

Tesis de Licenciatura

“Biomasa y estructura de la comunidad del mesozooplancton, en la plataforma continental del NO N de la Península Ibérica, durante las transiciones invierno primavera de 2002 y 2003”

Gonzalo González-Nuevo González

INTRODUCCIÓN	2
MATERIAL Y MÉTODOS	7
LUGAR DE ESTUDIO	7
ESTRATEGIA DE MUESTREO	9
PROCESAMIENTO Y ANÁLISIS NUMÉRICO DE LOS DATOS	9
<i>Datos meteorológicos e hidrográficos</i>	9
<i>Datos de mesozooplancton obtenidos mediante OPC</i>	10
<i>Muestras de red</i>	11
<i>Cartografiado de los datos</i>	12
RESULTADOS	13
COMPARACIÓN ENTRE DATOS PROCEDENTES DE OPC Y MUESTRAS DE RED	13
<i>Biomasa de mesozooplancton</i>	13
<i>Espectros normalizados de biomasa-tamaño</i>	15
CAMPAÑAS OCEANOGRÁFICAS <i>PELACUS 0302</i> Y <i>PELACUS 0303</i>	16
<i>Condiciones meteorológicas e hidrográficas</i>	16
<i>Distribuciones de fitoplancton</i>	24
<i>Distribuciones de mesozooplancton</i>	26
<i>Comparación entre las distribuciones de fitoplancton y mesozooplancton</i>	29
DISCUSIÓN	29
COMPARACIÓN ENTRE DATOS DE OPC Y MUESTRAS DE RED	29
CAMPAÑAS OCEANOGRÁFICAS <i>PELACUS 0302</i> Y <i>PELACUS 0303</i>	36
CONCLUSIONES	39
ANEXO: PROGRAMA INFORMÁTICO PARA EL ANÁLISIS DE DATOS OPC	40
INTRODUCCIÓN	40
DIAGRAMA DE FLUJO	41
ESTRUCTURA DEL PROGRAMA	41
<i>Módulo de transformación y almacenamiento de los datos</i>	41
<i>Módulos de cálculo</i>	42
<i>Módulo de organización de datos</i>	43
<i>Módulo de acoplamiento con datos de hidrografía</i>	43
<i>Salidas Gráficas</i>	44
BIBLIOGRAFÍA	45

INTRODUCCIÓN

La transferencia de energía desde los productores primarios hacia niveles tróficos superiores depende críticamente del número de conexiones tróficas que se establezcan (Sommer y Stibor, 2002). En los ecosistemas marinos podemos definir dos modelos básicos de estructura trófica. De acuerdo con el modelo clásico (Steel 1974), la transferencia de energía tiene lugar fundamentalmente a través de 3 niveles, desde el microfitoplancton (en términos operativos, fitoplancton $> 5 \mu\text{m}$) al mesozooplancton (integrado mayormente por copépodos) y de éstos a los peces planctívoros (e.g. arenque, sardina, anchoa...). Este modelo fue cuestionado hace un cuarto de siglo al considerarse el papel desempeñado por los organismos que constituyen el 'bucle microbiano' (picoplancton autótrofo y heterótrofo, protozoos, metazoos) (Azam 1983). De acuerdo con el modelo de bucle microbiano, la producción primaria se encuentra sustentada principalmente por fitoplancton $< 5 \mu\text{m}$, y la energía se transfiere a través del nano- y microzooplancton antes de llegar al mesozooplancton (picofitoplancton \rightarrow nanoflagelados heterótrofos \rightarrow ciliados \rightarrow mesozooplancton \rightarrow peces planctívoros). Los dos modelos coexisten en condiciones naturales, si bien las evidencias indican que la transferencia de energía de acuerdo al modelo clásico predomina en ambientes eutróficos con elevados niveles de turbulencia, como los sistemas de afloramiento o durante los periodos de transición de primavera y otoño en latitudes medias, mientras que el bucle microbiano predomina en situaciones oligotróficas con bajo nivel de turbulencia, como las que ocurren en el centro de los grandes giros oceánicos o durante el periodo estival en zonas templadas (Cushing, 1989). En estas dos configuraciones tróficas, el mesozooplancton desempeña un papel relevante al actuar como filtro energético entre los productores primarios y las especies de peces planctívoros (Runge 1988), si bien ocupando niveles tróficos diferentes en el entramado trófico y por lo tanto canalizando un porcentaje distinto de la energía fijada por el fitoplancton.

Los organismos que componen la comunidad planctónica presentan una distribución parcheada resultante de la interacción entre diversos procesos físicos de mezcla y transporte (e.g. afloramiento costero,

torbellinos...) y biológicos (e.g. reproducción, mortalidad, tactismos...) (Haury et al. 1978). Tanto los procesos físicos más energéticos como los procesos biológicos que nos ocupan tienen lugar a escalas espaciales y temporales intermedias (*i.e.* meso-escala; O: 10-100 km, días-semanas). (Huntley et al., 2000). Por ello es necesario aplicar estrategias y métodos de muestreo que permitan capturar la variabilidad de meso-escala y suministren información simultánea de las distintas variables físicas, químicas y biológicas ecológicamente relevantes.

Tradicionalmente, la caracterización del mesozooplankton se ha realizado utilizando técnicas de muestreo con redes (e.g. red simple, bongos, WP2...). La aplicación de estos métodos plantea algunos problemas de resolución espacio-temporal, ya que proporcionan información integrada respecto al volumen de agua muestreado y su aplicación requiere un consumo relativamente alto de tiempo durante las fases de ejecución del muestreo y posterior procesamiento de las muestras en laboratorio. Por otra parte resultan difíciles de acoplar con otros sistemas de adquisición de otras variables. La ventaja que presentan estas técnicas es que proporcionan información acerca de la composición específica de la comunidad. Es posible obtener una mayor resolución espacio-temporal mediante la utilización de sistemas de redes multi-apertura (e.g. LHPR, MOCNESS...) que permiten obtener muestras para distintos volúmenes de agua sin necesidad de interrumpir el muestreo (Harris et al., 2000). No obstante, este tipo de redes son de complicado manejo y los resultados que se obtienen también resultan difíciles de integrar con otras variables.

En la pasada década se han desarrollado una variedad de sistemas de muestreo automáticos que permiten resolver los patrones de variabilidad espacio-temporal y facilitan la obtención de información simultánea de distintas variables (Harris et al., 2000). Podemos dividirlos en dos grandes grupos según que su forma de operar se base en principios acústicos u ópticos. Entre estos últimos se encuentra el contador óptico de plancton ('optical plankton counter', OPC, Figura 1) (Herman 1988, 1992). Este sensor utiliza las propiedades eléctricas de la luz para caracterizar la distribución de tamaños de las partículas comprendidas entre 0.2 y 20 mm, el rango de tamaños del meso- y macroplankton. Su utilización en combinación con otros

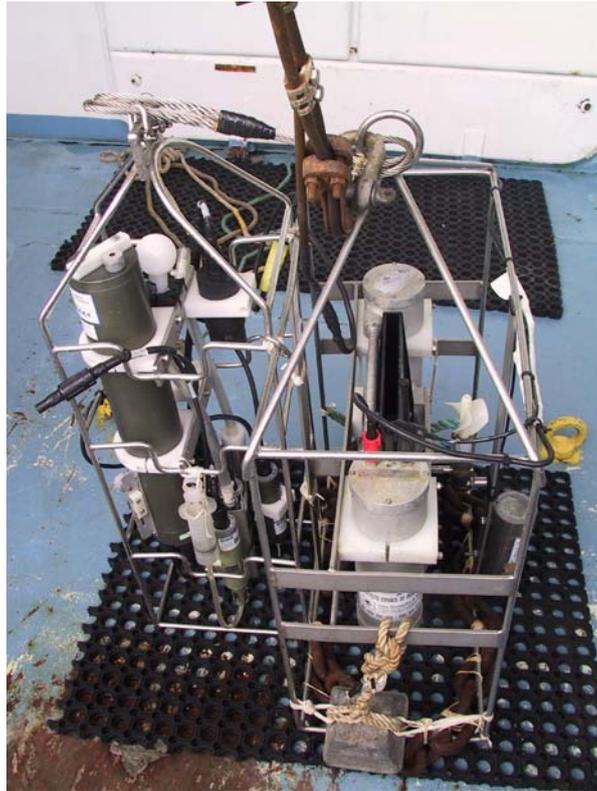


Figura 1. Contador Óptico de Plancton (OPC, derecha) acoplado con una sonda CTD (izquierda)

tipos de sensores (e.g. sondas integradas tipo CTD, fluorómetros...) permite obtener medidas simultáneas de variables físicas y biológicas a tiempo real y con una elevada resolución espacio-temporal. Desde su aparición, el OPC ha sido empleado tanto en ecosistemas marinos como de agua dulce (Sprules, 1998) con distintos objetivos, tales como el estudio de la distribución del mesozooplankton y su relación con parámetros físicos (Huntley et al. 1995, Galliene et al. 2001), la caracterización de los patrones de distribución de distintas especies (Heath et al. 2000, Herman et al, 1993), y el desarrollo de modelos ecológicos (Wood-Walker, 2001, Edvarsen et al. 2002).

Se han realizado diversos estudios comparativos entre los datos obtenidos mediante este sensor y los obtenidos mediante distintos tipos de redes de muestreo, tales como redes simples (Ruberg y Edie, 2000), bongo (Huntley et al, 1995; Herman, 2002), WP2 (Hopcroft, 2002; Labat et al., 2002; Mustard et al., 2002), BIONESS (Herman 1988, 1992), LHPR (Grant et al, 2001; Holliday et al, 2001). Los resultados de estas comparaciones son contradictorios, mostrando un rango muy variable de relaciones entre ambos métodos de muestreo (Tabla 1). Esta variabilidad es producida por las

Tabla 1.- Revisión de trabajos de comparación entre datos adquiridos mediante OPC y técnicas de red.

Referencia	Red	Comparación (unidades)	Resultados	Explicación
Herman (1988)	BIONESS	Concentración total. Concentración por clases de volumen.	Subestima 3-4 veces Encuentra similitudes	Coincidencia. Pérdida de las clases de menor tamaño con el OPC.
Herman (1992)	BIONESS (243µm)	Concentración total-.	Subestima 3 veces por termino medio. Las estimaciones mejoran con la profundidad.	Coincidencia. Ángulo de orientación de las partículas. Interferencia por el fitoplancton.
Huntley et al (1995)	Bongo (155 µm)	Concentración. Espectros de biomasa.	Variabilidad en los resultados. Buenos ajustes en los espectros.	Escape de copépodos Errores a concentraciones bajas en los dos sistemas.
Grant et al. (2000)	LHPR (200 µm)	Concentración.	Relación muy variable (OPC / LHPR). Llega a ser 81:1	Cálculo del flujo. Poro de red. Coincidencia.
Ruberg y Eddie (2000)	Red simple de plancton (153 µm)	Concentración. Biomasa.	Ajustes buenos en épocas en las que dominan organismos grandes, y sobrestimación del OPC con dominio de organismos pequeños.	Coincidencia. Velocidad y ángulo durante el muestreo. Extrusión y bloqueo de la red.
Halliday et al. (2001)	LHPR (200 µm)	Concentración. Distribuciones (ESD).	El OPC sobrestima en un factor de 5.	Escape y extrusión. Poro de red.
Hopcroft (2001)	WP2 (64 µm)	Distribuciones ESD/Prosoma.	Un buen ajuste general pero con diferencias locales en las distribuciones.	Escape de copépodos. Ángulo de orientación de las partículas.
Labat et al (2002)	WP2 (200 µm)	Espectros de biovolumen de pescas verticales de WP2 con transeptos ondulantes de OPC.	Grandes diferencias	Ángulo de orientación de las partículas. Diferencia en las escalas de muestreo.
Mustard et al (2002)	WP2 (200 µm)	Concentración. Distribuciones de tamaño.	OPC sobrestima (el factor llega a ser > 33)	Coincidencia. Interferencia por el fitoplancton.
Herman (2002)	Bongo (80 µm)	Logaritmo biomasa total.	Relaciones próximas al 1:1	Coincidencia. Interferencia por el fitoplancton.

limitaciones inherentes a cada técnica de muestreo, tales como el escape de organismos, la extrusión, la eficiencia de filtrado o la estimación del volumen muestreado en el caso de las redes (Mustard et al., 2002), o, en el caso del OPC, los problemas de coincidencia (Wood-Walker et al., 2000), de interferencia por el fitoplancton (Mustard et al., 2002), el efecto de la turbidez (Zhang et al., 2000), o la orientación de las partículas al atravesar el haz de luz del sensor (Herman, 1992).

La mayoría de los trabajos que estudian la distribución de mesozooplancton en la plataforma continental del oeste y norte de la Península Ibérica se han realizado aplicando métodos tradicionales de muestreo y centrándose en áreas más o menos restringidas de la plataforma. Así en Galicia podemos citar los trabajos de Alvarez-Osorio (1984), Varela et al. (1988), Braun et al. (1990), Valdés et al. (1990a, 1990b, 1991) y Baquero et al. (1998), en Asturias y Cantabria, los de Acuña y Anadón (1992), Fernández et al. (1993) y Acuña (1994), y en el País Vasco los de Vives (1980) y Villate (1991, 1997). Esta visión en cierto modo localista limita nuestra capacidad de determinar los procesos generales que modulan la dinámica del mesozooplancton en la plataforma continental del oeste y norte de la Península Ibérica.

En la presente tesis de licenciatura se plantean dos objetivos: 1) la comparación entre los datos de mesozooplancton obtenidos mediante OPC y red de plancton, y 2) el análisis de las distribuciones de este grupo en la plataforma continental gallega y cantábrica, tanto a nivel de biomasa como a nivel de la estructura de la comunidad definida a partir de los espectros normalizados de biomasa-tamaño, y su relación con las condiciones ambientales. El análisis se llevó a cabo a partir del conjunto de datos físicos (salinidad y temperatura) y de distribución de fitoplancton y mesozooplancton obtenidos simultáneamente mediante sondas automáticas (CTD-fluorómetro-OPC) en sendas campañas oceanográficas realizadas durante la transición de invierno-primavera de los años 2002 y 2003 a lo largo de la plataforma continental NO y N de la Península Ibérica.

MATERIAL Y MÉTODOS

Lugar de estudio

El área muestreada se extiende por el NO y N de la plataforma continental de la Península Ibérica, desde 40° N, 10° O hasta 44° N, 1° O. Esta zona templada del margen este del Atlántico Norte representa en términos biogeográficos un área de transición entre los regímenes subtropical y boreal (Valdés y Lavín, 2002), conformando un complejo sistema oceanográfico donde diversos procesos físicos, químicos y biológicos interactúan a distintas escalas espaciales y temporales (Koustsikopoulos y Le Cann, 1996; Valdés y Lavín, 2002). La variedad de procesos oceanográficos que concurren en la zona influye en distintos aspectos del funcionamiento del ecosistema, tales como la distribución de nutrientes (Botas et al., 1988; Álvarez-Salgado et al., 2003), la composición del seston (Bode, 1990), la composición, distribución y producción de fitoplancton (Fernández et al., 1991; Bode et al., 2002; Álvarez-Salgado et al., 2003) y zooplancton (Fernández et al., 1993; Poulet et al., 1996), o el reclutamiento de especies pelágicas (García et al., 1992; Cabanas y Porteiro, 1998) y demersales (Sánchez y Gil 2000) de importante valor comercial.

El área de estudio está sometida a una marcada estacionalidad (Koustsikopoulos y Le Cann 1996; OSPAR Commission, 2000). Los principales procesos que caracterizan la estación invernal son la existencia de capas de mezcla relativamente profundas (Longhurst, 1998), la estratificación halina en zonas costeras situadas en las proximidades de las desembocaduras de ríos y estuarios, la superficialización y extensión de la contracorriente costera portuguesa ('Portugal Coastal Counter Current', PCCC) hacia el Cantábrico, coadyuvada por el predominio de los vientos de componente sur y oeste en esta época del año (Pingree y Le Cann 1990; García-Soto et al., 2002; Álvarez-Salgado et al., 2003), y el desarrollo de torbellinos asociados a la corriente de talud ('slope water oceanic eddies' o 'swoddies'), consecuencia de inestabilidades en la PCCC resultantes de su interacción con la compleja topografía submarina, caracterizada por la presencia de cañones y la estrechez de la plataforma (Pingree y Le Cann, 1992; García-Soto et al.,

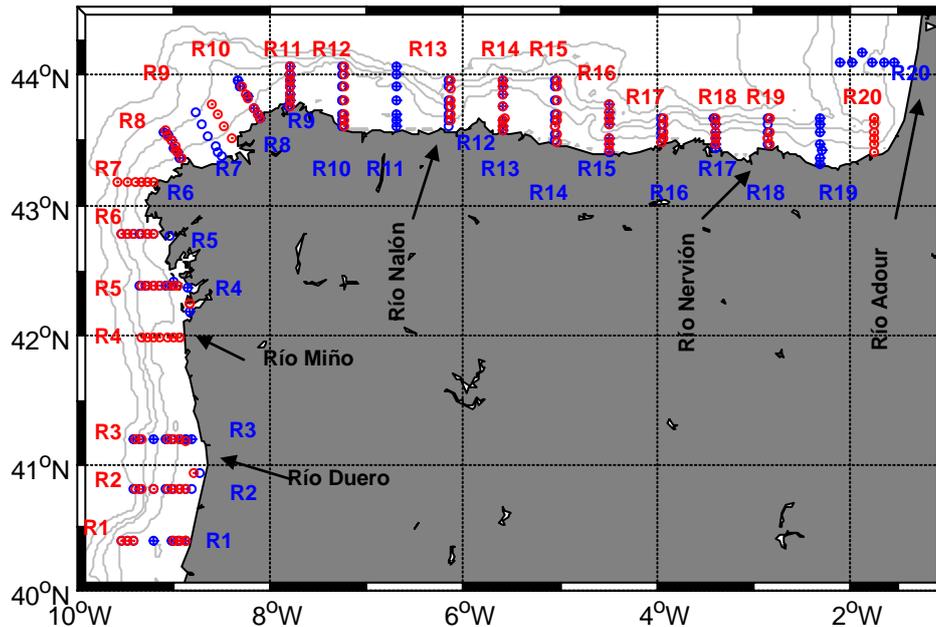


Figura 2. Mapa de estaciones muestreadas mediante CTD-OPC (círculo) y red de plancton (cruz) para las campañas *PELACUS0302* (azul) y *PELACUS0303* (rojo). Nótese que la denominación de las radiales no coincide para los dos años.

2002). La primavera se caracteriza por el desarrollo de la termoclina estacional (Koutsikopoulos y Le Cann, 1996). La incipiente estratificación térmica se ve reforzada en aquellas zonas donde los aportes continentales son todavía importantes durante esta estación del año. Los eventos de afloramiento costero comienzan a ser perceptibles durante la primavera, alcanzando su máxima expresión, en términos de intensidad, persistencia y extensión espacial del proceso, en verano (Fraga, 1981). Su intensidad es mayor en la parte oeste de la plataforma, debido a la dominancia de los vientos de componente norte, que en la costa cantábrica, donde el proceso se asocia a vientos de componente este (Botas et al., 1990). El otoño se caracteriza por el predominio de procesos de hundimiento, consecuencia de la dominancia de los vientos del sur en la costa gallega y del oeste en la cantábrica, y el inicio de la superficialización de la PCCC (Álvarez-Salgado et al., 2003). La variabilidad de los agentes forzadores de estos procesos físicos, tales como la intensidad y dirección del viento, la insolación y el régimen e intensidad de las precipitaciones, impone una considerable variación en la magnitud, ritmo, duración y extensión espacial del patrón estacional.

Estrategia de muestreo

Se obtuvieron datos simultáneos de temperatura, salinidad, fluorescencia y distribución de partículas entre 0,2 y 20 mm de diámetro esférico equivalente (ESD) por medio de un CTD *Sea Bird 25* equipado con un fluorómetro *SeaPoint*, acoplado a un contador óptico de plancton (modelo OPC-1T, *Focal Technologies*) (Herman, 1988) (Figura 1). Los muestreos se realizaron durante la noche (entre las 21 y las 5 GMT) en la transición invierno-primavera del 2002 (del 9 al 30 de Marzo) y 2003 (del 19 de Marzo al 11 de Abril) a bordo del *B/O Thalassa* durante las campañas *PELACUS 0302* y *PELACUS 0303* respectivamente (Figura 2). El muestreo comenzó en la radial más hacia el sur (R1 en la Figura 2) y procedió siguiendo la costa de Galicia y recorriendo toda la costa Cantábrica. El CTD-OPC fue utilizado en maniobras verticales a una velocidad de descenso de alrededor de 1 m s^{-1} . Un total de 137 y 126 estaciones de muestreo, distribuidas en radiales perpendiculares a la línea de costa, y repartidas por la costa ($z < 100 \text{ m}$), la zona de transición costera (CTZ, $100 < z < 200 \text{ m}$) y sobre el talud ($z > 200 \text{ m}$), fueron visitadas en las campañas del 2002 y 2003 respectivamente.

Procesamiento y análisis numérico de los datos

Datos meteorológicos e hidrográficos.

Se utilizaron los datos de dirección e intensidad de viento suministrados a una frecuencia de 12 datos por hora por la estación meteorológica instalada a bordo del *B/O Thalassa*.

La temperatura, salinidad y fluorescencia se adquirieron mediante sonda CTD a una frecuencia de 8 Hz. Se utilizaron únicamente los datos tomados en la maniobra de descenso del CTD-OPC. Los perfiles obtenidos se inspeccionaron para identificar valores anómalos (generalmente debidos a errores en la transmisión de los datos), y se les aplicó un filtro pasa-baja para eliminar la variabilidad de alta frecuencia. Finalmente se promediaron para intervalos de profundidad de 1 m.

Datos de mesozooplancton obtenidos mediante OPC

El OPC es un sensor diseñado para contar y medir partículas en un rango nominal de tamaños entre 0,2-20 μm (meso- y macroplancton) de diámetro esférico equivalente (ESD) utilizando las propiedades eléctricas de la luz (Figura 1). Posee un emisor formado por una serie de diodos que generan un haz de luz de sección Gaussiana de 2 cm x 20 cm x 4 μm . Un receptor transforma la luz en corriente eléctrica. Si una partícula atraviesa el haz se produce una caída de tensión, proporcional al área ocluida del mismo, la cual es detectada, amplificada y posteriormente almacenada. Después de que la partícula es medida, el sistema recupera el voltaje del circuito. Mediante un mecanismo de retroalimentación se detecta la atenuación de la luz producida por la turbidez del agua y se modula la emisión para que se mantenga constante la cantidad de energía que llega al receptor. El sensor realiza una medición cada medio segundo, almacenando la profundidad, el tiempo en el que se realizó la medición y la atenuación de la luz y el tamaño (caída de voltaje) de las partículas detectadas en dicho intervalo. Para facilitar el manejo y procesamiento de la gran cantidad de información generada durante el muestreo con OPC, se diseñaron una serie de algoritmos utilizando el programa informático MATLAB (Anexo). Aunque el sensor del OPC únicamente puede medir el tamaño de las partículas y no podemos discriminar entre organismos autótrofos y heterótrofos, ni entre material vivo o inerte, se asume que las partículas detectadas en el rango de mesoplancton corresponden a mesozooplancton (Herman, 1988). Se aplicaron una serie de transformaciones a los datos con el objeto de hacerlos comparables con los obtenidos por medio el muestreo con red. El tamaño de las partículas se expresó en diámetro esférico equivalente (ESD μm) de acuerdo con el algoritmo propuesto por Herman (1992). Los ESD se incrementaron un 15% con el objetivo de compensar la disminución producida por la orientación al azar de las partículas al atravesar el haz de luz del OPC (Herman 1992, Beaulieu et al, 1999). El volumen de agua muestreada se calculó como el producto del área de apertura de la boca del OPC (44 cm^2) por la profundidad a la que éste se había largado. Se aplicó la relación alométrica propuesta por

Rodríguez y Mullin (1996) para transformar el ESD de cada partícula en peso expresado carbono (w_c) [1],

$$\log(w_c) = 2,23 * \log(ESD) - 5,58 \quad [1]$$

Estos datos se utilizaron para calcular las aportaciones de las distintas fracciones que se solapaban entre la red y el OPC (*i.e.* 200-500, 500-1000 y 1000-2000 μm de ESD) y para obtener los espectros normalizados de biomasa-tamaño. Estos se realizaron siguiendo la metodología propuesta por Platt y Denman (1977),

$$b_n(w_i) = \frac{B(w_i)}{\Delta w_i} \quad [2]$$

donde, b_n , $B(w_i)$ y Δw_i son la biomasa normalizada, la biomasa total y el intervalo de tamaños de la clase i respectivamente. El peso nominal de cada clase de tamaño se definió como la media geométrica del límite inferior y superior de la misma. Se calculó la pendiente (b), la ordenada en el origen (a) y el coeficiente de determinación (r^2) del modelo de regresión ajustado a los datos transformados en logaritmo en base 2 (\log_2), obteniéndose dos tipos distintos de espectros, uno para la comparación con los resultados de red y otro para la caracterización de la variabilidad espacial de la estructura de la comunidad de mesozooplankton a partir de los datos de OPC. Para el primero, se utilizaron los límites inferiores de las clases 400, 1000, 1500, 2000, 2500 y 3000 μm , y en el segundo caso se consideró el rango entre 400 y 3000 μm , con un intervalo de cada clase de 20 μm .

Muestras de red

Durante la campaña del 2002 (*PELACUS 0302*) y en una serie de estaciones distribuidas a lo largo y ancho de la plataforma para asegurar una buena cobertura espacial (Figura 2), se realizaron pescas verticales desde 100 m de profundidad hasta la superficie mediante una red simple de plancton de 20 μm de diámetro de maya y 40 cm de boca, portando un flujómetro para el cálculo del volumen de agua muestreado (*General Oceanics*, modelo *R2030*). Las muestras así obtenidas fueron fraccionadas haciéndolas pasar a través de un sistema de filtrado en serie con filtros de 20, 40, 80, 200, 500, 1000 y 2000 μm de diámetro de poro. Cada fracción se lavó

con agua de mar filtrada y se transfirió posteriormente a filtros de fibra de vidrio, los cuales fueron congelados y almacenados hasta su posterior procesamiento en el laboratorio. A partir de ellos se obtuvo el peso seco por unidad de volumen (dw) para cada una de las fracciones consideradas (Bode et al., 2003), el cual se expresó en unidades de carbono (w_c) aplicando la relación empírica obtenida por Bode et al. (1998) [3].

$$w_c = \frac{\log(dw - 0,626)}{0,832} \quad [3]$$

Para el cálculo de los espectros normalizados de biomasa-tamaño se siguió el mismo procedimiento que en el caso de los datos del OPC (ecuación [2]). Las clases de tamaño utilizadas quedaron definidas en este caso por los límites inferiores de 20, 40, 80, 200, 500, 1000 y 2000 μm . De igual forma se calculó la pendiente (b), la ordenada en el origen (a) y el coeficiente de determinación (r^2) del modelo de regresión ajustado a los datos transformados en \log_2 .

Cartografiado de los datos

Para la representación espacial de los resultados, tanto físicos como biológicos, se interpolaron los datos utilizando técnicas de análisis objetivo (Haagenson, 1982, Johnson, 1982). Con este procedimiento, el valor de la variable en una localización concreta se estima teniendo en cuenta la influencia de todos los valores del área muestreada ponderados por la distancia a dicha localización. Este tipo de interpolación depende de la correlación espacial que se le imponga al modelo. En este caso, se exploraron distintos valores para obtener las representaciones gráficas con las que se conseguía una mejor discriminación entre distintas zonas.

En las representaciones por radiales, que consideran la variabilidad costa-océano y en profundidad, se aplicó un sistema de interpolación simple. Cada cuatro datos se formó una celda, en la que los valores de los puntos intermedios son el resultado de una interpolación bilineal ente los vértices. Para eliminar la variabilidad de alta frecuencia se aplicó un filtro normal de acuerdo con la ecuación:

$$v_i = \left(\frac{cv_{i-2} + bv_{i-1} + av_i + bv_{i+1} + cv_{i+2}}{5} \right) \quad [4]$$

donde, i es la profundidad que se está promediando y a , b y c las probabilidades obtenidas a partir de una distribución de media 0 y varianza 1, que ponderan los valores contiguos en función de su distancia. De esta forma tienen mayor peso a la hora de calcular la media los valores más cercanos, disminuyendo su importancia de acuerdo con un distribución normal.

RESULTADOS

Comparación entre datos procedentes de OPC y muestras de red

Biomasa de mesozooplancton

La comparación entre las estimaciones de biomasa obtenidas por medio del OPC y la red simple de plancton en el rango del mesozooplancton (200-2000 μm de ESD), indica una subestimación del OPC para la mayoría de las muestras (Figura 3a). La relación entre ambas estimaciones de biomasa ($B_{\text{OPC}}:B_{\text{RED}}$) se encuentra entre 0.5-1.5 para el 80% de las muestras (Figura 3b). La concentración media de biomasa de mesozooplancton para toda el área estimada por el OPC fue 77.8 mg C m^{-3} , un 22% menor que la estimada mediante el muestreo de red (99 mg C m^{-3}). La relación $B_{\text{OPC}}:B_{\text{RED}}$ varía para cada una de las fracciones de tamaño consideradas. Así, las medianas de $B_{\text{OPC}}:B_{\text{RED}}$ fueron 0.1, 0.8, y 1.3 para las fracciones 200-500, 500-1000 y 1000-2000 μm de ESD respectivamente (Figura 3c-e). Estos resultados indican una severa subestimación por parte del OPC respecto a la red para la fracción pequeña, pero una relativamente buena estimación para el rango de tamaños comprendido entre 500 y 2000 μm de ESD. La concentración media de biomasa obtenida por el OPC para las fracciones 200-500, 500-1000 y 1000-2000 μm de ESD fue 4.9, 24.0 y 49.0 mg C m^{-3} respectivamente. Estas cantidades equivalen a 13, 70 174 % de las estimaciones obtenidas mediante la red.

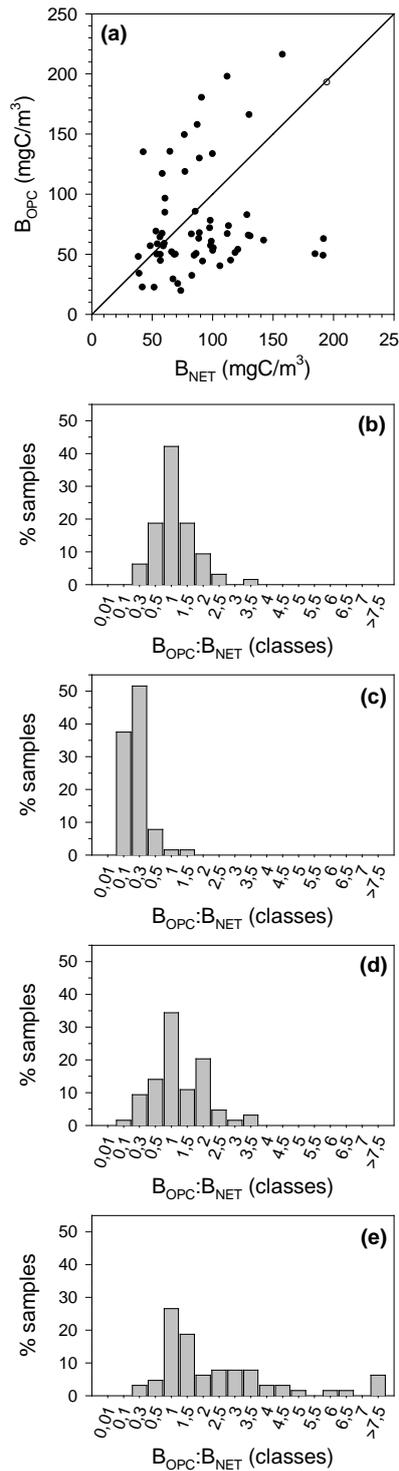


Figura 3. Comparación de las estimaciones de biomasa derivadas del muestreo de red y OPC. **(a)** Comparación directa, **(b)** histograma de la relación Biomasa de OPC y Biomasa de red ($B_{OPC}:B_{RED}$) para el rango del mesozooplankton (200-2000 μm ESD), **(c-e)** $B_{OPC}:B_{RED}$ de las fracciones 200-500, 500-1000 y 1000-2000 μm respectivamente.

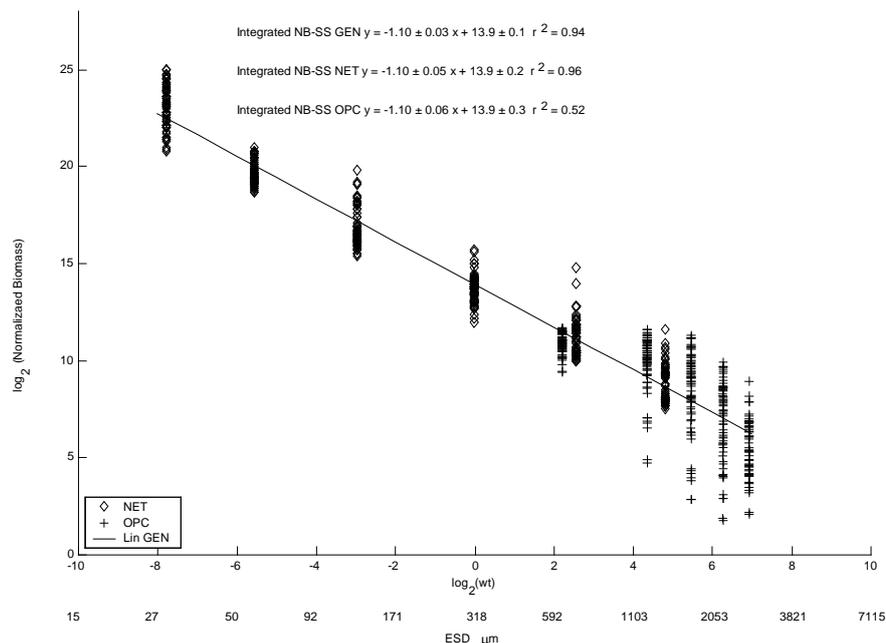


Figura 4. Espectro normalizado de biomasa-tamaño (NB-SS) (integrado para todo el rango de tamaños y de muestreo-i.e. tipos de hábitat). Se muestran los parámetros de la regresión lineal ajustada al espectro integrado (GEN: red+OPC) y los espectros obtenidos de forma independiente a partir de las muestras de red (NET, rango de tamaños 20-2000 μm ESD) y de los datos adquiridos mediante el OPC (OPC, 200-3000 μm ESD).

Espectros normalizados de biomasa-tamaño

La pendiente y la ordenada en el origen del modelo lineal ajustado al NB-SS obtenido considerando el rango conjunto de tamaños muestreados por la red y el OPC, no fueron significativamente distintas de las estimadas de forma independiente a partir de los datos suministrados por cada uno de los métodos de muestreo (Figura 4). Por otra parte, cuando analizamos los espectros individuales de cada estación, que en este caso integran un rango amplio de tamaños pero se refieren a una localización específica (o hábitat), nos encontramos en algunos casos con espectros no lineales (Figura 5a), que indican la dominancia relativa de ciertas clases de tamaño. También encontramos situaciones en las que el NB-SS presenta linealidad, pero con tendencia hacerse más aplanado ($b > -1.2$, Figura 5b) o más inclinado ($b < -1.2$, Figura 5c), reflejando en estos casos la dominancia relativa de organismos grandes o pequeños respectivamente. Por último, se encontraron espectros donde se apreció una discrepancia significativa de las pendientes, indicando una menor abundancia de mesozooplancton que la que cabría esperar a partir de la estructura tamaños que se obtiene utilizando las clases

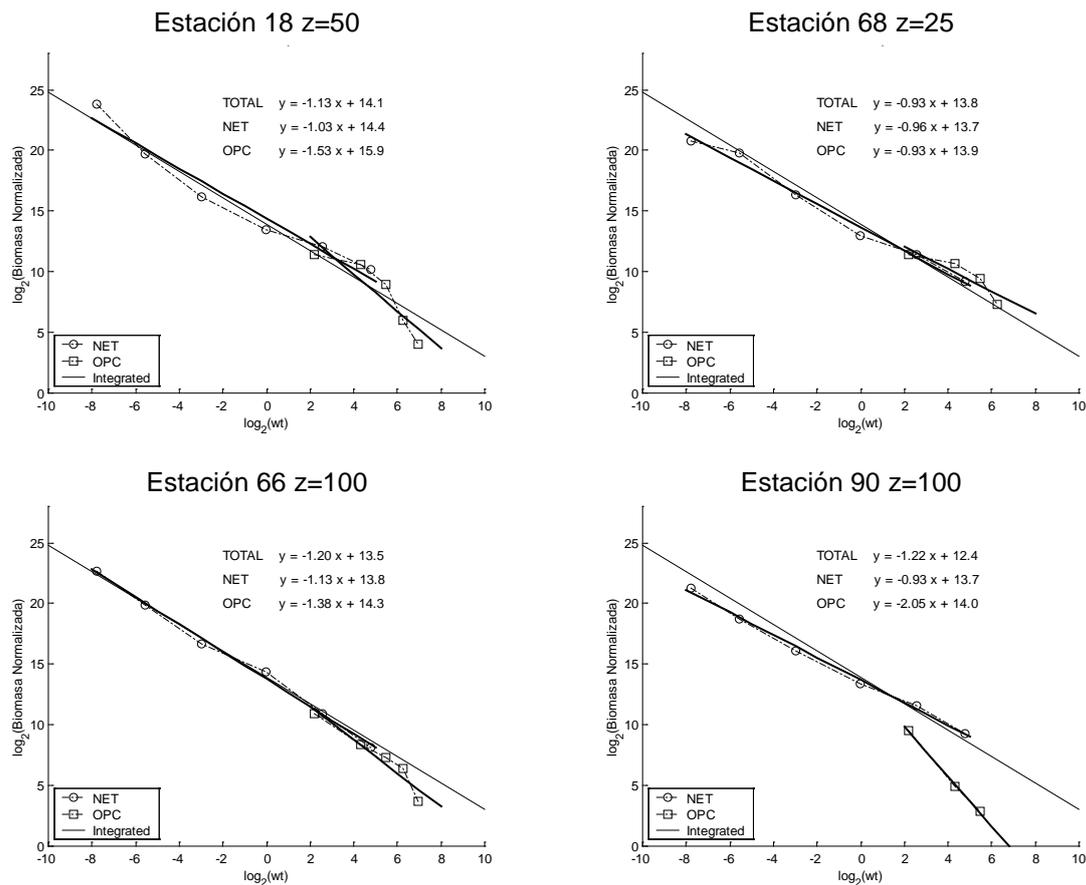


Figura 5. NB-SS para todo el rango de tamaños en diferentes estaciones de muestreo (i.e. tipos de hábitat) (estaciones individuales). Se muestra la regresión del espectro integrado, para todo el rango de tamaños (TOTAL:red+OPC), y para los rangos de tamaños muestreados por la red (NET) y el OPC.

de tamaño muestreadas por la red (Figura 5d). Este tipo de espectros caracterizados por una fuerte discontinuidad de la distribución de partículas se observó en un 10% de las estaciones de muestreo.

Campañas oceanográficas *PELACUS 0302* y *PELACUS 0303*

Condiciones meteorológicas e hidrográficas

El escenario meteorológico durante las campañas del 2002 y 2003 difirió fundamentalmente en lo relativo al régimen de vientos (Figura 6). En el 2002, predominaron los vientos de componente S de cierta intensidad, con velocidades en torno a 20 m s^{-1} en la primera mitad de la campaña y de 15 m s^{-1} hacia el final. En contraposición, durante el muestreo del 2003 predominaron los vientos de componente N, con velocidades en torno a

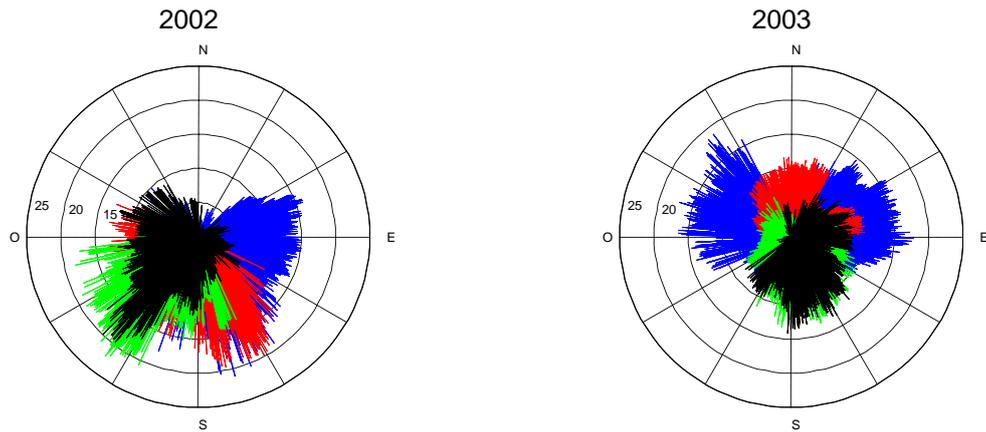


Figura 6. Rosa de los vientos, velocidad (ms^{-1}) y dirección del viento medidos durante las dos campañas, *PELACUS0302* y *PELACUS0303*. Cada color representa aproximadamente un cuarto de la campaña y la secuencia temporal es rojo (9-14 de Marzo en el 2002 y 19-24 de Marzo en el 2003), verde (14-19 de Marzo en el 2002 y 24-29 de Marzo e en el 2003), negro (19-24 de Marzo en el 2002 y 29 de Marzo al-4 de Abril en el 2003)-azul (24-30 Marzo en el 2002 y 4-10 de Abril en el 2003).

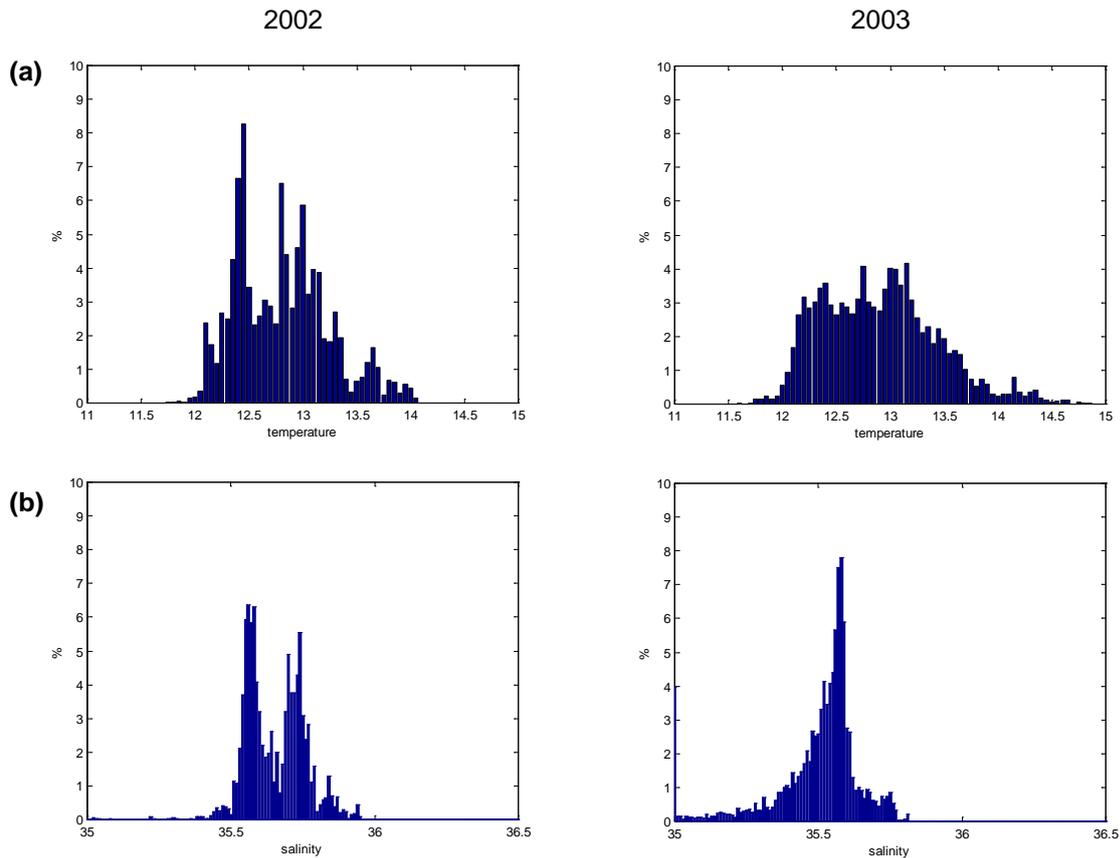


Figura 7. Distribuciones estadísticas de las propiedades termohalinas. **(a)** Histogramas de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y **(b)** salinidad, obtenidos a partir de todas las mediciones realizadas para los años 2002 (izquierda) y 2003 (derecha) ($n=16,111$ y $n=15,345$ respectivamente).

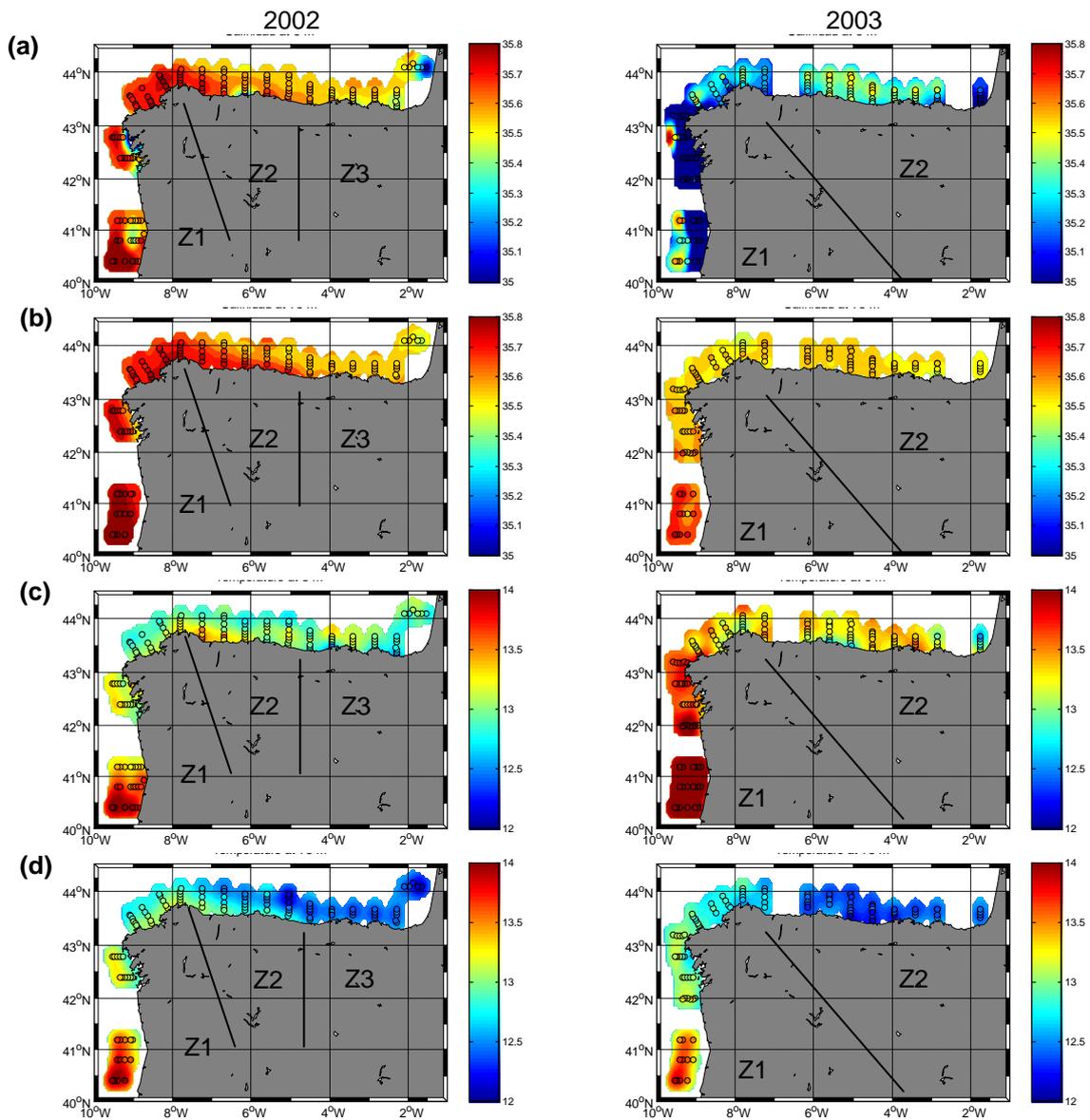


Figura 8. Distribución espacial de las propiedades termohalinas a nivel superficial (5 m) y subsuperficial (75 m) para las campañas 2002 (izquierda) y 2003 (derecha) **(a)** y **(b)** salinidad a 5 y 75 m respectivamente, **(c)** y **(d)** temperatura a 5 y 75 m respectivamente.

10 ms^{-1} durante el mes de Marzo, que se intensificaron hacia el final de la campaña (primera semana de Abril).

Las condiciones hidrográficas fueron también marcadamente diferentes ambas años. Las diferencias pueden apreciarse simplemente mediante la comparación de las distribuciones estadísticas de todos los datos de temperatura y salinidad adquiridos en cada una de las campañas (Figura 7). En el 2002, las distribuciones de salinidad y temperatura presentaron un rango relativamente estrecho de variación, con el 95 % de los datos entre

35.4-35.9 y 12-14 °C respectivamente, y con dos marcadas modas, localizadas en 35.55 y 35.75 para la salinidad, y en de 12.4 y 13 °C para la temperatura. En el 2003, el rango de variación fue mayor, 33.0-35.75 y 11.6-13.8 respectivamente. La distribución estadística de los datos de salinidad presentó una única moda (35.55), mientras que la temperatura tuvo una distribución bimodal (12.4 y 13 °C) (Figura 7). La presencia de largas colas en las distribuciones estadísticas del 2003, hacia la izquierda para la salinidad y hacia la derecha para la temperatura, indican una mayor dilución y calentamiento durante la transición invierno-primavera del 2003.

Las distribuciones de salinidad y temperatura sobre la plataforma, en superficie (5 m) y a 75 m de profundidad (*i.e.* por debajo de la capa superficial de mezcla en aquellas situaciones en las que se apreció estratificación) (Figura 11c y 12c), permiten definir el patrón de las condiciones hidrográficas a escala regional. En el 2002, se distinguió la presencia de la PCCC (Álvarez-Salgado et al., 2003) en el O y NO de la Península Ibérica, identificable primariamente por su relativamente alta salinidad (35.7-35.8, Figuras 8a-b) y secundariamente por los elevados valores de temperatura (13.4-14.0 °C, Figura 8c-d). La parte oriental del Cantábrico se caracterizó por presentar valores relativamente bajos de salinidad y temperatura (< 35.55 y < 12.8 °C), presumiblemente asociados con el proceso de circulación general anticiclónica del Golfo de Vizcaya (AC). A partir de esta distribución espacial de las propiedades termohalinas podemos dividir el área de estudio en tres zonas: la zona 1 (Z1) caracterizada por la presencia de la PCCC, la zona 3 (Z3) caracterizada por la AC y la zona donde ambas interaccionan (Z2) (Figura 8). Las propiedades termohalinas que caracterizan cada una de estas zonas quedan reflejadas en los gráficos de cajas (Figura 9) y en el diagrama T-S (Figura 10). Las propiedades termohalinas de las aguas sub-superficiales ($z > 100$ m) de la Z1 se pueden asimilar con el segmento superior de la masa de agua central del Atlántico nordeste de origen subtropical (ENACW_t), mientras que las pertenecientes a la Z3 se pueden asimilar con las del agua central del Golfo de Vizcaya (BBCW) y con el segmento inferior de la masa de agua central del Atlántico nordeste de origen subpolar (ENACW_p). Las aguas sub-superficiales en Z2 resultarían de la mezcla entre estas masas de agua central. La mezcla invernal que precedió a la campaña hace que los valores

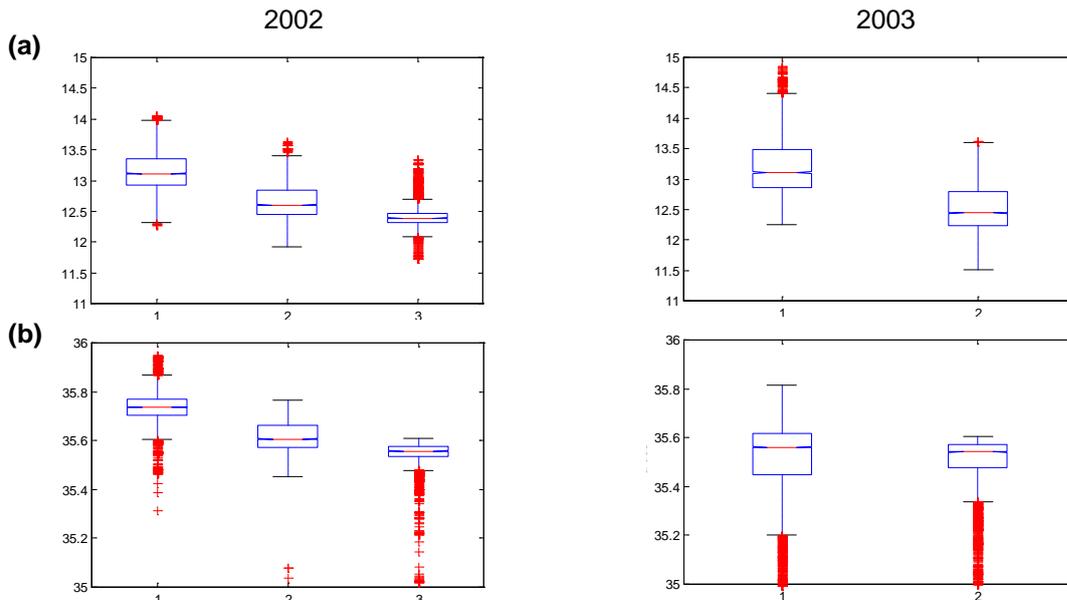


Figura 9. Diagramas de caja de todos los datos de (a) temperatura ($^{\circ}$ C) y (b) salinidad del 2002 (izquierda) y 2003 (derecha) para las distintas zonas definidas a partir de las distribuciones de las propiedades termohalinas. Las líneas rojas representan la mediana, los extremos de la caja el primer y tercer cuartil, y los bigotes representan el cuartil primero menos 1,5 veces el rango intercuartílico (IQR) y cuartil segundo más 1,5 veces IQR. En el caso de que no existan valores fuera de los bigotes estos se colocarán en el valor más extremo.

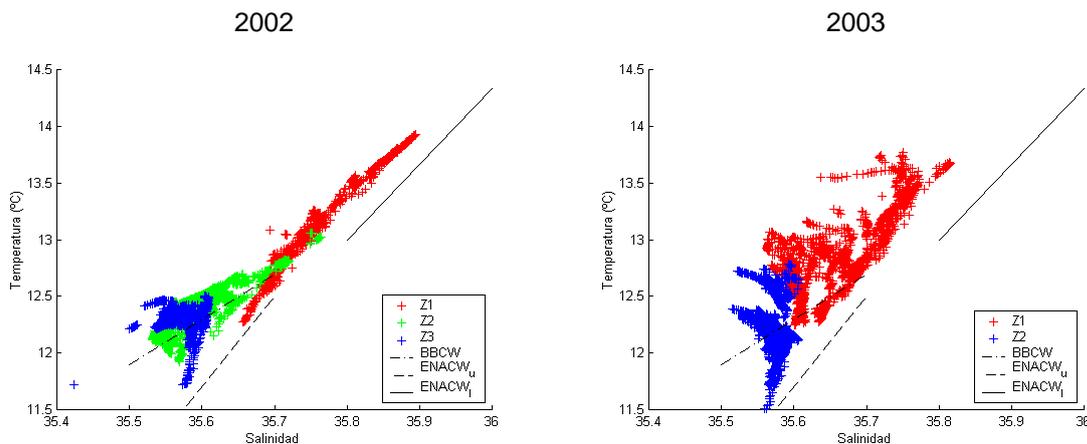


Figura 10. Diagramas TS para los datos comprendidos entre 100 y 200 m de profundidad que caracterizan las distintas zonas definidas para el 2002 (Z1 rojo, Z2 verde, Z3 azul) y 2003 (Z1 rojo y Z2 azul). Las líneas indican los valores característicos para las masas de agua central del Atlántico nordeste de origen tropical (ENACW_t) y subpolar (ENACW_p) y del Golfo de Vizcaya

de salinidad-temperatura no se correspondan exactamente con las rectas de referencia, debido a que las masas de agua sub-superficial presentan una dilución con las capas de agua superficial.

Se distinguieron estructuras hidrográficas de meso-escala asociadas a distintos procesos que actúan modificando el patrón regional. En zonas costeras situadas en las proximidades de la desembocadura de ríos y estuarios, los aportes continentales produjeron un descenso de salinidad y en menor medida de temperatura, dando lugar a marcados gradientes de

densidad con las masas de agua oceánicas. Este hecho quedó patente en la desembocadura del río Duero (Figura 11, radial 2), donde se produjo una fuerte estratificación halina asociada a la pluma del río, y en las Rías Baixas (Figura 11, radial 4), donde se formó un frente halino convergente a la altura de la zona de transición costera, que separa la zona de influencia de los aportes continentales y el dominio ocupado por la PCCC. En la desembocadura del Adour (Figura 11, radial 20) se generó una estructura similar a la del río Duero, aunque con contrastes menos marcados. En el Cantábrico central, la confluencia de la PCCC y la AC dio lugar a la formación de una compleja estructura de mesoescala (Figura 11, radial 14), compuesta por un frente divergente (*i.e.* situación de afloramiento) allí donde las dos corrientes interaccionan, flanqueado por dos células anticiclónicas (*i.e.* situación de hundimiento), una situada en la costa y asociada con la PCCC y otra sobre la plataforma asociada a la AC.

Con respecto a la estructura vertical de la columna de agua, la Z1 se caracterizó por presentar situación de mezcla, salvo en aquellos lugares en los que los aportes continentales dieron lugar a la formación de haloclinas (Figura 11, radiales 2 y 4). En el Cantábrico central (Z2), aproximadamente a dos semanas del inicio de la campaña, se apreció el desarrollo incipiente de la termoclina estacional (Figura 11, radial 10), la cual se encontró completamente consolidada en la Z3 (Figura 11, radiales 18 y 20).

A partir de las distribuciones espaciales de las propiedades termohalinas en el 2003, podemos dividir el área de estudio en dos zonas: la zona 1 (Z1) (Figura 8, radiales 1-10) caracterizada por valores relativamente elevados de temperatura y valores muy bajos de salinidad en superficie, y la zona 2 (Z2), que vendría caracterizada por una situación recíproca (Figura 8, radiales 11-20). Los gráficos de cajas para la temperatura y salinidad (Figura 9) y los diagramas T-S (Figura 10) confirman esta zonación. Las aguas subsuperficiales de Z1 presentaron características similares a las del ENACW_t, mientras que en la Z2, éstas corresponderían más propiamente a las de ENACW_p, no detectándose aparentemente presencia de BBCW. Las diferencias entre las masas de agua obtenidas y las rectas de referencia son

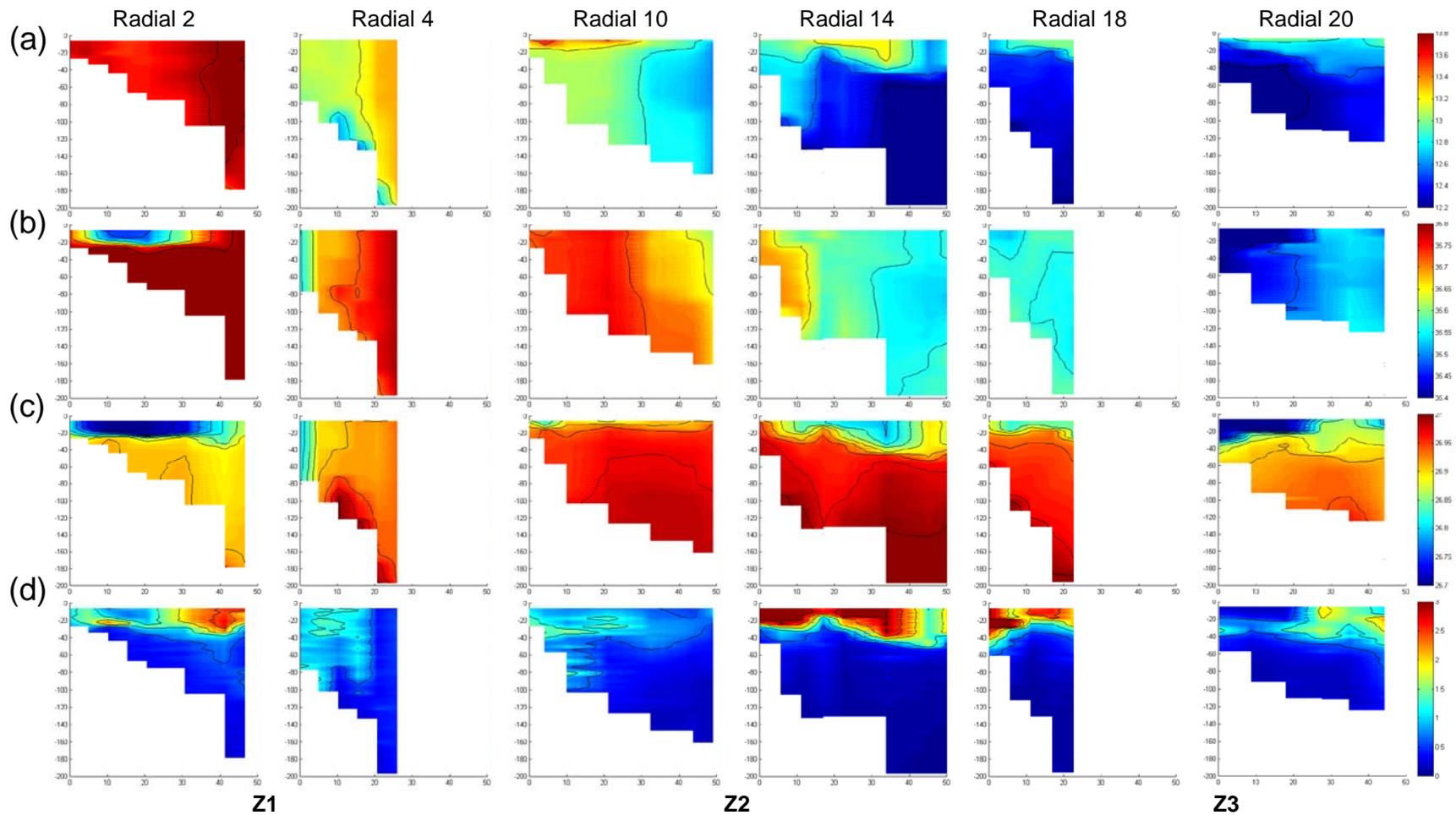


Figura 11. Secciones costa-océano seleccionadas pertenecientes a la campaña *PELACUS0302*, **(a)** temperatura ($^{\circ}$ C), **(b)** salinidad, **(c)** densidad (Kg m^{-3}) y **(d)** clorofila (mg Cl-a m^{-3}). De acuerdo con el patrón regional descrito en el texto, radiales 2 y 4 (R2 y R4) pertenecen a la zona 1 (Z1), R10 y R14 a Z2, y R18 y R20 a Z3.

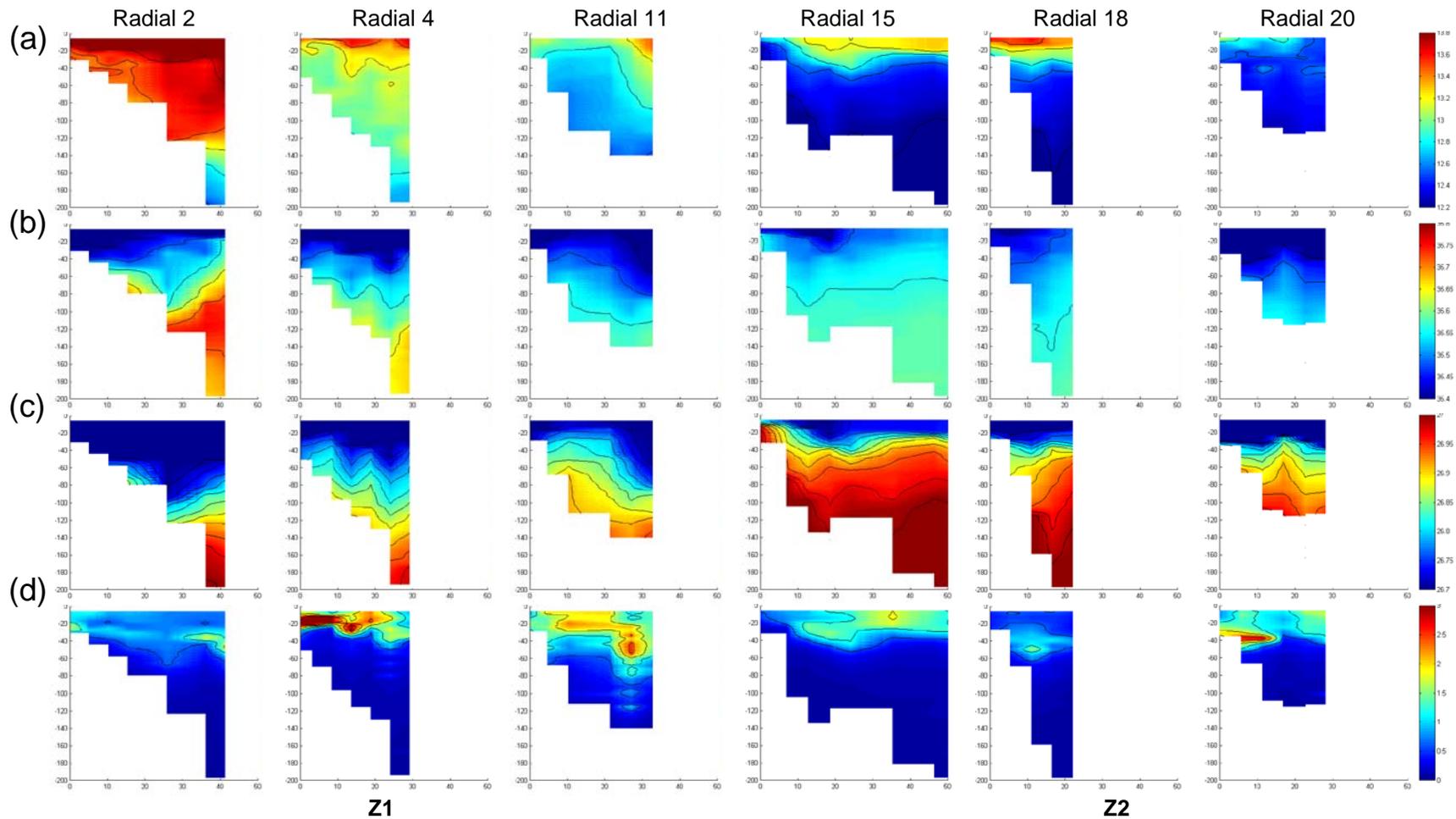


Figura 12. Secciones costa-océano seleccionadas, pertenecientes a la *PELACUS0303*. **(a)** temperatura ($^{\circ}$ C), **(b)** salinidad, **(c)** densidad (Kg m^{-3}) y **(d)** clorofila (mg Cl-a m^{-3}). De acuerdo con el patrón regional descrito en el texto, radiales 2 4 y 11 (R2 R4 y R11) pertenecen a la zona 1 (Z1), R15 R18 y R20 a Z2.

más acusadas en esta campaña, presumiblemente como consecuencia de aportes continentales de mayor intensidad.

La dilución asociada a los aportes de agua dulce repercutió en toda el área de estudio, si bien con distinta magnitud. Como ocurría en el 2002, la importancia de este proceso resultó muy evidente en las proximidades de la desembocadura del río Duero, el sistema de estuarios que conforma las Rías Baixas y el río Adour (Figura 8 y Figura 12, radiales 2, 4 y 20 respectivamente), donde los valores de salinidad superficial se situaron en torno a 33. La influencia de aportes continentales resultó también apreciable, aunque en menor medida, en las proximidades del río Nalón y demás ríos menores del Cantábrico. Este año se apreciaron además distintos eventos de afloramiento costero propiciados por las condiciones de los vientos imperantes, con predominancia de los de componente N y NE (Figura 12, radial 11 y 15). Si atendemos al descenso relativo de la temperatura superficial (Figura 8c), los eventos de afloramiento costero presentaron su máxima intensidad en las proximidades de Cabo Ortegal (radiales 8-10) y Cabo Peñas (radiales 12-14). Los eventos de afloramiento son también evidentes en algunas de las secciones costa-océano (Figura 12, radiales 4, 11 y 15). Otra característica notable que diferencia el 2003 del 2002 fue la situación que exhibió la termoclina estacional, bien consolidada desde el inicio de la campaña *PELACUS 0303*. Esta estratificación térmica se vio intensamente reforzada por los importantes aportes continentales (Figura 12), especialmente en la parte O de la plataforma.

Distribuciones de fitoplancton

La diferente magnitud y naturaleza de los procesos físicos observados cada año se reflejó en marcadas diferencias en las distribuciones del fitoplancton. El 2002 se caracterizó por presentar tres zonas diferenciadas que se correspondieron con el patrón regional definido a partir de las propiedades termohalinas (Figura 13). En el dominio ocupado por la PCCC (Z1), los valores de clorofila fueron relativamente bajos ($0-1 \text{ mg Cl-a m}^{-3}$), en contraposición a los observados en la zona ocupada por la AC (Z3), donde las concentraciones fueron más elevadas, llegando a alcanzar valores de concentración de 5 mg Cl-a m^{-3} . La Z2 presentó una situación intermedia a la

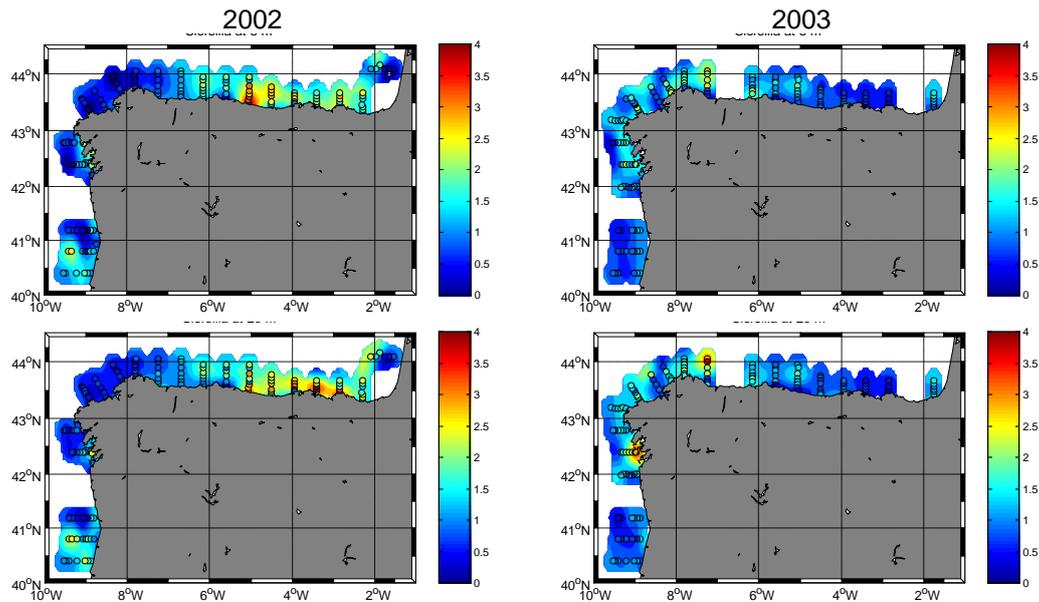


Figura 13. Concentración de clorofila (mg Cl-a m^{-3}) a (a) 5 m y (b) 20 m para las campañas *PELACUS 0302* y *PELACUS 0303*.

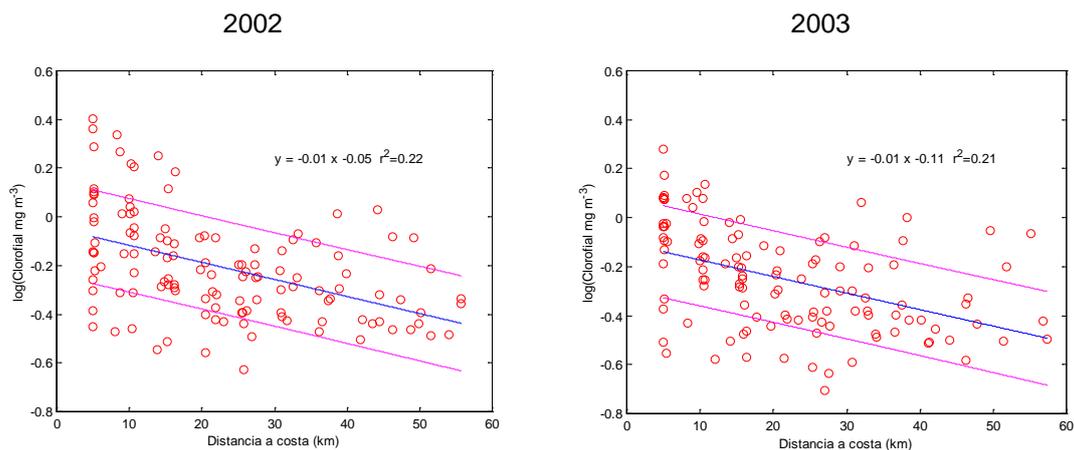


Figura 14. Relación entre la concentración de clorofila (mgCl-am^{-3}) y la distancia a la costa, obtenidas para cada estación, en las campañas *PELACUS 2002* (izquierda) y *PELACUS 2003* (derecha). En los dos casos $p < 0,001$. Las líneas discontinuas agrupan, al menos, el 50 % de las estimaciones de y .

observada en Z1 y Z3. Esta distribución espacial, coincidente con el patrón a escala regional, obedece primariamente al diferente grado de estratificación que presentaron las distintas zonas, de tal manera que el incremento de clorofila observado en Z2 y Z3 sería una consecuencia de la progresiva consolidación de la termoclina estacional, la cual promovería el inicio y desarrollo de la proliferación de primavera. Esta distribución regional se ve modificada localmente por los aportes continentales, que refuerzan la estratificación y generan situaciones frontales que favorecerían la

acumulación de fitoplancton (Figura 11, radiales 2 y 20) (Le Fevre, 1986; Botas et al., 1988; Bode et al., 1990; Fernández et al., 1991, 1993).

En el 2003, no hay un patrón de distribución tan claro como el observado en el 2002, definiéndose este año en términos generales por los niveles relativamente bajos de fitoplancton (Figura 13). Esta característica general se ve alterada por los procesos de índole local, como eventos de afloramiento (Figura 12, radiales 11 y 15) y frentes asociados a los aportes continentales (Figura 12, radiales 2, 5 y 20), los cuales favorecen el desarrollo y/o la acumulación del fitoplancton.

En las dos campañas se observó una disminución de los valores de concentración de clorofila-*a* a medida que nos alejamos de la costa (Figura 14). Este gradiente costa-océano es similar para los dos años (pendientes similares), si bien en el 2003 se parte de concentraciones menores (ordenada en el origen para el 2003 > que la ordenada en el origen para 2002).

Distribuciones de mesozooplancton

Las concentraciones de biomasa del mesozooplancton obtenidas para los dos años, se encuentran entre 5 y 140 mg C m⁻³ con una mediana de 35 mg C m⁻³. Estos valores están dentro de los rangos medidos en esta zona anteriormente, entre 5 y 75 mg C m⁻³ en el Cantábrico central (Fernández et al, 1993), entre 5 y 120 mg C m⁻³ en la costa de Galicia (Valdés et al, 1990) y entre 5 y 160 mg C m⁻³ para la zona del Arcachon (D'Elbee y Castel, 1991).

En el 2002, la biomasa integrada para los primeros 40 m (profundidad máxima de la capa superficial de mezcla en condiciones de estratificación) presentó valores distintos para las diferentes zonas que definen el patrón regional. Así, en la zona de dominio de la PCCC (Z1) la biomasa de mesozooplancton integrada para la capa superficial fue relativamente baja (0-1 g C m⁻²), contraponiéndose a los altos niveles observados en el dominio ocupado por la AC (Z3) (2-4 g C m⁻²). La zona Z2 presentó valores intermedios (1-3 g C m⁻²) (Figura 15d).

El rango de variación para las distintas fracciones (*i.e.* escalas de variación que acompañan los gráficos de la Figura 15a-d) y los coeficientes de correlación entre las fracciones y la biomasa total (Tabla 2, coeficientes de correlación no paramétrica de Spearman, r_s) indican que la mayor

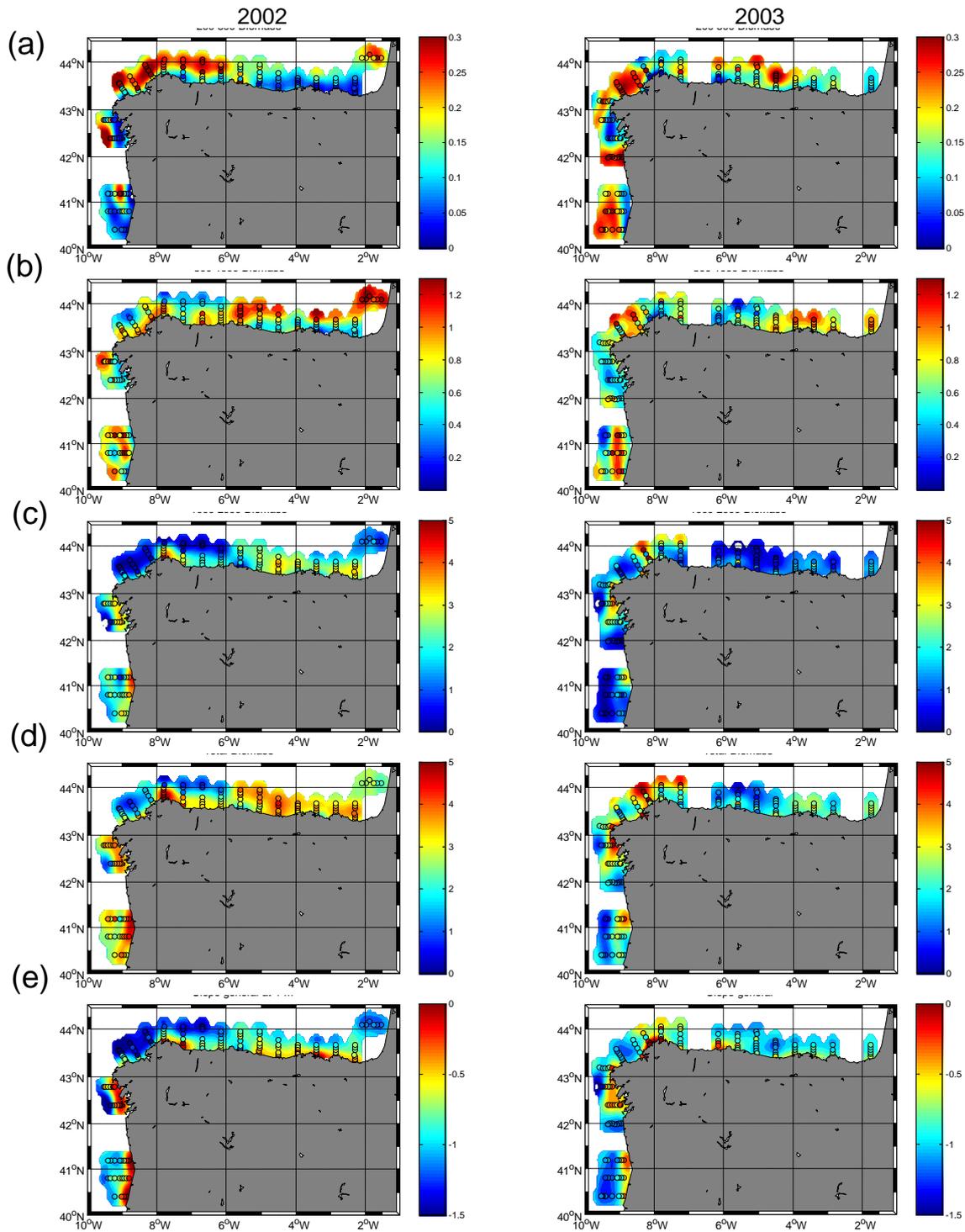


Figura 15. Variación espacial biomasa del mesozooplankton integrada a 40 m (gCm^{-2}) para las campañas *PELACUS0302* (izquierda) y *PELACUS0302* (derecha), **(a)** fracción 200-500 μm , **(b)** 500-1000 μm , **(c)** 1000-2000 μm , **(d)** total, y **(e)** la pendiente del NB-SS. Nótese el distinto rango de escalas para las distintas fracciones.

Tabla 2. Semimatriz de correlación no paramétrica de Sperman, entre el total y las distintas fracciones de tamaño de la biomasa del mesozooplankton para el 2002 (arriba) y 2003 (abajo).

Año	Clases(μm)	2002 (n=127)			
		200-500	500-1000	1000-2000	Total
2003 (n=121)	200-500		0,51	-0,67	-0,45
	500-1000	0,28		-0,12	0,17
	1000-2000	-0,57	0,19		0,94
	Total	-0,40	0,42	0,95	

contribución a la biomasa total corresponde a la fracción 1000-2000 μm ESD. Por otra parte, esta fracción (así como la biomasa total) exhibió una correlación negativa con la fracción de menor tamaño (*i.e.* 200-500 μm ESD), indicando una segregación espacial entre ambas fracciones. Así, en la zona ocupada por la PCCC (Z1) los valores de la fracción 200-500 μm fueron relativamente altos, mientras que los de la fracción 1000-2000 μm presentaron niveles relativamente bajos (*i.e.* valores relativos a los máximos para una de las fracciones). En la AC se observó la situación inversa. La fracción 500-1000 μm predominó en términos relativos en la zona intermedia. Esta segregación de tamaños se pudo apreciar también en profundidad (Figura 16).

La pendiente del NB-SS (Figura 15e), indicadora de la estructura de la comunidad del mesozooplankton, presentó una distribución similar a la observada para la biomasa total y la fracción 1000-2000 μm (Figura 15c-d), como muestra la altamente significativa relación positiva entre la biomasa total y la pendiente del NB-SS (Figura 18). Así, las pendientes más negativas, indicativas de una mayor contribución relativa a la biomasa total por parte de los organismos pequeños, caracterizaron la zona ocupada por la PCCC (Z1). En contraposición, los valores de pendiente más próximos a 0 (*i.e.* espectros aplanados), se encontraron en la zona ocupada por la AC (Z3), indicando una mayor importancia relativa de organismos de mayor tamaño.

En el 2003, el mesozooplankton presentó una distribución más parcheada, no apreciándose un patrón regional tan claro como el que se observó en la campaña del 2002, tanto en términos de biomasa integrada a

40 m como de estructura de la comunidad (Figura 15a-e). Al igual que ocurría en el 2002, las fracción 1000-2000 μm es la que más contribuye a la biomasa total, encontrándose claramente segregada espacialmente de la biomasa asignada a la fracción menor (i.e. 200-500 μm ESD). También se mantuvo la segregación en profundidad (Figura 17), y una alta correlación entre la pendiente del NB-SS y la biomasa total (Figura 18).

Al igual que ocurría con el fitoplancton, sobre los patrones de distribución de mesozooplancton a escala regional, se superpone un marcado gradiente costa-océano, apreciable tanto en términos de estructura de la comunidad (Figura 19a) como en biomasa (Figura 19b). En el 2002, el gradiente fue más acusado que en el 2003.

Comparación entre las distribuciones de fitoplancton y mesozooplancton

Las distribuciones espaciales de fitoplancton (Figura 13) y mesozooplancton (Figura 15) presentaron una correlación positiva altamente significativa (Figura 20). Esta covariación se evidenció también en las secciones costa-océano, tanto en el 2002 (Figura 11 y 16) como en el 2003 (Figura 12 y 17). Los niveles de la columna de agua con concentraciones más altas de clorofila-a se corresponden con concentraciones también elevadas de mesozooplancton para la fracción 1000-2000 μm ESD. Los organismos de la fracción 500-1000 μm se localizaron en niveles con concentraciones intermedias de clorofila, mientras que la fracción 200-500 μm aparece mayoritariamente en niveles con concentraciones bajas de clorofila.

DISCUSIÓN

Comparación entre datos de OPC y muestras de red

La comparación entre la biomasa estimada a partir de los datos proporcionados por el OPC y diversos tipos de redes de muestreo se ha realizado para un amplio rango de ecosistemas marinos (Tabla 1). En algunos casos, el OPC subestima de forma sistemática entre 3 y 4 veces los resultados de las redes, (Herman 1988 y 1992), o sobrestima entre 5-33 veces (Holliday et al. 2001; Mustard et al. 2002). En otros casos, para un

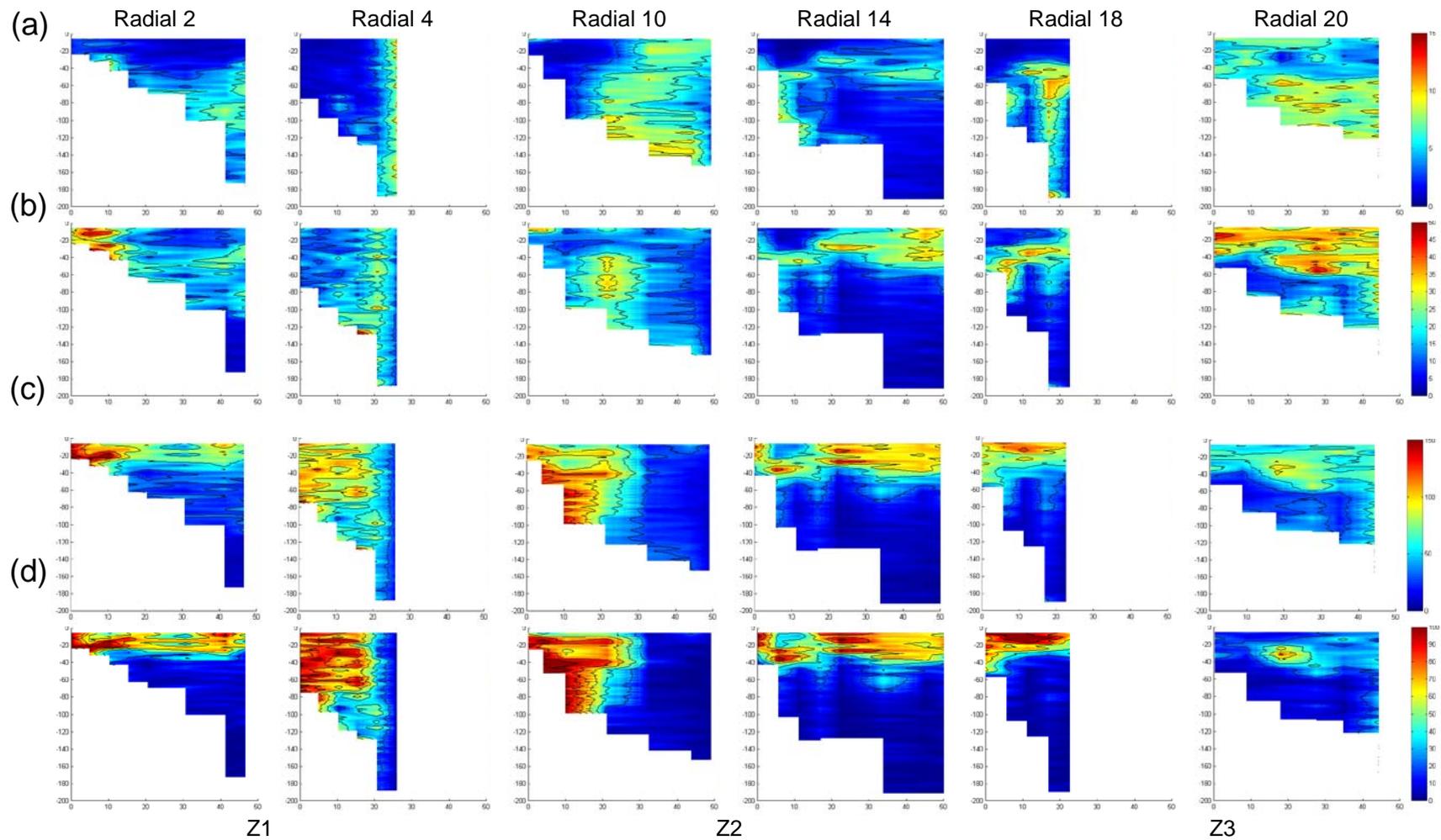


Figura 16. Biomasa de las fracciones (a) 200-500 μm , (b) 500-1000 μm , (c) 1000-2000 y (d) total, para las secciones seleccionadas de las distintas zonas en la campaña PELACUS 0302 (Z1, radiales 2 y 4; Z2, radiales 10 y 14 y Z3, radiales 18 y 20).

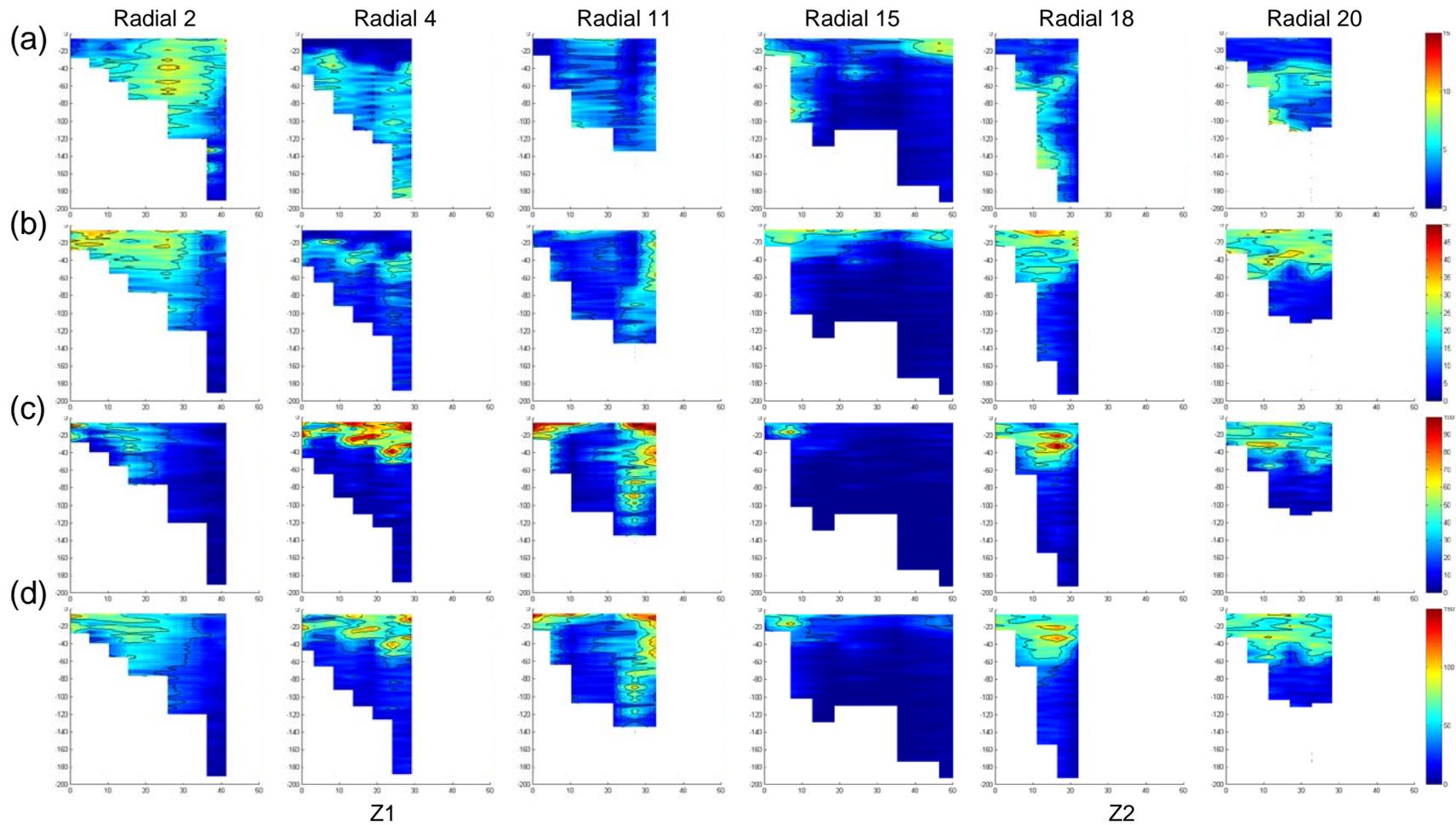


Figura 17. Biomasa de las fracciones **(a)** 200-500 μm , **(b)** 500-1000 μm , **(c)** 1000-2000 μm y **(d)** total, para las zonas, Z1 (radiales 2 4 y 11), Z2 (radiales 15 18 y 20).

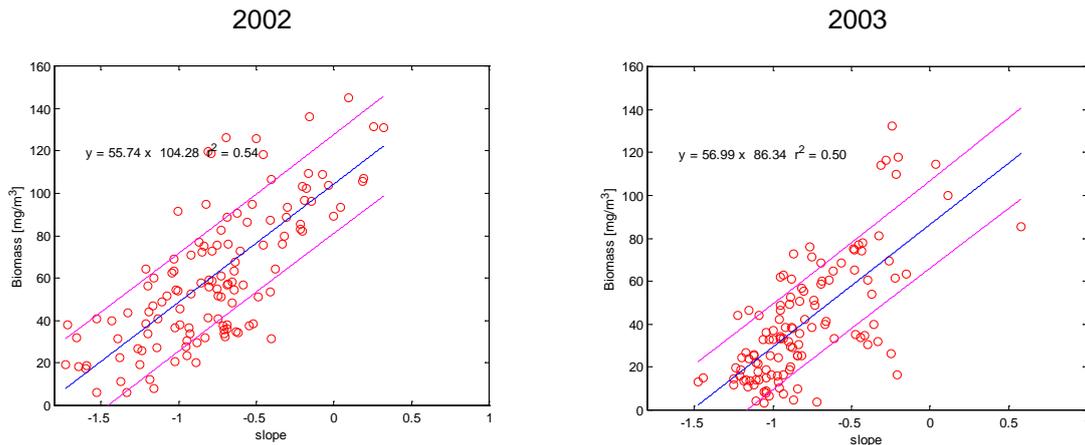


Figura 18. Relación entre la pendiente del NB-SS y la concentración de biomasa del mesozooplancton, obtenidas en cada estación. En los dos casos $p < 0,001$. Las líneas discontinuas agrupan al menos el 50% de las estimaciones

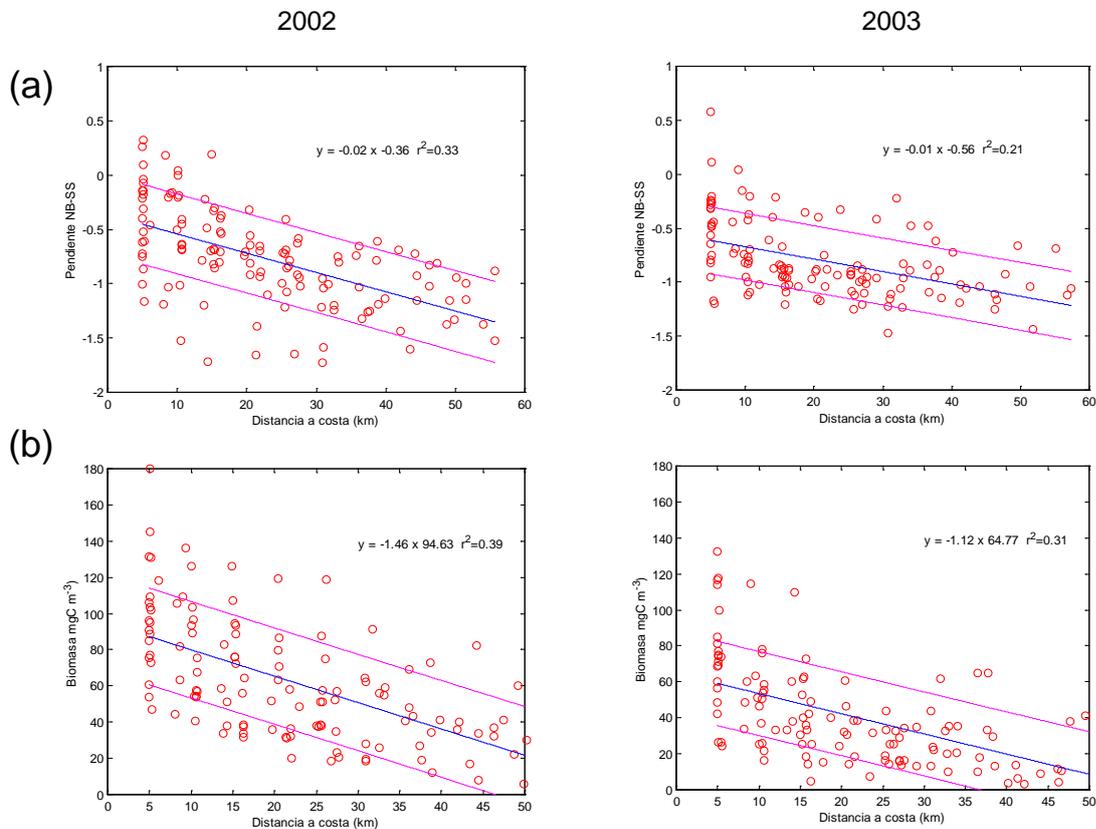


Figura 19. (a) Variación de la pendiente del NB-SS y **(b)** biomasa del mesozooplancton (mgC m^{-3}), en función de la distancia a costa para las campañas *PELACUS 0302* y *PELACUS 0303*. En todos los casos $p < 0,001$. Las líneas discontinuas agrupan al menos el 50 % de las estimaciones.

mismo estudio el signo de la diferencia es variable, pudiendo llegar a ser ésta de varios órdenes de magnitud (Huntley et al 1995; Ruberg y Edie 2000; Grant et al. 2000). Son escasos los trabajos en los que se encuentran buenas relaciones entre los dos tipos de técnicas (Herman 2002). Estas diferencias

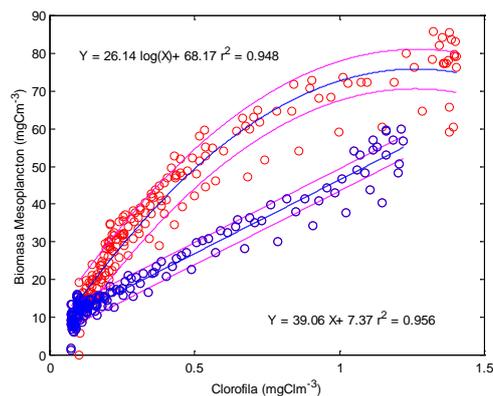


Figura 20. Relación entre la concentración de clorofila (mg Cl-a m^{-3}) y la biomasa total del mesozooplancton (mgCm^{-3}) para los años 2002 (círculos rojos) ($r = 0,97$, $p < 0,001$) y 2003 (círculos azules) ($r = 0,96$, $p < 0,001$) obtenidos a partir de los datos promediados espacialmente por niveles de profundidad para cada año. Nótese el ajuste logarítmico en el 2002 y lineal en el 2003.

se achacan tanto a las limitaciones inherentes al funcionamiento del OPC, tales como la coincidencia (*i.e.* cuando dos o más partículas atraviesan simultáneamente el haz de luz y son contadas como una sola partícula de mayor tamaño), la orientación de las partículas al atravesar el haz de luz, las interferencias producidas por el fitoplancton, ... (Tabla 1), como también a ciertos problemas específicos del uso de redes de muestreo, tales como la extrusión, el tupido de la malla, la estimación del volumen de agua muestreado, ... (Tabla 1). Además, hay que considerar las dificultades de aplicar ambos métodos de muestreo simultáneamente y de precisar en ambos casos el rango de tamaños de los organismos muestreados.

En el ejercicio de intercomparación que se presenta aquí, el 80% de las estimaciones de biomasa total de mesozooplancton a partir de los datos de OPC representan entre 0.5-1.5 veces la biomasa estimada a partir del muestreo con red simple de plancton, lo que supone un resultado aceptable si tenemos en cuenta las discrepancias observadas en otros estudios de intercomparación (Tabla 1). Además, la relación entre las biomásas estimadas por ambos métodos mejora sensiblemente al obviar la fracción más pequeña (200-500 μm ESD), que el OPC subestima considerablemente respecto a la red. No resulta sorprendente la discrepancia encontrada para esta fracción si tenemos en cuenta que realmente no estamos comparando el

mismo rango de tamaños con uno y otro método. Si bien las especificaciones técnicas del OPC establecen como tamaño mínimo de partícula detectable 200 μm ESD, operativamente este límite inferior es más alto. El incremento del 15% que se realiza sobre los ESD para corregir la disminución de tamaño producida por la orientación al azar de las partículas al atravesar el haz de luz del OPC (Herman 1992; Beaulieu et al, 1999) así como ciertas limitaciones técnicas producidas por variaciones óptico-electrónicas (Herman, 2003), hacen que el límite inferior quede desplazado hacia tamaños mayores, siendo más realista establecerlo en 400 μm ESD. En el contexto de la metodología y estrategia de muestreo que hemos aplicado, podemos resaltar tres causas que inciden en las discrepancias observadas: 1) la red simple de plancton utilizada (20 μm \varnothing poro y 40 cm \varnothing de boca), que no es específica para el muestreo de mesozooplancton; 2) los factores de conversión utilizados para poder hacer comparables los resultados del OPC y la red (relaciones alométricas y estimación de volumen de agua muestreado); y 3) la no simultaneidad en el muestreo con ambos métodos. En futuros ejercicios de intercomparación será necesario considerar estos factores.

La pendiente del NB-SS ($-1,10 \pm 0,03$) obtenida mediante los datos de red y OPC, considerando todas las estaciones muestreadas, fue similar al valor esperado de -1,20 que caracteriza los sistemas oceánicos cuando la biomasa está expresada en unidades de carbono (Quiñones, 1994). Este valor indica que la biomasa se encuentra uniformemente distribuida en clases logarítmicas de tamaño con base 2 (Sheldon et al., 1972). Esta distribución aparece cuando el espectro se obtiene para un amplio rango de tamaños y de tipos de hábitat (Rodríguez, 1994). De acuerdo con Bouadreau y Dickie (1992), la pendiente del NB-SS integrado para distintos niveles tróficos, y por tanto clases de tamaño, refleja la dependencia del metabolismo con el tamaño. El espectro integrado respecto a grupos funcionales y tipos de hábitat incorpora el efecto producido por factores externos (e.g. procesos físicos de transporte horizontal y mezcla) e internos, tanto a nivel individual (e.g. eficiencias de crecimiento) como a nivel de comunidad (e.g. relaciones predador-presa), que son responsables de la estructura de la misma (Rodríguez, 1994). Esta regularidad desaparece cuando consideramos los

NB-SS para cada una de las estaciones de muestreo. En estos casos, al integrar grupos funcionales pero no diferentes hábitat (en los sistemas pelágicos fuertemente condicionados por las características hidrográficas), encontramos espectros no lineales (Figura.-5b y c) que reflejan la dominancia relativa de ciertas clases de tamaño. En los casos en los que un solo tipo de hábitat es muestreado, emerge la escala ecológica o secundaria, que refleja situaciones en las que el crecimiento independiente del tamaño (Bouadreau y Dickie, 1992), la cual gana importancia sobre la escala primaria o dependiente del tamaño. Un caso extremo de la influencia de la escala secundaria se muestra en la Figura 5d, donde la gran discrepancia de la pendiente indica una menor abundancia del mesozooplancton que la que cabría esperar atendiendo a la estructura que se deriva al considerar los datos del muestreo con red que cubren un rango de tamaños más amplio. Un análisis cualitativo preliminar de las muestras de plancton correspondientes a las estaciones que presentaron este tipo de espectros evidenció una relativa dominancia de plancton gelatinoso, el cual presentan un problema de submuestreo por el OPC debido a su transparencia (Tabla 1).

Las distribuciones de fitoplancton y mesozooplancton presentan una covariación positiva (Figura 20). Uno de los problemas que se le atribuye al OPC como estimador de la biomasa de mesozooplancton es la posible interferencia debida al fitoplancton cuando éste se encuentra a elevadas concentraciones (Mustard 2001), ya que cabe la posibilidad de que agregados de células de pequeño tamaño se perciban como una única partícula al atravesar el haz de luz del OPC. De esta forma podríamos interpretar que la similitud que nos encontramos entre las distribuciones de fitoplancton y mesozooplancton no estaría ocurriendo realmente, sino que se trataría de un artefacto producido por la mecánica de funcionamiento del OPC. Esta covarianza se aprecia también al comparar las distribuciones verticales (Figuras 11d y 16 para el 2002 y 12d y 17 para el 2003). Ahora bien, es el mesozooplancton de mayor tamaño (1000-2000 μm) el que exhibe una covarianza más significativa con las concentraciones de fitoplancton, mientras que la fracciones 500-1000 y 200-500 μm presentan cierta segregación espacial respecto a la fracción mayor. Si el fitoplancton estuviese

produciendo una interferencia en el OPC, cabría esperar que ésta fuese más acusada para las fracciones menores. Además, también encontramos situaciones en las que las altas concentraciones del fitoplancton no se correspondieron con altos niveles de mesozooplancton, como se aprecia por ejemplo en las radiales 2 y 14 en el 2002 y radiales 4 y 11 en el 2003 (Figuras 11 y 16 para el 2002; Figuras 12 y 17 para el 2003). Con todo esto podemos decir, que durante estas dos campañas, el fitoplancton no está interfiriendo en las mediciones del OPC y por tanto la similitud que nos encontramos en las distribuciones de los dos grupos funcionales no es un artefacto producido por el sensor.

Campañas oceanográficas *PELACUS 0302* y *PELACUS 0303*

La campaña *PELACUS 0302* presentó una distribución de las variables físicas y biológicas diferente de la observada en la campaña *PELACUS 0303*. El 2002 se caracterizó por presentar condiciones asimilables a una fase temprana de la transición invierno-primavera, y por tanto con características más próximas a las condiciones invernales, como indica la estratificación térmica horizontal (*i.e.* isotermas verticales) que se apreció durante los primeros días de la campaña (Morey y O'Brien, 2002). Por otra parte, el predominio de los vientos de componente S y SO favoreció la superficialización de la PCCC y su avance hacia la parte central del Cantábrico (Álvarez-Salgado et al., 2003). A consecuencia de ello se produjo un fuerte contraste de las condiciones físicas a escala regional debido a la diferencia entre los valores de alta temperatura y salinidad que caracterizan a la PCCC frente a los valores relativamente bajos de estas variables en la AC. Además, la interacción entre la PCCC y los cuerpos de agua costeros, de menor salinidad y temperatura como consecuencia de la influencia de los aportes continentales dio lugar a la formación de un marcado frente termohalino (Figura 11a-c, radial 4) que provoca una limitación de los intercambios costa-océano (Álvarez-Salgado et al. 2003), como reflejan las distribuciones de fitoplancton (Figura 11d, radial 4) y mesozooplancton (Figura 16, radial 4).

El invierno en zonas templadas está caracterizado por una situación de intensa mezcla de la columna de agua. De acuerdo con el mecanismo de la formación de la proliferación de primavera propuesto por Sverdrup (1953), el aumento de la radiación incidente aporta la energía necesaria para la fotosíntesis y actúa calentando las capas superficiales, promoviendo la estratificación térmica que resulta en un aumentando el tiempo de residencia de las células en la capa superficial. Estas condiciones favorecen el desarrollo y la acumulación del fitoplancton. Las dos primeras semanas de la campaña (radiales 1-10) se caracterizaron por la ausencia de termoclina estacional. El desarrollo de esta no se empieza a percibir hasta la radial 12, a partir de la cual produjo un considerable aumento en las concentraciones del fitoplancton, que llega a alcanzar valores de 5 mg Cl-a m^{-3} .

Otro mecanismo de formación de proliferaciones de fitoplancton se asocia con la formación de estratificación de origen halino allí donde se producen aportes continentales (Legendre, 1990). Los más destacables se produjeron en las proximidades del río Duero (Figura 11, radial 2), las Rias Bajas (Figura 11, radial 4) y el río Adour (Figura 11, radial 20). Este tipo de estructuras promueven incrementos locales de la concentración de fitoplancton, asociados a la zona frontal entre los cuerpos de agua costera y el agua oceánica (Bode et al., 2002).

En contraposición con la situación que caracterizó el 2002, el 2003 presentó condiciones hidrográficas más propias de una fase tardía de la transición invierno primavera, como indica la estratificación térmica vertical (i.e. isotermas horizontales) (Morey y O'Brien, 2002) que se observó desde el inicio de la campaña. Esta situación de estratificación térmica está coadyuvada por los importantes aportes continentales acaecidos este año.

En la costa de Portugal y Galicia (Z1) se detecta una señal de alta temperatura (Figura 8c-d) y en algunos casos, en las estaciones más oceánicas, a cierta profundidad nos encontramos con valores elevados de salinidad (Figura 8a-b), condiciones características de la PCCC. Los vientos predominantes de componente N junto con los fuertes aportes continentales actuarían conjuntamente provocando el desplazamiento de la PCCC a zonas más próximas al talud y diluyendo su señal. No se apreciaron características termohalinas de la PCCC en la plataforma de la costa cantábrica. La ausencia

de esta estructura en esta zona, tan importante en la distribución de las variables físicas y biológicas en el 2002, hace que el patrón regional en el 2003 no esté bien definido.

El afloramiento costero, propiciado por los vientos dominantes de componente N y NE, resultó un proceso diferencial en el 2003 respecto al 2002 (Figura 12, radiales 11 y 15), presentando su máxima intensidad en las costas Gallegas. La distribución del fitoplancton alcanzó los valores más elevados allí donde se apreciaron los eventos de afloramiento costero y donde se produjeron los frentes halinos producidos por los aportes continentales. Dado que estos procesos se producen a escalas intermedias y locales, la distribución de fitoplancton y mesozooplancton resultó ser más parcheada en el 2003 que en el 2002.

La distribución de mesozooplancton se encuentra relacionada, ambos años, con la distribución de fitoplancton, si bien las condiciones diferenciales de los dos años hacen que esta relación sea distinta (Figura 20). Esta covariación podría deberse a la acción conjunta de dos procesos. Por un lado, la similitud en la distribución de los dos grupos funcionales puede ser causa de una interacción trófica directa del fitoplancton y el mesozooplancton. Por otro lado, los dos grupos de organismos podrían estar respondiendo de la misma forma a un tercer factor, que en este caso podría ser físico, y que provocaría distribuciones similares entre el fitoplancton y mesozooplancton sin haber una relación directa entre ellos. La estrategia de muestreo y variables analizadas no nos permiten discriminar la importancia relativa de ambos procesos, uno de índole biológica y el otro de índole física.

La relación que existe entre la estructura de la comunidad del mesozooplancton (pendiente del NB-SS) y el stock (biomasa) (Figura 18), refleja el hecho de que las localizaciones con mayores concentraciones de biomasa exhiban pendientes del NB-SS más próximas a 0, indicando una mayor contribución relativa a la biomasa total del mesozooplancton por parte de las fracciones de mayor tamaño. Esta relación, si asumimos las teorías de distribución de tamaños de Sheldon et al. (1972), podría extrapolarse al rango del fitoplancton, de forma que los niveles altos de clorofila se encontrarían asociados con pendientes del NB-SS más próximas a 0 (dominio de las fracciones de mayor tamaño).

La segregación en el espacio de las distintas fracciones de tamaño, reflejada por la variación de la pendiente del NB-SS, y de alguna forma relacionada con la distribución del fitoplancton, podría ser consecuencia de la respuesta de distintas especies o fases del desarrollo de las mismas, a condiciones físico-biológicas diferentes.

CONCLUSIONES

1. La comparación directa de las biomásas estimadas mediante técnicas de red y datos de OPC debe ser tomada con precaución ya que presenta limitaciones metodológicas, especialmente en el límite inferior de los rangos de tamaños del mesozooplancton (*i.e.* 200-500 μm ESD).
2. La segregación de las distintas fracciones de tamaños del mesozooplancton en el espacio y su relación con la distribución del fitoplancton nos permiten descartar que este grupo funcional, este interfiriendo en las medidas del OPC.
3. La estructura primaria del NB-SS estimada a partir de los datos suministrados por las nuestras de red y el OPC, arroja resultados similares. Esto nos permite caracterizar la estructura general de la comunidad planctónica (estructura primaria), monitorizando únicamente el espectro del mesozooplancton, por medio del OPC, siempre que hagamos un muestreo a una escala espacio-temporal adecuada, que integre los distintos tipos de hábitat.
4. El análisis para un hábitat concreto (*i.e.* estación de muestreo) de la estructura de la comunidad (NB-SS), obtenido con diferentes técnicas de muestreo (red y OPC), proporciona en términos generales resultados consistentes, no habiendo grandes diferencias entre los espectros normalizados de biomasa-tamaño para las clases de tamaño que se solapan entre ambos métodos. Esto nos permite caracterizar la respuesta estructural del mesozooplancton en relación a interacciones de tipo ecológico (estructura secundaria).
5. Las condiciones físicas que caracterizan a las dos campañas, *PELACUS 0302* y *PELACUS 0303* fueron claramente distintas,

representativas respectivamente, de la fase temprana y tardía de la transición invierno-primavera. Estas diferencias condicionaron las distribuciones del fitoplancton y mesozooplancton haciendo que sean claramente distintas para las dos campañas.

6. Tanto fitoplancton como mesozooplancton presentan distribuciones relacionadas en los dos años. Esta relación parece resultar de la interacción trófica entre los dos grupos funcionales. No obstante, dadas las características del muestreo (diseño, metodología y variables observadas) no resultó posible descartar que dicha covarianza resulte de una respuesta similar de ambos grupos de tróficos al forzamiento físico. Los dos procesos pueden estar actuando a la vez.

ANEXO: PROGRAMA INFORMÁTICO PARA EL ANÁLISIS DE DATOS OPC

Introducción

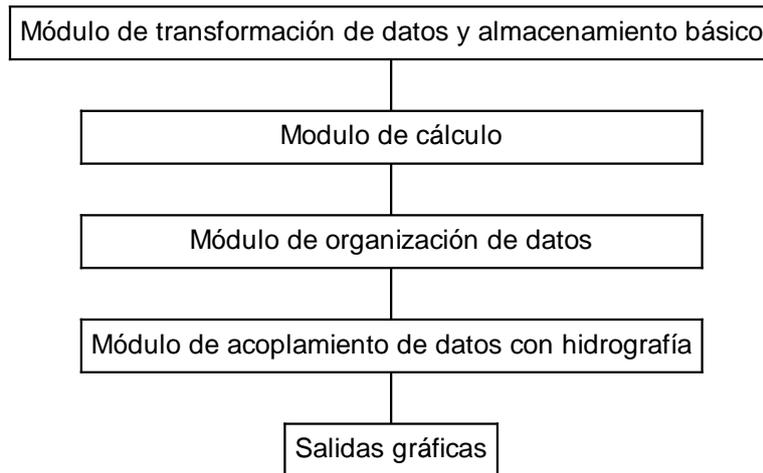
La gran cantidad de información generada por el OPC hizo necesaria el desarrollo de una serie de programas que permitiesen realizar el procesamiento y almacenamiento de los datos de forma sencilla, además de permitir su acoplamiento con los resultados obtenidos por medio de los sensores físicos. Se optó por el MATLAB como base para su programación por ser una herramienta versátil, flexible y con abundancia de aplicaciones desarrolladas en el campo de la oceanografía.

El procesado de la información parte de los archivos en formato ascii generados por el OPC. Los datos se encuentran estructurados en dos columnas. La primera columna define el tipo de dato almacenado en la segunda. Los valores vienen expresados en voltajes.

Código	Variable
5	Profundidad
8	Atenuación de la luz
3	Nº identificador de la medida
1	Tamaño de partícula

Diagrama de flujo

El procesado de la información del OPC tiene una serie de fases consecutivas. Inicialmente se transforman los datos, expresados en voltajes, a unidades del sistema métrico internacional (*i.e.* módulo de transformación y almacenamiento básico).



A partir de estos resultados, se calculan todos los parámetros de cada estación (*i.e.* módulo de cálculo). El siguiente paso es agrupar toda la información de cada estación en un único archivo, de forma que sea fácilmente manejable (*i.e.* módulo de organización de datos). Este archivo se reorganiza posteriormente para que tenga la misma estructura que el generado por los sensores físicos (CTD), para permitir una fácil comparación y el uso de las mismas herramientas de representación (*i.e.* módulo de acoplamiento de datos con hidrografía). A partir de este archivo se generan las distintas salidas gráficas y cálculos estadísticos (*i.e.* módulo de salidas gráficas).

Estructura del programa

Módulo de transformación y almacenamiento de los datos

opc_archivos: Toma los datos del archivo de salida del OPC y los transforma para poder ser manejados por el MATLAB. En este paso no se realiza ningún cálculo, únicamente hay un cambio de lenguaje de almacenamiento.

Opd2: Los datos generados por el OPC se encuentran en forma de voltajes. Este programa transforma la profundidad (ecuación [1]) y el diámetro esférico equivalente (ESD, ecuación [2]) en valores del sistema métrico decimal:

$$prof = \frac{175,7675 * volt - 175,7575}{1,026954} \quad [1]$$

$$ESD = \left(2088.76 + \frac{10879.8}{\left(e^{\left(\frac{abs\left(\frac{3.65 - (\sqrt{volt})^2}{1000} \right)}{1.923} \right)} + \sqrt{volt} \right)} \right) * \left(1 - e^{-0.465 * \sqrt{volt} + 0.00008629 * (\sqrt{volt})^2} \right) \quad [2]$$

Una vez transformados los datos, se genera una matriz para cada archivo, almacenándose en la primera fila los ESD de todas las partículas medidas en el primer metro, en la segunda fila las del segundo y así sucesivamente.

opc_15: Este programa incrementa el ESD de las partículas en un 15 % para corregir la disminución producida por la orientación al azar de las partículas al entrar en el OPC. Los datos son almacenados en una nueva matriz.

opc_wt: A partir de los datos corregidos por opc_15 se obtiene el peso de cada partícula utilizando la ecuación de Rodriguez y Mullin 1986.

$$\log(w_c) = 2,23 * \log(ESD) - 5,58 \quad [3]$$

Módulos de cálculo

opc_count: Calcula el número de partículas en distintos formatos:

+ Por metro: Genera un vector con el número total de partículas por m³ que hay en cada metro.

+ Integrado: Calcula el número total de partículas por m² para cada archivo. Realiza la misma operación para los primeros 40 m.

+ Por clases: Realiza los cálculos anteriores para las clases 200-500, 500-1000 y 1000-2000 μm ESD.

opc_biomass: Calcula la biomasa en distintos formatos:

+ Por metro: Genera un vector con la biomasa total m³ que hay en cada metro.

+ Integrado: Calcula la biomasa total por m^2 para cada archivo. Realiza la misma operación para los primeros 40 m.

+ Por clases: Realiza los cálculos anteriores para las clases 200-500, 500-1000 y 1000-2000 μm ESD.

opc_prof_slope: Calcula los parámetros de ajuste (pendiente, ordenada en el origen y r^2) del espectro normalizado de biomasa-tamaño (NB-SS).

+ Cada 5 metros: Calcula los parámetros cada 5 m.

+ Integrado: Calcula los parámetros para toda la columna de agua y para los primeros 40 m.

opc_stat: Calcula la media y desviación estándar del ESD (entre 200 y 20000 μm ESD).

+ Por metro: Calcula la media y desviación estándar para cada metro.

+ Integrado: Calcula la media y desviación para toda la columna de agua.

Módulo de organización de datos

opc_agrupa: Almacena todas las variables descritas anteriormente en matrices (en el caso de los resultados dados cada metro) o vectores únicos (en el caso de los resultados integrados). Cada columna corresponde a un archivo procesado.

opc_matriz_nan: Sitúa en los valores de las matrices donde no hay dato el código NaN ('Not a Number'). Esta operación facilita el manejo de los datos por el MATLAB.

Módulo de acoplamiento con datos de hidrografía

opc_fisico: Ordena las columnas de las matrices y vectores (cada columna equivale a una estación) y las coloca con la misma distribución que los datos de hidrografía. De esta forma se obtienen matrices equivalentes para los distintos tipos de variables, lo que facilita los cálculos y sistematización de la obtención de las salidas gráficas

Salidas Gráficas

Por archivo:

+ Histogramas: Pueden ser realizados a toda la columna de agua o escoger la profundidad.

+ Perfiles: Todas las representaciones pueden llevar acopladas a las variables hidrográficas (temperatura, salinidad, densidad, fluorescencia)

- Diagrama de Cajas: Muestra la distribución de ESD cada cinco metros (intervalo modificable). También representa media, media geométrica y desviación típica.

- Número de partículas: Representa el número de partículas, total y por rangos de tamaños para cada metro.

- Biomasa: Representa la biomasa total y por fracciones para cada metro.

+ Espectros: Pueden realizarse para toda la columna de agua o para una fracción de la misma.

- Simples: Se representan los espectros sin realizar modificaciones en los datos.

- * ESD: Se representa el número de partículas que hay en los distintos rangos de tamaños.

- * Biomasa: Se representa la biomasa total para cada una de los distintos rangos de tamaños.

- Espectro normalizado de biomasa-tamaño: Muestra el espectro. Permite realizarlo con distintos intervalos de tamaños. Devuelve el ajuste lineal y parabólico.

- Función de Pareto: Representa la probabilidad de que una partícula tomada al azar de la muestra sea mayor que el tamaño nominal de la clase seleccionada.

Representación de transectos: Si los datos están organizados en radiales, se puede representar la variación costa-océano y en profundidad, para todas las variables.

Representaciones horizontales: Todas las variables pueden representarse en un sistema de coordenadas latitud-longitud.

BIBLIOGRAFÍA

- Acuña, J. L. 1994. Summer vertical distribution of appendicularians in the central cantabrian sea (Bay of Biscay). *Journal Marine Biology Ass.* 74:585-601
- Acuña, J. L. y Anadon, R. 1992. Appendicularian assemblages in a shelf area and their relationship with temperature. *Journal of Plankton Research* 14 (9):1233-1250
- Alvarez-Osorio M. T. 1984. Primeros datos sobre el zooplancton de la plataforma gallega. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 1 (2):31-47
- Álvarez-Salgado X. A., Figueiras F. G., Pérez F. F., Groom S., Nogueira E., Borges A. V., Chou L., Castro C. G., Moncoiffé G., Ríos A. F., Miller A. E. J., Frankignoulle M., Savidge G., and Wollast, R. 2003. The Portugal coastal counter current off NW Spain: new insights on its biogeochemical variability. *Progress in Oceanography*, 56: 281-321
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A. y Thingstad, F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series* 10: 257-263.
- Baquero S., Cabal J. A., Anadón R., Fernández E., Varela M. y Bode A. 1998. Ingestion rates of phytoplankton by copepod size fractions on a bloom associated with an ooF-shelf front off NW Spain. *Journal of Plankton Research* 20 (5):957-972
- Beaulieu, S. E., Mullin, M. M., Tang, T. V., Pyne, S. M. King, A. L. y Twining B. S. 1999. Using plankton counter to determine the size distribution of preserved zooplankton samples. *Journal of Plankton Research* 21 (10):1939-1956
- Bode A, Alvarez-Osorio M. T., and González, N. 1998. Estimations of zooplankton biomass in a coastal upwelling area off NW Spain. *Journal of Plankton Research*, 20: 1005-1004
- Bode A., Varela M., Casas B. & González N. 2002. Intrusions of eastern North Atlantic central waters and phytoplankton in the north and northwestern Iberian shelf during spring. *Journal of Marine Systems* 36 (0):197-218
- Bode, A. 1990. Distribución y dinámica de la materia particulada en suspensión en las aguas sobre la plataforma continental en la costa central asturiana. PhD tesis, Universidad de Oviedo.
- Bode, A., Álvarez-Osorio, M. T., y González, N. 1998. Estimations of mesozooplankton biomass in a coastal upwelling area off NW Spain: spatial and seasonal variability in relation to a upwelling. *Hydrobiologia* 341:225-234.

- Bode, A., Fernández, E., Botas, J.A., Anadón, R. 1990. Distribution and composition of suspended particulate matter related to a shelf-break saline intrusion in the Cantabrian Sea (Bay of Biscay). *Oceanologica Acta* 13, 219–228.
- Botas, J. A., Fernández, E., Bode, A. y Anadón, A. 1990. A persistent upwelling off the central Cantabrian coast (Bay of Biscay). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 30 :185-199
- Bouadreau, P. R., and Dickie, L. M. 1992 Biomass spectra of aquatic ecosystems in relation to fisheries yield. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49:1528-1538.
- Braun J. G., Álvarez-Ossorio M. T., Fernández-Puelles M. L. & Camiñas J. A. 1990. Estudio de la estructura, biomasa y producción del meso y microzooplancton en la plataforma de Galicia en abril de 1982. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 6 (2):81-92
- Cabanas, J.M., Porteiro, C., y Varela, M. 1989. A posible relation between sardine fisheries and oceanographic conditions in NW Spanish coastal waters. ICES C.M. 1989 H18 Ref. C.L., 1-12
- Cushing, D. H.. 1989. A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weekly stratified, *Journal of Plankton Research*. 11(1): 1-13.
- D'Elbée, J. y Castel, J. 1991. Zooplankton from continental shelf of the southern Bay of Biscay exchange with Arcachon Basin, France, *Ann. Inst. Oceanog.* 67:35-48
- Edvarsen A., Zhou M., Tande K. S. y Zhu, Y. 2002. Zooplankton population dynamics: measuring in situ growth and mortality rates using an Optical Plankton Counter. *Marine Ecology Progress Series* 227:202-219
- Fernández, E., Bode, A., Botas, A. y Anadón, R. 1991. Microplankton assemblages associated with saline fronts during a spring bloom in the central Cantabrian Sea: differences in trophic structure between water bodies. *Journal of Plankton Research* 13 (6):1239-1256
- Fernández, E., Cabal, J. Acuña, J. L., Bode, A., Botas, A. y Gracia-Soto, C. 1993. Plankton distribution across a slope current-induced front in the southern Bay of Biscay. *Journal of Plankton Research* 15:619-632
- Fraga, F., 1981. Upwelling off Galician coast, northwest Spain. In: Richards, F.A. (EDS). *Coastal upwelling*, Washington, DC, pp 176-182
- Gallienne, C. P., Robins, D. B. y Woodd-Walker, R. S. 2001. Abundance, distribution and size structure of zooplankton along a 20 ° west meridional transect of the northeast Atlantic Ocean in July. *Deep-Sea Research* 48:925-949

- García-Soto C. 2002. Navidad development in the southern Bay of Biscay: Climate change and swoddy structure from remote sensing and in situ measurements. *Journal of Geophysical Research* 107: 1-29
- Grant, S., Ward, P., Murphy, E., Bone, D. y Abbott, S. 2000. Field comparison of an LHPR net sampling system and an optical plankton counter (OPC) in the southern ocean. *Journal of Plankton Research* 22 (4):619-638
- Haagenson, P.L, 1982. Review and evaluation of methods for objective analysis of meteorological variables. *Papers in Meteorological Research*, 5(2): 113-133
- Harris, R., P. Wiebe, J. Lenz, H.R. Skjoldal et M. Huntley. 2000. ICES Zooplankton methodology manual. Academic Press, San Diego. 684 pp
- Haury, L. R., McGowan, J. A. y Wiebe, P. H. 1978. Patterns and processes in time-space scales of plankton distributions, In: Spatial Patterns in Plankton Communities, Steele, J. H. (Ed.) Plenum Press NY pp 277-328
- Heath, M. R., Fraser, J. G., Gislason, A., Hay, S. J., Jónasdóttir, S. H. y Richardson, K. 2000. Winter distribution of *Calanus finmarchinus* in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 57:1628-1635
- Herman, A. W., Cochrane N. A. y Sameoto, D. D. , A. E. 1993. Detection and abundance estimation of euphausiids an optical plankton counter. *Marine Ecology Progress Series* 94 :165-173
- Herman, A. W., 1988. Simultaneous measurement of zooplankton and light attenuation with a new optical plankton counter. *Continental Shelf Research* 8 (2):205-221
- Herman, A. W., 2002. Sampling Characteristics of vertical Plankton Nets and Intercomparison with an Optical Plankton Counter. *Journal of Plankton Research*, -under review.
- Herman, A.W. 1992. Design and calibration of a new optical plankton counter capable of sizing small zooplankton. *Deep-Sea Research* 39 (34):395-415
- Holliday, N. C., Coombs, S. H. y Smith, C. 2001. A comparison of LHPR data from vertical distribution sampling of zooplankton in a Norwegian fjord. *Sarsia* 86:87-99
- Hopcroft, R.R. 2002. Comparison of plankton size spectra from net tow samples and OPC measurements in marine waters. pp. 7-11. In: M. Zhou & K. Tande (ed.) Optical Plankton Counter Workshop. GLOBEC Report No.17, 17-20 June 2001, Tromsø, Norway.
- Huntley M. E., González A., Zhu Y., Zhou M. & Irigoien X.. 2000. Zooplankton dynamics in a mesoscale eddy-jet system off California. *Marine Ecology Progress Series* 201:165-178

- Huntley, M.E., Zhou, M. y Nordhausen, W. 1995. Mesoscale distribution of zooplankton in the California current in late spring, observed by optical plankton counter. *Journal of Marine Research* 53:647-674
- Johnson, G. T., 1982. Climatological Interpolation Functions for Mesoscale Wind Fields". *Journal of Applied Meteorology*. 21(8):1130-1136
- Kouttsikopoulos, C. y Le Cann B. 1996. Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchova. *Scientia Marina*, 60(2):9-19
- Labat, J. Ph., Mayzaud, P., Dallot, S., Errhif, A., Razouls, S. y Sabini, S. 2002. Mesoscale distribution of zooplankton in the Sub-Antarctic Frontal system in the Indian part of the Southern ocean: A comparison between optical plankton counter and net sampling. *Deep-Sea Research* 49 :735-749
- Le Fevre, J . 1986. Aspects of the biology of frontal systems. *Adv. Mar. Biol.* 23:163-299
- Legendre, L.1990. The significance of microbial blooms for fisheries and for the export of particulate organic carbon in oceans. *Journal of Plankton Research*. 12(4): 681-699
- Longhurst, A.R.: 1998. Ecological Geography of the sea. Academic Press, San diego.
- Morey, S. L. y O'Brien, J. J. 2002 The spring transition from horizontal to vertical thermal stratification on a midlatitude continental shelf. *Journal of Geophysical Research* 17(8):1-7.
- Mustard, A.T., Irigoien, X., Crisp, N., Fielding, S., and Allen J.T. 2002. Can an optical plankton counter produce reproducible and realistic estimates of zooplankton abundance at different in situ phytoplankton concentrations?. *Journal of Plankton Research*.
- OSPAR Comisión. 2000. Quality Status Report 2000: Region IV: Bay of Biscay and Iberian COSAT. OSPAR Comisión, London. 134 +xiii p.
- Pingree, R. D. y Le Cann, B. 1990. Structure, strength and seasonality of the slope currents in the Bay of Biscay. *Journal of Marine Biology Association. U. K.* 70. 857-885
- Pingree, R. D. y Le Cann, B. 1992. Three anticyclonic slope water oceanic eddies (swodies) in the southern Bay of Biscay in 1990. *Deep-Sea Research*. 39:1147-1175
- Platt, T., y Denman, K., 1977. Organization in the pelagic ecosystems. *Wiss Meeresunters Helgoland*. 30:575-581
- Poulet, S. A., Laabir, M. y Chaudron, Y. 1996. Characteristic features of zooplankton in the Bay of Biscay. *Scientia Marina* 60 (2):79-95

- Quiñones, R. A. 1994. A comment on the use of allometry in the study of pelagic ecosystem processes. *Scientia Marina*, 58(1-2):11-16.
- Rodríguez, J. 1994. Some comments on the size-based structural analysis of the pelagic ecosystem. *Scientia Marina* 58 (1):1-10
- Rodríguez, J. y Mullin, M. 1986. Relation between biomass and body weight of plankton state oceanic ecosystem. *Limnology and Oceanography*. 31 (2):361-370
- Ruberg, S.A., and Eadie, B.J. 2000. Remotely deployable water sampler. Proceedings of Sea Technology - Oceans 2000, pp. 113-117. MTS/IEEE, September 11-14, 2000. Providence, Rhode Island, Marine Technology Society, Washington, DC.
- Runge, J. A., 1988. Should we expected a relationship between primary production and fishery? The role of copepod dynamics as a filter of trophic variability. *Hydrobiology*. 167/168:61-67
- Sanchez, F. y Gil, J. 2000. Hydrographic mesoscale structures and Poleward Current as a determinant of hake (*Merluccius merluccius*) recruitment in southern Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Sciences* 57:152-170
- Sheldon, R. W., Prakash, A., and Sutcliffe, W. H. 1972. The size distribution of particles in the ocean. *Limnology and Oceanography*, 17:327-340.
- Sommer, U. y Stibor, H. 2002. Copepoda-Cladocera-Tunicata: The role of three major mesozooplankton groups in pelagic food webs. 17:161-174
- Sprules, W.G., Jin, E.H., Herman, A.W., y Stockwell, J.D. (1998). Calibration of an optical plankton counter for use in fresh water. *Limnology and Oceanography*, 43: 726-733.
- Steel J. H. 1974. The structure of marine ecosystems. Harvard University Press, Cambridge.
- Sverdrup, H. U., 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. du Cons.* 18: 287-295
- Valdes J. L., Alvarez-Ossorio M.T., Gauzens A. L. y Miranda A.. 1990. Zooplankton composition and distribution off the coast of Galicia, Spain. *Journal of Plankton Research* 12 (3):629-643
- Valdés L., Álvarez-Ossorio M. T. & Varela M.. 1990. Relación entre la estructura de tallas y la biomasa del zooplancton nerítico en la plataforma de la Coruña. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 6 (2):97-106
- Valdés, L. y Lavín, A. 2002. Dynamics and human impacts in the Bay of Biscay an Ecological perspective.. Large Marine Ecosystems of the North Atlantic. K. Sherman and H. R. Skjoldal. pp 293-319

- Valdés, L., Álvarez-Ossorio, M. T., Lavin, A., Varela, M. y Carballo, R. 1991. Ciclo anual de parámetros hidrográficos, nutrientes y plancton en la plataforma continental de La Coruña (NO, España). *Boletín Instituto Español Oceanografía* 7 (1):91-138
- Varela M., Alvarez-Osorio M. T., Valdés L., Cal R., Miranda A., de Santiago G. & Costas E.. 1988. Partición de la materia orgánica particulada en el área de afloramiento de la plataforma de Galicia (NO España) durante la campaña Breogán 684. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 5 (1):92-108
- Villate F. 1991. Annual cycle of zooplankton community in the Abra Harbour (Bay of Biscay): abundance, composition and size spectra. *Journal of Plankton Research* 13 (4):691-706
- Villate F., Moral M. y Valencia V. 1997. Mesozooplankton community indicates climate changes in a shelf area of the inner Bay of Biscay 1988 to 1990. *Journal of Plankton Research* 19 (11):1617-1636
- Vives, F. 1980. Los Copépodos de las aguas neríticas de las costas de Vizcaya, durante 1976. *Investigación pesquera*. 44: 313-330
- Wood-Walker, R. S., Gallienne, C. P. y Robins, D. B. 2000. A test model for optical plankton counter (OPC) coincidence and comparison of OPC-derived and conventional measures of plankton abundance. *Journal of Plankton Research* 22 (3):473-483
- Wood-Walker, R. S., Kingston, K. y Galliene C.P. 2001. Using neural networks to predict surface zooplankton biomass along a 50° N to 50°S of Atlantic. *Journal of Plankton Research* 23 (8):875-888
- Zhang, X., Roman, M, Sanford, A., Adolf, H., Lascara, C. y Burgett, R. 2000. Can an optical plankton counter produce reasonable estimates of zooplankton abundance and biovolume in water with high detritus? *Journal of Plankton Research* 22 (1):137-150