. Se utilizó el τ medio de la campaña para estimar la irradiancia justo debajo del agua a 0 metros. Las medidas de irradiancia espectral bajo el agua realizadas con el Li-Cor Li-1800 se utilizaron para estimar el coeficiente de atenuación espectral [$K(\lambda)$, m^{-1}] de cada estación.

Por último, la irradiancia espectral en la columna de agua a cada hora del día, profundidad y estación, $PAR(t, \lambda)$, fue estimada aplicando τ y $K(\lambda)$ al espectro de irradiancia normalizado en la superficie del mar.

$$E(z, t, I) = E(0^-, t, I) \cdot e^{-K(I)z} \quad (4.1)$$

donde $E(0^-, t, \lambda)$ es la irradiancia espectral bajo la superficie del agua obtenida a través de la ecuación: $E(0^-, t, \lambda) = E(0^+, t, \lambda) \cdot \tau$

La figura 4.2 muestra la irradiancia medida *in situ* y los valores de irradiancia estimados ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en 3 días y a varias profundidades (superficie, 5, 10, 20 y 30 metros) en la estación costera C de la campaña AMBAR. Puede observarse como los espectros de luz estimados muestran un alto grado de correspondencia con los espectros medidos.

La radiación espectral absorbida por el fitoplancton [E_{PUR} , ($\mu\text{mol m}^{-3} \text{s}^{-1}$)], representa la fracción de PAR que es absorbida por el fitoplancton en un volumen de agua por unidad de tiempo. Para estimar E_{PUR} es pues necesario conocer el coeficiente de absorción espectral del fitoplancton, $a_{ph}(\lambda)$.

$$E_{PUR}(t, z) = \int_{I=400}^{700} E(t, z, I) \cdot a_{ph}(I) dI \quad (4.2)$$

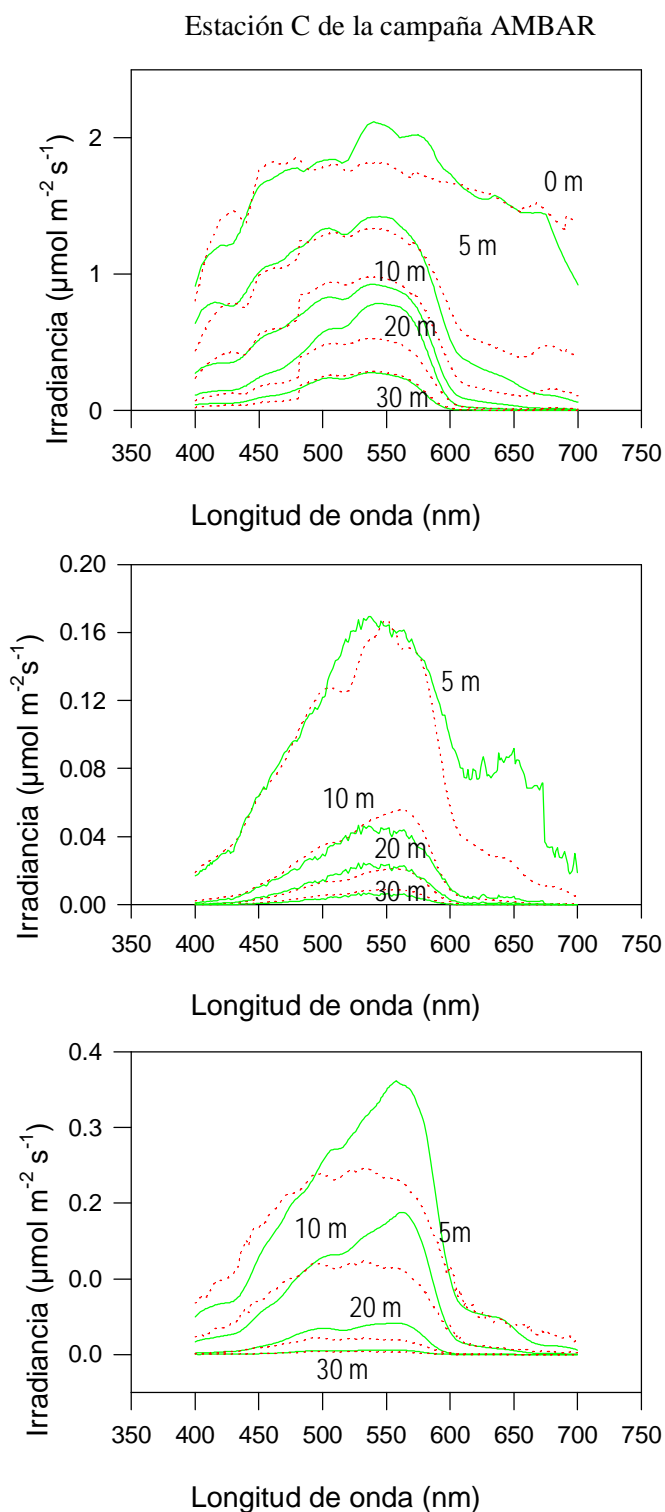


Figura 4.2. Valores de la irradiancia ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) durante 3 días diferentes y a varias profundidades (0, 5, 10, 20, 30 m) en la estación C (costera). La línea continua representa las medidas de irradiancia in situ; Las líneas discontinuas indican los valores de irradiancia espectral estimada.

4.2.6. Parámetros de las curvas fotosíntesis - luz.

Las muestras de cada profundidad se incubaron durante 2-3 horas a temperatura *in situ* bajo un gradiente de 14 intensidades de luz. A cada una de las 14 submuestras de 75 ml se les añadía 5 μCi de bicarbonato marcado con ^{14}C . Las incubaciones se realizaron en incubadores lineales refrigerados con agua e iluminados en la parte frontal con lámparas halógenas de tungsteno (50 W, 12 V) que poseían un reflector dicróico y cubierta de cristal. Una vez transcurrido el tiempo de incubación, el material suspendido se filtraba a baja presión sobre filtros de fibra de vidrio. Los filtros húmedos eran expuestos a vapores de HCl concentrado durante 12 horas. Las dpm (desintegraciones por minuto) se midieron en un contador Packard. El “quenching” se corrigió utilizando el método del patrón externo y la relación de canales. Para estimar los parámetros fotosintéticos no espectrales (P_m^B , α^B , E_{KPAR}) los datos se ajustaron a la ecuación de Webb et al. (1974) si no había fotoinhibición, ó a la de Platt et al., (1980) si la había.

El máximo rendimiento cuántico de la fijación de carbono [ϕ_m , moles C fijados (moles de fotones absorbidos) $^{-1}$] se estimó ajustando la tasa de fotosíntesis P (mg C $\text{m}^{-3} \text{h}^{-1}$) a la radiación fotosintética absorbida por el fitoplancton [E_{PUR} ($\mu\text{mol m}^{-3} \text{s}^{-1}$)]:

$$P_z = P_m \left[1 - \exp\left(-f_m' \cdot E_{\text{PUR}} / P_m\right) \right] \quad (4.3)$$

donde $\phi_m = 0.0231 \cdot \phi_m'$. El factor de conversión transforma los miligramos de carbono a moles, los micromoles de fotones a moles y las horas a segundos. Como la máxima tasa de fotosíntesis (P_m) es independiente de la longitud de onda de la luz

(Pickett y Myers 1966) entonces $P_m/Chl = P_m^B$.

El parámetro de saturación para la radiación absorbida por el fitoplancton [$E_{kPUR} = P_m/f_m$, ($\mu\text{mol m}^{-3} \text{s}^{-1}$)] es análogo al parámetro de saturación [E_{kPAR} , ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)] para luz PAR.

4.2.7. Producción primaria; modelo de integración

La producción primaria se integró en la capa fótica (la profundidad de la capa fótica considerada fue la de la profundidad del 1 % de la irradiancia superficial) y en el tiempo (24 horas) para determinar la producción primaria diaria de la columna de agua. También se consideró la variación de la luz espectral a lo largo de cada día.

Por lo tanto, la producción primaria integrada en cada estación se calculó del siguiente modo:

$$P_{z,t,I} = \int_{z=0}^{z_{1\%}} \int_{t=0}^{24} Chla(z) \cdot P_m^B(z) \cdot [1 - \exp(-E_{PUR}(t,z)/E_{kPUR}(z))] dz \cdot dt \quad (4.4)$$

donde la dependencia espectral de la fotosíntesis está incluida en E_{PUR} y en E_{kPUR} .

4.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.3.1. Hidrografía durante la campaña Ambar

En las estaciones C (estación costera) y T (estación del talud) se estudió la variabilidad temporal. Estas estaciones se muestrearon durante varios días visitándolas varias veces, a diferentes horas, un mismo día. Las distribuciones de temperatura, σ_t y

de la concentración de clorofila se muestran en la figura 4.3. En ambas estaciones se observan elevaciones y hundimientos. Coincidiendo con los hundimientos se asocian las concentraciones de clorofila más elevadas, sugiriendo que se trata de sucesos de convergencia de mesoescala. En la estación C la concentración de clorofila presenta un máximo superficial mientras que la estación del talud (Estación T) los máximos de clorofila se encuentran en la capa subsuperficial.

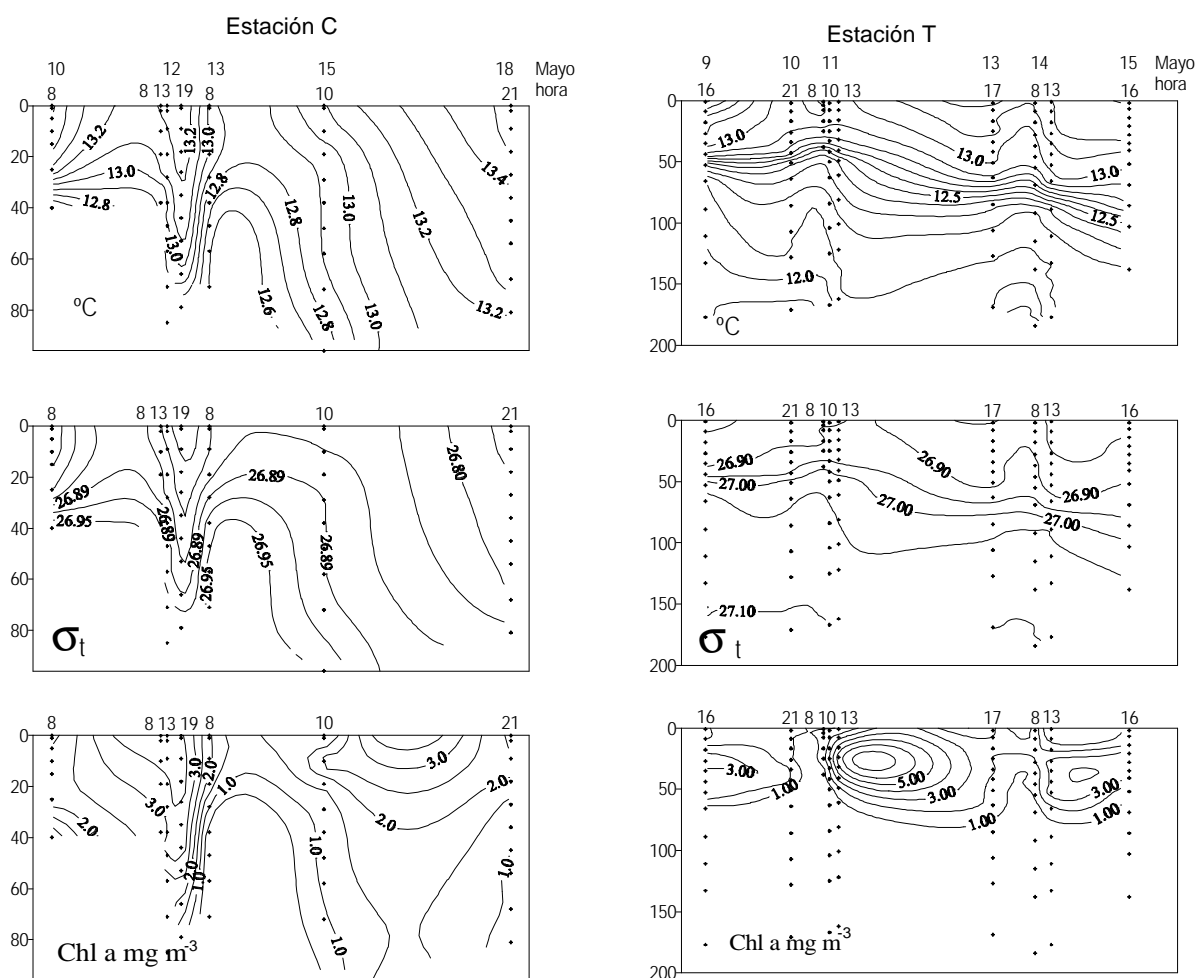


Figura 4.3. Distribuciones temporales de temperatura, sigma-t y concentración de clorofila en las estaciones costera (C) y del talud (T).

En la figura 4.4 se muestra las distribuciones verticales de temperatura, σ_t y concentración de clorofila a lo largo de los dos transectos perpendiculares a la línea de costa realizados los días 14 y 16 de Mayo de 1994. En las distribuciones de temperatura puede observarse una fuerte estratificación fuera del talud (estación T), mientras que las estaciones más costeras se encontraban algo más mezcladas. Separando las aguas costeras de las oceánicas existía un incipiente frente de densidad. Dicha estructura, que se observó durante los dos días, muestra una compleja topología, lo que sugiere una fuerte influencia de procesos hidrodinámicos.

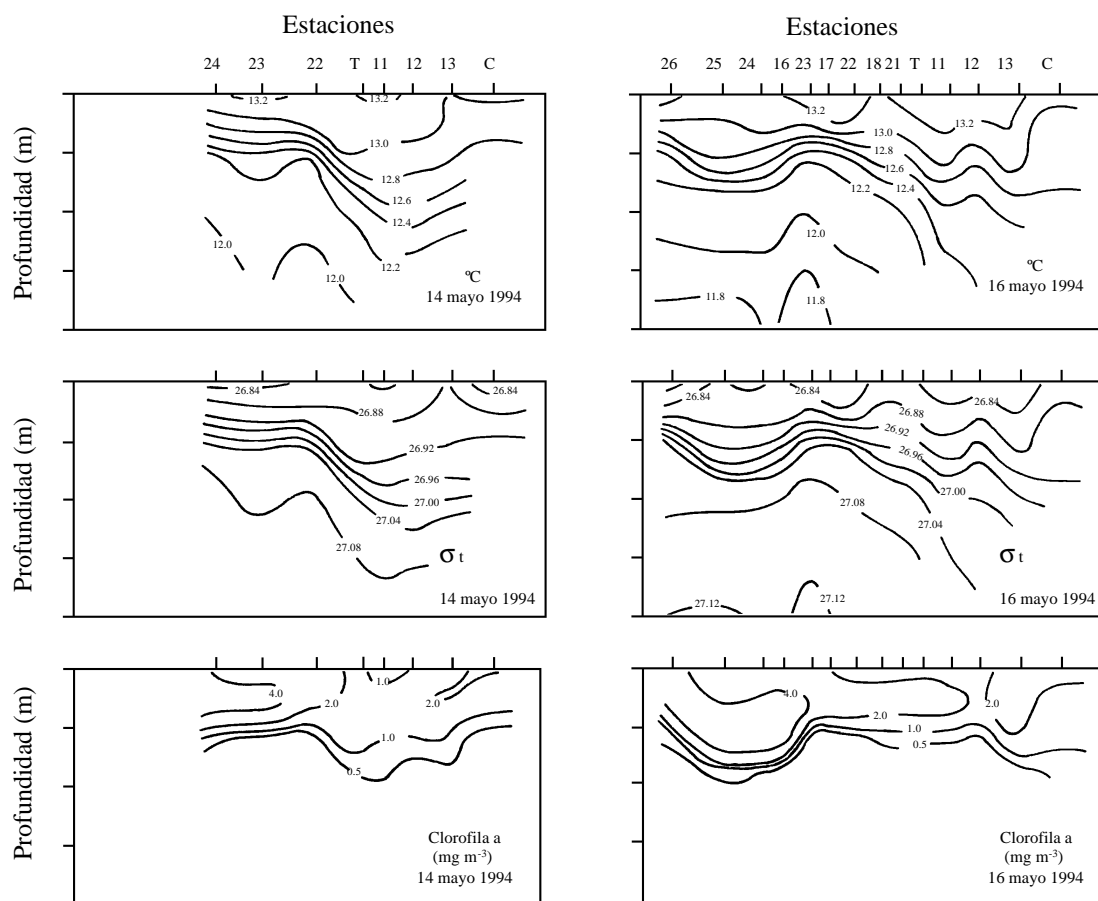


Figura 4.4. Distribuciones verticales de la temperatura, sigma-t y concentración de clorofila a en la sección central que atraviesa la plataforma costera y talud desde la costa hasta el océano. Entre ambas distribuciones transcurrieron dos días y el número de estaciones muestreadas se incrementó en la segunda sección.

En la región oceánica, entre las estaciones 23 y 24, se observó el 14 de Mayo una mancha de clorofila de concentración superior a 4 mg m^{-3} . Dos días mas tarde, al repetir la sección, se vio que la mancha de fitoplancton se había hundido unos 15 m, probablemente debido a la convergencia de corrientes superficiales próximas al talud, tal y como parece deducirse del hundimiento observado en las isolíneas de temperatura y densidad.

4.3.2. Composición del plancton

En todo el área de muestreo dominaban las especies de pequeño tamaño, principalmente monadas y diatomeas pequeñas. *Cryptomonas*, *Pseudo-nitzschia pungens* y *Solenicola setigera* no tenía una presencia destacable pero sin embargo aparecían en la mayoría de las estaciones.

La población de fitoplancton encontrada en la estación costera (Est. C) estaba compuesta principalmente por monadas, con una abundancia nunca inferior al 60 % en todos los muestreos. *Cryptomonas*, diatomeas pennadas y pequeños dinoflagelados eran los grupos de especies que seguían en orden de importancia, aunque en cantidades un orden de magnitud inferior a las monadas.

En la estación del talud (Est. T), la población de fitoplancton presentó un cambio de poblaciones a lo largo de la campaña. Los primeros días de muestreo la población estaba compuesta por diatomeas (principalmente *Pseudo-nitzschia pungens*), *Solenicola setigera* y monadas. Las monadas fueron paulatinamente más numerosas hasta que al final del muestreo llegaron a ser el grupo dominante. Destacar que en la estación T10, con una clara abundancia de pequeños flagelados, la población de fitoplancton difiere

completamente de aquellas poblaciones encontradas durante los días anteriores y posteriores.

4.3.3. Relaciones fotosíntesis - irradiancia

Los parámetros fotosintéticos obtenidos para las 35 curvas de fotosíntesis - irradiancia (P-E) (Tabla 4.1) realizadas durante la campaña AMBAR, presenta valores similares a aquellos encontrados en trabajos anteriores en esa misma región (Figueiras, comunicación personal). La tasa máxima de fotosíntesis (P_m^B) variaba desde 0.55 (Est. 16 a 50 m de profundidad) hasta 10.34 mgC (mgChl)⁻¹ h⁻¹ (est. 12 en superficie), siendo su valor medio de 2.74 ± 1.95 . La pendiente inicial de las curvas P-E, α^B , varía entre 0.004 (est. 17 a 30 m el 16/5/94) y 0.045 mgC (mg Chl)⁻¹ h⁻¹ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)⁻¹ (en la estación 17 en superficie el 17/5/94), con un valor medio de 0.0195 ± 0.0099 durante la campaña. El máximo rendimiento cuántico de la fijación de carbono (ϕ_m) oscilaba entre 0.020 ± 0.001 moles C (moles fotones)⁻¹ y el máximo teórico de 0.125 ± 0.025 moles C (moles fotones)⁻¹. El valor medio para toda la campaña fue de 0.07 ± 0.03 , lo que supone un elevado rendimiento medio.

Variación temporal. - Variación a lo largo de un día - La estación costera se muestreó 3 veces (C3, C5, C7) durante el día 12 de mayo lo que permitió realizar un estudio de la variación de los parámetros fotosintéticos a lo largo de un día. En la figura 4.5 se muestra el diagrama T-S de los muestreos realizados en la estación C. No se encontraron diferencias en salinidad durante el transcurso del día y si aparecieron pequeñas diferencias en la temperatura de la columna de agua debido al calentamiento superficial. Tampoco se encontraron diferencias en la composición de la población del

fitoplancton como ya se vio en el apartado anterior. Las variaciones a lo largo del día de los parámetros fotosintéticos en la estación costera muestran un incremento de P_m^B a mediodía (Tabla 4.1) (Harding et al. 1982, Harding et al. 1981). Sin embargo, los valores medios de P_m^B a lo largo del día fueron de $1.73 (\pm 0.4)$ y el valor medio de P_m^B en diferentes días fue de $2.45 (\pm 1.01)$. La pendiente inicial de la curva P-E, α^B , y ϕ_m , muestran una misma pauta presentando valores altos por la mañana y valores menores a mediodía. La media diaria de ϕ_m para esta estación fue de $0.068 (\pm 0.044 \text{ SD})$ moles C (moles de fotones⁻¹) que es el mismo rango que la media de ϕ_m para la campaña AMBAR.

La comparación de los distintos parámetros fotosintéticos a lo largo del día se realizó a través de la prueba de la t de Student y no se encontraron diferencias significativas en los parámetros fotosintéticos (P_m^B , $0.20 < P < 0.98$; α^B , $0.13 < P < 0.80$; ϕ_m , $0.08 < P < 0.69$) a lo largo de un día.

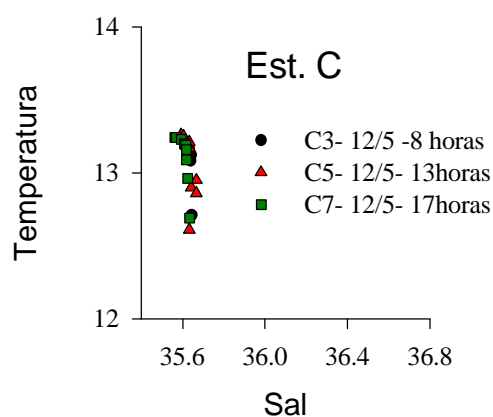


Figura 4.5. Diagrama T-S de los datos obtenidos en la estación costera para las muestras tomadas a 20 metros de profundidad durante el día 12 y 13 de mayo a diferentes horas.

TABLA 4.1. Parámetros fotosintéticos de las curvas P-E en la campaña AMBAR (primavera 1994).

Fecha	Estación	Z (m)	$P_m^B \pm SE$	$\alpha^B \pm SE$	r ²	$E_K \pm (SE)$	$\phi_m \pm (SE)$	
10/5/94	C1	0	3.85 ± 0.14	0.0220 ± 0.0209	0.97	175 ± 6	0.077 ± 0.007	
		25	4.19 ± 0.05	0.0340 ± 0.0011	1.00	123 ± 1	0.147 ± 0.004	
11/5/94	T4	0	5.33 ± 0.08	0.0295 ± 0.0108	1.00	181 ± 3	0.152 ± 0.005	
		20	2.17 ± 0.09	0.0170 ± 0.0019	0.97	127 ± 5	0.091 ± 0.010	
	T6	20	1.37 ± 0.15	0.0054 ± 0.0012	0.92	254 ± 28	0.033 ± 0.007	
12/5/94	C3	20	1.33 ± 0.05	0.0267 ± 0.0028	0.94	50 ± 2	0.118 ± 0.012	
	C5	20	2.13 ± 0.09	0.0074 ± 0.0005	0.99	290 ± 13	0.033 ± 0.002	
		0					—	
		20	1.72 ± 0.03	0.0202 ± 0.0010	0.99	85 ± 1	0.053 ± 0.001	
13/5/94	C12	0	2.21 ± 0.04	0.0280 ± 0.0013	0.99	79 ± 1	0.063 ± 0.001	
		20	2.48 ± 0.06	0.0357 ± 0.0026	0.98	69 ± 2	0.102 ± 0.001	
	12A	0	10.34 ± 0.95	0.0280 ± 0.0013	0.99	370 ± 34	0.074 ± 0.013	
		20	2.44 ± 0.10	0.0074 ± 0.0005	0.99	331 ± 13	0.020 ± 0.001	
14/5/94	T9	0	1.80 ± 0.05	0.0178 ± 0.0014	0.97	101 ± 3	0.091 ± 0.007	
		25	1.69 ± 0.04	0.0337 ± 0.0024	0.98	50 ± 1	0.103 ± 0.007	
	T10	50	2.17 ± 0.07	0.0143 ± 0.0012	0.98	151 ± 5	0.052 ± 0.004	
15/5/94	C14	20	2.86 ± 0.06	0.0289 ± 0.0016	0.99	99 ± 2	0.075 ± 0.004	
		12B	0	4.21 ± 0.10	0.0323 ± 0.0021	0.99	131 ± 3	0.064 ± 0.004
			20	2.14 ± 0.03	0.0184 ± 0.0010	0.99	116 ± 2	0.086 ± 0.004
			50	1.12 ± 0.03	0.0178 ± 0.0010	0.99	63 ± 2	0.101 ± 0.005
	T11	0	4.30 ± 0.14	0.0246 ± 0.0025	0.98	175 ± 6	0.075 ± 0.007	
		50	1.42 ± 0.05	0.0128 ± 0.0114	0.98	111 ± 4	0.089 ± 0.008	
16/5/94	16	0	2.86 ± 0.08	0.0168 ± 0.0011	0.99	170 ± 5	0.043 ± 0.002	
		30	0.86 ± 0.03	0.0076 ± 0.0006	0.98	114 ± 3	0.053 ± 0.004	
		50	0.55 ± 0.02	0.0123 ± 0.0009	0.98	44 ± 0	0.117 ± 0.008	
	17A	0	4.68 ± 0.19	0.0452 ± 0.0055	0.96	104 ± 4	0.102 ± 0.018	
		30	1.34 ± 0.04	0.0166 ± 0.0015	0.97	81 ± 2	0.095 ± 0.008	
	18A	0	3.17 ± 0.08	0.0193 ± 0.0015	0.99	164 ± 4	0.068 ± 0.005	
		30	1.38 ± 0.03	0.0186 ± 0.0013	0.98	74 ± 2	0.109 ± 0.008	
17/5/94	17B	0		0.0132 ± 0.0045	0.89		0.033 ± 0.001	
		30	1.94 ± 0.10	0.0043 ± 0.0002	0.99	451 ± 24	0.034 ± 0.002	
	25	0	0.57 ± 0.02	0.0048 ± 0.0004	0.98	117 ± 3	0.044 ± 0.003	
		60	0.56 ± 0.09	0.0131 ± 0.0027	0.73	43 ± 7	0.125 ± 0.025	
18/5/94	18B	0	3.17 ± 0.24	0.0107 ± 0.0016	0.96	297 ± 23	0.027 ± 0.004	
		30	5.30 ± 0.36	0.0139 ± 0.0014	0.98	381 ± 26	0.025 ± 0.003	
19/5/94	C16	0	5.46 ± 0.12	0.0249 ± 0.0013	0.99	220 ± 5	0.051 ± 0.002	
Media			2.74	0.01952		154	0.075	
Desviación standard			1.95	0.0099		106	0.035	

Variación entre días. El estudio de la variación entre días se realizó comparando los parámetros fotosintéticos de las estaciones C1, C3, C12 y C14 (20/ 25 m de profundidad) ya que todas ellas se muestrearon por la mañana. La prueba t de Student no mostró diferencias significativas (P_m^B , $0.05 < P < 0.74$; α^B , $0.09 < P < 0.36$; ϕ_m , $0.06 < P < 0.68$) pese a que los valores de la probabilidad en algunos casos son bajos. No obstante, los valores de la probabilidad son menores a los encontrados dentro de un mismo día por lo que la variación de los parámetros fotosintéticos entre días es mayor que la variación existente a lo largo del día.

Se ha visto que pese a existir una variación diaria de los parámetros fotosintéticos encontrándose los valores máximos a mediodía, esta no es significativa. Dicha periodicidad es probable que sea debida a ritmos circadianos endógenos de las células del fitoplancton (Harding et al. 1982), pero no está claro que factores exógenos como el fotoperiodo, la intensidad de luz y el aporte de nutrientes puedan modificar los patrones rítmicos. Diversos autores (Doty y Ouri, 1957; Malone, 1971; Harding et al. 1981a, 1981b) han sugerido que los factores ambientales, el estado de crecimiento de las células y tamaño de las células (asociado con la cinética de la toma y asimilación del nitrógeno) pueden influir en la amplitud y tiempo de las variaciones diarias en la fotosíntesis, pero no todas las generalizaciones han resultado ciertas. Los datos disponibles para la estación C y T muestran los máximos de α^B y P_m^B por la mañana ó a mediodía. Diversos autores (Shimada, 1958; Harris, 1973; Gargas et al., 1979; Platt et al., 1980) también han observado los parámetros fotosintéticos máximos por la mañana y a mediodía. No obstante existen otros estudios en los que los picos de los parámetros fotosintéticos aparecen por la tarde (Malone 1971; Prézelin y Ley, 1980). Nuestros resultados aparentemente difieren de aquellos encontrados en investigaciones anteriores

por Harding et al. (1982), quienes observaron una fuerte correlación entre las oscilaciones de α^B y P_m . Sin embargo, no se han encontrado variaciones significativas dentro de un mismo día o entre diferentes días.

Variabilidad espacial.- La variabilidad espacial de los parámetros fotosintéticos se estudió en la columna de agua realizando comparaciones de las distintas variables entre la capa superficial y la capa subsuperficial. Al comparar los parámetros fotosintéticos (P_m^B , α^B , E_k y ϕ_m) de ambas capas en la estación costera no se encontraron diferencias significativas entre la capa superficial y la subsuperficial (P_m^B , $P = 0.34$; α^B , $P = 0.35$; ϕ_m , $P = 0.50$). Tampoco se encontraron diferencias significativas entre los parámetros de la capa superficial y subsuperficial en la estación del talud (P_m^B , $P = 0.20$; α^B , $P = 0.24$; ϕ_m , $P = 0.40$). Esto permitió comparar ambas estaciones entre sí, y las tasas máximas de fotosíntesis (P_m^B) de ambas estaciones no muestran diferencias significativas (prueba t, $P = 0.67$). Tampoco aparecen diferencias significativas en los restantes parámetros fotosintéticos (α^B , $P = 0.09$; ϕ_m , $P = 0.74$). En ambas estaciones la capa superficial de la columna de agua está mezclada puesto que los parámetros no son estadísticamente distintos entre ambas capas. Además, al menos durante este periodo del año existe semejanza en las variables de la estación costera y la estación del talud.

Por último se estudió la variabilidad espacial de los parámetros fotosintéticos a lo largo de la sección encontrándose diferencias significativas (P_m^B , $0.004 < P < 0.47$; α^B , $0.0002 < P < 0.81$; ϕ_m , $0.02 < P < 0.41$). La variabilidad espacial de los parámetros fotosintéticos a lo largo de la sección fue determinante para averiguar el estado de la proliferación de fitoplancton encontrada en la región oceánica. Dicha

proliferación sufrió un hundimiento de unos 15 metros en dos días, lo que podría llevar a la población a un estado senescente o quizás a que la población se adaptase a las nuevas condiciones de baja intensidad de luz. Al comparar los parámetros fotosintéticos de aquellas estaciones situadas mas allá del límite de la plataforma costera (tomados el 16/5/94) se encontraron diferencias en P_m^B entre las muestras de superficie y las muestras subsuperficiales (prueba t de Student, $P = 0.02$). Sin embargo, no se encontraron diferencias en la pendiente inicial a^B ($P = 0.27$) lo que puede ser debido a cambios en el tamaño de las unidades fotosintéticas (PSU). Prézelin (1981) muestra los efectos de la alteración en el tamaño de las unidades fotosintéticas. Cuando existe una adaptación a baja intensidad de luz las células aumentan el tamaño de los centros de reacción (o unidades fotosintéticas). Como se puede ver en la figura 4.6 (Fig. 29 Prézelin 1981) cuando se produce un aumento en el tamaño de los centros de reacción de las células P_m^B disminuye proporcionalmente ya que la irradiancia captada por las células aumenta y la producción por unidad de clorofila es la misma y se produce un descenso en P_m^B . Sin embargo, la pendiente inicial de las curvas P-E no presenta dicha variación. Cuando estudiamos el aumento del tamaño de los centros de reacción expresando los parámetros fotosintéticos por unidad celular en lugar de expresarlos por clorofila nos encontramos con que la tasa máxima de fotosíntesis por célula no varía pese a que el aumento del tamaño de los centros de reacción y la pendiente inicial de la curva expresada por unidad celular aumenta.

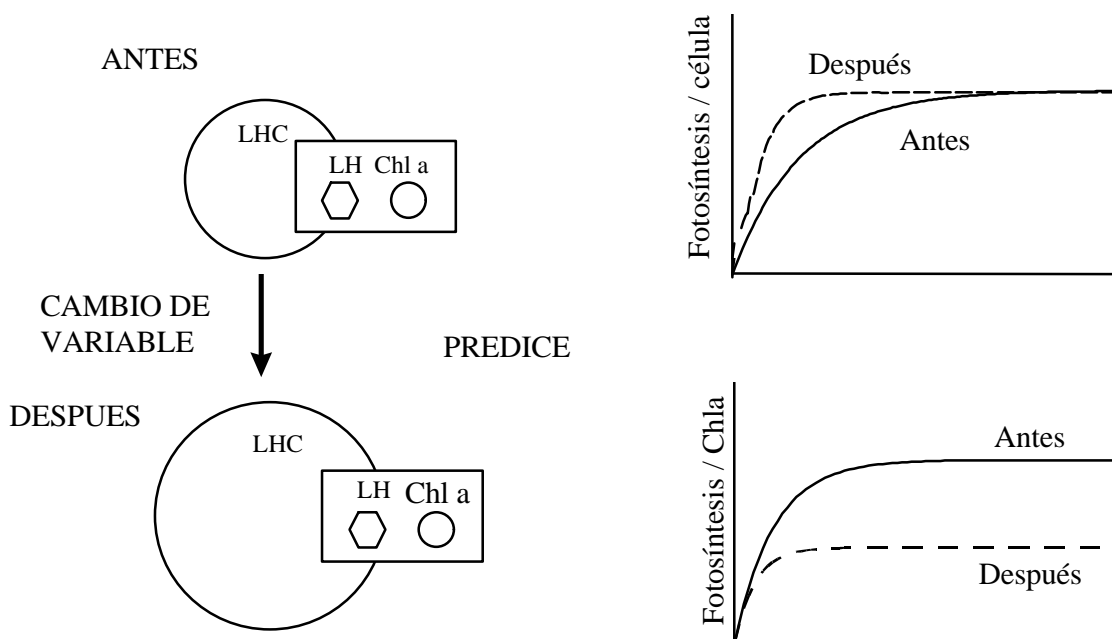


Figura 4.6. Esquema de las alteraciones en el tamaño de las unidades fotosintéticas y los cambios en los parámetros de las curvas P- E, expresados o bien normalizados al número de células (o normalizados a concentración de clorofila a *Representación esquemática de las relaciones entre las variaciones de tamaño de las unidades fotosintéticas y los cambios en los parámetros de las curvas P-E curves, expresados bien en base al número de células (curva superior) o bien en base a la concentración de clorofila (curvas inferiores). Obtenidos de la publicación de Prézelin 1981 (figura 29).*

Para comprobar que la población de fitoplancton encontrada en la región oceánica se estaba adaptando a las nuevas condiciones de irradiancia se normalizaron los parámetros fotosintéticos al número de células. No se encontraron variaciones en la tasa de fotosíntesis máxima expresada por unidad celular, P_m^C (prueba t de Student 0.66) y surgieron diferencias significativas en la pendiente inicial también normalizada al número de células (prueba t de Student 0.03). La proliferación de fitoplancton que se hundió unos 15 metros se encontraba adaptada a la menor irradiancia de las aguas más profundas.

4.3.4. Producción primaria

La producción primaria diaria en cada estación fue estimada considerando la irradiancia espectral a cada hora y a cada profundidad.

Primeramente se determinó la profundidad a la cual se encontraba el 1 % de la irradiancia superficial para cada estación. Esta profundidad es considerada como la profundidad de la capa fótica, la cual oscila entre los 50 y los 90 m de profundidad. La tasa máxima de fotosíntesis normalizada a clorofila, P_m^B y el espectro de absorción del fitoplancton toman valores distintos en la capa de mezcla y en la capa profunda. En aquellas estaciones en las que no existe capa de mezcla, la producción primaria integrada era estimada considerando intervalos de 1 metro desde la superficie hasta la región afótica. En aquellas estaciones en donde se disponía de los parámetros fotosintéticos y de los coeficientes de absorción del fitoplancton a una sola profundidad, dichos parámetros se aplican a toda la columna de agua siempre y cuando las condiciones físico-químicas de la columna de agua fuesen homogéneas. Los parámetros fotosintéticos y los espectros de absorción eran interpolados linealmente cuando se disponía de dichos parámetros a dos profundidades en alguna de las capas consideradas (capa de mezcla ó capa fótica). Otras variables como es la distribución de biomasa (concentración de clorofila a) y la irradiancia disponible fueron analizadas a cada metro de profundidad de la capa fótica.

La producción primaria diaria integrada en la columna de agua hasta la profundidad de la capa fótica (1 % de la irradiancia incidente en la superficie del mar) fue calculada como se describió previamente en la sección de material y métodos.

En la tabla 4.3 mostramos la producción primaria diaria. El valor máximo de producción primaria diaria (3243 mgC m⁻² día⁻¹) fue encontrado en la estación 16 (tomada el día 16/5/94) y el valor mínimo (1219 mgC m⁻² día⁻¹) fue encontrado en la estación más oceánica (25) durante el día 18/5/94. La producción primaria diaria a lo largo del transecto oceánico aumenta desde la estación situada en el talud hacia el océano siguiendo el mismo patrón de distribución que la concentración clorofila.

TABLA 4.2. Producción primaria diaria estimada considerando la irradiancia PUR durante la campaña AMBAR (primavera 1994).

Fecha	Estación	PP PUR
10/05/94	C1	2926
11/05/94	T4	2077
11/05/94	T6	1255
12/05/94	C3	1371
12/05/94	C5	1281
12/05/94	C7	1885
13/05/94	12	1312
13/05/94	C12	1766
14/05/94	T9	1893
14/05/94	T10	2200
14/05/94	C14	2434
15/05/94	12	2404
15/05/94	T11	2525
16/05/94	16	3243
16/05/94	17	2718
16/05/94	18	2003
17/05/94	17	1418
17/05/94	25	1219
18/05/94	18	2468
18/05/94	C16	1980
Media		2019
Desviación Standard		597

La estación costera se muestreo hasta tres veces en un mismo día a diferente hora y la producción primaria diaria fue calculada aplicando los parámetros obtenidos a las distintas horas como si los parámetros fuesen invariables durante el día. Se encontraron valores que oscilan entre 1281 y 1885 mgC m⁻² día⁻¹, la producción primaria media para ese día es de 1512 (± 326) mg C m⁻² día⁻¹. Cabe destacar que a pesar de que la máxima tasa máxima de fotosíntesis normalizada a clorofila, P_m^B , aparece a mediodía, la producción primaria diaria es mayor por la tarde, debido a que α^B a mediodía es muy pequeño y hay limitación de luz.

La evaluación de las oscilaciones diarias y su influencia en los modelos bio-ópticos ya ha sido tratada previamente por otros autores (Harding et al. 1981; Sournia 1974). Las estimaciones de producción primaria derivadas de las oscilaciones diarias de los parámetros de las relaciones P-E se estudiaron en dos ambientes diferentes (estación costera (C) y estación oceánica (T)) obteniendo una moderada variación en un día.

La variabilidad en la producción primaria diaria de la estación costera se debió en parte al método de muestreo porque las muestras eran tomadas a una misma posición geográfica pero a horas diferentes en lugar de ser recogidas en un tanque e ir submuestreando a diferentes horas del día. Sin embargo, cuando los parámetros fotosintéticos se consideran constantes a lo largo del día y se comparan las estimaciones de producción primaria diaria nos encontramos una mayor variación (54 %) a lo largo de un día que durante varios días. Harding et al. 1982 encontraron discrepancias en las estimaciones de la producción primaria atribuida a la periodicidad de los parámetros.

4.4 CONCLUSIONES

La variabilidad temporal de los parámetros fotosintéticos, tanto a lo largo del día como entre días, se estudio en la estación costera y no se encontraron diferencias significativas. Sin embargo existe mayor variabilidad de los parámetros fotosintéticos entre días que a lo largo del día.

El estudio de la variabilidad espacial de los parámetros fotosintéticos en la región oceánica mostró diferencias significativas. Dicha sección se repitió días más tarde y se observó el hundimiento de la biomasa la cual se encontraba adaptada a las nuevas condiciones de luz como se deduce de los parámetros fotosintéticos. Las tasas máximas de fotosíntesis fueron significativamente distintas en el transcurso de dos días mientras que las pendientes de las curvas P-E no fueron distintas. Expresando los parámetros fotosintéticos por célula sucede lo contrario, existen diferencias entre las pendientes y los P_m^C no son diferentes. Ello nos sugiere que la población de fitoplancton hundida se encuentra adaptada a las condiciones de menor irradiancia encontradas en aguas más profundas.

En el noroeste de la península Ibérica durante el periodo primaveral las variaciones diarias de los parámetros fotosintéticos del fitoplancton influyen de un modo moderado en los modelos bio-ópticos de producción primaria. Por ello creemos que se debe hacer un mayor esfuerzo para aumentar el conocimiento de producción primaria en dicha región cubriendo una mayor área en decremento de la variación diaria de la producción primaria.

CAPÍTULO QUINTO

Conclusiones.

1. Se obtuvo una única ecuación que permite corregir fácilmente el aumento del camino óptico (factor β) que aparece al concentrar en filtros de fibra de vidrio las muestras originales de fitoplancton en suspensión. Esto facilita enormemente la determinación de espectros de absorción del fitoplancton, ya que la medida directa en muestras originales es imposible debido a la baja concentración de células que existe en las muestras naturales.

2. El efecto de “histéresis” que se encuentra al comparar espectros de absorción en suspensión con espectros de absorción en filtro se atribuyó a la relativamente alta absorción que tiene el de naturaleza no pigmentaria (ej. restos de células, detritus) en relación con la absorción de los pigmentos en las regiones de baja absorción del espectro. De este modo las relaciones entre picos y valles del espectro son variables según se trate de muestras en suspensión o muestras en filtro, siendo más alta la relación pico:valle en muestras sobre filtro, lo que produce un bucle o efecto "histórico" cuando se compara el espectro en suspensión con el espectro en filtro. La sustracción de la absorción de material no pigmentario de los espectros de absorción disminuyó significativamente el llamado efecto de “histéresis”.

3. La reconstrucción de los espectros de absorción de poblaciones naturales de fitoplancton a partir de las concentraciones de pigmentos obtenidas por HPLC es

adecuada siempre que las especies de fitoplancton no difieran excesivamente de la forma esférica. En regiones donde las poblaciones naturales de fitoplancton presenten una elevada diversidad de formas (tal como sucede en sistemas de afloramiento), la determinación de los coeficientes de absorción a partir de la concentración del material en suspensión sobre filtros es un método mucho más fiable, rápido y sencillo.

4. La determinación del máximo rendimiento cuántico de la fijación de carbono a partir de los coeficientes de absorción del fitoplancton y del espectro de emisión de la lámpara del incubador, constituye una buena estimación de dicha variable bio-óptica en poblaciones naturales de fitoplancton, a pesar de la clara dependencia espectral que manifiesta el máximo rendimiento cuántico.

5. La producción primaria de poblaciones naturales de fitoplancton en condiciones de limitación de luz puede estimarse determinando la variación espectral de los parámetros bio-ópticos, lo que requiere procesar un gran número de muestras, o bien mediante modelos que incorporen el ϕ_m no espectral y los coeficientes de absorción espectrales. También puede estimarse la producción primaria realizando la reconstrucción del espectro de acción a partir del a_{ph} , aunque no se mejora la obtenida mediante el uso de ϕ_m no espectral y de los coeficientes de absorción del fitoplancton. El no tener en cuenta la variación espectral de los parámetros fotosintéticos siempre subestima los valores de producción primaria con limitación de luz.

6. Los parámetros bio-ópticos encontrados en la cuenca este del estrecho del Bransfield (Antártida) durante la campaña Ecoantar94, indican que la fotosíntesis del fitoplancton

en la capa de mezcla de estas aguas no se encuentra limitada por la luz. Esta deducción se hace a partir de la similitud encontrada entre los parámetros de saturación de luz de las curvas de fotosíntesis - luz, tanto espectrales como no espectrales, (E_{kPUR} , E_{kPAR}) y la luz media de la capa de mezcla (E_{umlPUR} , E_{umlPAR}). El rendimiento cuántico promedio en la columna de agua, significativamente menor que el rendimiento cuántico máximo, corrobora la deducción de que la incorporación de carbono no está limitada por la luz.

7. Las relaciones fotosíntesis - luz no espectrales durante esta campaña Ecoantar94 mostraron una ligera limitación por luz, mientras que las correspondientes relaciones espectrales indican saturación de luz. Como la fotosíntesis sucedía en intensidades de luz próximas a la saturación, la producción primaria estimada utilizando los parámetros bio-ópticos no espectrales era significativamente más baja que la producción primaria calculada considerando los parámetros espectrales. En este caso la subestimación llegó a ser hasta de un 24 %.

8. Los rendimientos cuánticos máximos obtenidos durante la campaña Ecoantar94 indicaban que la limitación por hierro de la fotosíntesis no debe ser importante en las aguas de la plataforma continental y en las aguas de deshielo, pero que puede ocurrir en las regiones de la confluencia del Mar de Weddell y el Mar de Scotia.

9. Los parámetros bio-ópticos encontrados en el noroeste de la península Ibérica durante la campaña Ambar no muestran variación temporal significativa. Pese a esto, la variación entre días es mayor que la que se da a lo largo de un día.

10. La proliferación de fitoplancton encontrada en la zona oceánica sufrió un hundimiento de unos 15 metros en dos días. La población de fitoplancton se encontraba adaptada a baja intensidad de luz presentando un mayor tamaño de la antena del fotosistema como se deduce de la comparación de los parámetros fotosintéticos expresados en función de la concentración de clorofila y del número de células.

11. Las estimaciones de la producción primaria diaria considerando la variabilidad diaria de los parámetros fotosintéticos es moderada mientras que la variación entre días es mayor. La producción primaria muestra una variación espacial con un incremento de la producción desde la región del talud hacia las estaciones oceánicas.

REFERENCIAS

- ALVAREZ-SALGADO, X.A., ROSÓN, G., PÉREZ, F.F. y PAZOS, P. 1993. Hydrographic variability off the Rías Baixas (NW Spain) during the upwelling season. *J. Geophys. Res.* 98: 14447-14455.
- AMBAR, I.J., FIUZA, A.F.G., BOYD, T. y FROUIN, R. 1984. Observations of a warm oceanic current flowing northward along the coasts of Portugal and Spain during November-December, 1983. *EOS Trans. Am. Geophys. Union* 67: 1054.
- ARBONES, B., FIGUEIRAS, F.G. y VARELA, M. enviado. Action spectrum and maximum quantum yield of carbon fixation in natural phytoplankton populations: implications for primary production estimates in the ocean. *Deep-Sea Res.*
- ARBONES, B., FIGUEIRAS, F.G. y ZAPATA, M. 1996. Determination of phytoplankton absorption coefficient in natural seawater samples: evidence of a unique equation to correct the pathlength amplification on glass-fiber filters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 137: 293-304.
- ARRIGO, K.R. y SULLIVAN, C.W. 1992. The influence of salinity and temperature covariation on the photophysiological characteristics of Antarctic sea ice microalgae. *J. Phycol.* 28: 746-756.
- AUSTIN, R.W. 1974. Inherent spectral radiance signatures of the ocean surface. In: *Ocean Color Analysis, SIO Reference 74-10*, University of California, San Diego, California, pp. 1-20.
- BABIN, M., MOREL, A. y GAGNON, R. 1994. An incubator designed for extensive and sensitive measurements of phytoplankton photosynthetic parameters. *Limnol. Oceanogr.* 39: 694-702.
- BABIN, M., THERIAULT, J.C., LEGENDRE, L. y CONDAL, A. 1993. Variations in the specific absorption coefficient for natural phytoplankton assemblages: Impact on estimates of primary production. *Limnol. Oceanogr.* 38(1): 154-177.
- BABIN, M., THERIAULT, J.C., NIEKE, B. y REUTER, R. 1995. Relationship between the maximum quantum yield of carbon fixation and the minimum quantum yield of chlorophyll *a* in vivo fluorescence in the Gulf of St. Lawrence. *Limnol. Oceanogr.* 40: 956-968.
- BAKER K.S., SMITH, R.C., BIDIGARE, R.R., PRÉZELIN, B.B. y LEWIS, M.R. 1990. A bio-optical model for the prediction of phytoplankton productivity during Fronts '85 and Watercolors '88. *Eos* 71: 147.
- BALCH, W., EVANS, R., BROWN, J., FELDMAN, G., MCCLAIN, C. y ESAIAS, W. 1992. The remote sensing of ocean primary productivity: use of new data compilation to test satellite algorithms. *J. Geophys. Res.* 97: 2279-2293.

- BANNISTER, T.T. 1974. A general theory of steady state phytoplankton growth in a nutrient saturated mixed layer. *Limnol. Oceanogr.* 19: 13-30.
- BANNISTER, T.T. y WEIDEMANN, A.D. 1984. The maximum quantum yield of phytoplankton photosynthesis. *J. Plank. Res.* 6: 277-294
- BERNER, T., DUBINSKY, Z., WYMAN, K. y FALKOWSKI, P.G. 1989. Photoadaptation and the package effect in *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae). *J. Phycol.* 25: 70-78
- BIDIGARE, R.R., MORROW, M.W., y KIERFER, D.A. 1989A. Derivate analysis of spectral absorption by photosynthetic pigments in the western Sargasso Sea. *J. Mar. Res.* 47: 323-341.
- BIDIGARE, R.R., ONDRUDEK, M.E., MORROW, M.W. y KIEFER, K.A. 1990. In vivo absorption properties of algal pigments. *Ocean Optics S.P.I.E.* X 1302: 290-302
- BIDIGARE, R.R., PRÉZELIN, B.B. y SMITH, R.C. 1992. Bio-optical models and the problems of scaling. In: *Primary production and biogeochemical cycling in the sea*, P. G. Falkowski and A. D. Woodhead, editors, Plenum Press, New York, pp. 175-212.
- BIDIGARE, R.R., SCHOFIELD, O. y PRÉZELIN, B.B. 1989b. Influence of zeaxanthin on quantum yield of photosynthesis of *Synechococcus* clone WH7803 (DC2). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 56: 177-188
- BIDIGARE, R.R., SMITH, R.C., BAKER, K.S. y MARRA, J. 1987. Oceanic primary production estimates from measurements of spectral irradiance and pigments concentrations. *Global Biogeochemical Cycles* 1: 171-186.
- BIRD, R.E. 1984. A simple, solar spectral model for direct-normal and diffuse horizontal irradiance. *Solar Energy* 32: 461-471.
- BLANTON, J.O., ATKINSON, L.P., FERNANDEZ DE CASTILLEJO, F. y MONTERO, A.L. 1984. Coastal upwelling off the Rias Bajas, Galicia, Northwest Spain I: Hydrographic studies. *Rapp. P-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.* 183: 79-90.
- BLANTON, J.O., TENORE, K.R., CASTILLEJO, F., ATKINSON, L.P., SCHWING, F.B. y LAVIN, A. 1987. The relationships of upwelling to mussel production in the Rías on the western coast of Spain. *J. Mar. Res.* 45: 497-511.
- BOYD, P.W., ROBINSON, C., SAVIDGE, G. y WILLIAMS, P.J. le B. 1995. Water column and se-ice primary production during Austral spring in the Bellingshausen Sea. *Deep-Sea Res. II.* 42: 1177-1200.
- BOYTON, W.R., KEMP, W.M. y KEEFE, C.W. 1982. A comparative analysis of nutrients and other factors influencing estuarine phytoplankton production, p. 69-90. In V.S. Kennedy [ed.], *Estuarine comparisons*. Academic.

- BRICAUD, A., BABIN, M., MOREL, A. y CLAUSTRE, H. 1995. Variability in the chlorophyll-specific absorption coefficients of natural phytoplankton: Analysis and parameterization. *J. Geophys. Res.* 100: 13321-13332.
- BRICAUD, A. y STRAMSKI, D. 1990. Spectral absorption coefficients of living phytoplankton and nonalgal biogenous matter: a comparison between the Peru upwelling area and the Sargasso Sea. *Limnol. Oceanogr.* 35: 562-582
- BURY, S.J., OWENS, N.J.P. y PRESTON, T. 1995. ^{13}C ^{15}N uptake by phytoplankton in the marginal ice zone of the Bellingshausen Sea. *Deep-Sea Res. II.* 42: 1225-1252.
- BUTLER, W.L. 1962. Absorption of light by turbid materials. *J. Opt. Soc. Am.* 52: 292-299
- BUTLER, W.L. 1978. Energy distribution in the photochemical apparatus of photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 29: 345-378.
- CAPELLA, J.E., ROSS, R.M., QUENTIN, L.B. y HOFMANN, E.E. 1992. A note on the thermal structure of the upper ocean in the Bransfield Strait- South Shetland Islands region. *Deep-Sea Res.* 39 (7-8): 1221-1229.
- CHALUP, M.S. y LAWS, E.A. 1990. A test of the assumptions and predictions of recent microalgal growth models with the marine phytoplankter *Pavlova lutheri*. *Limnol. Oceanogr.* 35: 583-596.
- CLEVELAND, J.S., PERRY, M.J., KIEFER, D.A. y TALBOT, M.C. 1989. Maximum quantum yield of photosynthesis in the northwestern Sargasso Sea. *J. Mar. Res.* 47: 869-889.
- CLEVELAND, J.S., y WEIDEMANN, A.D. 1993. Quantifying absorption by aquatic particles: A multiple scattering correction for glass-fiber filters. *Limnol. Oceanogr.* 38: 1321-1327
- CÔTÉ, B. y PLATT, T. 1984. Utility of light-saturation curves as an operational model for quantifying the effects of environmental conditions on phytoplankton photosynthesis. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 18: 57-66.
- CÔTÉ, B., y PLATT, T. 1983. Day-to-day variations in the spring-summer photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 28(2): 320-344.
- DAVIES-COLLEY, R.J. 1983. Optical properties and reflectance spectra of 3 shallow lakes obtained from a spectrophotometric study. *N Z J. Mar. Freshwater Res.* 17: 445-459

- de BAAR, H.J.W., de JONG, J.T.M., BAKKER, D.C.E., LÖSCHER, B.M., VETH, C. BATHMANN, U. y SMETACEK, V. 1995. Importance of iron for plankton blooms and carbon dioxide drawdown in the Southern Ocean. *Nature*. 373: 412-415.
- DOTY, M.S., y OGURI, M. 1957. Evidence for a photosynthetic daily periodicity. *Limnol. Oceanogr.* 2: 37-40.
- DOWER, K.M., LUCAS, M.I., PHILLIPS, R., DIECKMANN, G. y ROBINSON, D.H.. 1996. Phytoplankton biomass, P-I relationships and primary production in the Weddell Sea, Antarctica, during the austral autumn. *Polar Biol.* 16: 41-52.
- DUBINSKY, Z. 1980. Light utilization efficiency in natural phytoplankton communities. In: *Primary productivity in the sea*, P. G. Falkowski, editor, Plenum press, New York and London, pp. 83-97.
- DUBINSKY, Z., FALKOWSKI, P.G. y WYMAN, K. 1986. Light harvesting and utilization by phytoplankton. *Plant Cell Physiol.* 27:1335-1349.
- EDLER, L. 1979. Recommendations for marine biological studies in the Baltic Sea. *Phytoplankton and chlorophyll. Baltic Marine Biology* 5, 38pp.
- EL-SAYED, S.Z. 1970. On the productivity of the Southern Ocean, p.119-135. In: *Antarctic ecology*. Ed: Holgate, N.W. Academic Press.
- EL-SAYED, S.Z. 1987. Biological productivity of Antarctic waters: present paradoxes and emerging paradigms, p.1-21. In: *Antarctic aquatic Biology*, ed: El-SAYED, S.Z. y TOMO, A.P. SCAR.
- EPPLEY, R.W., STEWART, E., ABBOTT, M.R. y HEYMAN, U. 1985. Estimating ocean primary production from satellite chlorophyll. Introduction to regional differences and statistics for the Southern California Bight. *J. Plankton Res.* 7: 57-70.
- ESTRADA, M y DELGADO, M. 1990. Summer phytoplankton distributions in the Weddell Sea. *Polar Biol.* 10: 441-449.
- FASHAM, M.J.R. y PLATT, T. 1983. Photosynthetic response of phytoplankton to light: a physiological model. *Proc. R. Soc. London* 219: 355-370.
- FIGUEIRAS, F.G. y NIELL, F.X. 1987. Composición del fitoplancton en la Ría de Pontevedra (N.O. de España). *Investigación Pesquera* 51: 371-409.
- FIGUEIRAS, F.G. y PAZOS, Y. 1991. Microplankton assemblages in three Rías Baixas (Vigo, Arosa and Muros, Spain) with a subsurface chlorophyll maximum: their relationships to hydrography. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 76: 219-233.

- FIGUEIRAS, F.G., ESTRADA, M., LÓPEZ, O. y ARBONES, B. 1998. Photosynthetic parameters and primary production in the Bransfield Strait: relationships with mesoscale hydrographic structures. *J. Mar. Syst.* 17:129-141
- FIGUEIRAS, F.G., JONES, K.J., MOSQUERA, A.M., ALVAREZ-SALGADO, X.A., EDWARDS, A. y MACDOUGALL, N. 1994.. Red tide assemblage formation in an estuarine upwelling ecosystem: Ría de Vigo. *J. Plankton Res.* 16: 857-878.
- FIGUEIRAS, F.G., PÉREZ, F.F., PAZOS, Y. y RIOS, A.F. 1994. Light and productivity of Antarctic phytoplankton during austral summer in an ice edge region in the Weddell-Scotia Sea. *J. Plankton. Res.* 16: 233-253.
- FIGUEROA, F.L., JIMÉNEZ-GÓMEZ, F., VILLARINO, M.L., RODRÍGUEZ, J. y FIGUEIRAS, F.G. 1994. Underwater light field and phytoplankton distribution during a daily cycle in the Ría de Vigo (NW Spain). *Scientia Mar.* 58: 119-130.
- FOGG, G.E. 1977. Aquatic primary production in the Antarctic. *Philosophical Transaction-Royal Society of London* 279: 27-38.
- FRAGA, F. 1981. Upwelling off the Galician coast, Northwest Spain, p.176-182. In, *Coastal upwelling. Coastal and estuarine science* 1.
- FRAGA, F., MOURIÑO, C. y MANRIQUEZ, M. 1982. Las masas de agua en las costas de Galicia:junio- octubre. *Result. Exped. Cient.* 1110: 51-77.
- FROUIN, R., FIÚZA, A.F.G., AMBAR, I. y BOYD, T.J. 1990.Observations of a poleward surface current off the coasts of Portugal and Spain during winter. *J.Geophys. Res.* 95 (1): 679-691.
- GARCÍA, M.A., LÓPEZ, O., SOSPEDRA, J., ESPINO, M., GRÀCIA, V., MORRISON, G., ROJAS, P., FIGA, J., PUIGDEFÀBREGAS, J. y ARCILLA, A.S. 1994. Mesoscale variability in the Bransfield Strait region (Antarctica) during Austral summer. *Ann, Geophysicae.* 12: 856-867.
- GARGAS, E., HARE, I., MARTENS, P. y EDLER, L. 1979. Diel changes in phytoplankton photosynthetic efficiency in brackish waters. *Mar. Biol.* 52: 113-122.
- GARRIDO, J.L. y ZAPATA, M. 1993. High performance liquid chromatographic separation of polar and non-polar chlorophyll pigments from algae using a wide pore polymeric octadecylsilica column. *J High Resol Chromatogr* 16: 229-233
- GEIDER, R.J., PLATT, T. y RAVEN, J.A. 1986. Size dependence of growth and photosynthesis in diatoms: a synthesis. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 30: 93-104.
- GRELOWSKI, A., MAJEWICZ, A. y PASTUSZAK, M. 1986. Mesoscale hydrodynamic processes in the region of Bransfield Strait and the southern part of Drake Passage during BIOMASS-SIBEX 1983/84. *Polish Polar Res.*, 7: 353-369

- GUILLARD, R.R.L. y RYTHER, J.H. 1962. Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hadstedt and *Detonula confervacea* (Cleve). *Fran Can J. Microbiol.* 18: 229-239
- HANSEN, H.P., GRASSHOFF, K., STATHAM, P.J. y WILLIAMS, P.J.LEB. 1983. Automated chemical analysis. In: *Methods of Seawater analysis*, K. Grasshoff, Ehrhardt, M. y Kremling, K. editors, Verlag Chemie, Weinheim, pp. 347-395.
- HANSEN, D.V y RATTRAY, M.RR. 1966. New dimensions in estuarine classification. *Limnol. Oceanogr.* 11: 319-326.
- HARDING, L.W.J., MEESON, B.W., PREZELIN, B.B. y SWEENEY, B.M. 1981. Diel periodicity of photosynthesis in marine phytoplankton photosynthetic efficiency in brackish waters. *Mar. Biol.* 61: 95-105.
- HARDING, L.W.J., PREZELIN, B.B., SWEENEY, B.M. y COX, J.L. 1981. Diel oscillation in the photosynthesis-irradiance relationship of a planktonic marine diatom. *J. Phycol.* 17: 389-394.
- HARDING, L.W., PREZELIN, B.B., SWEENEY, D.H. y COX, J.L. 1982. Diel oscillations of the photosynthesis-irradiance (P-I) relationship in natural assemblage of phytoplankton. *Mar. Biol.* 67: 167-178.
- HARRIS, G.P. 1973. Diel and annual cycles of net plankton photosynthesis in Lake Ontario. *J. Fish. Res. B. Can.* 30: 1779-1787.
- HAXO, F.T. 1985. Photosynthesis action spectrum of the coccolithophorid, *Emiliania huxleyi* (Haptophyceae): 19'Hexanoyloxyfucoxanthin as antenna pigment. *J. Phycol.* 21: 282-287.
- HAYNES, R., BARTON, E.D. y PILLING, I. 1993. Development, persistence and variability of upwelling filaments off the Atlantic coast of Iberian Peninsula. *J. Geophys. Res.* 98: 22681-22692.
- HELBLING, E.W., VILLAFANE, V.E. y HOLM-HANSEN, O. 1995. Variability of phytoplankton distribution and primary production around Elephant Island, Antarctica, during 1990-1993. *Polar Biol.* 15: 233-246.
- HEWES, C.D., SAKSHAUG, E., REID, F.M.H. y HOLM-HANSEN, O. 1990. Microbial autotrophic and heterotrophic eucaryotes in Antarctic water: relationships between biomass and chlorophyll, adenosine triphosphate and particulate organic carbon. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 63: 27-35.
- HOLM-HANSEN, O., EL-SAYED, S.Z., FRANCESCHINI, G.A. y CUHEL, R.L. 1977. Primary production and the factors controlling phytoplankton growth in the Southern Ocean, p.11-50. In *Adaptations within Antarctic ecosystems: Proceedings of the Third SCAR Symposium on Antarctic Biology*. Smithsonian Institution.

- HOLM-HANSEN, O., LORENZEN, C.J. y HOLMES, R.W. 1965. Fluorometric determination of Chlorophyll. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. 30: 3-15.
- HOLM-HANSEN, O., y MITCHELL, B.G. 1991. Spatial and temporal distribution of phytoplankton and primary production in the western Bransfield Strait region. Deep-Sea Res. 38: 961-980.
- ITURRIAGA, R., MITCHELL, B.G. y KIEFER, D.A. 1988. Microphotometric analysis of individual particle absorption spectra. Limnol. Oceanogr. 33: 128-134
- JACQUES, G. 1983. Some ecophysiological aspects of Antarctic phytoplankton. Polar Biol. 2: 27-33.
- JEFFREY, S.W. 1980. Algal pigment systems. In: Falkowshi PG (ed) Primary productivity in the sea. Plenum press, New York and London, p 33-58
- KIEFER, D.A. y MITCHELL, B.G. 1983. A simple steady state description of phytoplankton growth based upon absorption cross section and quantum efficiency. Limnol. Oceanogr. 24: 770-776.
- KIEFER, D.A. y SOOHOO, J.B. 1982. Spectral absorption by marine particles of coastal waters of Baja California. Limnol. Oceanogr. 27: 492-499
- KIRK, J.T.O. 1980. Spectral absorption properties of natural waters: Contribution of the soluble and particulate fractions to light absorption in inland water of southeastern Australia. Aust J Mar Freshwater Res 31: 287-296
- KIRK, J.T.O. 1983. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, 509 pp.
- KISHINO, M., OKAMI, N., TAKAHASHI, M. y ICHIMURA, S. 1986. Light utilization efficiency and quantum yield of phytoplankton in a thermally stratified sea. Limnol. Oceanogr. 31: 557-566
- KISHINO, M., TAKAHASHI, N., OKAMI, N. y ICHIMURA, S. 1985. Estimation of the spectral absorption coefficients of phytoplankton in the sea. Bull. Mar. Sci. 37: 634-642.
- KLAAS, C. 1997. Microprotozooplankton distribution and their potential grazing impact in the Antarctic Circumpolar Current. Deep-Sea Res. II. 44: 375-393.
- KOLBER, Z., ZEHER, J. y FALKOWSKI, P.G. 1988. Effects of growth irradiance and nitrogen limitation on photosynthetic energy conversion in photosystem II. Plant Physiol. 88: 923-929.
- KROON, B., SCHOFIELD, O. y PRÉZELIN, B.B. 1993. Chromatic regulation of quantum yields for photosystem II charge separation, oxygen evolution and carbon fixation of *Heterocapsa pygmaea* (Pyrrophyta). J. Phycol. 29: 453-462.

- KYEWALYANGA, M.N., PLATT, T. y SATHYENDRANATH, S. 1992. Ocean primary production calculated by spectral and broad-band models. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 85: 171-185.
- KYEWALYANGA, M.N., PLATT, T. y SATHYENDRANATH, S. 1997. Estimation of the photosynthetic action spectrum: implication for primary production models. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 146: 207-223.
- KYEWALYANGA, M.N., PLATT, T., SATHYENDRANATH, S., LUTZ, V.A. y STUART, V. 1998. Seasonal variations in physiological parameters of phytoplankton across the North Atlantic. *J. Plankton Res.* 20: 17-42.
- LAWS, E.A. 1991. Photosynthetic quotients, new production and net community production in the open ocean. *Deep-Sea Res.* 38: 143-167.
- LAWS, E.A. y BANNISTER, T.T. 1980. Nutrient and light-limited growth of *Thalassiosira fluviatilis* in continuous culture, with implications for phytoplankton growth in the oceans. *Limnol. Oceanogr.* 25: 457-473.
- LEWIS, M., WARNOCK, R.E. y PLATT, T. 1985a. Absorption and photosynthetic action spectra for natural phytoplankton populations: Implications for production in the open ocean. *Limnol. Oceanogr.* 30: 794-806.
- LEWIS, M., WARNOCK, R.E., IRWIN, B. y PLATT, T. 1985b. Measuring photosynthetic action spectra for natural phytoplankton populations. *J. Phycol.* 21: 310-315.
- LEY, C.A. y BUTLER, W.L. 1980. Effects of chromatic adaptation on the photochemical apparatus of photosynthesis in *Porphyridium cruentum*. *J. Plant Physiol.* 65: 714-722.
- LINDLEY, S.T., BIDIGARE, R.R. y BARBER, R.T. 1995. Phytoplankton photosynthesis parameters along 140°W in the equatorial Pacific. *Deep-Sea Res. II.* 42: 441-463.
- LIZOTTE, M.P. y PRISCU, J.C. 1994. Natural fluorescence and quantum yields in vertically stationary phytoplankton from perennially ice-covered lakes. *Limnol. Oceanogr.* 39: 1399-1410.
- LOHRENZ, S.E., ARNONE, R.A., WIESENBURG, D.A. y DEPALMA, I.P. 1988. Satellite detection of transient enhanced primary production in the western Mediterranean Sea. *Nature* 335: 245-249.
- LONGHURST, A., SATHYENDRANATH, S., PLATT, T. y CAVERHILL, C. 1995. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *J. Plankton Res.* 17: 1245-1271.

- LUTZ, V. A., SATHYENDRANATH, S., HEAD, E.J.H. y LI, W.K.W. 1998. Differences between *in vivo* absorption and fluorescence excitation spectra in natural samples of phytoplankton. *J. Phycol.* 34: 214-227.
- MACCAULL, W.A. y PLATT, T. 1977. Diel variations in the photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 22: 723-731.
- MALONE, T.C. 1971. Diurnal rhythms in netplankton and nanoplankton assimilation ratios. *Mar. Biol.* 10: 285-289.
- MANDELLI, E.G. y BURKHOLDER, P.R. 1966. Primary productivity in the Gerlache and Bransfield Straits of Antarctica. *J. Mar. Res.* 24: 15-27.
- MARGALEF, R., DURÁN, M. y SAIZ, F. 1955. El fitoplancton en la Ría de Vigo de enero de 1953 a marzo de 1954. *Investigaciones Pesqueras*, tomo II: 83-130.
- MARTIN, J.H., GORDON, M.R. y FITZWATER, S.E. 1991. The case for iron. *Limnol. Oceanogr.* 36: 1793-1802.
- MEGARD, R.O., COMBS, W.S.J., SMITH, P.D. y KNOLL, A.S. 1979. Attenuation of light and integral rate of photosynthesis attained by planktonic algae. *Limnol. Oceanogr.* 24: 1038-1050.
- MITCHELL, B.G. y KIEFER, D.A. 1984. Determination of absorption and fluorescence excitation spectra for phytoplankton. In: *Marine phytoplankton and productivity*. (Eds: Holm-Hansen, O; Bolis, L; Gilles, R) Springer, New York, 157-169.
- MITCHELL, B.G. y HOLM-HANSEN, O. 1991. Observations and modeling of the Antarctic phytoplankton crop in relation to mixing depth. *Deep-Sea Res. II.* 38: 981-1007.
- MITCHELL, B.G. y KIEFER, D.A. 1988a. Chlorophyll a specific absorption and fluorescence excitation spectra for light-limited phytoplankton. *Deep-Sea Res. I* 35: 639-663.
- MITCHELL, B.G. y KIEFER, D.A. 1988b. Variability in pigment specific particulate fluorescence and absorption spectra in the northeastern Pacific Ocean. *Deep-Sea Res. I* 35: 665-689.
- MOORE, L.R., GOERICKE, R. y CHISHOLM, S.W. 1995. Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*: influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorption properties. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 116: 259-275
- MOREL, A. 1991. Light and marine photosynthesis: A spectral model with geochemical and climatological implications. *Progr. Oceanogr.* 26: 263-306.
- MOREL, A. y BRICAUD, A. 1981. Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium, and application to specific absorption of phytoplankton. *Deep Sea Res.* 28A: 1375-1393

- MOREL, A., ANTOINE, D., BABIN, M. y DANDONNEAU, y. 1996. Measures and modeled primary production in the northeast Atlantic (EUMELI JGOFS program): the impact of natural variations in photosynthetic parameters on model predictive skill. *Deep-Sea Res. I* 43: 1273-1304.
- MORROW, J.H., CHAMBERLIN, W.S. y KIEFER, D.A. 1989. A two-component description of spectral absorption by marine particles. *Limnol. Oceanogr.* 35: 1500-1509
- MOURIÑO, C. y FRAGA, F. 1985. Determinación de nitratos en agua de mar. *Investigación Pesquera* 49: 81-96.
- MYERS, J. 1980. On the algae: thoughts about physiology and measurements of efficiency. In: *Primary productivity of the sea*, P. G. Falkowski, editor, Plenum Press, New York, pp. 1-16.
- MYERS, J., GRAHAM, J.R. y WANG, R.T. 1980. Light harvesting in *Anacystis nidulans* studies in pigment mutants. *Plant Physiol.* 66: 1144-1149.
- NEALE, P.J., y RICHERSON, P.J. 1987. Photoinhibition and the diurnal variation of phytoplankton photosynthesis- I: Development of a photosynthesis-irradiance model from studies of in situ responses. *J. Plank. Res.* 9: 167-193.
- NELSON, D.M. y SMITH, W.O. 1986. Phytoplankton bloom dynamics of the western Ross Sea ice edge-II. Mesoscale cycling of nitrogen and silicon. *Deep Sea Res.* 33: 1389-1412.
- NELSON, D.M., SMITH, W.O.JR, GORDON, L.I. y HUBER, B.A. 1987. Spring distributions of density, nutrients and phytoplankton biomass in the ice-edge zone of the Weddell/Scotia Sea. *J. Geophys. Res.* 92. 7181-7190
- NELSON, J.R. y ROBERTSON, C.Y. 1993. Detrital spectral absorption: Laboratory studies of visible light effects on phytodetritus absorption, bacterial spectral signal, and comparison to field measurements. *J. Mar. Res.* 51: 181-207
- NELSON, N.B. y PRÉZELIN, B.B. 1990. Chromatic light effects and physiological modeling of absorption properties of *Heterocapsa Pygmaea* (=Glenodinium sp.). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 63: 37-46
- NELSON, N.B., PRÉZELIN, B.B. y BIDIGARE, R.R. 1993. Phytoplankton light absorption and the package effect in California coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 94: 219-227
- NEORI, A., VERNET, M., HOLM-HANSEN, O. y HAXO, F.T. 1988. Comparison of chlorophyll far red fluorescence excitation spectra with photosynthetic oxygen action spectra for photosystem II in algae. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 44: 297-302.

- NIILER, P.P., AMOS, A. y HU, J.H. 1991. Water masses and 200 m relative geostrophic circulation in the western Bransfield Strait region. *Deep-Sea Res.*, 38: 943-959
- PÉREZ, F.F., FIGUEIRAS, F.G. y RÍOS A.F. 1994a. Nutrient depletion and particulate matter near the ice-edge in the Weddell Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 112: 143-153.
- PÉREZ, F.F., TOKARCZYK, R., FIGUEIRAS, F.G. y RÍOS A.F. 1994b. Water masses and phytoplankton biomass distribution during summer in the Weddell Sea marginal ice zone. *Oceanologica Acta*, 17(2): 191-199.
- PICKETT, J.M. y MYERS, J. 1966. Monochromatic light saturation curves for photosynthesis in *Chlorella*. *Plant Physiol.* 41: 90-98.
- PLATT, T. 1986. Primary production of the ocean water column as a function of surface light intensity: algorithms for remote sensing. *Deep-Sea Res. I* 33: 149-164.
- PLATT, T. y JASSBY, A.D. 1976. The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. *J. Phycol.* 12: 421-430.
- PLATT, T. y SATHYENDRANATH, S. 1988. Oceanic primary production: estimation by remote sensing at local and regional scales. *Science* 241: 1613-1620.
- PLATT, T., CAVERHILL, C. y SATHYENDRANATH, S. 1991. Basin-scale estimates of oceanic primary production by remote sensing: the North Atlantic. *J. Geophys. Res.* 96: 15147-15159.
- PLATT, T., GALLEGOS, C.L. y HARRISON, W.G. 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *J. Mar. Res.* 38: 687-701.
- PLATT, T., SATHYENDRANATH, S., ULLOA, O., HARRISON, W.G., HOEPFFNER, N. y GOES, J. 1992. Nutrient control of phytoplankton photosynthesis in the western north Atlantic. *Nature*. 356: 229-231.
- PRÉZELIN, B.B. 1981. A review: light reactions in photosynthesis, p.1-43. In, *physiological ecology of phytoplankton*. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*
- PRÉZELIN, B.B. y BOCZAR, B.A. 1986. Molecular bases of cell absorption and fluorescence in phytoplankton: potential applications to studies in optical oceanography. *Progr. Phycol. Res.* 4: 350-464.
- PRÉZELIN, B.B. y GLOVER, H.E. 1991. Variability in time/space estimates of phytoplankton, biomass and productivity in the Sargasso Sea. *J. Plankton Res.* 13: 45-67.
- PRÉZELIN, B.B. y LEY, A.C. 1980. Photosynthesis and chlorophyll a fluorescence rhythms of marine phytoplankton. *Mar. Biol.* 55: 295-307.

- PRÉZELIN, B.B., BIDIGARE, R.R., MATLICK, H.A. y VER HOVEN, B. 1987. Diurnal patterns of size-fractionated primary productivity across a coastal front. *Mar. Biol.* 96: 563-574.
- SAKSHAUG, E. y SLAGSTAD, D. 1991. Light and productivity of phytoplankton in polar marine ecosystems: a physiological view. *Polar Res.* 10: 69-85.
- SAKSHAUG, E. y HOLM-HANSEN, O. 1986. Photoadaptation in Antarctic phytoplankton: variations in growth rate, chemical composition and P versus I curves. *J. Plankton. Res.* 8: 459-473.
- SAKSHAUG, E., ANDRESEN, K. y KIEFER, D.A. 1989. A steady state description of growth and light absorption in the marine planktonic diatom *Skeletonema costatum*. *Limnol. Oceanogr.* 34: 198-205.
- SAKSHAUG, E., JOHNSEN, G., ANDRESEN, K. y VERNET, M. 1991. Modelling of light-dependent algal photosynthesis and growth: experiments with the Barents Sea diatoms *Thalassiosira nordenskiöldii* and *Chaetoceros furcellatus*. *Deep-Sea Res. I* 38: 415-430.
- SAKSHAUG, E., y HOLM-HANSEN, O. 1984. Factors governing pelagic production in polar oceans, p. 1-18. *In* O. Holm-Hansen, L. Bolis, and R. Gilles [eds.], *Marine phytoplankton and productivity*. Springer.
- SATHYENDRANATH, S., LAZZARA, L. y PRIEUR, L. 1987. Variations in the spectral values of specific absorption of phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 32: 403-415
- SATHYENDRANATH, S., PLATT, T., CAVERHILL, C.M., WARNOCK, R.E. y LEWIS, M.R. 1989. Remote sensing of oceanic primary production: computation using a spectral model. *Deep-Sea Res.* 36: 431-453.
- SCHOFIELD, O., BIDIGARE, R.R. y PRÉZELIN, B.B. 1990. Spectral photosynthesis, quantum yield and blue-green light enhancement of productivity rates in the diatom *Chaetoceros gracile* and the prymnesiophyte *Emiliana huxleyi*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 64: 175-186.
- SCHOFIELD, O., PRÉZELIN, B.B. y JOHNSEN, G. 1996. Wavelength dependency of the maximum quantum yield of carbon fixation from two red tide dinoflagellates, *Heterocapsa pygmaea* y *Prorocentrum minimum* (Pyrrophyta): implications for measuring photosynthetic rates. *J. Phycol.* 32: 574-583.
- SCHOFIELD, O., PRÉZELIN, B.B., BIDIGARE, R.R. y SMITH, R.C. 1993. In situ photosynthetic quantum yield. Correspondence to hydrographic and optical variability within the Southern California Bight. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 93: 25-37.

- SCHOFIELD, O., PRÉZELIN, B.B., SMITH, R.C., STEGMANN, P.M., NELSON, N. B., LEWIS, M.R. y BAKER, K.S. 1991. Variability in spectral and nonspectral measurements of photosynthetic light utilization efficiencies. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 78: 253-271.
- SHIBATA, K. 1958. Spectrophotometry of intact biological materials. Absolute and relative measurements of their transmission, reflection and absorption spectra. *Biochem.* 45: 599-623
- SHIBATA, K., BENSON, A.A. y CALVIN, M. 1954. The absorption of suspensions of living micro-organisms. *Biochim. Biophys. Acta* 15: 461-470
- SHIMADA, B.M. 1958. Diurnal fluctuations in photosynthetic rate and chlorophyll a content of phytoplankton from Eastern Pacific waters. *Limnol. Oceanogr.* 3: 336-339.
- SHUTER, B. 1979. A model of physiological adaptation in unicellular algae. *J. Theor. Biol.* 78: 519-552.
- SIEVERS, H.A. 1982. Descripción de las condiciones oceanográficas físicas como apoyo al estudio de la distribución y comportamiento del krill. *INACH Serie Científica*, 28: 87-136.
- SMETACEK, V., SCHREK, R. y NÖTHIG, E.M. 1990. Seasonal and regional variation in the pelagial and its relationship to the life history cycle of krill, p. 103-114. In K.R. Kerry and G. Hempel [eds.], *Antarctic ecosystems. Ecological change and conservation*. Springer.
- SMITH, R. C., PRÉZELIN, B.B., BIDIGARE, R.R. y BAKER, K.S. 1989. Bio-optical modeling of photosynthetic production in coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* 34: 1524-1544.
- SMITH, W.O. y NELSON, D.M. 1985. Phytoplankton bloom produced by a receding ice edge in the Ross Sea: spatial coherence with density field. *Science* 227: 163-166.
- SMITH, W.O. y NELSON, D.M. 1986. Importance of ice edge phytoplankton production in the Southern Ocean. *Bioscience* 36: 251-257.
- SOOHOO, J.B., PALMISANO, A.C., KOTTMEIER, S.T., LIZOTTE, M.P., SOOHOO, S.L. y SULLIVAN, C.W. 1987. Spectral light absorption and quantum yield of photosynthesis in sea ice microalgae and a bloom of *Phaeocystis pouchetii* from McMurdo Sound, Antarctica. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 39: 175-189.
- SOSIK, H.M. 1996. Bio-optical modeling of primary production: consequences of variability in quantum yield and specific absorption. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 143: 225-238.

- SOSIK, H.M., y MITCHELL, B.G. 1994. The effects of temperature on growth, light absorption, and quantum yield in *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae). *J. Phycol.* 30: 833-840.
- SOURNIA, A. 1974. Circadian periodicities in natural populations of marine phytoplankton. *Adv. mar. Biol.* 12: 325-389.
- SPENCER, J.W. 1971. Fourier series representation of the position of the sun. *Search* 2: 171.
- SULLIVAN, C.W., ARRIGO, K.R., McCLAIN, C.R., COMISO, J.C. y FIRESTONE, J. 1993. Distribution of phytoplankton blooms in the Southern Ocean. *Science*. 262: 1832-1837.
- THEKAEKARA, M.P. 1977. Solar irradiance, total and spectral, p.37-59. In, *Solar Energy Engineering*. Academic.
- TILSTONE, G.H., FIGUEIRAS, F.G. y FRAGA, F. 1994. Upwelling-downwelling sequences in the generation of red tides in a coastal upwelling system. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 112: 241-253.
- TILZER, M.M., ELBRÄCHTER, M., GIESKES, W.W. y BEESE, B. 1986. Light-temperature interactions in the control of photosynthesis in Antarctic phytoplankton. *Polar Biol.* 5: 105-111.
- TOKARCZYK, R. 1987. Classification of water masses in the Bransfield Strait and Southern part of the Drake Passage using a method of statistical multidimensional analysis. *Pol. Polar Res.* 8: 333-366.
- TRÜPER, H.Q. y YENTSCH, C.S. 1967. Use of glass fiber filter for the rapid preparation of in vivo absorption spectra of photosynthetic bacteria. *J. Bact.* 94: 1255-1256
- UTERMÖHL, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton - Methodik. *Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.*, 9: 1-38
- VALDES, L., ALVAREZ-OSSORIO, M.T., LAVIN, A., VARELA, M. y CARBALLO, R. 1991. Ciclo anual de par metros hidrográficos, nutrientes y plancton en la plataforma continental de La Coruña (NO, España). *Bol. Inst. Esp. Oceanog.* 7: 91-137.
- VAN DE HULST, H.C. 1957. *Light scattering by small particles*. John Wiley, New York
- VERNET, M., NEORI, A. y HAXO, F.T. 1989. Spectral properties and photosynthetic action in red tide populations of *Procentrum micans* and *Gonyaulax polyedra*. *Mar. Biol.* 103: 365-371.

-
- WEBB, W.L., NEWTON, M. y STARR, D. 1974. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: a mathematical model. *Oecologia* 17: 281-291.
- WELSCHMEYER, N.A. y LORENZEN, C.J. 1981. Chlorophyll-specific photosynthesis and quantum efficiency at subsaturating light intensities. *J Phycol.* 17: 283-293.
- YENTSCH, C.S. 1962. Measurement of visible light absorption by particulate matter in the ocean. *Limnol. Oceanogr.* 7: 207-217
- YENTSCH, C.S. y MENZEL, D.W. 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.* 10: 221-231.
- ZANEVELD, J.R.V., KITCHEN, J.C. y MUELLER, J.L. 1993. Vertical structure of productivity and its vertical integration as derived from remotely sensed observations. *Limnol. Oceanogr.* 38: 1384-1393.