



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

UNIVERSIDAD DE MÁLAGA

FACULTAD DE CIENCIAS

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA Y GEOLOGÍA

(Área de Ecología)

TESIS DOCTORAL

**PATRONES DE DISTRIBUCIÓN
PLANCTÓNICA Y ESTRUCTURA DE
TAMAÑOS EN EL MAR DE ALBORÁN:
VARIABILIDAD DE MESOESCALA**

Pablo Ignacio León Díaz

Málaga, 2010

2010



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

UNIVERSIDAD DE MÁLAGA
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA Y GEOLOGÍA
(Área de Ecología)

TESIS DOCTORAL

**PATRONES DE DISTRIBUCIÓN PLANCTÓNICA
Y ESTRUCTURA DE TAMAÑOS EN EL MAR DE ALBORÁN:
VARIABILIDAD DE MESOESCALA**

Pablo Ignacio León Díaz

Málaga, 2010



AUTOR: Pablo Ignacio León Díaz

Edita: Servicio de Publicaciones de la Universidad de Málaga

ISBN: 978-84-9747-599-0



Esta obra está sujeta a una licencia Creative Commons:
Reconocimiento - No comercial - SinObraDerivada (cc-by-nc-nd):
[Http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/es](http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/es)
Cualquier parte de esta obra se puede reproducir sin autorización
pero con el reconocimiento y atribución de los autores.
No se puede hacer uso comercial de la obra y no se puede alterar, transformar o hacer obras derivadas.

Esta obra se encuentra depositada en el Repositorio Institucional de la Universidad de Málaga (RIUMA). <http://riuma.uma.es>



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

PATRONES DE DISTRIBUCIÓN PLANCTÓNICA Y ESTRUCTURA
DE TAMAÑOS EN EL MAR DE ALBORÁN: VARIABILIDAD DE
MESOESCALA

Dpto. Ecología y Geología. Universidad de Málaga.

Memoria que presenta el Licenciado PABLO IGNACIO LEÓN DÍAZ para aspirar al grado de Doctor en Biología.

Fdo. Pablo Ignacio León Díaz

Con el Vº Bº de los Directores:

A handwritten signature in blue ink, appearing to read 'Blanco Martín'.

Dr. Jose María Blanco Martín
Profesor Titular de Ecología
Universidad de Málaga

A handwritten signature in blue ink, appearing to read 'Jaime Rodríguez Martínez'.

Dr. Jaime Rodríguez Martínez
Catedrático de Ecología
Universidad de Málaga



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

D. JOSÉ M^a BLANCO MARTÍN, Profesor Titular de Ecología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Málaga, y D. JAIME RODRÍGUEZ MARTÍNEZ, Catedrático de Ecología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Málaga,

CERTIFICAMOS:

Que el trabajo recogido en la presente memoria, titulada “PATRONES DE DISTRIBUCIÓN PLANCTÓNICA Y ESTRUCTURA DE TAMAÑOS EN EL MAR DE ALBORÁN: VARIABILIDAD DE MESOESCALA”, presentada por el Licenciado D. PABLO IGNACIO LEÓN DÍAZ, ha sido realizado bajo nuestra dirección y presenta, a nuestro juicio, contenido científico suficiente, por lo que autorizamos su presentación y defensa para optar al grado de Doctor en Biología.

Dr. Jose María Blanco Martín
Profesor Titular de Ecología
Universidad de Málaga

Dr. Jaime Rodríguez Martínez
Catedrático de Ecología
Universidad de Málaga

Esta tesis doctoral ha sido subvencionada con fondos del Ministerio de Ciencia y Tecnología, mediante el disfrute de una beca de investigación ligada al proyecto “Relación entre los procesos físicos y biogeoquímicos asociados a sistemas hidrodinámicos de mesoscala en el Mar de Alborán” (REN2002-04044-C02-02).

El trabajo ha sido desarrollado dentro del Grupo de Investigación en Ecología Marina y Limnología (GEML), con referencia RNM-192 del Plan Andaluz de Investigación (P.A.I). El material de estudio empleado procede de los proyectos de investigación OMEGA (MAS3-CT95-001) y BIOMEGA (REN2002-04044-C02-02), así como del L4 Plankton Monitoring Programme del Plymouth Marine Laboratory (Reino Unido).

"When in the springtime
of the year,
When the trees are
crowned with leaves,
When the ash and oak,
and the birch and yew,
Are dressed in ribbons fair..."

"Cuando en primavera,
Cuando los árboles
son coronados con hojas,
Cuando el fresno y el roble,
y el abedul y el tejo
Son decorados con cintas..."

The mummers' dance
by Loreena McKennitt

A mi gente,
A mi familia,
A Miriam

"... some day we will visit the stars.

Until we do,
out in our own backyard
is the universe below!..."

"... algún día visitaremos las estrellas.

Hasta que lo hagamos,
en nuestro
propio patio trasero
está el universo allá abajo!..."

William J. Broad ("the universe below", 1997)

Agradecimientos.

Comienzo a escribir estas páginas sin creer del todo que haya llegado este momento. Son muchas las veces que me he imaginado redactándolas. Sin embargo no es fácil echar la vista atrás y resumir en pocas palabras lo que esta travesía ha significado para mí, tanto profesional como personalmente.

El camino hasta aquí ha sido largo y en ocasiones tortuoso. Años atrás, cuando comencé a colaborar con el grupo de Ecología Marina y Limnología la tesis doctoral resultaba un concepto muy extraño y lejano. Ahora soy consciente de los sacrificios que implica, pero también de las satisfacciones que reporta. En cualquier caso, el viaje ha merecido la pena, y me ha dado la oportunidad de aprender y trabajar en lo que me gusta y, sobre todo, de conocer a gente estupenda.

Quizás suene a tópico, pero es cierto. Cualquier tesis doctoral es el resultado del trabajo y esfuerzo de muchas personas que (como mínimo) merecen una reseña en estas páginas. A todas ellas les agradezco sinceramente su ayuda, paciencia y comprensión.

Con el permiso de mis directores, quiero agradecer en primer lugar al antiguo Ministerio de Ciencia y Tecnología por su programa de becas predoctorales, gracias al cual esta tesis ha sido posible.

A mi director de tesis, José María Blanco, a quien siempre le estaré agradecido por la confianza depositada en mí, así como por su talante, buen humor, y (por qué no) por sus gustos musicales. A mi codirector, Jaime Rodríguez, cuyos puntos de vista y aportaciones han sido todo un lujo que he disfrutado enormemente. A ambos les doy las gracias por su paciencia y apoyo, sin los cuales no hubiera podido finalizar este trabajo. No me queda más que expresarles el afecto y la profunda admiración que siento por ellos.

A las tripulaciones de los buques oceanográficos Hespérides y García del Cid, así como a todo el personal científico y técnico que participó en las campañas OMEGA y BIOMEGA.

Muchas gracias a Damià Gomis, María del Mar Flexas y Simón Ruiz. Por su inestimable ayuda en el desarrollo del modelo, asesoramiento en relación a los aspectos físicos, y por soportar mis innumerables preguntas y peticiones de datos. Les estoy profundamente agradecido además por el trato recibido durante mi estancia en el IMEDEA. Allí tuve la oportunidad de conocer a un grupo humano maravilloso que en todo momento me hizo sentir como uno más.

My stay in the Plymouth Marine Laboratory allowed me to learn several techniques and work on the zooplankton chapters of the thesis. It is difficult to express my gratitude to

Roger Harris and Delphine Bonnet for their support and help then and during this time. Thanks to the PML staff for their sweet hospitality.

I also would like to express my gratitude to Dr Maria Grazia Mazzocchi from the Stazione Zoologica Anton Dohrn (Italy) and Dr Lars Stemmann from the Observatoire Océanographique de Villefranche (France). Thank you very much for accepting to write a report about the suitability of my thesis to apply for the mention “Doctor Europeus”.

A Valeriano Rodríguez, en cuyas clases de ecología encontré la motivación que me ha traído hasta aquí. Además, él me dio la oportunidad de colaborar con el grupo de investigación en el que he desarrollado mi tesis. Aún hoy me pregunto si realmente pensó lo que hacía... Le agradezco además su ayuda en el análisis de muestras y en cuantos aspectos he necesitado.

A lo largo de estos años Andreas Reul ha sido un referente constante para mí. Con infinita paciencia me introdujo en el fascinante mundo del plancton, y hoy sigue asombrándome con sus conocimientos y capacidad de trabajo. Es una suerte poder aprender de él.

A Paco “grande” (Jiménez-Montes), por la ayuda prestada en el análisis de las muestras de fitoplancton, así como por mostrarme su interesante filosofía de vida. Gracias también a Francisco Jiménez Gómez por su ayuda durante la campaña BIOMEGA y resolver mis dudas con los datos de fitoplancton.

A Fidel Echevarría por su ayuda en relación a los datos de la Estación L4 y del Estrecho de Gibraltar. No olvido además, que mi primera incursión oceanográfica fue con la gente de la Universidad de Cádiz. A Pedro Vélez Belchí, por aportarme toda la información y atender mis consultas en relación a la situación física encontrada durante la campaña OMEGA.

Al resto de integrantes del grupo de investigación, Juan Lucena, Begoña Bautista, Enrique Moreno, Roberto Palomino y María Muñoz. Por su interés, ánimos constantes y estar siempre dispuestos a echar una mano con la mejor de las actitudes. Resulta difícil olvidar los buenos ratos pasados junto a Miguel Jiménez (y sus chistes), y la ayuda de Laura Zabala. A todos, sinceramente gracias.

La colaboración en diversos proyectos y campañas me ha permitido conocer y trabajar con otros grupos de investigación. Inolvidables los muestreos en Sierra Nevada con Francisco Jiménez, Francisco Guerrero, Andrea, Fátima, Quique, etc, así como las campañas ECOMALAGA con el Instituto Español de Oceanografía.

Al echar la vista atrás me doy cuenta de la cantidad de personas con la que he podido interaccionar a lo largo de estos años, tanto en el departamento de Ecología como en otros de la Universidad de Málaga. Gracias a Vicente Clavero, Félix López, Carlos

Jiménez, Pepe Aguilera, Francisco López (Gordillo), María Segovia, Nathalie Korbee, Roberto Abdala, Joaquín Becerra, Marta Sebastián, Ernesto Benítez, Carmen Castro, Francisca de la Coba, Valle, Miguel Lara, Bea, Vito, etc. A Bartolomé Andreo, Iñaki Vadillo, Isaac Pérez, Damián Sánchez, y Vanesa Torregrosa. A José Luis Rueda y Carmen Salas. Ha sido un placer compartir este tiempo con vosotros.

Xavier Niell, cuya forma de entender la Ecología me sigue fascinando, ha sido una fuente constante de motivación. Le agradezco además su interés en estos años.

También a los “visitantes” de otros centros y universidades: Ricardo Figueroa, Alejandro Cabello, Anna Badosa, José Bonomi, María Huete, etc. De todos ellos tengo el mejor de los recuerdos.

No podría olvidarme de las vivencias acumuladas en todo este tiempo junto a Antonio Avilés, Sonia Moreno, Laura Palomo (¡vuelve pronto!) y María Carrasco. A ellos les debo grandes dosis de ayuda, risas, terapia y amistad. A Raquel Carmona, cuya amistad se ha convertido en un tesoro que guardo orgulloso. Gracias chicos por haber formado parte de este proyecto.

Gracias también a María López, Candela, M^a Ángeles, Rocío, Maite, Rosa, Armando y demás ocupantes actuales de la sala de becarios, por “soportar” mis continuas idas, venidas y llamadas telefónicas. Por supuesto, mi agradecimiento a Concha y Malen, por su ayuda todo este tiempo.

A la gente de Precarios Málaga, y especialmente a Antonio, Juanjo, Carlos, Rafa e Itziar, por los buenos momentos vividos juntos.

A “los pistas”, mis amigos de siempre, que a pesar de estar repartidos por el mundo siempre me han hecho sentir su calor. Por los momentos compartidos y los que están por venir. Por despertar en mí este sentimiento de orgullo... Mención especial para los miembros “malagueños” del grupo (Iván, Sergio, Tony, Rafa, etc.), que durante todo este tiempo han soportado una parte importante de esta carga. A todos vosotros gracias por estar ahí.

A mis compis de carrera, Álvaro, Paula (sí, para mí eres bióloga), Patri y Esther, que llegaron a mi vida para instalarse (¡okupas!) y que así siga. A Jesús Oliveros, José Gil y Francis (sí, con “s” final) con quienes descubrí esa preciosa tierra llamada Galicia, y con quienes espero seguir compartiendo el camino. A Miguel con quien no sólo no hemos perdido un amigo sino que hemos ganado otro.

A Rafa, Mariluz, Antonio, Gloria, Silvia, Javi, Belén, y Patri. Por vuestro interés y constantes muestras de ánimo, por la capacidad que tenéis de hacerme reír y pasar tan buenos ratos. Gracias en definitiva por formar parte de mi vida.

A mis compañeros de la E.P. Desarrollo Agrario y Pesquero, Pablo Ávila (alias “the boss”), Alejandro Ibáñez (“er bicho”), Alejandro Guerrero (“el pantera”) y Ana Garrido (Anichi, ¡a ver si llega ya ese niño!). Por vuestra comprensión, paciencia, apoyo y amistad. Sin vosotros no sería posible que en un espacio tan reducido un malagueño, un cordobés, dos “granaíños” y un sevillano puedan convivir en paz. Sinceramente, gracias.

A ese bichejo negro y peludo llamado Trufa, compañera de paseos y que tantas tardes ha pasado tumbada sobre mis pies mientras redactaba el manuscrito.

Los últimos años de tesis me han traído un inesperado regalo en forma de profundos ojos azules. Ella ha sufrido conmigo este viaje, aportándome lo que necesitaba en cada momento. Gracias Miriam por tu apoyo, paciencia, comprensión y sobre todo por tu amor y cariño. Por estar ahí, cerca mío en todo momento. Ojalá sepa recompensarte.

A la familia Ruiz-Nieto, por hacerme sentir uno más, por su apoyo y cariño. De verdad, muchas gracias.

A mis tíos y primos, mi familia. Especialmente a Marcelino, David y Hugo. Por su ayuda, apoyo y cariño. A mi tía Charo y mi abuelo Antonio, que aunque no podrá leer estas páginas, sé que estarían orgullosos de mí.

A mis hermanos María y Jorge, a quienes me resulta muy difícil expresar con palabras lo que significan para mí. Sin saberlo, ellos me enseñan a ser mejor persona. Sólo espero saber corresponderles con mi cariño como se merecen.

A Nieves (alias “*la de Nievecita la del Cura*”), mi madre. Quien me lo ha dado todo sin pedir nada a cambio. Por su apoyo incondicional, en los buenos y también en los malos momentos. Generosa y leal, de ella he aprendido valores como la amistad, la solidaridad, la comprensión y el sacrificio por los que uno quiere. Sin ella nada de esto habría sido posible. Muchas gracias.

A todos, ¡Bo camiño!

ABREVIATURAS

- ADCP: Acoustic Doppler Current Profiler.
- AJ: Atlantic Jet
- AO: Almería-Orán
- B: Biovolumen
- c.f.: concentración final.
- CTD: Conductivity-Temperature-Depth
- DEE: Diámetro Esférico Equivalente.
- EDS: Equivalent spherical diameter
- EAG: Eastern Alboran Gyre
- AW: Atlantic Water
- SAW: *Surface Atlantic Waters*
- NACW: North Atlantic Central Water
- MAW: Modified Atlantic Waters
- LIW: ***Levantine Intermediate Water.***
- SST: Sea Surface Temperature.
- WAG: Western Alboran Gyre
- WIW: ***Winter Intermediate Water.***
- TS: Temperatura-Salinidad.
- u.a.: unidades arbitrarias.
- FSC: Foward SCatter
- SSC: Side SCatter
- PMT: Fotomultiplicador.
- MPF: Máximo Profundo de Fluorescencia
- MPC: Máximo Profundo de Clorofila.
- MPCf: Máximo Profundo de Clorofila fraccionada.
- PVA: Plankton Visual Analyser
- LHPR: Longhurst-Hardy Plankton Recorder
- QG: Quasi-Geostrophic theory
- DCM: Deep Chlorophyll Maximum
- CFM: Deep Fluorescence Maximum

ÍNDICE

Abstract

Introducción general.....	1
----------------------------------	---

A.- Hidrodinámica de mesoscala y patrones de distribución fitoplanctónicos en el Mar de Alborán.

A.1.- Introducción.....	15
A.2.- Material y métodos.....	19
A.3.- Patrones de circulación y clorofila.....	35
A.3.1.- Patrones hidrodinámicos.....	35
A.3.2.- Patrones de distribución de clorofila total.....	61
A.3.3.- Patrones de distribución de clorofila fraccionada.....	78
A.4.- Patrones de distribución espacial y composición del fitoplancton.....	88
A.5.- Estructura de tamaños.....	111
A.6.- Discusión.....	120
A.6.1.- Aspectos metodológicos.....	120
A.6.2.- Acoplamiento físico-biológico.....	122
A.6.3.- Estructura de tamaños e hidrodinámica vertical.....	129

B.- Desarrollo de un modelo de proliferación fitoplanctónica asociada a hidrodinamismo vertical.

B.1.- Introducción.....	135
B.2.- Material y métodos.....	142
B.2.1.- Descripción del modelo.....	142
B.2.2.- Espectros de tamaño.....	151
B.3.- Resultados.....	153
B.3.1. Relativos a la simulación del modelo.....	153
B.3.2.- Espectros de tamaños simulados.....	177
B.3.3.- Espectros de tamaños reales.....	183
B.4.- Discusión.....	185
B.4.1.- Simulaciones del modelo. Campos físicos y distribuciones de partículas.....	185
B.4.2.- Espectros de tamaños.....	192
B.4.3.- Discusión general del modelo.....	197

C.- Vertical distribution patterns and size structure of zooplankton in the Alboran Sea.

C.1.- Introduction.....	203
C.2.- Material and Methods.....	209
C.2.1.- Dynamical patterns.....	209
C.2.2.- Zooplankton sampling.....	212

C.2.3.- Samples analysis.....	213
C.3.- Results.....	219
C.3.1.- Physical framework.....	219
C.3.2.- Zooplankton distribution.....	223
C.3.3.- Zooplankton size structure.....	230
C.3.4.- Zooplankton taxonomic composition.....	234
C.3.5.- Zooplankton elemental composition.....	239
C.3.6.- Statistical analysis.....	244
C.4.- Discussion.....	247
C.4.1.- Physical framework.....	247
C.4.2.- Zooplankton distribution.....	250
C.4.3.- Zooplankton size structure.....	256
C.4.4.- Other zooplankton descriptors.....	258
C.4.5.- Principal Component Analysis.....	264
C.4.6.- Considerations about the synopticity.....	264
D.- Zooplankton analysis methods: Plankton Visual Analyser (PVA)	
D.1.- Introduction.....	269
D.2.- Methods.....	272
D.3.- Results.....	277
D.3.1- Zooplankton abundance.....	277
D.3.2.- Zooplankton biomass.....	282
D.4.- Discussion.....	290
E.- Conclusions	
E.1.- Conclusions.....	295
F.- References	
F.1.- References.....	297
G.- Appendixes	
G.1.- Appendixes.....	325

ABSTRACT

ABSTRACT

Analysing physical-biological coupling at the mesoscale is one of the relevant tasks to be afforded if we want to improve our understanding of the relationships between climate forcing, physical oceanography and ecosystem processes in the ocean. Spatial patterns of biological properties are usually well understood at the macroscale, this setting the bases for the knowledge of the effect of hydrodynamics on nutrients, primary producers and growth, reproduction and dispersal of zooplankton and fishes. Nevertheless, biological response to the environment is generally more obvious at the mesoscale, where oceanographic features such as fronts, eddies or plumes occur.

The oceanic mesoscale (10-100 km, days-weeks) is acknowledged as the most energetic one and it is where fronts between water masses become unstable and strong three-dimensional dynamics are set up. Mesoscale circulation is of great significance to explain the patchiness of nutrient distributions and chlorophyll, phytoplankton size structure, patterns of zooplankton distribution and the life histories of key marine populations. Consequently, understanding mesoscale features and their variability is crucial in determining the links between plankton dynamics and the ultimate spatial and temporal variability in recruitment and transport of juvenile fish and larvae of benthic organisms.

Located at the westernmost side of the Mediterranean basin, the Alboran Sea is where water interchanges with the Atlantic Ocean have their most conspicuous hydrodynamical effects, creating gyres, fronts and eddies of different scales. The physical framework is characterized by the presence of the Atlantic Jet (AJ), which feeds two anticyclonic gyres, the Western Alboran Gyre (WAG) and the Eastern Alboran Gyre (EAG) that occupy the entire Alboran Sea. The eastern limit of the basin is defined by an important density gradient which constitutes a permanent geostrophic structure, the Almeria-Oran front. Those mesoscale features create a strong hydrodynamic pattern characterized by an important three dimensional circulation. Vertical velocities found in frontal structures associated to the Atlantic jet are in the order of several tens of meters per day, enough to compensate sinking losses of phytoplankton or to speed downward advection of phytoplankton along isopycnals to several hundred meters depth.

ABSTRACT

Despite most of physical structures in the Alboran Sea can be considered as stationary, mesoscale circulation features may be altered strongly by climatic forcing through changes in basin-scale circulation. Mesoscale structures in the western Alboran Sea change as the main hydrodynamical feature, the western anticyclonic gyre, migrates towards east and dissipates. Occasional disappearances of the WAG are known now to be part of migration events of the gyre, which could take place once or twice a year.

Although the causes for the WAG migration are not completely understood, the mechanism seems to be related with changes in the Atlantic inflow. Such circumstance, combined with a northward displacement of the gyre or an increase of the WAG, makes the AJ impinges directly on the gyre causing a slight eastwards displacement of the WAG. Then, the AJ is not able to surround the WAG but instead deflects southward, which is known as “coastal mode”. When such situation lasts long enough a new WAG is generated nearby the Gibraltar Strait. Such circumstance increases the density gradient causing the old WAG still migrating to the east side of the basin where it finally dissipates.

Due to its situation and energetic physical structures (gyres, fronts, eddies) the Alboran Sea is an ideal region to analyze the links between plankton dynamics and physical forcing at mesoscale. The conspicuous circulation and physical structures of this basin have been the objective of numerous scientific research projects, most of them including among their topics the physical-biological coupling in the basin. Those studies have displayed the strong influence of such hydrodynamical framework on the planktonic communities observed in the Western Alboran Sea. Nevertheless, less is known about the impact that the spatial and temporal variability of mesoscale features could have on biological communities in the basin.

In this context the aim of this thesis is to study the impact of mesoscale features on plankton community in the Alboran Sea as a region with an intense mesoscale dynamic. It includes four chapters which embrace several topics such as plankton distribution, size structure, process modelling and analysis methods, considered in relation to the mesoscale hydrodynamics of the basin.

ABSTRACT

In the first part of the thesis (chapter A), we compare some basic biological patterns observed in two situations representative of a well-defined mesoscale dynamics with a strong three-dimensional circulation and a final dissipating phase of main structures with less intense dynamics. Our results showed significant differences in plankton response to mesoscale variability, especially in relation to vertical hydrodynamics.

The analysis of such results indicates process modelling as the most suitable approach to study the impact of water vertical motion on size structure of pelagic phytoplankton. Thus, in the second section (chapter B) the size structure of phytoplankton obtained in the Alboran Sea is simulated considering the strong mesoscale vertical movements observed in the basin during the stationary situation of physical features. The latter has been modelled from several basic assumptions with satisfactory results which reflect the sensitivity of the model to mesoscale variability. This represents a first step to develop the model under other physical conditions.

The third part of the thesis describes the zooplankton community sampled with a LHPR net in the Alboran Sea under different vertical hydrodynamics regimes during the BIOMEGA cruise. In particular, this section analyses the spatial (depth) and temporal (day/night) variability of zooplankton community ($>200\text{ }\mu\text{m}$) in the Alboran Sea, with special attention to the influence of physical forcing on its distribution and population dynamics. Our study showed a food-related distribution along depth and suggests a low impact of vertical hydrodynamics on zooplankton population. Anyhow it is difficult to establish definitive conclusions due to a probable displacement of the vertical velocity field during the sampling.

Finally, chapter D evaluates the potential of Plankton Visual Analyser for zooplankton automatic processing by comparing with conventional methods. This approach was used, with satisfactory results, in the previous section (chapter C) to analyse zooplankton abundance and size.

Chapter A**“Mesoscale hydrodynamics and phytoplankton distribution patterns in the Alboran Sea”.**

The oceanic mesoscale (10-100 km) is the equivalent to the atmospheric storm scale. It is usually associated to frontal instabilities which generate highly energetic patterns of three-dimensional circulation. Phytoplankton capability to amplify those signals results in a marked spatial and temporal variability which could cause matter fluxes undetectable at higher scales.

The OMEGA project characterized the mesoscale dynamics observed at the Northwestern front of the Alboran Sea in an almost stationary situation of physical features. The WAG was observed as a well defined anticyclonic structure of approximately 100 km of diameter, located at its usual position. The AJ, characterized by colder surface Atlantic waters, surrounded the northern and eastern bounds of the gyre. ADCP velocities reached values up to $100 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ at surface levels, while vertical maximum velocities ranged between $-100 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$ and $+70 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$ at 90 meters depth. On the contrary, the BIOMEGA project coincided with the final phase of an eastward migration event of the WAG, causing a significant distortion of hydrodynamics observed in the basin. The gyre dimensions were 80 km in diameter approximately, and there was no signal of the AJ. The geostrophic motion showed velocities up to $70 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ at surface levels. The vertical circulation associated to mesoscale dynamic was less intense, with maximum values between $\pm 15 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$, and persistent than in stationary conditions.

This chapter compares the phytoplankton patterns observed in those situations and analyses its response to different expressions of the same physical forcing, the tridimensional circulation associated to mesoscale dynamics in the Alboran Sea. The study is based on data from two oceanographic cruises carried out during autumn of 1996 and 2003 in the Western Alboran Sea, which have been combined to show the mesoscale ocean structure under different circulation patterns. The resulting physical flow field has been used to interpret spatial patterns of some fundamental components of the ecosystem and their variations. With this approach a more complete and consistent picture of the physical and ecosystem processes of the Alboran Sea is

ABSTRACT

obtained, providing the basis for addressing fundamental questions about dynamics, predictability and sustainability of the ocean ecosystem.

Analysis of phytoplankton response is carried out in terms of descriptors related to biomass (total and fractioned chlorophyll, biovolume), cell abundance of main taxonomic and functional groups (cyanobacteria, cryptomonads and nanoplankton), and size structure (sized-abundance spectra). Data have been obtained by the combination of several techniques based on flow citometry and microscopy associated to image analysis.

During the OMEGA cruise, a strong gradient of chlorophyll abundances was observed from the centre of basin (less than $0.20 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) to the Spanish coast, where the maximum values were located (up to $1 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$), with some areas really high near the coast of Marbella (NW of the surveyed domain, where $5 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ were found in the first pass). This is in consonance with the hydrographic framework, with the WAG accumulating surface waters in the centre of basin, and a strong front at north that coincided with the areas of higher biomass of phytoplankton. CTD profiles showed a different situation at sub-surface levels, where the highest chlorophyll values were located on westernmost side of the domain with maximum concentration of $1.54 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, being minimum at 100 meters depth. In BIOMEGA, horizontal and vertical gradients were observed in the spatial distribution of chlorophyll. At surface the highest concentrations were located on the westernmost side of the domain, with maximum values of $2.08 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. In the rest of the surveyed area values were lower, even less than $0.24 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. In this case, the lowest levels continued coinciding with the presence of the anticyclonic gyre, while the highest values of biomass were associated with the western cyclonic water mass. Sub-surface maximums (up to $3 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) of phytoplankton biomass were found at 40-60 m depth associated both with the cyclonic structure and with a tongue of old Atlantic water on the eastern side of the domain.

Phytoplankton cell distributions supported those results. During both studies cyanobacteria and nanoplankton were present with important abundances in almost surveyed domain, while the presence of cryptomonads was very intermittent. Anyhow, the comparison of both cruises shows significant differences in phytoplankton distribution patterns and abundances.

ABSTRACT

During the OMEGA cruise the phytoplankton distribution showed a clear association with macroscale features as the upwelling area situated between the Spanish coast and the front. Nanoplankton showed a strong gradient, with its maximum levels along the north area of the basin, distributed in small abundance nucleus following the front described for the chlorophyll. On the contrary, cyanobacteria showed high variations in the patches at surface level while its distribution along depth displayed some regular patterns. The strong mesoscale dynamic was reflected in phytoplankton patchiness related to nucleus of hydrodynamics along the front, and a significant relationship between the vertical velocity field and the size structure of the phytoplankton community was obtained. In BIOMEGA the phytoplankton showed significant higher densities. The nanoplankton was concentrated in the westernmost side of the domain, with minimum values in the rest of the surveyed domain, in consonance with the chlorophyll distribution. Cyanobacteria, in discrepancy with those above, showed a pattern which did not respond to the physical framework. In any case, during the BIOMEGA cruise the spatial patterns associated to mesoscale dynamics were less distinguished and non-relation with ageostrophic motion was observed.

Significant differences observed between OMEGA and BIOMEGA seem to be a consequence of the absence of the AJ-WAG system in the migrated situation of the gyre. Such circumstance caused the association of phytoplankton with different water masses as well as less energetic dynamics in BIOMEGA cruise. The decrease in the flux of Atlantic waters associated with the final phase of the migration event could have mitigated the dilution effect on nutrients and therefore explaining the higher phytoplankton abundance observed during BIOMEGA.

On the other hand, the alteration of the vertical velocity field could result in differences in the time which phytoplankton remains in upward/downward conditions. Short residence times in both situations could determinate a lower response of phytoplankton to ageostrophic motion, and therefore the absence of a significant relationship between size structure and vertical velocity.

In any case the comparison of OMEGA and BIOMEGA shows differences regarding the response of phytoplankton size structure to mesoscale vertical hydrodynamics. Such circumstance gives rise to several questions such as, is there a time interval of

ABSTRACT

phytoplankton response to vertical dynamic forcing? In that case, what is that interval? What is the limit of validity for the relationship obtained during OMEGA? Since such hydrodynamics can delay or accelerate vertical fluxes of phytoplankton, understanding of those distribution patterns is a crucial task to evaluate the impact of mesoscale dynamics on carbon vertical fluxes in a regional scale. Thus, the modelling of fundamental processes is shown as the most appropriate way to resolve those questions.

Chapter B

“Development of a model of phytoplankton proliferation associated to vertical hydrodynamics”.

One of the most remarkable topics in modern oceanography is to understand the impact of water vertical motion on size structure of pelagic plankton, which is of great importance in the fluxes of carbon in the ocean. The oceanic mesoscale (10-100 km) is the perfect framework to study the biologic influence of vertical hydrodynamics. It is the equivalent to the atmospheric storm scale, and its associated motions are responsible for the most intense three-dimensional circulation in the ocean. Nevertheless, inherent difficulties related to the study of oceans, the complexity of the topic and its ways of expression make the process modelling the only approach to analyze the control of physical forcing on plankton size structure in a complete way.

The objective of this section is to establish an analytical model which reproduces the empirical relationships described in the previous chapter between vertical motion and phytoplankton size structure, and explains the variations of the size spectra under different physical controls. Then it would be possible to study the validity limits of that relation and study the role of physical forcing in carbon fluxes under different conditions.

Modelling the effect of vertical velocity on plankton size structure has been carried out by means of numerical simulations of mesoscale dynamics simultaneously with those processes which affect the size of suspended particles. This can be approached from different and complementary viewpoints: considering the processes of aggregation/disaggregation of particles, or by the representation of main biological

ABSTRACT

processes and assumptions which shape particles spectra. In this work we have focus on the last option.

The forcing functions have been simulated using differential equations from several basic assumptions:

- 1) Phytoplankton is composed by unicellular organisms divided in ten size classes which range from 1 to 120 μm .
- 2) The abundance of each size class depends on the balance between cells growth (only by cell division, the increase of size is not considered) and sedimentation. Both processes vary alometrically with cell size, so each size class has different growth and sedimentation rates. Thus, the larger is the cell the slower it grows and the faster it settles.
- 3) The potential effect of growth limitation by light, nutrients, etc is included in a unique equation which regulates the specific production accordingly to depth. The form of those equations allows simulating different ways of growing in relation to depth (e.g. the sub-superficial abundance maximum).
- 4) The sedimentation loss has been modelled according to Smayda's relationship between phytoplankton sedimentation and cell size, which is different to predictions of Stokes' law for general particles.
- 5) The influence of hydrodynamics is simulated in a two-dimensional domain where there is a horizontal current (which is cyclic) and nodes of vertical circulation whose number can vary. This allows testing the sensitivity of the model under several physical conditions, which is very useful to reflect situations with different time and space scales (e.g. stationary versus no stationary structures).

From those assumptions the model is able to generate particles distributions which fit into linear size spectra. Slope values obtained for simulations longer than 10-12 days are too negative, which is consistent with the fact that without mixing process phytoplankton growth is time-limited. Therefore model results are reasonable only for that time period. Under stable conditions of mesoscale features the impact of vertical hydrodynamics on phytoplankton size structure shows less negative slopes (revealing a higher proportion of large particles) in upwelling areas and vice versa. The response of the spectra is asymmetric, only large cells are affected by upward motion and their highest concentration are obtained several kilometres downstream from the centre of

ABSTRACT

vertical velocity areas. Such circumstance is due to the growth of phytoplankton which becomes apparent at certain distance from the maximum upward motion.

Our results show the model as a useful tool to study the effects of vertical hydrodynamics on phytoplankton structure. Future simulations may centre on analysing the impact of variability of physical structures, and determining the validity limits of empiric relationships between vertical velocities and size spectra. This is a crucial task in order to make predictions about the relevance of mesoscale circulation on vertical fluxes of carbon in a regional scale.

Chapter C

“Vertical distribution patterns and size structure of zooplankton in the Alboran Sea”.

The Alboran Sea (western Mediterranean) due to its situation and energetic physical structures (gyres, fronts, eddies) can be considered as an oceanographic site of major interest. This unique physical framework plays an important role in biological patterns at a regional scale, which have motivated a large number of studies. Most of them focused on the phytoplankton fraction due to its central role in the carbon flux between atmosphere, ocean and sediments, and because of the economic and ecological consequences of several microplankton taxa which cause harmful algal blooms. On the other hand, it is well known that zooplankton provides an important link in aquatic food webs, working as a consumer of phytoplankton production and channeling matter and energy towards higher trophic levels, since they represent the main food source for many important fish stocks. Consequently, zooplankton is considered a significant component of the biological pump mechanism. Nevertheless, the ecology of zooplankton in the region, and specially the influence of physical forcing on its distribution and population dynamics have received less attention.

In the framework of the BIOMEGA Project (an interdisciplinary study of mesoscale ocean circulation and biological dynamics), this work tries to examine the zooplankton community ($> 200 \mu\text{m}$) in the Western Alboran Sea, with special attention to its relation to the ageostrophic circulation as well as the day/night periods. To approach this topic,

ABSTRACT

in October 2003 eight LHPR hauls were carried out during day and night periods in the upper 160 meters, both in areas with maximum upward and downward vertical velocities. Zooplankton descriptors such as abundance, biomass, size structure and taxonomic composition were analyzed using several techniques, including manual counting, elemental analysis and imagery systems (Plankton Visual Analyser).

Vertical profiles of temperature and salinity showed similar hydrographic patterns among hauls, with a weak thermocline in the upper 100 meters. Nevertheless, significant differences were observed between the beginning and final stages of the sampling, with colder and saltier profiles in the first haul, while warmer and fresher waters were observed during the last profile. The vertical distribution of fluorescence showed a wide variability among hauls, with sharp subsurface maximums located between 45 and 56 meters. In any case, the comparison of hydrographic profiles showed the absence of significant differences between day/night and upward/downward samplings.

Zooplankton descriptors (density and biomass) showed higher abundances coinciding with fluorescence maximums, but no statistical differences were observed between day and night periods. Similar results were obtained in relation to upward or downward areas. Our results also showed a very low variability in the size structure of zooplankton, with similar slopes of the abundance-size spectra in all hauls. Likewise, the rest of the analyzed descriptors did not describe significant differences in relation to the sources of variability (day/night and upward/downward hauls).

Thus, accordingly with previous observations in the limits of the Alboran Sea, zooplankton showed a food-related distribution along depth. On the contrary, our data suggest the absence of daily vertical migrations in the studied area. Such alteration of the typical behavior could be due to the impact of vertical hydrodynamics on the zooplankton community. In that case, the effect of vertical velocities should also affect others features such as zooplankton size structure, composition and taxonomy. Nevertheless non-significant differences were obtained between downward and upward conditions.

ABSTRACT

The absence of zooplankton response to vertical motion could be a consequence of the physical framework previous to the sampling. Despite most of the physical features of the Alboran Sea can be considered as stationary, our study coincided with the final phase of a migration event of the Western Alboran Gyre. This situation caused an important distortion of the hydrodynamic pattern, with a less intense and persistent vertical circulation. On the other hand, the comparison of the first phase of the BIOMEGA cruise and estimations from the tendency equation suggests a significant displacement of the vertical velocity field prior to the LHPR sampling. Consequently it is possible that sampled areas did not correspond with downward and upward regions.

Chapter D

“Zooplankton analysis methods: Plankton Visual Analyser (PVA)”

Zooplankton samples (>200µm) collected in the English Channel, the Subtropical Atlantic, the Alboran Sea and the Strait of Gibraltar have been analyzed both manually and using the Plankton Visual Analyser (PVA, 2005), a freely available automatic image analysis software. Our approach has used the PVA for counting and measuring zooplankton size characteristics, such as the Equivalent Spherical Diameter.

Total zooplankton abundances for the 4 datasets, compared between manual counts and the automatic system, showed a very good correlation. The fact that the samples were collected with different sampling systems and at different locations supports the general value of automatic analysis.

However from time to time, PVA and manual counts differed and the reasons for these differences are discussed. Species assemblages were studied and the occurrence and size of a few species (i.e. gelatinous zooplankton) were found to result in differences between direct biomass measurements (CHN) and indirect estimations from PVA analysis (using biovolume-carbon content conversion factors).

This study aims to evaluate and explain the current limits of PVA analysis compared to manual counts as well as biomass measurements, and discusses the potential application of this relatively simple automatic recognition approach in zooplankton ecology.

INTRODUCCIÓN GENERAL

INTRODUCCIÓN GENERAL

Marco de estudio. Idoneidad del Mar de Alborán.

Situado en el sector más occidental de la cuenca mediterránea, el *Mar de Alborán* ha sido tradicionalmente una región de especial interés para la oceanografía física y biológica (Prieur & Sournia, 1994; Rodríguez et al., 1998). Su situación geográfica le otorga un importante papel regulador de la circulación global en el Mar Mediterráneo, como consecuencia de los intercambios de masas de agua con el Océano Atlántico a través del Estrecho de Gibraltar (Vargas-Yáñez et al., 2002). La entrada de aguas atlánticas, cuyas características (menos densas que la masa mediterránea circundante) se ven modificadas a lo largo de su paso por la cuenca, determina la formación de estructuras hidrodinámicas muy energéticas, tales como frentes, remolinos y giros de diferentes escalas (Tintoré et al., 1991). Esta circunstancia define el patrón de circulación general presente en la región (figura 1), dominado por la presencia de dos grandes giros anticiclónicos, el *WAG* ubicado en el sector occidental, y el *EAG* en el oriental. Ambos giros son alimentados por el *chorro de agua atlántica (AJ)*, constituido por la masa de agua entrante, que discurre de forma ondulante hasta la costa argelina, determinando un fuerte gradiente de densidad (Gascard & Richez, 1985; Tintoré et al., 1988) en el extremo oriental de la región, denominado *Frente Almería-Orán (Frente AO)*. Rodeando estos giros se encuentran otros más pequeños de carácter ciclónico (C1 y C2), y asociados a ellos dos zonas de afloramiento casi permanentes al Noroeste de la cuenca y al Sur de la Bahía de Málaga (Cano, 1978; Gil, 1985; Viúdez et al., 1996a; Sarhan et al., 2000). El régimen circulatorio del Mar de Alborán se completa con estructuras más pequeñas, *de mesoescala*, asociadas a los márgenes del WAG (Tintoré et al., 1991).

Aunque dicho patrón ha sido considerado tradicionalmente como estacionario (Lanoix, 1974; Gascard & Richez, 1985; Parrilla & Kinder, 1987; Arnone et al., 1990; Tintoré et al., 1991), algunos de los estudios realizados en la región describen situaciones hidrodinámicas diferentes (Cheney & Doblar, 1982; Parrilla, 1984), poniendo de manifiesto la existencia de un cierto grado de variabilidad temporal en los patrones básicos de la dinámica de la cuenca. Esta circunstancia ha sido confirmada por trabajos posteriores, que recogen la existencia de episodios de ausencia de alguno o ambos giros

(Heburn & La Violette, 1990), cambios en la dirección del influjo atlántico (Perkins et al., 1990) así como de eventos migratorios del WAG hacia el Este (Viúdez et al., 1998; Vélez-Belchí et al., 2005). Algunos autores (Parada & Cantón, 1998; Vargas-Yáñez et al., 2002) proponen incluso la existencia de un patrón de variación estacional, constituido por un periodo de estabilidad (meses de verano) durante el cual los giros están bien desarrollados, mientras que en invierno la circulación se caracteriza por la situación más cercana a la costa africana de la corriente atlántica; la primavera y el otoño se corresponderían con periodos de transición.

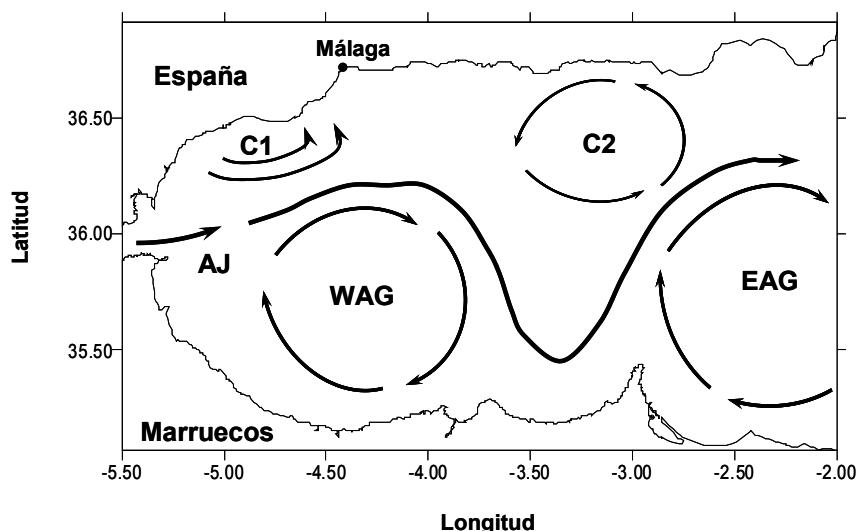


Figura 1. Circulación superficial en el sector occidental del Mar de Alborán. Figure 1. Surface circulation in the Western Alborán Sea. WAG and EAG correspond to Western and Eastern Alboran Gyre, respectively. AJ indicates Atlantic Jet, C1 and C2, cyclonic gyres.

El papel regulador del Estrecho de Gibraltar en el flujo entre el Océano Atlántico y el Mar Mediterráneo es bien conocido (Lacombe & Richez, 1982; García-Lafuente et al., 2002). Sin embargo, hasta hace poco no se conocía su importancia en el balance biogeoquímico entre las dos cuencas. La generación de fenómenos ondulatorios, tales como ondas internas (Bruno et al., 2002), provoca intensos procesos de mezcla a lo largo del Estrecho, con importantes consecuencias sobre la producción primaria (Echevarría et al., 2002; Macías et al., 2006), el zooplancton (Somavilla, 2007) o la agregación de material particulado (Lennert & Cody, 1999). La posterior penetración de estos fenómenos en el Mar de Alborán (Pistek & La Violette, 1999) sugiere una fuerte influencia del Estrecho de Gibraltar en los patrones de distribución planctónicos,

acumulación de biomasa y potenciación de la productividad biológica en el sector Noroccidental del Mar de Alborán.

La gran diversidad de patrones hidrodinámicos presentes en la cuenca, así como su variabilidad espacial y temporal hacen del Mar de Alborán un marco idóneo para el estudio del *acoplamiento físico-biológico* en el océano. Esta circunstancia ha atraído la atención de numerosos investigadores, así como de diversos programas internacionales (por ejemplo, CANIGO).

Escalas de manifestación de los procesos. Mesoescala. Proyectos OMEGA y BIOMEGA.

Los procesos físicos y biológicos en el océano presentan diferentes escalas de variación, tanto espaciales como temporales. Si bien las escalas espaciales deben entenderse como un continuo “bidireccional”, existe una necesidad práctica de clasificación de las mismas, que se realiza tradicionalmente en base a las dimensiones y características de los procesos ecológicos que ocurren en ellas (Haury et al., 1978). Se denomina *megaescala* a aquellas estructuras mayores de 3000 km, similares en tamaño y forma a las principales estructuras dinámicas observadas en el océano, tales como grandes giros y corrientes. Su estudio suele relacionarse con aspectos biogeográficos de los patrones de distribución de organismos y variables biológicas. Con un tamaño menor (entre 1000 y 3000 km), la *macroescala* suele ser objeto de estudios sobre las condiciones de desarrollo de las poblaciones, así como de su composición específica. Las estructuras de *mesoescala*, con una dimensión espacial de decenas a cientos de kilómetros, juegan un importante papel en la dinámica oceánica, con una elevada repercusión sobre los sistemas biológicos (Mann & Lazier, 1991). Finalmente, otras escalas (*coarse, fine y micro escalas*) de menor tamaño (10km-1cm), suelen relacionarse con interacciones ecológicas entre organismos y procesos físicos a pequeña escala.

Uno de los aspectos más relevantes en la oceanografía reciente es el estudio de la hidrodinámica asociada a *sistemas oceánicos de mesoescala* en el marco del análisis del control físico de los procesos biológicos (Strass, 1992; Huntley et al., 1995; Fennel, 2001; Fielding et al., 2001; Vargas-Yáñez & Sabatés, 2007). Estas estructuras se

consideran equivalentes a la escala de las tormentas en la atmósfera, en tanto en cuanto son los mecanismos de conversión energética en el océano (Vélez-Belchí, 2006). La mesoescala aparece asociada a las inestabilidades que tienen lugar en los frentes oceánicos, generando estructuras tales como frentes, giros, remolinos, etc., responsables de los movimientos más intensos presentes en los océanos. La elevada cantidad de energía asociada a estas estructuras (Robinson, 1983) determina la existencia de patrones altamente energéticos de circulación tridimensional que conectan el océano profundo con las capas superficiales. Esta circunstancia conlleva importantes implicaciones físicas (Tintoré et al., 1991) y biológicas (Strass, 1992; Zakardjan & Prieur, 1998), más aún considerando que las velocidades verticales observadas en estos sistemas, con valores de decenas de $m \cdot d^{-1}$, son significativamente mayores que las descritas habitualmente en zonas de afloramiento.

El estudio de las estructuras de mesoescala ha sido tradicionalmente difícil, como consecuencia de las limitaciones teóricas y técnicas para determinar los patrones de circulación asociados a sistemas tan energéticos (Tintoré et al., 1991; Gomis et al., 2001). La elevada variabilidad inherente a este tipo de estructuras determina la necesidad de estrategias con una mayor resolución espacial y temporal que permitan estudiar de forma sinóptica las escalas espaciales y temporales a las que discurren los procesos físicos y biológicos en estos sistemas (Ruiz et al., 2001). Su análisis sólo puede ser abordado desde un punto de vista interdisciplinar, que permita superar las dificultades logísticas y metodológicas anteriores, y considere el estrecho acoplamiento entre procesos físicos y biológicos.

En este contexto el proyecto internacional OMEGA (“Observations and Modelling of Eddy Scale Geostrophic and Ageostrophic Circulation”) constituye un importante esfuerzo investigador en el estudio de los sistemas de mesoescala y de la dinámica tridimensional asociada, así como en la resolución de las limitaciones descritas anteriormente. Si bien en los últimos años se han realizado diversos estudios en el Mar de Alborán (Tintoré et al., 1991; Viúdez et al., 1996a), dicho proyecto ha contribuido notablemente a la mejora de nuestro conocimiento sobre la dinámica de mesoescala (Vélez-Belchí & Tintoré, 2001; Gomis et al., 2001) en la cuenca, y en particular en relación con el impacto de la hidrodinámica vertical sobre la estructura de tamaños del fitoplancton (Rodríguez et al., 2001). Sin embargo, las repercusiones biológicas de esta

dinámica de mesoescala están aún lejos de ser entendidas de manera completa, y su análisis sigue suponiendo un verdadero reto para la aproximación interdisciplinar requerida. Esta circunstancia motiva la realización de nuevos estudios como el proyecto BIOMEGA (“Relación entre Procesos Físicos y Biogeoquímicos asociados a Sistemas de Mesoescala en el Mar de Alborán”), que supone un esfuerzo por mejorar la comprensión de la dinámica de mesoescala (Flexas et al., 2006) y su impacto en las comunidades biológicas en el Mar de Alborán, incluyendo aspectos tales como la distribución espacial, estructura de tamaños del plancton y modelado de los procesos.

El trabajo presentado en esta memoria se nutre de datos obtenidos en el desarrollo de ambos proyectos, lo que permite una completa caracterización de la dinámica de mesoescala en la zona y la evaluación del impacto de la misma sobre los patrones biológicos en la cuenca en situaciones hidrodinámicamente diferentes.

Distribución de las comunidades planctónicas. Acoplamiento físico-biológico.

La elevada trascendencia e importancia de los procesos ecológicos relacionados con el plancton es ampliamente conocida. El *fitoplancton* es el principal componente de los productores primarios en el medio pelágico, constituyendo la base de las cadenas tróficas. La transformación del CO₂ y los nutrientes del agua marina en materia orgánica le otorga además un papel central en los flujos de carbono entre la atmósfera, el océano y el sedimento (Legendre & Le Fèvre, 1991; Longhurst, 1991). Asimismo, la presencia de sustancias tóxicas en la composición de algunos grupos de fitoplancton determina importantes consecuencias ecológicas y económicas (Shumway, 1990; Chang, 1997; HABES, 2004) en situaciones de elevada proliferación (“blooms”) de estos grupos. Por otro lado, el *zooplancton* supone un nexo clave en las redes tróficas. Constituye el principal compartimento consumidor de la producción fitoplanctónica (Calbet & Landry, 2004) y, como fuente de alimento para otros organismos (Nogueira et al., 2004), actúa dirigiendo la materia viva hacia niveles tróficos superiores. Esta circunstancia junto con otros aspectos fisiológicos, tales como la formación de heces (Roman et al., 1995), y etológicos, como la migración vertical (Longhurst, 1976), hacen del zooplancton un componente importante en el control de los flujos de carbono en el océano. Si bien la mayoría de los flujos biogeoquímicos en el medio marino se

encuentran íntimamente relacionados con la distribución espacial y de tamaños del plancton, tanto a nivel global como regional, estos procesos están lejos de ser comprendidos en su totalidad.

En general la *distribución espacial* de los diferentes grupos de organismos que componen la comunidad planctónica no es homogénea, sino que responde a distintos factores biológicos, tales como tasas de crecimiento y depredación, así como de diferentes factores físicos, como la luz, nutrientes, e hidrodinámica. La desigual disponibilidad de los recursos característica de ambientes estratificados, procesos fisiológicos (fotoadaptación) así como hidrodinámicos, determinan la concentración de los productores primarios en determinados niveles a lo largo de la columna de agua (Cullen, 1982). Estas estructuras de acumulación fitoplanctónica, denominadas *máximos profundos de clorofila* (MPC), han sido ampliamente descritas en numerosos sistemas oceánicos (Cullen, 1982; Longhurst & Harrison, 1989), Mar Mediterráneo (Delgado et al., 1992; Estrada et al., 1993; Revelante & Gilmartin, 1995), y Mar de Alborán (Rodríguez et al., 1998; Arin et al., 2002). Generalmente, los mayores niveles de producción se relacionan con situaciones de mezcla vertical y afloramiento (Mann & Lazier, 1991), con máximos profundos de clorofila más acentuados y superficiales (Longhurst & Harrison, 1989; Estrada et al., 1993). Por el contrario, bajo condiciones de estabilidad vertical o estratificación y en zonas oceánicas oligotróficas se produce el agotamiento de los nutrientes en la capa superficial y el fitoplancton se desarrolla según la denominada *producción regenerada* (Legendre & Le Fèvre, 1989). En estas circunstancias, en la que los niveles de producción primaria no permiten la generación de excedentes explotables como recurso biológico, los máximos profundos de clorofila suelen ser menos intensos y más profundos (Li, 1994). La distribución espacial del zooplancton responde normalmente a la combinación de forzamiento físico, procesos de poblaciones, y fenómenos relacionados con el comportamiento de los individuos (Huntley et al., 2000). La interacción de las tasas de crecimiento con el tiempo de residencia de la masa de agua determina la generación y duración de núcleos de abundancia (Molinero et al., 2008). Estos procesos pueden verse alterados a su vez por la disponibilidad de alimento (Longhurst & Harrison, 1989), el forzamiento dinámico (Zakardjan & Prieur, 1998), las migraciones verticales y la relación con los depredadores (Folt & Burns, 1999).

La distribución de los organismos planctónicos responde por tanto a distintos procesos, que presentan diferentes escalas espaciales y temporales de variación (figura 2). Los ciclos de vida del fitoplancton varían entre 1 y 10 días aproximadamente, mientras que en el caso del zooplancton abarcan varios meses. Asimismo, la escala espacial de distribución del fitoplancton, atendiendo a las tasas de crecimiento y procesos de turbulencia, es del orden de varios kilómetros, mientras que en el caso del zooplancton alcanza la decena de kilómetros. Las escalas de variación suelen estar fuertemente determinadas a su vez por el medio físico, cuya naturaleza tridimensional hace difícil separar la variabilidad horizontal y vertical, y en especial de los procesos de mezcla (Steele, 1977). Por otro lado, dada la conexión entre ellos, es necesario considerar las escalas de variabilidad de los otros eslabones de la cadena trófica en el estudio de cada componente. Estas circunstancias determinan los aspectos teóricos y metodológicos que deben ser valorados según el componente de la comunidad pelágica y los procesos que se pretendan estudiar. Por ejemplo, la penetración de la luz confina el crecimiento y desarrollo del fitoplancton a los 100 metros más superficiales, mientras el zooplancton presenta migraciones diarias que abarcan varios cientos de metros en la vertical. Este hecho determina por tanto la necesidad de seguir diferentes estrategias en el estudio de la distribución vertical en uno u otro caso.

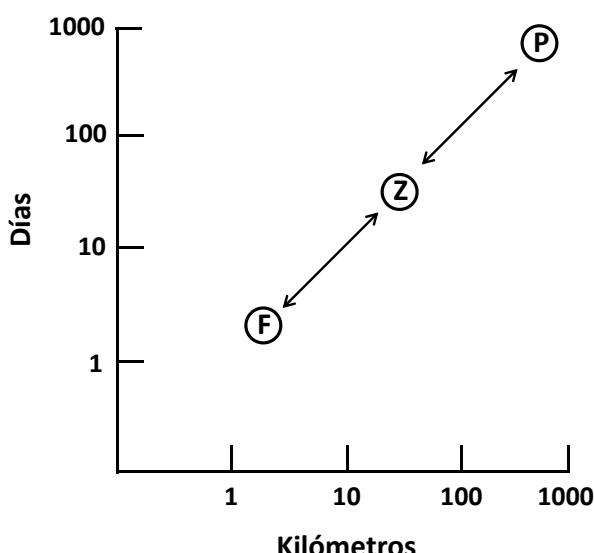


Figura 2. Representación de las escalas temporales y espaciales asociadas con el fitoplancton (F), zooplancton (Z) y peces (P). Redibujado de Steele (1978). Figure 2. Representation of time and space scales associated with phytoplankton (F), zooplankton (Z) and fishes (P). Redrawn from Steele (1978).

El patrón de circulación general presente en el Mar de Alborán determina la existencia de acusados gradientes de abundancia y rápidos cambios en las concentraciones así como en la *composición y estructura de tamaños* del fitoplancton. Los numerosos estudios realizados en la cuenca ponen de manifiesto mayores valores de abundancia asociados a la zona del afloramiento costero, la zona frontal entre el AJ y el WAG (Lohrenz et al., 1988; Prieur & Sornia, 1994; Prieto et al., 1999; Arin et al., 2002; Reul et al., 2005), y el frente AO (Lohrenz et al., 1988; Prieur & Sornia, 1994; Jacquet et al., 2002). Por el contrario, las regiones centrales de los giros anticiclónicos se caracterizan por la presencia de masas de aguas oligotróficas (Rodríguez et al., 1998). Si bien estos trabajos aportan información acerca de la distribución espacial y estructura de tamaños del fitoplancton en el Mar de Alborán, son pocos los que abarcan aspectos tales como la elevada variabilidad relativa al acoplamiento entre el forzamiento físico y la respuesta pelágica asociada a los sistemas de mesoescala, en la que las escalas espaciales y temporales a la que ocurren los procesos dificultan notablemente la interpretación de los resultados (Haury, 1982).

Asimismo, la abundancia de estudios sobre fitoplancton contrasta con la escasez de trabajos relativos a los productores secundarios en el Mar de Alborán. Nuestro conocimiento se restringe a estudios realizados en la región del frente AO (Thibault et al., 1994; Youssara & Gaudy, 2001; Andersen et al., 2001; Fielding et al., 2001; Andersen et al., 2004; entre otros) y, recientemente, en el Estrecho de Gibraltar (Somavilla, 2007). En ellos la distribución del zooplancton se relaciona con diversos aspectos, incluyendo procesos de mesoescala (Fielding et al., 2001). Sin embargo hasta el momento no se ha evaluado el impacto de la dinámica vertical asociada a esas estructuras sobre la abundancia, distribución y estructura de tamaños del zooplancton en la región Noroccidental del Mar de Alborán.

Importancia del tamaño. Aproximaciones ataxonómicas en el estudio del plancton:
Teoría de los espectros.

El tamaño de los organismos ha jugado tradicionalmente un importante papel en los estudios ecológicos (Fenchel, 1974; Peters, 1983). Los procesos biológicos que dependen o están relacionados con él son numerosos, e incluyen el crecimiento (Banse,

1976), la respiración (Ikeda, 1985), la sedimentación (Smayda, 1970; Kiørboe, 1993), la susceptibilidad al “grazing” (Hansen et al., 1994), o incluso la dinámica de poblaciones (Duarte et al., 1987). Esta circunstancia ha sido de especial interés en la oceanografía biológica, no sólo como factor determinante en numerosos procesos biológicos, sino también como método de aproximación al estudio de los ecosistemas pelágicos. El análisis de la estructura de tamaños de los organismos permite concentrar los esfuerzos en una característica fundamental del sistema, que aporta gran cantidad de información sobre el mismo, simplificando su investigación y permitiendo abarcar el estudio de procesos globales complejos (Rodríguez, 1994a).

La relación entre el tamaño de los organismos y su abundancia ha sido objeto de un intenso esfuerzo investigador por parte de los ecólogos del plancton y modeladores de ecosistemas, con un especial desarrollo a partir de la década de los 70. Sheldon et al. (1972), a partir de observaciones relativas a material particulado (Sheldon y Parsons, 1967; Parsons, 1969; Beardsley et al., 1970), propusieron una primera hipótesis sobre la distribución de tamaños en el ecosistema pelágico marino, según la cual, la biomasa de los organismos se distribuye de manera uniforme a lo largo de clases de tamaño logarítmicas, independientemente de su tamaño. La formulación teórica realizada por Platt y Denman (1977, 1978) introduce un importante concepto teórico que hace su modelo contrapuesto a la teoría anterior. A diferencia de estudios precedentes (Kerr, 1974), y basándose en relaciones alométricas bien establecidas entre el tamaño corporal y procesos metabólicos (Fenchel, 1974), estos autores consideran la distribución de la biomasa como un flujo continuo de energía desde las clases de tamaño más pequeñas a las mayores. Su modelo establece que la biomasa de los organismos disminuye en forma potencial con el incremento del tamaño de los individuos, de modo que la renovación de la biomasa dentro de cada clase depende del tamaño nominal de estas.

De las diferentes formulaciones propuestas en el marco de la teoría de los estructura de tamaños en el plancton, probablemente el modelo de Platt y Denman (1978), conocido como *espectro de tamaños-biomasa normalizado (NB-S)*, es el más simple y ampliamente utilizado. Su propuesta se ajusta a un modelo lineal mediante la representación de la biomasa-abundancia en un sistema de coordenadas, en escala logarítmica. Previamente, los datos han sido clasificados en intervalos de tamaño según una escala geométrica en base 2, de modo que se evita una posible pérdida de resolución

y errores derivados del tamaño de las clases, permitiendo además que el espectro de biomasa (una vez normalizado) sea asimilable a la relación entre el tamaño de los organismos y su abundancia (Blanco et al., 1994). El ajuste lineal permite realizar los análisis cuantitativos de la estructura de tamaños a partir de los parámetros del modelo, es decir, la pendiente de la recta y su intersección con el eje Y. El primero refleja la tendencia global de la biomasa entre las distintas clases de tamaño, mientras que el segundo está relacionado con la abundancia total del sistema.

Estudios como el de Sheldon et al. (1977) y Sprules et al. (1982), aplicando los espectros de tamaño en la estimación de reservas pesqueras, pusieron de manifiesto en sus primeras aplicaciones el importante valor predictivo del modelo, derivado de la relación de regresión. Posteriormente, las observaciones realizadas por Rodríguez y Mullin (1986) en un sistema cercano a la situación estacionaria demostraron que la abundancia de los organismos en el sistema pelágico marino disminuye de manera lineal (en escala logarítmica) conforme aumenta su tamaño, de acuerdo con el modelo de Platt y Denman (1978). Los diversos estudios realizados desde entonces (Platt et al., 1984; Sprules & Munawar, 1986; Rodríguez et al., 1987; Gaedke, 1992; García et al., 1995; Ruiz et al., 1996; Gilabert, 2001; Yamaguchi et al., 2002; Quiñones et al., 2003; Brucet et al., 2005; Reul et al., 2005; San Martin et al., 2006a, entre otros) muestran una cierta regularidad en la disminución de la abundancia con el tamaño de los organismos en el sistema pelágico, según una relación con pendiente cercana a -1 o -1.22 (según expresemos la biomasa como volumen o carbono respectivamente). Sin embargo, es precisamente en las desviaciones de dicha relación donde reside el mayor potencial de la *teoría de los espectros de tamaño* (Rodríguez, 1994a). El análisis de dichas “anomalías” es clave para la obtención de información relativa a los factores con mayor influencia en el control de la estructura de tamaños del plancton. Pendientes más negativas podrían sugerir una mayor presión predadora sobre las clases más pequeñas (Kiørboe, 1993), con la consecuente pérdida de energía disponible para los niveles tróficos superiores, mientras que espectros más planos reflejan una mayor eficiencia de la transferencia de energía a lo largo del espectro. Asimismo, el espectro de tamaños puede ser indicativo de la estabilidad del sistema (Rodríguez & Mullin, 1986; Rodríguez et al., 2001; Li, 2002; Quiñones et al., 2003; Makarieva et al., 2004), siendo por lo tanto una herramienta de gran utilidad para el análisis del impacto de posibles

alteraciones introducidas por una perturbación (por ejemplo de tipo dinámico) sobre la comunidad biológica (Rodríguez & Mullin, 1986).

Una de las principales dificultades en el estudio de la estructura de tamaños es el elevado coste en términos temporales que supone la elaboración de los espectros. La existencia de tecnologías como el análisis de imagen y la citometría de flujo han permitido un rápido avance en la adquisición y asimilación de datos (Rodríguez & Li, 1994), facilitando en gran medida por tanto, el análisis de la estructura de tamaños. Sin embargo, la obtención de espectros de tamaños sigue siendo una tarea laboriosa que consume una elevada cantidad de recursos humanos y temporales. Este hecho supone un importante handicap a tener en cuenta ya que limita el número de muestras analizadas, más aún conforme mayor es el rango de tamaños objeto de estudio. La aparición y desarrollo de nuevas técnicas y herramientas metodológicas, que permiten un análisis automático de la abundancia y el tamaño (e incluso de la taxonomía de los individuos) de la comunidad planctónica, constituye un importante progreso en la superación de estas limitaciones y la obtención de resultados en intervalos de tiempo razonables. Esta circunstancia contribuye de manera destacada a la posibilidad de afrontar el estudio de los procesos ecológicos desde puntos de vista interdisciplinares que abarquen los distintos aspectos físicos, químicos y biológicos que lo conforman así como la interacción entre ellos. Finalmente, el *modelado numérico* constituye un paso necesario en el análisis de numerosos procesos ecológicos, como en el estudio del balance entre los flujos ascendentes y descendentes de carbono en el medio pelágico. Asimismo, el *modelado de procesos* permite la realización de simulaciones y predicciones bajo diferentes situaciones, contribuyendo de manera significativa a una mejor comprensión de dichos procesos.

Objetivos.

En este contexto, la presente Tesis plantea como objetivo general determinar las repercusiones biológicas de la dinámica de mesoscala (10 - 100 km), en un área de intensa actividad hidrológica como el Mar de Alborán. Para ello, se han planteado una serie de objetivos específicos:

- 1.- El estudio de diversos descriptores de la comunidad fitoplanctónica y su relación con la hidrodinámica presente en el Mar de Alborán, atendiendo a la variabilidad de mesoscala.
- 2.- Elaboración de un modelo de proliferación fitoplanctónica asociado a la hidrodinámica vertical y la simulación de los patrones obtenidos en el objetivo anterior.
- 3.- Analizar el impacto de la hidrodinámica vertical de mesoscala sobre el zooplancton en el Mar de Alborán.
- 4.- Evaluar la capacidad del software Plankton Visual Analyser como herramienta para el análisis automático de muestras de zooplancton.

**A.- HIDRODINÁMICA DE MESOESCALA
Y PATRONES DE DISTRIBUCIÓN
FITOPLANCTÓNICOS EN EL MAR
DE ALBORÁN**

A.1. Introducción

A.1.1. Acoplamiento físico-biológico en la mesoscala.

La distribución espacial de los organismos marinos raramente se produce de manera uniforme. Por el contrario, el forzamiento físico, la desigual disponibilidad de los recursos y la presión de los depredadores determinan la agregación del fitoplancton a muy diferentes escalas espaciales y temporales (Fennel, 2001). A nivel de macroescala, los patrones de distribución de las propiedades biológicas son en general bien conocidos, constituyendo la base del conocimiento del impacto de los patrones de circulación en la distribución de nutrientes, biomasa de fitoplancton y producción primaria, así como el crecimiento, reproducción y distribución del zooplancton. Sin embargo, es a escalas menores, y particularmente a mesoscala, donde el conocimiento del control ejercido por los procesos físicos, químicos, y biológicos en la heterogeneidad del fitoplancton (Haury, 1982) es todavía muy insuficiente.

Como se ha presentando en la introducción general, la mesoscala oceánica (10-100 km) es la equivalente a la escala de las tormentas en la atmósfera y aparece asociada a las inestabilidades que tienen lugar en los frentes oceánicos, generando patrones altamente energéticos de circulación tridimensional (Tintoré et al., 1988, 1991). La hidrodinámica asociada a estas estructuras juega un papel muy destacado en la determinación de los patrones de distribución de propiedades diversas, incluyendo nutrientes (Martin & Richards, 2001; Morán et al., 2001), clorofila (Strass, 1992; Uz & Yoder, 2004), y estructura de tamaños del fitoplancton (Rodríguez et al., 2001). La capacidad de este grupo de organismos para amplificar las señales se traduce en una acusada variabilidad espacio-temporal del fitoplancton que puede tener implicaciones relevantes para la valoración de los flujos de materia y energía en el océano. El análisis del acoplamiento físico-biológico en la mesoscala es por tanto una de las tareas más relevantes en la mejora de nuestro conocimiento de las relaciones entre el forzamiento climático, la oceanografía física y los procesos que gobiernan los ecosistemas en el océano.

A.1.2. Implicaciones ecológicas de la estructura de tamaños del fitoplancton.

Los factores ecológicos que influyen sobre la estructura de tamaños del plancton son muy diversos, incluyendo procesos tales como cambios estacionales ligados a cambios taxonómicos (Rodríguez & Mullin, 1986; Gilabert, 2001), la latitud (San Martín et al., 2006a), el tipo de ecosistema (Quiñones et al., 2003), la profundidad (Rodríguez & Mullin, 1986; Ruiz et al., 1996; Quiñones et al., 2003), cambios en la estructura de la columna de agua (Rodríguez et al., 1998), el forzamiento físico (Rodríguez et al., 2001), la resuspensión (Reul et al., 2006a), el aporte y disponibilidad de nutrientes (Nottingham, 1999; Brucet et al., 2005), la relación fotosíntesis/carbono (Cermeño et al., 2005a, b), y la depredación (Silvert & Platt, 1980; Jurgens et al., 1994). Este hecho dificulta enormemente el aislamiento de los factores que controlan la estructura de tamaños en el sistema estudiado.

En este contexto, el análisis de los espectros de tamaño-abundancia se ha revelado como una importante herramienta en el estudio de la dinámica de la comunidad fitoplanctónica, siendo indicativos de la eficiencia en la transferencia de la biomasa en la cadena trófica (Gaedke, 1993), así como del posible destino del carbono (Legendre & Le Fèvre, 1991) en los sistemas oceánicos. Su forma es consecuencia de la conjunción de diversos procesos individuales (crecimiento, respiración, mortalidad, y sedimentación), colectivos (competición y predación) y de la interacción con el medio (coagulación, disolución, advección horizontal y vertical) (Rodríguez, 1994a). Asimismo, los espectros de tamaño son descriptores ataxonómicos objetivos y reproducibles en diferentes ecosistemas pelágicos, lo que permite una comparación objetiva entre sistemas, tanto en el espacio como en el tiempo. Estas circunstancias facilitan su utilización como elementos descriptores del estado de la comunidad (Zhou, 2006), cuya interpretación permite hacer inferencias sobre los mecanismos ecológicos que controlan la distribución de tamaños de los organismos que la conforman, así como de los flujos de materia que se producen a lo largo de la misma.

La utilidad de los espectros de tamaño es de especial interés en relación con el análisis del papel de los océanos en el ciclo del carbono y del control ejercido por el ecosistema pelágico en el clima global. La distribución de la biomasa total del fitoplancton en clases de diferente tamaño determina en gran medida la capacidad del ecosistema

oceánico para exportar el carbono fijado fotosintéticamente hacia las aguas profundas o reciclarlo en la capa superficial (Legendre & Le Fèvre, 1989). Si la sedimentación es función del tamaño celular, el consecuente flujo vertical de carbono debe estar relacionado con la estructura de tamaños de la comunidad fitoplanctónica.

Tradicionalmente se ha considerado la forma de nitrógeno disponible en la capa fótica (Eppley & Peterson, 1979; Chisholm, 1992) como el principal factor controlador de la dominancia de células grandes o pequeñas en comunidades fitoplanctónicas de diferentes regiones oceánica y, por tanto, del flujo vertical de carbono en el océano. Actualmente, se considera que los procesos físicos tienen una importancia relativa mayor en dichos flujos de energía, como consecuencia del efecto moldeador de los procesos de advección y turbulencia en la distribución de tamaños (Kiørboe 1993). Diversos autores han descrito diferencias en las estructuras de tamaño y biomasa obtenidas en zonas de divergencias y convergencias (Rodríguez et al., 1998; Piontkovsky, 2003), presentando el espectro pendientes menos negativas en las primeras, lo que indica una proporción relativa mayor de células grandes en dichas zonas. Sin embargo, Rodríguez et al. (2001) pusieron de manifiesto la influencia directa de la hidrodinámica vertical de mesoscala sobre la estructura de la comunidad fitoplanctónica en el océano. La dinámica vertical ascendente asociada a fenómenos de mesoscala compensaría la tendencia a sedimentar de las células de mayor tamaño, reteniéndolas en la capa superior, y determinando espectros de tamaños más planos. Este resultado es coherente con observaciones “muy preliminares” (Semina, 1972) en relación con el tamaño de las células fitoplanctónicas y la dinámica vertical realizadas en la macroescala oceánica. Sin embargo, es necesario aún un mayor esfuerzo para determinar el impacto total de la hidrodinámica de mesoscala sobre la bomba biológica de carbono en el océano, y por tanto de control oceánico sobre el flujo vertical de carbono en el océano y el control del cambio climático (Rodríguez et al., 2001; Rodríguez, 2005).

A.1.3. Mar de Alborán.

El Mar de Alborán constituye la región más occidental del Mar Mediterráneo. Actuando como nexo entre éste y el Océano Atlántico, a través del Estrecho de Gibraltar, el Mar de Alborán juega un importante papel regulador del intercambio de aguas entre las dos

regiones oceánicas, con implicaciones tanto sobre la circulación global en el Mediterráneo (Vélez-Belchí et al., 2005), como sobre el Atlántico Nororiental. El patrón de circulación descrito habitualmente en la región se caracteriza por la existencia de un influjo de aguas atlánticas (AJ) que rodea y soporta la presencia de dos giros anticiclónicos, WAG y EAG, situados respectivamente en la zona más occidental y oriental de la cuenca. A lo largo de su recorrido el chorro de agua atlántica determina la presencia de diversas estructuras hidrodinámicas, tales como afloramientos costeros, frentes y giros de diferentes escalas (referencias), así como una intensa zona frontal en el límite oriental de la cuenca, denominada Frente Almería-Orán (Tintoré et al., 1988). Si bien dicho patrón es considerado como estacionario, la elevada energía asociada al flujo entrante determina una fuerte variabilidad del sistema AJ-WAG a diferentes escalas. Esta circunstancia se traduce en cambios en la posición del chorro (Perkins et al., 1990) y de los giros anticiclónicos (Viúdez et al., 1998; Vélez-Belchí et al., 2005), así como en la circulación general de la cuenca (Cheney & Doblar, 1982; Parrilla, 1984).

Dadas las características oceanográficas de la zona, con complejos patrones de circulación a diferentes escalas, el Mar de Alborán constituye un escenario idóneo para el estudio del acoplamiento físico-biológico en el medio pelágico. Trabajos llevados a cabo en la cuenca muestran el control ejercido por las estructuras descritas anteriormente sobre la distribución de la biomasa fitoplanctónica (Rodríguez et al., 1998; Ruiz et al., 2001; Echevarría et al., 2002; Jacquet et al., 2002; Reul et al., 2005), zooplancton (Youssara & Gaudy, 2001; Fielding et al., 2001; Andersen et al., 2004) producción primaria (Morán & Estrada, 2001; Arin et al., 2002), flujo de partículas (Fabres et al., 2002) o estructura de tamaños del fitoplancton (Rodríguez et al., 2001). Sin embargo, el posible impacto de la variabilidad de los procesos hidrodinámicos que caracterizan la región sobre las comunidades biológicas es menos conocido (Vargas-Yáñez & Sabatés, 2007).

En este capítulo se analiza la distribución y estructura de tamaños del fitoplancton bajo dos manifestaciones energéticamente diferentes de la dinámica de mesoscala en el Mar de Alborán, esto es, la situación anterior y posterior a un proceso migratorio del WAG.

A.2. Material y métodos.

A.2.1. Zona de estudio y estrategias de muestreo.

El material de estudio empleado para la elaboración de este capítulo procede de dos campañas oceanográficas realizadas en el Mar de Alborán (Mediterráneo Occidental), en el marco de los proyectos de investigación OMEGA (MAS3-CT95-001) y BIOMEGA (REN2002-04044-C02-02).

El proyecto europeo OMEGA (*Observations and Modelling of Eddy Scale Geostrophic and Ageostrophic Circulation*) abordó el estudio de los procesos físicos de mesoscala en el Mar de Alborán, incluyendo entre sus principales objetivos la evaluación de las repercusiones ecológicas de la circulación geostrófica y ageostrófica a dicha escala. Para ello, en el marco del proyecto se realizó una campaña oceanográfica a bordo del B/O Hespérides, en el sector noroccidental de la cuenca (figura A.1) durante el mes de octubre de 1996. Además de diversos muestreos en continuo, según el recorrido del Seasoar (sonda CTD de tipo ondulante arrastrada por el barco), se realizaron perfiles verticales de CTD en 15 estaciones distribuidas a lo largo de la zona de estudio, con una separación de 40 km. Con la intención de localizar el contorno septentrional del giro anticiclónico occidental (WAG) se recurrió al uso diario de imágenes de la temperatura superficial del mar (SST) (Andersen et al., 1998), facilitadas por la agencia German DLR.

El proyecto BIOMEGA (*Relación entre los procesos físicos y biogeoquímicos asociados a sistemas hidrodinámicos de mesoscala en el Mar de Alborán*), deriva del anterior y supone un mayor esfuerzo en el avance de la resolución del problema planteado, el análisis del impacto de la hidrodinámica de mesoscala en la comunidad planctónica. La campaña oceanográfica asociada a dicho proyecto tuvo lugar a bordo del B/O García del Cid, durante octubre de 2003, en el sector central del Mar de Alborán (figura A.1). El desplazamiento de la zona de estudio respecto a OMEGA pretendía una mejor captura de las estructuras de mesoscala, desplazadas hacia el este como consecuencia de la migración del WAG (apartado A.3.1). El muestreo fue llevado a cabo a lo largo de una malla de 144 estaciones (separadas unos 11 km. aproximadamente) situada sobre el WAG, cuya posición era conocida gracias a un

seguimiento previo de dicha estructura mediante imágenes de SST, desde el mes anterior a la realización de la campaña. Estas fueron obtenidas a partir de los datos de los satélites NOAA/AVHRR y producidas por el Ocean Sea Ice Satellite Facility, utilizando únicamente imágenes nocturnas, con la intención de evitar posibles efectos del calentamiento diurno. Adicionalmente, durante la campaña se realizaron análisis tanto de las variables físicas obtenidas al final de cada transecto como de imágenes de satélite de SST (enviadas con una frecuencia casi diaria desde la Universidad de Málaga y el Instituto de Ciencias del Mar de Barcelona), con el objetivo de controlar la situación del giro en todo momento y, en caso de ser necesario, poder modificar la posición de algunas de las estaciones. El análisis de las estructuras objeto de estudio fue completado posteriormente con datos de altimetría obtenidos desde satélites, a partir de los cuales se elaboraron las denominadas imágenes de “Sea Level Anomaly” (SLA). Éstas proporcionan información sobre medidas de la topografía dinámica, muy útiles para estimar y pronosticar el estado tridimensional de la zona de estudio (Flexas et al., 2006; Pascual et al., 2007).

A.2.2. Marco físico.

La caracterización hidrográfica de la zona de estudio fue llevada a cabo según dos aproximaciones diferentes, en función de las distintas estrategias seguidas en los muestreos, realizados en cualquier caso de Oeste a Este, siguiendo la dirección del flujo principal de la corriente. Durante las primeras fases de la campaña OMEGA, se realizaron entre 9 y 11 transectos de ADCP (Acoustic Doppler Current Profiler) y Seasoor mientras que en la última fase de la misma (la que se ha considerado en este estudio), así como durante la campaña BIOMEGA, las mediciones fueron obtenidas mediante transectos convencionales con ADCP y la realización de perfiles verticales de CTD en cada una de las estaciones de la malla.

El ADCP (o perfilador acústico de corriente tipo doppler) es un instrumento que, mediante el análisis de la información derivada de la señal acústica emitida por el aparato y su retorno al colisionar con las partículas en suspensión (cuya posición respecto al instrumento va cambiando como consecuencia del movimiento del agua), nos permite conocer la velocidad y dirección de las corrientes en toda la columna de agua. Por su parte, las medidas de presión, temperatura y salinidad proporcionadas por

la sonda CTD (de tipo ondulante, en el caso del Seasoor) fueron complementadas con las de un fluorímetro acoplado al mismo.

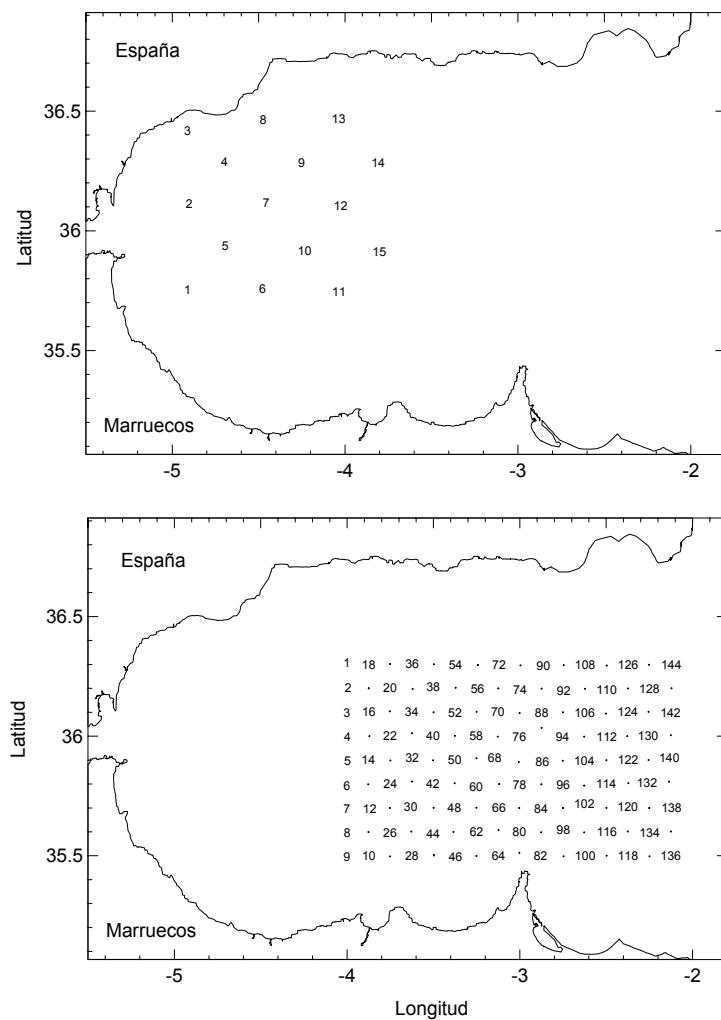


Figura A.1. Situación de las estaciones de CTD durante la campaña OMEGA (arriba) y BIOMEGA (abajo). En OMEGA los muestreos biológicos incluyeron todas las estaciones de CTD; En BIOMEGA se realizaron perfiles de CTD en todas las estaciones, si bien el muestreo biológico se llevó a cabo únicamente en las estaciones numeradas en la figura. *Figure A.1. Sampling grid in OMEGA (above) and BIOMEGA (below) cruises. During OMEGA survey both physical and biological sampling were carried out at all CTD stations. In BIOMEGA the hydrographic profiles included all CTD stations while the biological sampling was carried out at numbered stations exclusively.*

Teoría cuasigeostrófica. Ecuación Omega.

El diagnóstico de la circulación tridimensional fue posible gracias al tratamiento combinado de los datos de ADCP-CTD, y posterior aplicación de la *ecuación Omega* (Holton, 1979), en el marco de la teoría cuasigeostrófica (QG). Según esta teoría es posible inferir la circulación vertical a partir de los campos de densidad medidos en campañas oceanográficas (Tintoré et al., 1991; Vélez-Belchí, 2006). La obtención de variables básicas como la temperatura y salinidad permite el cálculo de los campos de densidad en el dominio muestreado, y, a partir de estos, determinar los valores del geopotencial en cada una de las estaciones de la malla. Una vez conocidos los valores de altura dinámica es posible, mediante interpolación multivariante (Tintoré et al., 1991; Rodríguez et al., 2001), obtener las advecciones de densidad y vorticidad (términos de la ecuación Omega), cuya integración permite el cálculo de las velocidades verticales. La relación formal entre dichos términos viene dada por la ecuación Omega, cuya formulación matemática es la siguiente:

$$\underbrace{\left(N^2 \nabla_h + f_0^2 \frac{\partial^2}{\partial z^2} \right)}_{A} w = \underbrace{f_0 \frac{\partial}{\partial z} [V_g \cdot \nabla_h (\zeta_g + f)]}_{O1} + \underbrace{\left(\frac{g}{\rho_0} \right) \nabla_h^2 [V_g \cdot \nabla_h \rho]}_{O2}$$

siendo w^1 la velocidad vertical, N la frecuencia de Brunt-Väisälä, f el parámetro de Coriolis, V_g el componente geoestrófico de la corriente, ∇_h el gradiente horizontal, ζ_g el componente vertical de la vorticidad geoestrófica relativa, g la aceleración de la gravedad y ρ la densidad. Más allá de los detalles matemáticos, esta ecuación permite relacionar la velocidad vertical con la variación de sus dos componentes: la vorticidad (O1), fuertemente dependiente de la circulación geoestrófica, y la advección de densidad (O2). Cuando la suma de los términos O1 y O2 es negativa, la velocidad vertical será positiva, indicando ascensos, mientras que velocidades negativas se corresponden con descensos. Una información más detallada del procedimiento de obtención de la hidrodinámica vertical puede encontrarse en Tintoré et al. (1991) o Gomis et al. (2001).

En el marco de la teoría QG existe otra ecuación muy similar a la anterior aplicada a la altura dinámica o geopotencial, la denominada *ecuación de la tendencia* (Pascual et al., 2004; Gomis et al., 2005; Flexas et al., 2006):

²²¹Los símbolos positivos y negativos indican velocidades ascendentes y descendentes respectivamente.

$$\underbrace{\left(N^2 \nabla_h^2 + f_0^2 \frac{\partial^2}{\partial z^2} \right)}_{B} X = - \underbrace{N^2 f_0 V_g \cdot \nabla_h (\zeta_g + f)}_{T1} + \underbrace{\left(\frac{g f_0^2}{\rho_0} \right) \frac{\partial}{\partial z} [V_g \cdot \nabla_h \rho]}_{T2}$$

en la que X es la derivada local en el tiempo del geopotencial ($X = \frac{\partial \phi}{\partial t}$). Esta relación permite determinar cambios en la altura dinámica a partir de la distribución de vorticidad (T1) y la advección de densidad (T2) (Gomis et al., 2005). En este proyecto la ecuación de la tendencia ha sido empleada para evaluar y analizar la estacionariedad del WAG (Flexas et al., 2006).

La caracterización hidrográfica y la obtención de la circulación 3D del dominio muestreado fueron llevadas a cabo por miembros del Grupo de Oceanografía Física del Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA) de Mallorca.

A.2.3. .Muestreo biológico.

Como se ha comentado anteriormente, la toma de muestras de agua se realizó de manera continua (cada 13-14 km.) durante las primeras fases de OMEGA, y mediante un CTD acoplado a una roseta equipada con botellas oceanográficas Niskin (General Oceanics), en ambas campañas. En el caso de OMEGA se tomaron muestras entre la superficie y los 100 metros de profundidad a intervalos de 10 metros, mientras que en BIOMEGA se muestreó a 10, 20, 40, 60, 80 y 100 metros de profundidad. Una vez obtenidas, se aislaron submuestras para el análisis de diversas variables:

Clorofila total y fraccionada.

Para la determinación de la concentración de clorofila total se filtraron 500 ml de agua de mar a través de filtros de fibra de vidrio (MILLIPORE APFF) con un tamaño de poro promedio de aproximadamente 0.7 μm . En el caso de BIOMEGA, se realizó un análisis de la clorofila fraccionada, para lo cual se utilizaron filtros de fibra de nylon de 20 μm de poro (MILLIPORE NY), siendo el volumen filtrado de 2000 ml. Todos los filtros fueron inmediatamente congelados y almacenados en oscuridad para su posterior análisis en el laboratorio. La clorofila correspondiente a la fracción de fitoplancton

menor de 20 μm se obtuvo a partir de la diferencia de la clorofila total y las fraccionadas, una vez conocidas sus concentraciones.

Fitoplancton menor de ~ 20 μm DEE.

Para el análisis de las fracciones de fitoplancton más pequeñas se tomaron submuestras de agua que fueron analizadas en el mismo buque mediante citometría de flujo. Adicionalmente, se tomaron réplicas en tubos criogenizables que se almacenaron, una vez fijadas con glutaraldehído (1% c.f.), en nitrógeno líquido, siguiendo el método descrito por Vaulot et al. (1989).

Fitoplancton mayor de ~ 20 μm DEE.

Para su estudio se siguieron diferentes estrategias. En OMEGA se tomaron muestras de 125 ml mientras que en BIOMEGA se filtraron 4 litros de agua de mar a través de una malla de 20 μm de luz, con la intención de concentrar una mayor biomasa. En ambos casos el material muestreado se almacenó fijado con lugol acético (2% c.f.) en botes de vidrio ámbar de 125 ml, para su análisis en el laboratorio.

A.2.4. Análisis de las muestras.

Clorofila total y fraccionada.

La concentración de clorofila se determinó siguiendo el método fluorimétrico propuesto por Yentsch y Menzel (1963) y posteriormente modificado por Holm-Hansen et al. (1965). Para ello, se realizó la extracción del pigmento introduciendo los filtros en viales de vidrio con acetona al 90% en condiciones de frío (4° C) y oscuridad (UNESCO, 1994). Tras 24 horas se midió la fluorescencia del extracto en un fluorímetro Turner Designs 10, previamente calibrado (figura A.2) con clorofila a pura (Sigma). Durante la campaña BIOMEGA fue posible obtener la concentración de clorofila de manera automática (mediante el software ClorTron, JM Software), sin necesidad de medir la fluorescencia antes y después de acidificar la muestra con HCL 1 N (OMEGA).

Fitoplancton menor de 20 μm DEE.

La determinación de su abundancia, tamaño y composición funcional se realizó mediante un citómetro de flujo FACScan (Becton-Dickinson), analizando muestras de

agua durante 5 minutos en modo “high” (60 $\mu\text{l}/\text{minuto}$), según el esquema de funcionamiento mostrado en la figura A.3.

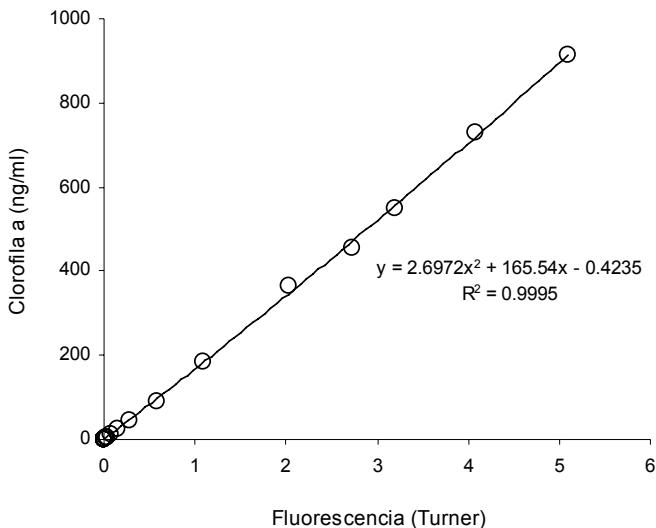


Figura A.2. Regresión de la señal de fluorescencia frente a la concentración de clorofila (ng ml^{-1}), utilizada durante el proyecto BIOMEGA. *Figure 2. Regression of chlorophyll concentration (ng ml^{-1}) against the fluorescence signal used as calibration during BIOMEGA project.*

El equipo somete las partículas incluidas en la muestra a un flujo laminar, de modo que estas pasan de forma individual por una cámara de cuarzo donde son excitadas con un láser de argón (Cyonics) de 15 mW de potencia, que emite un haz de luz de 488nm de longitud de onda (banda azul del espectro). Las señales emitidas por las partículas como consecuencia de la incidencia de la luz son captadas por una serie de sensores de dispersión de la luz y de fluorescencia. Mientras que el FSC (Forward SCatter) es un fotodiodo que capta la dispersión frontal, señal relacionada con el tamaño de las partículas, la dispersión lateral es detectada por el SSC (Side SCatter), estando más relacionada con el índice de refracción, rugosidad, composición química y estructura interna de las partículas. Los sensores de fluorescencia (al igual que el SSC) son fotomultiplicadores (PMT), más sensibles, que captan la señales de fluorescencia emitidas por las partículas, al ser excitadas por el láser, en tres rangos de longitudes de ondas distintos (gracias a la combinación de unos filtros ópticos que permiten la segregación de la señal). El sensor FL1 detecta las emisiones con longitudes de onda entre los 515 y los 545 nm (color verde) y es utilizado para sustratos teñidos con flurosceína. Los sensores FL2 y FL3 están más relacionados con el tipo y la cantidad de

pigmentos presentes en las células analizadas. Mientras que el primero detecta entre los 564 y los 606 nm (naranja), incluyendo el pico de máxima emisión de fluorescencia de la ficoeritrina, el segundo lo hace en aquellas longitudes de onda superiores a los 650 nm (rojo), permitiendo captar la máxima emisión de fluorescencia para la clorofila.

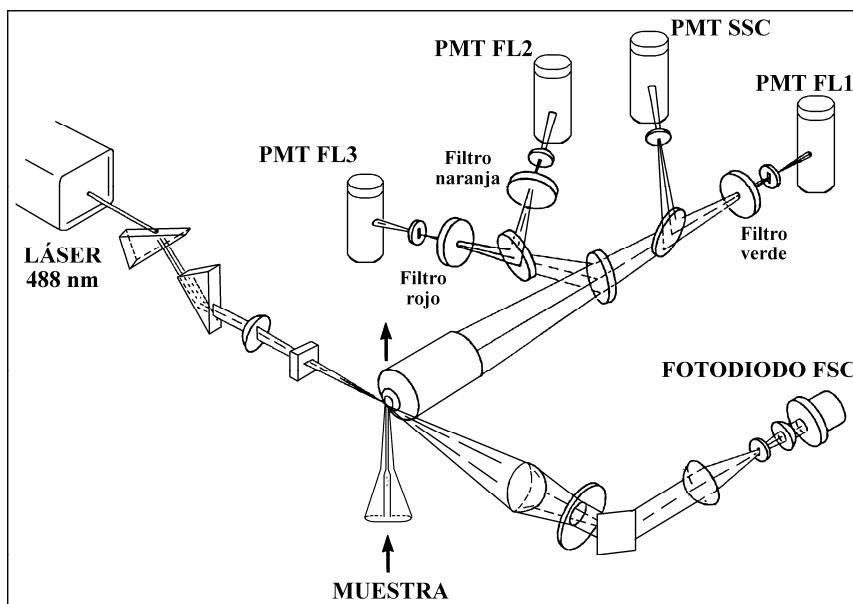


Figura A.3. Esquema de la configuración óptica del citómetro de flujo FACScan. *Figure A.3. A schematic of the optics configuration of flow cytometer FACScan.*

Las condiciones de adquisición y ajuste de sensibilidad de los sensores se controlaron desde un ordenador Macintosh conectado al citómetro, en el que fueron registradas las señales emitidas por las células (una vez transformadas en señales eléctricas y amplificadas según una escala logarítmica) por medio del programa “CellQuest” (Becton Dickinson). Para ello se utilizó un único ajuste de los sensores (Tabla A.1), con la intención de captar las señales emitidas por el nanoplancton autótrofo.

Las señales registradas fueron analizadas en el laboratorio utilizando el programa “Attractors” (Beckton Dickinson), que permite, mediante su representación en diagramas biparamétricos (figura A.4), identificar y cuantificar distintos grupos ataxonómicos en función de sus características morfológicas (tamaño, rugosidad y estructura interna) y señal de fluorescencia (dotación y abundancia pigmentaria). En nuestro caso la caracterización de las poblaciones (en sentido amplio) se llevó a cabo utilizando las señales de SSC, FL2 y FL3, lo que nos permitió discriminar tres grandes grupos funcionales (cuyos tamaños no se ajustan exactamente a los descritos por

Sieburth et al., 1978): *cianobacterias, criptomonadales y nanoplaston eucariota*. Las dos primeras pueden diferenciarse en un diagrama FL2 frente a SSC gracias a su contenido en ficoeritrina (fluorescencia naranja) y a la diferencia de tamaño entre ellas, ya que las cianobacterias (1 - 3 μm) son significativamente más pequeñas que las criptofitas ($\text{DEE} \approx 7\text{-}8 \mu\text{m}$). El nanoplancton eucariótico se distingue claramente en diagramas FL3 frente a SSC, ya que presenta una elevada señal de FL3 (por su gran contenido en clorofila) y carece de ficoeritrina en su dotación pigmentaria.

Variable	Ajuste
Dispersión Frontal (FSC)	E00*
Dispersión Lateral (SSC)	271**
Fluorescencia (FL1)	450**
Fluorescencia (FL2)	450**
Fluorescencia (FL3)	300**

Tabla A.1. Niveles de amplificación (* logarítmica) y ganancia (** escala de 1 a 1000) de los sensores en las condiciones de adquisición utilizada. *Table A.1. Amplification levels and gain of sensors during flow cytometry acquisition.*

Los datos obtenidos del análisis fueron exportados a una hoja de cálculo para su transformación en valores de concentración (conocido el volumen de muestra analizado). El tamaño de las células analizadas fue calculado a partir de las señales de dispersión frontal (Jiménez-Gómez, 1995) en OMEGA, y lateral en BIOMEGA. Si bien la señal de FSC se relaciona más directamente con el tamaño celular (Dubelaar et al., 1989; Yentsch & Campbell, 1991), problemas de ajuste de este sensor durante la campaña BIOMEGA obligaron a establecer la relación con el tamaño a partir de la señal de SSC. En cualquier caso, las ecuaciones utilizadas fueron las siguientes (obtenidas a partir de la calibración del citómetro):

$$\text{Log(Volumen)} = 0.0055 \cdot \text{FSC} - 1.78; R^2 = 0.97 \text{ (OMEGA)}$$

$$\text{Log(Volumen)} = 0.0052 \cdot \text{SSC} - 1.6422; R^2 = 0.99, \text{ (BIOMEGA)}$$

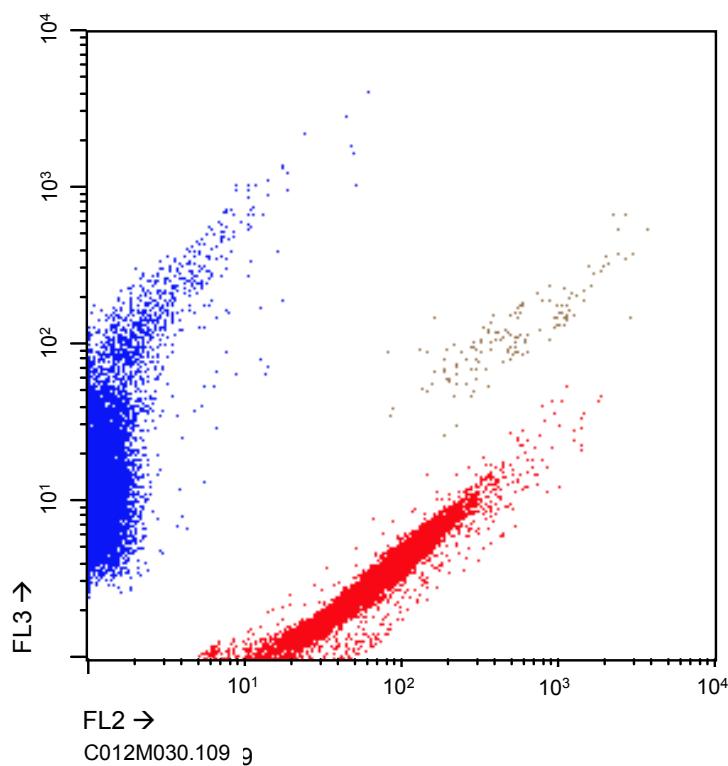


Figura A.4. Citograma tipo incluyendo los tres grupos identificados: cianobacterias (rojo), nanoplankton (azul) y criptoficeas (marrón). *Figure A.4. Cytogram including phytoplankton identified groups: cyanobacteria (red), nanoplankton (blue) and cryptophytes (brown).*

Calibración del citómetro de flujo.

Para determinar la equivalencia entre las señales de FSC, SSC y el volumen de las células analizadas, se utilizó una serie de cultivos de fitoplancton proporcionados por el Dr. Luis Lubián (Instituto de Ciencias Marinas de Andalucía, CSIC), cuyas características se muestran en la tabla A.2. En OMEGA (Jiménez-Gómez, 1995) se empleó adicionalmente un juego de esferas de látex (Coulter Calibration Standard) de diferentes diámetros (1.11, 2.85, 5.06, y 13.3 μm), con la intención de cubrir un rango de tamaños mayor que el proporcionado exclusivamente por los cultivos. La inclusión en la calibración realizada en BIOMEGA de un cultivo de *Prorocentrum micans*, con un diámetro de 25-30 μm , permitió, en este proyecto, hacer uso únicamente de cultivos fitoplanctónicos. En ambas calibraciones, los cultivos fueron mantenidos a 15° C en medio de cultivo F/2 de Guillard y Rither (modificado), en condiciones óptimas de luz, encontrándose en fase exponencial de crecimiento en el momento del análisis. La composición del medio de cultivo F/2 es la siguiente: NO_3Na (150 mg), $\text{PO}_4\text{H}_2\text{Na}\cdot\text{H}_2\text{O}$ (10 mg), $\text{EDTA}\cdot\text{H}_2\text{O}$ (4.36 mg), $\text{Cl}_3\text{Fe}\cdot 6 \text{ H}_2\text{O}$ (3.15 mg), $\text{SO}_4\text{Cu}\cdot 5 \text{ H}_2\text{O}$ (10 mg),

$\text{SO}_4\text{Zn} \cdot 7 \text{ H}_2\text{O}$ (22 mg), $\text{Cl}_2\text{Mn} \cdot 4 \text{ H}_2\text{O}$ (180 mg), $\text{Mo}_4\text{Na}_2 \cdot 4 \text{ H}_2\text{O}$ (6 mg), Vit. B12 (10 mg), Vit. B1 (200 mg), SiO_3Na_2 (50 mg) (sólo para diatomeas), agua de mar filtrada y esterilizada (1000 ml).

Clase	Especie	Tamaño DEE (μm)
Cianoficea	<i>Synechococcus sp.</i>	1-3
Eustigmatoficea	<i>Nannochloropsis gaditana</i>	2-5
Eustigmatoficea	<i>Nannochloris atomus</i>	2-4
Primnesioficea	<i>Isochrysis galbana</i>	3-5
Diatomea	<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	3-6
Criptoficea	<i>Rhodomonas salina</i>	6-8
Cloroficea	<i>Tetraselmis chui</i>	8-11
Dinoficea	<i>Heterocapsa sp.*</i>	10-12
Dinoficea	<i>Prorocentrum micans*</i>	25-30

Tabla A.2. Descripción de los cultivos fitoplanctónicos utilizados para la calibración del citómetro (*cultivos empleados únicamente en la calibración realizada en BIOMEGA). *Table A.2. Phytoplankton cultures used for flow cytometry calibration (* indicates cultures employed only during BIOMEGA calibration).*

La elección de los grupos utilizados estuvo determinada, entre otros aspectos, por la diversidad de tamaños, formas, estructuras celulares y dotación pigmentaria, características que permiten una fácil identificación en los citogramas de dispersión de luz frente a fluorescencia. El tamaño de las células de cada cultivo fue medido mediante citometría de flujo y análisis de imagen (para este último se contaron unas 200 células aproximadamente tal y como se describe en el siguiente apartado), de modo que a partir de las medidas del eje mayor y menor de las células fue posible estimar el valor del volumen en μm^3 , y determinar posteriormente su relación con la dispersión lateral y frontal. Mientras que el proyecto OMEGA se utilizó la señal de FSC (Jiménez-Gómez, 1995), en BIOMEGA se ha empleado la señal de SSC (figura A.5), ya que la relación obtenida con la dispersión lateral fue mejor que la de dispersión frontal.

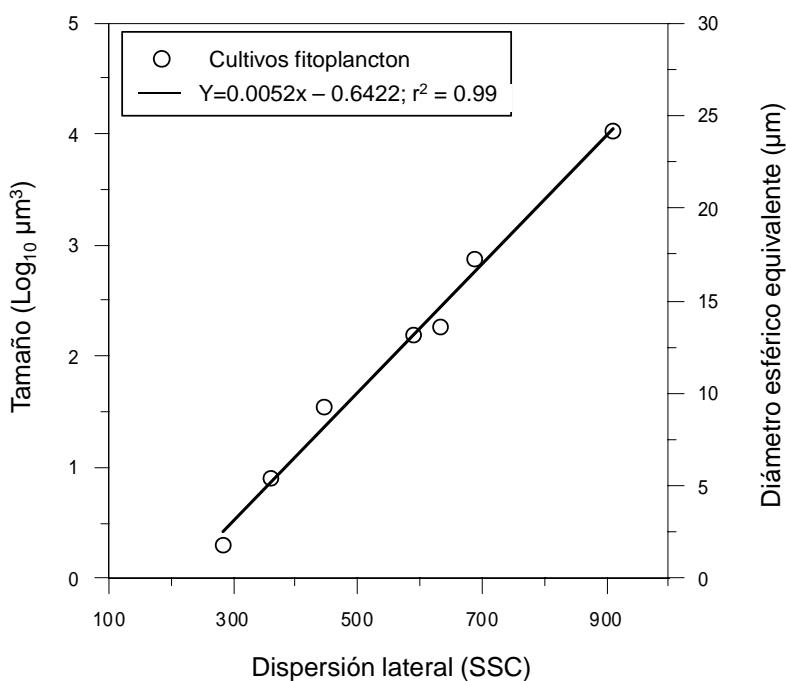


Figura A.5. Regresión entre el tamaño (volumen) de los cultivos celulares y la señal de dispersión lateral de luz en la calibración utilizada en BIOMEGA. También se muestra la equivalencia entre el volumen expresado logarítmicamente y el diámetro esférico equivalente (μm). *Figure 5. Regression of phytoplankton cultures volume against side scattering signal obtained in calibration during BIOMEGA project. Equivalence between culture volume and spherical equivalent diameter is also shown.*

➤ *Fitoplancton mayor de 20 μm DEE.*

La cuantificación y medida del volumen celular de los grupos fitoplanctónicos con tamaño superior al rango de medida efectivo del citómetro de flujo, se realizó mediante un sistema semiautomático de análisis de imagen. Previamente, se llevó a cabo la concentración de las células en el volumen a observar, mediante el método de sedimentación en placa de Utermöhl (1958), durante 24 horas. El volumen sedimentado varió entre 25, 50 y 100 ml, según el grado de concentración de la muestra.

El equipo utilizado para el análisis estuvo formado por una cámara de video (JVC TK-870E) acoplada a un microscopio invertido (Leitz) y un monitor (Sony Triton Color Video Monitor PVM-137QM). La longitud y anchura de las células fue medida sobre la imagen mediante una tableta gráfica (Summagraphics “Bit Pad Two”) conectada a un ordenador (Olivetti M-280). Una vez conocidos estos datos, el biovolumen de las partículas se obtuvo por medio del programa de análisis de imagen VIDS IV, utilizando diferentes ecuaciones según la forma geométrica de las células.

Debido al elevado consumo de tiempo requerido por esta tarea, este tipo de análisis se realizó únicamente en aquellas estaciones (figura A.8) con mayor interés para el estudio de la estructura de tamaños del fitoplancton, seleccionadas una vez conocidos los resultados referentes al resto de las variables examinadas.

A.2.5. Estructura de tamaños.

El estudio de la estructura de tamaños de la comunidad fitoplanctónica ha sido realizado a través del análisis de los espectros de tamaño-abundancia. Una vez conocidos los datos de abundancia y tamaño de las distintas fracciones del fitoplancton (a través de citometría de flujo y análisis de imagen), los organismos fueron agrupados en clases de tamaño organizadas según una escala geométrica de octavas (esto es, en base 2), utilizando como tamaño nominal su límite inferior. Para los datos obtenidos mediante citometría de flujo, esta tarea se desarrolla automáticamente gracias al programa FACundo (Blanco, 2000), que permite la agrupación en clases de tamaño a partir de los ficheros FSC o SSC aplicando la calibración específica del citómetro.

Finalmente, la representación en escala logarítmica de los valores de abundancia de cada una de las clases de tamaño permite ajustar un modelo de regresión lineal (tipo I), y determinar posteriormente la pendiente del espectro de tamaños. En su construcción no ha sido necesario corregir posibles solapamientos entre las clases de tamaño situadas en el umbral analítico de cada una de las técnicas utilizadas para su elaboración. Esto ha sido posible ya que el límite máximo efectivo de análisis del citómetro se encuentra en torno a las 15 μm ($2048 \mu\text{m}^3$) de tamaño, mientras que el límite inferior considerado en el análisis de imagen fue de 20 μm ($4096 \mu\text{m}^3$), (figura A.6). La fracción fitoplanctónica incluida en el análisis de la estructura de tamaños abarca desde las 2 hasta las 100 μm de DEE.

A partir de los espectros obtenidos es posible calcular el biovolumen (B , $\mu\text{m}^3 \cdot \text{ml}^{-1}$), bien de la totalidad de la comunidad estudiada o de una clase de tamaños (i) particular, mediante el sumatorio del producto número de células incluidas en una determinada clase (n_i) por el tamaño nominal de estas (v_i):

$$B = \sum_i n_i \cdot v_i$$

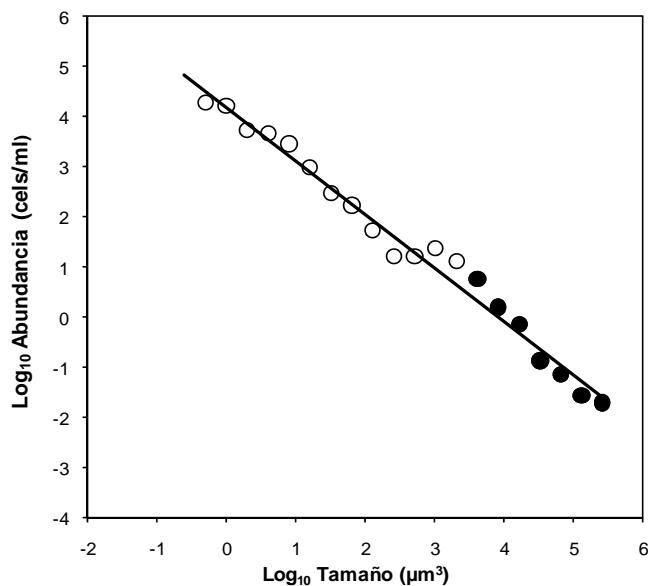


Figura A.6. Espectro de tamaño tipo obtenido en el proyecto BIOMEGA (estación 96, 60 metros de profundidad). Los diferentes símbolos indican las distintas metodologías empleadas para el análisis de los organismos. Mientras que los círculos blancos muestran los valores obtenidos mediante citometría de flujo, los negros se corresponden con el análisis de imagen. *Figure A.6. Example of size-abundance spectra obtained in BIOMEGA project (station 96, 60 meters depth). Different methodologies used to calculate it are shown: open circles indicate flow cytometry while filled circles correspond to image analysis.*

Como se ha señalado, la determinación de la abundancia y tamaño del fitoplancton mediante análisis de imagen es una tarea que requiere un consumo de tiempo considerable. Más aún cuando las características de las muestras así como de los propios organismos fitoplanctónicos no permiten su análisis automático. Por otro lado, no todas las estaciones de las mallas de muestreo presentan el mismo interés potencial para el análisis de la estructura de tamaño del fitoplancton. En este contexto, mientras en el proyecto OMEGA se realizaron los espectros correspondientes a todas las estaciones de CTD muestreadas (15 en total), en BIOMEGA, debido al elevado número de estaciones y con la intención de optimizar esfuerzos, ha sido necesario realizar una selección previa de las zonas de mayor interés potencial donde realizar los espectros de tamaño. Para ello, se ha tenido en cuenta la caracterización física y biológica de la zona de estudio, especialmente la distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica a lo largo de la corriente y su relación con la hidrodinámica tridimensional (figura A.7). Finalmente se seleccionaron un total de diez estaciones (figura A.8) para la realización de los espectros de tamaño. Con la intención de abarcar la mayor variedad posible de condiciones hidrodinámicas, cinco de las estaciones (42, 50, 86, 94 y 96) se sitúan en

zonas de velocidad vertical positiva (ascensos) y otras cinco (34, 60, 66, 104 y 106) en zonas de velocidad vertical negativa (descensos).

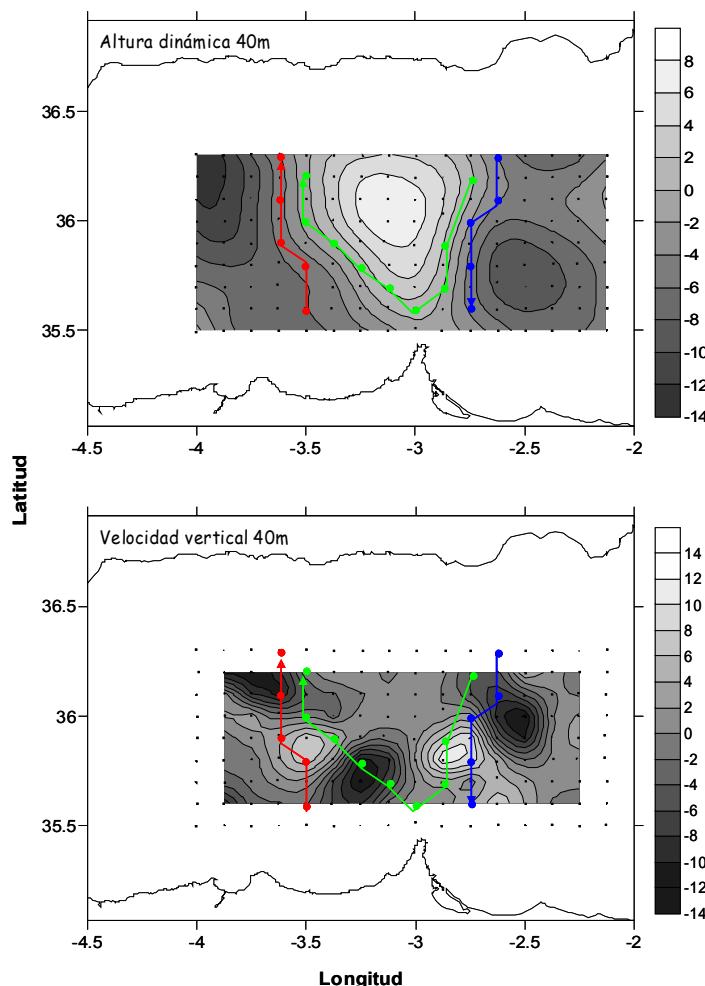


Figura A.7. Situación de los 3 perfiles estudiados, sobre los campos horizontales de altura dinámica ($\text{dyn} \cdot \text{cm}^{-1}$) y velocidad vertical ($\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$) a 40 metros de profundidad. En rojo transecto 1, en verde el 2 y en azul el 3. Las flechas muestran la dirección del movimiento horizontal de la masa de agua. *Figure A.7. Situation of vertical transects on dynamic height ($\text{dyn} \cdot \text{cm}^{-1}$) y and vertical velocity ($\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$) fields at 40 meters depth. Red arrow indicates transect 1, transect 2 is shown in green and the blue arrow correspond with transect 3. The arrow direction indicates the horizontal flow.*

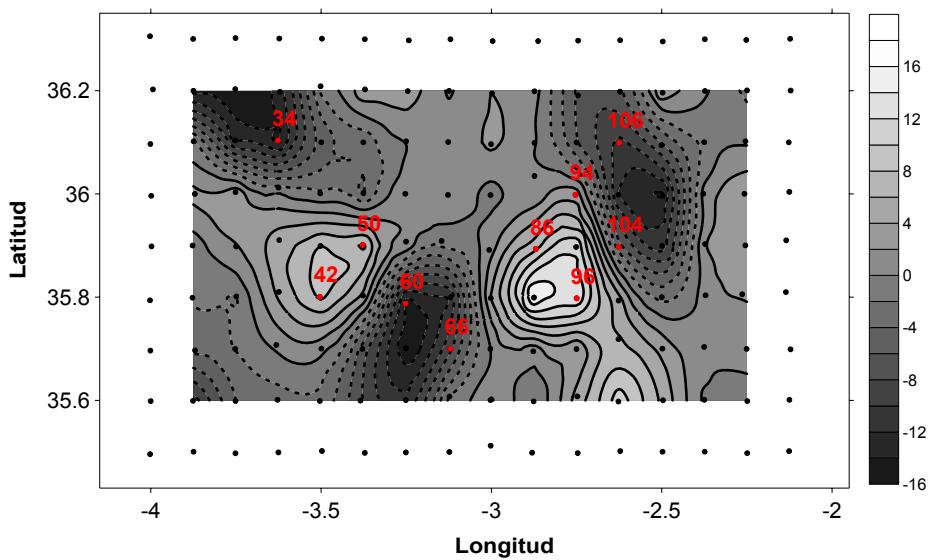


Figura A.8. Situación de las estaciones seleccionadas (en rojo) para la realización de los espectros de tamaño, sobre el campo de velocidades verticales ($m d^{-1}$) obtenido a 60 metros de profundidad. *Figure A.8. Position of selected station (in red) to size structure analysis on vertical velocity field at 60 meters depth.*

A.2.6. Tratamientos de datos y análisis estadísticos.

Para la caracterización física y biológica del dominio muestreado se representó la distribución espacial (horizontal y vertical) de las diferentes variables obtenidas (temperatura, salinidad, densidad, velocidad vertical, clorofila, así como abundancia fitoplanctónica), mediante el programa “Surfer 8” (Golden Software), que gracias al método de interpolación *Kringing*, permite la realización de mapas de isolíneas de las diferentes variables a partir de los puntos de muestreo.

Diversos tests estadísticos fueron utilizados para el estudio de las relaciones entre las variables estudiadas. Todos ellos proceden de los paquetes informáticos SigmaStat, versión 3.1 (Systat Software, Inc. 2004) y SPSS 12 (SPSS Inc.).

A.3. Patrones de circulación y clorofila.

A.3.1. Patrones hidrodinámicos.

Patrones estructurales y masas de agua.

El régimen hidrológico observado en la zona de estudio en las campañas OMEGA y BIOMEGA estuvo determinado por la presencia de la mayor parte de las masas de agua características en el Mar de Alborán (figura A.9): *Aguas Atlánticas* (*Atlantic Waters*, AW), *Aguas Atlánticas Modificadas* (*Modified Atlantic Waters*, MAW), *Aguas Levantinas Intermedias* (*Levantine Intermediate Water*, LIW) y *Aguas Intermedias del Mediterráneo Occidental* (*Western Mediterranean Intermediate Water* o *Winter Intermediate Water*, WIW) (MedWM, 2001). Con una salinidad quasi-homogénea y un rango de temperatura constante, las AW son las más ligeras, por lo que ocupan la parte superior del dominio (englobando al WAG). Esta masa incluye las antiguamente denominadas *Aguas Atlánticas Superficiales* (*Surface Atlantic Waters*, SAW) y *Aguas Centrales del Atlántico Norte* (*North Atlantic Central Waters*, NACW), así como la interfase entre ellas. Las NACW, definidas por valores mínimos de salinidad (35.7-36.2 psu) (Gascard & Richez, 1985), se encuentran separando las SAW y las MAW. Su presencia en zonas interiores del dominio ha sido utilizada como indicativa de aumentos del influjo a través del Estrecho de Gibraltar (Cano, 1978; Vélez-Belchí et al., 2005). Por su parte, las MAW están constituidas por aguas atlánticas que tras penetrar y viajar por la cuenca mediterránea, ven modificadas sus características antes de regresar al Mar de Alborán por la costa ibérica. Transformadas en la cuenca Este del Mar Mediterráneo, las LIW se caracterizan por valores altos de salinidad y un máximo local de temperatura (Vélez-Belchí, 2006). Finalmente, las WIW son las aguas más frías muestreadas en la cuenca, con una salinidad muy alta (típica del agua mediterránea, entre 38.1 y 38.3 psu). Se originan en la plataforma continental de la región mediterránea de la Península Ibérica y Mar de Liguria durante el invierno, por enfriamiento de la masa de agua más superficial, haciéndolas más densas y provocando su hundimiento. Si bien su presencia en OMEGA no es tan evidente (Vélez-Belchí et al., 2005), las WIW fueron detectadas durante la campaña BIOMEGA en niveles profundos, por debajo del WAG y en el límite oriental del dominio muestreado.

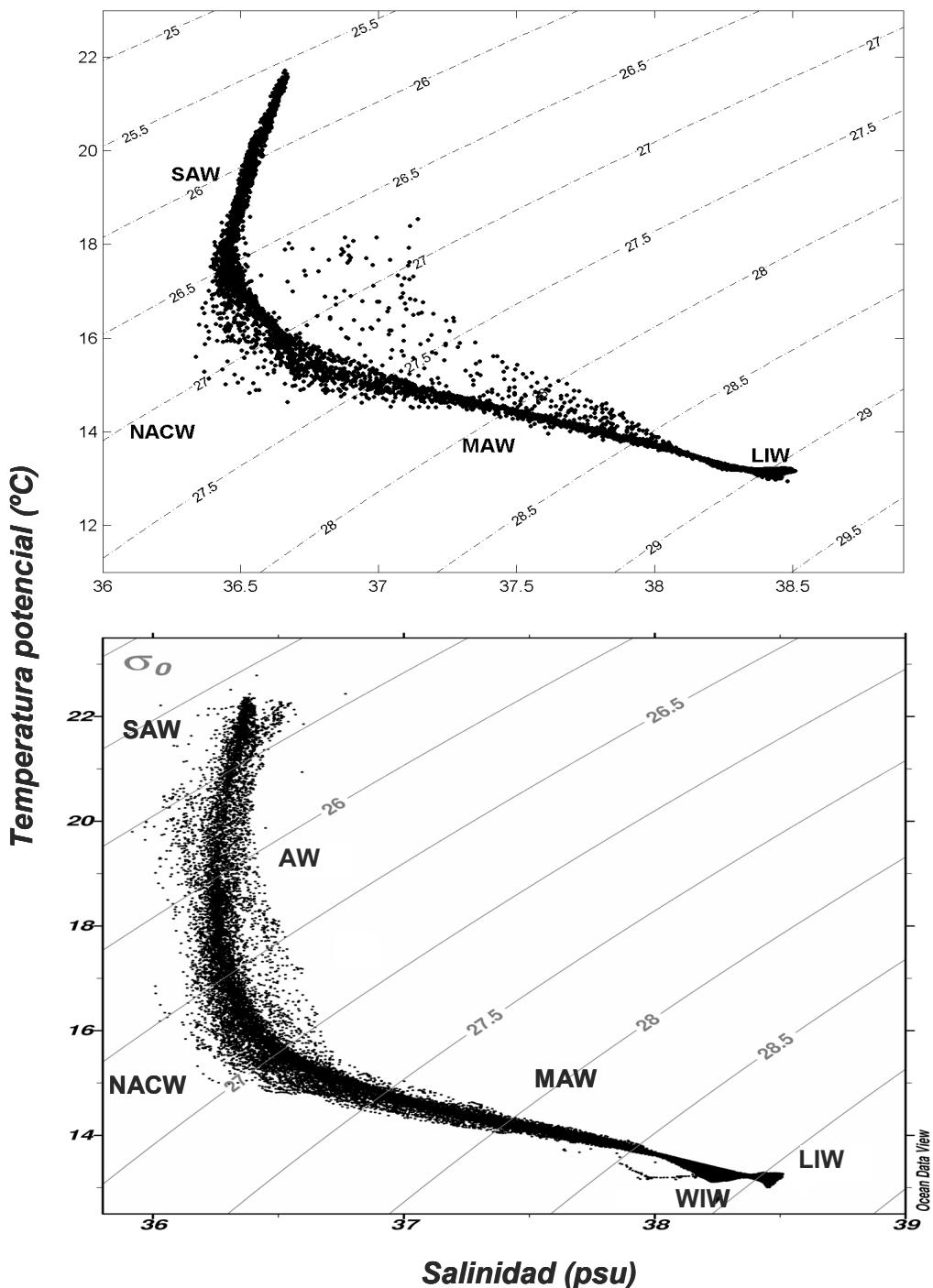


Figura A.9. Diagrama TS del dominio muestreado durante la campaña OMEGA (arriba) (Vélez-Belchí, 2006) y BIOMEGA (abajo) (Flexas et al., 2006). También se muestran las isolíneas de densidad potencial (σ_0), en Kg m^{-3} . Figure A.9. TS diagrams considering all CTD profiles obtained in OMEGA (above) and BIOMEGA (below). Potencial density (σ_0) isolines, in Kg m^{-3} , are also shown.

La distribución horizontal de la temperatura y la salinidad (figuras A.10, A.11, A.12 y A.13) muestran como principal característica, en ambas campañas, la presencia de un núcleo central de aguas cálidas y menos salinas, correspondientes al WAG. Dicho giro está constituido por aguas atlánticas que, una vez aisladas como consecuencia de la dinámica anticiclónica, sufren un proceso de calentamiento por la radiación solar. Sus valores de salinidad, aunque similares a los del AJ, son más bajos que los del agua atlántica modificada que lo rodea (circunstancia que se manifiesta más claramente a partir de niveles subsuperficiales). Si bien este patrón se observó en ambas campañas, existen importantes diferencias entre ellas.

El dominio muestreado en OMEGA, permite distinguir un importante gradiente de temperatura y salinidad entre la zona central y septentrional del núcleo anticiclónico. Esta circunstancia pone de manifiesto la presencia de una zona frontal asociada a la posición del AJ en su borde septentrional, confirmando la situación descrita por la imagen de SST (figura A.14). Ambas descripciones muestran un giro de unos 100 km de diámetro que se extiende hasta los 200 metros de profundidad. Estas dimensiones, coherentes con las descritas en condiciones estacionarias del giro (Tintoré et al., 1991; Viúdez et al., 1996a), son significativamente mayores que las observadas en BIOMEGA. Durante esta última campaña el WAG aparece como una estructura bien constituida de unos 80 km de extensión, confinada en los 120-140 metros más superficiales, y con valores de temperatura y salinidad significativamente menores que los obtenidos en OMEGA y observados en campañas anteriores (Flexas et al., 2006). Esta situación parece ser consecuencia del desplazamiento hacia el Este experimentado por el WAG en los días previos a la campaña (patrones hidrodinámicos, figura A.15), durante el cual se produce un debilitamiento del mismo como consecuencia de procesos de mezcla y fricción con las masas de agua circundantes. Esta reducción del giro no es compensada por el influjo de aguas atlánticas que en condiciones normales lo rodea y sustenta, con la consecuente disminución de su tamaño. Por otro lado, la existencia de fondos menos profundos en la zona sur-central de la cuenca, parece ser el factor determinante de la situación del giro observada durante la campaña (Flexas et al., 2006). Esta zona más somera, situada a lo largo de la trayectoria migratoria del WAG hacia el Este, podría haber actuado como barrera, forzando así una posición del giro más septentrional que la ocupada por éste en otras campañas oceanográficas (Jiménez Gómez, F. 1995; Vélez-Belchí et al., 2005).

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

El patrón hidrográfico observado en BIOMEGA se completa con la presencia de dos estructuras más densas dispuestas alrededor del WAG: una lengua de aguas más frías al Oeste y un núcleo ciclónico (confirmado por la distribución del geopotencial y medidas de ADCP, figuras A.19 y A.20 respectivamente) al Sudeste del giro, formadas ambas por aguas atlánticas modificadas. Por el contrario, no se advierten señales que denoten la presencia del AJ, característico de la estructura observada habitualmente en el Mar de Alborán. La lengua de aguas situada al Oeste está constituida por aguas originadas junto a la costa ibérica, que habrían sido transportadas posteriormente como consecuencia de la circulación antíclónica del nuevo giro que estaría formándose en la posición habitual del WAG. El giro ciclónico podría haberse originado por ajuste geoestrófico de un núcleo aislado, proveniente de otra lengua de aguas atlánticas viejas situadas más al este (Flexas et al., 2006). Procesos similares de advección de masas de aguas más frías, situadas alrededor del giro han sido descritos por La Violette (1984) en el noroeste del Mar de Alborán, durante la formación de estructuras de sub-mesoscala. La ausencia del AJ durante la campaña BIOMEGA, mostrada por los mapas de salinidad y temperatura es observable asimismo en las imágenes de SST (figura A.17), que sugieren una posición más occidental del chorro, poniendo de manifiesto el aislamiento del giro una vez que ha migrado hacia el Este.

A.- Hidrodinámica de mesoscala y distribución fitoplanctónica en el Mar de Alborán

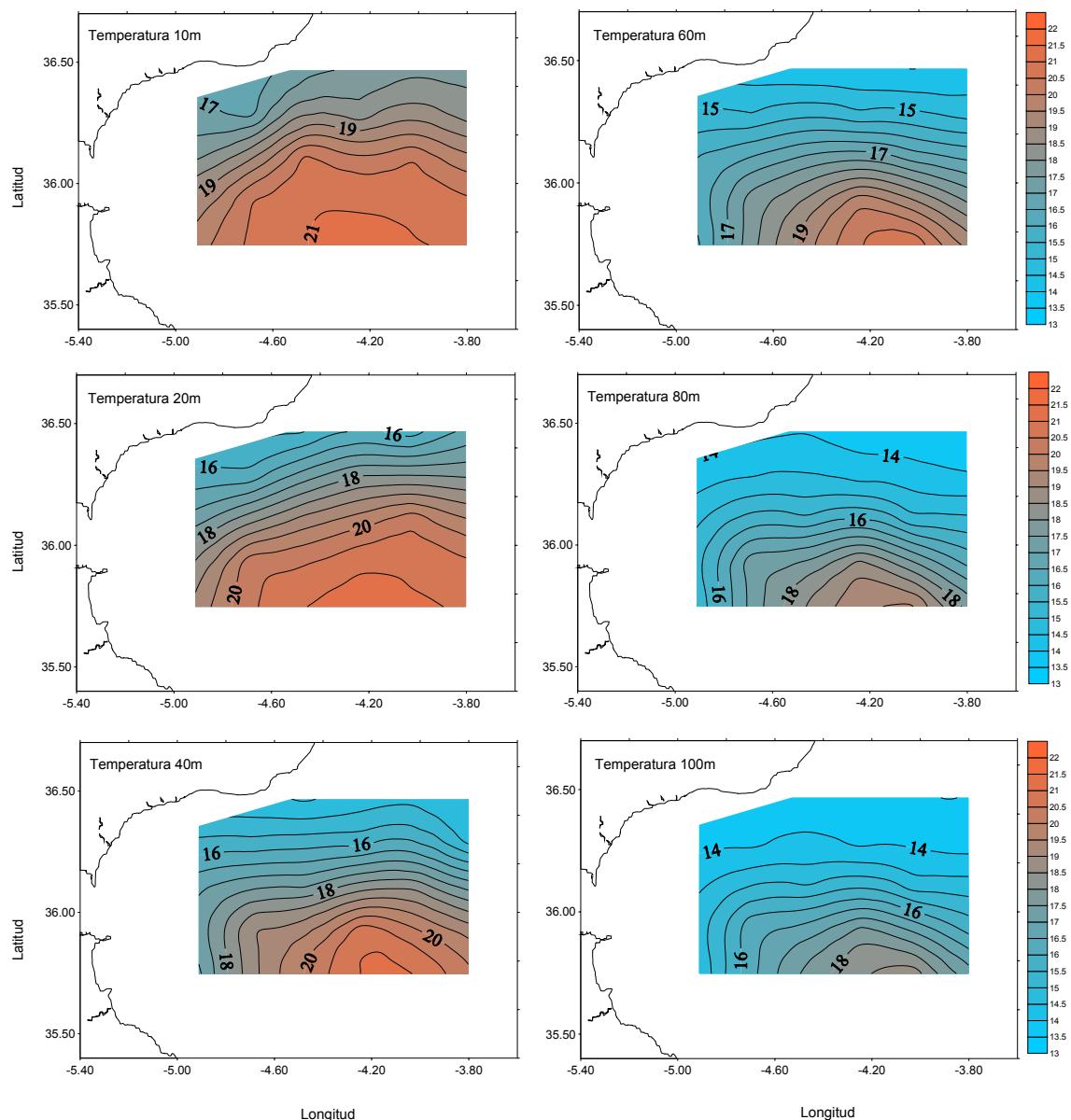


Figura A.10. Distribución horizontal de la temperatura ($^{\circ}$ C) durante la campaña OMEGA. *Figure A.10. Horizontal distribution of temperature ($^{\circ}$ C) during the OMEGA cruise.*

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

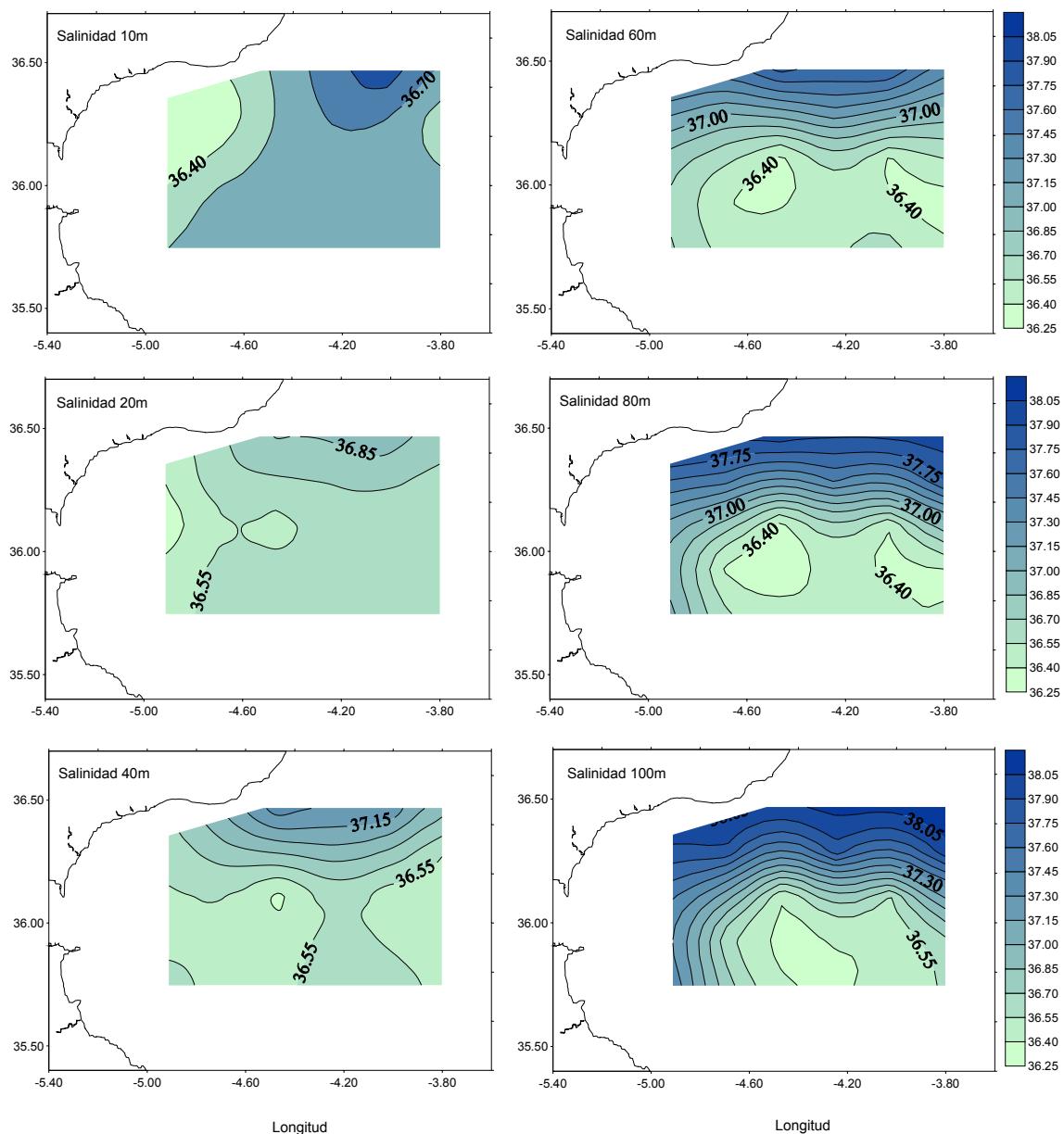


Figura A.11. Distribución horizontal de la salinidad (psu) durante la campaña OMEGA. *Figure A.11. Horizontal distribution of salinity (psu) during the OMEGA cruise.*

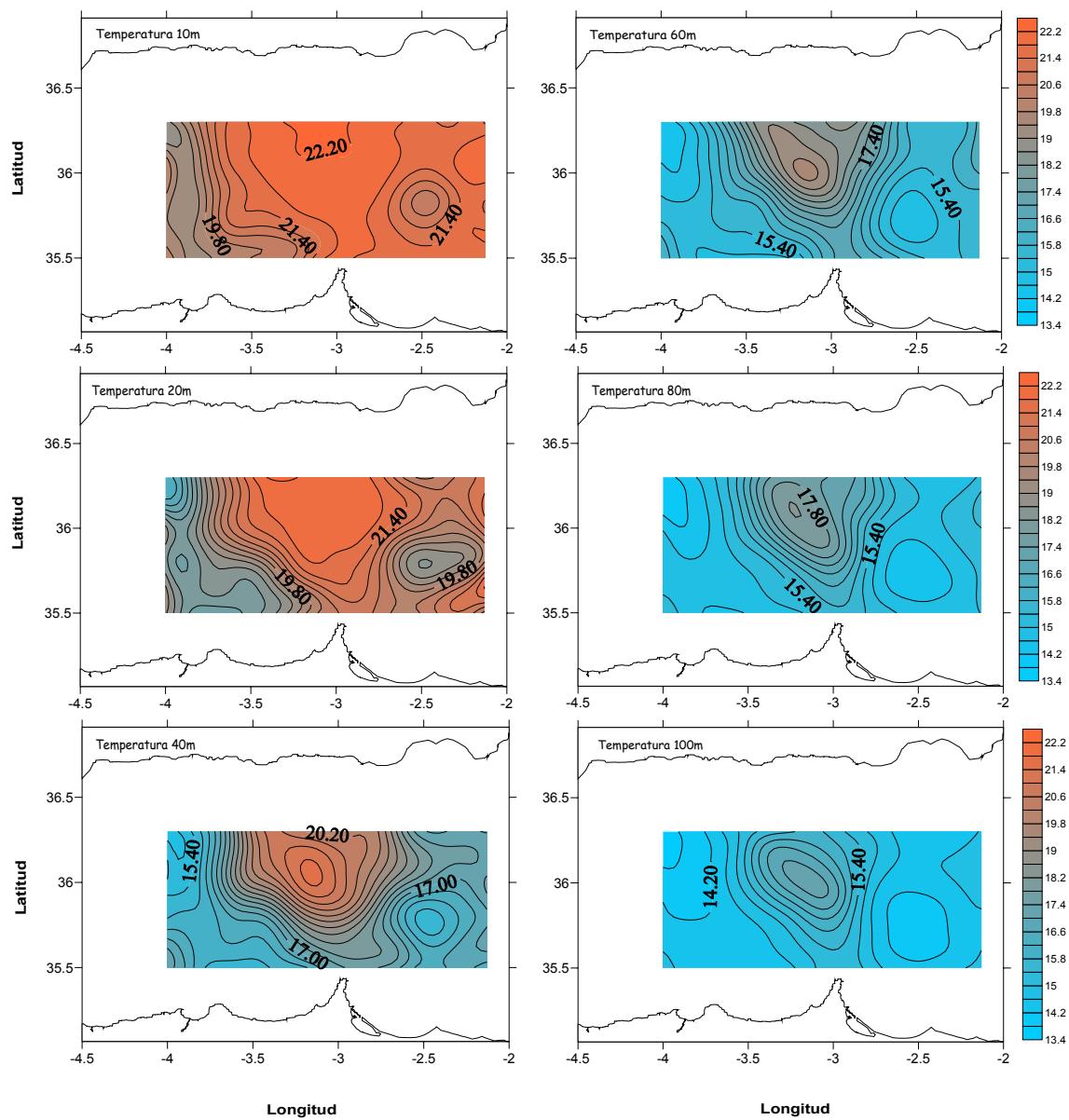


Figura A.12. Distribución horizontal de la temperatura ($^{\circ}$ C) durante la campaña BIOMEGA. *Figure A.12. Horizontal distribution of temperature ($^{\circ}$ C) during the BIOMEGA cruise.*

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

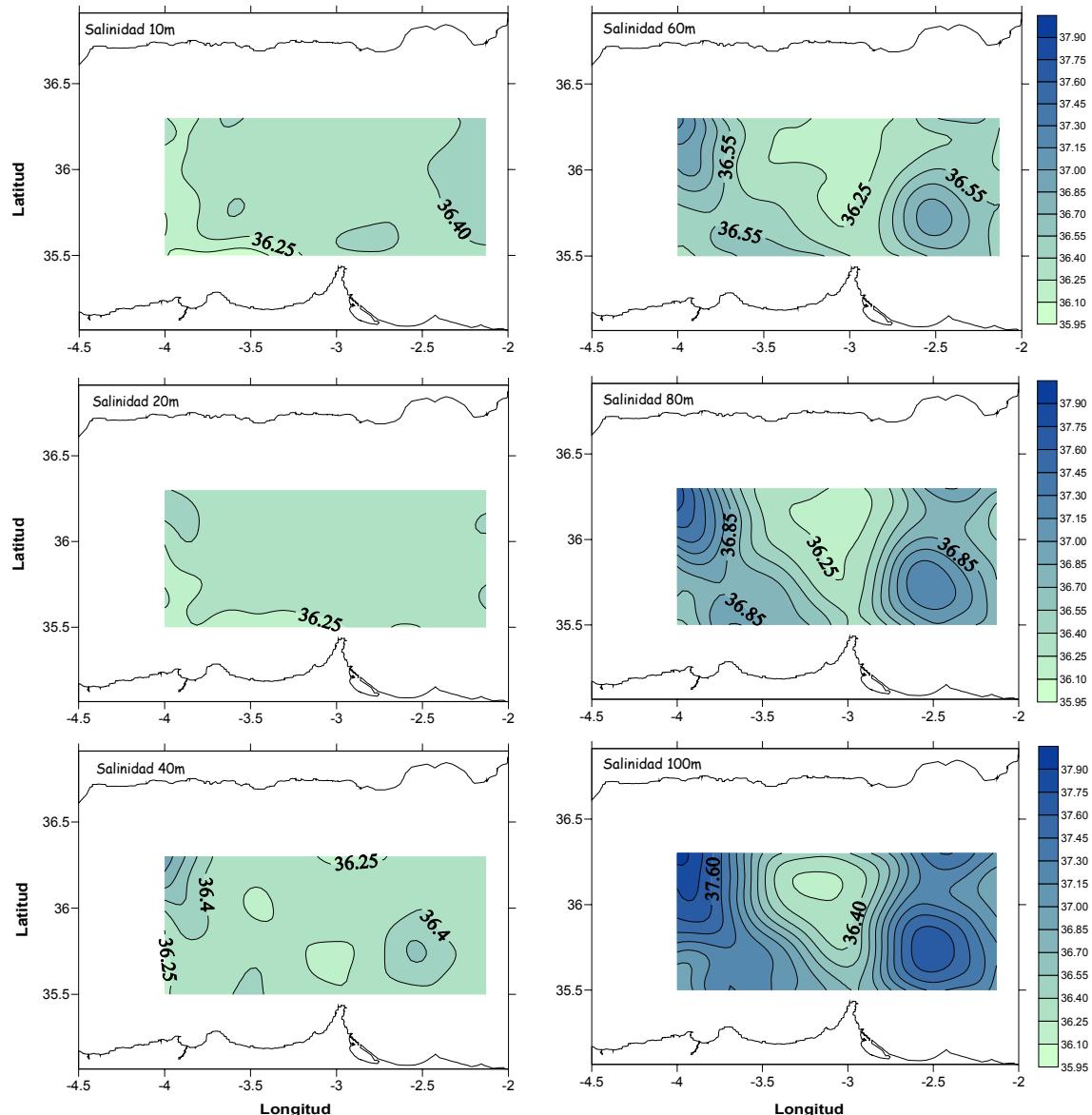


Figura A.13. Distribución horizontal de la salinidad (psu) durante la campaña BIOMEGA. *Figure A.13. Horizontal distribution of salinity (psu) during the BIOMEGA cruise.*

Patrones hidrodinámicos.

El patrón de circulación general observado durante la campaña OMEGA, así como la hidrodinámica del Mar de Alborán obtenida en la misma, se encuentran ampliamente descritos en Vélez-Belchí & Tintoré (2001), Vélez-Belchí et al. (2005) y Vélez-Belchí (2006). Estos trabajos recogen el marco físico, descrito brevemente en esta memoria, donde se desarrollan los patrones biológicos que se observaron en dicha campaña. Esta constó de un total de cuatro fases de muestreo: en las tres primeras (1-11 de octubre) se realizaron muestreos continuos a lo largo de toda la zona de estudio mientras que la cuarta fase (11-14 de octubre) estuvo constituida por una malla de 15 estaciones de muestreo con CTD. Las observaciones recogidas durante la campaña OMEGA permitieron constatar una situación hidrodinámica que podría considerarse como cuasi-estacionaria y característica de la región de estudio, así como del inicio de un proceso migratorio del WAG.

La imagen de SST previa al periodo observacional (figura A.14) muestra la disposición típica de las estructuras físicas en el Mar de Alborán occidental, con la presencia de los dos giros anticiclónicos característicos de la zona, el WAG y el EAG, a modo de dos grandes núcleos de aguas cálidas (con temperaturas mayores de 21°C) situados en la zona occidental y oriental de la cuenca respectivamente. Por su parte, el chorro de agua atlántica se encuentra claramente localizado por encima del borde septentrional del WAG, limitando al norte con el afloramiento costero, a modo de una masa de aguas más frías (entre los 18 y 19.5°C) que penetran en el Mar de Alborán, rodeando y alimentando a dicho giro. Esta estructura hidrográfica se mantuvo en las primeras fases de la campaña, coincidiendo con los muestreos en continuo. Sin embargo el muestreo discreto (CTD) mostró una situación más inestable del WAG. Así, coincidiendo con el inicio (11 de octubre) de la cuarta fase de la campaña se observó un ligero desplazamiento del giro anticiclónico hacia el Sudeste que se mantuvo el resto del estudio. Imágenes de SST posteriores a la campaña OMEGA muestran la continuación del episodio migratorio del WAG (Vélez-Belchí et al., 2005).

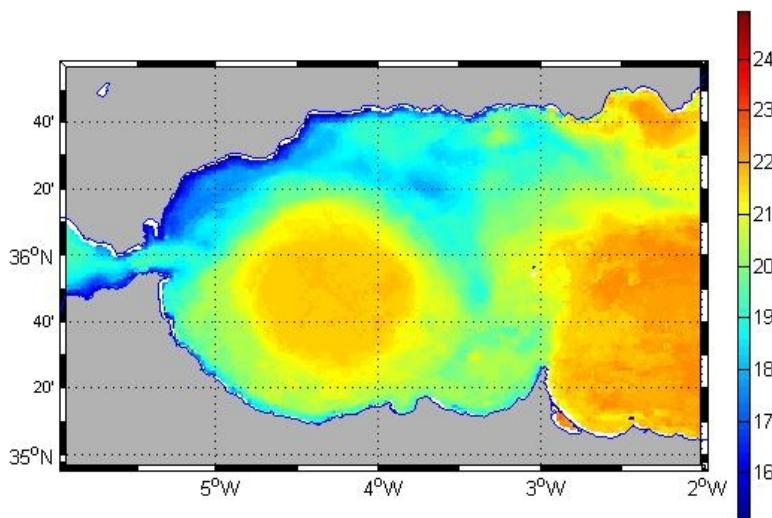


Figura A.14. Imagen de SST ($^{\circ}$ C) del Mar de Alborán correspondiente al 1 de octubre de 1996. Figure A.14. SST ($^{\circ}$ C) image from Alborán Sea at October 1, 1996.

La situación descrita anteriormente contrasta con la observada durante la campaña BIOMEGA. Esta coincidió con los últimos estadíos del proceso migratorio del WAG observado entre septiembre y octubre de 2003, que determinó un patrón hidrodinámico con importantes diferencias respecto al descrito habitualmente en el Mar de Alborán occidental (Flexas et al., 2006).

El análisis de las imágenes de SST previas a la realización de la campaña BIOMEGA pone de manifiesto un paulatino desplazamiento del giro anticiclónico occidental (caracterizado por aguas más cálidas) hacia el Este de su posición habitual, tal y como se observa en la secuencia de imágenes mostradas en la figura A.15. A comienzos de septiembre, el patrón de circulación general se caracterizaba por una posición del WAG más meridional de lo habitual, con el AJ confinado entre el borde septentrional del giro y la masa de aguas más frías que ocupaban la parte superior de la región. En los días sucesivos, esta situación experimentó algunos cambios significativos (ver imagen del 6 de septiembre), como consecuencia de un ligero desplazamiento del WAG hacia el norte de la cuenca. En este contexto, dos lenguas de aguas más frías, procedentes probablemente del afloramiento costero situado junto a la Península Ibérica (Flexas et al., 2006), parecen jugar un papel importante. Una de ellas rodea al WAG por el Este, mientras que la más pequeña se sitúa entre aquel y el AJ, impidiendo la trayectoria habitual de éste alrededor del giro anticiclónico. Si bien durante los siguientes días no se advierte su presencia, el AJ es observable el dia 10 de septiembre a modo de estrecho

filamento que incide directamente sobre el WAG, provocando el desplazamiento del giro hacia el Este. Esta dinámica “anómala” se mantiene durante varios días, hasta que de nuevo se produce la interposición de aguas más frías entre el AJ y el giro anticiclónico, que continúa el proceso migratorio.

La posición del WAG al inicio de la campaña BIOMEGA en las inmediaciones del Cabo Tres Forcas (3° Oeste) supuso un desplazamiento aproximado de unos 100 km al este de su posición habitual (alrededor de los 4° Oeste), lo que obligó a desplazar la malla de estaciones con el fin de poder capturar las estructuras de mesoscala objeto de estudio (figura A.16). La utilización de imágenes de SST casi en tiempo real permitió determinar la situación del WAG durante la campaña, cuya posición fue más o menos estable a lo largo de la misma (figura A.17), así como la formación de un nuevo WAG en la zona más occidental de la malla (ver imagen correspondiente al 15 de octubre).

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

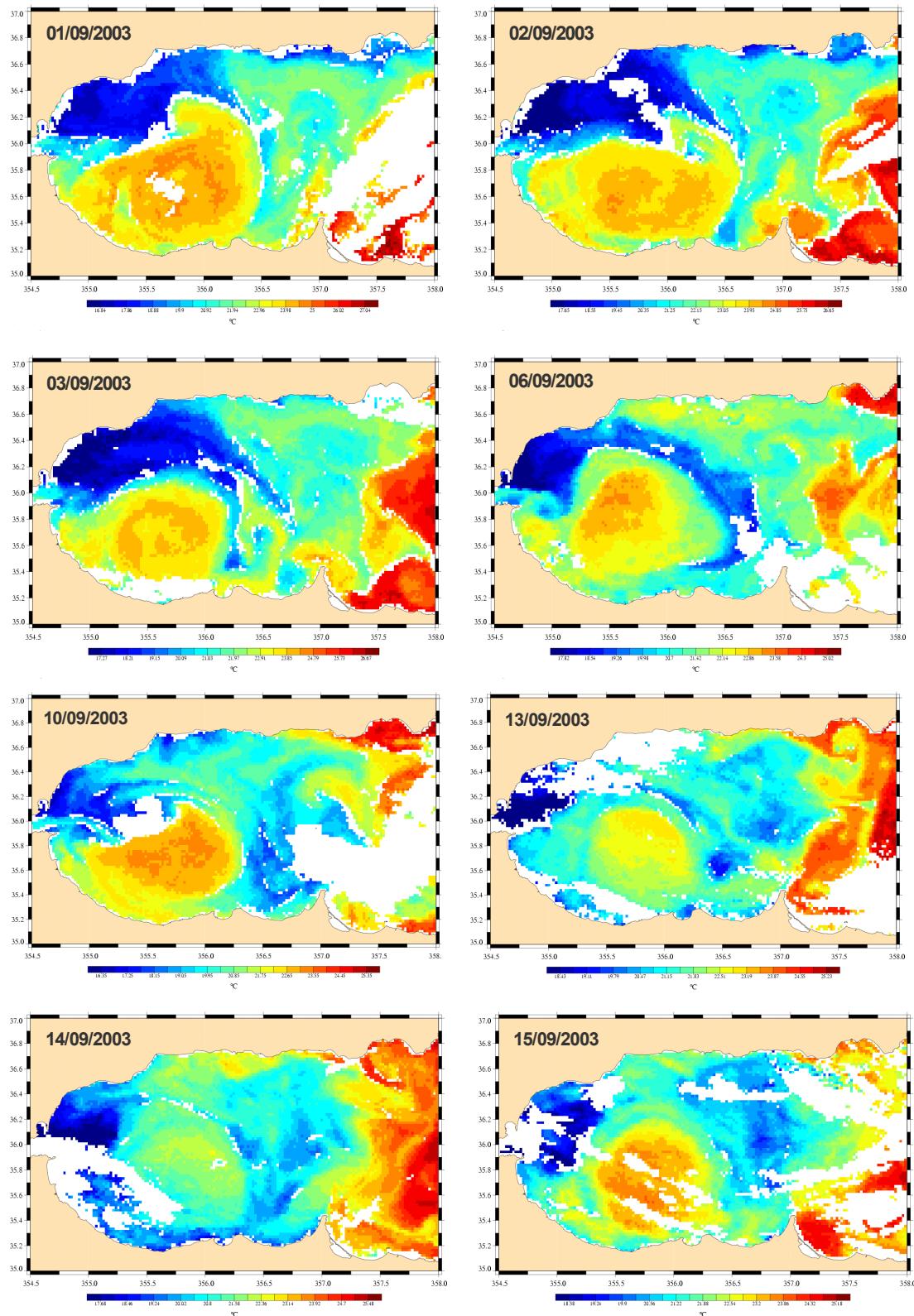


Figura A.15. Imágenes de SST (°C) en el Mar de Alborán durante el mes previo a la campaña oceanográfica. *Figure A.15. SST (°C) image from Alboran Sea corresponding to the month before the cruise.*

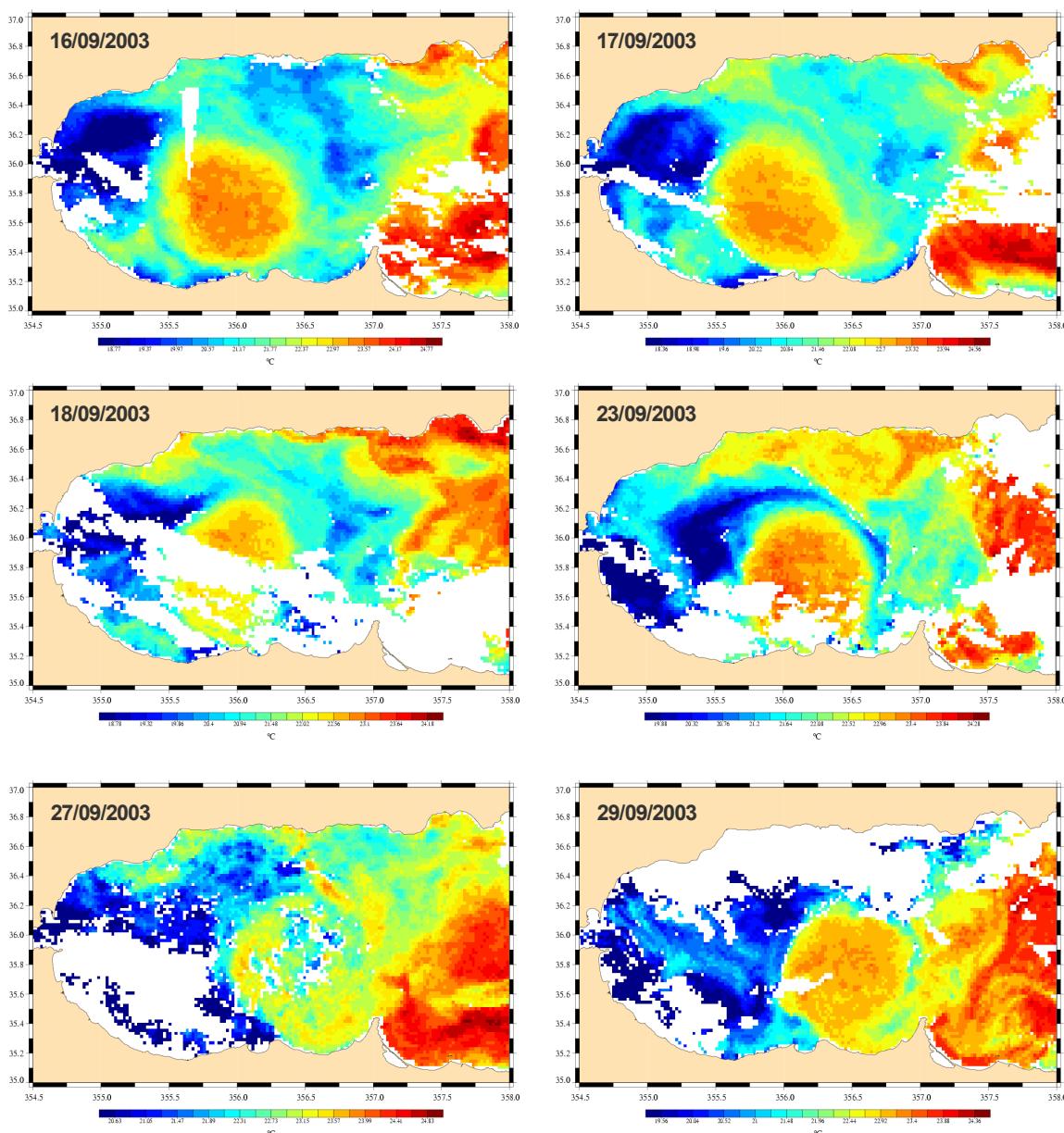


Figura A.15 (continuación). Imágenes de SST ($^{\circ}$ C) en el Mar de Alborán durante el mes previo a la campaña oceanográfica. *Figure A.15 (continued) SST ($^{\circ}$ C) images from Alboran Sea corresponding to the month before the cruise.*

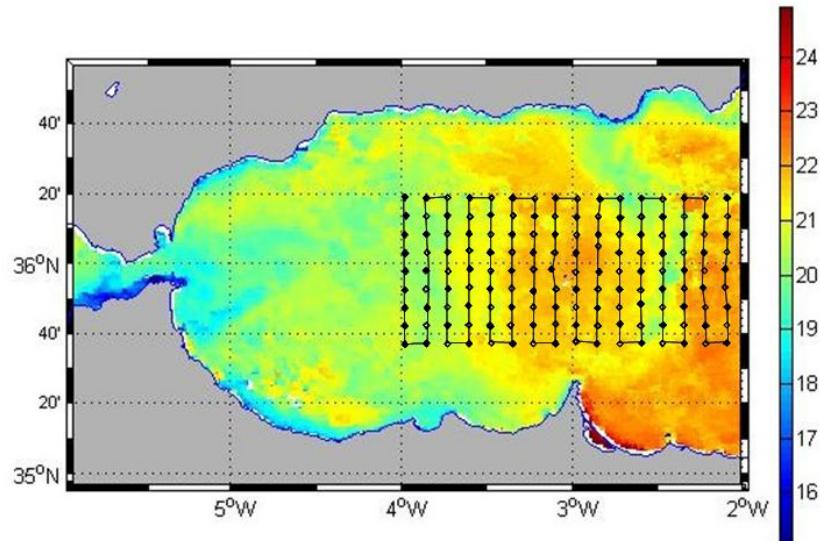


Figura A.16. Temperatura superficial media ($^{\circ}\text{C}$) del Mar de Alborán y malla de estaciones muestreadas durante la campaña BIOMEGA. *Figure A.16. Mean sea surface temperature ($^{\circ}\text{C}$) in the Alborán Sea and sampling grid in BIOMEGA cruise.*

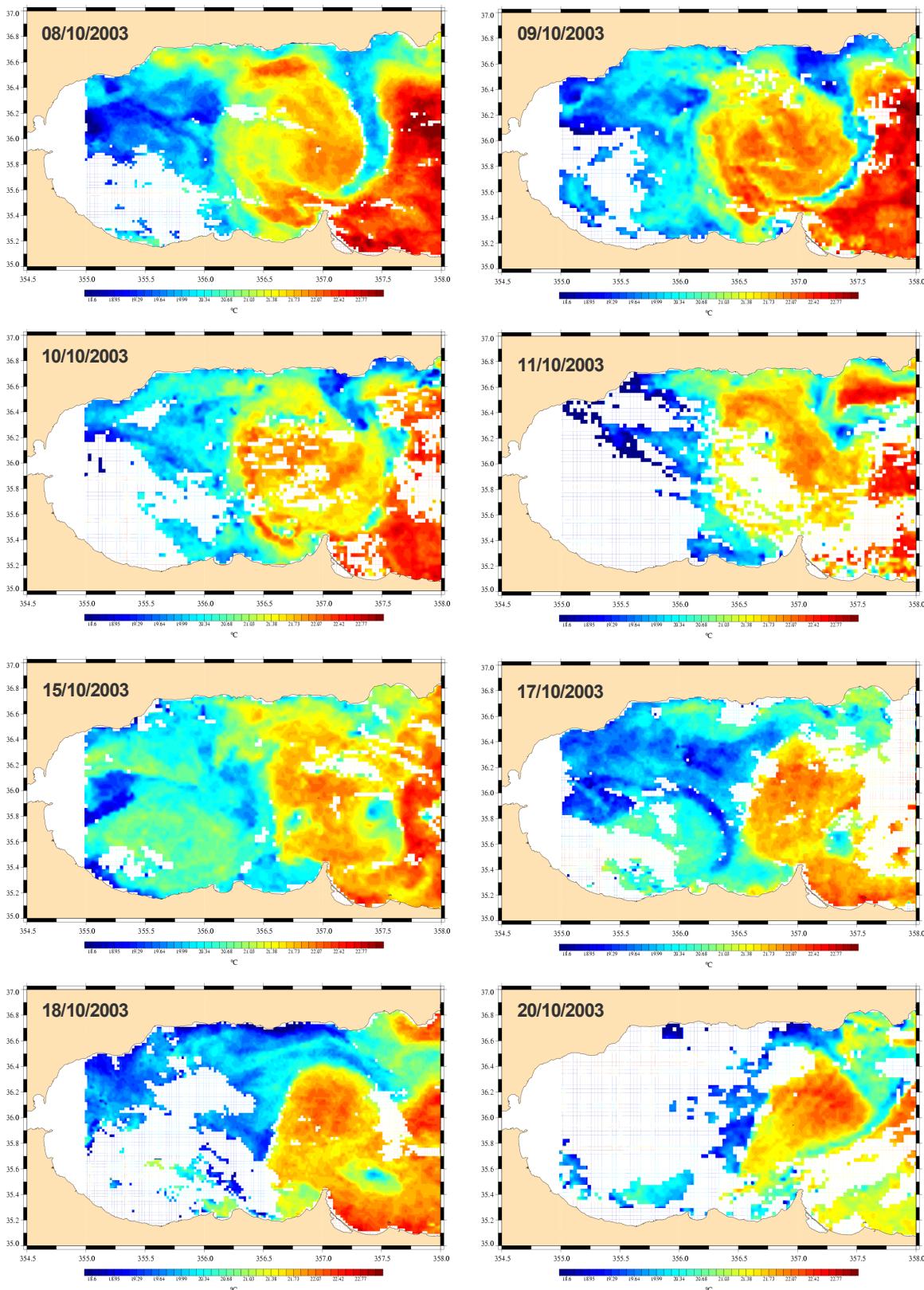


Figura A.17. Imágenes de satélite de la temperatura superficial ($^{\circ}\text{C}$) en el Mar de Alborán durante el desarrollo de la campaña oceanográfica. *Figure A.17. SST ($^{\circ}\text{C}$) image from Alboran Sea during BIOMEGA cruise.*

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

Si bien existen ciertas discrepancias acerca de los mecanismos responsables, los distintos autores muestran un cierto grado de acuerdo en cuanto al proceso general de la migración del WAG (figura A.18). En un primer momento, la incidencia directa del AJ sobre el WAG, como consecuencia de un aumento del flujo de agua atlántica a través del Estrecho de Gibraltar, provoca el desplazamiento del giro hacia el Este. Dicho movimiento motiva a su vez que la trayectoria del chorro de agua atlántica entrante se desvíe hacia el sur, discurrendo junto a la costa marroquí, situación denominada “*coastal mode*”. Si estas condiciones se mantienen el tiempo suficiente, se produce la formación de un nuevo WAG en las cercanías del Estrecho, lo que incrementa el gradiente de densidad y provoca que el antiguo giro continúe su migración hacia el Este de la cuenca, donde finalmente desaparece. En estas situaciones, se ha descrito incluso la presencia de tres giros anticiclónicos en la cuenca: el EAG, el nuevo WAG y el viejo WAG (Viúdez et al., 1998; Vargas-Yáñez et al., 2002; Vélez-Belchí et al., 2005).

Se han propuesto diversas hipótesis acerca de los posibles procesos implicados en cada una de estas fases. Para Viúdez et al. (1998), la formación de gradientes de densidad en el Estrecho de Gibraltar es el causante del incremento del flujo de agua atlántica, que una vez en el interior de la cuenca es bloqueado por el WAG, bien como consecuencia de un aumento de su tamaño o de una posición más septentrional del mismo. Por otro lado, según estos autores, una vez iniciado el desplazamiento del giro hacia el Este, dicha estructura no compensa la curvatura del AJ, con lo que se produce su desvío hacia el sur. Por otra parte, Vélez-Belchí et al. (2005) relacionan el aumento del flujo con la ocurrencia de mareas muertas. Para estos autores la mayor intensidad de entrada determina, debido a la aceleración de Coriolis, cambios en la dirección del AJ, que provocan la incidencia perpendicular de éste sobre el giro. Asimismo, el “*coastal mode*” vendría determinado por la disminución del flujo y la instalación de bajas presiones (como consecuencia de la ausencia del WAG) en la región más occidental de la cuenca.

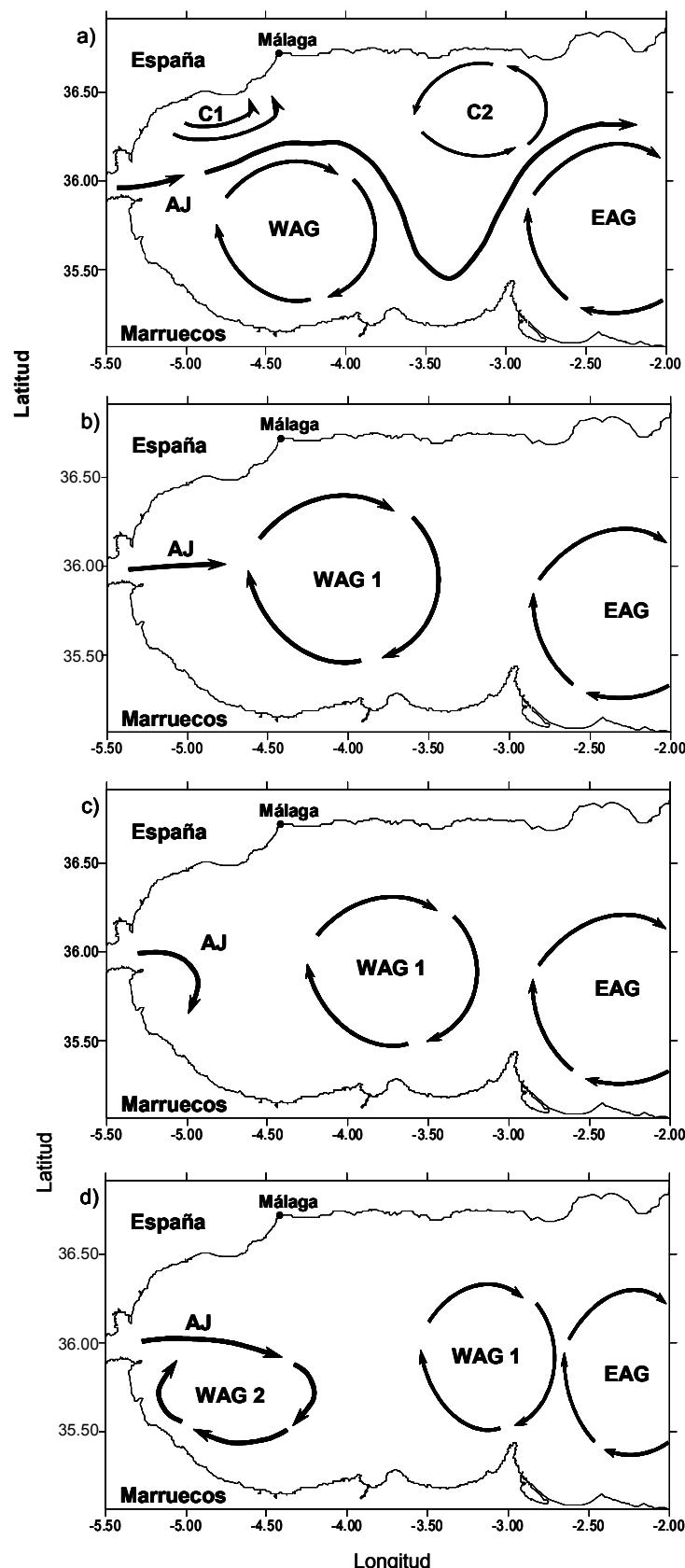


Figura A.18. Esquema del proceso migratorio del WAG: a) Situación estacionaria, b) el AJ incide directamente sobre el WAG provocando su desplazamiento hacia el este, c) Coastal Mode y d) formación del nuevo WAG. *Figure A.18. A schematic of the WAG migration process: a) Stationary situation, b) AJ incising directly on WAG causing its displacement eastward, c) Coastal Mode and d) new WAG formation.*

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

Las observaciones realizadas a partir de imágenes de SST y mapas de altimetría ó SLA (Sea Level Anomaly) antes y durante la campaña BIOMEGA, ponen de manifiesto ciertos aspectos comunes a ambas hipótesis, tales como el desplazamiento del WAG hacia el norte de la cuenca, la ocurrencia de una marea muerta y el aumento de flujo de aguas atlánticas previo a la migración, así como la curvatura del AJ hacia el sur una vez iniciado el proceso (Flexas et al., 2006). Estos autores proponen además un análisis alternativo y complementario de las causas que desencadenan el proceso migratorio, en términos de la *ecuación cuasigeostrófica de la tendencia* (Pascual et al., 2004; Gomis et al., 2005; Flexas et al., 2006). Esta ecuación relaciona la altura dinámica con su derivada en el tiempo y permite expresar la relación del geopotencial con respecto a la distribución de la advección de vorticidad y la advección de densidad (ver punto A.2), la cual es utilizada para evaluar la estacionariedad del domino muestreado. Según este análisis, el estado estacionario del giro se rompe cuando existe una advección de densidad (que es cero en situación estacionaria) a la escala del giro. Esta circunstancia podría producirse cuando aguas ligeras son transportadas hacia el borde oriental del giro y aguas más densas ocupan su margen Oeste. Dicho proceso es observable en las imágenes de SST de la figura A.15. El desplazamiento del WAG como resultado de la incidencia directa del AJ, provoca a su vez una advección de aguas más ligeras hacia el Este (las propias del giro), mientras que en su margen occidental penetran aguas más densas que son advectadas desde el norte. Adicionalmente, la zona situada entre el giro y el Estrecho es ocupada por antiguas AW (aguas atlánticas modificadas a lo largo de su paso por la cuenca), más densas, reforzando dicho gradiente e impulsando el desplazamiento del giro hacia el Este.

Circulación horizontal y vertical.

Las diferencias descritas hasta el momento entre las campañas OMEGA y BIOMEGA se hacen más patentes aún al estudiar los patrones de circulación observados en uno y otro estudio. Durante el desarrollo de la campaña OMEGA, se detectaron ciertos cambios en la situación dinámica (tales como el aumento del influjo de aguas Atlánticas) asociados al inicio de un evento migratorio del WAG (confirmado por las imágenes de SST posteriores al estudio), que sin embargo no alteraron el patrón de circulación general (Vélez-Belchí et al., 2005). Dicha situación se asemeja a la descrita en condiciones estacionarias del WAG, mientras que BIOMEGA muestra un patrón

que podríamos calificar de “anómalo”, como consecuencia del contexto físico tan diferente en el que se desarrolló dicha campaña (Tabla A.3).

Si bien el marco geoestrófico detectado en ambas casos muestra una parte central del dominio (correspondiente al WAG) con una fuerte circulación anticiclónica, tanto el patrón general como las velocidades registradas en una y otra campaña son claramente distintos. Mientras en OMEGA las velocidades de corriente, horizontales, máximas alcanzaron valores de $140 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ en superficie y $90 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ a 90 metros de profundidad, en BIOMEGA no pasaron de 70 y $30 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ en superficie y 90 metros de profundidad, respectivamente. Estos valores son a su vez significativamente menores que los descritos en otros estudios, realizados en situaciones estacionarias del giro, (Viúdez et al., 2000; Gomis et al., 2001), con velocidades geoestróficas por encima de los 100 cm/s en superficie y en torno a los 60 cm/s a los 100 metros de profundidad. Por otro lado, los campos de velocidades horizontales observados en OMEGA muestran velocidades geoestróficas con sentido Nordeste en el borde septentrional del WAG, con valores de hasta $120 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$, como consecuencia de la presencia del AJ (Vélez-Belchí et al., 2005). Asimismo, los mapas de altura dinámica obtenidos durante la campaña BIOMEGA (figura A.19) muestran la presencia de dos estructuras de carácter ciclónico en el sector noroccidental y suroriental del dominio muestreado, correspondientes a la lengua de aguas atlánticas y el anticiclón descritos en el apartado anterior. Este patrón de circulación determinó que las mayores velocidades geoestróficas estuviesen asociadas a las zonas limítrofes entre dichos núcleos marginales y la estructura anticiclónica adyacente (figura A.20).

Consecuentemente, podemos diferenciar dos patrones geoestróficos distintos: el observado en OMEGA y en situaciones estacionarias del giro se caracteriza por una intensa circulación anticiclónica en la zona central del dominio, correspondiente al WAG, como consecuencia de la acción motriz por parte del AJ (Viúdez et al., 1996a). Por el contrario, una vez iniciado el proceso migratorio la interacción entre el giro y el chorro de agua atlántica queda interrumpida. Este aislamiento del WAG supone, entre otros aspectos, el cese de dicho aporte energético. Esta circunstancia, junto con la acción de procesos de rozamiento con las masas de agua circundantes, podría ser la responsable de la menor intensidad de la dinámica geoestrófica detectada en BIOMEGA. En cualquier caso, las velocidades de ADCP muestran en ambas campañas una

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

importante advección horizontal, poniendo de manifiesto la elevada importancia de los movimientos horizontales en relación con la hidrodinámica vertical, circunstancia de gran trascendencia en procesos de producción biológica en la zona (Gil & Gomis, 1994; Vargas-Yáñez & Sabatés, 2007).

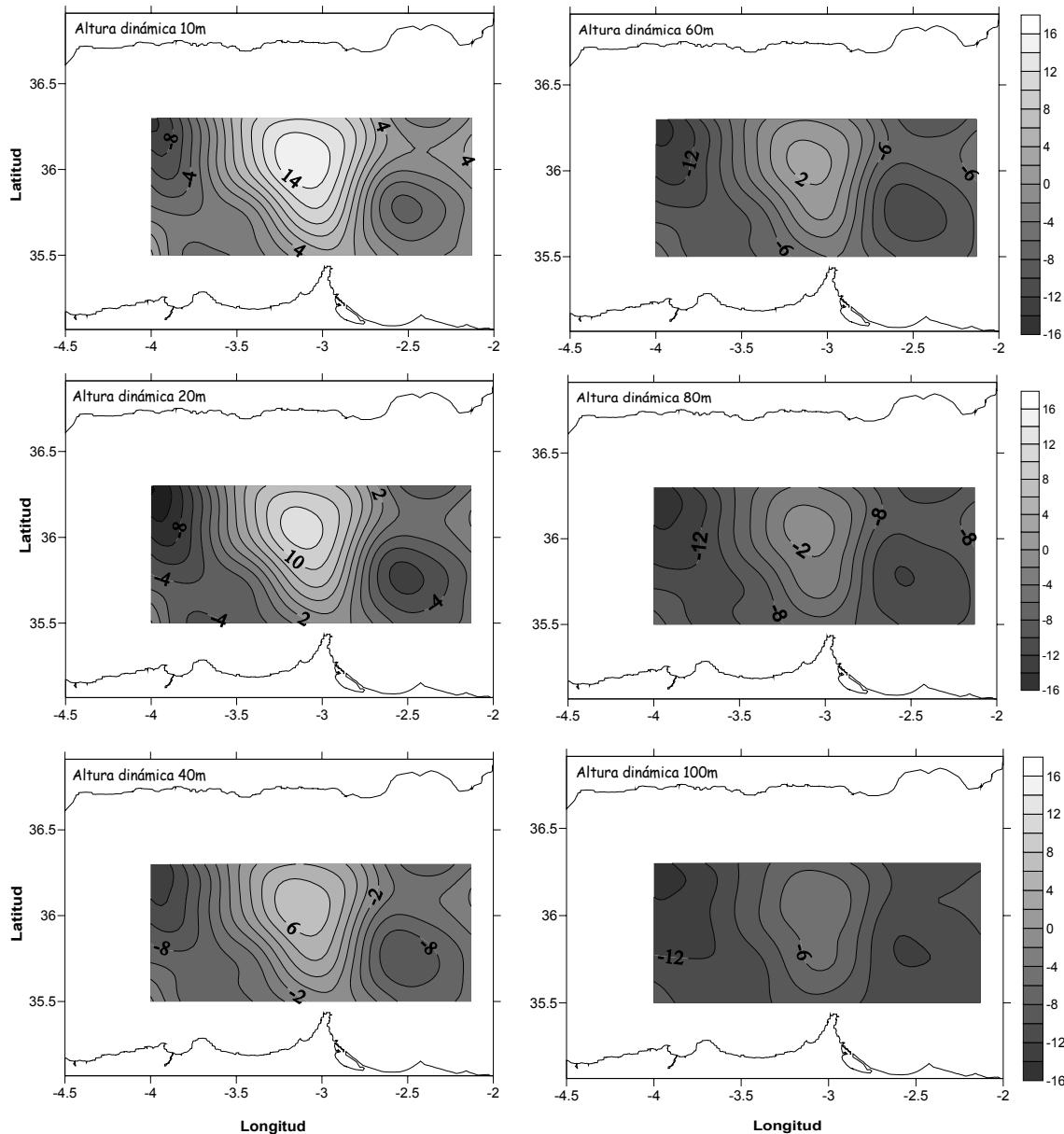


Figura A.19. Campos de altura dinámica (dyn cm^{-1}) en el área de muestreo durante la campaña BIOMEGA. Los valores negativos sugieren una posible circulación ciclónica y viceversa. En ellos se observa un fuerte gradiente de presión (máximo en niveles superficiales) entre el centro del WAG y el giro ciclónico situado al sureste, patrón que se mantiene en profundidad, aunque con valores de geopotencial menores. *Figure A.19. Dynamic heigh fields (dyn cm^{-1}) during BIOMEGA cruise. Negative values suggest cyclonic circulation and vice versa. A shap gradient of pressure is shown (maximum at surfave levels) from the center of WAG to the cyclonic gire at southeast of the domain. Althoug with lower values, this pattern is kept at deeper levels.*

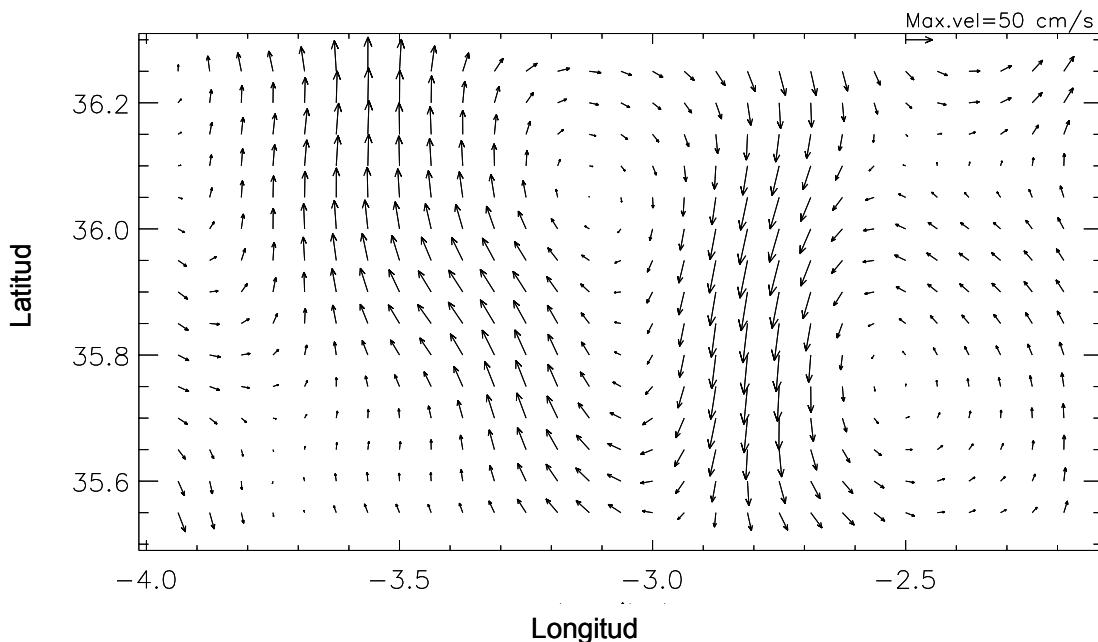


Figura A.20. Circulación geostrófica (cm s^{-1}) a 50 metros de profundidad (velocidad máxima 60 cm s^{-1}) correspondiente a la campaña BIOMEGA. *Figure A.20. Horizontal distribution of geostrophic velocity (cm s^{-1}) at 50 meters depth (maximum velocity of 60 cm s^{-1}) in BIOMEGA cruise.*

Uno de los aspectos más relevantes en este sentido se relaciona con la circulación tridimensional. Esta muestra de nuevo importantes contrastes entre las dos campañas (figura A.21), especialmente en relación a la magnitud e intensidad de los movimientos verticales, que fueron considerablemente menores en el caso de BIOMEGA. Los campos de velocidades obtenidos en OMEGA (figura A.22) muestran una hidrodinámica vertical caracterizada por núcleos de ascensos y descensos de 30-40 km de diámetro aproximadamente, dispuestos de manera alterna a lo largo de la trayectoria del AJ y de los límites del WAG. Su distribución indica elevados desplazamientos verticales en la zona del frente, siendo bastante menores en el interior del giro antícnico. Esta circunstancia, en consonancia con la situación descrita por Tintoré et al. (1991) en condiciones estacionarias del giro, sugiere una cierta estabilidad de éste (Vélez-Belchí & Tintoré, 2001). Esta circulación vertical es coherente en profundidad, presentando valores entre $+70$ y -100 m d^{-1} en torno a los 75-80 metros de profundidad, siendo mínimos en superficie y niveles más profundos. Esta circunstancia viene determinada por la diferente variación en profundidad de los términos de la ecuación Omega. Dado que la advección de vorticidad (O1, página 18) disminuye conforme la velocidad geostrófica decrece (Tintoré et al., 1991), sus valores son más elevados en superficie (donde los valores geostróficos son máximos) y mínimos en profundidad; Por

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

el contrario, los mayores gradientes de densidad se alcanzan en niveles subsuperficiales (Vélez-Belchí, 2006). Así, en superficie los dos términos presentan valores elevados y signo contrario, por lo que pueden llegar a anularse, mientras que en profundidad ambos presentan valores mínimos. En ambos casos la relación entre ambos términos determina velocidades verticales muy pequeñas.

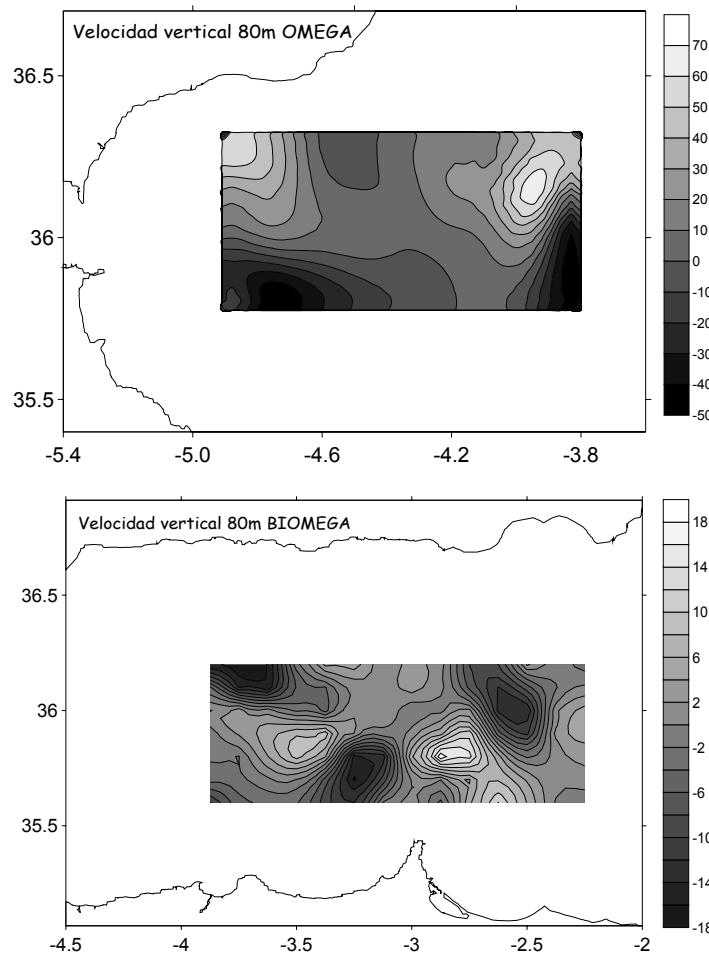


Figura A.21. Distribución horizontal de la velocidad vertical a 80 metros de profundidad, correspondientes a la campaña oceanográfica OMEGA (arriba) y BIOMEGA (abajo). Nótese que las escalas de velocidad vertical son diferentes en cada gráfico. *Figure A.21. Horizontal distribution of vertical velocity ($m \cdot d^{-1}$) in OMEGA (above) and BIOMEGA (below) cruises. Note that vertical velocity scales are different for each plot.*

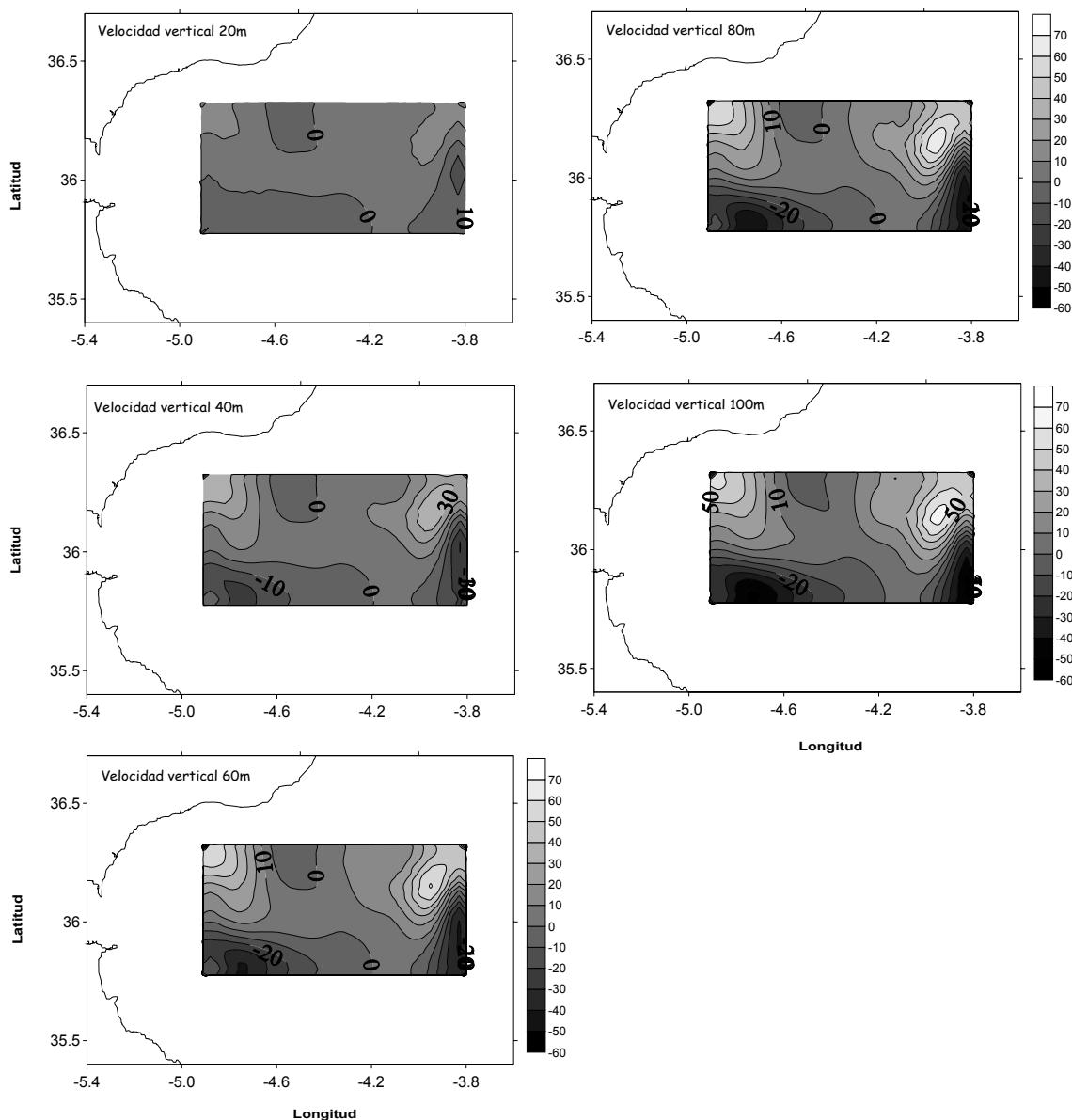


Figura A.22. Distribución horizontal de la velocidad vertical ($m \cdot d^{-1}$) a 20, 40, 60, 80 y 100 metros de profundidad, correspondientes a la campaña oceanográfica OMEGA. En niveles más superficiales las velocidades verticales son nulas. *Figure A.22. Horizontal distributions of vertical velocity ($m \cdot d^{-1}$), at 20, 40, 60, 80 and 100 meters depth in OMEGA cruise. Vertical velocities are zero at surface levels.*

Del mismo modo, durante la campaña BIOMEGA la hidrodinámica vertical (figura A.23) mostró un patrón fragmentado en regiones de ascensos y descensos, situadas de manera alterna alrededor del WAG. Asimismo, las mayores velocidades, se obtuvieron a 60 y 80 metros de profundidad, al Este y Sudeste del giro anticiclónico. Sin embargo, tanto la dimensión de los núcleos (20-30 km de diámetro aproximadamente) como la magnitud de los movimientos verticales ($\pm 18 m \cdot d^{-1}$) fueron claramente menores que los descritos en la campaña anterior y otros estudios realizados en la misma zona (Viúdez et al., 1996b, 2000; Gomis et al., 2001).

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

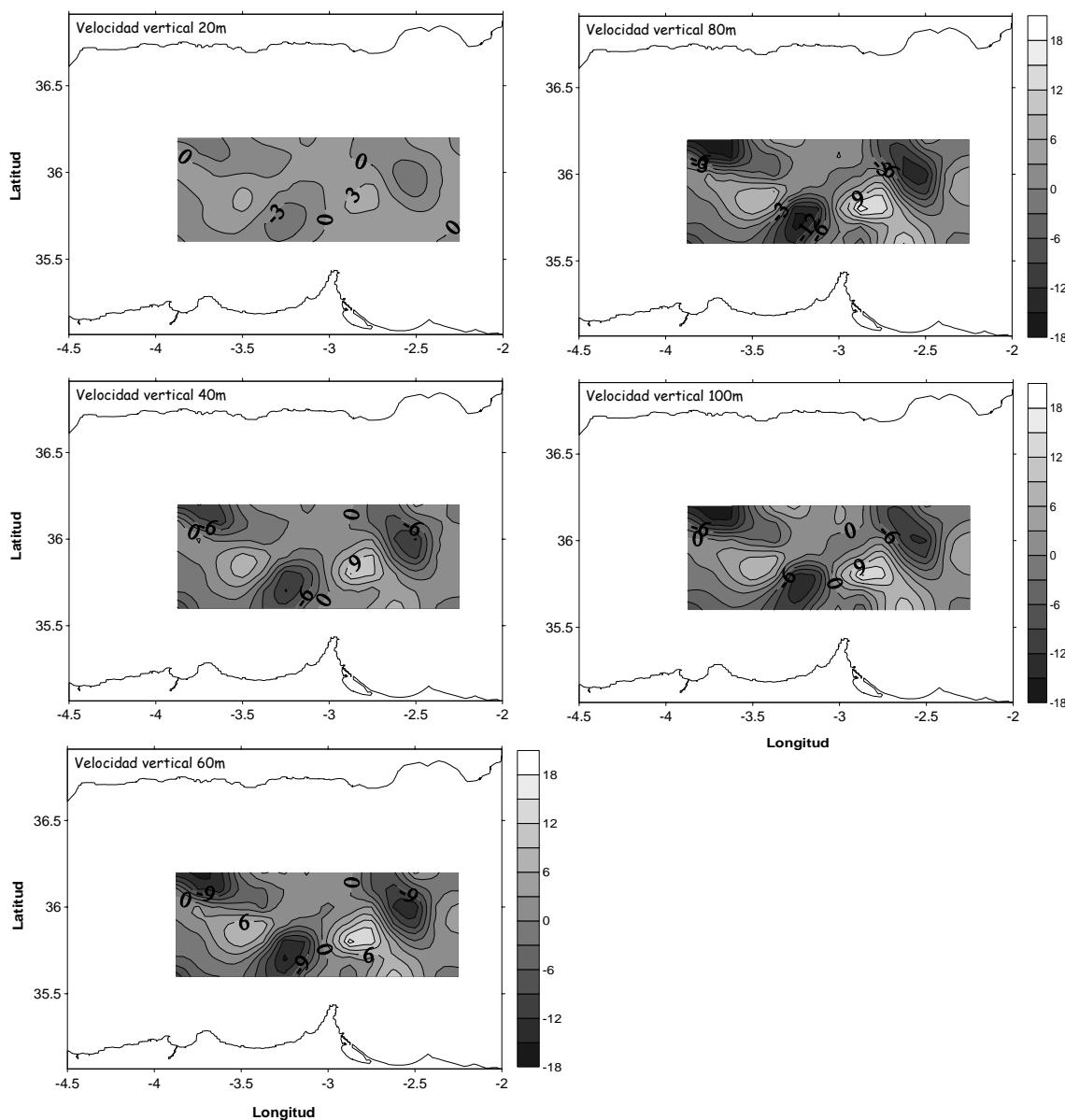


Figura A.23. Distribución horizontal de la velocidad vertical ($m\ d^{-1}$) a 20, 40, 60, 80 y 100 metros de profundidad durante la campaña BIOMEGA. No se muestra la distribución a 10 metros ya que a ese nivel las velocidades verticales son nulas. *Figure A.23. Horizontal distributions of vertical velocity ($m\cdot d^{-1}$), at 20, 40, 60, 80 and 100 meters depth in BIOMEGA cruise. Vertical velocities are zero at surface levels.*

En los últimos años el esfuerzo investigador ha sido importante en relación al estudio de la dinámica vertical asociada a sistemas de mesoescala en el Mar de Alborán (Tintoré et al., 1991; Viúdez et al., 1996a; Vélez-Belchí & Tintoré, 2001; Gomis et al., 2001; Flexas et al., 2006), en el marco de la teoría cuasi geostrófica. Según estos trabajos, en situaciones estacionarias del WAG, el patrón de distribución de las velocidades verticales suele estar estructurado según la escala espacial de variabilidad de los campos de densidad (asociados a su vez a cambios de curvatura del giro y del AJ), es decir, de unos 30-40 km de longitud. Asimismo se encuentra dominado por la advección de vorticidad (en condiciones estacionarias la advección de densidad es distinta de cero),

circunstancia que determina una intensa hidrodinámica vertical, con valores de hasta $45 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$. Esta situación contrasta con la descrita tanto en OMEGA (Vélez-Belchí, 2006) como en BIOMEGA (Flexas et al., 2006). En ambos casos el patrón hidrodinámico tridimensional presenta una estructura fragmentada en núcleos de velocidades verticales del orden del “*radio de deformación de Rossby*²” (es decir, de mesoscala), asociados a los márgenes del WAG, probablemente como consecuencia del inicio y final (respectivamente) de un proceso migratorio del giro. No obstante, durante la primera campaña se obtuvieron movimientos muy intensos (mayores de $\pm 50 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$), a diferencia de BIOMEGA, donde la dinámica vertical fue mucho menor ($\pm 14 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$) (figura A.19). Si bien la situación dinámica observada en OMEGA no se corresponde estrictamente con la descrita en condiciones estacionarias típicas del giro, la presencia del AJ a lo largo de la misma sí supone una importante característica en común con dicha situación.

Según Flexas et al. (2006), la ausencia del sistema AJ-WAG provoca que los núcleos de velocidades verticales generados en BIOMEGA se encuentren asociados a cambios de curvatura del orden del radio de Rossby. En estas estructuras, con una escala menor a la del propio giro, no se produce advección de vorticidad. Esta circunstancia, combinada con la falta de advección de densidad, como consecuencia del carácter cuasiestacionario del WAG migrado, determinan que ninguno de los términos de la *ecuación omega* (ver apartado A.2.2) domine sobre el otro. El resultado es una hidrodinámica vertical menos intensa que la observada en otros estudios llevados a cabo en la misma región (Viúdez et al., 1996b; Gomis et al., 2001). Por otro lado, si bien la estructura observada en OMEGA muestra similitudes con la descrita en BIOMEGA, los núcleos de velocidades verticales de aquella presentan dimensiones mayores y aparecen asociados tanto a los límites del WAG como a la trayectoria del AJ (ausente en BIOMEGA). Este hecho, consecuencia probablemente del estadio temprano del proceso de migración del giro, parece determinar un patrón tridimensional más similar al descrito en situaciones estacionarias del WAG (Tabla A.3), es decir, con velocidades verticales más elevadas. Este patrón general se mantuvo a lo largo de las distintas fases de las que constó la campaña OMEGA, aunque de nuevo con ciertas diferencias motivadas por el desplazamiento y cambios de forma del WAG, pequeños cambios en la trayectoria del AJ, así como por diferencias en las resolución espacial de los distintos

² El “radio de deformación de Rossby” es una escala espacial horizontal que nos permite diferenciar 59 entre procesos de macroescala y mesoscala. Se calcula a partir de los parámetros internos del sistema: la escala vertical, profundidad de la estructura, la frecuencia de flotabilidad y el parámetro de Coriolis (Pond & Pickard, 1983). En el Mar de Alborán se establece en unos 15-20 km (Tintoré et al., 1991).

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

muestreos (Vélez-Belchí, 2006). La comparación de las principales características hidrológicas e hidrodinámicas presentes en OMEGA, BIOMEGA y situaciones estacionarias del WAG, pone de manifiesto una mayor similitud entre la primera de ellas y la última, tal y como se resume en la tabla A.3.

	OMEGA	BIOMEGA	Situación estacionaria
Dimensiones WAG	Simetría vertical	Asimetría vertical	Simetría vertical
Diámetro (km)	100	80	100
Vertical (m)	190	120-140	160-180
Hidrología WAG	Aguas más salinas	Aguas menos salinas	Aguas más salinas
Posición WAG	4.5°-4°W	3°W Septentrional	4° W
Estructuras físicas	Presencia del AJ	Ausencia del AJ Presencia de un núcleo de viejas AW y estructura ciclónica	Presencia del AJ
Dinámica geoestrófica	Velocidades de hasta 140 cm·s ⁻¹	Velocidades de hasta 60 cm·s ⁻¹	Velocidades de hasta 100 cm·s ⁻¹
Dinámica ageoestrófica	Núcleos a escala del radio de Rossby Velocidades verticales máximas de -100 y +60 m·d ⁻¹	Núcleos a escala del radio de Rossby, pero más pequeños y numerosos. Velocidades verticales máximas ±18 m·d ⁻¹	Núcleos a escala del radio de Rossby Velocidades verticales máximas de -45 y +25 m·d ⁻¹

Tabla A.3. Comparación de las características observadas en OMEGA, BIOMEGA y situaciones estacionarias del WAG. *Table A.3. Comparison of main characteristics obtained in OMEGA, BIOMEGA and stationary situations of the WAG.*

A.3.2. Patrones de distribución de clorofila total.

Los distintos patrones hidrodinámicos descritos en el apartado anterior tienen una clara repercusión en la distribución espacial del fitoplancton, determinando la formación de acusados gradientes de abundancia. La señal de fluorescencia y la concentración de clorofila, como descriptores aproximados de la abundancia del fitoplancton y de la productividad del sistema, aparecen relacionadas con las estructuras físicas observadas, núcleos ascendentes y descendentes (de mesoscala), afloramientos (macroescala), AJ y lenguas de aguas atlánticas, presentes en el Mar de Alborán en las campañas OMEGA y BIOMEGA. Sin embargo, las importantes diferencias en las situaciones dinámicas que caracterizaron ambos estudios se ven reflejadas en las distribuciones y abundancias de estos descriptores.

Distribución horizontal.

La distribución superficial de la concentración de clorofila total observada en OMEGA (figura A.24) pone de manifiesto la existencia de un fuerte gradiente de abundancia desde la parte central del domino muestreado, determinado por valores mínimos de clorofila (menores de $0.2 \text{ }\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), hacia el margen septentrional del mismo, con concentraciones mayores de $1 \text{ }\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$. Dichas abundancias fueron especialmente elevadas en el sector más noroccidental, donde se observaron valores de hasta $5 \text{ }\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ durante el primer muestreo, asociados al afloramiento costero de esta región. Esta distribución muestra una clara relación del fitoplancton con las estructuras físicas presentes en la cuenca: un núcleo central escaso en clorofila, correspondiente a las aguas oligotróficas del WAG, rodeado de zonas más ricas, relacionadas con la presencia del frente y del afloramiento costero. Si bien este patrón de distribución se conservó durante toda la campaña, mostró ciertas variaciones a lo largo de la misma, consistentes principalmente en la extensión de las elevadas abundancias hacia el centro del dominio. Esta circunstancia, consecuencia de cambios en la posición del frente y del WAG (Ruiz et al., 2001; Vélez-Belchí et al., 2005), reitera la estrecha asociación entre física y productividad presente en la cuenca. La situación descrita en superficie se observó también en profundidad (figura A.25), aunque con concentraciones menores y ligeras diferencias relativas a la posición de los núcleos de alta abundancia de clorofila. Estos presentaron valores máximos ($2.3 \text{ }\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) a 20 metros de profundidad, asociados a la

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

zona del frente en el margen septentrional del dominio muestreado, mientras que en niveles subsuperficiales (40 metros) se concentraron en la zona más occidental de la malla. Esta distribución es consistente con la señal de fluorescencia observada (figura A.26), excepto en los niveles más someros, donde los mayores valores aparecen asociados al borde noroeste de la malla.

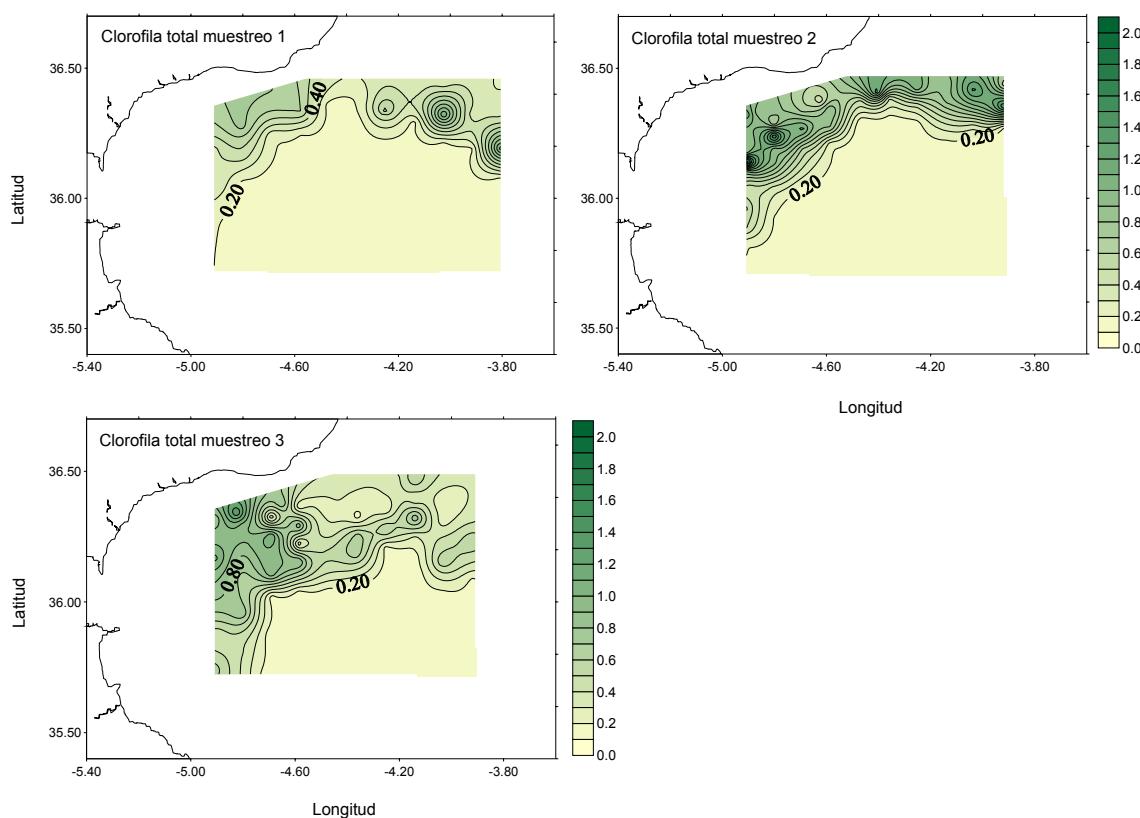


Figura A.24. Distribución superficial de la clorofila total ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) correspondiente a los 3 muestreos en continuo en la campaña oceanográfica OMEGA. *Figure A.24. Surface distribution of total chlorophyll ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) during continuous sampling in OMEGA cruise.*

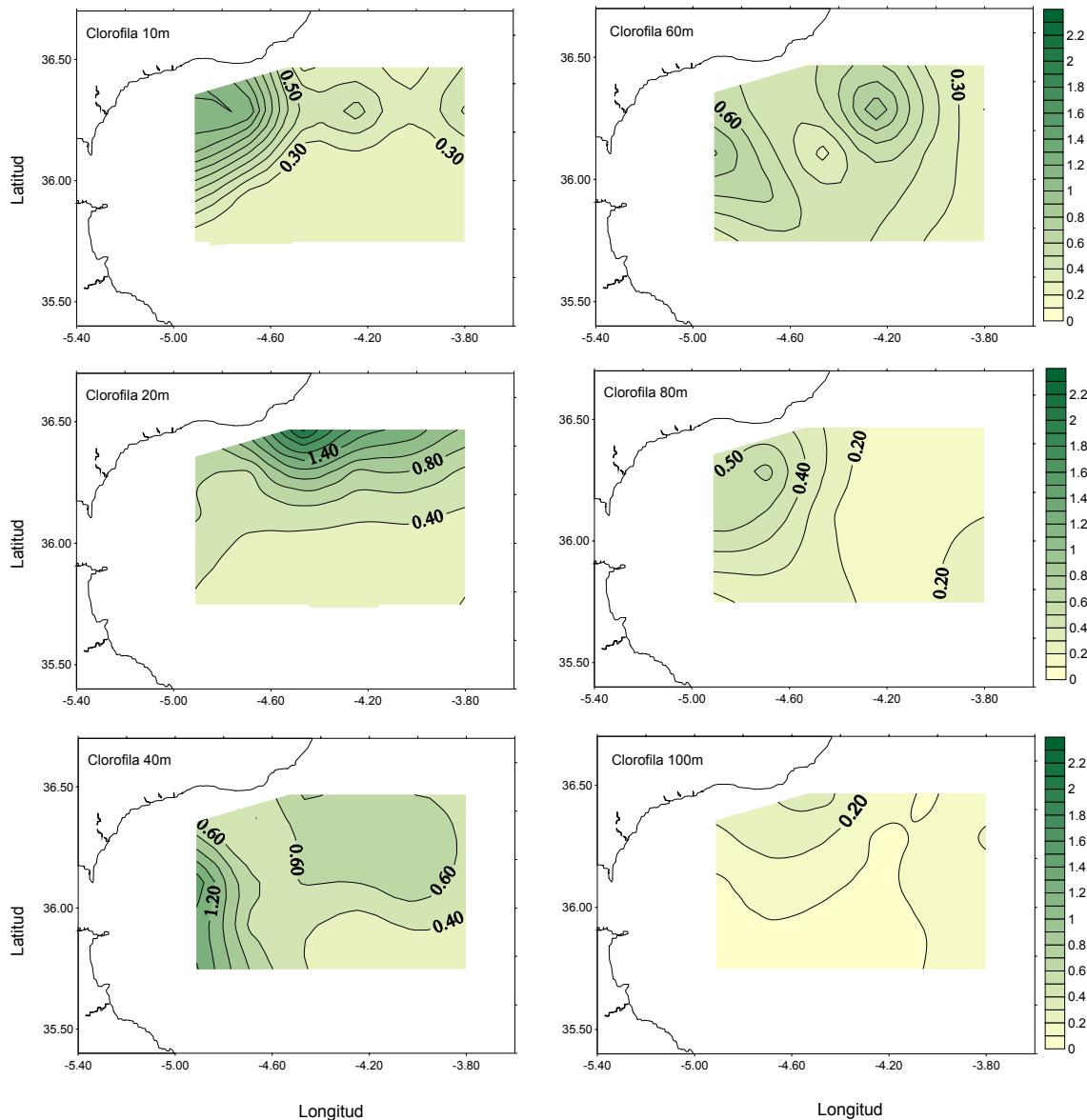


Figura A.25. Distribución horizontal de la clorofila total ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) a 10, 20, 40, 60, 80 y 100 metros de profundidad correspondiente al muestreo con CTD de la campaña oceanográfica OMEGA. *Figure A.25. Horizontal distributions of total chlorophyll concentration ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), at 10, 20, 40, 60, 80 and 100 meters depth in OMEGA cruise.*

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

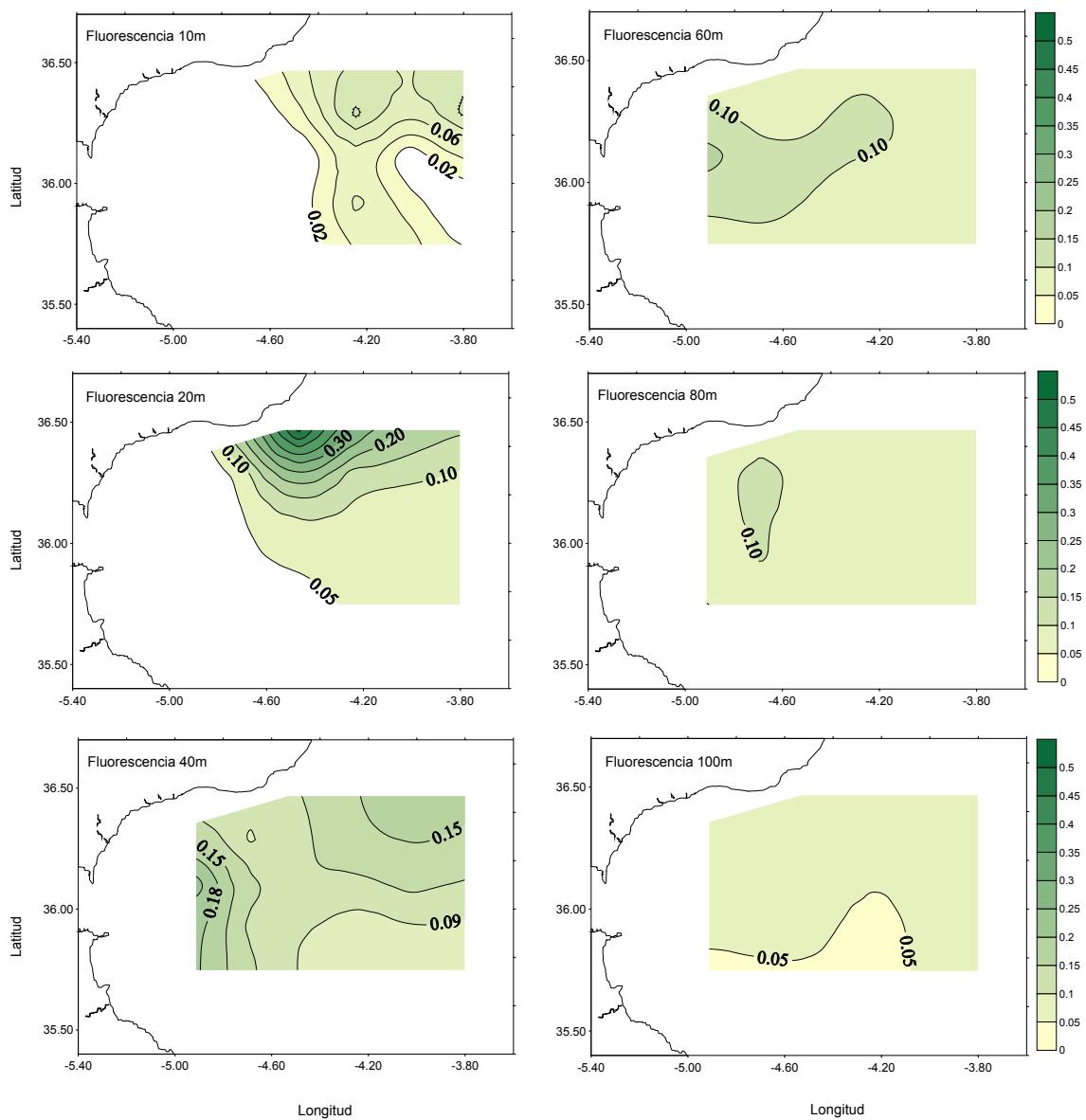


Figura A.26. Distribución horizontal de la fluorescencia (unidades arbitrarias, diferentes de la figura A.27) durante la campaña OMEGA. *Figure A.26. Horizontal distributions of fluorescence (arbitrary units, different from figure A.27), at 10, 20, 40, 60, 80 and 100 meters depth during OMEGA cruise.*

Este patrón general observado en OMEGA es coherente con el descrito en el Mar de Alborán en estudios anteriores, en tanto en cuanto las mayores abundancias se encuentran asociadas a las zonas de frente y afloramiento (Lohrenz et al., 1988; Prieur & Sornia, 1994; Prieto et al., 1999; Arin et al., 2002; Reul et al., 2005), mientras que en el seno del giro anticiclónico las concentraciones de clorofila son muy pobres (Rodríguez et al., 1998; Arin et al., 2002). El carácter casi permanente (Gascard & Richez, 1985; Tintoré et al., 1991) de las estructuras físicas características de la cuenca del Mar de Alborán Occidental, como son el AJ y el WAG, determina que este comportamiento de la clorofila haya sido descrito en numerosas ocasiones (Packard et

al., 1988; Prieto et al., 1999; Rodríguez et al., 1998). Sin embargo el mecanismo físico causante de los elevados niveles de clorofila asociados a la zona frontal, observados en OMEGA, no está tan claro.

En este contexto, Ruiz et al. (2001) realizan un análisis de los posibles forzamientos físicos implicados en este caso y, si bien estos autores no pudieron discernir exactamente el proceso responsable de la presencia de elevadas concentraciones de clorofila asociadas al AJ, su estudio permite excluir algunos. Dos son las posibilidades consideradas en dicho trabajo: el transporte desde las productivas aguas costeras situadas al Noroeste de la zona de estudio, y el ascenso de nutrientes gracias a la hidrodinámica vertical ascendente asociada al AJ. Las características hidrológicas de la masa de agua asociada a la elevada concentración de clorofila, distintas de la zona del frente, y la evolución del afloramiento costero a lo largo de la campaña parecen descartar un posible origen advectivo de la biomasa desde esa zona de la malla. La segunda hipótesis fue también desechada por los autores, como consecuencia de la falta de ajuste entre las escalas espaciales y temporales del crecimiento del fitoplancton y la hidrodinámica vertical presente en la región del AJ. Por otra parte, procesos originados a lo largo del Estrecho de Gibraltar parecen jugar un papel fertilizador de la zona del chorro de agua atlántica. El ascenso de NACW hasta la capa fótica, como consecuencia de la advección horizontal y vertical en su recorrido desde el Golfo de Cádiz hasta el dominio muestrado (Gómez et al., 2001; Ruiz et al., 2001; Gómez et al., 2004), y procesos de mezcla previos a su entrada en el Mar de Alborán producen un aumento de la concentración de nutrientes en la capa fótica que favorecerían el desarrollo de elevados niveles fitoplanctónicos (en Ruiz et al., 2001; Echevarría et al., 2002; Macías et al., 2006). Si bien, tal y como muestran las simulaciones realizadas por Macías et al. (2007), el tiempo de residencia de la masa de agua a lo largo del canal es insuficiente para que el incremento de la biomasa fitoplanctónica asociado a los procesos descritos anteriormente se manifieste a lo largo del mismo, podrían serlo en su recorrido hasta el sector Noroccidental del Mar de Alborán. De este modo, el Estrecho de Gibraltar podría ser el origen de las abundancias observadas durante la campaña OMEGA.

En BIOMEGA, la distribución de ambos descriptores sigue de nuevo patrones similares, pero muestra una situación algo más compleja (figuras A.27 y A.28). Durante la campaña se observó un importante gradiente espacial de la abundancia fitoplanctónica,

tanto horizontal como vertical. En niveles superficiales, la abundancia fitoplanctónica se encuentra asociada a la lengua de “aguas atlánticas viejas” situada en la franja más occidental del dominio muestreado. Esta acumulación contrasta sin embargo con la escasez observada en el resto de la cuenca, propia de aguas más oligotróficas bajo la influencia del WAG, pero que sin embargo también afecta a la parte más oriental de la malla. Es en estas profundidades donde se observan los máximos de fluorescencia (1.75 u.a.), y concentraciones de clorofila de hasta $\sim 2 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$. En cambio, en niveles subsuperficiales (40–60 metros) el fitoplancton presenta una distribución más homogénea. Esta ordenación incluye la región del WAG, pero con las mayores abundancias asociadas a la estructura ciclónica situada al sureste y zonas limítrofes del giro anticiclónico, con concentraciones máximas de clorofila ($3.5 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), que disminuyen claramente a mayor profundidad. Por lo tanto, a diferencia de OMEGA, la distribución de la biomasa fitoplancótica presenta un importante gradiente vertical, determinado por su asociación con la masa de aguas viejas atlánticas constituyentes de la lengua occidental y la estructura ciclónica oriental, en contraste con las aguas más pobres propias del centro de los giros anticiclónicos (Mann & Lazier, 1991). Esta circunstancia es puesta de manifiesto en el diagrama TS de la figura A.29 donde las mayores abundancias de clorofila total aparecen distribuidas entre 15.5 y 18.5°C, en los primeros 20 metros, y entre 14.5 y 17.2°C en niveles superficiales, revelando la asociación de la biomasa fitoplancótica con las AW y con la zona de transición entre estas y las MAW (figura A.9) respectivamente.

Como se recoge en el apartado anterior, tanto la lengua occidental y el giro ciclónico situado al Este del dominio (a pesar de la naturaleza común de sus aguas) presentan orígenes distintos, circunstancia que podría explicar el gradiente vertical observado en la distribución del fitoplancton. Procedente del upwelling costero, o generada como consecuencia de la fertilización (por procesos de mezcla inducidos por las mareas, a lo largo del Estrecho de Gibraltar) de la masa de agua entrante en el Mar de Alborán (Ruiz et al., 2001; Echevarría et al., 2002; Macías et al., 2006), la biomasa fitoplancótica presente en los niveles más superficiales podría haber sido advectada junto con la masa de aguas atlánticas ubicadas en zonas más cercanas a la costa ibérica, durante la formación de la lengua de aguas más densas situada en la zona más occidental del dominio. Procesos similares de transporte, descritos por La Violette (1984) y Minas et al. (1991) durante la formación de estructuras de sub-mesoscala, tales como lenguas de

agua más frías, en el noroeste del Mar de Alborán, parecen apoyar esta hipótesis. En el caso de los valores de abundancia asociados al giro ciclónico sur-oriental, los mapas de distribución de velocidades verticales muestran la existencia de un núcleo de descenso al norte del giro que, junto con la dirección de las velocidades geostróficas, indican un posible arrastre, hasta niveles subsuperficiales, de la biomasa fitoplanctónica junto con la masa de agua descendente (Flexas et al., 2006).

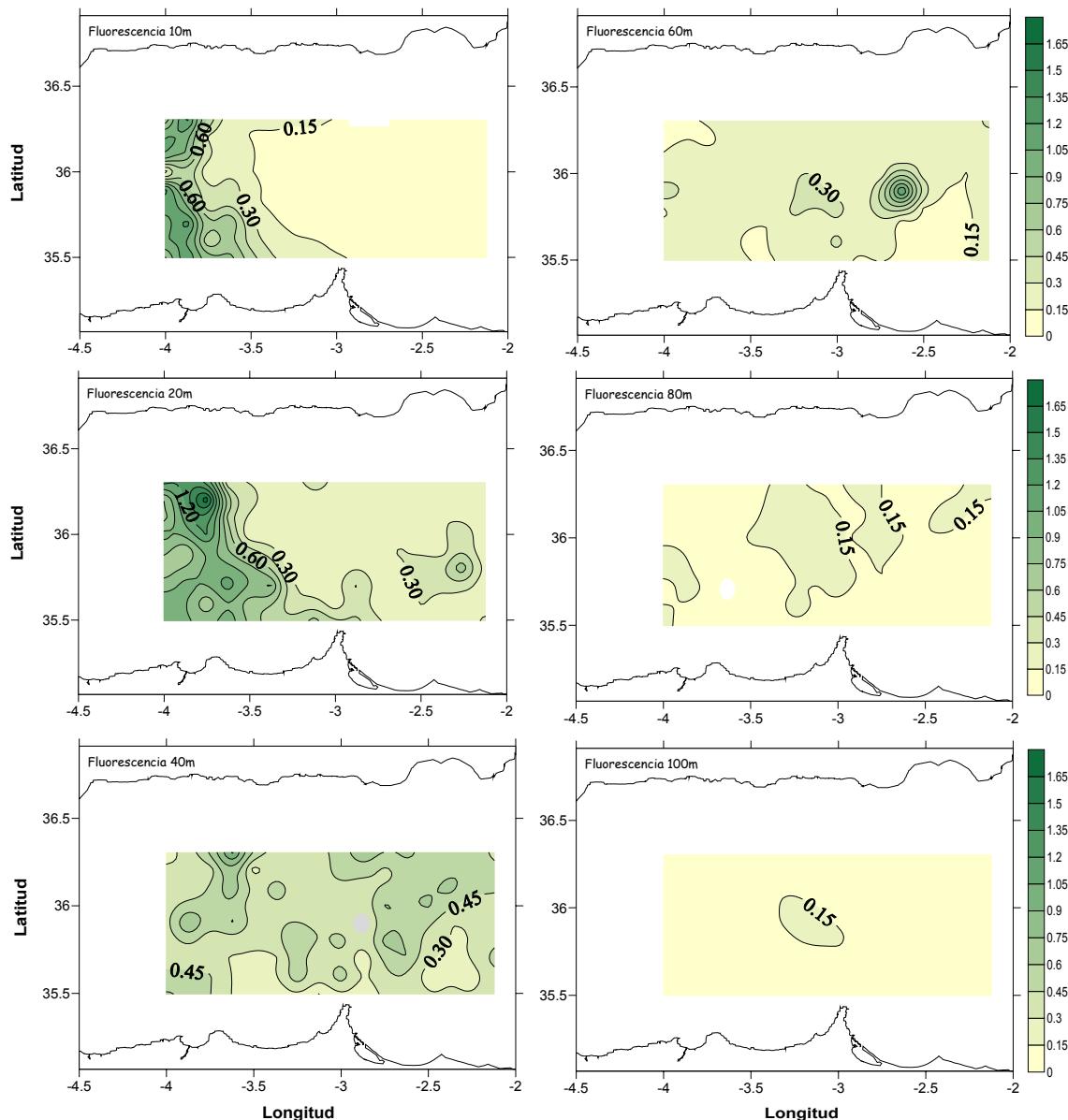


Figura A.27. Distribución horizontal de la fluorescencia (unidades arbitrarias diferentes de la figura A.26) durante la campaña BIOMEGA. *Figure A.27. Horizontal distributions of fluorescence (arbitrary units, different from figure A.26), at 10, 20, 40, 60, 80 and 100 meters depth during BIOMEGA cruise.*

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

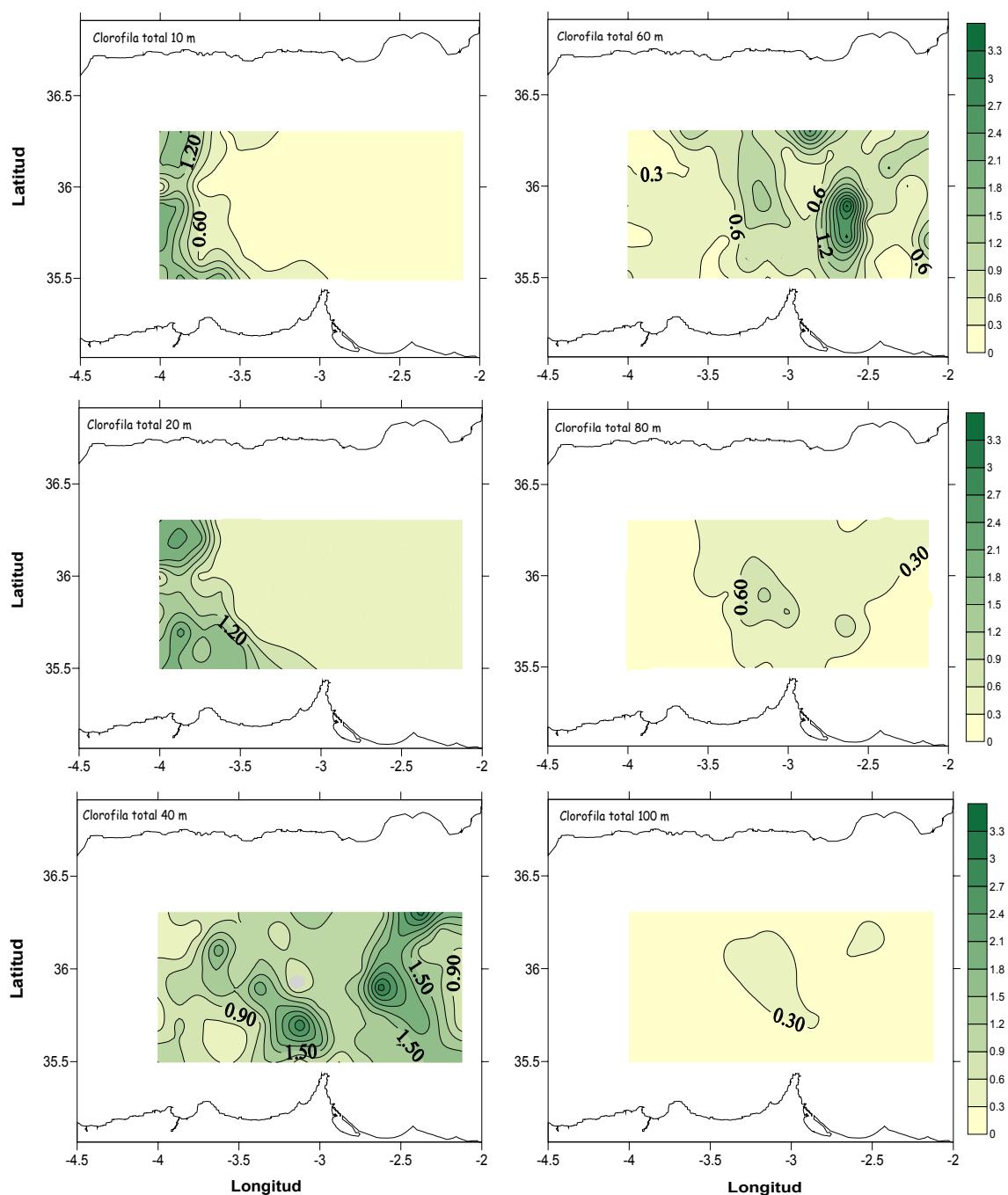


Figura A.28. Distribución horizontal de la concentración ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) de clorofila total en el área de muestreo durante la campaña oceanográfica BIOMEGA. *Figure A.28.Horizontal distributions of total chlorophyll concentration ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), during BIOMEGA cruise.*

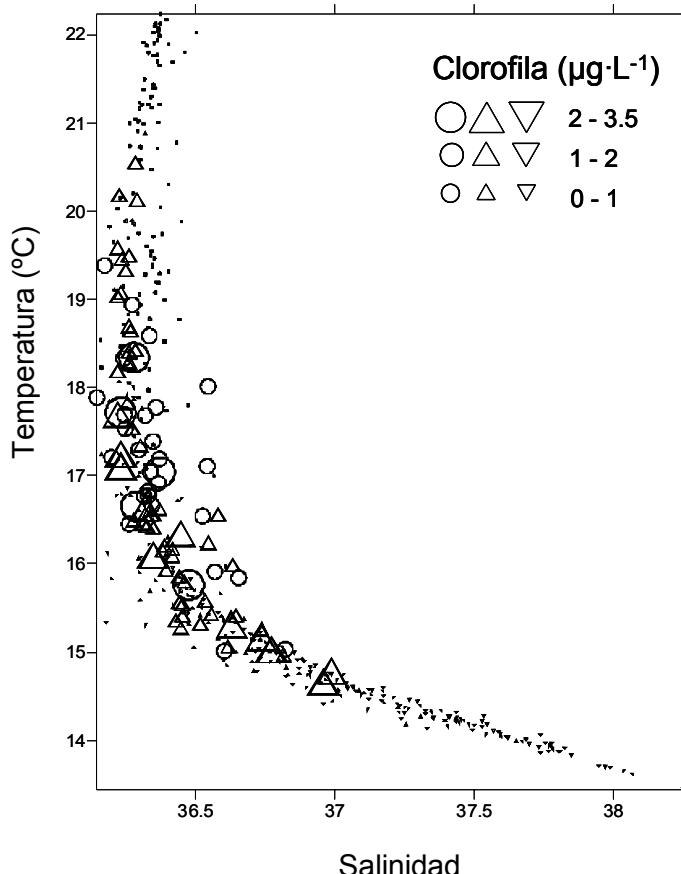


Figura A.29. Distribución de las concentraciones de clorofila total en el diagrama TS durante la campaña oceanográfica BIOMEGA. Las concentraciones se muestran agrupadas por profundidades: 10-20 metros (círculos), 40-60 metros (triángulos), y 80-100 metros (triángulos invertidos). *Figure A.29.Distribution of total chlorophyll concentrations ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) in the TS diagrama during the BIOMEGA cruise. Concentrations are shown in depth intervals: 10-20 meters (circles), 40-60 meters (triangles), and 80-100 meters (inverted triangles).*

Distribución vertical. Máximo Profundo de Clorofila.

Los perfiles verticales de temperatura, fluorescencia y clorofila obtenidos durante las campañas OMEGA y BIOMEGA (figuras A.30 y A.32) vuelven a poner de manifiesto el dispar comportamiento mostrado por la biomasa fitoplanctónica en los patrones de distribución descritos hasta el momento. En dichos perfiles es posible observar la situación de estratificación térmica presente en la cuenca durante el desarrollo de ambas, si bien en BIOMEGA parece algo más acusada. A este respecto es preciso destacar que mientras en OMEGA los perfiles estudiados cubrieron todo del dominio muestreado, para BIOMEGA se presenta la distribución vertical representativa de las distintas estructuras físicas detectadas.

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

La distribución vertical de la fluorescencia y clorofila observada en OMEGA muestra una estrecha relación del máximo profundo de clorofila (MPC) con las características hidrodinámicas de la cuenca. Su posición e intensidad varían con su situación en la malla de acuerdo con el patron general referido en la literatura (Longhurst & Harrison, 1989; Estrada et al., 1993; Li, 1994). Así, las estaciones asociadas a la zona de frente, en los márgenes del WAG, presentan MPC más someros y con mayores concentraciones de clorofila, situados por debajo de la termoclina que ocupa posiciones más superficiales. Esta circunstancia, se hace especialmente patente en el borde noroeste (estaciones 3, 4 y 8), como consecuencia de su cercanía al afloramiento costero y/o la influencia del AJ (Ruiz et al., 2001). Por el contrario, los picos más profundos se encuentran en aquellas estaciones del centro de la malla (10, 11 y 15), bajo la influencia del WAG, de acuerdo con la circulación convergente característica del giro anticiclónico y acumulación de agua superficial sobre él, y el carácter oligotrófico del perfil vertical. Este patrón observado en OMEGA es coherente con el descrito por Rodríguez et al. (1998) en condiciones estacionarias del WAG, tal y como pone de manifiesto la distribución horizontal de la profundidad del MPF y MPC (figura A.31). En ella se observa un comportamiento similar de ambos máximos, con posiciones más profundas asociadas con el WAG y más someras en la zona de frente. Por otro lado, la profundidad media del MPF en OMEGA es de 42 metros, en consonancia con el valor de 45 metros descrito por Jiménez (1995) en la situación habitual del giro.

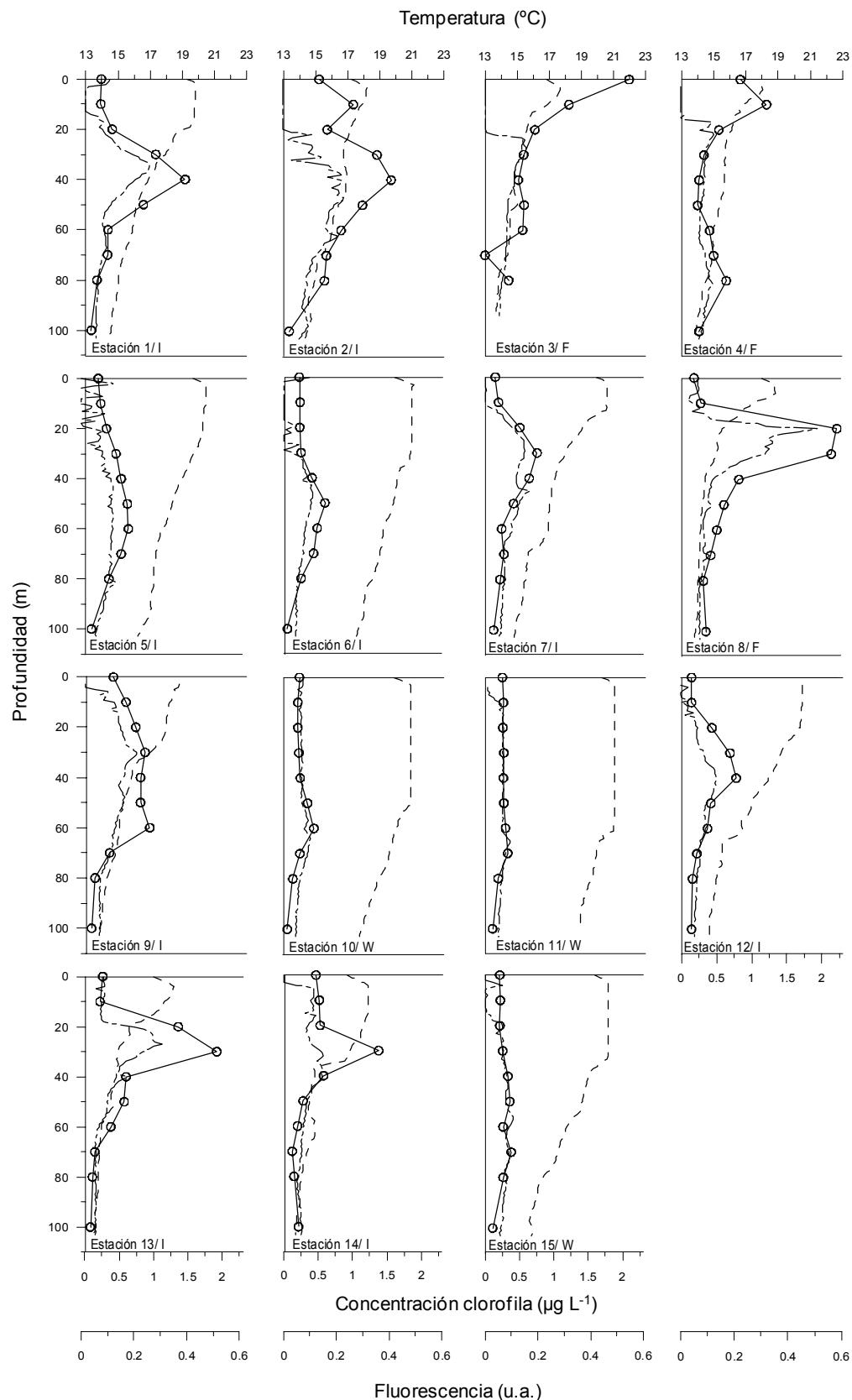


Figura A.30. Distribución vertical de la temperatura (línea discontinua), fluorescencia (líneas y guiones) y concentración de clorofila total (línea continua y puntos) en la campaña oceanográfica OMEGA. F- zona frontal, W-centro WAG, I-zona intermedia. *Figure A.30. Vertical profiles of temperature (dashed line) fluorescence (broken line) and total chlorophyll concentration (line and dots) in OMEGA cruise. F-frontal zone, W-WAG center, I-intermediate zone.*

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

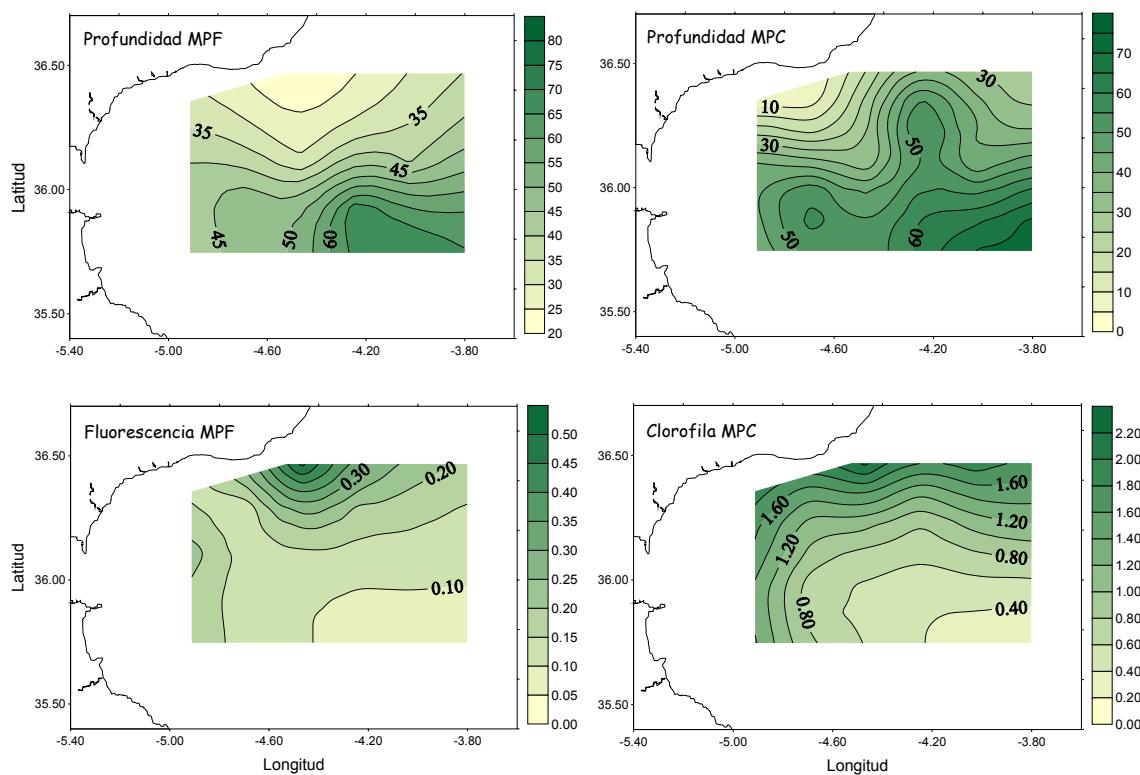


Figura A.31. Distribución horizontal de la profundidad (metros) del MPF y MPC, así como de la fluorescencia (u.a.), concentración ($\mu\text{g l}^{-1}$) de clorofila total correspondiente a la profundidad de dichos máximos, en la campaña OMEGA. *Figure A.31. Horizontal distribution of Deep Chlorophyll Maximum (DCM) and Deep fluorescence Maximum (DFM) depth (above). Total chlorophyll concentration and fluorescence signal at DCM and DFM are also shown (below).*

Este escenario contrasta sin embargo con el registrado durante la campaña BIOMEGA (figuras A.32 y A.33). En ella los perfiles obtenidos muestran MPC y MPF con valores de hasta $3.5 \mu\text{g L}^{-1}$ y 1.5 u.a. respectivamente, indicando posiblemente una mayor abundancia fitoplanctónica en BIOMEGA, con los máximos más intensos situados en torno a la termoclina o por debajo de ésta. Asimismo, es destacable la profundidad a la que se establece el MPF (valor medio de 28 metros), notablemente menor que en el caso anterior, pudiendo considerarse en ambas campañas como “máximos superficiales” (Longhurst & Harrison, 1989). Según estos autores este tipo de máximos suelen caracterizarse por la coincidencia entre la profundidad del máximo de biomasa fitoplancótica y el MPC, ya que a esas profundidades la luz y los nutrientes no suelen ser limitantes.

Por otro lado, de acuerdo con la distribución horizontal, los mayores niveles de fluorescencia y clorofila aparecen asociados con la zona frontal (estaciones 34, 42, 50, 60, 66, 86, 94, 96 y 106), lengua occidental (3 y 16), y núcleo ciclónico oriental (104 y

114), siendo mínimos en el centro del WAG (70 y 76). Si bien esta situación muestra ciertas similitudes con la descrita en OMEGA, la posición de los MPC y MPF en la columna de agua no responde exactamente al patrón general descrito habitualmente (Longhurst & Harrison, 1989; Estrada et al., 1993; Li, 1994) ni con el observado en la cuenca (Rodríguez et al., 1998). La distribución de profundidad a la que se sitúan dichos máximos (figura A.33) muestra posiciones más superficiales en la franja occidental del dominio (estaciones 3 y 16) como consecuencia del origen de la lengua de aguas atlánticas viejas (ver distribución horizontal). Asimismo, estos ocupan niveles más profundos en la zona central del WAG, de acuerdo con la dinámica del giro. Por el contrario, la situación del MPF es bastante constante a lo largo de la región frontal, en torno a los 40 metros, independientemente de la posición más o menos alejada respecto al WAG. Sin embargo, destacan las posiciones ocupadas por los máximos asociados al núcleo ciclónico (estación 114), que no difieren demasiado de los localizados bajo la influencia del giro anticiclónico. Esta situación “anómala” parece motivada por la hidrodinámica tridimensional observada en la zona, que podría haber provocado el arrastre de ciertos núcleos de biomasa a niveles más profundos en la zona de dicha estructura (ver apartado anterior).

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

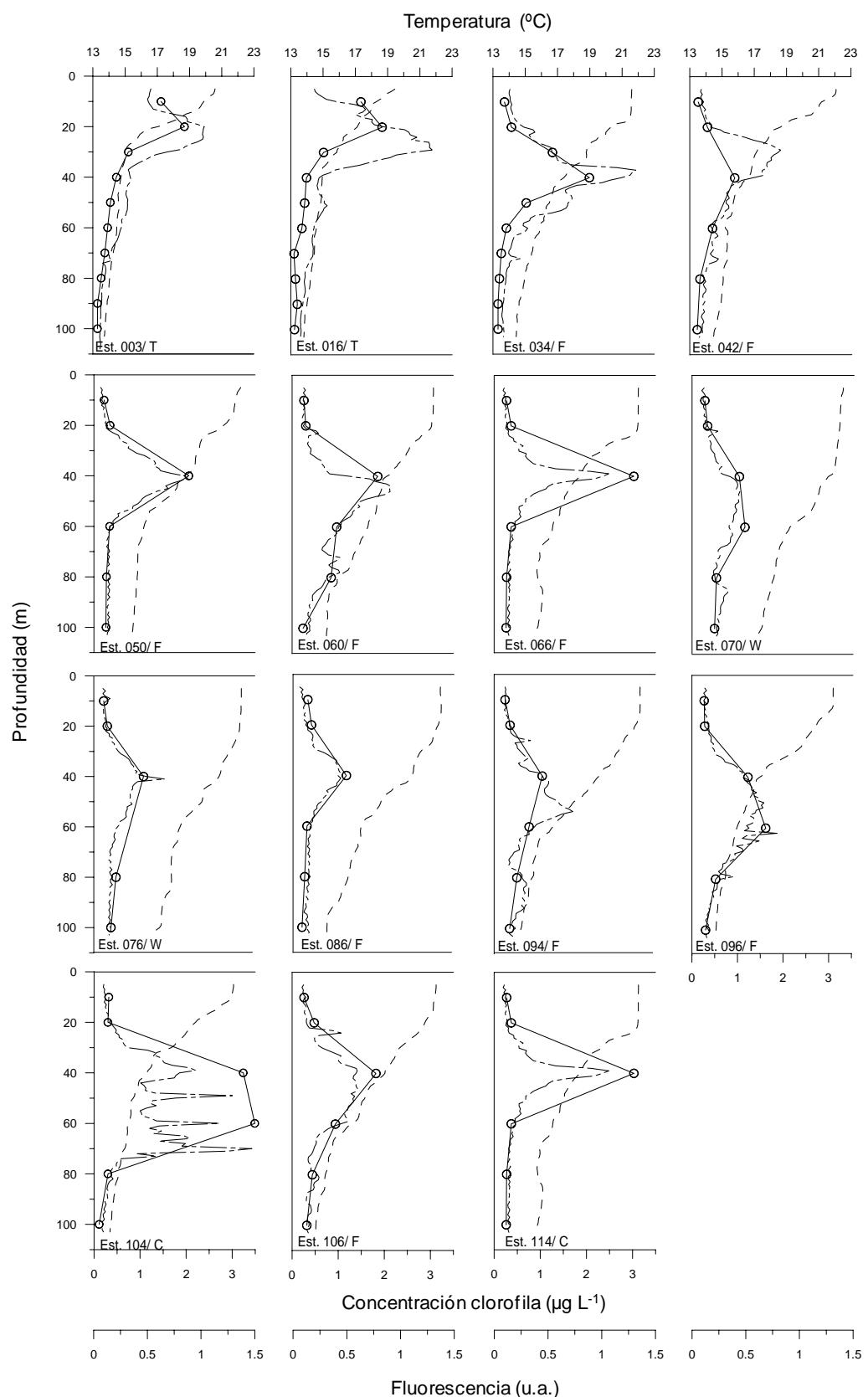


Figura A.32. Distribución vertical de la temperatura (línea discontinua), fluorescencia (líneas y guiones) y concentración de clorofila total (línea continua y puntos) en la campaña oceanográfica BIOMEGA. F-zona frontal, T-lengua occidental, C-núcleo ciclónico, W-Centro WAG. *Figure A.32. Vertical profiles of temperature (dashed line), fluorescence (broken line) and total chlorophyll concentration (line and dots) in BIOMEGA cruise. F-frontal zone, T-western tongue, C-cyclonic gyre, W-WAG center.*

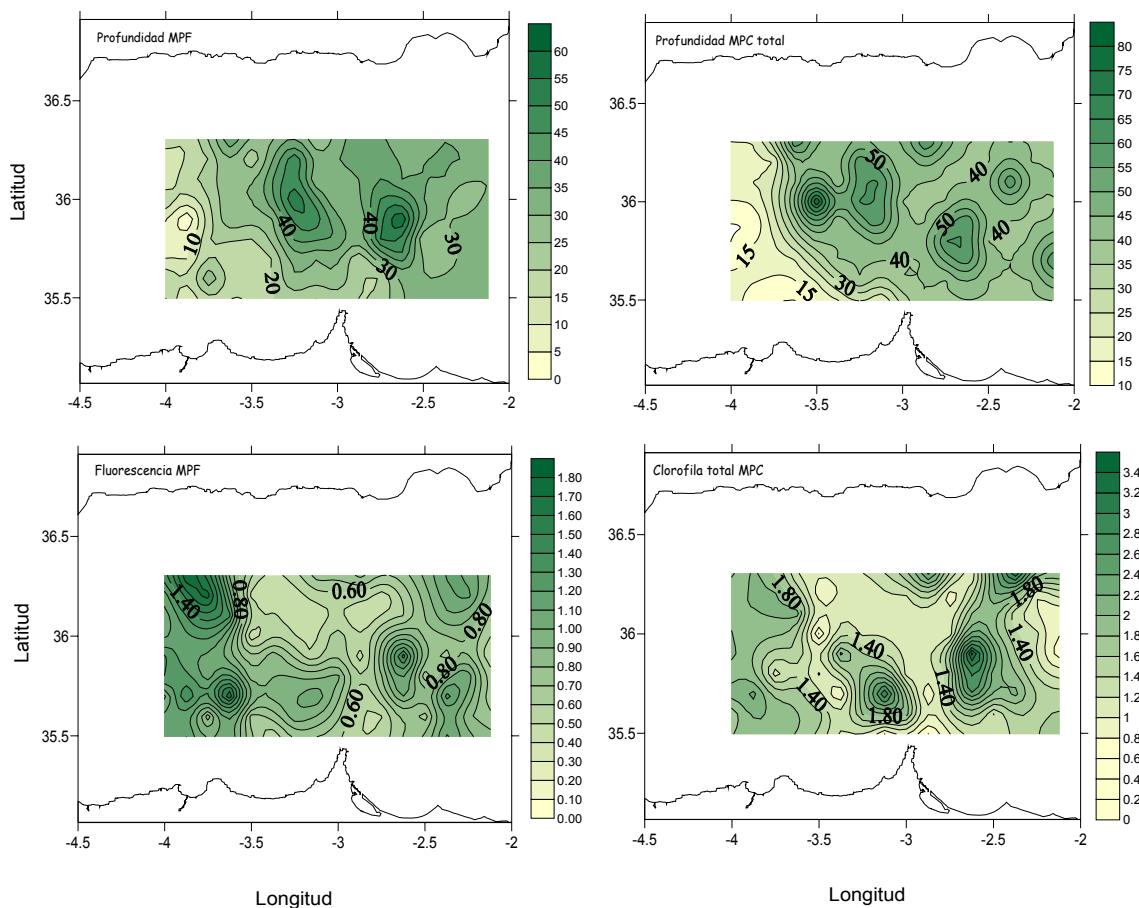


Figura A.33. Distribución horizontal de la profundidad (metros) del MPF y MPC, así como de la fluorescencia (u.a.), concentración (μgl^{-1}) de clorofila total correspondiente a la profundidad de dichos máximos, en la campaña BIOMEGA. *Figure A.33. Horizontal distribution of Deep Chlorophyll Maximum (DCM) and Deep fluorescence Maximum (DFM) depth (above). Total chlorophyll concentration and fluorescence signal at DCM and DFM are also shown (below).*

Asimismo, la resolución vertical de los perfiles de clorofila realizados en BIOMEGA (unos 20 metros en la mayor parte de los mismos) es menor que la utilizada en OMEGA (10 metros). Es posible que dicha resolución no sea la más apropiada para describir la posición exacta de los MPC, aunque sí nos permite evidenciar importantes diferencias con el patrón descrito habitualmente, causando probablemente algunas discordancias en la posición del MPC y MPF (figura A.33). Por este motivo, parte de la descripción de los resultados se ha realizado en términos del MPF, ya que ésta se registra en continuo. Si bien, la fluorescencia *in vivo* ha sido utilizada frecuentemente como un indicador de la clorofila, ambos descriptores no siguen una función lineal, como consecuencia de la elevada variabilidad de uno y otro en relación a la composición taxonómica, niveles lumínicos y estado nutricional de las células (Cullen, 1982; Longhurst & Harrison, 1989), de manera que la medida de fluorescencia no siempre puede ser utilizada como

un estimador preciso de la clorofila. Por todo ello, es necesario un breve análisis de la relación observada entre ambos descriptores en las campañas OMEGA y BIOMEGA.

Relación fluorescencia-clorofila.

La distribución de estos indicadores muestra un patrón coherente en ambas campañas, en tanto en cuanto los mayores niveles de fluorescencia se corresponden con máximos en las concentraciones de clorofila. Aunque esta situación se observa en todos los perfiles verticales estudiados, la distribución horizontal presenta algunas diferencias, especialmente en el caso de BIOMEGA (figura A.33). En ella se manifiestan ciertas discordancias entre los niveles de ambas variables en el MPF y MPC, que podrían estar causadas por diferencias en la resolución vertical de la fluorescencia (medida en continuo) y la clorofila (muestras discretas). Asimismo, un cambio en el CTD utilizado en BIOMEGA motivó que durante parte de la malla (estaciones 1-36) las muestras de clorofila se tomasen cada 10 metros, y en el resto de estaciones (desde la 36 a la 144) se muestrearan cada 20 metros. En dicha campaña el comportamiento del MPF y el MPC es muy similar en superficie, con las zonas más ricas asociadas a las radiales más occidentales de la malla, mientras que en niveles subsuperficiales ambas muestran algunas diferencias. Esta circunstancia se pone de manifiesto al correlacionar sus valores (figura A.34), que muestran una relación significativa ($p<0.01$) en ambos estudios. En BIOMEGA el grado de correlación es mayor (si bien muestra una elevada dispersión) al considerar todos los niveles muestreados ($r = 0.694$, $p<0.01$) (figura A.34) que al incluir únicamente los valores del MPF ($r = 0.628$, $p<0.01$), poniendo de manifiesto una menor similitud entre ambos indicadores al nivel del MPF. Del mismo modo sucede en OMEGA, aunque con diferencias algo menores (valores de $r = 0.878$ y $r = 0.858$, $p<0.01$, respectivamente) que revelan un patrón de distribución del MPF y MPC más concordante que el observado en BIOMEGA.

Las distribuciones de fluorescencia y clorofila suelen mostrar una mayor coincidencia cuando los máximos ocupan niveles más someros, mientras que en profundidad presentan un mayor desacoplamiento (Longhurst & Harrison, 1989). En OMEGA esta circunstancia parece consecuencia de cambios en la estructura de tamaños y composición taxonómica (Ruiz et al., 2001) que determinan diferencias en las propiedades ópticas del fitoplancton, mientras que en BIOMEGA podría deberse

además a cambios fisiológicos en la síntesis de clorofila como resultado del arrastre a zonas más profundas con una intensidad lumínica menor, y al propio error de muestreo.

En cualquier caso, si bien los patrones de distribución observados y las relaciones obtenidas muestran las limitaciones de la fluorescencia como un descriptor preciso (particularmente en BIOMEGA) de la clorofila, sí nos permiten considerar de manera general los máximos de fluorescencia como máximos de clorofila.

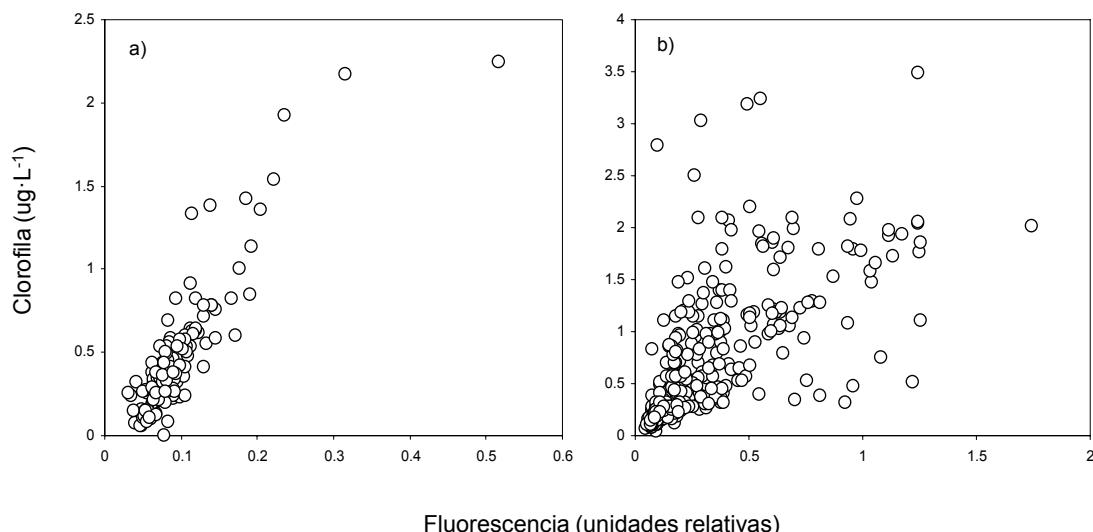


Figura A.34. Relación entre fluorescencia y clorofila para el total de muestras estudiadas en OMEGA (a) ($r = 0.878, p < 0.01$) y BIOMEGA (b) ($r = 0.694, p < 0.01$). *Figure A.34. Correlation between fluorescence signal and chlorophyll concentration for the completed samplind during OMEGA (a) ($r = 0.878, p < 0.01$) and BIOMEGA (b) ($r = 0.694, p < 0.01$) .*

A.3.3. Patrones de distribución de clorofila fraccionada.

A lo largo de este capítulo se ha descrito el marco físico, así como los patrones de distribución espacial de la clorofila total observados en OMEGA y BIOMEGA. A continuación se muestran los relativos a la distribución de las clorofilas fraccionadas (menor y mayor de 20 μm de DEE) correspondientes a la campaña BIOMEGA. Esta aproximación nos permite estudiar la importancia relativa de las fracciones pico-nano y microplanctónicas (Sieburth et al., 1978) en las abundancias observadas. Para ello, se ha procedido del mismo modo que en el apartado anterior, describiendo su disposición horizontal y vertical.

Distribución horizontal.

Las distintas fracciones estudiadas presentan patrones de distribución (figuras A.35 y A.36) muy similares a los de la clorofila total, con las mayores abundancias correspondientes a la fracción más pequeña. Esta última, con concentraciones máximas de $2.46 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ dobla los niveles de clorofila mayor de 20 μm ($1.15 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$). Ambas fracciones muestran un comportamiento parejo a lo largo de toda la malla, sobre todo en superficie donde las mayores abundancias se encuentran de nuevo asociadas a la lengua de aguas atlánticas viejas en su zona occidental, siendo mínimas en la región del WAG. Es preciso indicar que en dichas figuras no se incluye la radial más occidental de la malla ya que a lo largo de la misma no se tomaron muestras para clorofila fraccionada.

En niveles subsuperficiales, al igual que en el caso de la clorofila total, los valores más elevados presentan un patrón fraccionado en núcleos de abundancia situados en la zona frontal, y bajo la influencia del giro ciclónico oriental. Aunque esta distribución es similar en ambos rangos de tamaño, pone también de manifiesto ciertas diferencias en el comportamiento de dichas categorías. Así, a 40 y 60 metros de profundidad, la fracción más pequeña presenta una distribución más extensa a lo largo del dominio, mientras que la clorofila mayor de 20 μm se concentra principalmente asociada al giro ciclónico (estaciones 96, 104 y 114). Si bien la fracción menor de 20 μm sigue siendo más abundante, la proporción relativa de la clorofila en células de mayor tamaño aumenta en dichos núcleos. Esta situación es coherente con el patrón general según el cual la importancia relativa del fitoplancton de mayor tamaño es más elevada en aquellas zonas caracterizadas por una dinámica divergente donde la mezcla vertical pueda suponer un

mayor aporte de nutrientes (Malone, 1971; Lohrenz et al., 1988; Rodríguez et al., 1998; Arín et al., 2002), en contraste con regiones oligotróficas (Chisholm, 1992). Esta circunstancia se hace especialmente patente en la estación 96 (situada en la región frontal axena al giro ciclónico), que muestra incluso un patrón opuesto (figuras A.37 y A.38), con mayores niveles de clorofila correspondientes a la fracción microplanctónica. Sin embargo, según se ha comentado en la sección anterior, este núcleo de abundancia asociado al giro parece ser el resultado de la advección de biomasa fitoplanctónica hacia niveles más profundos desde regiones más al norte del giro, más que consecuencia de su dinámica ciclónica (Mann & Lazier, 1991). Asimismo, procesos similares podrían ser los responsables de la presencia del núcleo de abundancia observado a 40 metros de profundidad al Noroeste del Cabo de Tres Forcas. En este caso, los niveles de biomasa aparecen asociados a la estación 66, situada en una zona de dinámica vertical descendente en la región frontal.

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

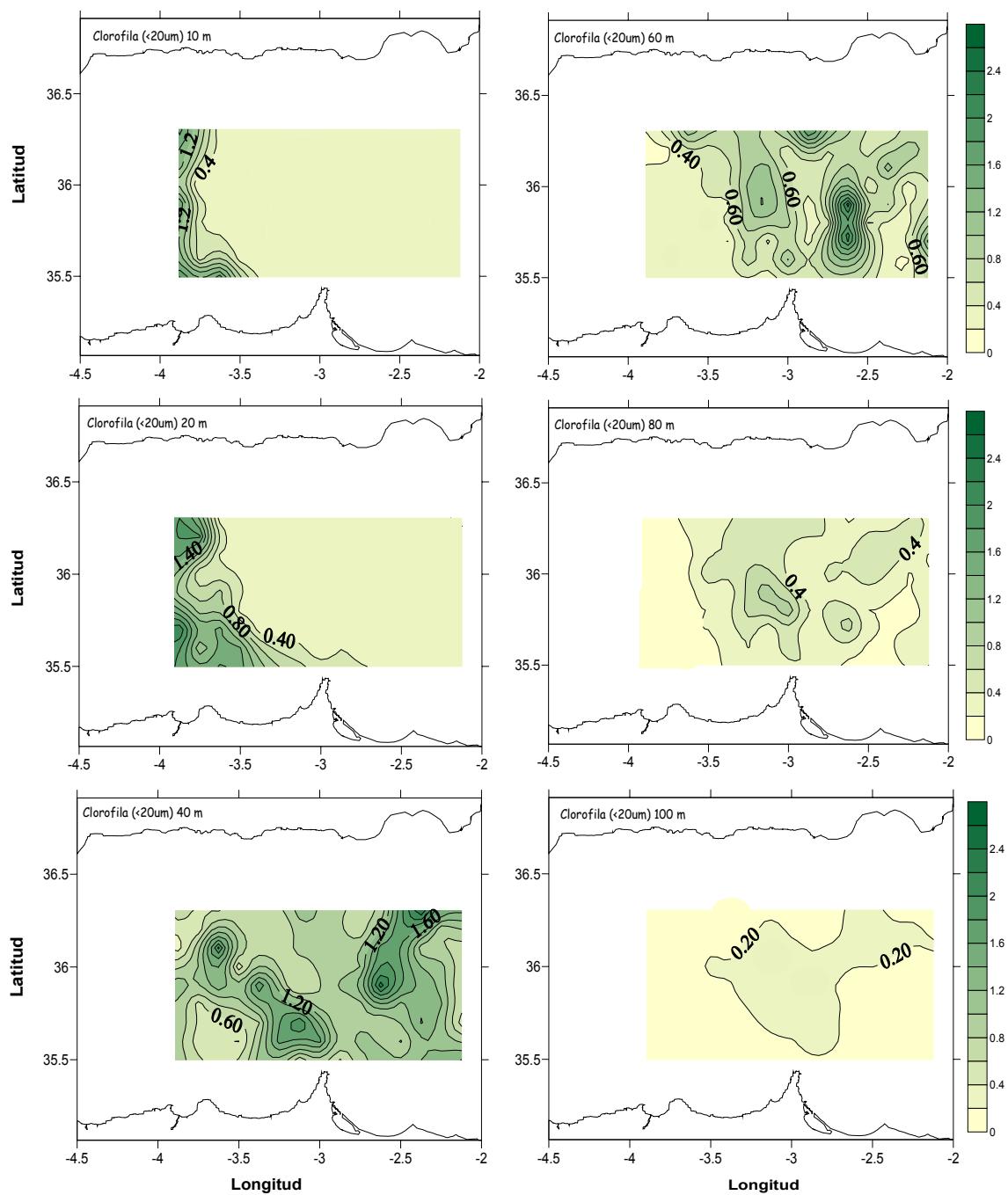


Figura A.35. Distribución horizontal de la concentración ($\mu\text{g l}^{-1}$) de clorofila fraccionada ($<20 \mu\text{m}$) en el área de muestreo durante la campaña oceanográfica BIOMEGA. En la figura no se incluye la primera radial (la más occidental) ya que no se tomaron muestras para clorofila fraccionada a lo largo de la misma. *Figure A.35. Horizontal distributions of fractionated ($<20 \mu\text{m}$) chlorophyll concentration ($\mu\text{g L}^{-1}$) during BIOMEGA cruise. First transect (westernmost side of grid sampling) is not included since fractionated chlorophyll was not sampled at those stations.*

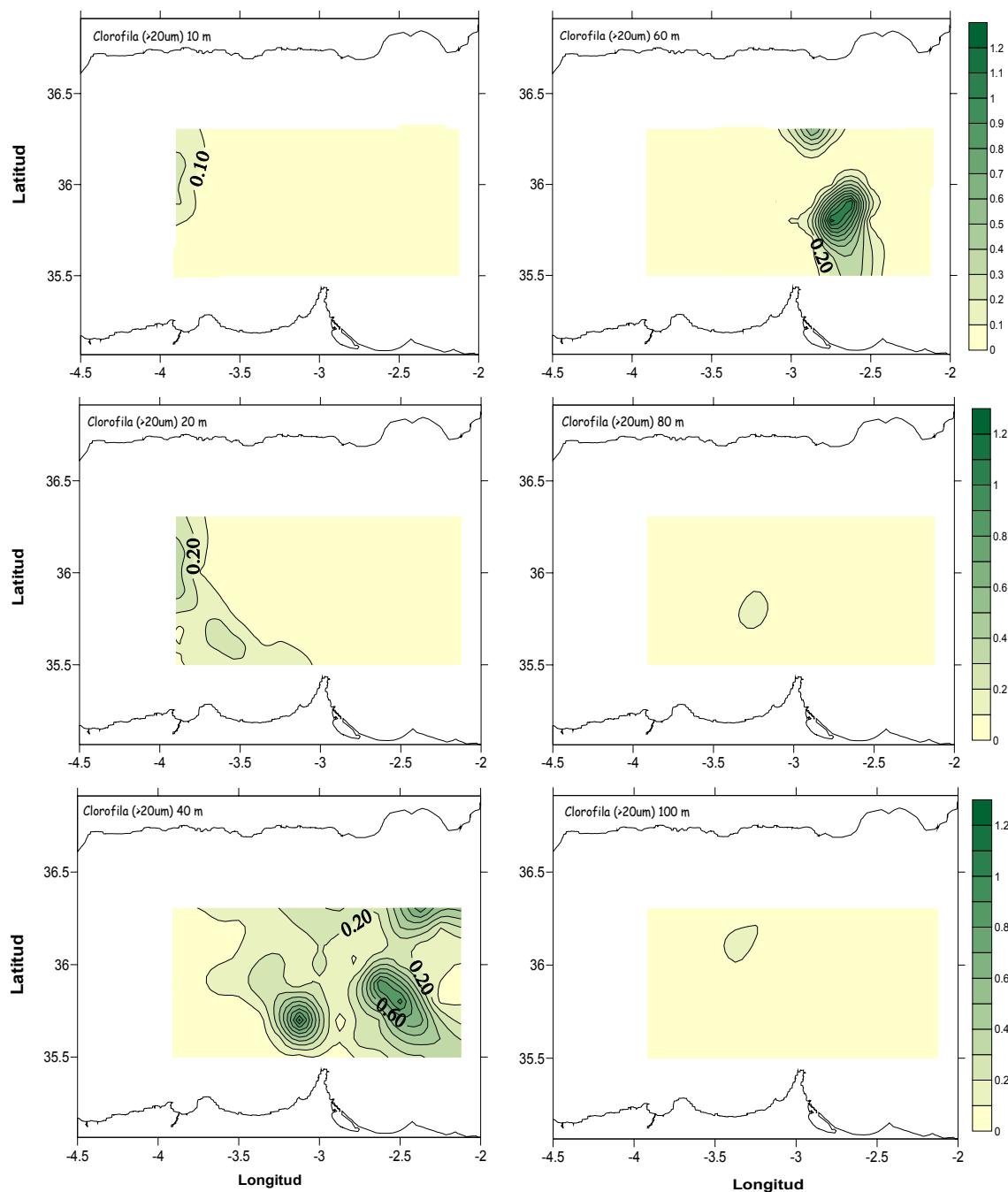


Figura A.36. Distribución horizontal de la concentración ($\mu\text{g l}^{-1}$) de clorofila fraccionada ($>20 \mu\text{m}$) en el área de muestreo durante la campaña oceanográfica BIOMEGA. En la figura no se muestra la primera radial (la más occidental) ya que no se tomaron muestras para clorofila fraccionada a lo largo de la misma. *Figure A.36 .Horizontal distributions of fractionated ($>20 \mu\text{m}$) chlorophyll concentration ($\mu\text{g L}^{-1}$) during BIOMEGA cruise. First transect (westernmost side of grid sampling) is not included since fractionated chlorophyll was not sampled at those stations.*

Distribución vertical. Máximo Profundo de Clorofila fraccionada (MPCf).

Para la representación de los perfiles (figuras A.37 y A.38) se ha seguido el mismo esquema que en el caso de la clorofila total, de modo que se muestran estaciones situadas en la zona occidental de la malla, correspondientes a la lengua de aguas atlánticas viejas (1 y 16), centro del núcleo anticiclónico (70 y 76), frente (34, 42, 50, 60, 66, 86, 94, 96 y 106) y giro ciclónico oriental (104 y 114). Las distribuciones verticales obtenidas ponen de nuevo de manifiesto una posición diferencial de los MPC en relación a la situación del perfil en el dominio muestreado. Al igual que en el caso de la clorofila total, y en consonancia con la distribución de los MPF, los máximos ocupan posiciones más someras en las estaciones asociadas a la lengua de aguas atlánticas viejas, mientras que son más profundos y menos intensos en el centro del gran giro anticiclónico según su dinámica convergente y carácter más oligotrófico (Li, 1994).

La fracción de menor tamaño presenta los mayores niveles de clorofila asociados con la zona de frente y giro ciclónico, de acuerdo con su distribución horizontal. En este caso, en consonancia con el total, la posición a la que se observan dichos máximos no presenta diferencias importantes entre ambas estructuras. Si bien, como se ha comentado anteriormente, la resolución espacial no es la más adecuada para describir su posición exacta, el comportamiento del MPF refleja la misma circunstancia. Esta situación parece apoyar la hipótesis de que los máximos asociados a la estructura ciclónica sean producto del forzamiento dinámico tridimensional, en lugar de la dinámica divergente característica de estas estructuras. Aunque con concentraciones menores, los perfiles de clorofila mayor de 20 μm muestran un comportamiento similar al anterior. Las mayores abundancias aparecen asociadas a las estaciones 66, 86, 96 (situadas en la región frontal), y 104 y 114 (asociadas al giro ciclónico). Particularmente destacado resulta el perfil correspondiente a la estación 96. En ella el MPCf correspondiente a la fracción microplanctónica presenta niveles de clorofila mayores que la fracción menor de 20 μm , y una posición más profunda.

De nuevo, el análisis de la distribución de abundancias correspondiente a la profundidad del MPCf (figura A.38) pone de manifiesto las similitudes y diferencias mostradas en el patrón general descrito anteriormente, con los mayores niveles de clorofila fraccionada asociados a la lengua de aguas atlánticas situada al oeste de la malla, así como en torno al núcleo descendente al sur de la malla y giro ciclónico oriental. La profundidad de

estos máximos (figura A.39) refleja la posición más superficial de las abundancias asociadas a la masa de agua occidental, en comparación con la zona de influencia del WAG, donde estos niveles son más profundos. Esta distribución es coherente con la posición de las masas más frías y ligeramente más salinas que caracterizan la lengua de aguas atlánticas occidental y el núcleo ciclónico oriental. Sin embargo, los MPCf más profundos (en especial de la fracción mayor de 20 μm) se encuentran asociados a dicho giro ciclónico, situado al sureste del WAG, cuando lo esperable es que ocupasen una posición más superficial, como consecuencia de su dinámica divergente. Como se ha comentado anteriormente esta desviación del patrón habitual (Longhurst & Harrison, 1999; Estrada et al., 1993; Rodríguez et al., 1998) podría ser consecuencia de la combinación del flujo geostrófico y ageostrófico presente en la zona (ver distribución clorofila total en BIOMEGA).

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

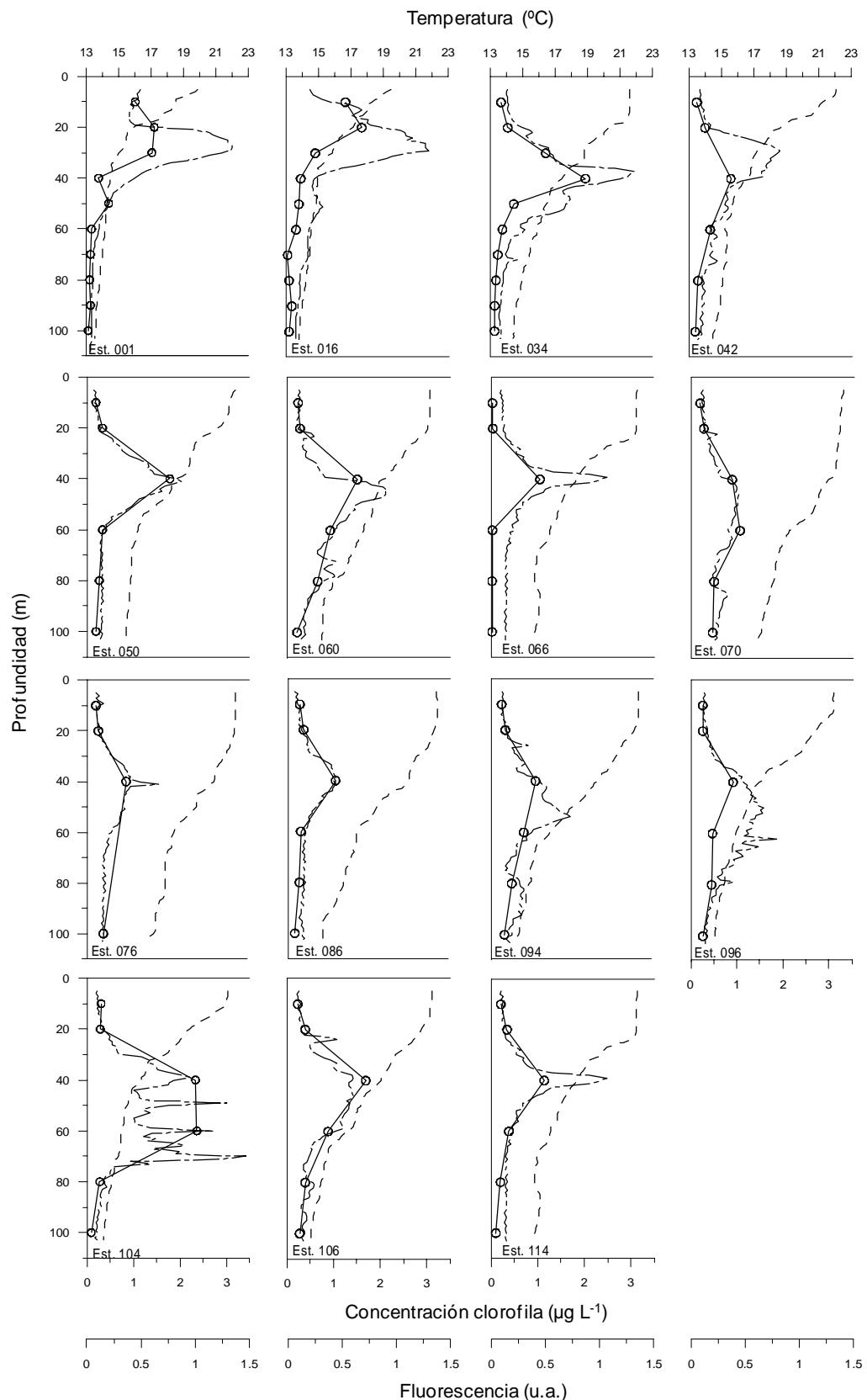


Figura A.37. Distribución vertical de la temperatura (línea discontinua), fluorescencia (líneas y guiones) y concentración de clorofila menor de 20 μm (línea continua y puntos) en la campaña oceanográfica BIOMEGA. *Figure A.37. Vertical profiles of temperature (dashed line), fluorescence (broken line) and fractionated (>20 μm) chlorophyll concentration (line and dots) in BIOMEGA cruise.*

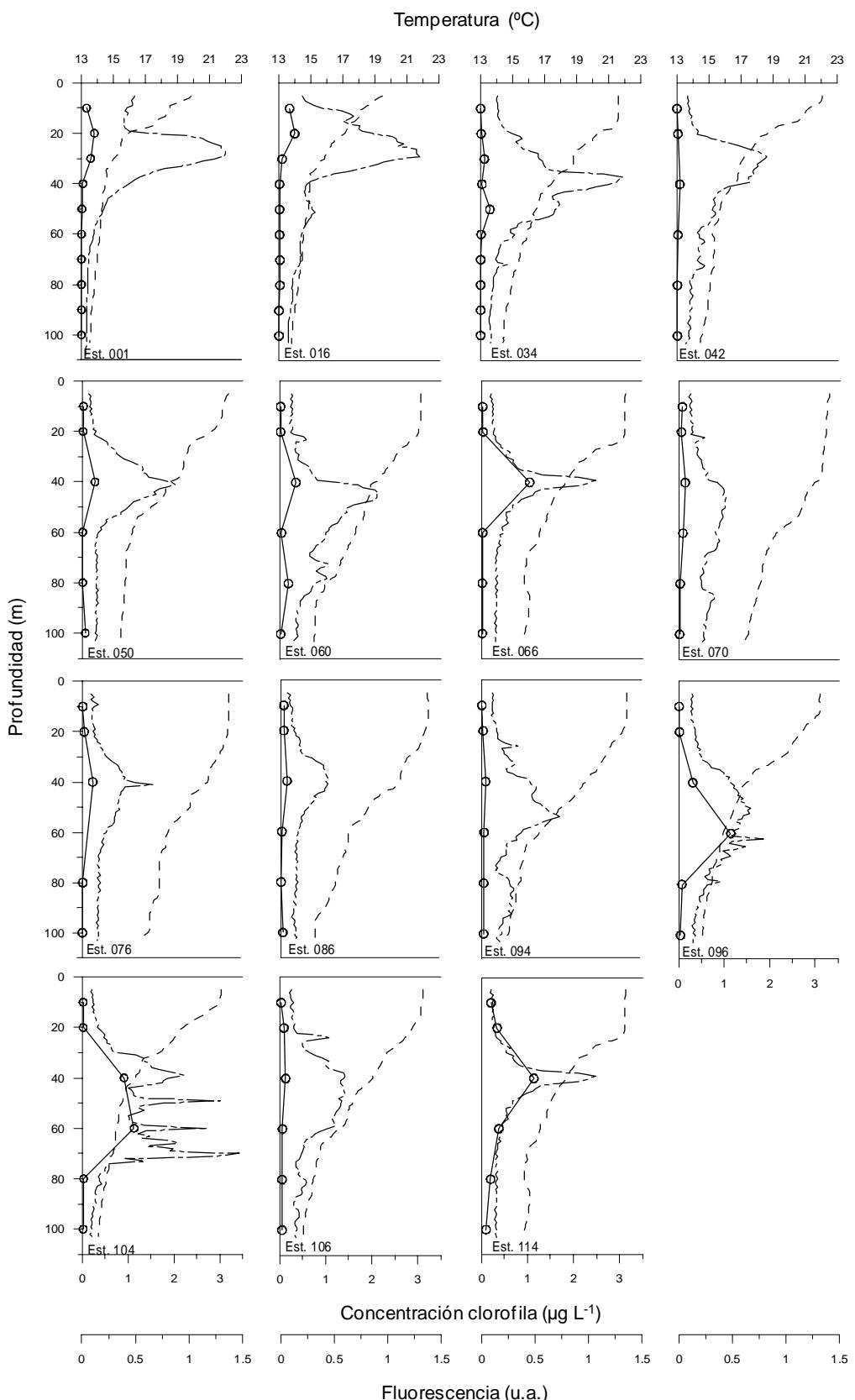


Figura A.38. Distribución vertical de la temperatura (línea discontinua), fluorescencia (líneas y guiones) y concentración de clorofila mayor de 20 μm (línea continua y puntos) en la campaña oceanográfica BIOMEGA. *Figure A.38. Vertical profiles of temperature (dashed line), fluorescence (broken line) and fractionated ($>20 \mu\text{m}$) chlorophyll concentration (line and dots) in BIOMEGA cruise.*

A.3.- Patrones de circulación y clorofila.

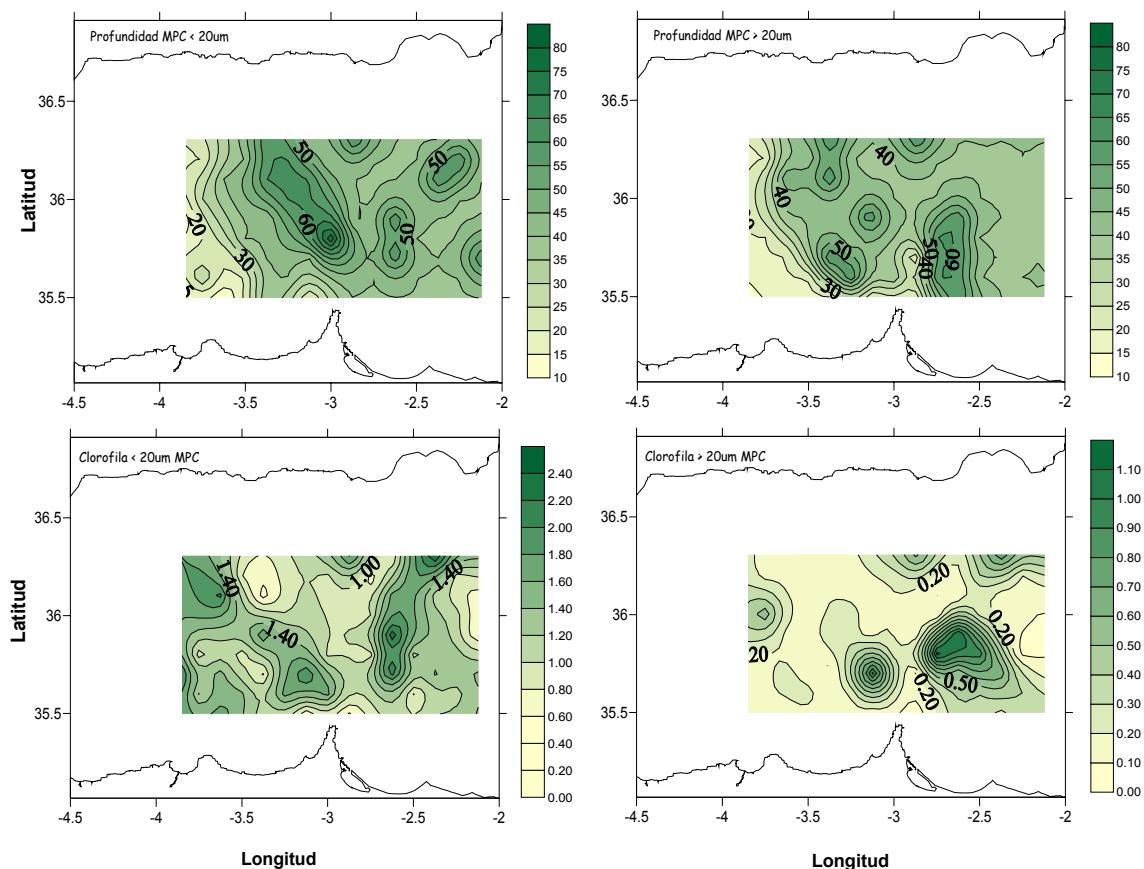


Figura A.39. Distribución horizontal de la profundidad (metros) de los MPC_f, así como de la concentración ($\mu\text{g l}^{-1}$) de clorofila fraccionada correspondiente a la profundidad de dicho máximo en la campaña BIOMEGA. *Figure A.39. Horizontal distribution of Deep fractionated Chlorophyll Maximum (DCMf) depth (meters) (above) and fractioned chlorophyll concentration ($\mu\text{g l}^{-1}$) at DCMf depth in BIOMEGA cruise.*

Finalmente, podríamos decir que la situación general observada en OMEGA y BIOMEGA a partir de los descriptores de la biomasa fitoplanctónica estudiados, resumida en la tabla A.4, pone de manifiesto las importantes diferencias entre las dos campañas oceanográficas descritas en el apartado A.3.1. En ambos casos, los patrones de distribución de la señal de fluorescencia y concentración de clorofila presentan un importante grado de asociación con la situación hidrodinámica descrita en cada una de ellas, circunstancia responsable de las acusadas divergencias observadas. Si bien en ambos casos el WAG se manifiesta como una región claramente oligotrófica rodeada de otras estructuras más productivas, éstas tienen orígenes y características diferentes (Ruiz et al., 2001; Vélez-Belchí, 2006; Flexas et al., 2006). OMEGA muestra una situación similar a la descrita en condiciones estacionarias del WAG (Rodríguez et al., 1998; Arin et al., 2002), con las mayores abundancias asociadas al AJ, MPC claramente más

profundos y pobres en la zona del giro y una buena correlación entre la señal de fluorescencia y la concentración de clorofila. Por el contrario, el marco físico tan distinto presente durante BIOMEGA, correspondiente al estadío final de la migración del giro, concidiona la existencia de patrones biológicos que se alejan del descrito generalmente (Cullen, 1982; Longhurst & Harrison, 1989; Estrada et al., 1993; Rodríguez et al., 1998): abundancias menores, mayor homogeneidad en la profundidad e intensidad de los MPC y MPF a lo largo del dominio, y un menor grado de correlación entre los descriptores utilizados, probablemente como consecuencia de procesos fotoadaptativos en algunas de las zonas más productivas (giro ciclónico).

	OMEGA	BIOMEGA
Máxima concentración de clorofila ($\mu\text{g/L}$)	2.25 (5)	3.5
Distribución	Forzamiento horizontal	Forzamiento horizontal y vertical
Estructuras físicas asociadas	AJ	Lengua occidental y giro ciclónico oriental
Origen	Estrecho Gibraltar-AJ	Advectivo (horizontal y vertical)
Situación e intensidad MPC	Según patrón general	Desviaciones patrón general
MPF		
Profundidad media	42 metros	28 metros
Correlación clorofila	Buena	Regular
Causa relación clorofila	Cambios taxonómicos	Fotoadaptación

Tabla A.4. Comparación patrones de concentración de clorofila observados en OMEGA, BIOMEGA y situaciones estacionarias del WAG. *Table A.4. Comparison of main characteristics in relation to chlorophyll patterns obtained in OMEGA, BIOMEGA and stationary situation of the WAG.*

A.4. Grupos funcionales de fitoplancton. Patrones de distribución espacial.

Las distribuciones de clorofila observadas en OMEGA y BIOMEGA apuntan a un fuerte impacto de las estructuras hidrodinámicas observadas en el Mar de Alborán sobre la comunidad fitoplancótica. Aunque con diferencias entre las dos campañas, la distribución de la clorofila muestra un importante gradiente de abundancia entre la región central del dominio muestreado, correspondiente al WAG, y las estructuras físicas que lo circundan. Una conclusión similar se desprende de la distribución de las poblaciones fitoplancóticas menores de 20 µm de DEE estudiadas en ambas campañas, y que se describen en este apartado.

Distribución horizontal.

Los patrones de distribución de las poblaciones identificadas en OMEGA, cianofíceas (*Synechococcus* spp.) y nanoplancton, presentaron importantes diferencias entre sí, tanto en niveles superficiales como en profundidad (figuras A.40, A.41, A.42 y A.43). En superficie, las mayores abundancias de nanoplancton (con valores de hasta 26000 cels·mL⁻¹) se situaron en los márgenes del WAG, asociadas a la posición del frente, mientras que sus concentraciones fueron mínimas en la zona central del dominio muestreado (figura A.40). Esta distribución experimentó algunos cambios a lo largo de la campaña, como consecuencia de un ligero desplazamiento hacia el Sur desde la zona septentrional de la malla, de acuerdo con variaciones en la posición y forma del frente, así como de la intensidad y dirección del régimen geostrófico en la zona (Vélez-Belchí et al., 2005). Si bien no todos los núcleos de abundancia de nanoplancton se corresponden con máximos de clorofila total (es preciso recordar que no se disponen de datos de clorofila fraccionada para OMEGA y por lo tanto no es posible su comparación con las concentraciones de fitoplancton menor de 20 µm), su patrón de distribución se ajusta al descrito para dicho pigmento fotosintético. Esta circunstancia sugiere una elevada contribución de este grupo fitoplancótico en la concentración de clorofila total (al menos en términos de abundancia), especialmente en la zona del afloramiento costero de Alborán. La similitud entre ambos patrones de distribución se mantuvo en profundidad (figura A.41), donde las mayores abundancias de nanoplancton se concentraron en los límites Norte y Oeste de la malla, con un máximo de abundancia de 8400 cels·mL⁻¹ a 20 metros, extendiéndose hacia posiciones más centrales en niveles más profundos.

A.- Hidrodinámica de mesoscala y distribución fitoplanctónica en el Mar de Alborán

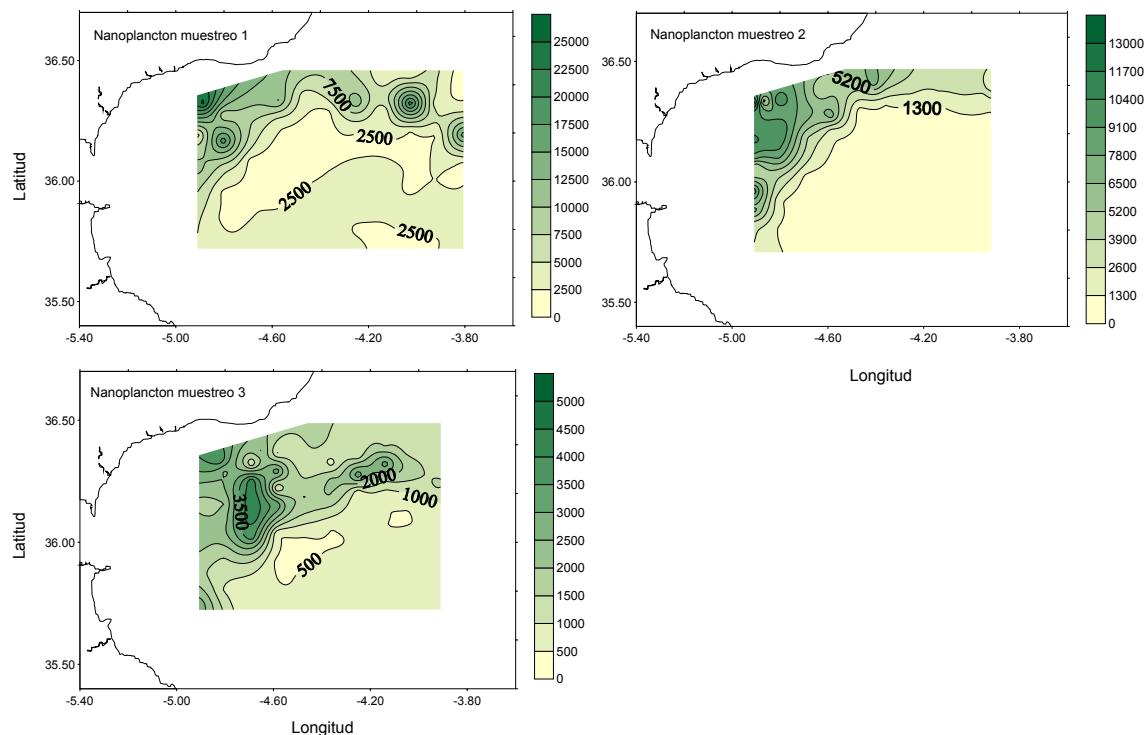


Figura A.40. Distribución superficial del nanoplancton ($\text{células}\cdot\text{mL}^{-1}$) correspondiente a los 3 muestreos en continuo en la campaña oceanográfica OMEGA. *Figure A.40. Surface distribution of nanoplankton ($\text{cels}\cdot\text{mL}^{-1}$) during continuous sampling in OMEGA cruise.*

A.4.- Grupos funcionales de fitoplancton. Patrones de distribución espacial.

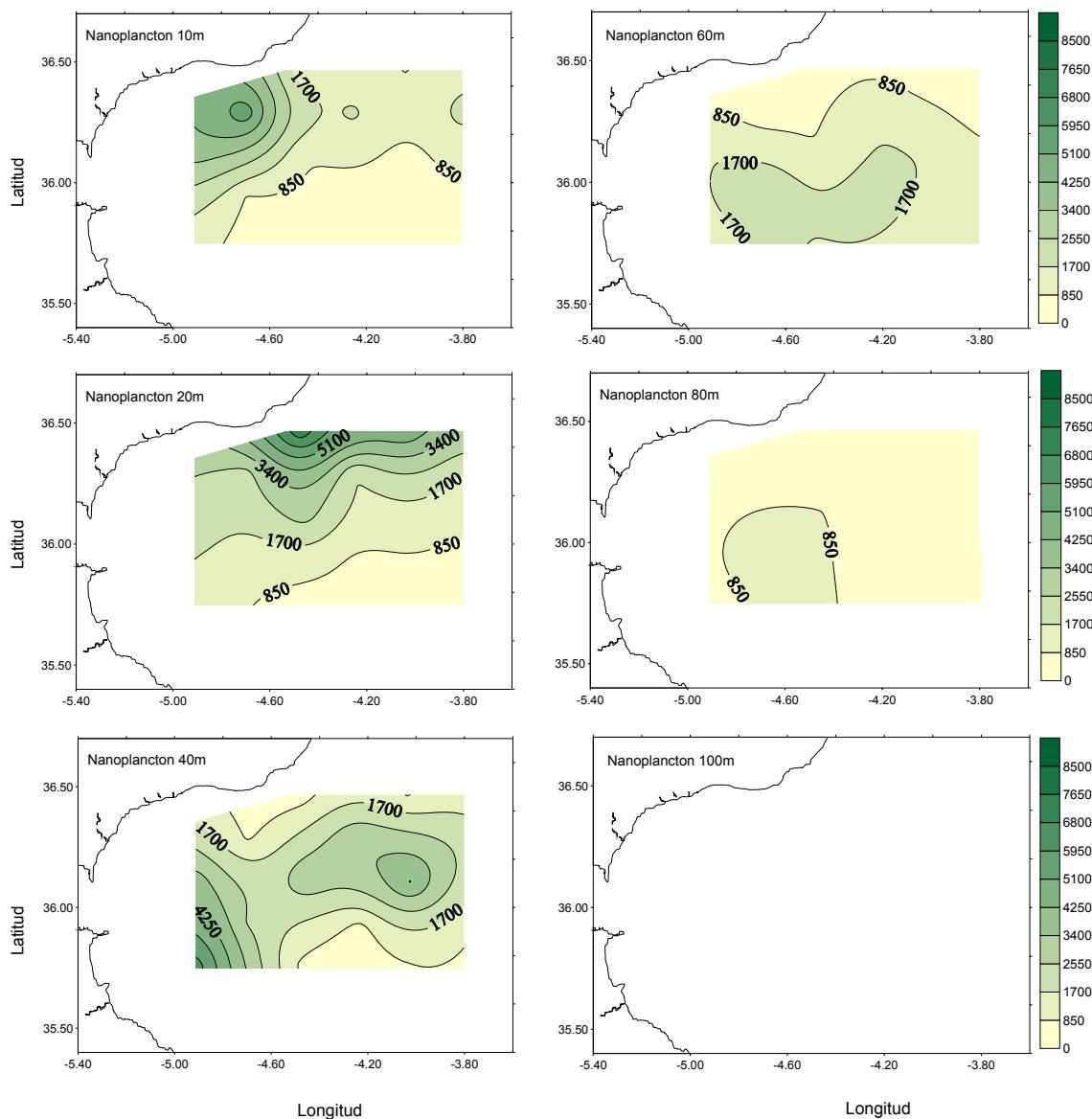


Figura A.41. Distribución horizontal de nanoplankton ($\text{células}\cdot\text{mL}^{-1}$) a 10, 20, 40, 60, 80 y 100 metros de profundidad correspondiente al muestreo con CTD de la campaña oceanográfica OMEGA. *Figure A.41. Horizontal distributions of nanoplankton ($\text{cels}\cdot\text{mL}^{-1}$) at 10, 20, 40, 60, 80 and 100 meters depth in OMEGA cruise.*

Por el contrario, la población de cianoficeas presentó un patrón de distribución claramente discordante con la clorofila total, especialmente en profundidad. Si bien durante el primer muestreo en continuo mostró una distribución más extensa y fragmentada, su disposición superficial se caracterizó por la concentración de las mayores abundancias (con valores máximos de $22000 \text{ cels}\cdot\text{mL}^{-1}$) en la zona occidental de la malla (figura A.42). En todos los casos, estos núcleos de abundancia se encontraron ligeramente desplazados respecto al patrón de distribución superficial de la clorofila total. Estas diferencias fueron aún más patentes a lo largo de la columna de agua, donde las mayores abundancias (hasta $5800 \text{ cels}\cdot\text{mL}^{-1}$) de este grupo se

observaron en niveles subsuperficiales (60 metros, figura A.43), asociadas a las aguas oligotróficas propias de la región central del WAG, mientras que su presencia en otros niveles fue mucho más escasa.

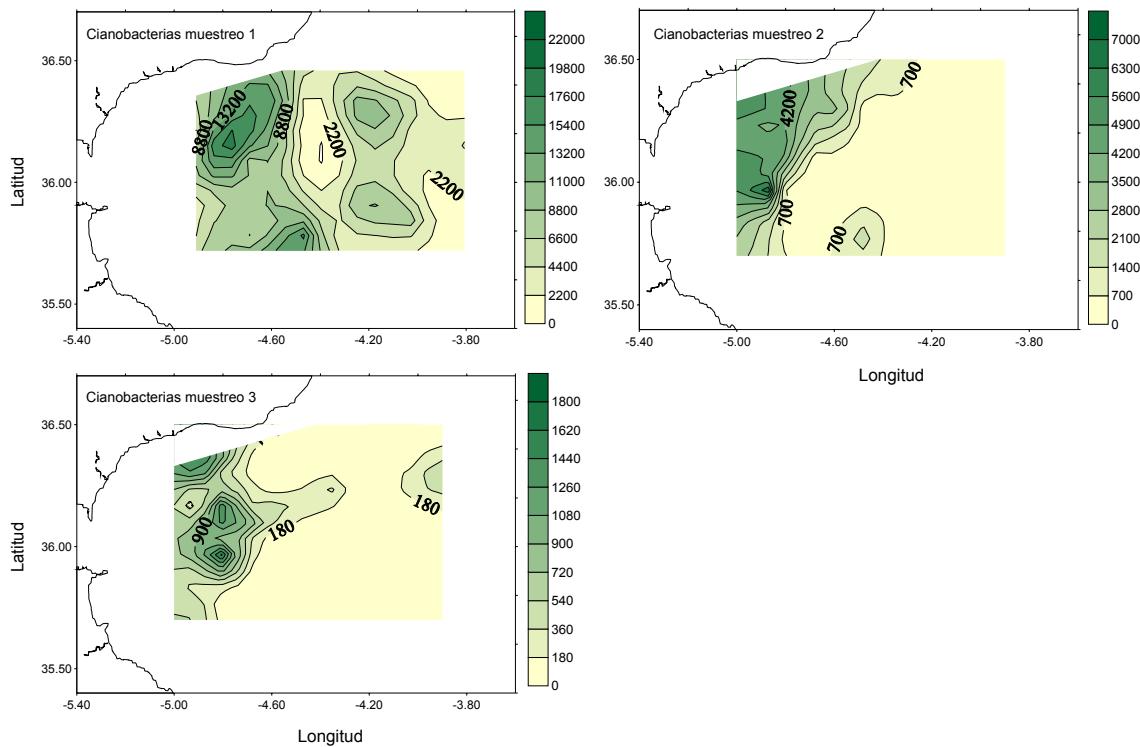


Figura A.42. Distribución superficial de cianofíceas ($\text{células}\cdot\text{mL}^{-1}$) correspondiente a los 3 muestreos en continuo en la campaña oceanográfica OMEGA. *Figure A. 42. Surface distribution of cyanobacteria ($\text{cels}\cdot\text{mL}^{-1}$) during continuous sampling in OMEGA cruise.*

A.4.- Grupos funcionales de fitoplancton. Patrones de distribución espacial.

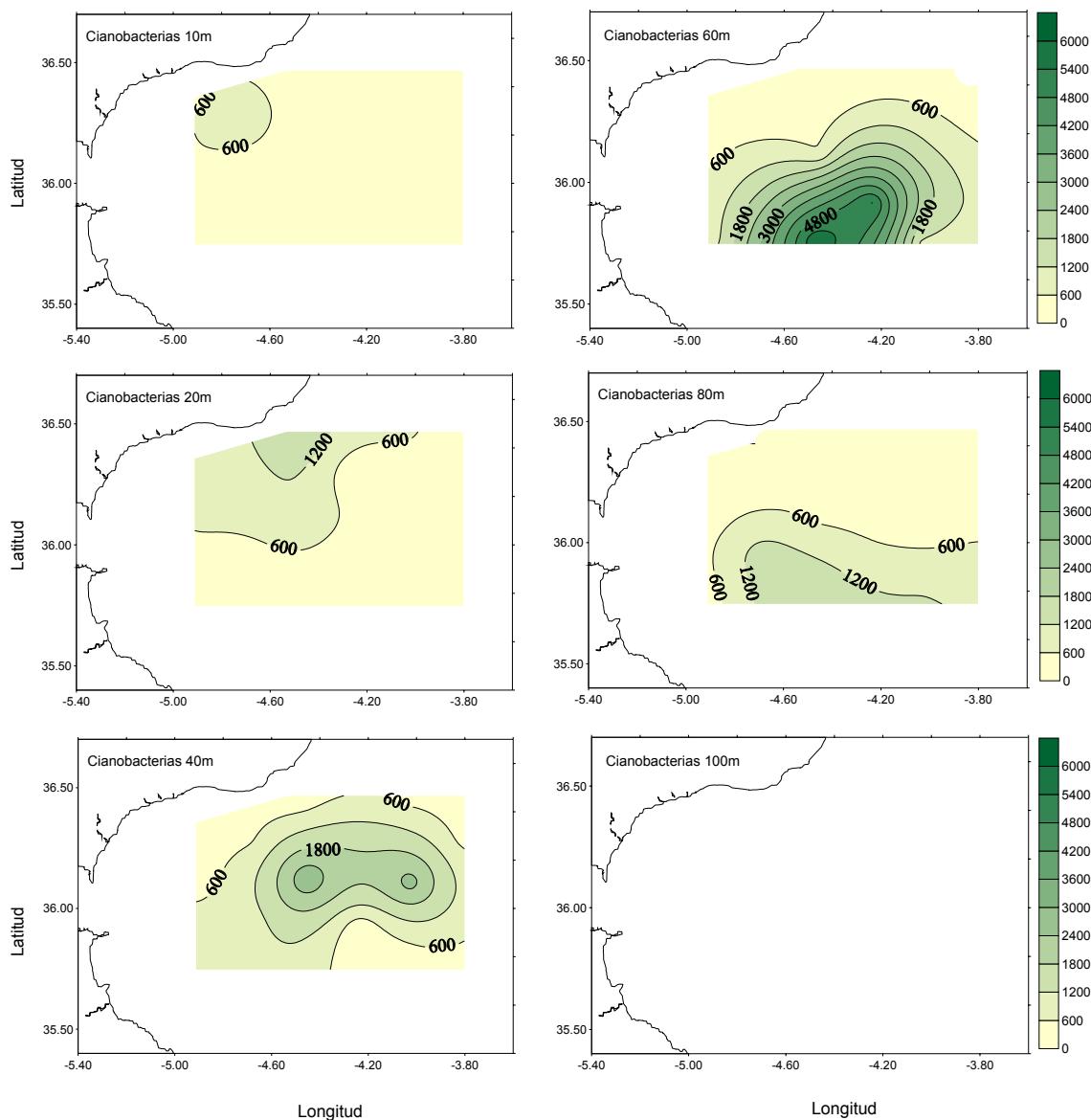


Figura A.43. Distribución horizontal de cianoficeas ($\text{células}\cdot\text{mL}^{-1}$) a 10, 20, 40, 60, 80 y 100 metros de profundidad correspondiente al muestreo con CTD de la campaña oceanográfica OMEGA. *Figure A.43. Horizontal distributions of cyanobacteria ($\text{cels}\cdot\text{mL}^{-1}$) at 10, 20, 40, 60, 80 and 100 meters depth in OMEGA cruise.*

Tradicionalmente, los estudios marinos sobre poblaciones fitoplanctónicas relacionan las mayores abundancias de nanoplankton con zonas más productivas (Arin et al., 2002; Tarran et al., 2006), donde la denominada *producción nueva* (Legendre & Le Fèvre, 1989) permite el desarrollo de células de mayor tamaño. La distribución de nanoplankton observada durante la campaña OMEGA parece ajustarse a dicho patrón general, en tanto en cuanto sus mayores abundancias aparecen asociadas a zonas con elevados niveles de producción primaria tales como el frente que bordea el límite septentrional del WAG y la región del afloramiento costero de Alborán (Arin et al., 2002). La mezcla en el Estrecho de Gibraltar de SAW con NACW, relativamente más

ricas en nutrientes (Gómez et al., 2000a), supone una inyección de nutrientes a las aguas superficiales de la región noroccidental del Mar de Alborán, que favorecen el desarrollo de elevados niveles fitoplanctónicos (Ruiz et al., 2001; Echevarría et al., 2002; Macías et al., 2006). El efecto fertilizante de este proceso, así como su escala espacial y temporal (Macías et al., 2007) parecen explicar las concentraciones de nanoplancton observadas en la zona del frente. Asimismo, el ascenso a la capa fótica de aguas frías y ricas en nutrientes como consecuencia de la dinámica vertical del afloramiento, es utilizada habitualmente para justificar las elevadas abundancias fitoplanctónicas descritas en la zona costera (Rodríguez et al., 1998; Morán & Estrada, 2001; Arin et al., 2002; Ramírez et al., 2005; Reul et al., 2005). Sin embargo, Rodríguez et al. (2001) demostraron la existencia de una relación directa entre la dinámica vertical de mesoscala y una abundancia relativa mayor de células grandes, independiente de la concentración de nutrientes. En cualquier caso, con independencia del mecanismo responsable, dichos estudios coinciden en la existencia de elevados niveles de nanoplancton asociados a esta zona, tal y como se observó en OMEGA.

A diferencia de la población anterior, el patrón de distribución de las cianofíceas es mucho más variable, y no siempre responde a un único factor (Waterbury et al., 1986). En general, sus mayores abundancias se observan habitualmente en niveles superficiales en zonas costeras, como consecuencia de una mayor concentración de nutrientes (Waterbury et al., 1986; Olson et al., 1990b; Partensky et al., 1996; Zubkov et al., 1998), su adaptación a condiciones de alta irradiancia (Waterbury et al., 1986) y su alta temperatura óptima de crecimiento (Moore et al., 1995). Sin embargo, su importancia relativa en la comunidad fitoplanctónica, junto con la de otros componentes picoplancíticos (Chisholm et al., 1988; Olson et al., 1990a), es mayor en ambientes oligotróficos y mesotróficos (Li et al., 1983; Partensky et al., 1996; Zubkov et al., 1998) debido a su capacidad para soportar bajas concentraciones de nutrientes (Waterbury et al., 1986). Estos patrones han sido también descritos en áreas del Mar de Alborán y cuencas adyacentes, tales como el afloramiento costero noroccidental (Reul et al., 2005), el frente Almería-Orán (Jacquet et al., 2002), y el Golfo de Cádiz (Zabala, 1999; Reul et al., 2006b). En nuestro caso, OMEGA parece reflejar dos situaciones claramente diferenciadas. La distribución observada en superficie es coherente con el patrón anterior, característico de regiones oceánicas templadas con aportes puntuales o permanentes de nutrientes en aguas superficiales (Partensky et al., 1996). En cambio, el

A.4.- Grupos funcionales de fitoplancton. Patrones de distribución espacial.

patrón detectado durante la malla de CTD en la región central del WAG (figuras A.43 y A.44) es similar al descrito en condiciones mesotróficas. En estas situaciones las cianoficeas aparecen con concentraciones menores que en el caso anterior, constituyendo un acusado máximo subsuperficial asociado a la profundidad del MPC (Olson et al., 1990b; Partensky et al., 1996).

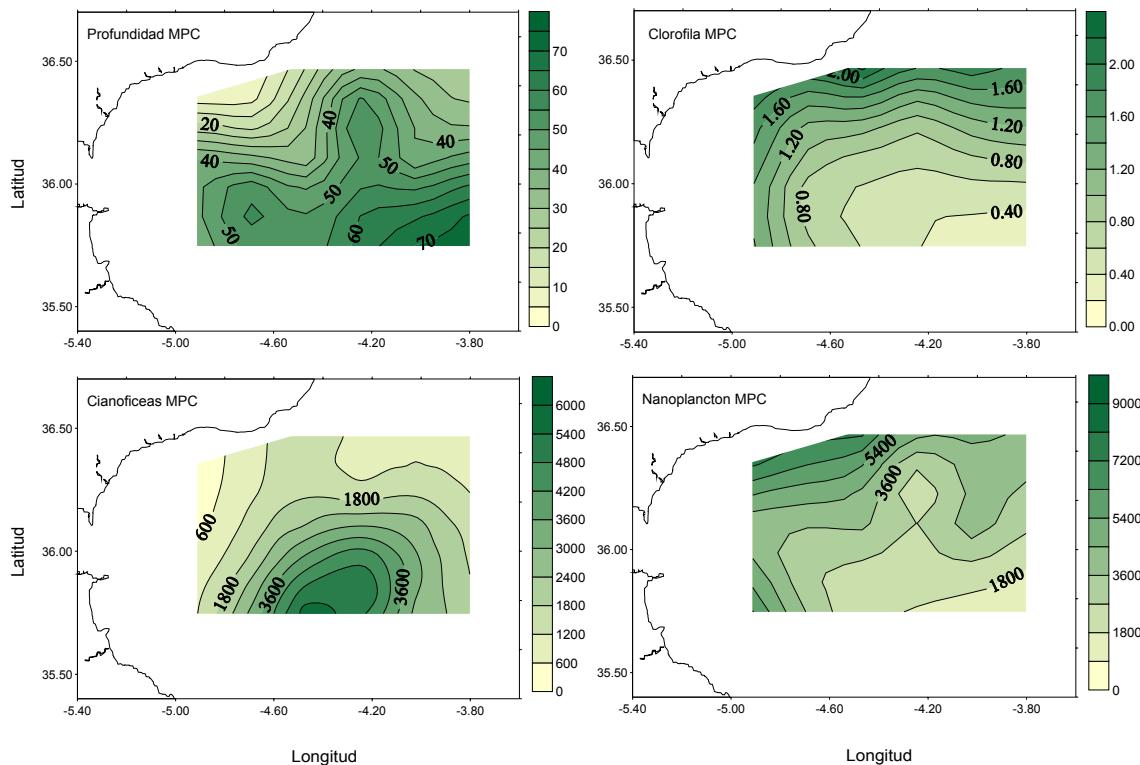


Figura A.44. Distribución horizontal de la profundidad (metros) del MPC, concentración de clorofila total (μgl^{-1}), y abundancias ($\text{cel}\cdot\text{mL}^{-1}$) de cianoficeas y nanoplankton correspondientes al MPC en la campaña OMEGA. *Figure A.44. Horizontal distribution of DCM, total chlorophyll concentration, and abundances ($\text{cel}\cdot\text{mL}^{-1}$) of cyanobacteria and nanoplankton at DCM in OMEGA cruise.*

La evolución temporal de las abundancias superficiales de estos grupos pone de manifiesto otro aspecto importante observado en OMEGA, la progresiva disminución de sus abundancias máximas a lo largo de la primera fase de la campaña, coincidiendo con los muestreos en continuo (tabla A.5). En el caso del nanoplankton, las concentraciones máximas fueron de aproximadamente $26000 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ en el primer muestreo, reduciéndose a $13000 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ en el segundo, y a $4300 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ en el tercero. Es decir, una disminución de un 50% y un 80% respectivamente. Las cianoficeas mostraron un descenso mayor, alcanzando un 92% entre la primera y la tercera pasada. Posteriormente, coincidiendo con el muestreo de CTD, las concentraciones de fitoplancton aumentaron (tabla A.5). Esta variación de las

abundancias fitoplanctónicas mostró una correlación negativa ($r = -0.994$ para el nanoplancton y $r = -0.987$ para las cianofíceas, $p < 0.05$) con la dinámica geostrófica observada en la zona. Durante la primera fase de la campaña, los valores de ADCP mostraron un importante aumento del transporte de agua atlántica en el dominio, que pasó de 0.04 Sv^3 en el primer muestreo a 0.71 Sv en el segundo y alcanzó los 0.92 Sv en el tercero, para disminuir posteriormente al comienzo de la malla de CTD (Vélez-Belchí et al., 2005). Este incremento estuvo acompañado de un aumento de la proporción de NACW asociada al AJ. Sin embargo, la magnitud del flujo de agua atlántica entrante, 17 veces mayor en el segundo muestreo y 23 en el tercero, y con velocidades geostróficas de hasta $128 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ (Vélez-Belchí et al., 2005), podrían haber neutralizado el papel fertilizador de dicha masa de agua, provocando el paulatino empobrecimiento de fitoplancton en el margen septentrional del WAG. Echevarría et al. (2002) describen efectos similares, aunque con incrementos menores del flujo, a lo largo del Estrecho de Gibraltar. Estos autores justifican la menor abundancia de fitoplancton en zonas con mayor flujo como consecuencia de la disminución del tiempo de residencia de los nutrientes, circunstancia que supone menos tiempo para su conversión en biomasa. Procesos parecidos han sido argumentados en otras zonas del Mediterráneo en relación a escalones superiores de la cadena trófica (Molinero et al., 2008). Finalmente, durante el último periodo de muestreo, correspondiente a la malla de CTD, la disminución del flujo estuvo acompañada de un incremento de las abundancias máximas de nanoplancton y cianofíceas, si bien estas se observaron en niveles subsuperficiales, y de la clorofila total (tabla A.5).

Muestreo	Nanoplancton	Cianofíceas	Clorofila total	Velocidad geostrófica	Flujo
Pasada 1	25677	22177	1.16	0.7	0.04
Pasada 2	13012	11050	1.85	1.09	0.71
Pasada 3	4380	1840	1.4	1.28	0.92
CTD	8427	5825	2.25	1.15	

Tabla A.5. Valores máximos de las abundancias de fitoplancton ($\text{cel} \cdot \text{mL}^{-1}$), clorofila total ($\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$), dinámica geostrófica ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$), y flujo (Sv) a lo largo de la campaña OMEGA. *Table A.5. Maximum values of phytoplankton groups abundances ($\text{cel} \cdot \text{mL}^{-1}$), total chlorophyll ($\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$), geostrophic velocity ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$) and flux (Sv) in the several phases of the OMEGA cruise.*

³ El “Sverdrup” (Sv) es una unidad de flujo, equivalente a $10^6 \cdot \text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. A modo de referencia, valores de flujo típicos de la Corriente del Golfo son 50-150 Sv (Pond & Pickard, 1983). Valores calculados en el Estrecho de Gibraltar se encuentran en torno a los 0.8 Sv (Basheck et al., 2001).

La distribución del fitoplancton menor de 20 μm observada en BIOMEGA revela de nuevo la existencia de acusadas diferencias entre los grupos identificados. La figura A.45 muestra las mayores abundancias de nanoplankton en niveles superficiales (10-20 m), claramente asociadas con la lengua de aguas viejas atlánticas (*old AW*) situada en el margen occidental de la malla. Por el contrario, sus concentraciones fueron menores en la región del WAG, donde sólo en niveles más profundos (60 metros) se observaron valores significativos (de hasta 15000 cels. $\cdot\text{mL}^{-3}$). Asimismo, los citogramas obtenidos en BIOMEGA indican la presencia de una población de criptomonadales, cuya distribución en el dominio muestreado es muy similar a la del grupo anterior (figura A.46) y a la descrita para las clorofilas (figuras A.28 y A.35). El patrón observado pone de manifiesto la asociación de las poblaciones de mayor tamaño con las zonas más productivas de la malla, de acuerdo con la situación descrita en OMEGA. Sin embargo, a diferencia de aquella campaña, en BIOMEGA las concentraciones más elevadas no proceden de la zona del AJ o del afloramiento costero, sino de una masa de agua advectada desde posiciones cercanas a la costa ibérica (Flexas et al., 2006).

A diferencia de los grupos anteriores, la población de cianofíceas presentó una distribución más heterogénea, sin un patrón claro en relación con las estructuras presentes en el dominio (figura A.47). Sus mayores concentraciones aparecen distribuidas en niveles subsuperficiales, constituyendo dos núcleos de abundancia en el margen este del WAG, asociado al gradiente de temperatura, y en la zona del giro ciclónico oriental respectivamente. Esta distribución contrasta con la observada en la campaña OMEGA, donde las mayores densidades de cianofíceas aparecen ocupando una mayor extensión en torno a la región central del WAG, claramente asociadas con la profundidad del MPC (entre 50 y 60 metros), en consonancia con la distribución en profundidad descrita en condiciones mesotróficas (Partensky et al., 1996). En BIOMEGA, esta circunstancia se observa únicamente en el margen occidental del núcleo ciclónico (figura A.48), donde como consecuencia de su dinámica divergente podría esperarse la situación contraria (Longhurst & Harrison, 1999; Estrada et al., 1993).

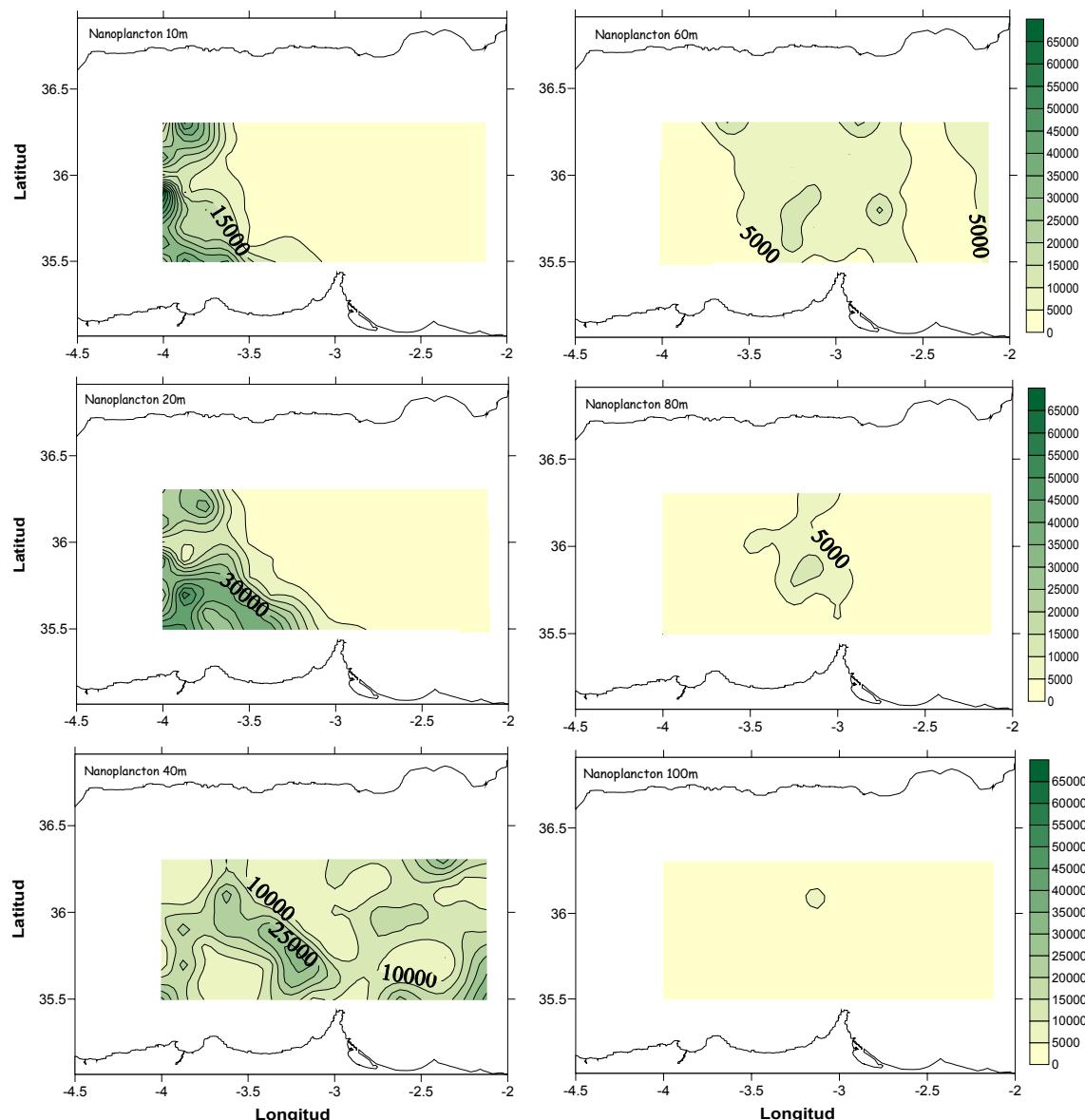


Figura A.45. Distribución horizontal de nanoplankton ($\text{cels}\cdot\text{mL}^{-1}$) a 10, 20, 40, 60, 80 y 100 metros de profundidad correspondiente al muestreo con CTD de la campaña oceanográfica BIOMEGA. *Figure A.45. Horizontal distributions of nanoplankton ($\text{cels}\cdot\text{mL}^{-1}$) at 10, 20, 40, 60, 80 and 100 meters depth in BIOMEGA cruise.*

A.4.- Grupos funcionales de fitoplancton. Patrones de distribución espacial.

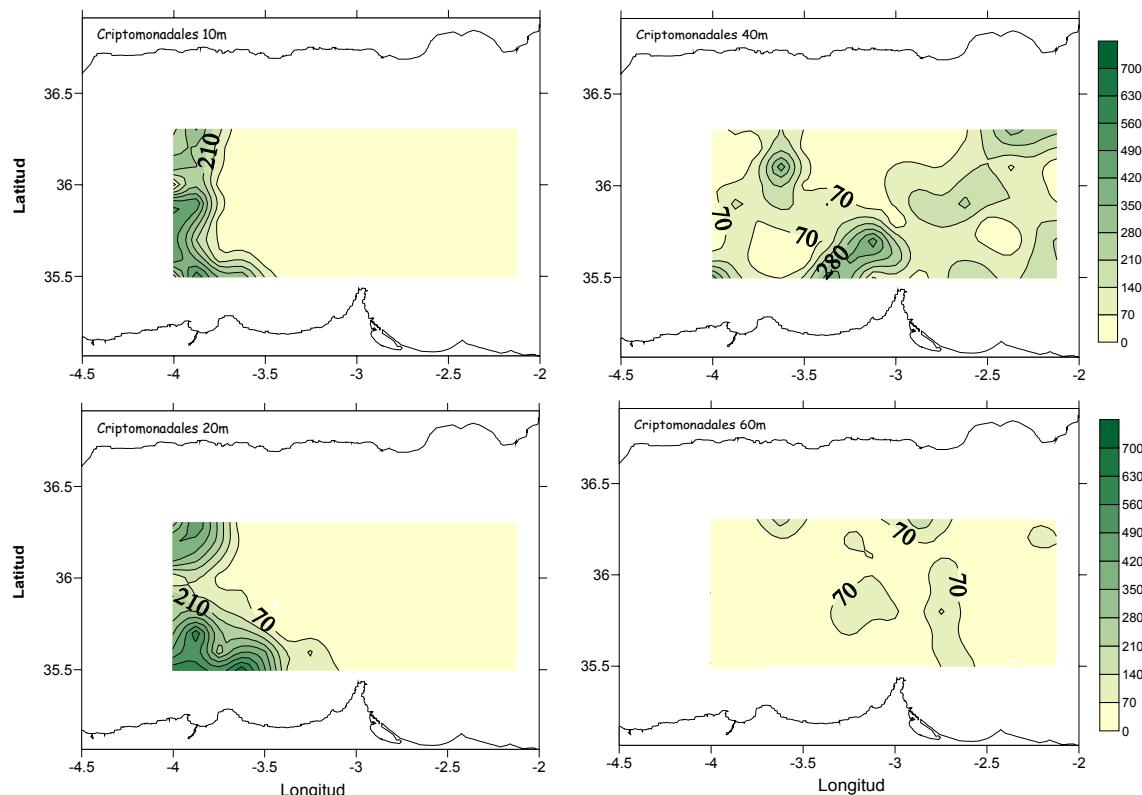


Figura A.46. Distribución horizontal de criptomonadas ($\text{cels}\cdot\text{mL}^{-1}$) a 10, 20, 40 y 60 metros de profundidad correspondiente al muestreo con CTD de la campaña oceanográfica BIOMEGA. Por debajo de 60 metros este grupo no fue detectado. *Figure A.46. Horizontal distributions of cryptomonads ($\text{cels}\cdot\text{mL}^{-1}$) at 10, 20, 40, 60, 80 and 100 meters depth in BIOMEGA cruise. Note that this group was not detected below 60 meters depth.*

A.- Hidrodinámica de mesoscala y distribución fitoplanctónica en el Mar de Alborán

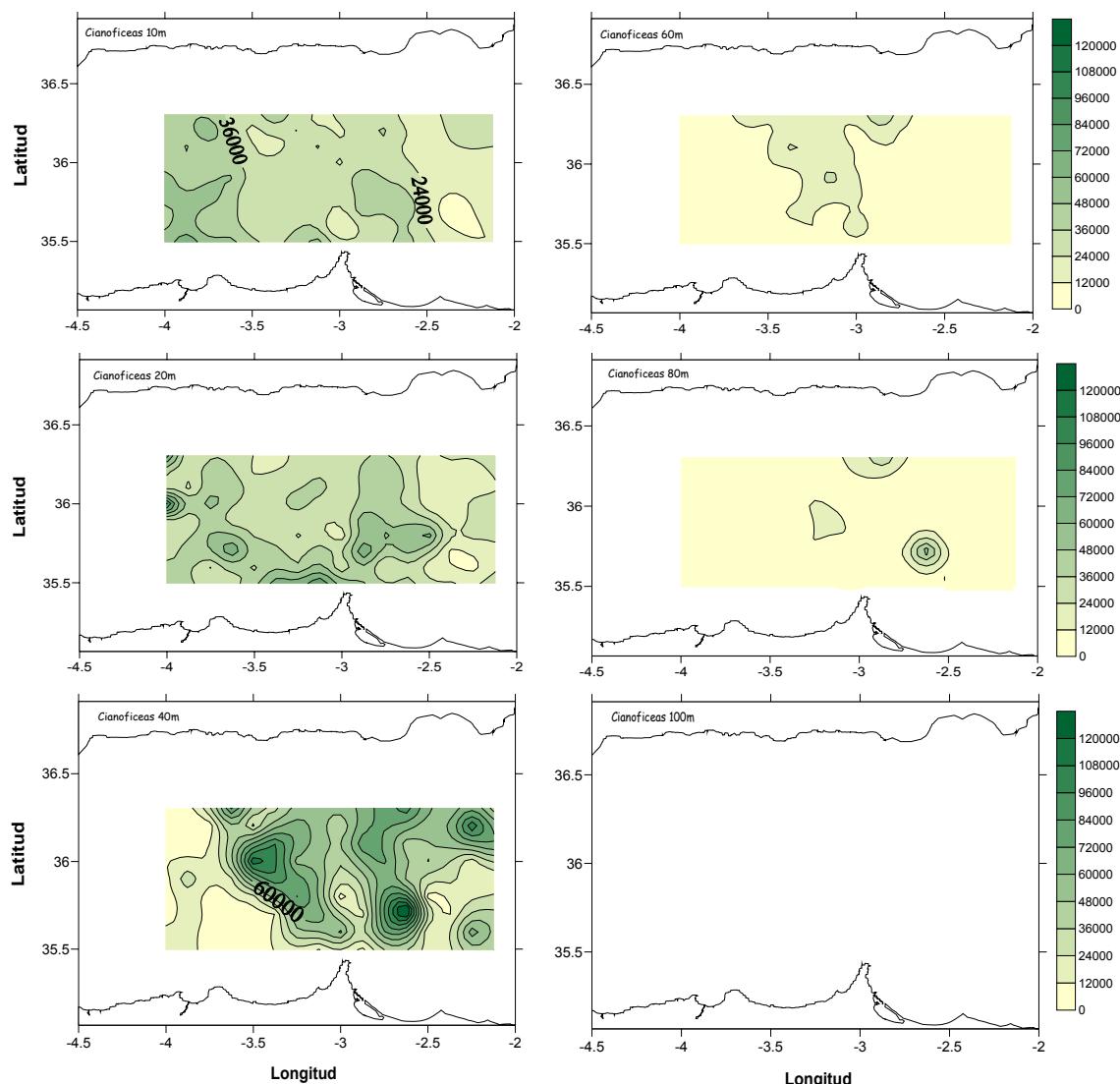


Figura A.47. Distribución horizontal de cianoficeas ($\text{cels}\cdot\text{mL}^{-1}$) a 10, 20, 40, 60, 80 y 100 metros de profundidad correspondiente al muestreo con CTD de la campaña oceanográfica BIOMEGA. *Figure A.47. Horizontal distributions of cyanobacteria ($\text{cels}\cdot\text{mL}^{-1}$) at 10, 20, 40, 60, 80 and 100 meters depth in BIOMEGA cruise.*

A.4.- Grupos funcionales de fitoplancton. Patrones de distribución espacial.

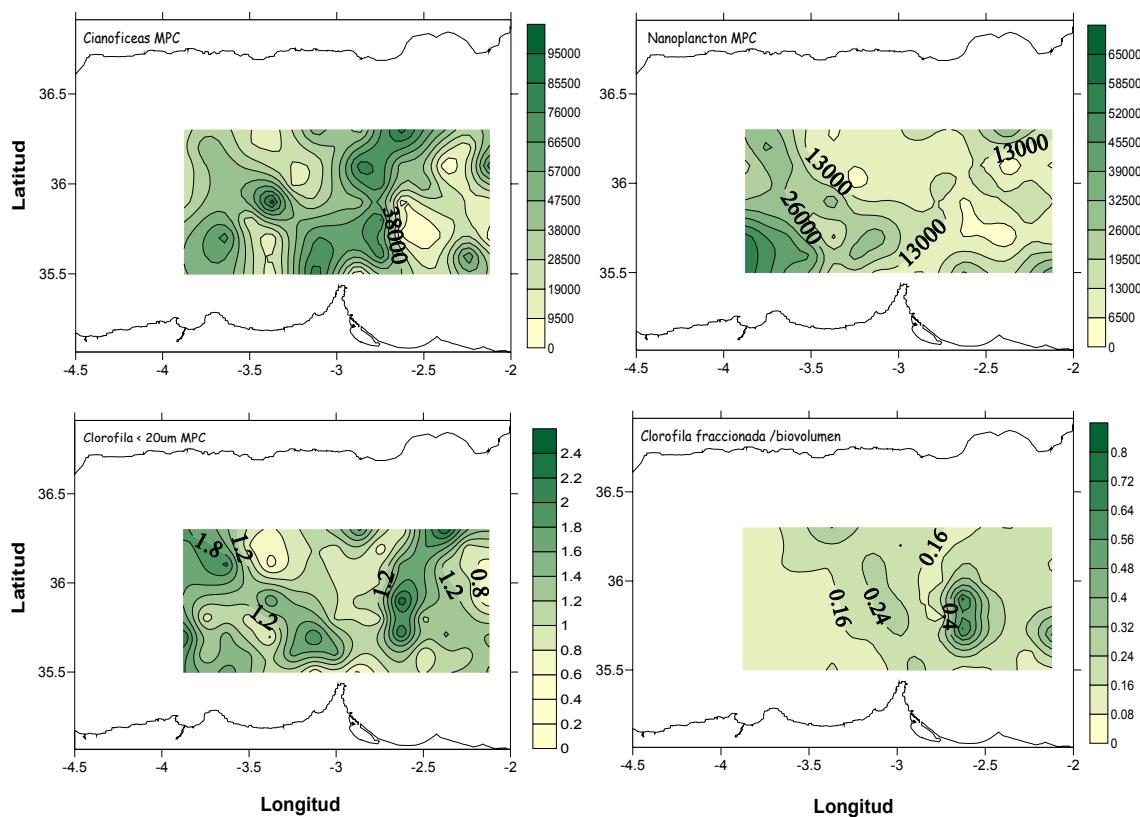


Figura A.48. Distribución horizontal de la concentración ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) de clorofila fraccionada menor de 20 μm , y abundancias ($\text{cels}\cdot\text{mL}^{-1}$) de cianoficeas y nanoplanciton correspondientes al MPC $<20\mu\text{m}$ en la campaña BIOMEGA. Además, se muestra la distribución de la razón clorofila $<20\mu\text{m}$ /biovolumen celular promedio ($\text{pg Chl}\cdot\mu\text{m}^{-3}$) en la profundidad del MPC. *Figure A.48. Horizontal distribution of 20 μm -fractionated chlorophyll concentration ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), and abundances ($\text{cels}\cdot\text{mL}^{-1}$) of cyanobacteria and nanoplankton at DCM $<20\mu\text{m}$ in BIOMEGA cruise. Distribution of the chlorophyll-biovolume ratio ($\text{pg Chl}\cdot\mu\text{m}^{-3}$) in the DCM depth is also shown.*

La distribución de los grupos anteriores es claramente observable en los correspondientes diagramas TS de la figura A.49. En ellos las poblaciones de mayor tamaño presentan sus abundancias más elevadas ocupando un estrecho rango de temperaturas (16-19°C), propio de la masa de aguas viejas atlánticas distribuida en niveles superficiales principalmente. Sin embargo, también se observaron altas densidades de criptomonadales a mayores profundidades, así como en zonas del diagrama TS con un mayor grado de mezcla. Por el contrario, las mayores concentraciones de cianoficeas se sitúan a mayor profundidad y con una distribución más amplia. Así, esta población se extiende hasta aguas más cálidas (19.5°C; ~36.2psu), así como frías y salinas (16°C; 36.65 psu), propias de los márgenes del WAG y el giro ciclónico respectivamente. Si bien esta ordenación refleja la distribución descrita anteriormente, también pone de manifiesto ciertas divergencias con el patrón de distribución de la clorofila menor de 20 μm .

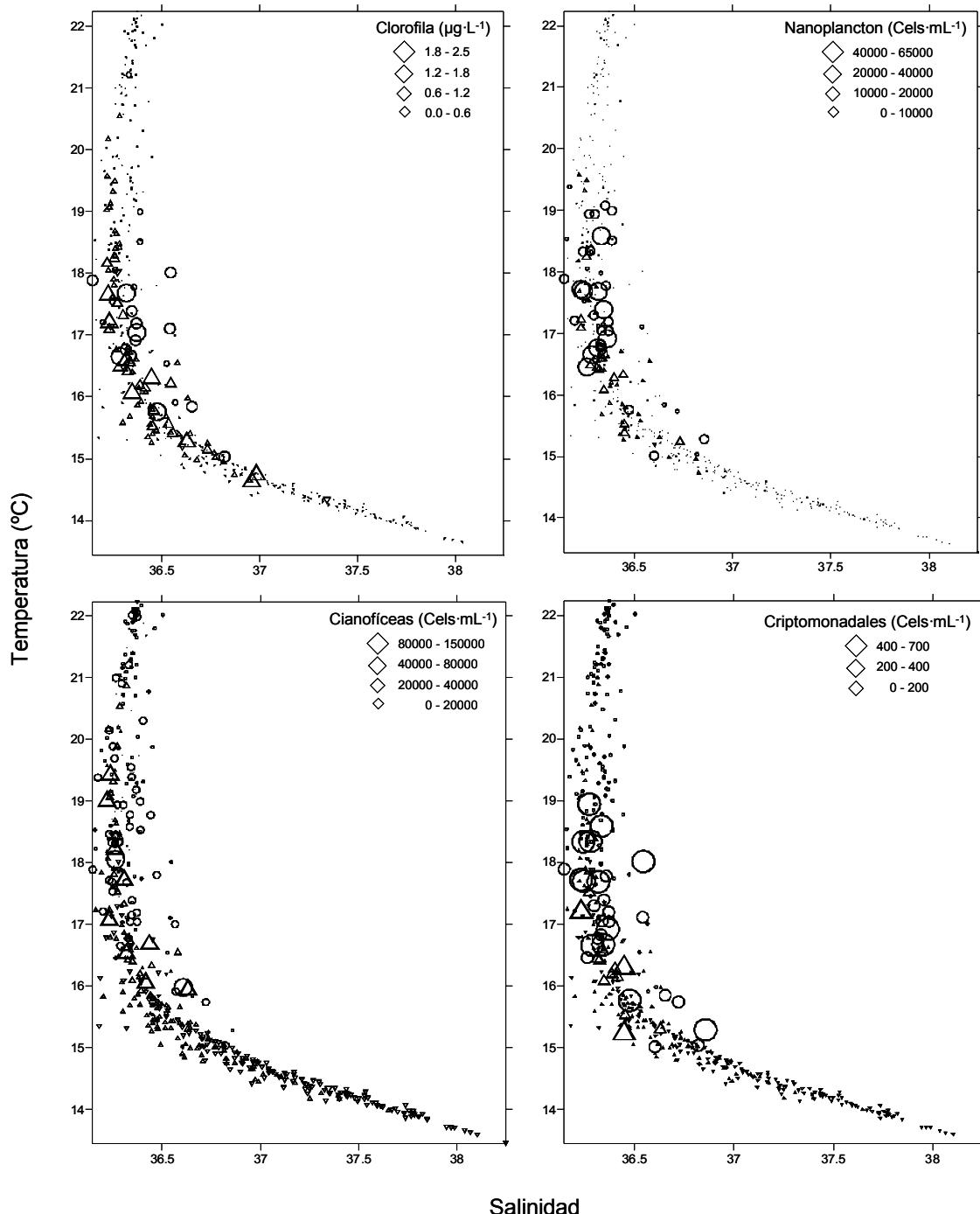


Figura A.49. Distribución de las concentraciones de clorofila fraccionada ($<20\mu\text{m}$), nanoplankton, cianoficeas y criptomonadales en el diagrama TS obtenido durante la campaña oceanográfica BIOMEGA. Las concentraciones se muestran agrupadas por profundidades: 10-20 metros (círculos), 40-60 metros (triángulos), y 80-100 metros (triángulos invertidos). *Figure A.49. Distribution of 20 μm -fractionated chlorophyll ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), nanoplankton, cyanobacteria, and cryptomonads in the TS diagram during the BIOMEGA cruise. Concentration values are shown in depth intervals: 10-20 meters (circles), 40-60 meters (triangles), and 80-100 meters (inverted triangles).*

Los diagramas TS muestran elevadas densidades fitoplanctónicas situadas entre los 18 y 19.5°C que no se corresponden con altas concentraciones de clorofila fraccionada. Esta circunstancia revela la baja contribución de las poblaciones más grandes a la abundancia

de dicho pigmento por encima de los 18°C en niveles superficiales, y en especial de las cianoficeas cuyas concentraciones fueron máximas este rango de temperaturas en niveles subsuperficiales. Por el contrario, la figura A.49 pone de manifiesto la presencia en niveles subsuperficiales (60 metros en este caso) de elevadas concentraciones de clorofila asociadas a aguas frías (<15°C) y salinas (~37 psu), coincidentes con bajas densidades de fitoplancton que sugiere la existencia de procesos fotoadaptativos asociados al núcleo ciclónico. Conclusiones similares se deducen del patrón de distribución de la clorofila fraccionada por biovolumen celular (figura A.48), que muestra elevados valores asociados a la zona del giro clónico. Si bien este patrón presenta índices ligeramente mayores asociados al WAG, la distribución observada no se corresponde exactamente a la esperada de una respuesta puramente fotoadaptativa del fitoplancton, con una mayor incidencia de estos procesos en zonas oligotróficas (Cullen, 1982; Li, 1994). Esta situación “anómala” parece estar relacionada con la hidrodinámica presente en la zona. Como se recoge en el apartado A.3, la existencia de un núcleo de velocidades descendentes en el curso de la corriente geoestrófica anterior al giro ciclónico (Flexas et al., 2006) sugiere un origen advectivo de esta biomasa, que podría haber sido por tanto transportada desde niveles más superficiales.

Estas y otras características revelan importantes diferencias entre los patrones de distribución fitoplancótica observados en OMEGA y BIOMEGA. Como se muestra en la tabla A.6, las diferencias entre ambas campañas no se restringen al origen de los distintos grupos analizados, sino que se extienden también a las concentraciones detectadas en cada caso. Su comparación muestra un notable aumento de la abundancia de los principales grupos en la campaña BIOMEGA, cuyas densidades máximas fueron en todos los casos más elevadas que en OMEGA. En esta última la concentración de nanoplanctón alcanzó las $25000 \text{ cels}\cdot\text{mL}^{-1}$, mientras que en BIOMEGA se detectaron abundancias superiores a las $60000 \text{ cels}\cdot\text{mL}^{-1}$. Las diferencias fueron notablemente mayores en el caso de las cianoficeas. En OMEGA este grupo mostró abundancias de hasta $22000 \text{ cels}\cdot\text{mL}^{-1}$, claramente inferiores a las $100000 \text{ cels}\cdot\text{mL}^{-1}$ detectadas en diversas muestras de BIOMEGA, o a la densidad máxima de $146000 \text{ cels}\cdot\text{mL}^{-1}$ que alcanzaron en esta última campaña. Estos resultados ponen de manifiesto una elevada riqueza fitoplancótica en BIOMEGA, no sólo respecto a OMEGA, sino también en relación a otros estudios desarrollados en el Mar de Alborán y cuencas adyacentes (tabla A.6). Si bien un análisis preliminar de los datos podría sugerir valores exagerados de las

abundancias detectadas, el examen detallado de las muestras obtenidas en cada campaña y de los citogramas generados nos permite garantizar la bondad de los valores descritos. Asimismo, los niveles de abundancia observados en BIOMEGA se encuentran dentro del rango de valores expuestos por otros autores en diversas regiones oceánicas, tales como el Atlántico Nororiental (Partensky et al., 1996; Zubkov et al., 1998), Atlántico Sur (Zubkov et al., 1998), Océano Pacífico y Mar de Arabia (Waterbury et al., 1986). Todos estos trabajos recogen la presencia de elevadas concentraciones de cianofíceas asociadas a condiciones tróficas favorables (mesotróficas), como consecuencia de afloramientos o condiciones turbulentas que suponen un mayor aporte de nutrientes. Si bien en nuestro caso no es posible determinar la importancia de este último aspecto, las densidades observadas sugieren la existencia de un marco más productivo que el encontrado en la campaña OMEGA.

A.4.- Grupos funcionales de fitoplancton. Patrones de distribución espacial.

Zona	Campaña	Muestreo	Cianoficeas	Nanoplankton	Referencia
		Pasada 1	$2.22 \cdot 10^4$	$2.57 \cdot 10^4$	
	<i>OMEGA</i>	Pasada 2	$1.1 \cdot 10^4$	$1.3 \cdot 10^4$	
	(Oct.1996)	Pasada 3	$1.84 \cdot 10^3$	$4.38 \cdot 10^3$	
		CTD	$5.82 \cdot 10^3$	$8.43 \cdot 10^3$	
Mar de Alborán Occidental	<i>BIOMEGA</i> (Oct. 2003)		$1.47 \cdot 10^5$	$6.38 \cdot 10^4$	
	<i>PROYECTO CANIGO</i> (1996-1997)		$3.5 \cdot 10^4$		Reul et al. (2005)
Frente Almería- Orán	<i>OMEGA</i> (Nov-Dic 1996)	S1	$3.54 \cdot 10^4$	$3.7 \cdot 10^4$	
		S2	$4.92 \cdot 10^4$	$7.4 \cdot 10^4$	
		S3	$4.67 \cdot 10^4$	$4.4 \cdot 10^4$	
	<i>ALMOfRONT-2</i> (1997-1998)		$4.5 \cdot 10^4$		Jacquet et al. (2002)
Golfo de Cádiz	<i>ICTIOALBORAN'95</i>		$3 \cdot 10^4$		Zabala (1999)
	<i>GOLFO'01</i>		$9 \cdot 10^4$	$6 \cdot 10^4$	Reul et al. (2006b)
Océano Atlántico (Afloramiento Mauritania)	<i>AMT 3</i> (Sep-Oct 1996)		10^5 ($2 \cdot 10^5$)*		Zubkov et al. (1998)
	<i>EUMELI 3-5</i> (1991- 1992)		$6 \cdot 10^4$		Partensky et al. (1996)
Océano Pacífico (Costas de Perú)		(Marzo 1978)	$9 \cdot 10^4$		
Mar de Arabia (Costa de Pakistán)		(Enero 1977)	$1.5 \cdot 10^5$		Waterbury et al. (1986)
Mar de los Sargazos		(Oct. 1981/Abril 1984)	10^4		
Atlántico NE (giro anticiclónico)	<i>POMME 3</i> (Ago.-Oct. 2001)		$7 \cdot 5 \cdot 10^3$		Fernández et al. (2008)

Tabla A.6. Concentración ($\text{cel} \cdot \text{mL}^{-1}$) de nanoplankton y cianoficeas en OMEGA, BIOMEGA y diversas campañas oceanográficas. *Se corresponde con concentraciones detectadas a 36°S . Table A.6. Concentration ($\text{cel} \cdot \text{mL}^{-1}$) of nanoplankton and cyanobacteria in OMEGA and BIOMEGA cruises as well as in other oceanographic zones. *It corresponds to abundances observed at 36°S .

Distribución vertical de las variables a lo largo de la corriente.

Con la intención de ilustrar la relación entre el marco físico y el fitoplancton en la campaña BIOMEGA, en este apartado se muestra la distribución vertical de las distintas variables, a lo largo del movimiento principal de la corriente (figura A.7). Los trayectos seleccionados, a los que hemos denominado transectos, se sitúan según el sentido de la corriente geostrófica (figura A.20), de izquierda a derecha en los gráficos, teniendo en cuenta las distribuciones de altura dinámica (figura A.19) y velocidad vertical (figura A.23) observadas durante dicha campaña. Esta estrategia determina que la secuencia espacial de las estaciones que conforman los transectos no siempre se corresponda con la secuencia cronológica seguida durante el muestreo de las mismas. Sin embargo su representación permite mostrar diferentes situaciones desde el punto de vista hidrodinámico que complementan la visión general del marco físico en el que transcurre la campaña y su impacto sobre la distribución fitoplanctónica. Asimismo, sus resultados han sido de gran utilidad para seleccionar las zonas de estudio de la estructura de tamaños del fitoplancton durante la campaña BIOMEGA.

Todos los transectos realizados se encuentran en los márgenes del WAG. El transecto 1 discurre en dirección Norte a lo largo del límite occidental del giro anticiclónico, atravesando una zona de ligero ascenso continuada por un progresivo descenso hasta casi su final (figuras A.7 y A.50). El transecto 3 muestra una situación opuesta. Situado en el margen Este del WAG, recorre en su inicio un pequeño núcleo de velocidades negativas seguido de una potente zona de ascensos. La trayectoria del transecto 2, único que recorre todo el perímetro del WAG, atraviesa un mayor número de núcleos de velocidades verticales que se caracterizan por una alternancia de ascensos y descensos.

El transecto 1 (figura A.51) muestra un buen ajuste entre la distribución de la clorofila total y fraccionada menor de 20 μm , así como con las poblaciones de nanoplancton y criptomonadales. Por el contrario, la disposición y abundancia de la clorofila mayor de 20 μm sugiere una escasa contribución del microplancton a la concentración total del pigmento. A lo largo del transecto es posible observar cómo estos descriptores ocupan niveles más profundos conforme avanzamos en su recorrido hacia el WAG, con las mayores abundancias situadas entre las isotermas de los 16 y 18°C principalmente. Sin embargo, las concentraciones más elevadas aparecen asociadas a la estación 34, en una

zona caracterizada por un mayor espesor de las aguas cálidas del WAG y fuertes descensos (hasta $-15 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$) en un corto espacio. Esta circunstancia sugiere una advección de la biomasa fitoplanctónica más pequeña hacia niveles más profundos, donde las condiciones son probablemente más favorables para su desarrollo. El transecto 3 (figura A.52) refleja una situación diferente. En este caso las aguas cálidas, con temperaturas superficiales más elevadas, ocupan la capa superior durante todo su recorrido, y la distribución de las clorofilas a lo largo del transecto muestra dos núcleos de abundancia. El primero presenta una elevada concentración de clorofila menor de $20\mu\text{m}$ asociada a la estación 106, coincidiendo de nuevo con una zona de intensos descensos ($-12 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$) y en torno a los $16-18^\circ\text{C}$. El segundo, en el que predomina la fracción de mayor tamaño, ocupa una posición algo más profunda en una región con velocidades ascendentes de hasta $14.7 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$ (estación 96). El transecto 2 (figura A.53) se extiende por todo el perímetro muestreado del WAG. Esta circunstancia determina una importante influencia de la capa de aguas cálidas, cuyo espesor es mayor en todo el transecto. Al igual que en los anteriores, la biomasa fitoplanctónica aparece acumulada entre los 20 y 60 metros de profundidad, aunque las mayores abundancias se observan a 40 metros entre las estaciones 80 y 50, situadas principalmente en una zona con velocidades verticales negativas (figura A.50). En ellas los grupos menores de $20\mu\text{m}$ contribuyen en mayor medida a la concentración total de clorofila, si bien la fracción de mayor tamaño presentó concentraciones elevadas en la estación 66.

El patrón descrito en estos transectos sugiere una contribución desigual de las distintas fracciones fitoplanctónicas a la abundancia total en relación con la hidrodinámica vertical. Las mayores contribuciones del fitoplancton menor de $20 \mu\text{m}$ (nanoplancton y criptomonadales principalmente) a la concentración total de la clorofila se observan bajo condiciones de fuertes descensos. Por el contrario, las elevadas abundancias de la fracción de mayor tamaño aparecen asociadas a una intensa dinámica vertical ascendente. Esta situación es coherente con las observaciones realizadas por Rodríguez et al. (1998, 2001) en el Mar de Alborán, en tanto en cuanto la abundancia relativa del fitoplancton de mayor tamaño es más elevada en zonas de ascensos, mientras que los grupos más pequeños ven reforzada su presencia bajo dinámicas descendentes. No obstante, nuestros resultados no son tan simples. Como se describe en el apartado A.5, el núcleo de clorofila mayor de $20\mu\text{m}$ asociado a la estación 96, situada en zona de fuertes ascensos, refleja una elevada producción de pigmentos como resultado de

procesos fotoadaptativos y no de acumulación de biomasa. Por otro lado, la presencia de ascensos y descensos en otras zonas no supone una mayor contribución de una u otra fracción fitoplancótica. Esta situación es observable en los transectos 1 y 2, donde la dinámica ascendente (figura A.50) que caracteriza las estaciones 43-33 y 86-84 no se ve reflejada en una mayor abundancia de fitoplancton más grande. Si bien la mayor resolución espacial del campo de velocidades verticales (el muestreo biológico no incluye las estaciones 43, 33 y 85) no permite relacionar los mayores ascensos con la concentración de fitoplancton en todo el transecto, según el patrón descrito anteriormente (Rodríguez et al., 1998, 2001) cabría esperar concentraciones más elevadas de la fracción mayor de 20 μm entre las estaciones 42-32, y especialmente entre la 86 y la 84 donde la hidrodinámica vertical es más intensa.

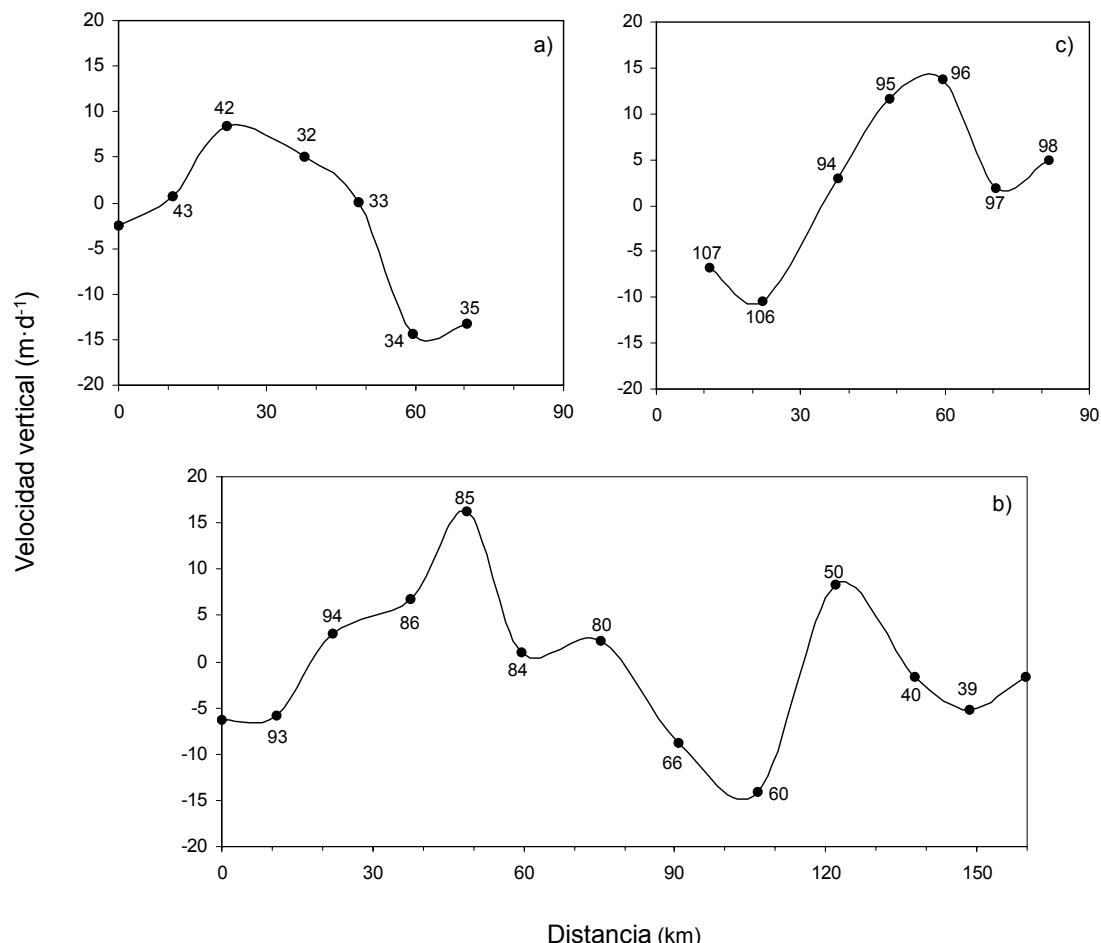


Figura A.50. Valores de la velocidad vertical ($\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$) a 60 metros de profundidad a lo largo del transecto 1 (a), transecto 2 (b) y transecto 3 (c). Nótese que no todas las estaciones incluidas en la figura presentan medidas de las variables biológicas. *Figure A.50. Vertical velocity ($\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$) against distance (km) at 60 meters depth, corresponding to transect 1 (a), transect 2 (b) and transect 3 (c). Numbers indicate the station identification. Note that not all the stations were sampled for biological analyses.*

A.4.- Grupos funcionales de fitoplancton. Patrones de distribución espacial.

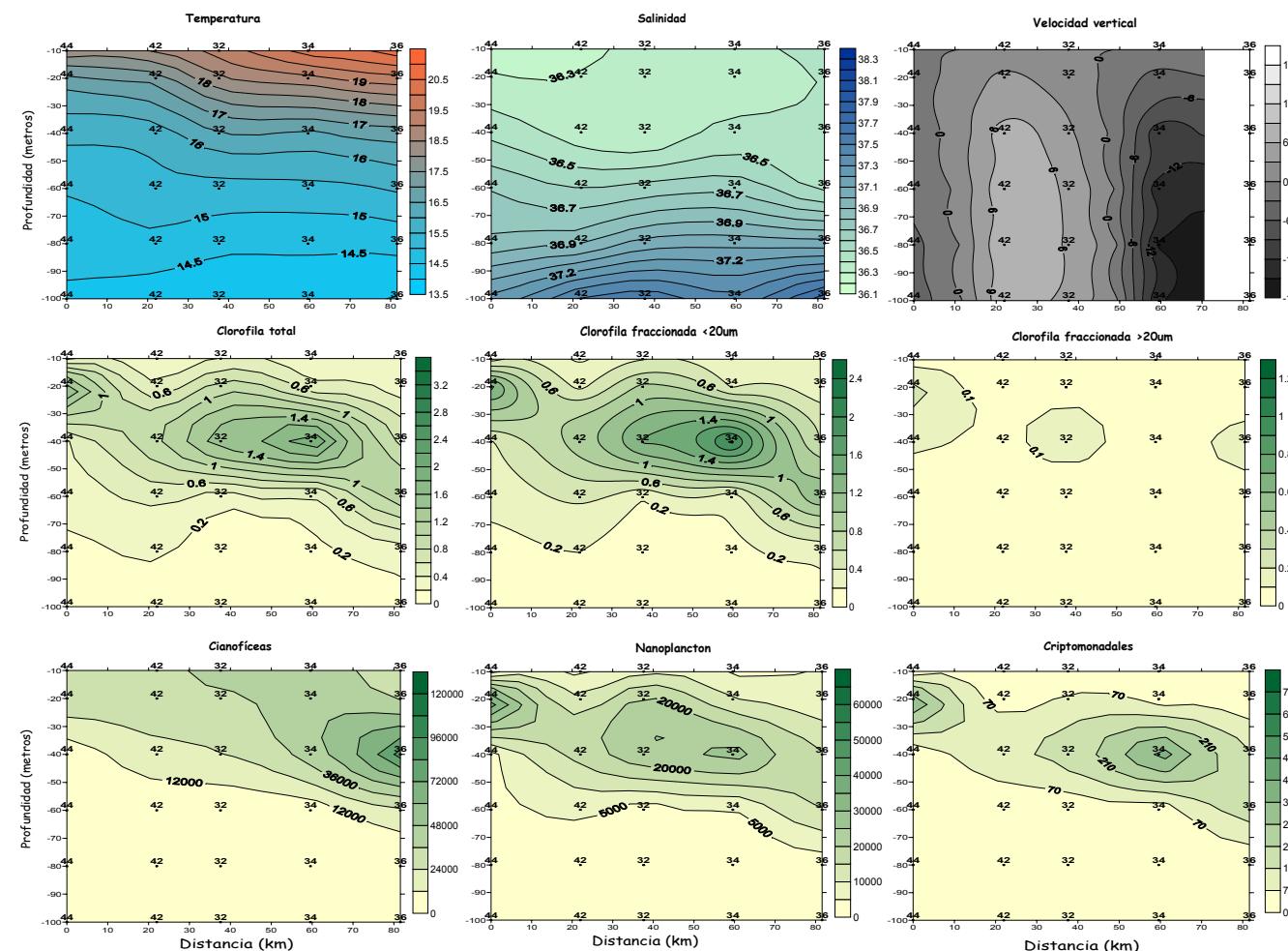


Figura A.51. Distribución de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), salinidad (psu), velocidad vertical ($\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$), clorofilas total y fraccionada ($\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$), y fitoplancton menor de $20\mu\text{m}$ ($\text{Cels} \cdot \text{ml}^{-1}$) a lo largo del transecto 1. Los números sobre los puntos se corresponden con la estación muestreada. *Figure A.51.Distribution of temperature ($^{\circ}\text{C}$), salinity (psu), Vertical velocity ($\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$), total and fractionated chlorophyll ($\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$), and phytoplankton less than $20\mu\text{m}$ ($\text{Cels} \cdot \text{ml}^{-1}$) along the transect 1. The number of the sampling station is indicated at all depths.*

A.- Hidrodinámica de mesoscala y distribución fitoplanctónica en el Mar de Alborán

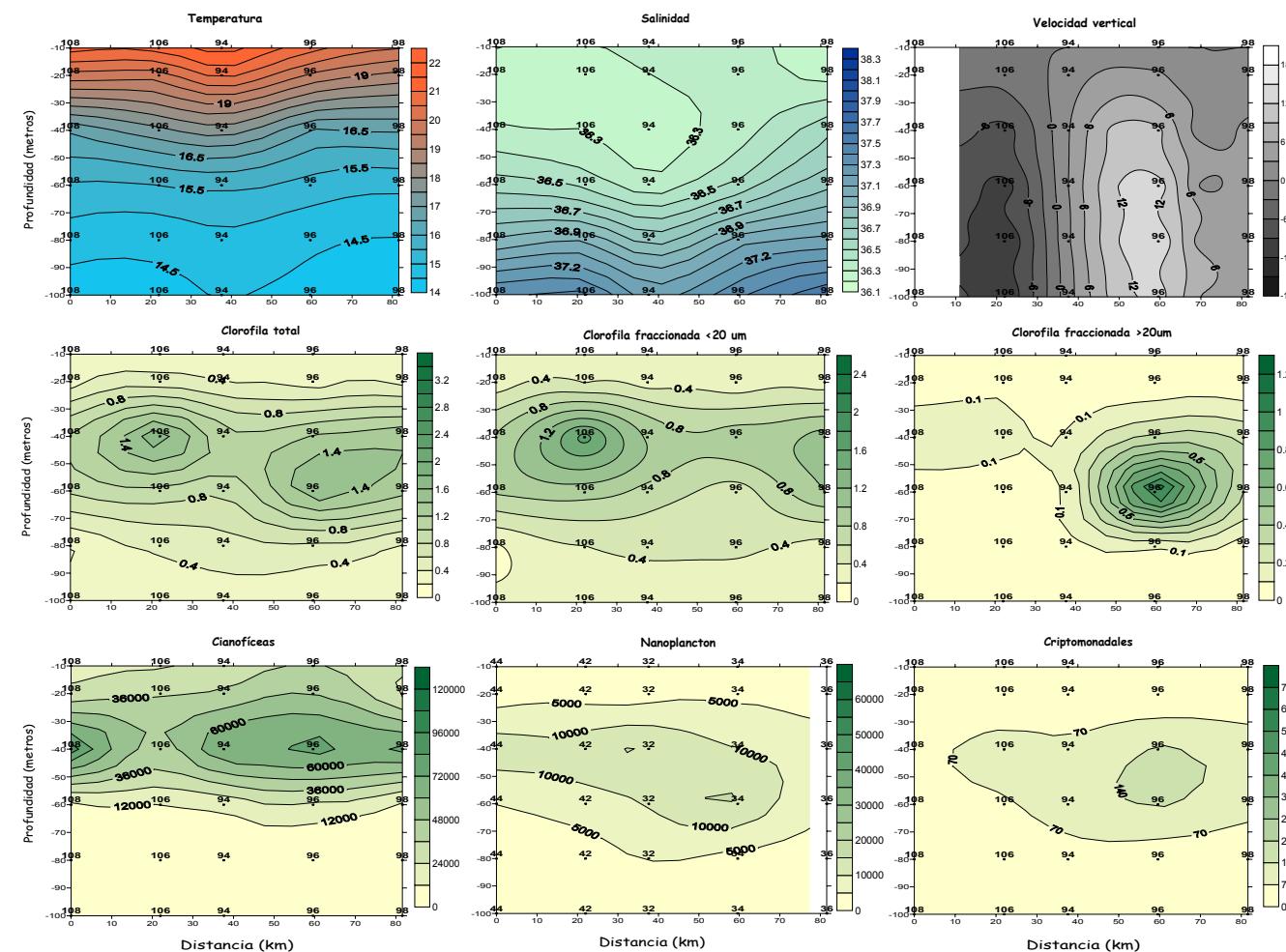


Figura A.52. Distribución de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), salinidad (psu), velocidad vertical ($\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$), clorofilas total y fraccionada ($\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$), y fitoplancton menor de $20\mu\text{m}$ ($\text{Cels} \cdot \text{ml}^{-1}$) a lo largo del transecto 3. Los números sobre los puntos se corresponden con la estación muestreada. *Figure A.52.Distribution of temperature ($^{\circ}\text{C}$), salinity (psu), Vertical velocity ($\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$), total and fractionated chlorophyll ($\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$), and phytoplankton less than $20\mu\text{m}$ ($\text{Cels} \cdot \text{ml}^{-1}$) along the transect 3. The number of the sampling station is indicated at all depths.*

A.4.- Grupos funcionales de fitoplancton. Patrones de distribución espacial.

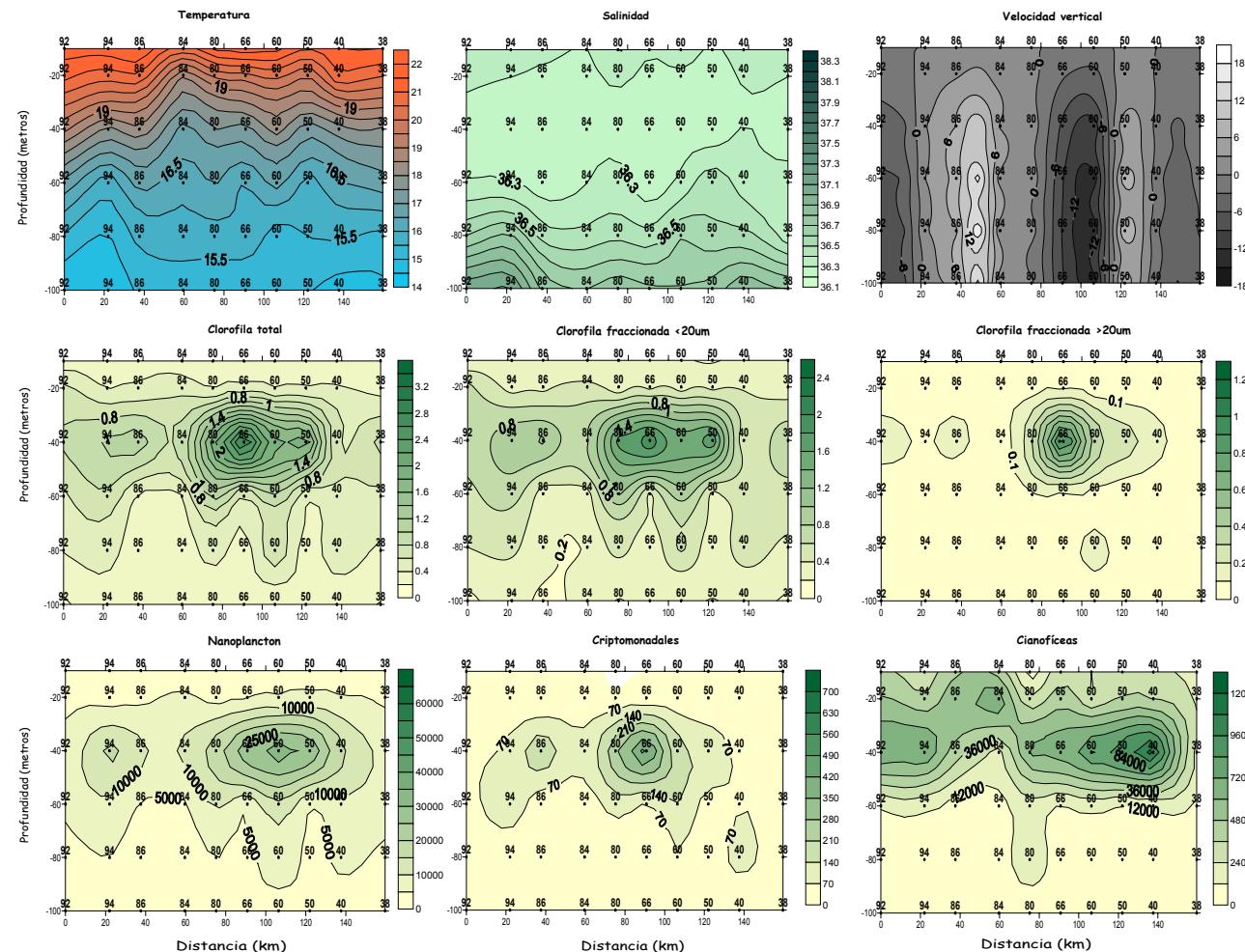


Figura A.53. Distribución de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), salinidad (psu), velocidad vertical ($\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$), clorofilas total y fraccionada ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), y fitoplancton menor de $20\mu\text{m}$ ($\text{Cels}\cdot\text{ml}^{-1}$) a lo largo del transecto 2. Los números sobre los puntos se corresponden con la estación muestreada. *Figure A.53.Distribution of temperature ($^{\circ}\text{C}$), salinity (psu), Vertical velocity ($\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$), total and fractionated chlorophyll ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), and phytoplankton less than $20\mu\text{m}$ ($\text{Cels}\cdot\text{ml}^{-1}$) along the transect 2. The number of the sampling station is indicated at all depths.*

A.5. Estructura de tamaños.

La distribución vertical de la clorofila observada durante la campaña OMEGA (apartado A.3) pone de manifiesto la presencia de máximos subsuperficiales cuya posición y abundancia se encuentran estrechamente relacionadas con las estructuras hidrodinámicas presentes en la zona. Los perfiles de biovolumen obtenidos (figura A.54) muestran un claro ajuste de la biomasa fitoplanctónica mayor de 2 μm con el patrón anterior. Los valores más elevados de biovolumen total (de hasta $54.1 \cdot 10^4 \mu\text{m}^3 \cdot \text{mL}^{-1}$) aparecen asociados a MPC más intensos y superficiales en las estaciones situadas en los márgenes del WAG y bajo la influencia del chorro de agua atlántica. Por el contrario, las biomassas más pequeñas (con valores mínimos de $2 \cdot 10^4 \mu\text{m}^3 \cdot \text{mL}^{-1}$) se corresponden con MPC más profundos y escasos, propios de las estaciones correspondientes al centro del WAG. Esta distribución en profundidad es coherente con las observaciones realizadas por Rodríguez et al. (1998) en el mismo giro anticiclónico durante campaña IctioAlboran (julio 1992). Estos autores describen un aumento del biovolumen de las fracciones de mayor tamaño de las estructuras anticiclónicas a los giros ciclónicos presentes en el Mar de Alborán. Nuestros resultados apuntan por tanto a la acumulación de fitoplancton como mecanismo principal para explicar las concentraciones del pigmento fotosintético al nivel de los MPC (Ruiz et al., 1996).

Únicamente en las estaciones 6 y 10 se observan ciertas divergencias con el patrón anterior. En ellas la posición de los máximos de biomasa se encuentra desplazada en relación a los MPC, que ocupan niveles inferiores. En estas situaciones, con máximos más profundos y pobres, podría esperarse que la fotoadaptación fuese el mecanismo responsable de las concentraciones de clorofila (Estrada et al., 1993; Ruiz et al., 1996). Sin embargo, la relación clorofila total/biovolumen total, cuyos valores en estas estaciones son similares al resto de los MPC, y la correlación entre biomasa y clorofila ($r^2=0.760$; $P<0.01$) parecen descartar dicha posibilidad. Por otro lado, los MPC profundos y con bajas concentraciones de clorofila suelen caracterizarse por una mayor presencia de células pequeñas, cuyo menor tamaño las hacen más eficientes en condiciones de baja irradiancia (Kirk, 1994), en relación con los MPC superficiales (Chisholm, 1992; Rodríguez et al., 1998). Si bien nuestros datos no nos permiten confirmar esta circunstancia, la distribución y elevada abundancia de cianofíceas a esas profundidades (figura A.43) en la campaña OMEGA sugieren el desarrollo de

poblaciones picoplanctónicas, cuya contribución en términos de biovolumen es menor, como proceso responsable del desajuste entre los MPC y los máximos de biomasa en esas estaciones.

La composición de los MPC muestra una mayor contribución de la fracción nanoplanctónica a la biomasa total en las estaciones bajo la influencia del WAG, con porcentajes de hasta el 83% (estación 6, 50 metros), mientras que el microplancton presentó sus mayores proporciones en las estaciones asociadas al frente noroccidental, donde alcanza valores del 57% (estación 1, 40 metros). Esta variabilidad entre profundidades y estaciones es puesta de manifiesto en los perfiles verticales de los valores promedios (figura A.55). Estos muestran un comportamiento similar de las dos fracciones de tamaño consideradas, con un máximo de biomasa a 40 metros de profundidad seguido de una disminución en niveles inferiores, y un ligero aumento a 80 metros. En cambio, los promedios obtenidos en relación con la hidrodinámica vertical revelan diferentes distribuciones de la biomasa en zonas de ascensos y descensos. Estos perfiles muestran una predominancia del nanoplancton en estaciones situadas en regiones con dinámicas descendentes, especialmente en los primeros 40 metros, mientras que el microplancton presenta un máximo de biomasa a la misma profundidad en condiciones de ascensos.

Los espectros de tamaño obtenidos incluyen partículas fitoplanctónicas en el rango comprendido entre las 2 y las 70 μm de DEE (es decir, de 4 a 131072 μm^3 aprox.) principalmente. La distribución de la abundancia fitoplanctónica a lo largo de las clases de tamaño mostró en todos los casos relaciones lineales significativas ($p<0.001$), con pendientes que varían de -0.69 a -1.21 (tabla 1 anexo). La distribución en profundidad de las pendientes promedio no refleja los cambios subsuperficiales de biovolumen descritos anteriormente, si bien entre los 50 y 70 metros se observa una disminución de la pendiente en valor absoluto, poniendo de manifiesto una predominancia relativa de las células de mayor tamaño. Asimismo, los perfiles de biovolumen obtenidos en zonas de ascensos se traducen en pendientes promedio ligeramente menos negativas entre los 30 y 50 metros de profundidad. En cualquier caso, resulta complicado obtener conclusiones a partir de estos promedios, dada la elevada varianza asociada, como consecuencia de las grandes diferencias existente entre estaciones.

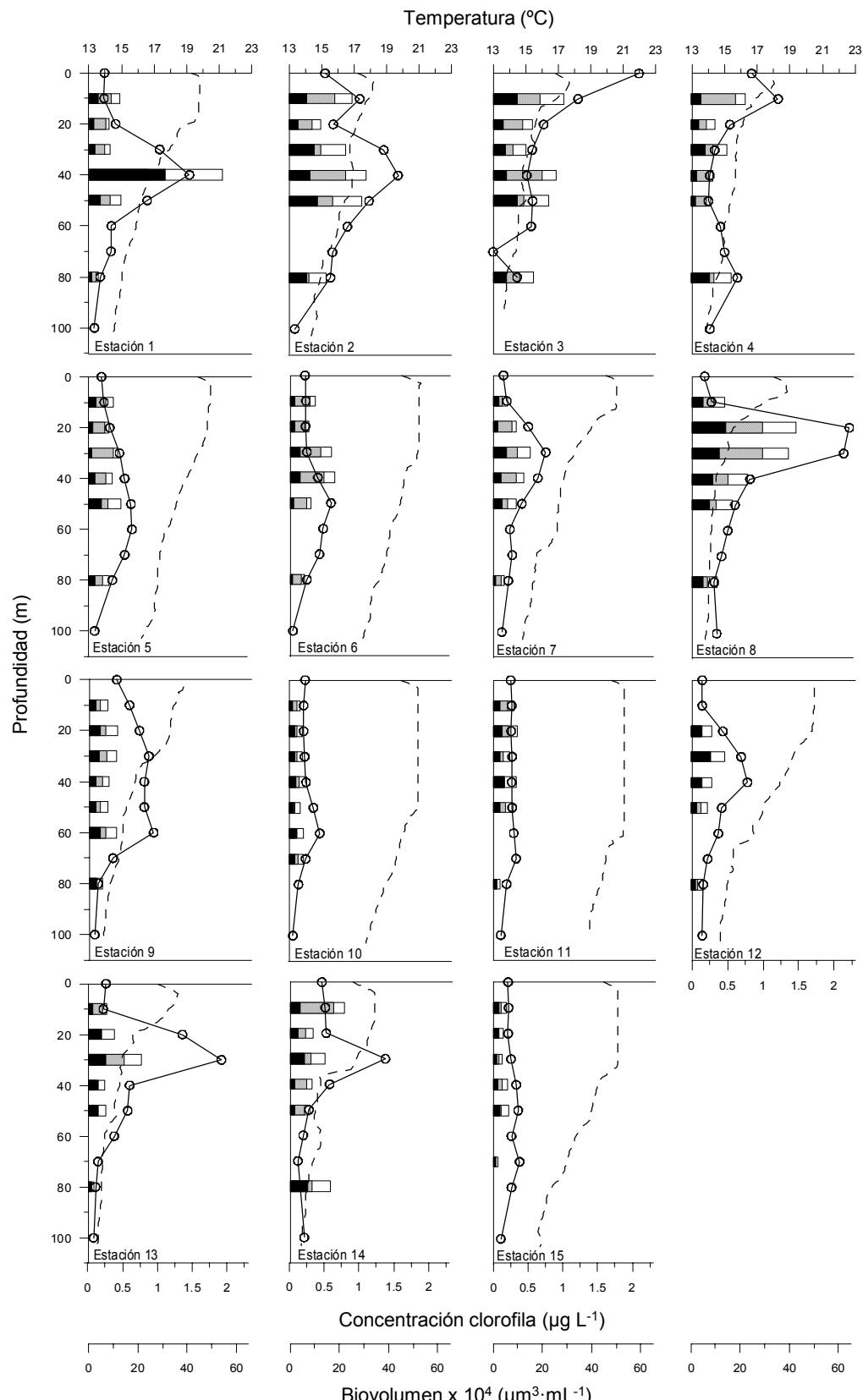


Figura A.54. Distribución vertical de la temperatura (línea discontinua), concentración de clorofila total (línea continua y puntos) y biovolumen (total-blanco, nanoplancton-puntos y microplancton-negro) en la campaña oceanográfica OMEGA. *Figure A.54. Vertical profiles of temperature (dashed line) total chlorophyll concentration (line and dots) and biovolume (total-white bars, nanoplanckton-dots bar, and microplankton-black bars) in OMEGA cruise.*

A.5.- Estructura de tamaños

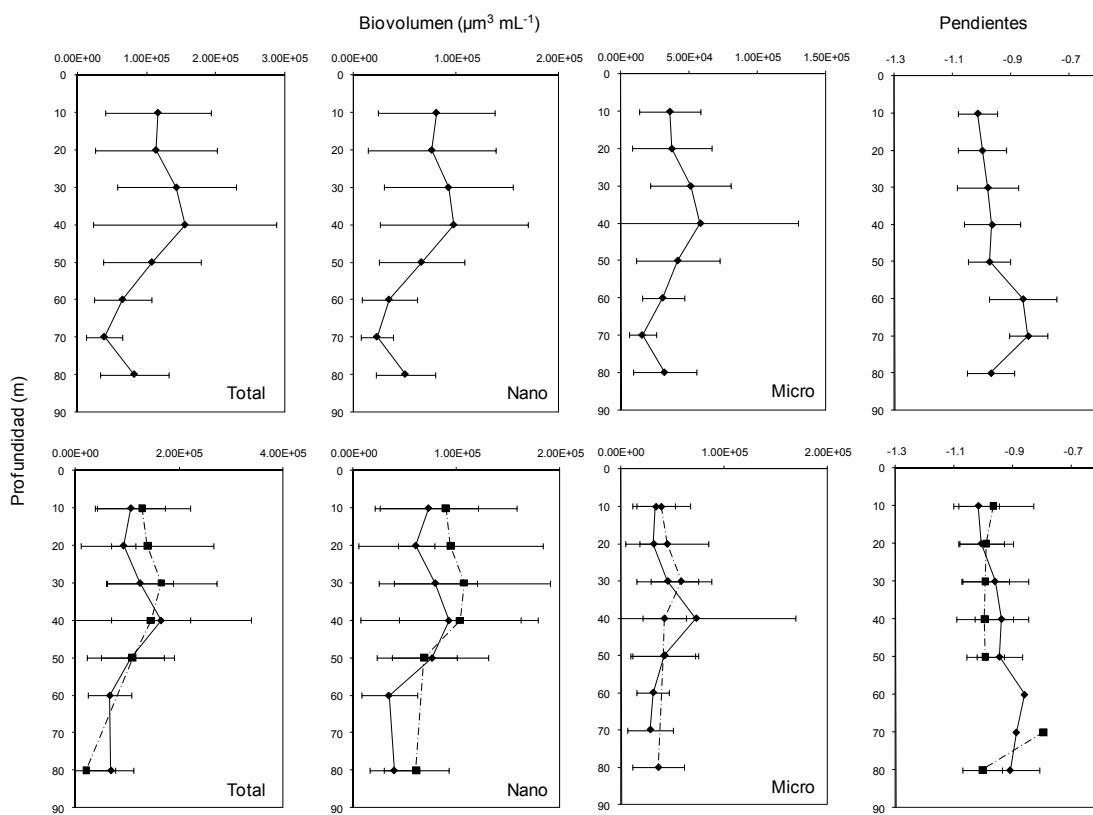


Figura A.55. Distribución vertical de los valores promedio de biovolumen correspondiente a la fracción total, nanoplancton y microplancton, y pendientes de los espectros de tamaño en la campaña OMEGA. La fila superior muestra los promedios totales, la inferior los promedios correspondientes a las zonas de ascensos (línea continua) y descensos (línea discontinua). *Figure A.55. Vertical profiles of mean biomass corresponding to the total, nanoplankton and microplankton fraction, and size-abundance spectra slopes among all stations (above) and among different vertical hydrodynamics (below) in OMEGA cruise. Continuous line corresponds to upwards zone and dashed line to downwards regions.*

Sin embargo, el análisis de la estructura de tamaños y su relación con la hidrodinámica vertical de mesoescala es uno de los aspectos más relevantes derivados de las observaciones realizadas en la campaña OMEGA. En el marco de dicho estudio, Rodríguez et al. (2001) obtuvieron una relación funcional entre la distribución de tamaños del fitoplancton y la velocidad vertical en el rango de $\pm 5 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$, según la cual la pendiente de los espectros de tamaño es menos negativa en áreas de movimiento ascendente que en zonas con una dinámica descendente. Las zonas de ascensos retienen las células de mayor tamaño en las capas superiores, contrarrestando su tendencia a sedimentar e incrementando su tiempo de residencia. Esta circunstancia determina una abundancia relativa mayor del fitoplancton grande y por lo tanto espectros de tamaño más planos (Rodríguez et al., 2001). Estos resultados fueron similares en MPC correspondientes a diferentes grados de estratificación vertical, independientemente de la disponibilidad de nutrientes y su posición en la columna de agua. Los resultados de

Rodríguez et al. (2001) ponen en entredicho a la disponibilidad de las diferentes formas de nitrógeno (Malone, 1980; Chisholm, 1992) como único mecanismo controlador de la estructura de tamaños del fitoplancton en los océanos, sugiriendo el control directo de la misma mediante la hidrodinámica vertical de mesoscala.

La situación observada en BIOMEGA pone de manifiesto aspectos comunes con la campaña anterior, así como importantes diferencias, especialmente en relación con la hidrodinámica vertical. La distribución en profundidad del biovolumen (figura A.56), con valores comprendidos entre los $3 \cdot 10^4$ (estación 104, 100 metros) y los $64 \cdot 10^4 \mu\text{m}^3 \cdot \text{mL}$ (estación 66, 40 metros), muestra de nuevo la asociación de la biomasa fitoplanctónica con los MPC. En este caso dichos máximos aparecen ocupando una posición similar (40 metros de profundidad) en todos los perfiles, debido probablemente a la situación (figura A.8) de las estaciones consideradas en el análisis de la estructura de tamaños, que incluye únicamente los márgenes del WAG. Este patrón general no se cumple sin embargo en las estaciones 96 y 104, donde el MPC y el máximo de biomasa aparecen localizados en diferentes profundidades. A diferencia de la campaña OMEGA, estas divergencias aparecen asociadas al giro ciclónico situado al Sureste del dominio, donde la estratificación térmica es menor y se observan elevadas concentraciones de clorofila mayor de 20 μm (de hasta el 71% del valor total). La relación de este descriptor con el biovolumen correspondiente al microplancton en ambas estaciones es 10 veces mayor que en el resto de la malla. Estos valores sugieren la existencia de procesos fotoadaptativos en esta región, tal y como apuntaba la distribución horizontal del índice clorofila/biomasa para la fracción de menor tamaño (figura A.48) en la estación 104, y nos permiten determinar el origen del núcleo de abundancia observado a 60 metros en la estación 96 (figura A.52). Sin embargo, estos resultados contrastan con el patrón general según el cual la incidencia de los procesos fotoadaptativos suele ser mayor en MPC más pobres (Estrada et al., 1993), donde las células de pequeño tamaño dominan la comunidad (Chisholm, 1992). Esta circunstancia parece apoyar la hipótesis de la subducción de núcleos de abundancia fitoplanctónica en la zona del giro ciclónico, como consecuencia del sentido del flujo geostrófico y la presencia de un potente núcleo descendente aguas arriba (ver apartado A.3).

A.5.- Estructura de tamaños

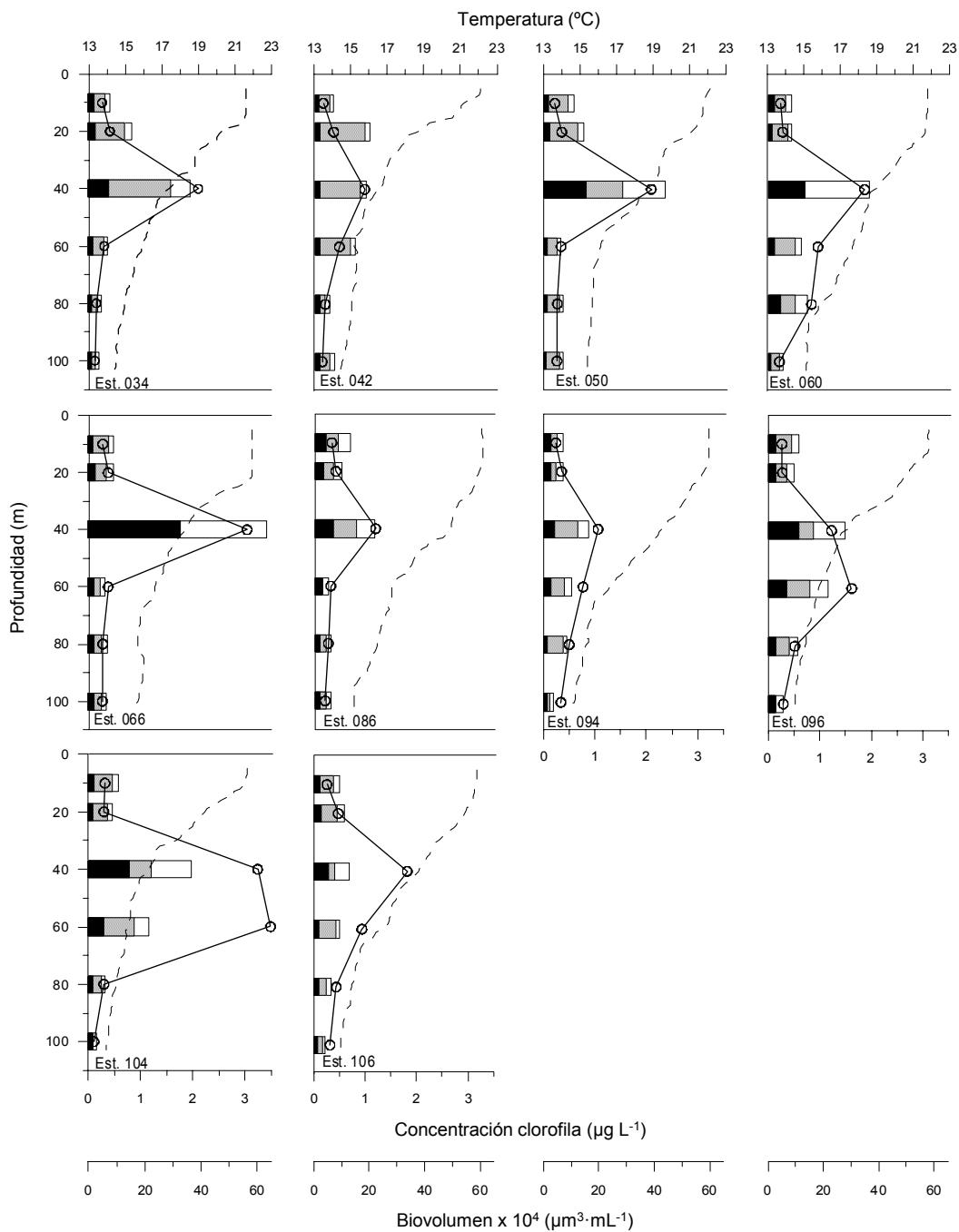


Figura A.56. Distribución vertical de la temperatura (línea discontinua), concentración de clorofila total (línea continua y puntos) y biovolumen (total-blanco, nanoplancton-puntos y microplancton-negro) en la campaña oceanográfica BIOMEGA. *Figure A.56. Vertical profiles of temperature (dashed line) total chlorophyll concentration (line and dots) and biovolume (total-white bars, nanoplankton-dots bar, and microplankton-black bars) in BIOMEGA cruise.*

La similitud entre los perfiles descritos anteriormente determina que la distribución vertical de la biomasa promedio (figura A.57) sea más homogénea que en la campaña OMEGA. Los perfiles obtenidos muestran un claro máximo subsuperficial a 40 metros de profundidad, donde los valores promedios son más elevados que en la campaña anterior. Este patrón, observable también en los valores absolutos (figuras A.54 y A.56),

es coherente con la situación descrita en los apartados A.3 y A.4, en los que la comparación entre las campañas OMEGA y BIOMEGA pone de manifiesto mayores abundancias fitoplanctónicas en esta última. Al igual que en OMEGA, la distribución vertical de las distintas fracciones de tamaño estudiadas fue similar, si bien estas mostraron diferentes abundancias en relación con la hidrodinámica vertical. En todos los casos, los valores de biomasa más elevados se corresponden con el promedio obtenido en zonas de descensos, especialmente en el microplancton, cuyo biovolumen promedio fue aproximadamente el doble que en las zonas de ascensos.

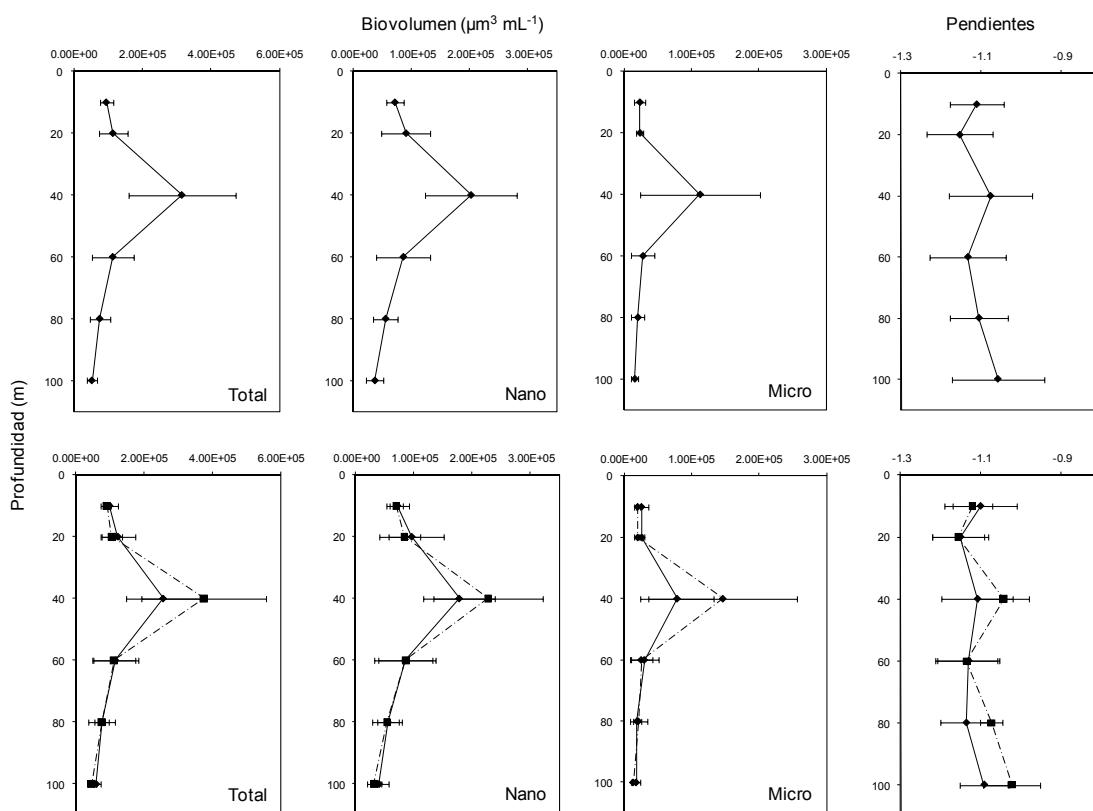


Figura A.57. Distribución vertical de los valores promedio de biovolumen correspondiente a la fracción total, nanoplankton y microplancton, y pendientes de los espectros de tamaño en la campaña BIOMEGA. La fila superior muestra los promedios totales, la inferior los promedios correspondientes a las zonas de ascensos (línea continua) y descensos (línea discontinua). *Figure A.57. Vertical profiles of mean biomass corresponding to the total, nanoplankton and microplankton fraction, and size-abundance spectra slopes among all stations (above) and among different vertical hydrodynamics (below) in BIOMEGA cruise. Continuous line corresponds to upwards zone and dashed line to downwards regions.*

La estructura de tamaños correspondiente a la campaña BIOMEGA se extiende hasta las 100 μm ($524288 \mu\text{m}^3$), aunque el rango principal incluye células entre las 2 y las 80 μm de DEE (0.125 a $262144 \mu\text{m}^3$). Los espectros de tamaño-abundancia obtenidos mostraron de nuevo relaciones lineales significativas ($p<0.001$) en todos los casos, con

pendientes comprendidas entre -0.93 y -1.27 (tabla 2 anexo). Si bien estos valores se encuentran dentro del rango observado en trabajos anteriores (Rodríguez et al., 1998), son más negativos que los obtenidos en OMEGA (Rodríguez et al., 2001), especialmente en su límite superior, poniendo de manifiesto una abundancia relativa mayor de las células más pequeñas en esos espectros. Por el contrario, el perfil vertical de las pendientes promedio (figura A.57) muestra a partir de los 20 metros un incremento de la fracción de mayor tamaño con la profundidad. Esta distribución presenta una pendiente mínima al nivel de los MPC, coincidente con un incremento en la biomasa de la fracción mayor de 20 μm , y a 100 metros de profundidad. Las distribuciones observadas en relación a la hidrodinámica vertical revelan un perfil similar, pero con importantes diferencias en la distribución de tamaños promedio obtenida en el MPC. A esa profundidad la pendiente promedio correspondiente a zonas de descensos es menos negativa que la obtenida en zonas de ascensos, indicando una proporción mayor de células grandes, de acuerdo con un mínimo asociado al elevado aumento de la fracción de mayor tamaño en niveles subsuperficiales. Este patrón, con niveles de biomasa menores y espectros menos planos en MPC asociados a los ascensos, contrasta sin embargo con el esperable en condiciones productivas, propias de las dinámicas divergentes (Malone, 1980; Chisholm, 1992; Mann & Lazier, 1991; Rodríguez et al., 1998).

El impacto de la circulación tridimensional asociada a la dinámica de mesoescala sobre la estructura de tamaños del fitoplancton es uno de los aspectos más destacados puestos de manifiesto en la campaña OMEGA (Rodríguez et al., 2001). En BIOMEGA por el contrario, no se observa una relación significativa entre las pendientes de los espectros de tamaño y la velocidad vertical (figura A.58), tanto al considerar la totalidad de valores, como al ceñirnos al rango de velocidades ($\pm 5 \text{ m d}^{-1}$) para el cual Rodríguez et al. (2001) obtuvieron una relación lineal. Este resultado, que pone de manifiesto diferentes respuestas de la estructura de tamaños del fitoplancton ante la hidrodinámica vertical de mesoescala en el Mar de Alborán, sugiere la existencia de otros factores en el control de la comunidad durante la campaña BIOMEGA.

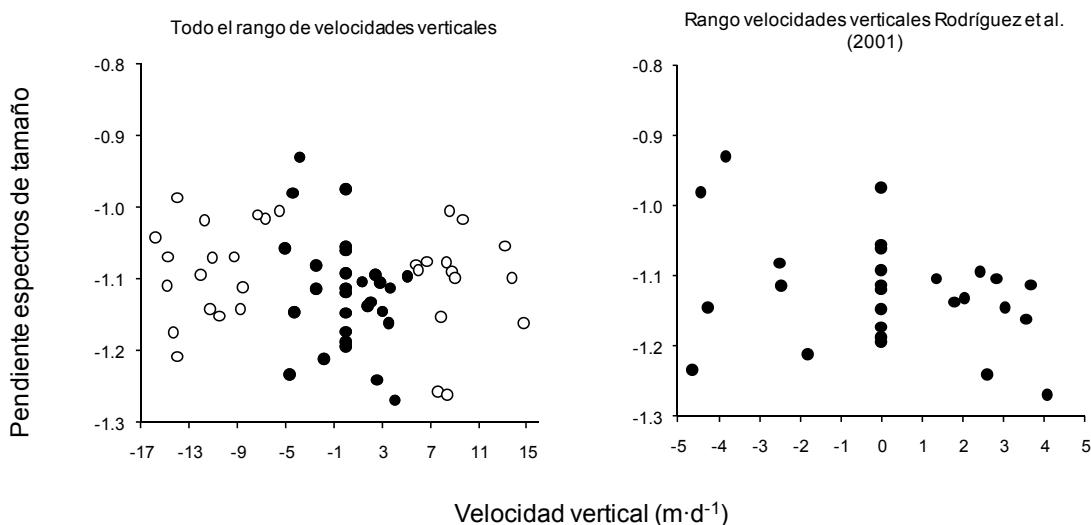


Figura A.58. Representación de las pendientes de los espectros de tamaño-abundancia frente a las velocidades verticales correspondiente a la campaña BIOMEGA, considerando la totalidad de las velocidades obtenidas (izquierdo), y el rango para el cual Rodríguez et al. (2001) obtuvieron una relación lineal significativa (derecho). *Figure A.58. Slope of the abundance-size spectra plotted against vertical velocity for the BIOMEGA cruise, considering the whole dataset (left) and the vertical velocities in the range $\pm 5 m \cdot d^{-1}$, for which Rodriguez et al. (2001) found a significant relationship.*

A.6. Discusión.

A.6.1. Aspectos metodológicos.

La presente memoria se nutre de resultados obtenidos en el marco de dos proyectos de investigación, OMEGA y BIOMEGA. Ambos estudios abordan el análisis de los procesos físicos de mesoescala en el Mar de Alborán, incluyendo entre sus principales objetivos la evaluación de las repercusiones ecológicas de la circulación geostrófica y ageostrófica a dicha escala. La campaña OMEGA supone una primera aproximación al problema planteado. Desarrollada en octubre de 1996 constó de diversas fases, consistentes en tres muestreos continuos y una malla de estaciones. El dominio muestreado en todas ellas permitió cubrir las principales estructuras características de la cuenca, tales como el WAG y el AJ. Si bien estas estructuras presentan un carácter quasi permanente (Gascard & Richez, 1985; Tintoré et al., 1991), la elevada energía asociada a la dinámica de la cuenca determina la existencia de periodos de no estacionariedad de las mismas (Viúdez et al., 1998; Vargas-Yáñez et al., 2002; Vélez-Belchí et al., 2005), provocando patrones hidrodinámicos distintos a las condiciones estacionarias. En este contexto la campaña BIOMEGA coincide con la fase final de la migración y desaparición del giro anticiclónico occidental. Esta circunstancia obligó a desplazar la malla de estaciones, con la intención de capturar las estructuras físicas relacionadas con los objetivos previstos. Al igual que OMEGA, esta campaña tuvo lugar en octubre (en este caso de 2003), ya que es en otoño cuando el contraste entre Aguas Atlánticas y Aguas Mediterráneas es más acentuado en Alborán, y en consecuencia cuando la actividad de mesoescala es más intensa.

El proyecto BIOMEGA constituye un paso más en la evaluación de las repercusiones ecológicas de la circulación de mesoescala. La campaña BIOMEGA supone un aumento del grado de resolución espacial de los procesos que se pretenden estudiar, incluyendo un número significativamente mayor de estaciones de CTD. Asimismo se aumentó el número de muestreos y análisis biológicos en coherencia con el diseño del estudio físico. La elevada variabilidad asociada a los sistemas de mesoescala provoca acusados gradientes biológicos, que requieren diseños de muestreo con una elevada resolución espacial y temporal (Ruiz et al., 2001). Esta circunstancia conlleva una optimización de los esfuerzos con la intención de obtener resultados sinópticos. Los diseños muestrales y

los métodos de análisis (especialmente de las variables biológicas) requieren de un tiempo mínimo que puede determinar una falta de sincronía en las medidas durante las campañas oceanográficas. Estos desfases pueden traducirse en resultados producto de la carencia de la simultaneidad más que de una variabilidad propia del proceso estudiado. Esta circunstancia es especialmente importante en estudios que cubren zonas extensas con una elevada variabilidad temporal, tales como los sistemas de mesoscala y que abarcan varios días de muestreo (Ruiz et al., 2001). Las campañas OMEGA y BIOMEGA se realizaron sobre dominios que incluyeron las estructuras físicas presentes en cada caso, así como zonas con movimientos verticales ascendentes y descendentes, con una separación entre estaciones que permitió en ambos casos resolver estructuras de mesoscala en intervalos de tiempo acordes con la escala espacio-temporal de los procesos objeto de estudio (Flexas et al., 2006; Vélez-Belchí, 2006), lo que permitió evitar problemas debido a la falta de sinopticidad de las observaciones durante los muestreos.

El análisis de la respuesta de la comunidad fitoplanctónica al forzamiento dinámico de mesoscala se ha realizado en términos de descriptores relacionados con la biomasa, tales como clorofila total y fraccionada, biovolumen, y la abundancia celular de diferentes grupos taxonómicos y funcionales. Para ello se han empleado diversas técnicas que incluyen la citometría de flujo y la microscopía asociada al análisis de imagen. La estrategia de muestreo fue similar en las dos campañas, basándose en la toma de muestras en intervalos fijos a lo largo de la columna de agua entre la superficie y los 100 metros de profundidad. Sin embargo, la resolución vertical de los muestreos fue ligeramente diferente. Mientras en la campaña OMEGA la toma de muestras se realizó cada 10 metros, en BIOMEGA la distancia fue de 20 metros (exceptuando la muestra más superficial). Las relaciones entre la fluorescencia y la clorofila, así como la comparación de los patrones de distribución vertical de ambos descriptores (ver apartado A.3.2.) nos permiten afirmar que la resolución vertical ha sido adecuada para describir los MPC en las dos campañas.

Gran parte de los estudios de oceanografía biológica presentan una estructura dirigida a la discusión de los patrones biológicos obtenidos en función de la presencia/ausencia de nutrientes. La influencia de los nutrientes en la distribución, abundancia y estructura de tamaños del fitoplancton a lo largo de la región y en cuenca adyacentes ha sido descrita

en numerosos trabajos (Gómez et al., 2000; Ruiz et al., 2001; Echevarría et al., 2002; Arin et al., 2002; Jacquet et al., 2002; Reul et al., 2005). La presente memoria no incluye sin embargo datos relativos a las concentraciones de nutrientes presentes en los dominios muestrados. Si bien esta circunstancia no permite realizar una discusión clásica de los patrones de distribución obtenidos en términos de la disponibilidad de nutrientes, tampoco impide la consecución de los objetivos marcados en este trabajo, es decir, evaluar la respuesta del fitoplancton al forzamiento dinámico de mesoescala.

A.6.2. Acoplamiento físico-biológico.

El estudio dinámico del ecosistema oceánico sólo puede ser abordado coherentemente desde la consideración del estrecho acoplamiento entre procesos físicos y biológicos a diferentes escalas. Estudios desarrollados en el Mar Mediterráneo ponen de manifiesto el papel clave que las escalas intermedias (mesoescala) juegan en las características de la dinámica, distribución de las masas de agua y funcionamiento de los ecosistemas en la región (Pinot et al., 1995; Morán et al., 2001; CIESM, 2005; Molinero et al., 2008). El Mar de Alborán constituye un claro ejemplo de estos procesos. Situado en la región más occidental del Mediterráneo, los movimientos de mesoescala provocan la formación de giros y frentes que contribuyen significativamente a la formación de masas de agua que se extienden por la cuenca, así como a la propagación de las aguas mediterráneas hacia el Océano Atlántico (Siedler et al., 2005). El marco hidrodinámico descrito habitualmente en el Mar de Alborán se caracteriza por la presencia del WAG en su región occidental, constituyendo un giro anticiclónico estable, generado y alimentado por el AJ. La entrada de aguas atlánticas a través del Estrecho de Gibraltar genera además otras estructuras, tales como afloramientos, giros y frentes (Tintoré et al., 1988, 1991), que ejercen un notable impacto en los patrones biológicos a lo largo de la cuenca (Rodríguez et al., 1998; Fielding et al., 2001; Youssara & Gaudy, 2001; Arin et al., 2002; Jacquet et al., 2002; Reul et al., 2005; Vargas-Yáñez & Sabatés, 2007, entre otros). Sin embargo, diversos estudios (Viúdez et al., 1998; Vargas-Yáñez et al., 2002; Vélez-Belchí et al., 2005) revelan la existencia de periodos de no estacionariedad de las estructuras físicas características del Mar de Alborán, sin que hasta el momento se conozca la influencia de estos episodios sobre las comunidades fitoplanctónicas presentes en la región. Esta circunstancia pone de manifiesto la idoneidad del Mar de

Alborán para el estudio de los procesos de acoplamiento entre el forzamiento físico y la respuesta pelágica (Rodríguez et al., 1998; Zakardjian & Prieur, 1998; Ruiz et al. 2001).

Este capítulo recoge los patrones de distribución de fitoplancton correspondientes a dos campañas oceanográficas realizadas en el Mar de Alborán en épocas similares, pero caracterizadas por situaciones hidrodinámicas marcadamente diferentes. Mientras la campaña OMEGA coincidió con las primeras fases de un proceso migratorio del giro anticiclónico (Vélez-Belchí et al., 2005), BIOMEGA se desarrolló en la fase final de un episodio similar, constituyendo (hasta nuestro conocimiento) la primera observación “*in situ*” del WAG migrado (Flexas et al., 2006). Esta circunstancia nos permite comparar los patrones biológicos asociados a situaciones estacionarias (OMEGA) y no estacionarias (BIOMEGA) de las estructuras de mesoscala presentes en el Mar de Alborán, así como evaluar el posible impacto de la pérdida de la estacionariedad de las estructuras sobre la comunidad fitoplanctónica.

Si bien el patrón hidrodinámico presente en la campaña OMEGA no se corresponde exactamente con el descrito típicamente en la cuenca, la circulación general se mantuvo a lo largo de la misma (Vélez-Belchí, 2006), presentando características muy similares a la situación estacionaria. En ella el WAG aparece como una estructura bien establecida en la zona más occidental de la región, rodeada en su margen septentrional por el AJ. Por el contrario, la fase final de la migración observada en BIOMEGA determina un patrón físico distinto, con un WAG desplazado hacia el Este y con unas dimensiones ligeramente menores que en OMEGA (tabla A.3). Sin embargo, el aspecto más destacado en esta campaña es la ausencia del chorro de agua atlántica característico de la región (Gascard & Richez, 1985; Parrilla & Kinder, 1987). En su lugar, el WAG aparece rodeado por dos masas de aguas atlánticas viejas, procedentes de zonas costeras (Flexas et al., 2006). La presencia, posición y magnitud del AJ son determinantes en la situación y dimensión del WAG, la generación de procesos migratorios, así como en la formación de nuevos giros (Viúdez et al., 1998; Vélez-Belchí et al., 2005). Su ausencia en la situación migrada del WAG determina importantes diferencias en el patrón hidrodinámico, como consecuencia de la ruptura del sistema AJ-WAG. Esta circunstancia supone la pérdida de la fuerza motriz que contrarresta las pérdidas por fricción y mezcla (Viúdez et al., 1996a; Flexas et al., 2006) del WAG. Así, los campos de velocidades obtenidos en BIOMEGA revelan una disminución de los valores

máximos de la corriente horizontal en torno al 30-50% con relación a OMEGA (Viúdez et al., 2000; Gomis et al., 2001; Vélez-Belchí, 2006).

Los cambios en el marco hidrodinámico asociado a cada caso ponen de manifiesto la influencia de la circulación geostrófica en las comunidades biológicas a escala regional (Rodríguez et al., 1998; Ruiz et al., 2001; Youssara & Gaudy, 2001). En OMEGA la intensa dinámica de mesoscala se traduce en la presencia de manchas de acumulación de fitoplancton asociadas a la dirección de propagación del AJ. Asimismo se observan elevados niveles de abundancia en relación con el afloramiento permanente situado entre el frente y la Península Ibérica (Reul et al., 2005). En BIOMEGA las mayores abundancias aparecen en los márgenes del WAG, asociadas a la lengua de aguas atlánticas viejas en la franja Oeste, y a procesos de subducción en la zona Este del dominio. Las diferencias entre ambas situaciones se mantienen en la distribución de los valores integrados (figura A.59). Estos muestran un patrón mucho más heterogéneo en BIOMEGA, que no permite detectar el tradicional anticiclón oligotrófico y sus estructuras aledañas, claramente observables en OMEGA. Si bien dicha distribución podría estar acentuada por la mayor resolución espacial del muestreo, la ausencia del chorro de agua atlántica durante la situación migrada supone una clara distorsión del patrón observado habitualmente.

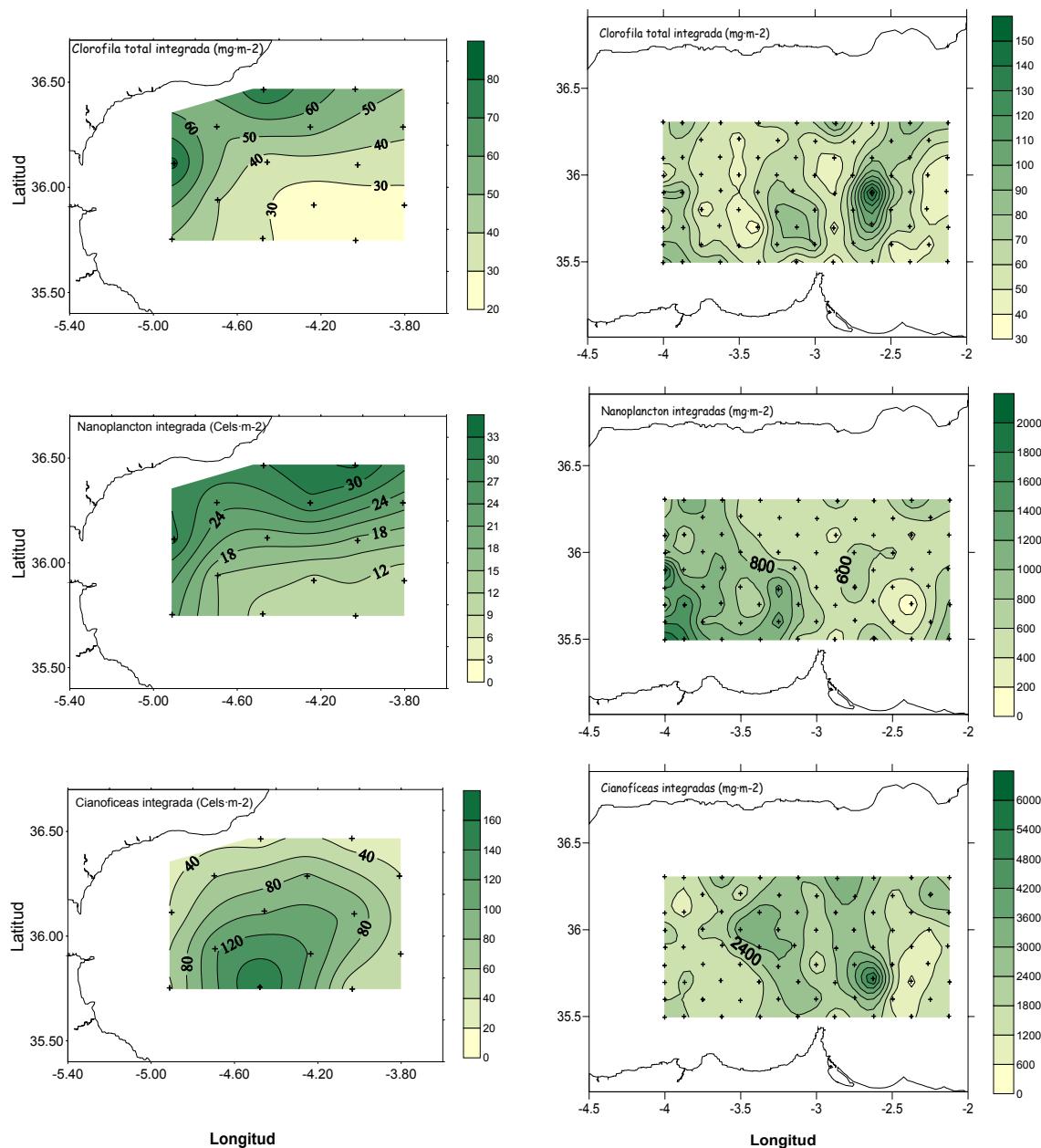


Figura A.59. Distribución de las concentraciones de clorofila total, nanoplanton y cianoficeas integradas en los primeros 100 metros en OMEGA (izquierda) y BIOMEGA (derecha). *Figure A.59. Distribution of upper 100 meters-integrated chlorophyll, nanoplankton and cyanobacteria concentration for OMEGA (left) and BIOMEGA (right).*

Del mismo modo, las divergencias hidrodinámicas observadas tienen importantes consecuencias en las abundancias detectadas en cada campaña. La comparación de los valores de clorofila integrada (figura A.60) muestra concentraciones de pigmento más elevadas en BIOMEGA, con un valor promedio ($64.2 \pm 18.3 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$) significativamente mayor que el observado en OMEGA ($45.8 \pm 17.5 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$). Asimismo, en esta última campaña los MPC ocuparon una posición promedio más

profunda (42 metros) que en BIOMEGA (28 metros). Este patrón es coherente con los niveles de fitoplancton observados en cada caso, especialmente en relación con las concentraciones alcanzadas por las cianofíceas en BIOMEGA. Estas indican una situación trófica más favorable (Waterbury et al., 1986; Partensky et al., 1996; Zubkov et al., 1998) para el desarrollo del fitoplancton durante dicha campaña. Los valores máximos de biomasa (biovolumen) apuntan a la misma conclusión, si bien, en este caso las diferencias fueron menores.

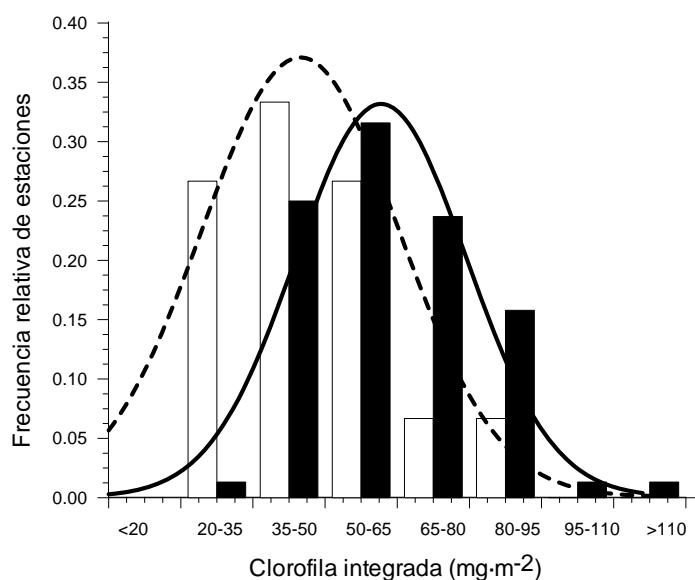


Figura A.60. Distribución relativa de la concentración integrada en los primeros 100 metros de clorofila en OMEGA (blanco) y BIOMEGA (negro). Los valores medios son $45.8 \pm 17.5 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$ en OMEGA y $64.2 \pm 18.3 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$ en BIOMEGA. *Figure A.60. Relative distribution of upper 100 meters-integrated chlorophyll in OMEGA (white bars) and BIOMEGA (black bars). The average values are $45.8 \pm 17.5 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$ for OMEGA and $64.2 \pm 18.3 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$ for BIOMEGA.*

Los patrones obtenidos sugieren por tanto una mayor riqueza fitoplanctónica en la situación migrada del WAG, es decir, asociada a una dinámica menos energética. Aunque en esta memoria no se recogen datos correspondientes a las concentraciones de nutrientes en OMEGA y BIOMEGA, nuestros resultados apuntan al proceso migratorio del WAG como elemento fertilizador de la cuenca, determinando la existencia de una situación mesotrófica en BIOMEGA. Las causas de este efecto podrían estar relacionadas con el aumento del flujo de aguas atlánticas que se produce al inicio del evento migratorio (Viúdez et al., 1998; Vélez-Belchí et al., 2005) y la naturaleza de las masas de aguas circundantes al WAG en su estado migrado. Si bien el aumento del flujo suele estar acompañado de un incremento en la proporción de NACW (Vélez-Belchí et

al., 2005) ricas en nutrientes (Gómez et al., 2000a), la magnitud del transporte provoca la disminución del tiempo de residencia de los mismos (Echevarría et al., 2002). Esta circunstancia ha sido argumentada en esta memoria (apartado A.4) para explicar el empobrecimiento de las abundancias fitoplanctónicas observadas en OMEGA (tabla A.5). De modo que una vez que disminuye el flujo (Vélez-Belchí et al., 2005) se produce un incremento de las abundancias, tal y como se observó en la última etapa de la campaña OMEGA. Sin embargo, los valores máximos de la velocidad geostrófica obtenidos ($115 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$) entonces son claramente superiores a los observados en BIOMEGA ($60 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$), lo que podría indicar una incidencia importante aún del efecto de “dilución” (Echevarría et al., 2002; Molinero et al., 2008) provocado por el flujo atlántico durante la malla de CTD en OMEGA. Así, el aislamiento del AJ y el origen costero de la masa de agua que rodea al WAG en BIOMEGA podrían explicar la mayor riqueza observada en la situación migrada del giro.

La distribución de las velocidades verticales en OMEGA muestra también un patrón más acorde con la situación estacionaria característica de Alborán (Viúdez et al., 1996b, 2000; Gomis et al., 2001; Vélez-Belchí & Tintoré, 2001), formando núcleos amplios con zonas de transición limpias entre ellos (figura A.22). En cambio, la hidrodinámica vertical en BIOMEGA presenta un patrón mucho más fraccionado (figura A.23) en áreas más pequeñas de ascensos y descensos. La ruptura del sistema AJ-WAG conlleva cambios en la escala de variabilidad de la velocidad vertical, que asociada típicamente a la escala del giro en condiciones estacionarias pasa a estar relacionada con cambios en la curvatura del mismo en la situación migrada. Esta circunstancia supone una hidrodinámica vertical menos intensa en el último caso, cuya distribución de frecuencias relativas (figura A.61) muestra velocidades (positivas y negativas) más pequeñas y con un rango de variación menor. Sin embargo, las velocidades verticales promedio obtenidas en cada caso no son significativamente distintas de cero ni muestran diferencias significativas entre ellas, sugiriendo un balance general equilibrado de las masas de agua en los respectivos dominios.

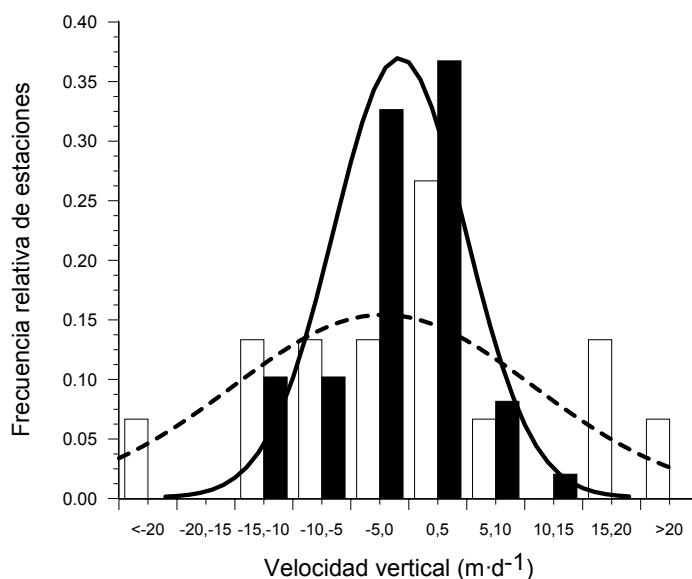


Figura A.61. Distribución relativa de las velocidades verticales a 50 metros de profundidad en OMEGA (blanco) y BIOMEGA (negro). Los valores medios son $-2.2 \pm 20.5 m \cdot d^{-1}$ en OMEGA y $-0.8 \pm 5.7 m \cdot d^{-1}$ en BIOMEGA. *Figure A.61. Relative distribution of vertical velocities at 50 meters depth in OMEGA (white bars) and BIOMEGA (black bars). The average values are $-2.2 \pm 20.5 m \cdot d^{-1}$ for OMEGA and $-0.8 \pm 5.7 m \cdot d^{-1}$ for BIOMEGA.*

Junto con el patrón de distribución horizontal y la intensidad de la dinámica vertical, el proceso migratorio supone cambios en la estructura vertical de las zonas de ascensos y descensos. En situaciones no estacionarias del giro, la advección de densidad (principal componente del término O_2 de la ecuación Omega, ver apartado A.2.2) en la vertical es nula, lo que se traduce en una distribución de las isopicnas paralela a los campos de altura dinámica. Por el contrario, en condiciones estacionarias el gradiente es distinto de cero y las estructuras aparecen inclinadas. En estas circunstancias los movimientos verticales se producen a través de las isopicnas, situación que conlleva importantes implicaciones biológicas (por ejemplo, el ascenso de nutrientes). Si bien la situación observada en BIOMEGA supone una ruptura previa de las condiciones estacionarias el Mar de Alborán, la evolución temporal a lo largo de la campaña se corresponde más bien con un estado quasi-estacionario del WAG migrado (Flexas et al., 2006). En estas circunstancias, la estructura vertical de los núcleos de velocidades vertical es muy similar a la presente en OMEGA y en situaciones estacionarias del giro (Flexas, comunicación personal). En cualquier caso, estos aspectos (balance de las masas de agua e inclinación o no de las isopicnas) deben ser tenidos en cuenta en relación al cálculo de los flujos de carbono (en los que normalmente las isopicnas se utilizan como superficie de referencia) y al funcionamiento en la cuenca de los mismos.

Los patrones ageostróficos descritos anteriormente tienen diversa repercusión sobre la comunidad fitoplanctónica presente en la región. La interacción de la advección horizontal y vertical parece ser el mecanismo responsable de las abundancias subsuperficiales observadas en la zona del giro ciclónico en BIOMEGA. Procesos generadores de elevados niveles de turbulencia pueden provocar la dispersión de las células y su ubicación en zonas donde las condiciones lumínicas no sean óptimas para su desarrollo (Mann & Lazier, 1991; Estrada & Berdalet, 1997). Esta distribución se traduce en la incidencia de procesos fotoadaptativos que determinan una relación clorofila-fluorescencia ligeramente menos robusta en la situación migrada del giro. Sin embargo, es en relación con la estructura de tamaños donde residen las principales diferencias en el impacto que la hidrodinámica vertical ejerce sobre el fitoplancton en OMEGA y BIOMEGA. La comparación de ambas campañas pone de manifiesto distintas respuestas de la comunidad fitoplanctónica ante dos manifestaciones diferentes de un mismo forzamiento físico, la circulación tridimensional asociada a la dinámica de mesoescala en el Mar de Alborán.

A.6.3. Estructura de tamaños e hidrodinámica vertical.

La estructura de tamaños del fitoplancton en el Mar de Alborán ha sido objeto de diversos estudios sobre acoplamiento físico-biológico realizados a diferentes escalas. Trabajos como los de Arin et al. (2002) y Reul et al. (2005) muestran la variabilidad de las distintas fracciones de tamaño en relación con las diferentes estructuras hidrodinámicas de macroescala presentes en la región. Sus estudios revelan la existencia de un importante gradiente en la distribución de tamaños a lo largo del eje afloramiento costero – zona central del WAG, con una disminución de la proporción relativa de las células de mayor tamaño de Norte a Sur. En un trabajo anterior, Rodríguez et al. (1998) obtuvieron espectros de tamaño con pendientes más negativas en los MPC asociados a los giros anticiclónicos en contraposición a las zonas ciclónicas, como consecuencia de una abundancia relativa mayor de células grandes bajo dinámicas divergentes. Asimismo, estos autores pusieron de manifiesto una menor variabilidad de la fracción picoplanctónica entre áreas de afloramiento y hundimiento de aguas, de modo que las células de mayor tamaño son generalmente las responsables de las diferencias observadas en la pendiente de los espectros de tamaño. Si bien la fracción menor de 2

μm (Sieburth et al., 1978) suele ser importante en términos de abundancia, particularmente en zonas abiertas y con carácter oligotrófico como pueden ser los giros anticiclónicos (Rodríguez et al., 1998), su contribución al biovolumen total es mucho menor debido a su pequeño tamaño (García et al., 1994; Ruiz et al., 1996; Rodríguez et al., 1998). Por estos motivos en los espectros de tamaño obtenidos en OMEGA y BIOMEGA únicamente se ha tenido en cuenta la fracción mayor de 2 μm de DEE.

Sin embargo, es a escalas menores, de mesoescala, donde la interacción entre la hidrodinámica vertical y la estructura de tamaños del fitoplancton presenta uno de sus aspectos más relevantes. A esta escala (10-100 km) aparecen asociadas las inestabilidades que tienen lugar en los frentes oceánicos y que generan patrones altamente energéticos de circulación tridimensional (Woods et al., 1986; Leach, 1987; Tintoré et al., 1991; Pollard and Regier, 1992). En este contexto, la consideración de la estructura de tamaños en el estudio del acoplamiento físico-biológico ha supuesto un importante avance en la comprensión de la respuesta del fitoplancton ante el forzamiento vertical. En el marco del proyecto OMEGA Rodríguez et al. (2001) obtuvieron una relación funcional entre la dinámica vertical de mesoescala y la estructura de tamaños del fitoplancton en el rango de $\pm 5 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$. Su modelo muestra espectros de tamaño con pendientes más negativas en zonas de descensos, poniendo de manifiesto una abundancia relativa menor de células grandes en estas zonas. Por el contrario, en áreas de ascensos, las velocidades verticales positivas contrarrestan la tendencia de las células de mayor tamaño a sedimentar, incrementando su tiempo de residencia en las capas más superficiales, lo que se traduce en espectros de tamaños más planos (es decir, con pendientes menos negativas). Las células situadas en la región izquierda del espectro presentan velocidades de sedimentación muy pequeñas como consecuencia de la dominancia de las fuerzas de viscosidad, por lo que la hidrodinámica vertical no tiene un efecto diferencial sobre esa parte de los mismos (Rodríguez et al., 2001). Diversos motivos podrían causar la restricción de la relación entre la velocidad vertical y las pendientes de los espectros al rango de velocidades de $\pm 5 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$. La elevada advección horizontal asociada a los movimientos verticales más intensos dificulta la realización de muestreos sinópticos en zonas con fuertes ascensos/descensos. Asimismo, dicho rango incluye las velocidades de sedimentación correspondientes a la mayor parte de la amplitud de tamaños del fitoplancton considerados en los espectros obtenidos en OMEGA (Rodríguez et al., 2001). Es posible que en condiciones

hidrodinámicas más intensas incluso los organismos más grandes vean notablemente superadas su velocidad de sedimentación, y por tanto el tamaño de las células tuviera una influencia menor en relación con su situación vertical en la columna de agua. De esta manera por encima del rango de velocidades de $\pm 5 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$ la posición de los organismos estaría determinada únicamente por la hidrodinámica vertical, independientemente de su tamaño y su velocidad de sedimentación (Gomis, comunicación personal). En cualquier caso, para la evaluación completa de este aspecto es necesaria la extensión de los espectros hacia clases de tamaños más grandes, que incluyan partículas tales como colonias o agregados (Rodríguez et al., 2001).

El modelo empírico de Rodríguez et al. (2001) supone por tanto la primera aproximación al estudio del impacto de la circulación vertical de mesoscala sobre la comunidad de productores primarios en el océano más allá de la influencia que estas velocidades puedan tener sobre la distribución de nutrientes. Asimismo, constituye una importante herramienta para explorar las consecuencias del impacto de la hidrodinámica vertical sobre los flujos de carbono asociados, cuyas implicaciones en el mecanismo de la bomba biológica de carbono podrían por tanto modificar el papel asignado al océano en el control del cambio climático (Rodríguez, 2005).

La existencia de un control directo de la velocidad vertical sobre la estructura de tamaños del plancton observada en OMEGA, contrasta con los resultados obtenidos en la situación migrada del giro. Al igual que en la campaña anterior, la distribución de abundancias se ajustó en todos los casos a un espectro lineal, con pendientes en el rango de las obtenidas en OMEGA. Sin embargo, no se encontró una relación significativa entre la pendiente de dichos espectros y la velocidad vertical en BIOMEGA, ni siquiera en el rango de $\pm 5 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$, indicando que la mera existencia de ascensos y descensos no implican un cambio en las proporciones relativas del fitoplancton.

La principal diferencia existente entre las dos campañas reside en el patrón hidrodinámico encontrado en las zonas de estudio. En OMEGA las zonas de ascensos y descensos ocuparon áreas más extensas donde la circulación vertical fue intensa. En BIOMEGA la fragmentación del campo de velocidades verticales determinó un patrón de circulación vertical consistente en la alternancia en pocos kilómetros de zonas de ascensos y descensos (figuras A.50 y A.53). Si bien la relación obtenida por Rodríguez

et al. (2001) ya mostraba la importancia de la magnitud del movimiento vertical, la comparación de los patrones de distribución obtenidos en cada una de las campañas sugiere un papel destacado de la duración de las condiciones hidrodinámicas. El tamaño y posición de áreas de velocidad vertical determina que la masa de agua se vea sometida en su recorrido a constantes cambios en las condiciones hidrodinámicas verticales, alternando situaciones de ascensos y descensos en pocos kilómetros. Esta situación podría indicar una persistencia menor de la masa de agua, así como un menor tiempo de residencia del fitoplancton en unas mismas condiciones de ascensos/descensos durante la situación migrada del giro, circunstancia que se traduce en un impacto menor de la hidrodinámica vertical sobre la estructura de tamaños del fitoplancton.

Suponiendo una corriente geostrófica de $0.6 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, y núcleos de velocidad vertical de 25 km de diámetro (figura A.50), el tiempo de permanencia bajo una misma hidrodinámica vertical es de aproximadamente 0.48 días (11.6 horas) en BIOMEGA. La velocidad geostrófica máxima del flujo detectada durante la campaña OMEGA, de $1.15 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (es decir, $4.14 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$), determina que la masa de agua tarde aproximadamente unos 0.35 días (8.45 horas aprox.) en recorrer los 35 km de diámetro de una zona de ascensos/descensos promedio. Los tiempos obtenidos no sólo no indican una mayor persistencia de las condiciones de movimiento vertical en OMEGA, sino que ponen de manifiesto la situación contraria. La menor distancia entre núcleos de velocidad vertical en BIOMEGA es compensada por una velocidad geostrófica menos intensa, circunstancia que se traduce en tiempos similares de permanencia en condiciones de ascenso/descenso a los de OMEGA. Considerando las tasas de crecimiento del fitoplancton descritas en la zona, con valores de 1.41d^{-1} (Arin et al., 2002), y aún suponiendo condiciones óptimas de desarrollo, ambas estimaciones revelan valores demasiado pequeños para esperar una respuesta inmediata del fitoplancton como consecuencia del tiempo de persistencia de las trayectorias verticales o permanencia bajo unas mismas condiciones de dinámica vertical. En cualquier caso, es preciso indicar que en ninguna de las dos estimaciones se ha tenido en cuenta el tiempo que la masa de agua se encuentra ascendiendo o descendiendo. Sin embargo, es necesario considerar la trayectoria de la masa de agua a lo largo del dominio (su “historia anterior”), así como la escala espacial de las mismas, para poder establecer su permanencia real en situaciones de ascenso/descenso. Estos aspectos son determinantes

para conocer el grado de ajuste de la escala temporal de respuesta del fitoplancton a la dinámica vertical del agua donde se desarrollan dichos organismos.

La magnitud de los movimientos verticales es notablemente inferior que la circulación geostrófica asociada a los mismos, por lo que en general (incluso para valores de velocidad vertical elevados) los desplazamientos verticales no suelen ser muy grandes (Tintoré et al., 1991; Gomis et al., 2001). Este aspecto es más acusado en el interior del WAG, donde la hidrodinámica es menor que en los límites del mismo. Las simulaciones realizadas por Vélez-Belchí (2006) en las condiciones observadas en OMEGA describen mayores desplazamientos verticales netos de las masas de agua situadas en los márgenes del WAG. Asimismo, el tiempo invertido en atravesar el dominio muestreado varía según la profundidad, dado que la velocidad de la corriente geostrófica está inversamente relacionada con la posición en la columna de agua. Las masas situadas a mayor profundidad experimentan una menor advección horizontal y tardan más en atravesar una zona de ascensos/descensos. De modo que el tiempo invertido en atravesar el domino puede variar entre unos pocos días y varias semanas, según la posición de la masa de agua en la vertical y en el dominio muestreado. Por otro lado, observaciones lagrangianas realizadas con boyas muestran tiempos de permanencia en condiciones de ascensos/descensos de varios días. Las observaciones y simulaciones de Vélez-Belchí (2006) demuestran que los tiempos de permanencia y persistencia de las trayectorias verticales bajo una misma dinámica vertical son suficientes para que se produzca una respuesta de la estructura de tamaños del fitoplancton en relación con la hidrodinámica vertical. Es preciso considerar además el posible impacto de la hidrodinámica horizontal. Como consecuencia de la diferencia entre los valores de la corriente geostrófica y la velocidad vertical es probable que el impacto de los movimientos verticales se manifieste a cierta distancia de los máximos ascensos/descensos (Ruiz et al., 2001).

Nuestros resultados apuntan de nuevo al proceso migratorio, más que a las condiciones hidrodinámicas de la situación migrada propiamente dicha, como causa principal de las diferentes respuestas de la estructura de tamaños obtenidas en OMEGA y BIOMEGA ante la dinámica vertical. Es probable que la respuesta del espectro de tamaños a un régimen de velocidad vertical determinado necesite de un cierto periodo de tiempo para manifestarse. Este intervalo parece ser mayor que la escala temporal en la que ocurren

los fenómenos hidrodinámicos que motivan la ruptura de las condiciones estacionarias así como la migración del WAG y el establecimiento posterior de una situación cuasi estacionaria (Flexas et al., 2006). Asimismo, aún en la situación estacionaria con tiempo suficiente para que se manifieste la respuesta, es probable que esta se encuentre desplazada a favor de la corriente dominante respecto a los máximos de velocidad vertical, como consecuencia de las diferencias de magnitud entre los movimientos verticales y la advección horizontal (Ruiz et al., 2001). Así, si bien los resultados obtenidos en condiciones migradas del WAG no validan la relación empírica obtenida por Rodríguez et al. (2001), tampoco la rechazan, sino que más bien la perfilan: o bien no se trata de una relación directa, o bien no es instantánea, pues no se manifiesta en todas las ocasiones.

La comparación de las situaciones anterior (OMEGA) y posterior (BIOMEGA) a la migración del giro ponen de manifiesto diferentes respuestas de la estructura de tamaños del fitoplancton a la hidrodinámica vertical de mesoscala. Esta circunstancia plantea a su vez diversas cuestiones tales como, ¿cuál es el límite de validez de la relación obtenida por Rodríguez et al. (2001)?, ¿existe un tiempo de respuesta de los espectros ante el forzamiento dinámico vertical?, y si existe, ¿cuál es?. En cualquier caso, el modelado general de los procesos fundamentales se presenta cómo la herramienta más adecuada para resolver los problemas planteados y encontrar respuestas a las cuestiones surgidas.

**B.- DESARROLLO DE UN MODELO DE
PROLIFERACIÓN FITOPLANCTÓNICA
ASOCIADO A HIDRODINAMISMO
VERTICAL**

B.1. Introducción

B.1.1. Modelado de procesos.

En la actualidad la ecología afronta retos de complejidad creciente. El carácter interdisciplinar de los problemas a los que se enfrenta obliga a contemplar un número cada vez mayor de procesos para su resolución. La naturaleza de estas cuestiones exige, en muchos casos, del trabajo de investigación un importante carácter predictivo. Estas circunstancias estimulan que hoy día, el desarrollo de la ecología vaya indisolublemente unido al desarrollo y utilización de modelos (Rodríguez, 1998).

El incremento en el uso de modelos matemáticos en ecología es un reflejo de la utilidad de estos como herramienta para una mejor comprensión de los procesos dinámicos que estudia (Jeffers, 1978). Sin embargo, el valor de los modelos no sólo reside en su capacidad para explicar la situación real que se pretende conocer, sino también en su potencial para realizar predicciones acerca de dicho fenómeno en otras circunstancias. Su empleo se ha visto reforzado a lo largo del tiempo con el desarrollo de equipos informáticos que permiten acceder y procesar grandes cantidades de datos, con una creciente velocidad de computación, hasta el punto de ser prácticamente imprescindibles en el trabajo diario del investigador.

Desde muy temprano, la ecología ha hecho uso de estos modelos matemáticos para explicar sistemas complejos con un lenguaje lógico que simplifique, pero sin distorsionar, las relaciones subyacentes en estos sistemas (Jeffers, 1978). Son numerosos los ejemplos clásicos que podemos encontrar en la bibliografía, tales como, Volterra (1926) o Leslie (1945). Los primeros modelos eran aplicados frecuentemente a procesos estudiados de forma aislada en el laboratorio, sin que se tuviera en cuenta procesos adicionales de gran influencia sobre el fenómeno estudiado. En la actualidad, existe un gran auge en el desarrollo de modelos en estudios ecológicos desde una perspectiva interdisciplinar, más acorde con la compleja naturaleza de los fenómenos estudiados. Por tanto, su ámbito de aplicación es mayor, abarcando procesos de todo tipo, tales como cambio climático (p.e. Hansen *et al.*, 1988; Mitchell, 1989), producción primaria (p.e. Chapelle *et al.*, 2000), dinámica de poblaciones (p.e. Baretta *et al.*, 1995;

Baretta-Bekker *et al.*, 1997; Allen *et al.*, 1998), crecimiento, evolutivos o distribución espacial.

La elevada complejidad de los ecosistemas oceánicos determina la necesidad de una aproximación interdisciplinar en su estudio, puesto que la comprensión de los procesos ecológicos no puede resultar completa si se realiza únicamente desde un punto de vista biológico. Fenómenos tales como la distribución de las poblaciones fitoplanctónicas o la producción, están estrechamente relacionados con otros de carácter físico-químico como extinción de la luz, distribución de nutrientes, dinámica horizontal y vertical del agua, estabilidad, mezcla, turbulencia, sedimentación, salinidad y vorticidad. Esta interconexión de los fenómenos biológicos y físico-químicos debe verse reflejada en el modelado de los procesos para que dichos modelos constituyan un fiel reflejo de la realidad que pretenden describir, y constituir así una importante herramienta a tener en cuenta en las planificaciones políticas y medioambientales (Skogen *et al.*, 1995).

B.1.2. Planteamiento del problema.

La vida en nuestro planeta no sería posible sin la atmósfera. Esta capa gaseosa actúa a modo de filtro de las radiaciones solares, reflejando, aproximadamente, un 30% de la radiación incidente y absorbiendo un 20% de esta. También es responsable del mantenimiento de unas condiciones térmicas favorables para el desarrollo de la vida, mediante el llamado “efecto invernadero”.

La atmósfera consta entre sus componentes de los denominados gases de efecto invernadero. La mayoría, como el dióxido de carbono, el vapor de agua, metano, ozono y óxido nitroso, son de origen natural, pero también existen algunos de origen antropogénico, como los clorofluorocarbonados (CFC). La energía solar incidente está constituida principalmente por radiación de onda corta, que traspasa la atmósfera, mientras que la energía remitida hacia el exterior, desde la Tierra, al proceder de un cuerpo mucho más frío, se encuentra en forma de radiación de onda larga, y es absorbida por los gases de efecto invernadero. Esta retención de parte de la energía emitida provoca el calentamiento de las capas bajas de la atmósfera, permitiendo que la temperatura promedio actual en la superficie del planeta sea de unos 15º C. El CO₂, con una contribución del 75%, es uno de los principales responsables del efecto invernadero.

Desde la Revolución Industrial, se ha producido un progresivo incremento en los niveles de CO₂ atmosférico, como consecuencia de actividades humanas, tales como la quema de combustibles fósiles (supone un aporte de CO₂) y la destrucción de biomasa vegetal (que a su vez provoca una disminución de la fotosíntesis, proceso que retira CO₂). Este aumento ha sido puesto de manifiesto en registros continuos de niveles atmosféricos de CO₂ medidos en zonas alejadas de posibles emisiones humanas. La figura B.1 muestra la evolución de la concentración atmosférica de CO₂ registrada en la estación de Mauna Loa (Hawai). Las oscilaciones observadas en los niveles de este gas son resultado de variaciones estacionales en los procesos implicados en los aportes y retirada de CO₂: la absorción estacional de CO₂ durante la fotosíntesis (predominante en verano), su liberación por respiración y descomposición (mayor en invierno), así como por diferencias estacionales en el uso de combustibles fósiles (Schlesinger, 1991). Por otro lado, el análisis de burbujas de aire atrapadas en hielos antárticos ha permitido determinar la concentración atmosférica de CO₂ en el pasado, pasando de 280 ppm hace más de dos siglos a 355 ppm en la actualidad, lo que supone un incremento del 25 %. Es de esperar que este aporte antrópico adicional de CO₂ y otros gases provoquen un incremento de la concentración de gases de efecto invernadero, y por lo tanto de la absorción de la radiación de onda larga emitida hacia el espacio. La mayor parte de los autores admiten que el aumento de la concentración atmosférica de CO₂ supone un aumento de la temperatura superficial, potenciando así el cambio climático global.

En la actualidad parece existir cierto desequilibrio entre los aportes de CO₂ a la atmósfera y el incremento en su concentración atmosférica. Anualmente como consecuencia de la combustión de combustibles fósiles se vierten unas 5 Gt de CO₂, y se estima que la deforestación provoca el aporte de otras 2 Gt, mientras que el incremento atmosférico anual es aproximadamente de 3 Gt. Aunque existen discrepancias, muchos autores creen que este desfase de 4 Gt se encuentra compensado gracias a la actividad biológica de los océanos y de la biota terrestre.

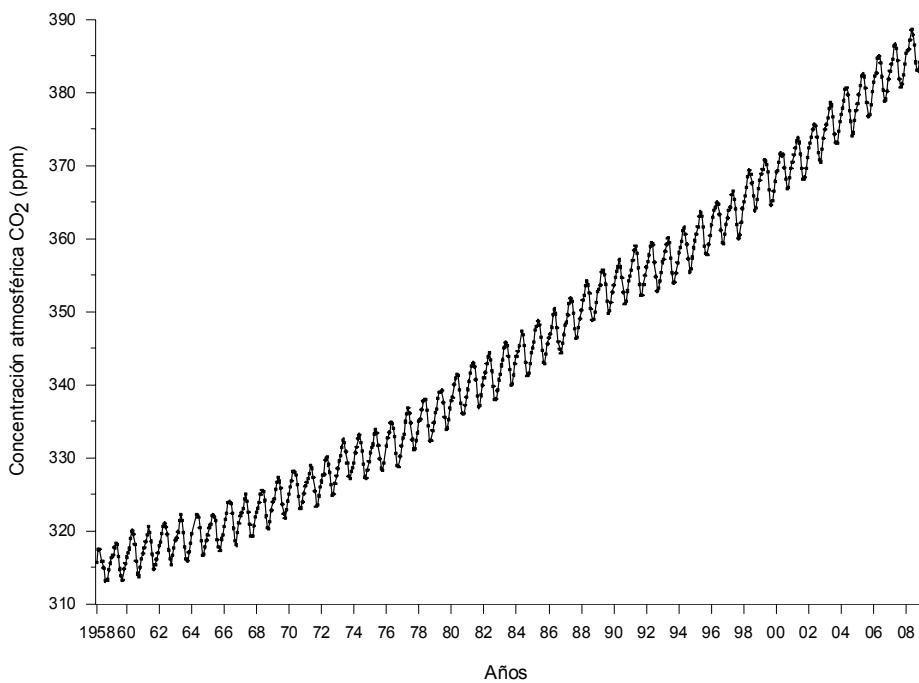


Figura B.1. Evolución de las concentraciones atmosféricas de CO₂ (ppm) desde el año 1958 hasta 2008, medidas en la estación meteorológica de Mauna Loa (Hawai). *Figure B.1. Evolution of atmospheric concentrations of CO₂ (ppm) since 1958 to 2008 measured at the meteorological station Mauna Loa (Hawai).* Source: Dr. Pieter Tans, NOAA/ESRL (www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/).

El papel de los océanos.

Los océanos, con unas 38000 Gt, constituyen una de las principales reservas de carbono. La elevada superficie de contacto (suponen el 70% de la superficie de la Tierra) océano-atmósfera y la solubilidad del CO₂ otorga a estos un papel muy importante en el ciclo del carbono, así como un gran potencial en la absorción de CO₂ atmosférico. El estudio de los mecanismos implicados en el intercambio de CO₂ entre ambos compartimentos es por tanto crucial para la compresión del sistema climático global.

En dicho intercambio intervienen procesos de carácter físico y biológico que determinan la existencia de flujos verticales de CO₂ desde la superficie oceánica hacia las aguas profundas. Los mecanismos físicos (que podríamos denominar “bomba física”) se enmarcan dentro de los procesos de formación de aguas profundas en latitudes altas, en los cuales, el enfriamiento del agua superficial provoca un aumento de la densidad de esta y su posterior hundimiento, arrastrando con ella grandes cantidades de CO₂ disuelto. El afloramiento de estas aguas en zonas tropicales conlleva su calentamiento y la liberación de CO₂. Los mecanismos biológicos, “bomba biológica”, implican la

incorporación del CO₂ en estructuras vivas mediante la fotosíntesis en las capas iluminadas, su hundimiento y secuestro en la formación de material sedimentario.

La naturaleza espacio-temporal de los procesos implicados en la bomba física resta a este mecanismo capacidad de respuesta ante el aumento de la concentración atmosférica de CO₂, otorgando una mayor importancia relativa a los procesos biológicos como fenómeno amortiguador de dicho incremento (Mann & Lazier, 1991). Según algunos autores (Quay et al., 1992; Siegenthaler & Sarmiento, 1993) la “bomba biológica” es el mecanismo responsable de la entrada en el océano del 33% (unas 2 Gt aprox.) del CO₂ desprendido anualmente por la quema de combustibles fósiles. De este modo, los océanos actúan como sumidero de gran parte del CO₂ vertido a la atmósfera a lo largo de la historia geológica (bien en forma disuelta o mediante la diagénesis).

Este hecho evidencia el papel fundamental que juega el océano como elemento regulador y controlador de la composición química de la atmósfera, y como consiguiente del mantenimiento del clima global.

B.1.3. Proyecto BIOMEGA.

Uno de los aspectos más destacados en la oceanografía reciente es el conocimiento del papel que desempeñan los movimientos verticales del agua en la estructura de tamaños del plancton pelágico, ya que condiciona en gran medida el destino del carbono incorporado en el océano (Rodríguez et al., 2001).

La eficiencia de la “bomba biológica” de CO₂ está en parte determinada por la distribución de la biomasa planctónica en diferentes clases de tamaño. La comprensión de los mecanismos reguladores del tamaño de las células permitirá una correcta evaluación de los procesos que controlan la deposición de este gas, así como un conocimiento más profundo del papel del océano dentro del sistema climático planetario (Longhurst, 1991).

Tradicionalmente se ha considerado la forma de nitrógeno disponible como el principal factor controlador del tamaño celular del fitoplancton (Eppley & Peterson, 1979; Chisholm, 1992). En condiciones de estabilidad y estratificación vertical los nutrientes

disponibles se agotan y el sistema subsiste utilizando amonio principalmente como fuente de nitrógeno autóctona, lo que se denomina *producción regenerada* (Legendre & Le Fèvre, 1989). En estas circunstancias el sistema no es capaz de producir excedentes y la abundancia relativa de las células pequeñas es mayor. Cuando se produce la entrada de nitrógeno alóctono, en forma de nitrato principalmente, en el sistema (por ejemplo, por el aporte de aguas profundas ricas en nutrientes en las zonas de frentes oceánicos, Lohrenz et al., 1988; Videau et al., 1994), éste es incorporado de manera preferente por el fitoplancton, *producción nueva*, lo que determina la generación de excedentes orgánicos que en parte sedimentan hacia aguas profundas, y que haya una abundancia relativa de células grandes.

Sin embargo, Rodríguez et al. (2001), mediante el estudio de la relación existente entre la velocidad vertical y la pendiente del espectro de tamaños de la comunidad fitoplanctónica (figura B.2), han puesto de manifiesto la existencia de otros mecanismos controladores del tamaño celular fitoplanctónico. Estos autores demostraron por primera vez el impacto de la circulación vertical de mesoescala (10-100 km) sobre la estructura de productores primarios en el océano. De modo que en zonas de ascensos de agua la abundancia relativa de células grandes es mayor, mientras que en zonas de descenso las células pequeñas presentan una abundancia relativa mayor.

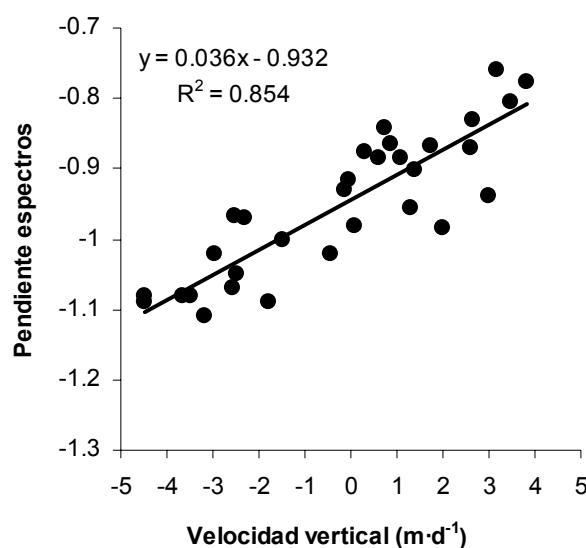


Figura B.2. Relación entre la pendiente del espectro de tamaños y la velocidad vertical del agua encontrada por Rodríguez et al. (2001). Figure B.2. Relationship between size-abundance spectra slopes and vertical velocity obtained by Rodriguez et al. (2001).

B.1.4. Objetivos.

El presente capítulo se enmarca dentro del proyecto de investigación titulado “Relación entre los procesos físicos y biogeoquímicos asociados a sistemas hidrodinámicos de mesoescala en el Mar de Alborán” (REN2002-04044-CO2-O2), que recoge entre sus objetivos la elaboración de modelos teóricos que permitan predecir las propiedades de los espectros de tamaño según propiedades físicas tales como la sedimentación, agregación y dinámica vertical. El objetivo general es por tanto el desarrollo de un modelo para el estudio de la interacción entre ambiente físico y estructura de tamaños del fitoplancton. Para ello se pretende resolver los siguientes objetivos específicos:

1. Desarrollo de un modelo de proliferación fitoplanctónica asociado a hidrodinamismo vertical y horizontal.
2. Análisis de sensibilidad del modelo respecto a la relación crecimiento-profundidad.
3. Validación del modelo anterior, contrastando los espectros de tamaño simulados con otros obtenidos a partir de datos de campo.

B.2. Material y métodos.

B.2.1. Descripción del modelo.

El modelo desarrollado en esta memoria pretende reproducir el efecto que los procesos físicos (especialmente, la hidrodinámica vertical) ejercen sobre la estructura de tamaños de un conjunto de partículas situadas en la masa de agua.

Para conseguir este propósito, se ha simulado la distribución espacial y temporal de un conjunto de partículas de distinto tamaño en un dominio bidimensional, teniendo en cuenta procesos físicos y fisiológicos. A partir de las distribuciones obtenidas mediante la simulación, se han realizado los espectros de tamaño-abundancia correspondientes a zonas del dominio con distintas características físicas, atendiendo particularmente a zonas de ascensos y descensos de agua.

Finalmente, con la intención de validar el modelo, los espectros simulados han sido comparados con otros realizados a partir de datos de campo. En concreto, se han utilizado espectros de tamaños obtenidos en campañas realizadas en el Mar de Alborán, donde se encuentran estructuras de mesoscala con una intensa hidrodinámica vertical.

Marco biológico.

En el desarrollo del modelo, se consideraron partículas dependientes de dos tipos de procesos principales, crecimiento y sedimentación. Las partículas se distribuyeron en 10 clases de tamaño que van desde las 2 hasta las 120 μm (tabla B.1), aumentando geométricamente según el intervalo:

$$\text{Tamaño} = 2 \cdot \left(1.5760586^{(\text{clase}-1)} \right); \text{Clase} = 1 - 10$$

Adicionalmente definimos, a modo de control, una clase de tamaño con tasas de sedimentación y crecimiento cero, denominada clase 0.

Clase de tamaño	Diámetro (μm)
1	2
2	3
3	5
4	8
5	12
6	19
7	31
8	48
9	76
10	120

Tabla B.1. Clases de tamaño tenidas en cuenta por el modelo y sus diámetros correspondientes (μm).
Table B.1. Size classes considered in the model development and their corresponding diameters (μm).

Sedimentación.

Según la Ley de Stokes, la velocidad de sedimentación de las partículas (para cuerpos esféricos y número de Reynolds bajos), transcurrido un tiempo suficiente, es constante e igual a la velocidad límite. Esta se alcanza cuando la resultante entre las fuerzas de empuje, rozamiento y peso es nula. Sin embargo, Smayda (1970), encontró que el fitoplancton vivo presenta velocidades de sedimentación menores que las que predichas por la ley de Stokes. Por esto, la simulación de los procesos de sedimentación ha sido realizada a partir de la relación sedimentación-tamaño encontrada por Smayda (1970) para el fitoplancton vivo:

$$\log(S) = 1.115 \cdot \log(D) - 1.647,$$

donde S es la velocidad de sedimentación en $\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$, y D el diámetro medio de la célula en μm . Se han considerado velocidades de sedimentación positivas cuando su sentido es descendente.

Crecimiento.

El modelo establece el crecimiento de las partículas dependiente de su tamaño (diámetro), y de la profundidad a la que se desarrollan a lo largo de la simulación.

La teoría alométrica estudia la relación existente entre el tamaño y los procesos vitales. Según esta teoría, un gran número de procesos característicos de los organismos varían con el tamaño corporal según la expresión $T = a \cdot S^b$, donde T es la tasa específica a la que tienen lugar los procesos (p. e. crecimiento) y S alguna medida del tamaño corporal (Peters, 1983). Existen numerosos trabajos sobre de la relación existente entre el tamaño celular y tasa de crecimiento (Chisholm, 1992). Estos estudios suelen discrepar principalmente en los valores asignados a los parámetros a y b , ya que parece existir una fuerte variabilidad tanto entre tamaños como a nivel específico. Ante esta situación, en nuestro modelo nos decidimos por valores intermedios de estos parámetros:

$$R_{\max} = 0.05 \cdot (T)^{-0.25},$$

donde R_{\max} es la tasa intrínseca máxima de crecimiento (días^{-1}) de cada una de las diez clases de tamaño, y T (μm) el tamaño de las partículas.

El modelo considera el crecimiento de las partículas función de la profundidad (z) a la que se desarrollan durante el tiempo de simulación. Para describir la relación funcional entre la tasa intrínseca de crecimiento (R) y la profundidad (z), utilizamos varias expresiones, con el objeto de evaluar la sensibilidad del modelo ante distintas formas de crecimiento respecto a la profundidad. Las funciones utilizadas en el desarrollo del modelo han sido las siguientes (figura B.3):

1. $R = R_{\max} \cdot (e^{-0.03 \cdot Z})$. La tasa de crecimiento presenta sus valores máximos en superficie, decreciendo con la profundidad de manera exponencial.

2. $R = R_{\max} \cdot \left[1 - e^{\left(\frac{Z - Z_{ro}}{sr} \right)} \right]$. Aunque la relación funcional es similar al

caso anterior, la disminución de la tasa de crecimiento con la profundidad se produce de un modo más gradual.

3. $R = R_{\max} \cdot e^{\left[-0.5 \cdot \left(\frac{Z - Z_{\max}}{b} \right)^2 \right]}$. A diferencias de las anteriores, en este caso, la tasa de crecimiento presenta sus valores máximos en niveles subsuperficiales, siendo mínimos en superficie y profundidad. Esta expresión permite simular estructuras tales como el máximo subsuperficial de clorofila.

En estas expresiones, R y R_{\max} son la tasa intrínseca de crecimiento (días^{-1}) puntual y máxima respectivamente de cada clase de tamaño, Z la profundidad (metros), Z_{ro} la profundidad a la que la tasa de crecimiento es nula y Z_{\max} la profundidad en la que se alcanza la tasa de crecimiento máxima. El parámetro sr es un factor de ajuste, que indica la profundidad a la que la tasa intrínseca de crecimiento alcanza el 90% de su valor máximo. El valor de b indica la anchura de la función.

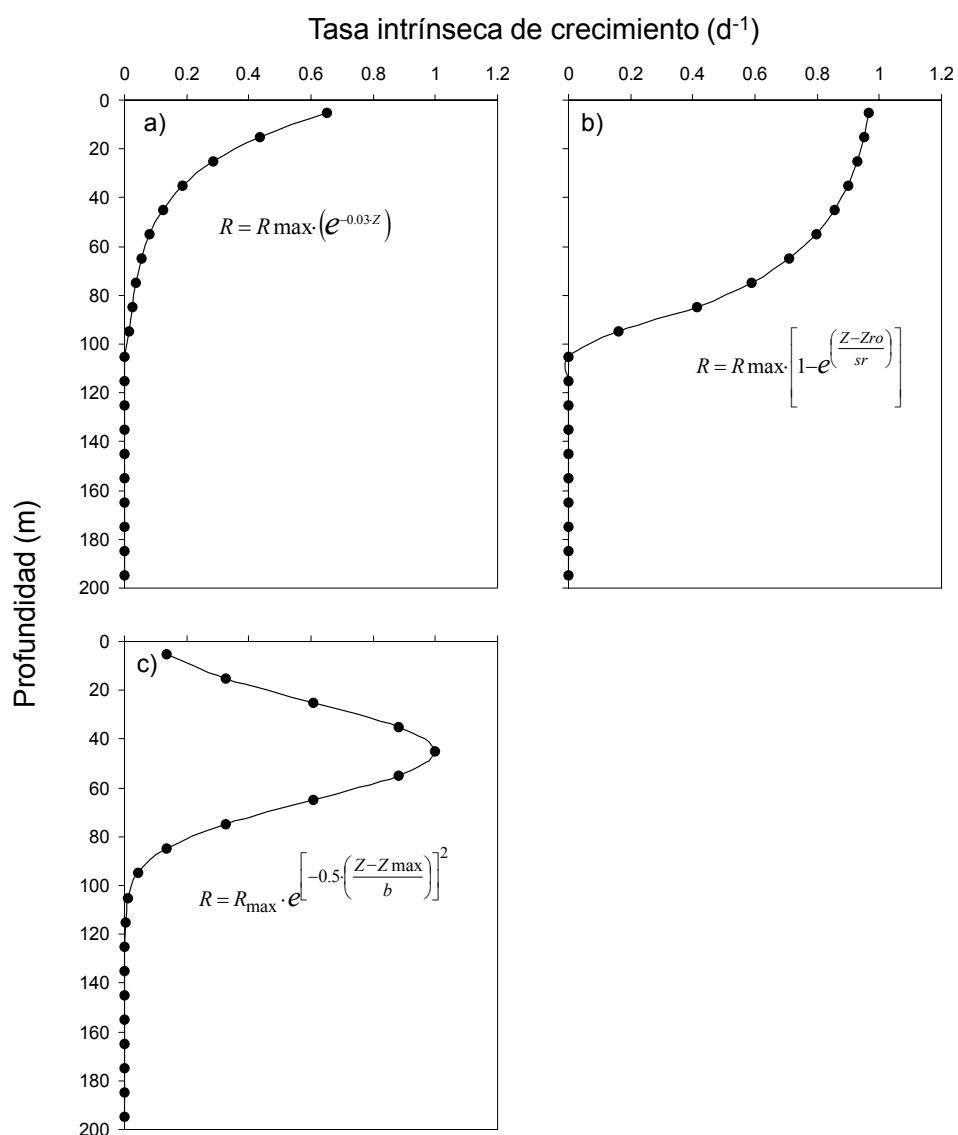


Figura B.3. Diferentes relaciones funcionales entre las tasas intrínsecas de crecimiento (días^{-1}) y la profundidad (metros), utilizadas en el desarrollo del modelo: a) ecuación 1, b) ecuación 2, y c) ecuación 3. *Figure B.3. Functional relations between intrinsic growth rates (day^{-1}) and depth considered in the model: a) equation 1, b) equation 2, and c) equation 3.*

Procesos hidrodinámicos.

Además de los procesos dependientes exclusivamente de las características de las partículas, el modelo incluye procesos puramente físicos relativos a las masas de agua. Estos son, la hidrodinámica vertical y horizontal.

El sentido del movimiento horizontal de las masas de agua a lo largo del dominio es de izquierda a derecha. La dinámica horizontal ha sido simulada de modo cíclico, de manera que las partículas que salen del dominio (por el límite derecho) transportadas por el agua, son incorporadas de nuevo a este por su lado izquierdo. La dinámica vertical ha sido simulada mediante una pareja de núcleos de aguas ascendentes y descendentes.

Dinámica horizontal.

El campo de *velocidad horizontal* ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) es considerado estacionario y dependiente de la profundidad. La función, $U(z)$, que relaciona la dinámica horizontal con la profundidad es una exponencial negativa, de modo que los valores máximos de velocidad se alcanzan en superficie, decayendo en la vertical y anulándose en una profundidad máxima (Z_{\max}):

$$U = U_o \cdot \frac{e^{\left(\frac{-Z}{SCL} - F\right)}}{(1 - F)},$$

donde U_o es la velocidad horizontal máxima (en superficie), Z la profundidad y SCL la escala de la función exponencial. La función presenta un factor corrector F , con la intención de que la velocidad horizontal sea nula en la parte inferior del dominio. Su

expresión es $F = e^{\left(\frac{-Z_{\max}}{SCL}\right)}$, en la que Z_{\max} es la profundidad a la que $U(z) = 0$. Con el objetivo de evitar posibles artefactos debidos a fenómenos de convergencia/divergencia de masa, el campo de velocidad horizontal consta de un elemento corrector adicional. Este factor impone en cada punto del dominio un valor de divergencia cero, de modo

que $\frac{du'}{dx} + \frac{dw}{dx} = 0$.

Dinámica vertical.

El campo de velocidades verticales ($m \cdot d^{-1}$) es considerado función de la dimensión horizontal y de la profundidad, de modo que los valores mínimos se alcanzan en superficie y profundidad, mientras que los máximos se encuentran en niveles subsuperficiales. La variación en la horizontal se realizó situando parejas de núcleos de velocidades ascendentes y descendentes.

Para describir la relación funcional de la velocidad vertical (ω) con la profundidad, se utilizaron las siguientes funciones armónicas:

$$\omega(z) = \omega_0 \cdot \cos\left[0.5\pi\left(\frac{Z}{Z_0-1}\right)\right], \text{ cuando } 0 < Z < Z_0, \text{ y}$$

$$\omega(z) = 0.5\omega_0 \cdot \left[1 + \cos\left(\pi\frac{(Z-Z_0)}{(Z_{00}-Z_0)}\right)\right], \text{ cuando } Z_0 < Z < Z_{00}$$

donde ω_0 es la velocidad vertical máxima ($m \cdot d^{-1}$), Z_0 la profundidad en la que se alcanzan los valores máximos de velocidad vertical, y Z_{00} la profundidad a partir de la cual la velocidad vertical es nula, hasta la profundidad máxima del dominio.

En la horizontal ω varía según una función armónica con longitud de onda (L) igual a $1/\omega_0$ veces la longitud horizontal del dominio:

$$\omega(x) = \omega(z) \cdot \sin\left(\frac{2\pi\omega_0 nx}{L}\right),$$

donde n es el número de ciclos. En esta memoria se incluye únicamente la simulación con un ciclo, es decir, con una única pareja de núcleos de velocidades verticales ascendentes/descendentes.

Marco físico del modelo.

El dominio sobre el que se aplica el modelo está constituido por una sección vertical bidimensional, compuesta por una malla con compartimentos de 10 km de longitud por

10 metros en la vertical (profundidad). De modo que el tamaño final del dominio (300 km x 200 m) es similar al de la mesoescala. Esta es la escala asociada a las inestabilidades que tienen lugar en los frentes oceánicos, donde se generan patrones de circulación tridimensional altamente energéticos, que suponen un marco idóneo para el estudio del impacto de los procesos físicos sobre la estructura de tamaños del plancton. El número de partículas situadas en cada compartimento de la malla depende del número inicial de partículas, de sus tasas de crecimiento y sedimentación, así como del transporte horizontal y vertical (figura B.4).

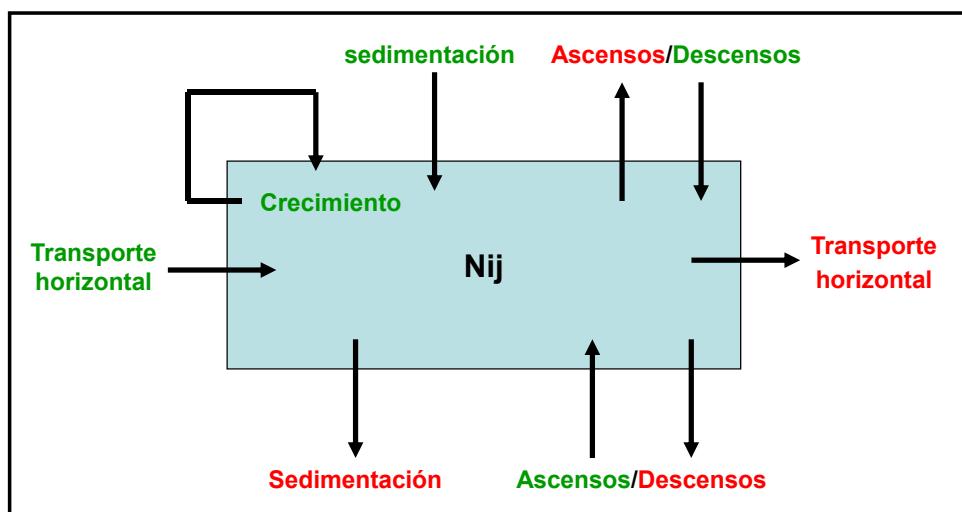


Figura B.4. Diagrama conceptual de los procesos que controlan el número de partículas (N_{ij}) presentes en cada compartimento (ij) del dominio simulado. En verde, los procesos que implican aumento del número de partículas en el compartimento; en rojo, los que implican pérdida. *Figure B.5. Conceptual diagram of the processes included in the model which control the number of particles (N_{ij}) in each cell (ij) of the domain. In green and red those processes which increase and decrease, respectively, the number of particles in each cell.*

Condiciones iniciales.

Las simulaciones han sido realizadas para períodos de hasta 100 días, con un tiempo de integración de 15 minutos, obteniendo resultados correspondientes a períodos de 6 horas. Las condiciones iniciales utilizadas se resumen en la siguiente tabla.

	Parámetro	Definición	Valor
<i>Hidrodinámicos</i>	Ts	Tiempo de simulación	90 d
	U_0	Velocidad horizontal máxima	$0.6 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$
	ω_0	Velocidad vertical máxima	$10 \text{ m} \cdot \text{d}^{-1}$
	Z_0	Profundidad donde $\omega=\omega_0$	75 m
	Z_{00}	Profundidad donde $\omega=0$	180 m
<i>Biológicos</i>	$n\omega$	Número de ciclos	1
	Z_{rmax}	Profundidad donde $R=R_{max}$	45 m
	Z_{ro}	Profundidad donde $R=0$	100 m
	s_r	Profundidad donde $R=0.9R_{max}$	35 m
	b	Anchura de la función	20 m

Tabla B.2. Valores iniciales de los parámetros utilizados en las diferentes simulaciones. *Table B.2. Initial values of the parameters considered in the model.*

Es necesario señalar, que la simulación se inicia con una única partícula en cada una de las casillas que componen el la mitad superior del dominio. Las simulaciones han sido realizadas mediante lenguaje de programación *Basic*.

B.2.2. Espectros de tamaños.

Un espectro de tamaño (figura B.5) es la representación de la abundancia de las partículas frente al tamaño de las mismas. Así, una vez conocidas las abundancias de las partículas, obtenidas mediante las simulaciones, y su volumen (calculado suponiendo forma esférica), la partículas son distribuidas según una escala logarítmica de base 2 (escala de octavas). El espectro final se obtiene representando el logaritmo en base 10 de las abundancias frente al logaritmo en base 10 de las clases de tamaño (en este caso de sus límites inferiores).

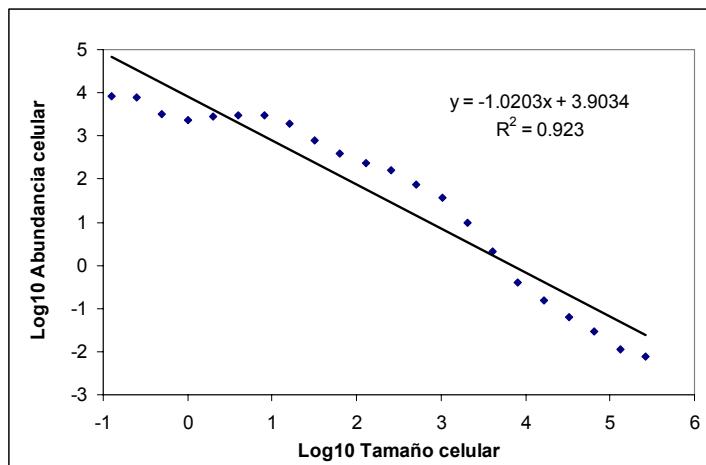


Figura B.5. Espectro de tamaños correspondiente a una muestra de 60 metros de profundidad, tomada en el mar de Alborán. *Figure B.5. Size-abundance spectrum corresponding to 60 meters depth from the Alboran Sea.*

Para la elaboración de los espectros, se han elegido las abundancias de partículas obtenidas en dos zonas claves del dominio simulado, de modo que coincidieran con el núcleo de velocidades ascendentes y descendentes respectivamente. De este modo es posible comparar el efecto de la hidrodinámica vertical con sentido opuesto. Estas zonas se sitúan a 100 y 200 kilómetros, respectivamente, del origen (izquierda) del dominio. Además, se ha trabajado con las abundancias correspondientes a dos profundidades distintas, 40 y 50 metros, con el objeto de tener una “réplica” de cada espectro. Estas profundidades se corresponden con aquellas donde los espectros reales muestran una mayor diferencia debida a la hidrodinámica vertical. Las abundancias de partículas utilizadas corresponden a varios momentos distintos de simulación, con la intención de valorar la evolución de la misma. En concreto se utilizaron las distribuciones obtenidas a los 10, 15 y 20 días de simulación.

B.3. Resultados

B.3.1. Resultados relativos a la simulación del modelo.

En este apartado, se muestran los resultados obtenidos mediante las tres simulaciones del modelo estudiado. Estas simulaciones incluyen procesos físicos y/o biológicos. Del mismo modo utilizado anteriormente para describir el modelo, se presentan los campos de velocidades por separado, para mostrar posteriormente, las distribuciones de partículas obtenidas a partir de ellos (junto con los procesos biológicos implicados). Como ya se ha comentado, a diferencia de los procesos físicos, hemos considerado tres formas distintas de relación crecimiento-profundidad, por lo que los resultados mostrados corresponden a tres simulaciones distintas.

B.3.1.1. Procesos físicos.

Las campos de velocidades horizontales y verticales obtenidos, se muestran por separado, y también combinados en un único campo de velocidades.

Como puede observarse en la figura B.6, el campo de velocidades horizontales simulado presenta valores máximos de 0.6 m/s en superficie y mínimos desde los 130-170 m de profundidad, según la zona, hasta los niveles inferiores del dominio. La distribución de las isolíneas en la horizontal no es homogénea, mostrando un estrechamiento en la zona central del dominio (entre los 100 y los 200 km), donde se produce un descenso de las isolíneas más superficiales, y un ascenso de las más profundas, constituyendo un domo en la zona más profunda del dominio simulado. El campo de velocidades verticales está compuesto por un núcleo de velocidades ascendentes (valores positivos) y otro de velocidades descendentes (valores negativos). Entre ellos se sitúa una zona de transición con velocidades verticales nulas, a 150 km. La distribución de las velocidades en la vertical es heterogénea, con valores máximos a 70 metros de profundidad, y mínimos en superficie y a partir de 150 metros.

B.3. Resultados

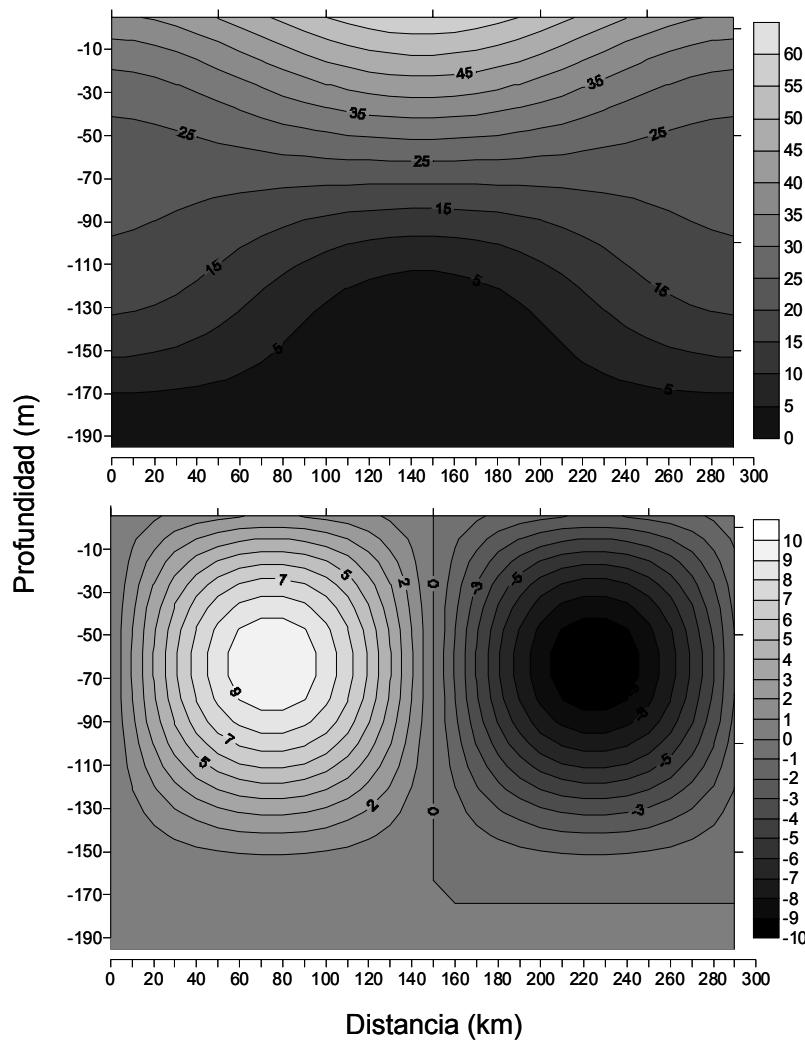


Figura B.6. Campos simulados de velocidades horizontales ($\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$), arriba, y verticales ($\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$), abajo.
Figure B.6. Simulation of horizontal ($\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$), above, and vertical velocities ($\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$), below, fields.

Al combinar ambos campos (figura B.7), es posible diferenciar distintas capas en el dominio en relación al comportamiento de las masas de agua:

- En superficie, se observa un estrato de unos 30 metros de grosor, que discurre horizontalmente, con velocidades máximas.
- A partir de los 150 metros de profundidad, y hasta el fondo del dominio, encontramos otra masa de agua que muestra únicamente movimiento horizontal, aunque en este caso con valores mínimos.

- Entre ambas masas existe un estrato central de unos 120 metros de espesor, en el que el desplazamiento del agua tiene un importante componente vertical. Los movimientos verticales son mayores en las regiones situadas entre los 50 y 100 metros de profundidad, 40-100 km y 210-260 km de distancia, respectivamente.

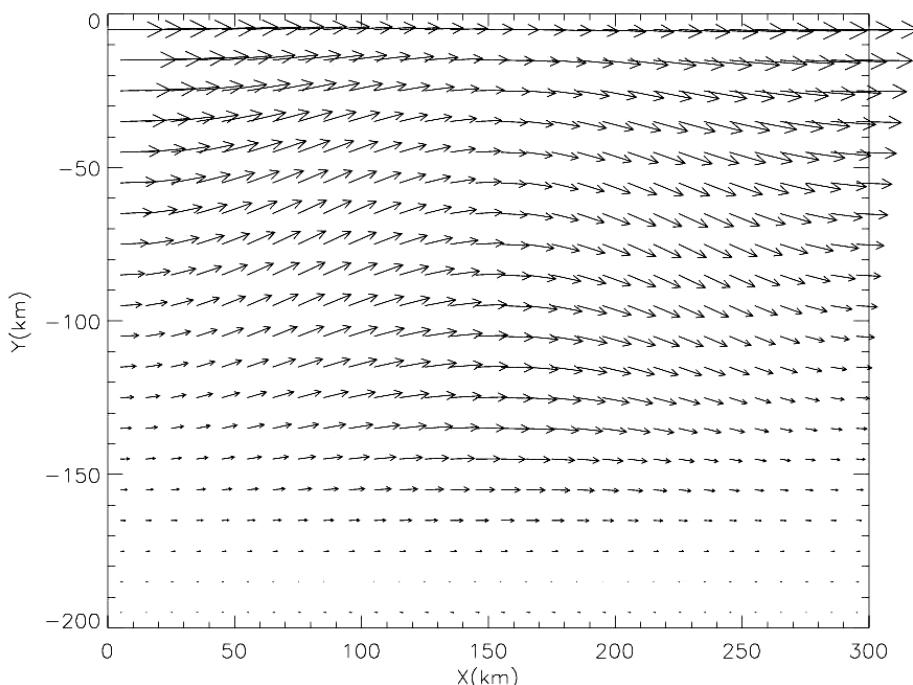


Figura B.7. Campo de velocidades simulado, conjugando las componentes horizontal y vertical de la velocidad. El tamaño de las flechas es proporcional a la magnitud de la velocidad resultante. Figure B.7. Simulated velocities field, obtained from the combination of horizontal and vertical velocities. The arrow size is proportional to the magnitude of the resultant velocity.

B.3.1.2. Procesos biológicos.

En este apartado se presentan los resultados relativos a la distribución de las partículas. Como se ha comentado anteriormente, se han realizado tres simulaciones distintas correspondientes a tres formas de crecimiento (figura B.3). En todas ellas se han contemplando diez clases de tamaño diferentes, además de una clase control (clase 0) con tasas de sedimentación y crecimiento nulas. Esta clase actúa por tanto como trazador y presenta el mismo comportamiento independientemente de la simulación realizada.

Dada la gran cantidad de datos generados, y para facilitar su análisis, se presentan los resultados correspondientes a las clases de tamaño 1, 5 y 10, y a intervalos de diez días, para cada una de las simulaciones realizadas.

Resultados clase de tamaño 0 (control).

Tal y como puede observarse en la figura B.8, al inicio de la simulación (tiempo 2 días), las partículas presentan un distribución bastante homogénea, en la que pueden diferenciarse dos capas claramente: un estrato superior con partículas, y un inferior vacío, tal y como se establece en las condiciones iniciales de simulación. Conforme avanza el tiempo de simulación, las partículas tienden a distribuirse más heterogéneamente a lo largo del dominio, constituyendo un mayor número de estratos de abundancia. Por otro lado, las partículas parecen acumularse en los niveles más superficiales del dominio. Esta distribución no es homogénea en la horizontal, ya que las partículas se acumulan más superficialmente en la zona de transición de los núcleos de velocidades verticales, a modo de “domo” situado en la parte central del dominio (150 km).

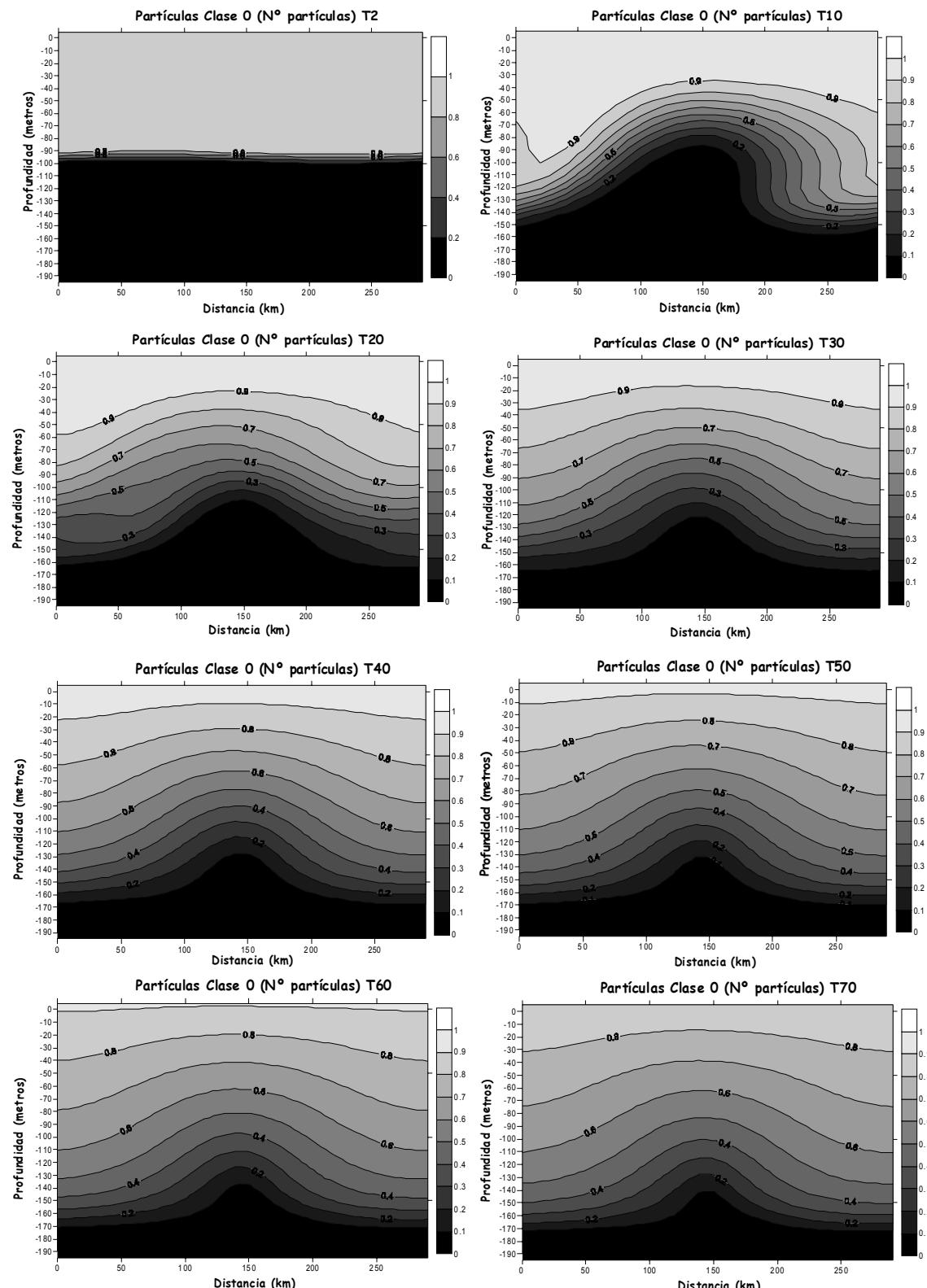


Figura B.8. Distribución simulada de las partículas de la clase de tamaño cero (control) a los tiempos 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 y 100 días. *Figure B.8. Simulated distribution of particles corresponding to the zero size class (control) at 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 and 100 days.*

B.3. Resultados

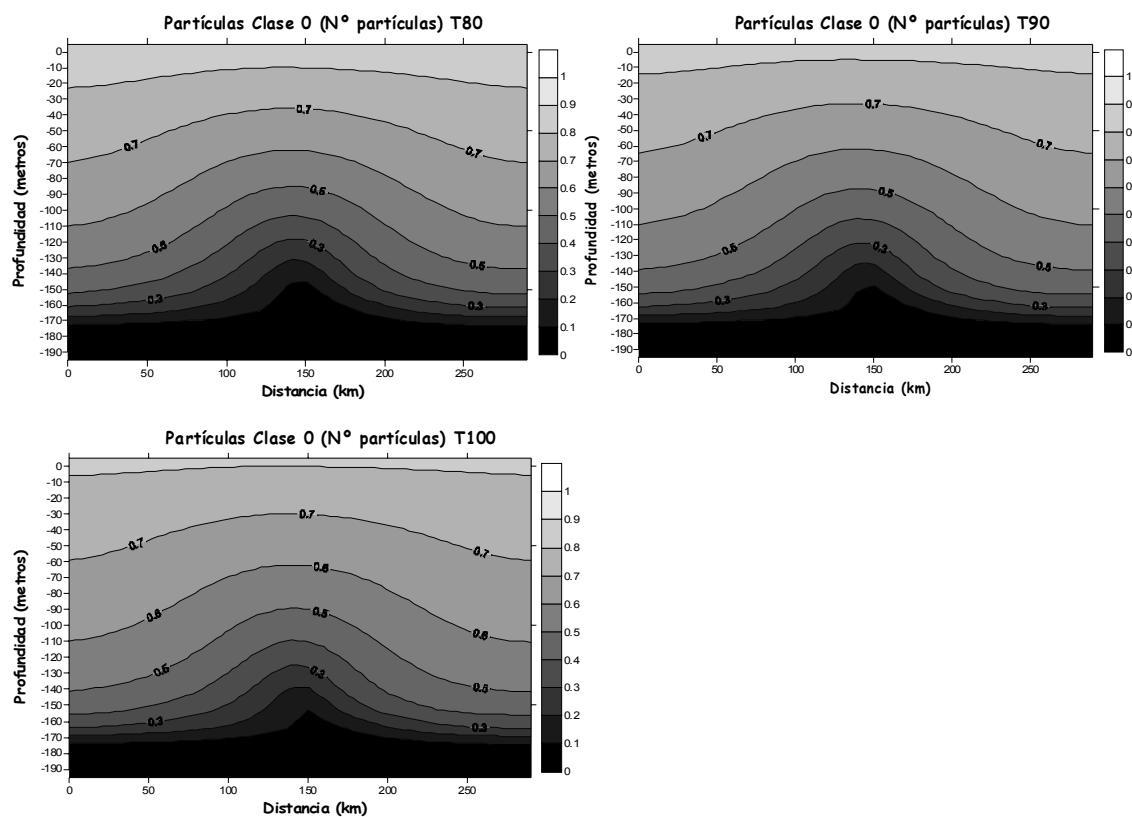


Figura B.8. (Continuación). *Figure B.8. (Continuation).*

Simulación modelo 1.

Se recogen aquí los resultados relativos a la simulación de la distribución de partículas utilizando la relación crecimiento-profundidad: $R = R_{\max} \cdot (e^{-0.03 \cdot Z})$ descrita anteriormente como ecuación 1 (figura B.3.a).

Las partículas de la clase de tamaño uno (figura B.9), aparecen constituyendo estratos de abundancia distribuidos heterogéneamente tanto en profundidad como en la horizontal. Estas capas se concentran en los niveles más superficiales del dominio, siendo mayor la abundancia de partículas en superficie, y decreciendo en la vertical hasta hacerse nulas a partir de los 15 metros de profundidad. Este nivel no es homogéneo en todo el dominio, ya que entre los 70 y 180 kilómetros las capas de abundancia se sitúan más superficialmente, con abundancias nulas a partir de los 10 metros de profundidad aproximadamente. La abundancia aumenta exponencialmente a

lo largo de la simulación, alcanzando valores de $9 \cdot 10^{34}$ partículas en la zona central del dominio en el tiempo 100 días.

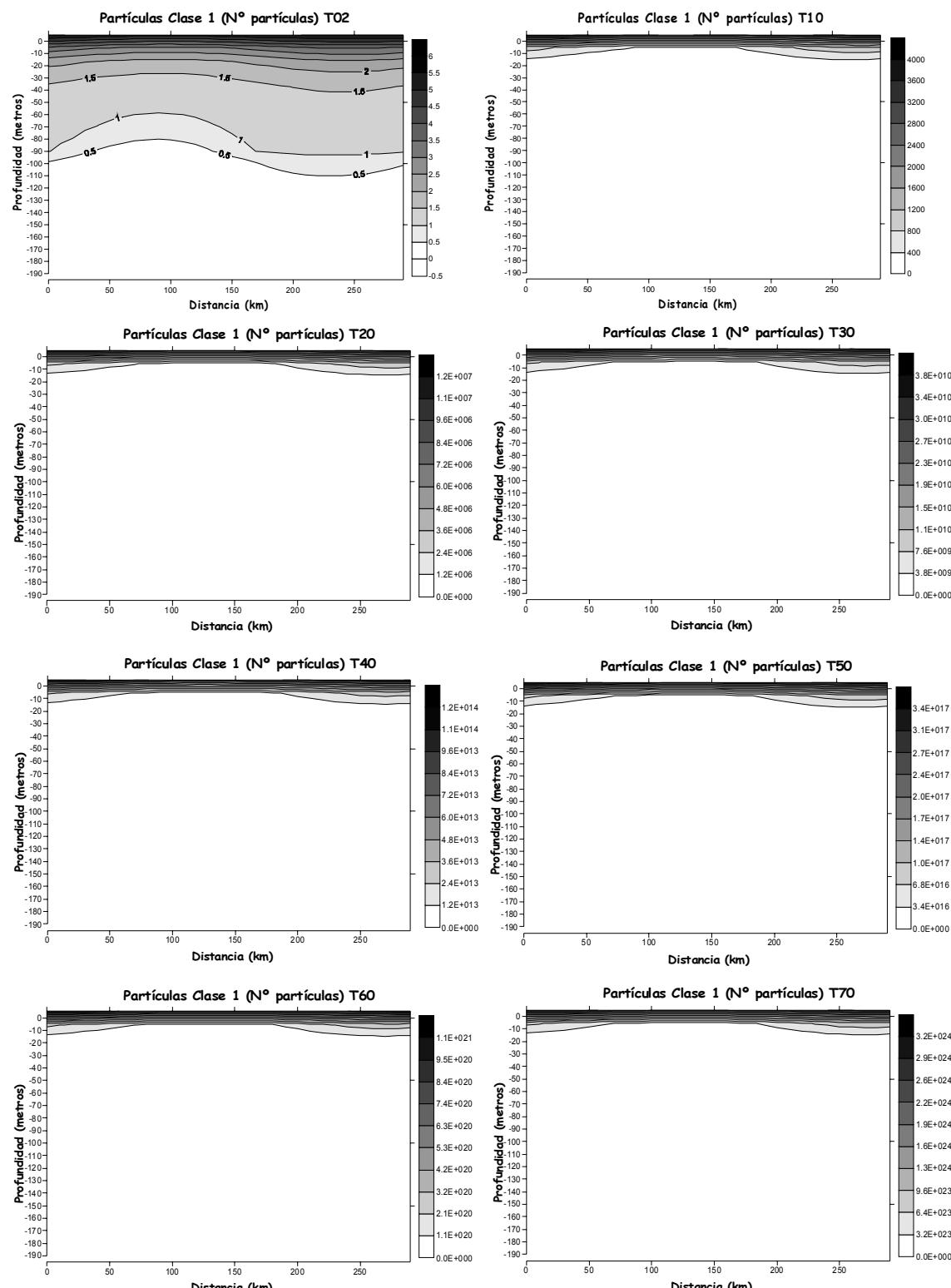


Figura B.9. Distribución simulada (modelo 1) de las partículas de la clase de tamaño uno a los tiempos 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 y 100 días. *Figure B.9. Simulated distribution of particles (model1) corresponding to the lowest size class (one) at 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 and 100 days.*

B.3. Resultados

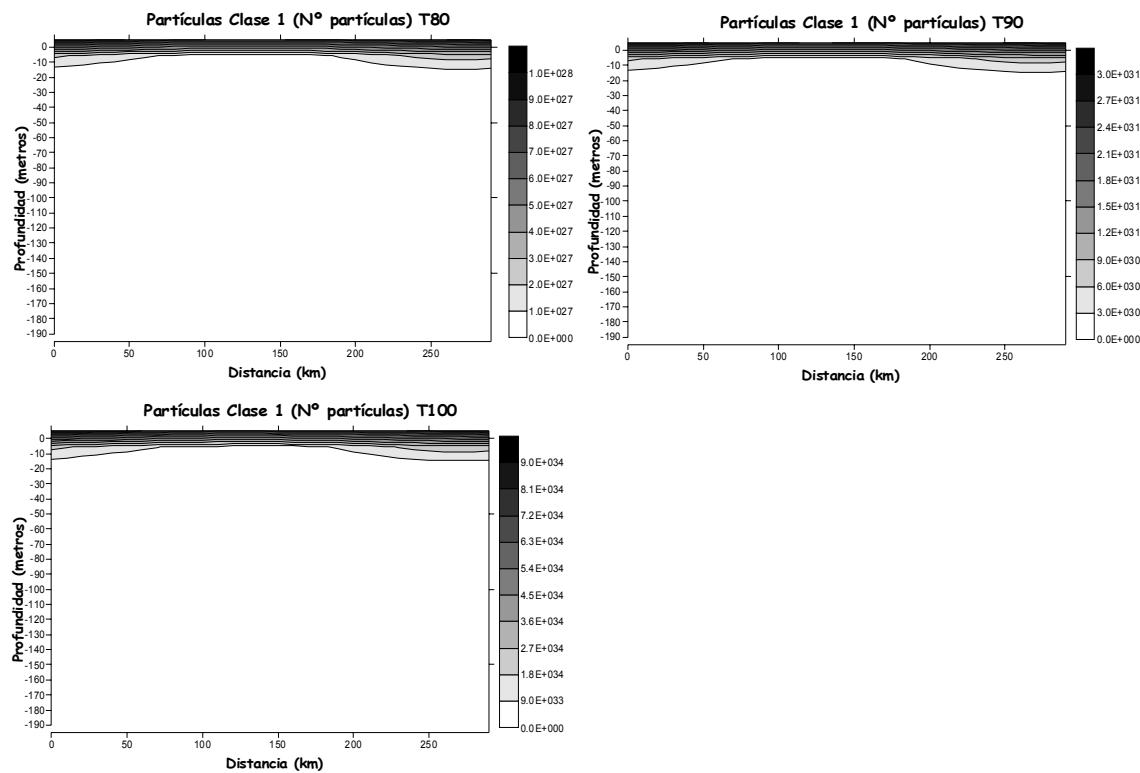


Figura B.9. (Continuación). *Figure B.9. (Continuation).*

Las partículas de clase de tamaño cinco muestran una distribución (figura B.10) muy similar a la distribución de la clase de tamaño uno, concentradas a modo de estratos casi horizontales en la zona más superficial del dominio. Los valores máximos de abundancia se sitúan en superficie. Una de las principales diferencias con la clase de menor tamaño, es que el nivel a partir del cual encontramos abundancias cero en la clase de tamaño cinco, es algo más profundo, situándose en torno a los 25-30 metros de profundidad. De nuevo, esa zona crítica se presenta a niveles más someros entre los 70 y 180 kilómetros, es decir, en la zona central del domino. Por otro lado, las abundancias observadas son menores, alcanzando valores máximos de $4.4 \cdot 10^{20}$ de partículas.

B.- Desarrollo de un modelo de proliferación fitoplanctónica

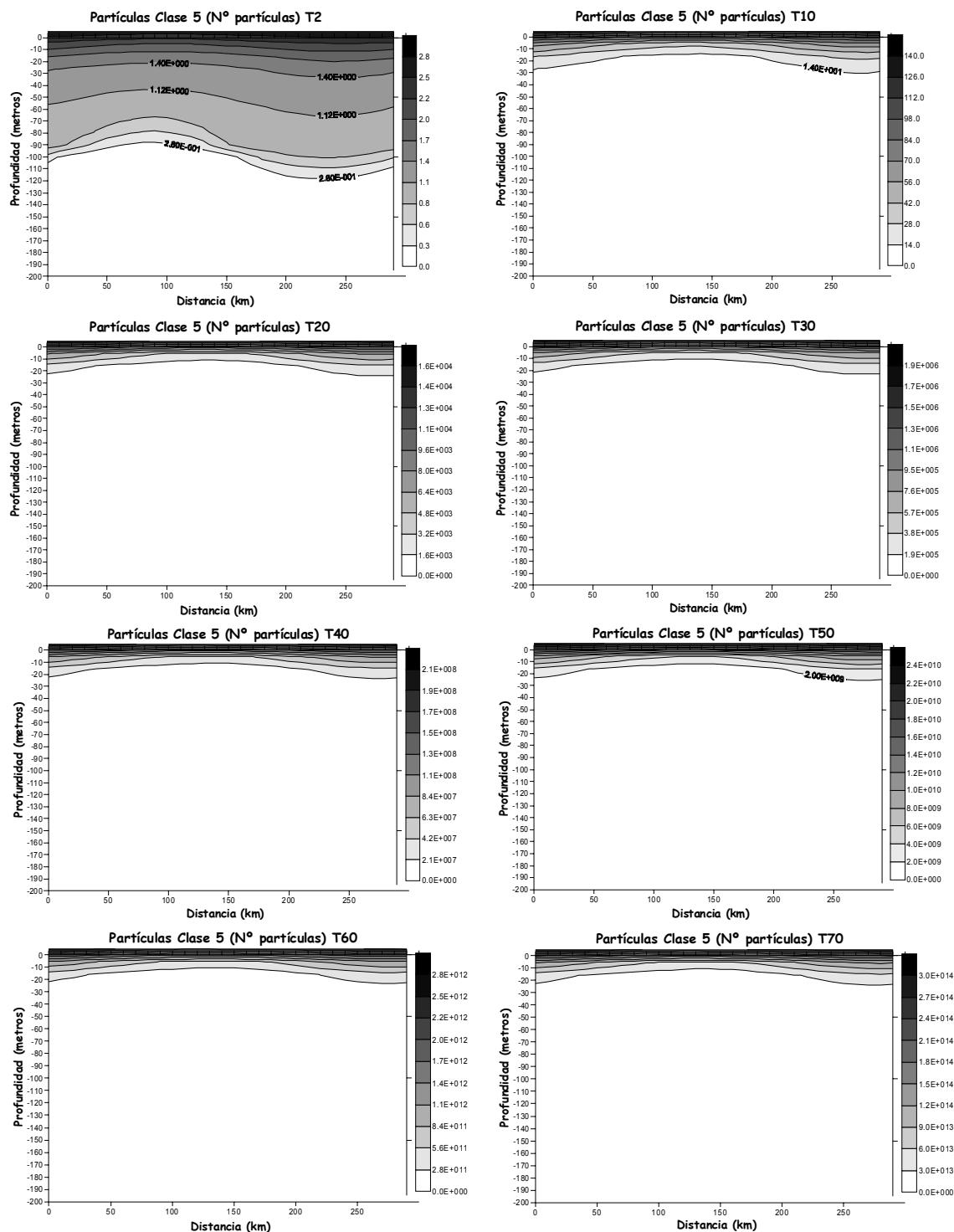


Figura B.10. Distribución simulada (modelo 1) de las partículas de la clase de tamaño cinco a los tiempos 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 y 100 días. *Figure B.10. Simulated distribution (model 1) of particles corresponding to the size class five at 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 and 100 days.*

B.3. Resultados

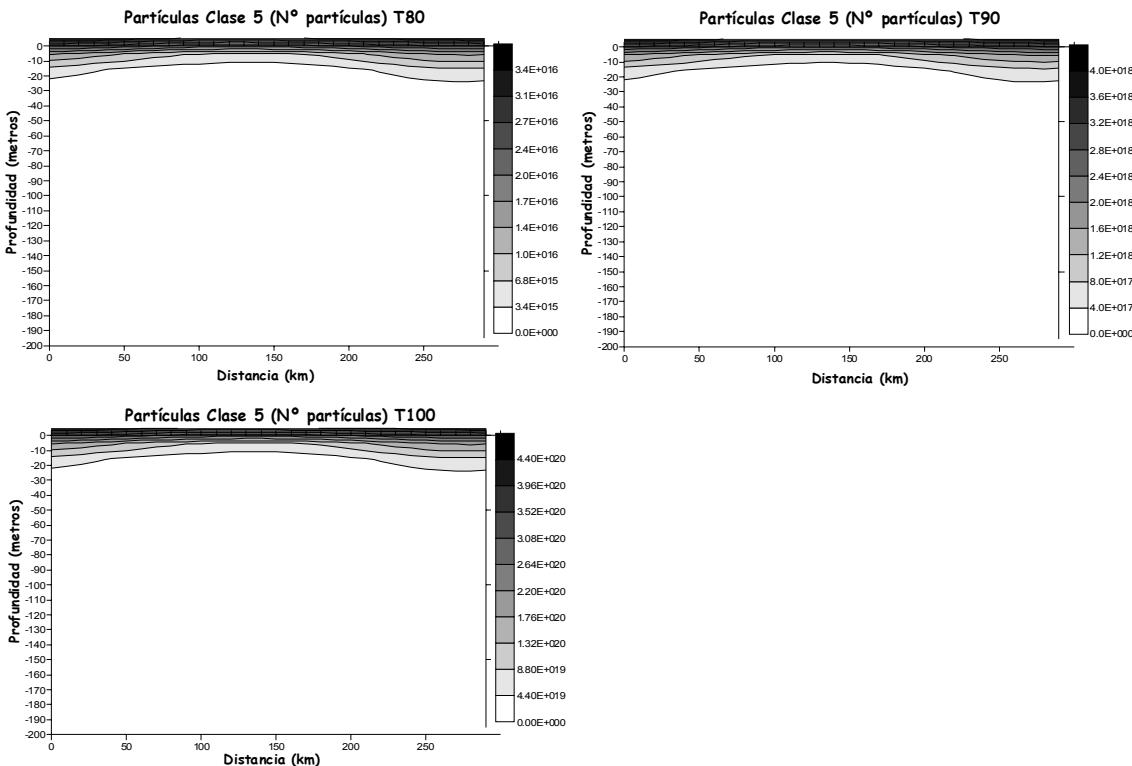


Figura B.10. (Continuación). *Figure B.10. (Continuation).*

Las distribuciones de las clases de tamaño anteriores, difieren mucho de las obtenidas para la clase de tamaño 10 (figura B.11). En este caso, las partículas también se concentran en capas o estratos de abundancia, pero muestran una situación y comportamiento a lo largo de la simulación muy diferentes a las otras clases de tamaño. Las partículas se concentran constituyendo una franja central de abundancia, por encima y por debajo de la cual no se encuentran partículas. Destaca el hecho de que las máximas abundancias se sitúan en niveles subsuperficiales en los primeros momentos de la simulación, pasando a ocupar zonas más profundas con el paso de los días, hasta hundirse prácticamente a partir de los 40 días aproximadamente. Por otro lado, estas capas con mayores abundancias de partículas sufren un proceso de disminución de su área de ocupación a lo largo de la simulación, de modo que en fases iniciales se encuentran constituyendo una gran franja central del dominio, pasando a ocupar zonas menos extensas en su proceso de hundimiento. Dichas franjas se sitúan en la vertical de los 135 kilómetros aproximadamente, zona de transición entre los núcleos de velocidades ascendentes y descendentes. Finalmente, llama también la atención las

abundancias tan bajas que presentan las partículas de esta clase de tamaño, ya que no superan el valor de 1.7 en el inicio de la simulación.

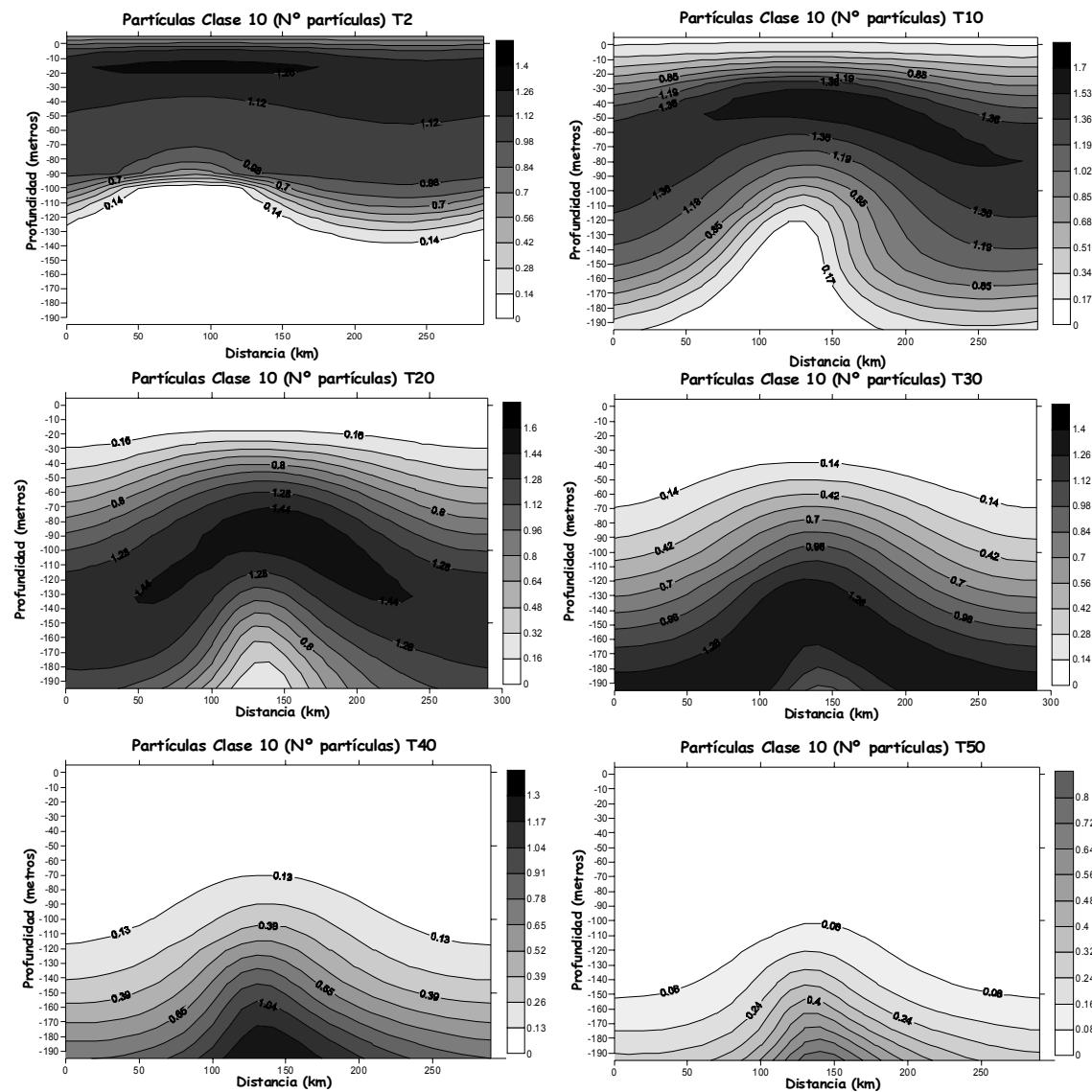


Figura B.11. Distribución simulada (modelo 1) de las partículas de la clase de tamaño diez a los tiempos 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 y 100 días. *Figure B.11. Simulated distribution (model 1) of particles corresponding to the highest size class (ten) at 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 and 100 days.*

B.3. Resultados

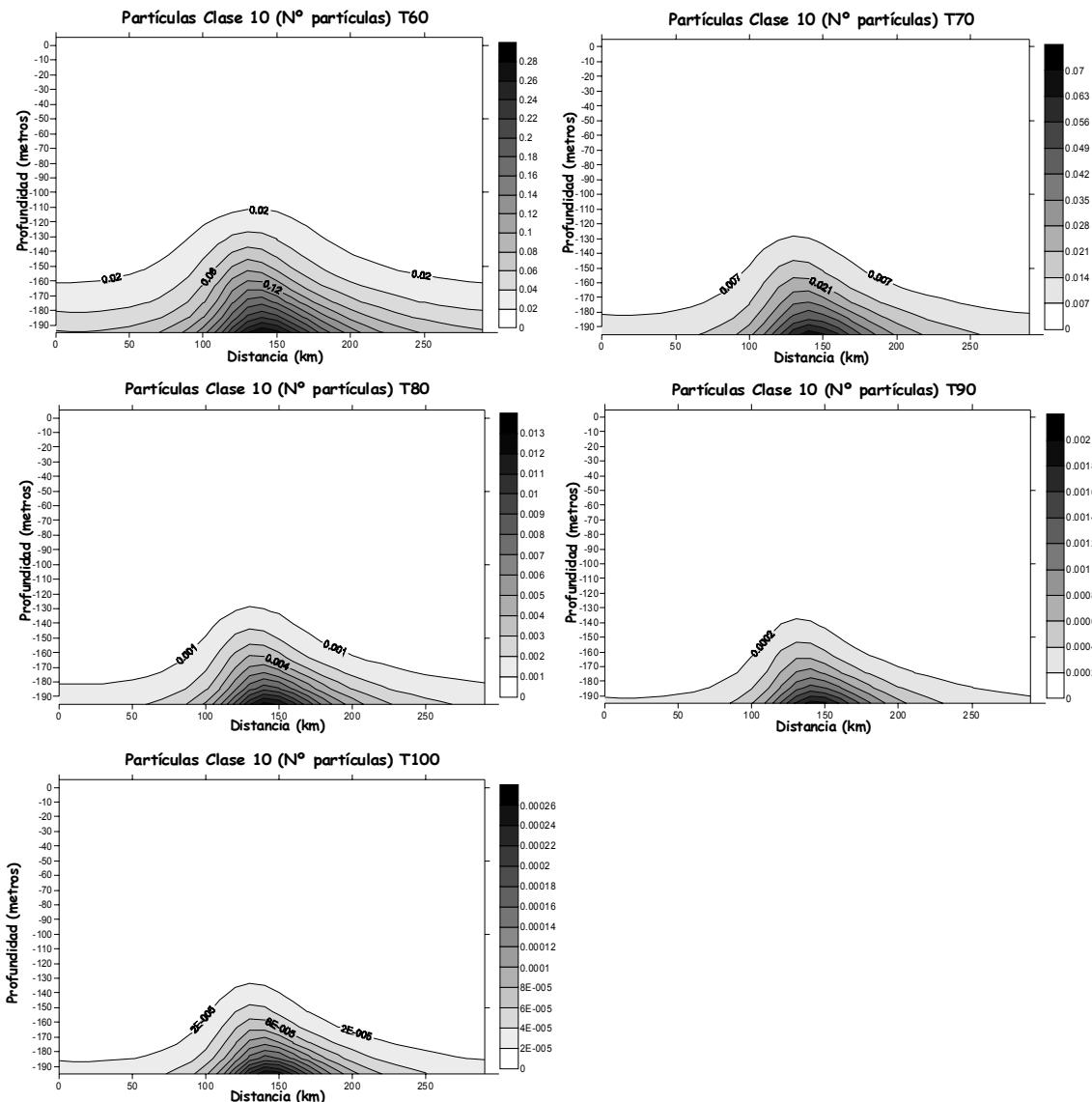


Figura B.11. (Continuación). *Figure B.11. (Continuation).*

En resumen, de las distribuciones de abundancia obtenidas mediante la simulación del modelo 1 podría destacarse:

- Para un mismo tiempo, al aumentar el tamaño de las partículas, disminuye la abundancia de las mismas.
- Las partículas presentan mayores abundancias en niveles superficiales. Esta tendencia va cambiando al aumentar el tamaño de las partículas, pasando a ocupar zonas cada vez más profundas, hasta incluso alcanzar el fondo del dominio a lo largo de la simulación.

Simulación modelo 2.

A continuación se muestran los resultados correspondientes a la simulación 2 del modelo, esto es, utilizando la relación entre el crecimiento de las partículas y la profundidad descrita en la ecuación 2 (figura B.3.b):

$$R = R_{\max} \cdot \left[1 - e^{\left(\frac{Z - Z_{ro}}{sr} \right)} \right]$$

En general, las distribuciones de partículas obtenidas mediante la simulación 2 son muy similares a los resultados de la simulación 1, de modo que las partículas más pequeñas tienden a concentrarse en superficie, mientras que conforme aumenta su tamaño, pasan a ocupar niveles más profundos y presentan abundancias menores. Las abundancias de partículas obtenidas son mayores que en la simulación 1.

Desde los primeros momentos de la simulación las partículas correspondientes a la clase de tamaño uno aparecen distribuidas en diferentes estratos de abundancia casi horizontales que se concentran en la superficie del dominio (figura B.12). De nuevo, estos estratos ocupan posiciones más someras en la zona central del dominio (entre los 100 y 200 km). Si bien las condiciones iniciales establecen un tiempo de simulación de 100 días, el elevado número de partículas obtenidas, con una abundancia máxima de $4.2 \cdot 10^{36}$ partículas, determina la interrupción de la simulación a los 70 días.

B.3. Resultados

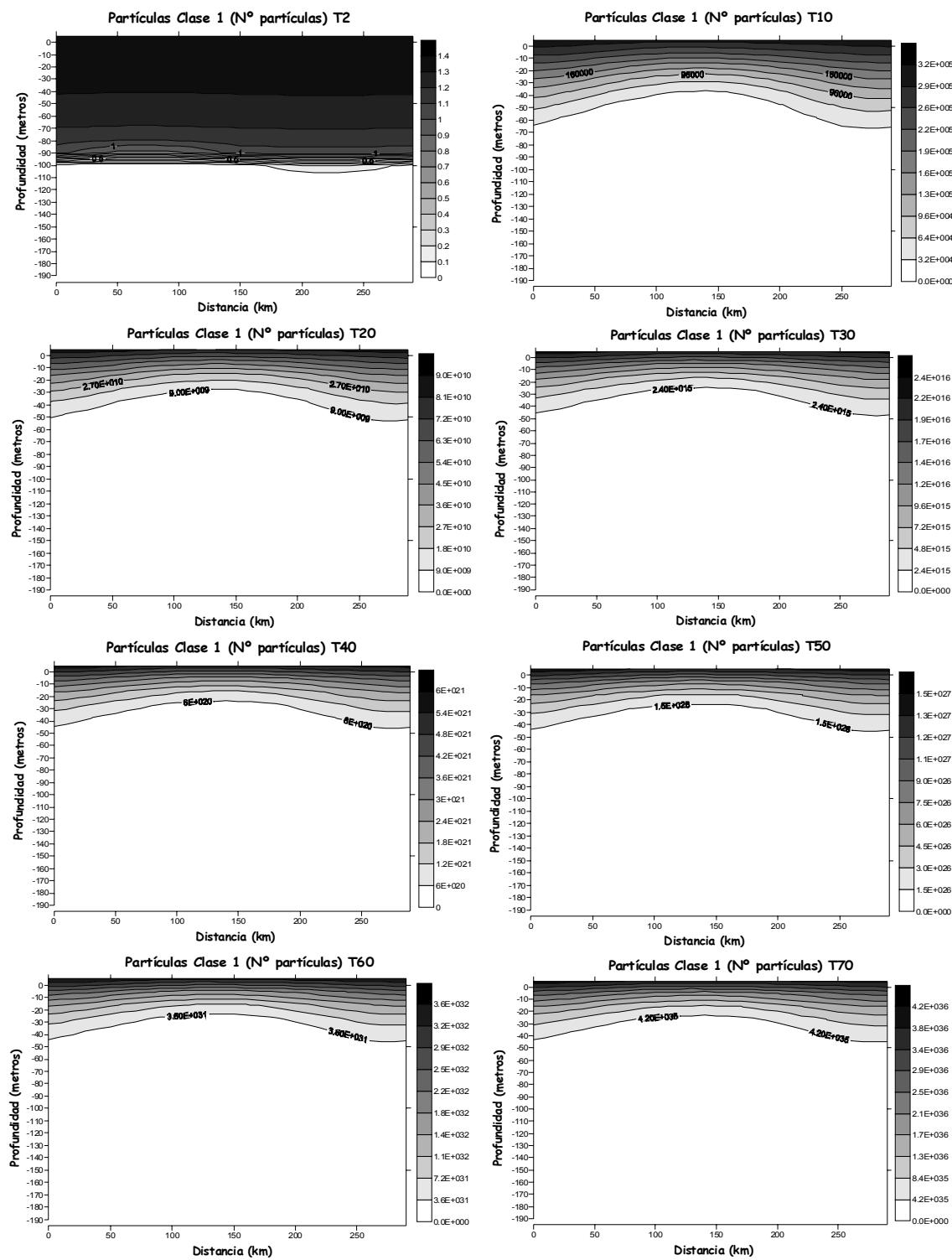


Figura B.12. Distribución simulada (modelo 2) de las partículas de la clase de tamaño uno a los tiempos 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, y 70 días. *Figure B.12. Simulated distribution of particles (model 2) corresponding to the lowest size class (one) at 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, and 70 days.*

Las partículas de la clase de tamaño cinco (figura B.13) muestran de nuevo una distribución en capas de abundancia que se concentran en la parte superior del dominio. Aunque en este caso, y a diferencia de la clase de tamaño anterior, dichos estratos presentan una distribución más amplia, que va hasta los 70 metros de profundidad en los extremos del dominio, y hasta los 50 metros en la zona central (150 km) del mismo. Por otro lado, las partículas presentan abundancias de hasta $4.2 \cdot 10^{22}$, en el tiempo 70 días.

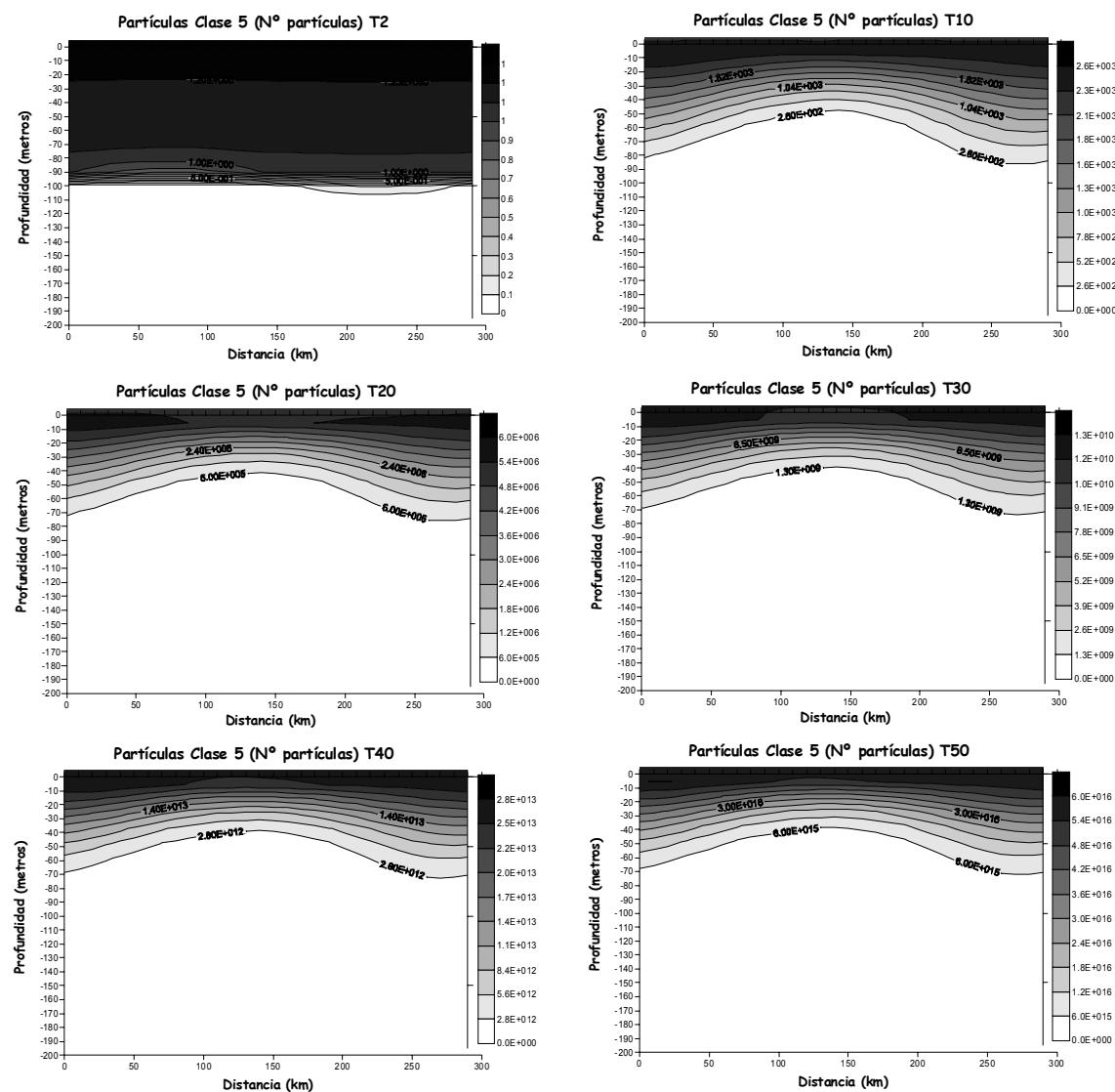


Figura B.13. Distribución simulada (modelo 2) de las partículas de la clase de tamaño cinco a los tiempos 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, y 70 días. *Figure B.13. Simulated distribution of particles (model 2) corresponding to the size class five at 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, and 70 days.*

B.3. Resultados

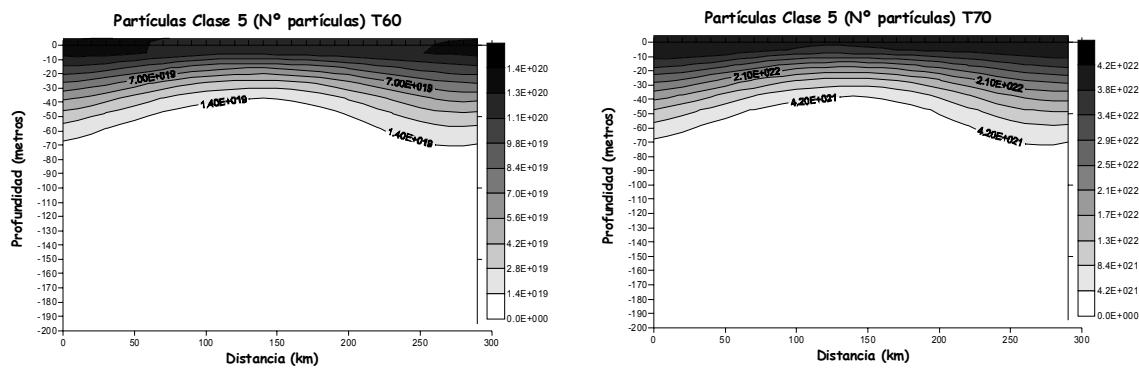


Figura B.13. (Continuación). *Figure B.13. (Continuation).*

Finalmente, las partículas pertenecientes a la clase de tamaño diez (figura B.14) muestran una distribución claramente diferente de las anteriores y de la mostrada por la misma clase de tamaño en la simulación correspondiente al modelo uno. Así, en los primeros momentos de la simulación (por ejemplo, a los diez días), las partículas de mayor tamaño se distribuyen en estratos de abundancia subsuperficiales, presentando la mayor concentración de partículas en los 40 y 70 metros de profundidad, y entre los 100 y 200 km de distancia. Conforme avanza la simulación, las partículas pasan a concentrarse en un núcleo con posición central a unos 60-70 metros y que subduce a partir de los 150 km de distancia hasta 100 metros de profundidad aproximadamente. Destaca además, a diferencia del modelo uno, que la posición ocupada por dicho núcleo no varía prácticamente a lo largo de la simulación, correspondiendo a la zona comprendida desde la interfase de los núcleos de velocidades verticales, y el centro del núcleo de velocidades verticales descendentes (donde los valores son mayores). Las abundancias obtenidas son de nuevo muy inferiores a las simuladas para las clases de tamaño inferiores, llegando a las 55000 partículas a los 70 días.

B.- Desarrollo de un modelo de proliferación fitoplanctónica

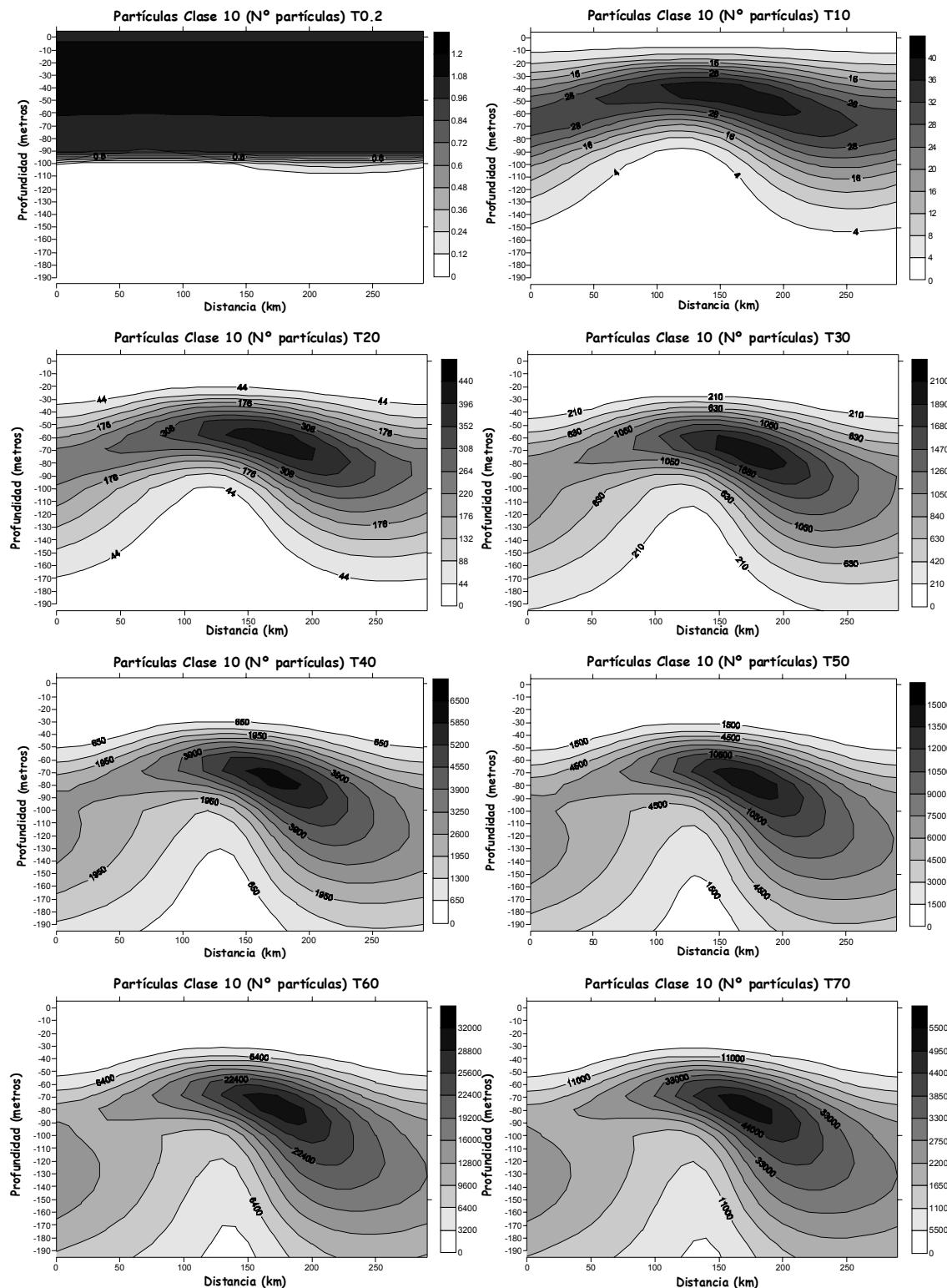


Figura B.14. Distribución simulada (modelo 2) de las partículas de la clase de tamaño diez a los tiempos 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, y 70 días. *Figure B.14. Simulated distribution of particles (model 2) corresponding to the size highest class (ten) at 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, and 70 days.*

A modo de resumen, de las distribuciones de abundancia obtenidas mediante la simulación del modelo 2, podríamos destacar:

- Al igual que en la simulación del modelo 1, para un mismo tiempo, al aumentar el tamaño de las partículas, disminuye la abundancia de las mismas. Por otro lado, las partículas presentan mayores abundancias en niveles superficiales. Esta tendencia va cambiando al aumentar el tamaño de las partículas, pasando a ocupar niveles más profundos.
- A diferencia del modelo 1, en la simulación 2 se obtienen abundancias de partículas mayores para una misma clase de tamaño y un mismo tiempo.
- Si bien las partículas más pequeñas muestran una distribución similar en las dos simulaciones analizadas hasta el momento, no ocurre lo mismo en relación con la distribución de las partículas de mayor tamaño. En este caso, en la simulación 2 la clase de tamaño diez no acaba desapareciendo, sino que permanece constituyendo un núcleo de abundancia de posición central y más o menos fija.
- La concentración máxima de partículas grandes no coincide con la región con mayores velocidades ascendentes, sino que se encuentra desplazada varias decenas de kilómetros a favor de la corriente dominante.

Simulación modelo 3.

En este apartado se recogen las distribuciones de partículas resultantes de la simulación del modelo 3, es decir, utilizando la ecuación 3 que relaciona el crecimiento de las partículas con la profundidad (figura B.3.c):

$$R = R_{\max} \cdot e^{\left[-0.5 \cdot \left(\frac{Z - Z_{\max}}{b} \right) \right]^2}$$

En este caso, las partículas de las distintas clases de tamaños se concentran de nuevo constituyendo estratos de abundancia, pero que ocupan niveles subsuperficiales dentro del dominio, a diferencia de las simulaciones anteriores.

B.- Desarrollo de un modelo de proliferación fitoplanctónica

La clase de tamaño uno (figura B.15) presenta abundancias de hasta $2.2 \cdot 10^{36}$ partículas a los 80 días de simulación. Estas partículas se distribuyen en capas de abundancia más o menos horizontales, situadas en niveles subsuperficiales del dominio, entre los 20 y 70 metros de profundidad aproximadamente. De nuevo, estas capas ocupan posiciones más profundas en los extremos del dominio, y más someras en la zona central, entre los 100 y 200 km.

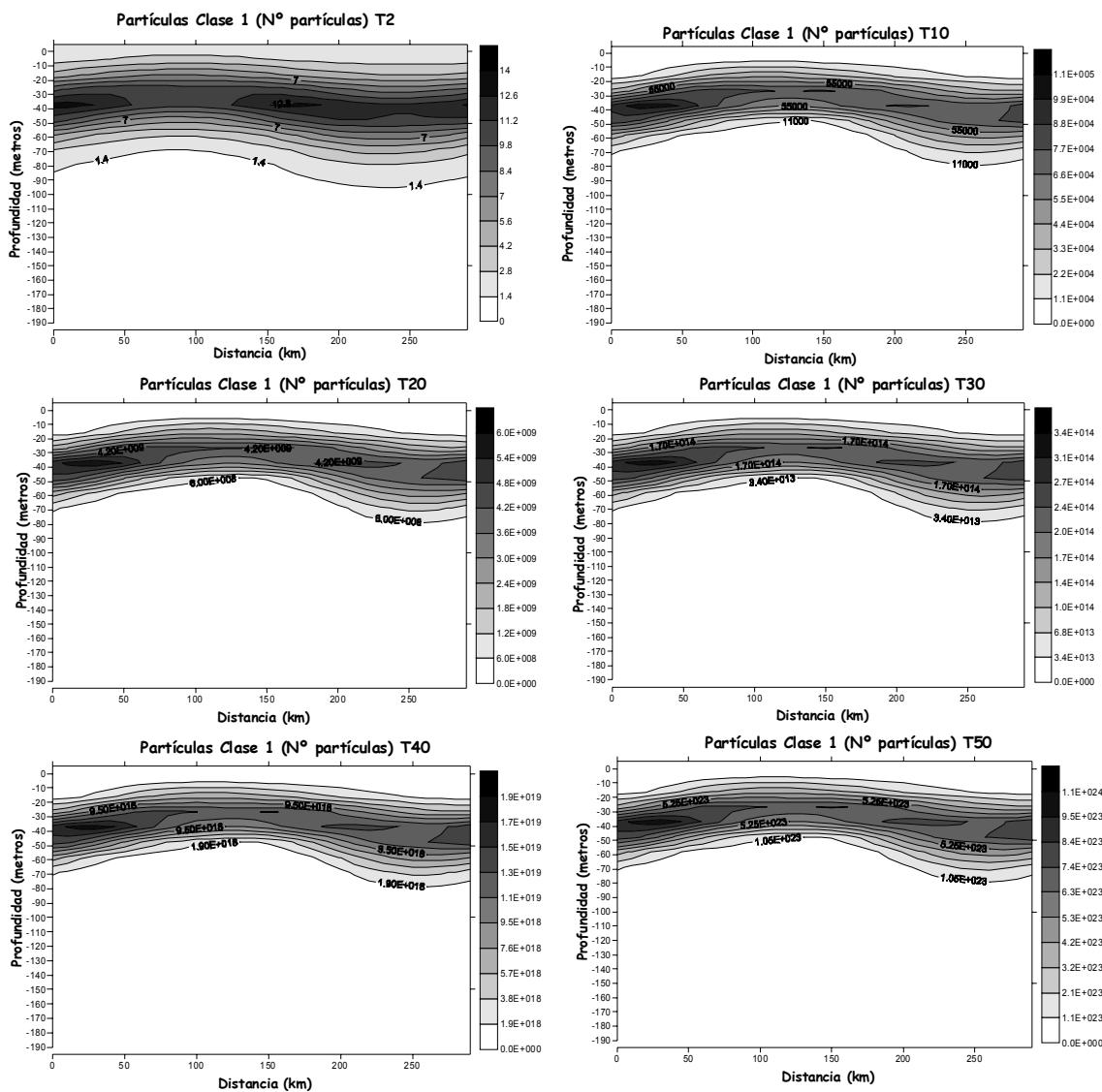


Figura B.15. Distribución simulada (modelo 3) de las partículas de la clase de tamaño uno a los tiempos 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70 y 80 días. *Figure B.15. Simulated distribution of particles (model 3) corresponding to the lowest size class (one) at 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70 and 80 days.*

B.3. Resultados

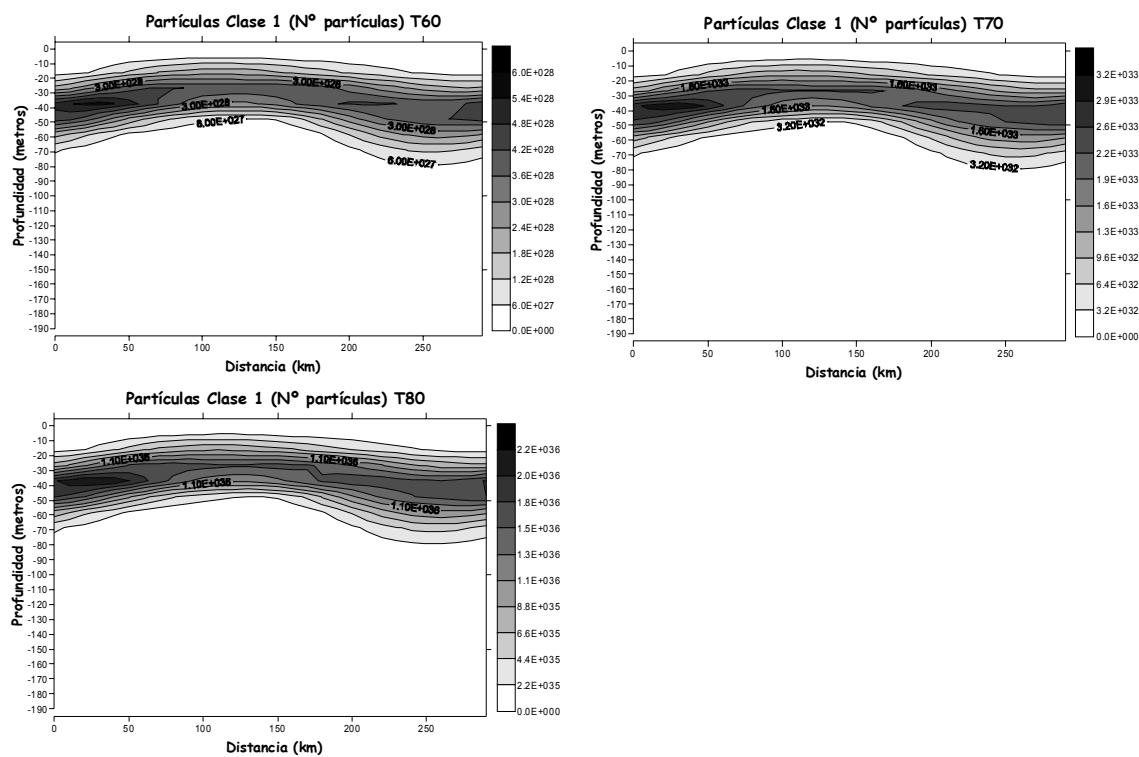


Figura B.15. (Continuación). *Figure B.15. (Continuation).*

La distribución de las partículas de la clase de tamaño cinco (figura B.16) es similar a la mostrada por la clase uno, pero con algunas diferencias. En este caso, las capas de abundancia ocupan una porción mayor del dominio, de modo que se sitúan entre los 10 y 80 metros de profundidad aproximadamente. Puede observarse el ascenso que experimentan las capas en la parte central del dominio (entre los 100 y 200 km), ocupando posiciones más superficiales. Las máximas abundancias obtenidas se sitúan en torno a $1.1 \cdot 10^{22}$ partículas a los 80 días de simulación.

B.- Desarrollo de un modelo de proliferación fitoplanctónica

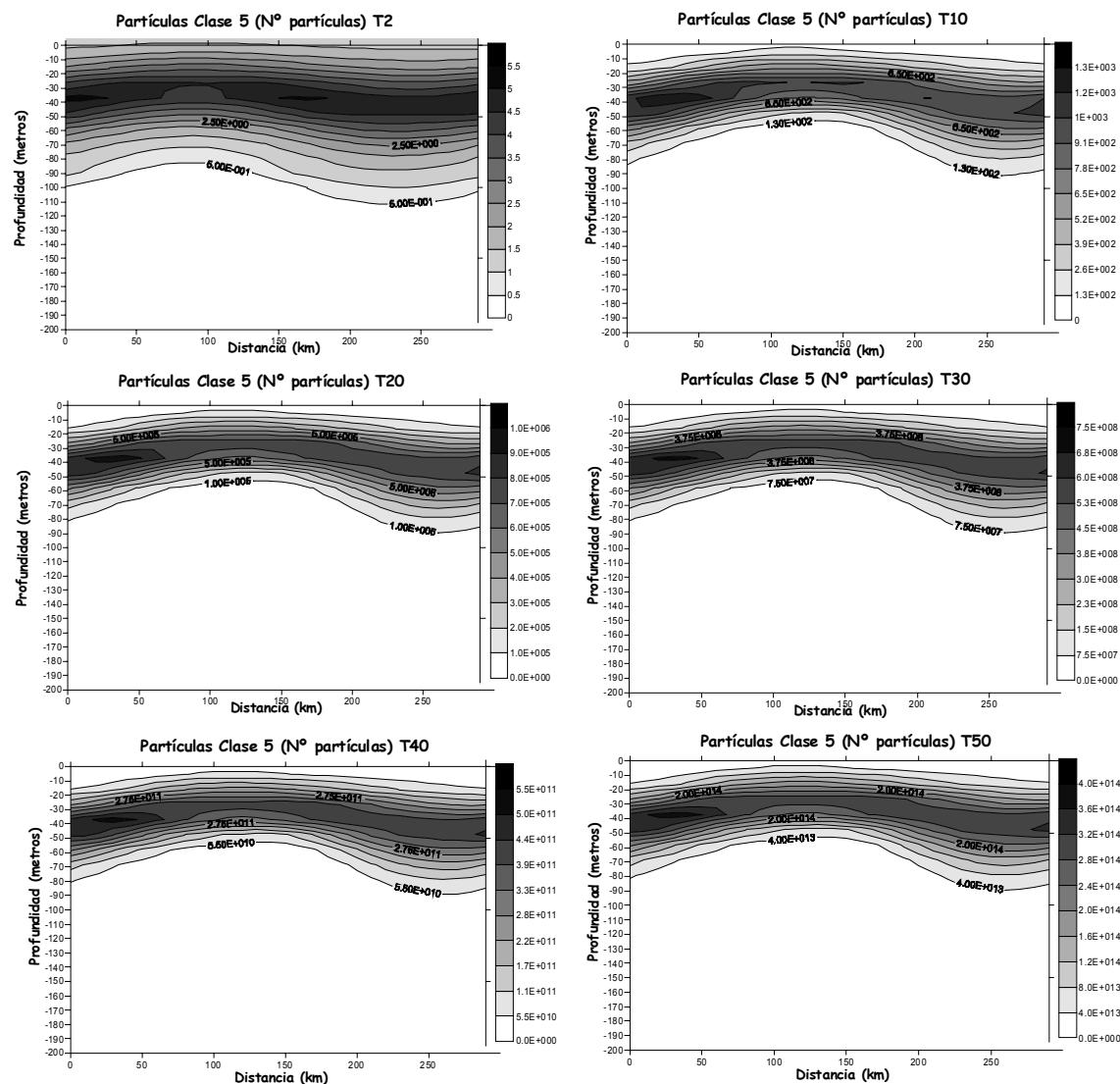


Figura B.16. Distribución simulada (modelo 3) de las partículas de la clase de tamaño cinco a los tiempos 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70 y 80 días. *Figure B.16. Simulated distribution of particles (model 3) corresponding to the size class five at 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70 and 80 days.*

B.3. Resultados

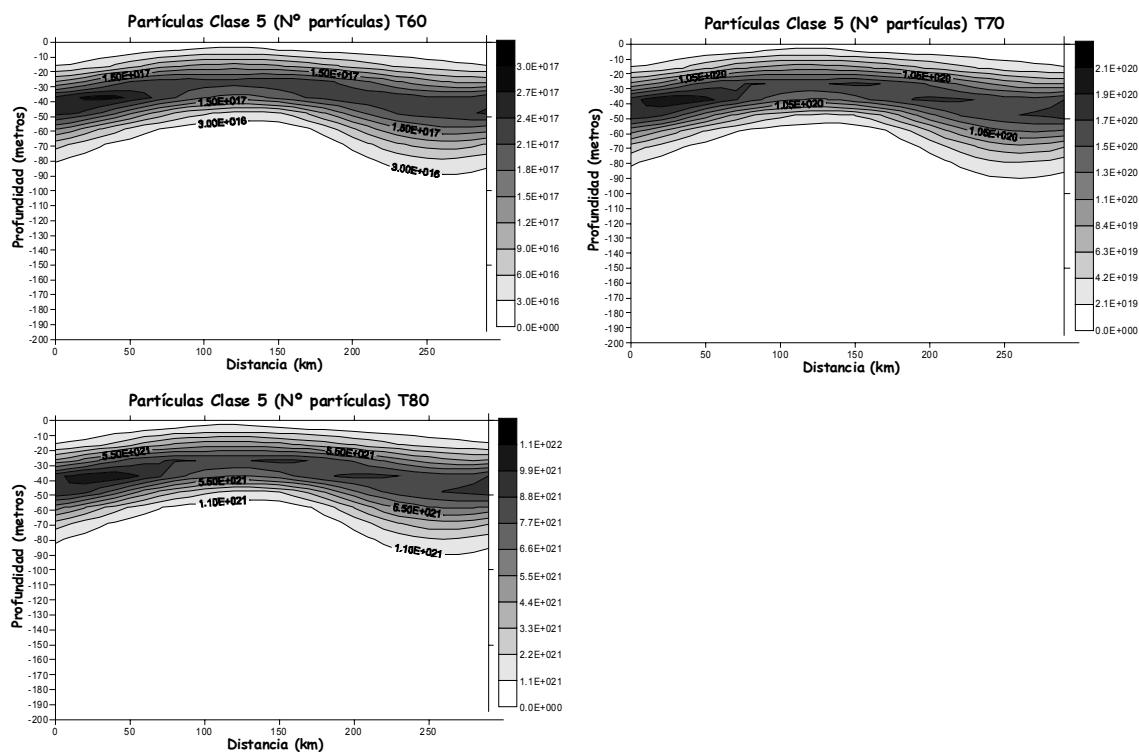


Figura B.16. (Continuación). *Figure B.16. (Continuation).*

Las partículas pertenecientes a la clase de mayor tamaño (figura B.17) vuelven a mostrar una distribución claramente diferente a las distribuciones de las clases de tamaño menores. Así, se distribuyen en capas de abundancia con una distribución más extensa, que acaban constituyendo un núcleo con valores máximos de concentración en la zona central del dominio. La posición de este núcleo, al igual que en la simulación 2 para la misma clase de tamaño, es fija, situándose entre la interfase de los núcleos de velocidades verticales y la zona de máximos descensos (entre los 150 y 220 km aprox.), y entre los 50 y 100 metros de profundidad. La máxima abundancia es de 24000 partículas, el día 80 de simulación.

B.- Desarrollo de un modelo de proliferación fitoplanctónica

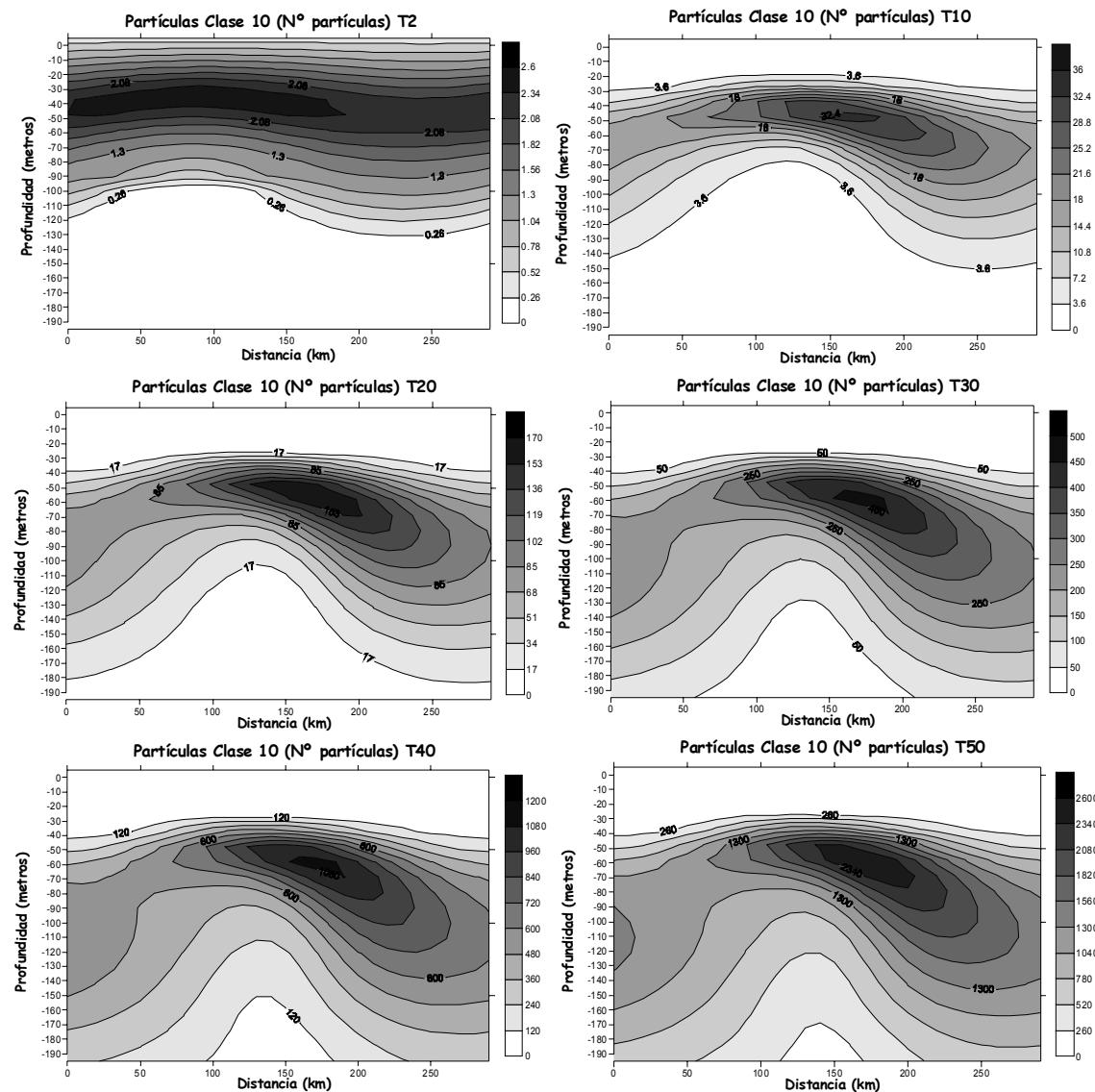


Figura B.17. Distribución simulada (modelo 3) de las partículas de la clase de tamaño diez a los tiempos 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70 y 80 días. *Figure B.17. Simulated distribution of particles (model 3) corresponding to the size highest class (ten) at 2, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70 and 80 days.*

B.3. Resultados

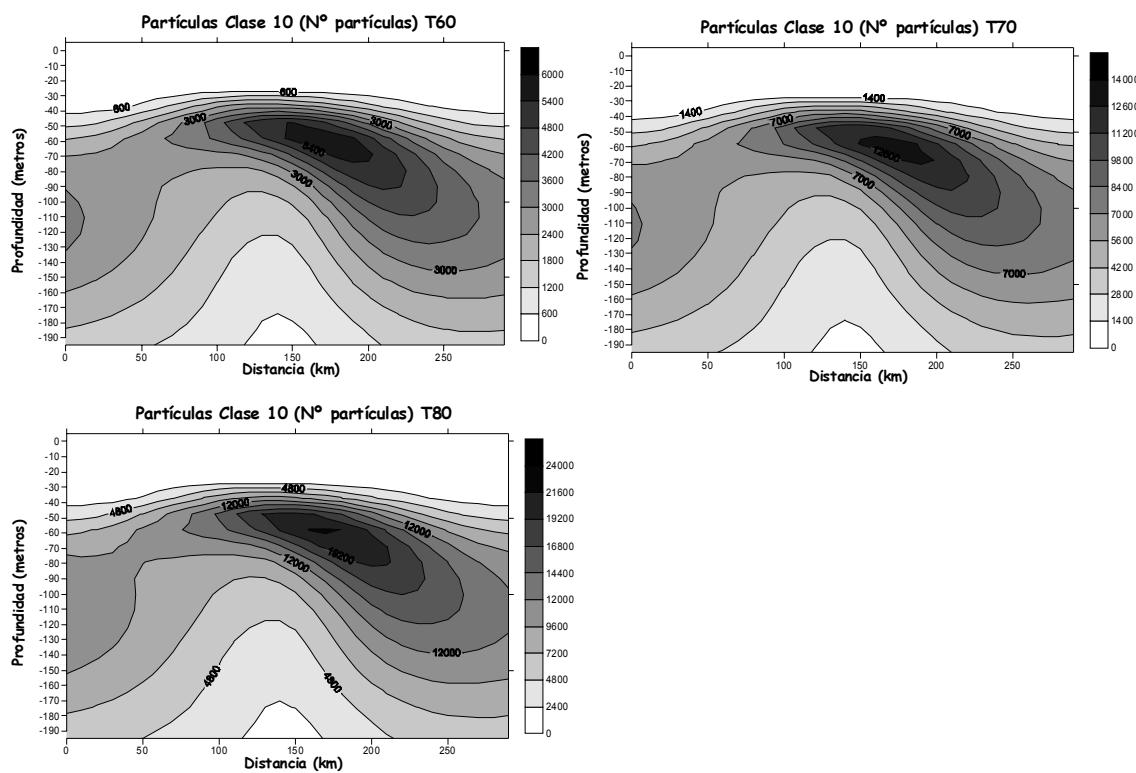


Figura B.17. (Continuación). *Figure B.17. (Continuation).*

A modo de resumen, de las distribuciones de abundancia obtenidas mediante la simulación del modelo 3, podríamos destacar:

- Al igual que en las simulaciones anteriores, para un mismo tiempo, al aumentar el tamaño de las partículas, disminuye la abundancia de las mismas. En este caso, las partículas se concentran en niveles subsuperficiales, constituyendo capas de abundancias de mayor anchura conforme aumenta el tamaño de las partículas.
- Las abundancias obtenidas para un mismo tiempo en el modelo 3 son mayores que en la simulación uno, pero menores que las obtenidas en la simulación 2.
- Al igual que en el modelo 2, las partículas de mayor tamaño aparecen constituyendo núcleos de abundancia de posición más o menos fija en la zona central del dominio, ligeramente desplazadas de la zona con hidrodinámica ascendente más intensa.

B.3.2. Espectros de tamaño simulados.

En este apartado se muestran los espectros de tamaño realizados a partir de las distribuciones de partículas obtenidas en las distintas simulaciones. Como se recoge en el capítulo anterior, para la construcción de los espectros han sido utilizadas distribuciones de partículas correspondientes a 10, 15 y 20 días de simulación, así como de zonas con velocidades verticales positivas (ascensos) y negativas (descensos).

Simulación modelo 1.

En los espectros realizados a partir de los datos de la simulación 1 (figuras B.18, B.19 y B.20) puede observarse claras diferencias en las pendientes obtenidas en los dos puntos tenidos en cuenta. Así, tanto a 40 como a 50 metros, los espectros presentan pendientes menos negativas en aquellas zonas donde las velocidades verticales son positivas, mientras que en zonas de descensos las pendientes indican espectros menos planos. Esta tendencia se mantiene en los tres tiempos mostrados, a los 10, 15 y 20 días de simulación, con algunas diferencias. Conforme aumenta el tiempo de simulación, las pendientes de los espectros presentan valores mayores (en valor absoluto), pasando de pendientes bastante pequeñas a los diez días de simulación (variando entre -0.091 y -0.3363), hasta el valor de -1.0387 a los veinte días. Además, la relación $\frac{\text{pendiente descensos}}{\text{pendiente ascensos}}$ disminuye desde el tiempo diez al veinte, poniendo de manifiesto un incremento relativo mayor (en valor absoluto) de las pendientes de los espectros obtenidos en las zonas de ascensos.

B.3. Resultados

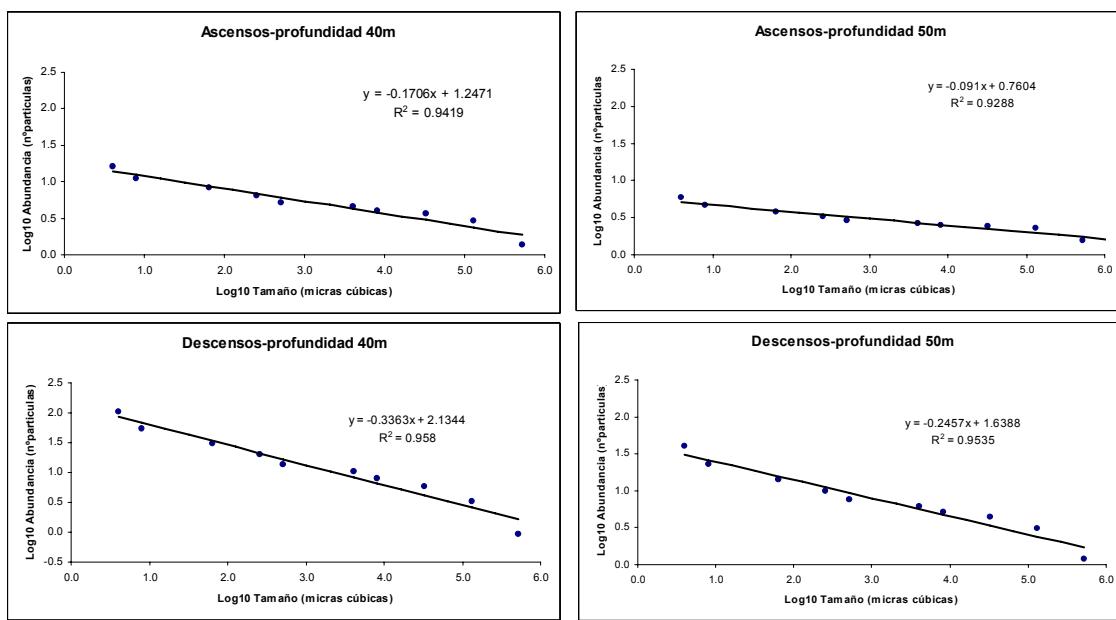


Figura B.18. Espectros de tamaños realizados a partir de las distribuciones de partículas obtenidas en la simulación del modelo 1, correspondientes al tiempo diez días, a 40 y 50 metros de profundidad. *Figure B.18. Particles size-spectra corresponding to 40 and 50 meters depth obtained from simulation 1 during ten days, at upwards (above) and downwards (below) areas.*

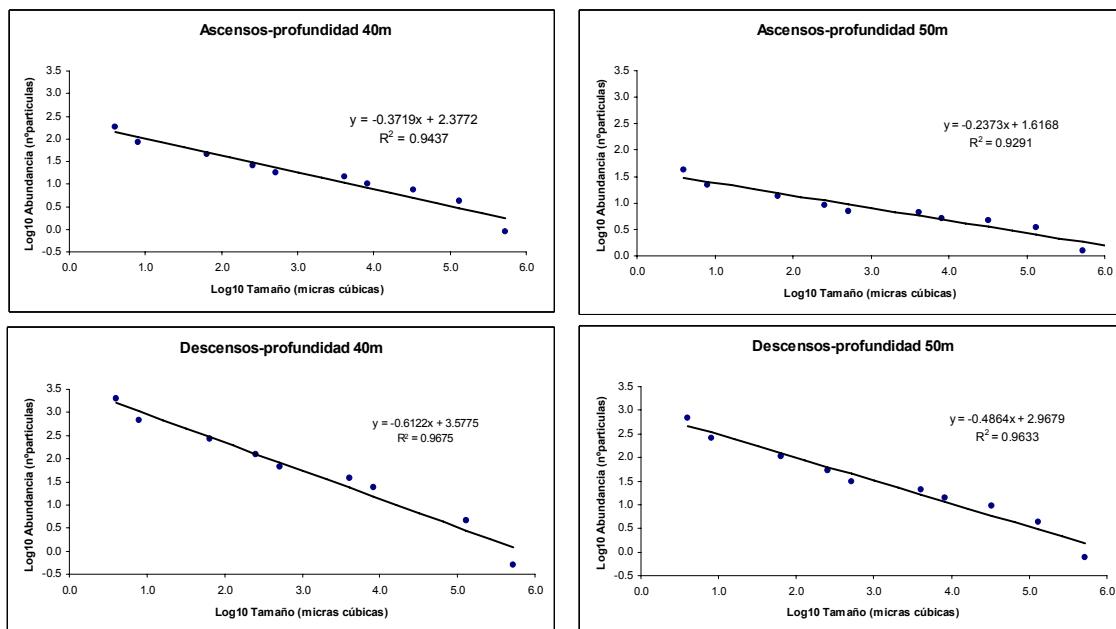


Figura B.19. Espectros de tamaños realizados a partir de las distribuciones de partículas obtenidas en la simulación del modelo 1, correspondientes al tiempo quince días, a 40 y 50 metros de profundidad. *Figure B.19. Particles size-spectra corresponding to 40 and 50 meters depth obtained from simulation 1 during fifteen days, at upwards (above) and downwards (below) areas.*

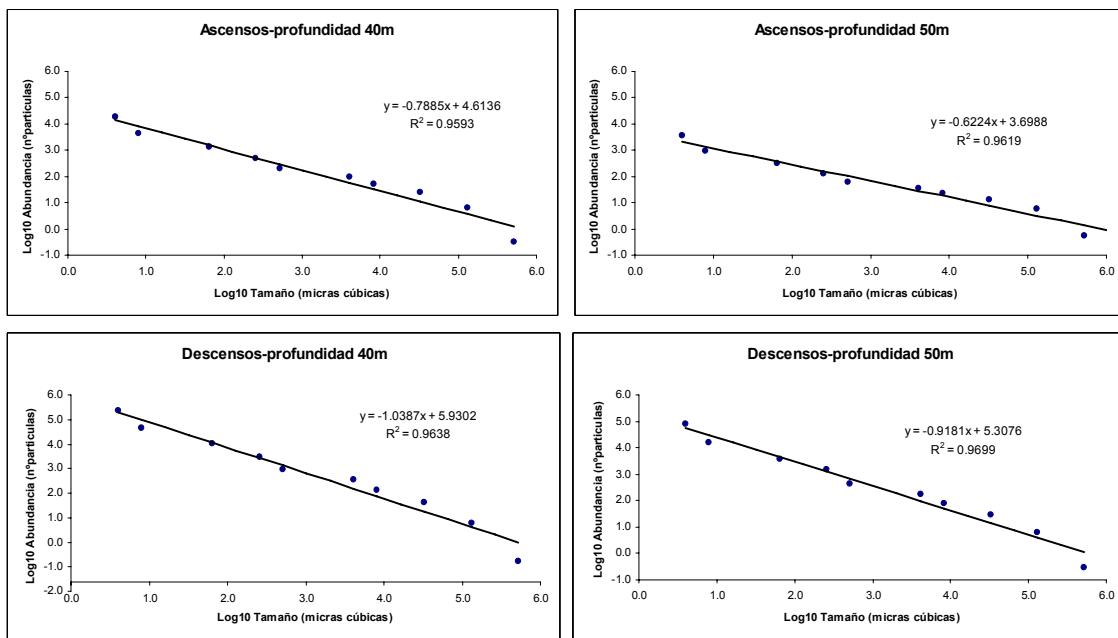


Figura B.20. Espectros de tamaños realizados a partir de las distribuciones de partículas obtenidas en la simulación del modelo 1, correspondientes al tiempo veinte días, a 40 y 50 metros de profundidad. *Figure B.20. Particles size-spectra corresponding to 40 and 50 meters depth obtained from simulation 1 during twenty days, at upwards (above) and downwards (below) areas.*

Simulación modelo 2.

En el caso del modelo 2 (figuras B.21, B.22 y B.23), los espectros obtenidos presentan la misma tendencia que en el caso del modelo 1, en las zonas de ascensos las pendientes de los espectros son menos negativas que en las zonas con velocidades verticales descendentes. Los valores que muestran dichas pendientes vuelven a ser menores en los espectros correspondientes a los diez días (entre -0.5719 y -0.7172), llegando hasta -1.5646 a los veinte días, pero son en todos los casos más negativas que las obtenidas en el modelo 1 para los mismos tiempos. Por otro lado, a diferencia del modelo 1, la relación entre las pendientes en las zonas de ascensos y descensos permanece casi constante o apenas varía desde los diez a los veinte días.

B.3. Resultados

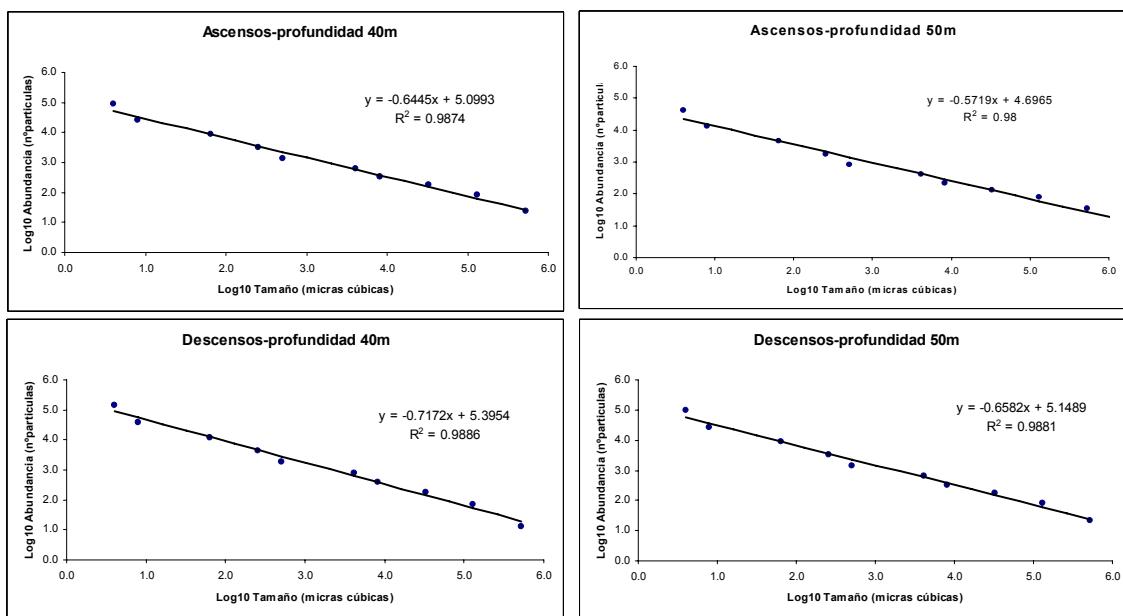


Figura B.21. Espectros de tamaños realizados a partir de las distribuciones de partículas obtenidas en la simulación del modelo 2, correspondientes al tiempo diez días, a 40 y 50 metros de profundidad. *Figure B.21. Particles size-spectra corresponding to 40 and 50 meters depth obtained from simulation 2 during ten days, at upwards (above) and downwards (below) areas.*

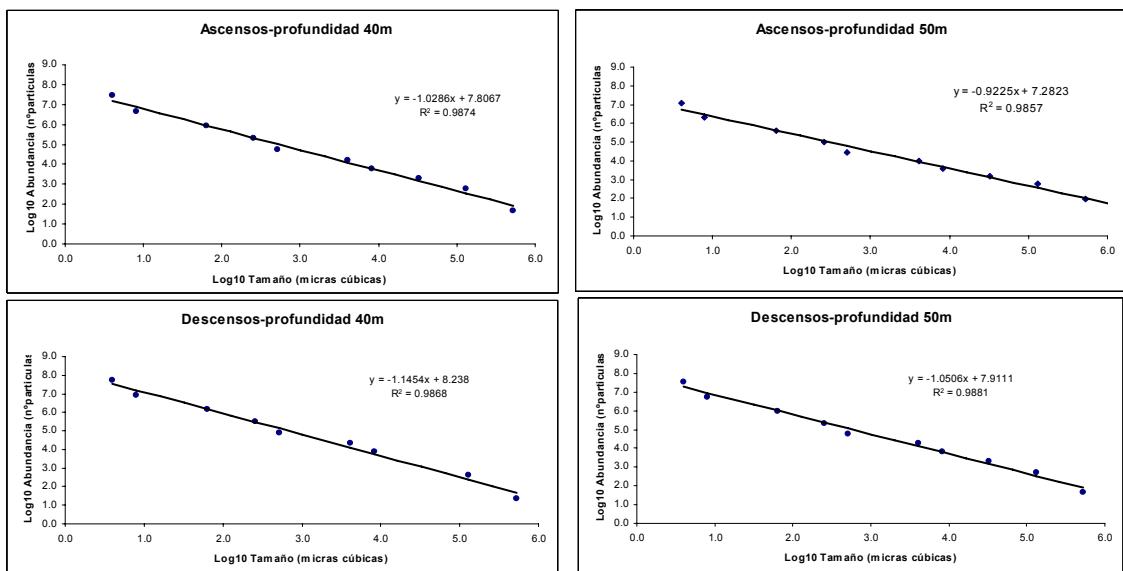


Figura B.22. Espectros de tamaños realizados a partir de las distribuciones de partículas obtenidas en la simulación del modelo 2, correspondientes al tiempo quince días, a 40 y 50 metros de profundidad. *Figure B.22. Particles size-spectra corresponding to 40 and 50 meters depth obtained from simulation 2 during fifteen days, at upwards (above) and downwards (below) areas.*

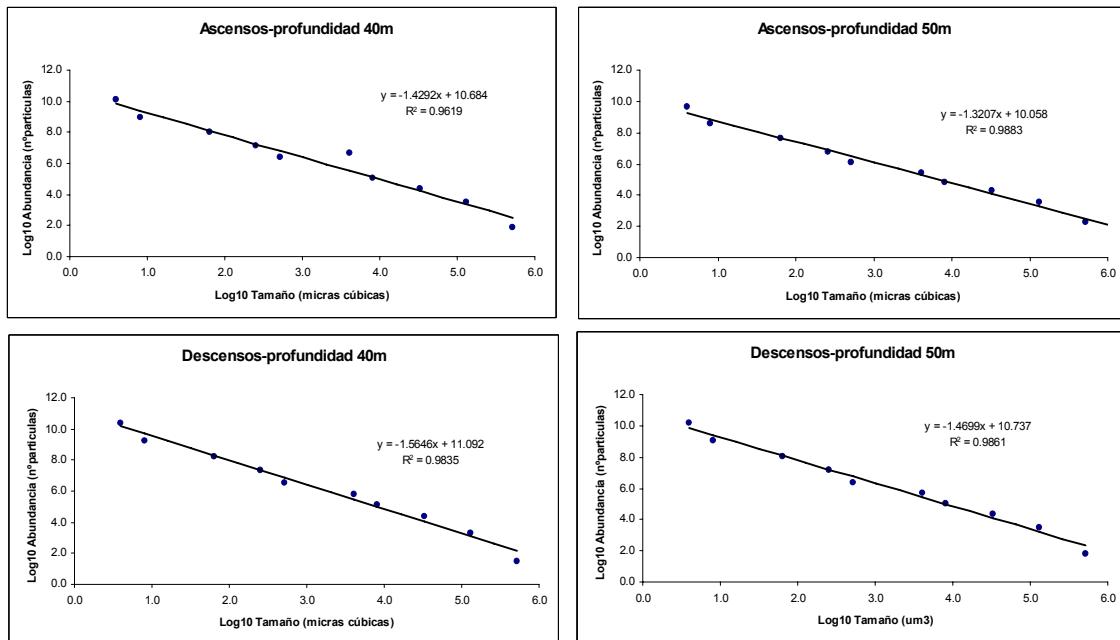


Figura B.23. Espectros de tamaños realizados a partir de las distribuciones de partículas obtenidas en la simulación del modelo 2, correspondientes al tiempo veinte días, a 40 y 50 metros de profundidad. *Figure B.23. Particles size-spectra corresponding to 40 and 50 meters depth obtained from simulation 2 during twenty days, at upwards (above) and downwards (below) areas.*

Simulación modelo 3.

Los espectros de tamaño correspondientes a la simulación del modelo 3 (figuras B.24, B.25 y B.26) son similares a los otros dos en cuanto a la relación entre las pendientes y las zonas de ascensos y descensos. De nuevo, los valores de dichas pendientes son mayores en valor absoluto conforme aumenta el tiempo de simulación, comprendiendo de -0.6384 como valor mínimo a los diez días a -1.5264 a los veinte días. Estos valores son mayores que los del modelo 1, y ligeramente menores que los obtenidos con la simulación del modelo 2. La relación $\frac{\text{pendiente descensos}}{\text{pendiente ascensos}}$ es menor para todos los tiempos

respecto a las simulaciones anteriores, con valores que se mantienen relativamente constantes para los tres tiempos comentados.

B.3. Resultados

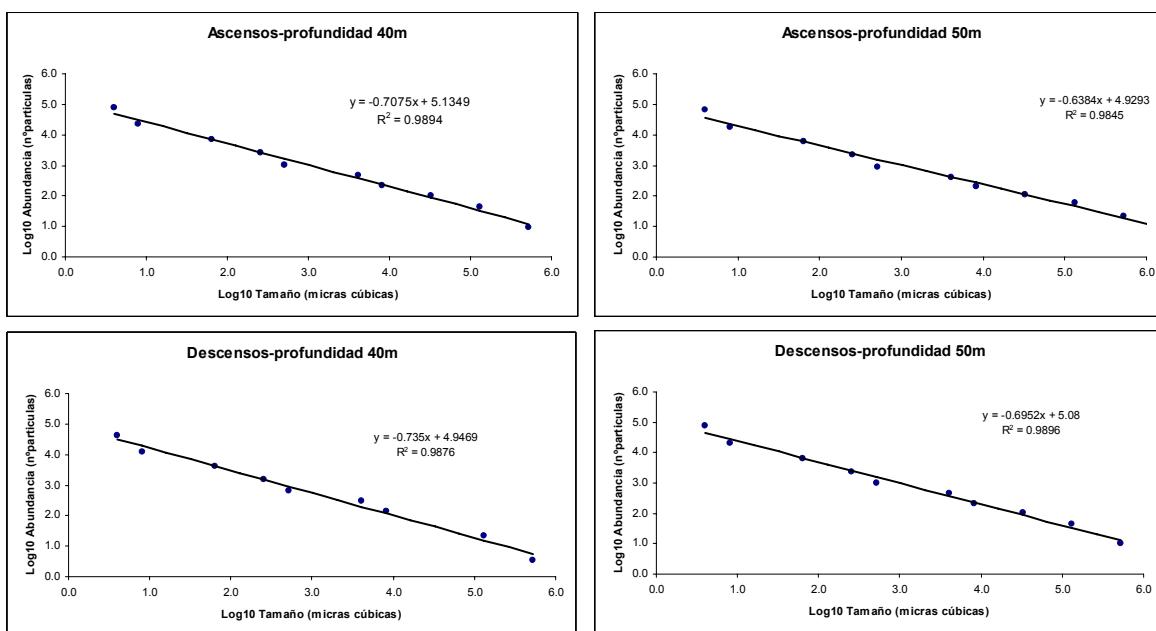


Figura B.24. Espectros de tamaños realizados a partir de las distribuciones de partículas obtenidas en la simulación del modelo 3, correspondientes al tiempo diez días, a 40 y 50 metros de profundidad. *Figure B.24. Particles size-spectra corresponding to 40 and 50 meters depth obtained from simulation 3 during ten days, at upwards (above) and downwards (below) areas.*

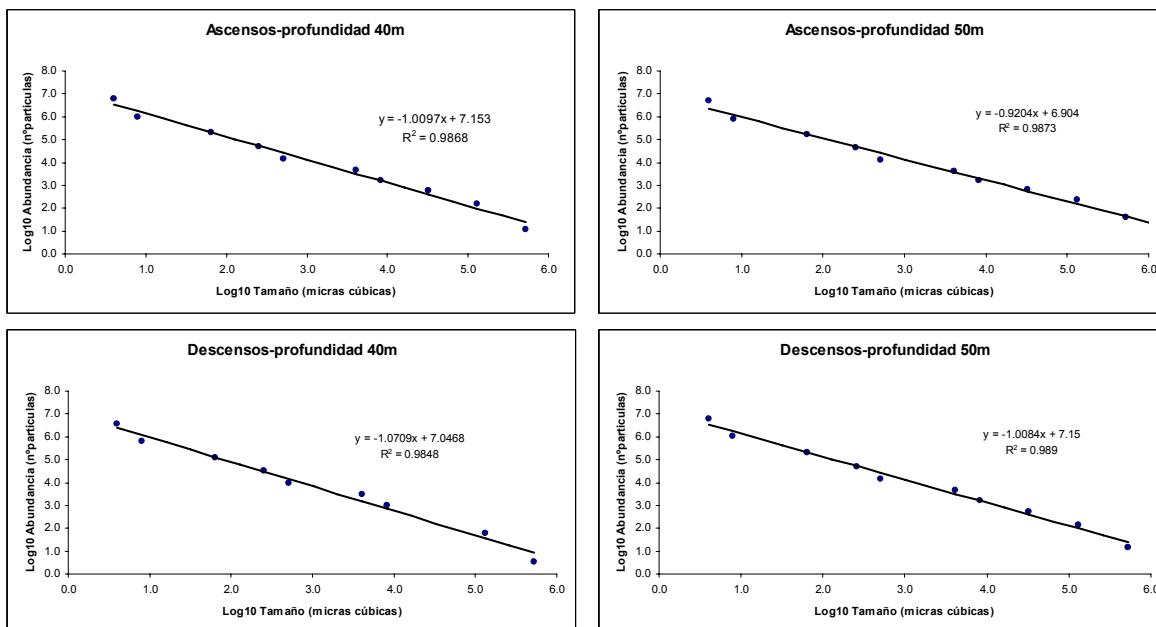


Figura B.25. Espectros de tamaños realizados a partir de las distribuciones de partículas obtenidas en la simulación del modelo 3, correspondientes al tiempo quince días, a 40 y 50 metros de profundidad. *Figure B.25. Particles size-spectra corresponding to 40 and 50 meters depth obtained from simulation 3 during fifteen days, at upwards (above) and downwards (below) areas.*

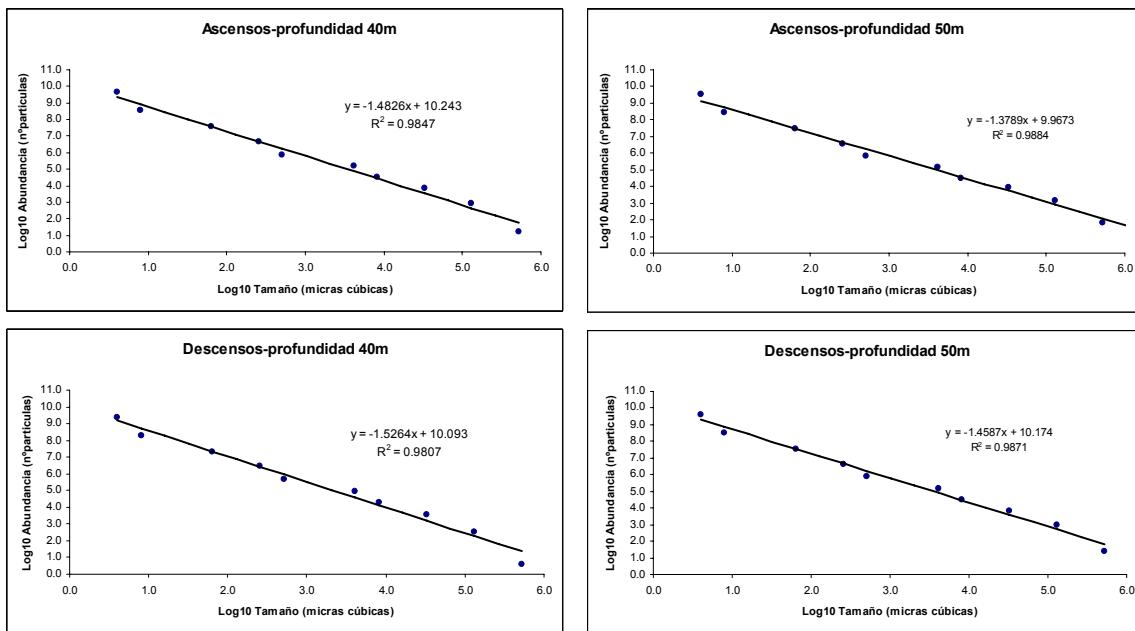


Figura B.26. Espectros de tamaños realizados a partir de las distribuciones de partículas obtenidas en la simulación del modelo 3, correspondientes al tiempo veinte días, a 40 y 50 metros de profundidad.
Figure B.26. Particles size-spectra corresponding to 40 and 50 meters depth obtained from simulation 3 during twenty days, at upwards (above) and downwards (below) areas.

3.3.- Espectros de tamaño reales.

Con el objeto de testar la validez de los espectros obtenidos según las distribuciones resultantes de la simulación de los tres modelos, en este apartado se presentan algunos espectros de tamaños obtenidos a partir de muestras reales realizadas durante la campaña oceanográfica “BIOMEGA” (Octubre 2003) dentro del proyecto de investigación del mismo nombre.

La figura B.27 muestra diversos espectros de tamaños correspondientes a zonas de ascensos y descensos, a 40 y 60 metros de profundidad. Las pendientes de los espectros correspondientes a zonas de ascensos (estación 86), presentan valores que van de -0.89 y -0.85 a 40 y 60 metros de profundidad respectivamente. Mientras que en el caso de la estación 60, situada en una zona de velocidades verticales negativas, los espectros presentan pendientes de -0.96 a 40 metros y -1.03 a 60 metros. Es decir, las pendientes de los espectros son menos negativas en la estación de ascensos que las pendientes de aquellos situados en zonas de descensos, para ambas profundidades.

B.3. Resultados

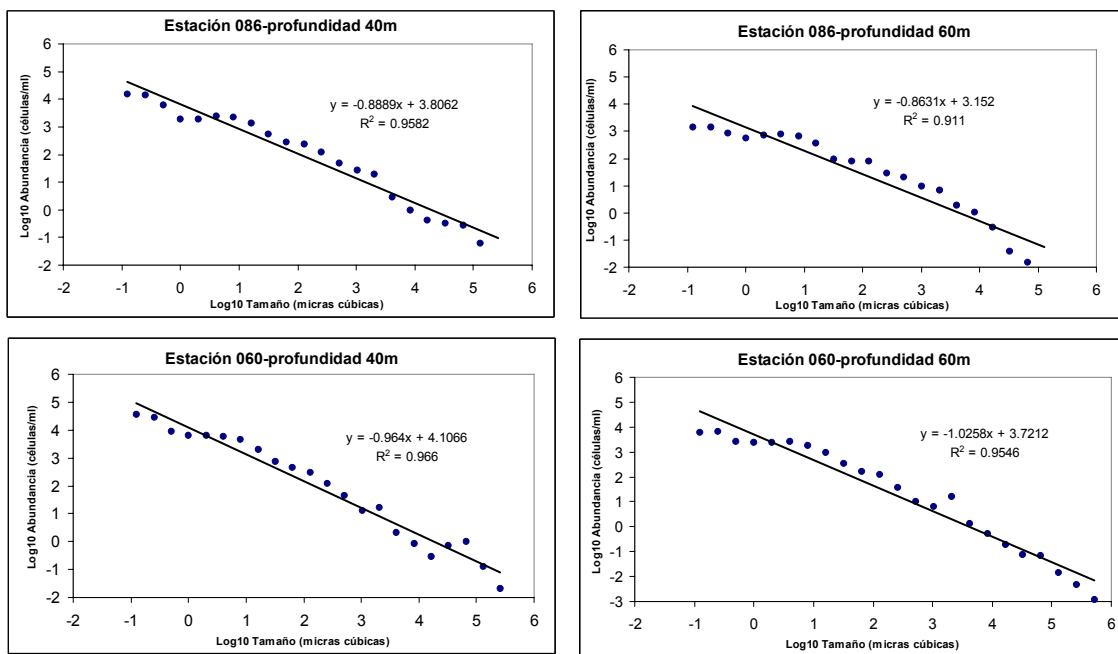


Figura B.27. Espectros de tamaños correspondientes a las estaciones 86 (ascensos) y 60 (descensos), a la profundidad de 40 y 60 metros, de la campaña oceanográfica BIOMEGA. *Figure B.27. Size-abundance spectra corresponding to stations 86 (upwelling zone) and 60 (downwelling area) at 40 and 60 meters depth, obtained from the BIOMEGA cruise.*

B.4. Discusión

B.4.1. Simulaciones del modelo. Campos físicos y distribuciones de partículas.

Al inicio del presente trabajo se plantearon tres objetivos específicos: el desarrollo de un modelo de proliferación fitoplanctónica asociado a hidrodinamismo vertical y horizontal, analizar la sensibilidad del modelo respecto a la relación crecimiento-profundidad, y finalmente, estudiar la validez del modelo, contrastando los espectros de tamaño simulados con otros reales obtenidos a partir de campañas oceanográficas.

El análisis de los resultados obtenidos muestra que el modelo es capaz de simular espectros de tamaño lineales similares a los reales, independientemente de la ecuación utilizada para relacionar el crecimiento de las partículas con la profundidad. Aunque los distintos modelos muestran diferencias tanto en las distribuciones simuladas como en las pendientes de los espectros obtenidos a partir de estas.

Por lo tanto, es conveniente realizar un análisis detallado de los resultados obtenidos en cada una de las simulaciones. Y poder así establecer la adecuación de cada uno de los modelos para la reproducción de los espectros, así como conocer las posibles limitaciones de cada uno de ellos.

Campos de velocidades.

Los campos de velocidades verticales y horizontales obtenidos mediante la simulación del modelo, reproducen una situación hidrodinámica en el dominio simulado muy similar a la dinámica descrita para el Mar de Alborán en numerosos trabajos (Tintoré *et al.*, 1991; Viúdez & Tintoré, 1995; Viúdez *et al.*, 1998; Allen *et al.*, 2001a; Font *et al.*, 2002; Flexas *et al.*, 2006). Si bien en ellos existen diferencias en relación a los valores máximos de velocidad y tamaño de los nódulos de velocidad vertical, la formulación del modelo permite un ajuste a la diversidad de situaciones descritas en la bibliografía.

El campo de velocidades horizontales simulado presenta valores máximos de 0.6 m/s en superficie, decreciendo con la profundidad hasta anularse en torno a los 190-200 metros. Este perfil no es homogéneo en la horizontal, ya que puede observarse un

estrechamiento de las isolíneas en el tercio central del dominio. Dicho fenómeno es consecuencia de la estrategia utilizada para la representación de la velocidad horizontal, tal como se recoge en el apartado referente a material y métodos, ya que en su formulación se introduce una corrección matemática para evitar posibles fenómenos de convergencia/divergencia de la masa de agua. Esto permite, que al combinar la dinámica horizontal y vertical simulada (figura B.7), se obtenga un campo de velocidades acordes con los registrados en condiciones normales.

En el caso de la dinámica vertical, tanto los valores simulados como la distribución de velocidades obtenidas son coherentes con la formulación utilizada. Las estructuras de mesoescala pueden presentar uno o varios núcleos de velocidades verticales, tanto ascendentes como descendentes, de modo que es necesario incluir en el modelo ambas situaciones si pretendemos simular condiciones tan diferentes y representar su efecto sobre la distribución de las partículas. El rango de velocidades verticales simuladas (± 10 m/d) es consistente con las observaciones realizadas en núcleos asociados a estructuras de mesoescala (Gomis *et al.*, 2001; Flexas *et al.*, 2006).

La combinación de ambas componentes de la velocidad (figura B.7) nos permite conocer el patrón de corriente resultante, que finalmente determinará en buena medida la distribución de las partículas a lo largo del domino. Dicho campo muestra un comportamiento coherente con las estructuras los patrones hidrodinámicos descritos en la cuenca (p.e. Viúdez *et al.*, 1998). Consta de una capa superior donde la componente horizontal de la corriente es la más importante (en ella se observan sus valores máximos). Por debajo, y con un espesor de unos 120 metros, la componente vertical toma un papel más destacado, provocando un movimiento ascendente primero y descendente después, de mayor o menor magnitud según la profundidad. Finalmente, la capa inferior presenta un movimiento mínimo e incluso nulo. Por lo tanto, el campo de velocidades simulado permite establecer un contexto físico coherente con las estructuras reales, necesario para una correcta simulación de la distribución de las partículas en el dominio.

Distribuciones de partículas simuladas.

El análisis de las distribuciones simuladas puede parecer innecesario y trivial, ya que los resultados obtenidos son en muchos casos los esperados a priori. Sin embargo, las simulaciones han puesto de manifiesto aspectos muy relevantes de la distribución de las partículas. Por ejemplo, podría pensarse que las partículas de mayor tamaño sedimentan hasta el fondo del domino; por el contrario, las simulaciones 2 y 3 muestran un comportamiento diferente. Por otro lado, el estudio análisis de la consistencia de las distribuciones obtenidas es necesario para testar el correcto funcionamiento del modelo. Este es un requisito imprescindible antes de realizar espectros de tamaño o incluir nuevos procesos en el modelado.

La distribución de partículas ha sido simulada teniendo en cuenta tres posibles ecuaciones que relacionan el crecimiento de las partículas con la profundidad. En dichas simulaciones se ha incluido una clase de tamaño, denominada clase cero, cuyas tasa de sedimentación y tasa intrínseca de crecimiento son nulas, que por tanto, actúa a modo de trazador pasivo. La distribución simulada de esta clase de tamaño presenta como valor máximo de partículas por compartimento la unidad. Esto pone de manifiesto el correcto funcionamiento del término de corrección introducido en la formulación del modelo, para evitar un posible fenómeno de convergencia/divergencia. Tal y como puede apreciarse en la figura B.28, si dicho efecto no hubiese sido corregido, se hubieran producido fenómenos de agregación de las partículas, por el cual el número de estas hubiese sido mayor que uno en la zona central y superficial del dominio. La acumulación en dicha zona es consecuencia de la trayectoria de la masa de agua, ya que en su recorrido de izquierda a derecha del dominio, se encuentra con un núcleo de velocidades verticales positivas (ascendentes), que empuja el agua hacia arriba. Llegadas a ese punto, las partículas situadas en la zona central (150 km) y superficial del dominio, parecen quedar acumuladas aquí, ya que las velocidades descendentes son menores en niveles superficiales. En la citada figura, se pone de manifiesto la importancia de la corrección de dicho efecto, ya que el caso contrario podría producir una distribución falseada de las partículas.

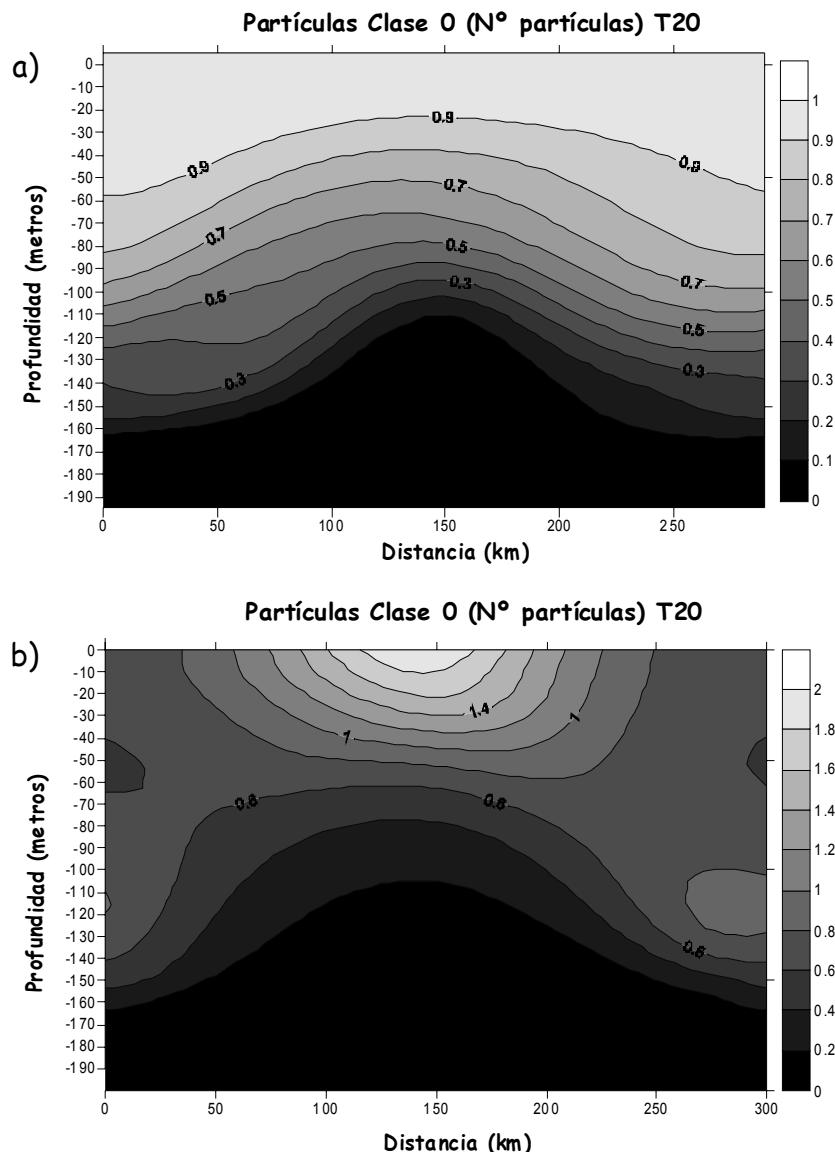


Figura B.29. Distribución de las partículas de clase de tamaño cero a los 20 días de simulación, correspondientes a dos situaciones diferentes: a) teniendo en cuenta el término corrector del efecto de convergencia/divergencia, b) ignorando el fenómeno de convergencia/divergencia. En la situación a, no se observa agregación de partículas, mientras que en la situación b sí. *Figure B.29. Distribution of particles corresponding to size class zero after 20 days of simulation at two different situations: including the correction factor for the convergence/divergence effect (a), and without including the correction factor (b). At the first case there is not aggregation of particles.*

Distribución partículas simulación 1.

Los resultados obtenidos mediante la simulación 1 del modelo se caracterizan principalmente por presentar una distribución diferencial de las partículas según su tamaño. Las partículas más pequeñas se concentran en los niveles más superficiales del dominio, constituyendo estratos de abundancia que determinan máximas concentraciones de partículas se presentan en superficie. Conforme descendemos en la vertical los niveles de partículas van disminuyendo, hasta hacerse nulos a pocos metros de la superficie. Este resultado es lógico si atendemos a la ecuación crecimiento-profundidad utilizada en este modelo: $R = R_{\max} \cdot (e^{-0.03 \cdot Z})$. Esta ecuación exponencial negativa establece una tasa intrínseca de crecimiento menor conforme mayor es la profundidad. Según aumenta el tamaño de las partículas dichos estratos de abundancia van ocupando niveles más profundos. Esto se debe al papel desempeñado por el proceso de sedimentación, el cual afecta más a las partículas más grandes (por ejemplo, las partículas de clase de tamaño 10 presentan tasas de sedimentación, ver tabla B.3, casi 100 veces mayores que la clase de tamaño 1). Como consecuencia, las partículas de 120 μm alcanzan el fondo del domino a lo largo de la simulación. Su hundimiento se produce sobre todo en la mitad derecha del dominio, tras superar en su recorrido el núcleo de velocidades positivas, ya que en esta zona los ascensos son demasiado pequeños y no compensan su tasa de sedimentación. Esta circunstancia se ve favorecida por su paso posterior a través del nódulo de velocidades verticales negativas (descensos).

Se podría pensar que los niveles donde se presentan las mayores concentraciones de partículas son únicamente consecuencia de la relación crecimiento/tasa de sedimentación. Pero estos procesos no explican por sí mismos la distribución de las clases de tamaño intermedias (6, 7 y 8) en los niveles superficiales. Es necesario tener en cuenta el impacto ejercido por el medio físico sobre las partículas de mayor tamaño. En este caso, la presencia del núcleo de agua ascendentes ralentiza el camino de estas partículas hacia el fondo.

Por otro lado, las abundancias máximas de partículas disminuyen conforme aumenta el tamaño de las mismas. La relación alométrica existente entre el crecimiento y el tamaño

B.4. Discusión

provoca que las partículas más pequeñas presenten tasas intrínsecas máximas de crecimiento unas tres veces mayores que las partículas con mayor diámetro. Esta circunstancia provoca que al final de la simulación (100 días), las diferencias entre las abundancias de las clases de tamaño situadas en los extremos sean muy grandes.

Clase de tamaño	Diámetro (μm)	Tasa de sedimentación (d^{-1})
1	2	0.05
2	3	0.08
3	5	0.13
4	8	0.22
5	12	0.37
6	19	0.62
7	31	1.02
8	48	1.7
9	76	2.82
10	120	4.69

Tabla B.3. Clases de tamaño consideradas por el modelo, con sus tamaños (μm), y tasas de sedimentación (d^{-1}) correspondientes (según Smayda, 1970). *Table B.3. Diameter and the sedimentation rate corresponding to the particle size classes considered in the model.*

Distribución partículas simulación 2.

La simulación 2 del modelo 2 muestra numerosas similitudes con la descrita anteriormente. Las partículas más pequeñas tienden a concentrarse en superficie, si bien al aumentar su tamaño pasan a ocupar niveles más profundos y presentan abundancias menores. Este resultado viene de nuevo determinado por la dependencia alométrica del crecimiento y por la ecuación utilizada para describir la tasa intrínseca de crecimiento como función de la profundidad (ecuación 2). Según ésta, el crecimiento es mayor en superficie, disminuyendo con la profundidad hasta hacerse nulo a 100 metros de profundidad aproximadamente.

A pesar de estas semejanzas, existen claras diferencias entre las distribuciones obtenidas en ambos simulaciones. Las abundancias máximas son mayores en el caso de la

simulación 2, como consecuencia de la relación crecimiento-profundidad utilizada, que establece para un mismo nivel tasas de crecimiento mayores (figuras B.3a y B.3b). Asimismo, la citada relación provoca también una distribución más amplia de las partículas, que ocupan un rango de profundidades algo mayores. Si embargo, el principal aspecto obtenido en esta simulación se refiere a la distribución de las partículas de mayor tamaño. A lo largo de la simulación las concentraciones más elevadas de estas partículas se producen en niveles más profundos, hasta alcanzar una posición estable. De este modo, a diferencia de la simulación 1, las partículas más grandes no alcanzan el fondo del dominio. Este aspecto es consecuencia de la ecuación

$$R = R_{\max} \cdot \left[1 - e^{\left(\frac{Z - Z_{ro}}{sr} \right)} \right],$$
 que establece tasas de crecimiento relativamente mayores a

dichas profundidades. Del mismo modo, esos núcleos de abundancia se encuentran en profundidades similares a las ocupadas por las zonas de mayores ascensos, situados unas decenas de kilómetros antes. Estos podrían compensar las tasas de sedimentación de estas partículas.

Distribución partículas simulación 3.

Las distribuciones de partículas obtenidas en la tercera simulación del modelo reflejan algunas tendencias generales comunes a las simulaciones 1 y 2. Para un mismo tiempo de simulación, conforme mayor es su tamaño, menor es su abundancia máxima, y se concentran en niveles más profundos del dominio. Es lógico que las distintas distribuciones muestren estas características comunes, ya que son consecuencia directa de las asunciones básicas del modelo: crecimiento dependiente del tamaño y la ecuación que relaciona el crecimiento con la profundidad. En este caso, las abundancias máximas obtenidas son mayores que las simuladas en el caso 1 (la ecuación 3 permite alcanzar tasas de crecimiento mayores), y similares, a las obtenidas en la simulación 2.

De nuevo las distribuciones obtenidas en la simulación 3 ponen de manifiesto algunas características diferenciales. Las partículas se sitúan constituyendo capas de abundancia en niveles subsuperficiales del dominio. Esta distribución viene determinada por la forma de campana de Gauss de la ecuación de crecimiento (figura B.3c), según la cual,

la tasa intrínseca de crecimiento presenta valores nulos en superficie y profundidad, siendo máxima en una profundidad característica Z_{\max} . Las distribuciones de partículas obtenidas revelan una estructura característica de la oceanografía biológica, el *máximo subsuperficial de clorofila* (Cullen, 1982; Longhurst & Harrison, 1989; Platt *et al.*, 1994). Asimismo, cuanto mayor es el tamaño de las partículas su distribución ocupa un espesor mayor del dominio simulado. Esta circunstancia es consecuencia del aumento de la tasa de sedimentación de las partículas mayores, lo que las hace más sensibles al impacto producido por las velocidades verticales.

Las distribuciones correspondientes a las clases de mayor tamaño son similares a las obtenidas en la simulación 2. Las partículas constituyen un núcleo de abundancia en una posición central del domino prácticamente que permanece fija durante la simulación, sin que las partículas alcancen el fondo del dominio. La situación de dicho núcleo se corresponde con la zona de transición entre los núcleos de velocidades verticales ascendentes y descendentes, y con la profundidad aproximada donde sus valores son máximos (entre los 50 y 70 metros). Si bien este resultado es común a la simulación 2, en este caso el núcleo ocupa una posición algo más profunda (entre los 60 y 80 metros). Esta circunstancia es debida a la relación crecimiento-profundidad utilizada, que sitúa la tasa de crecimiento máxima a los 45 metros (es decir, a mayor profundidad que en la simulación 2).

B.4.2. Espectros de tamaño.

El tamaño celular del fitoplancton se ha convertido en uno de los principales objetivos de estudio en la oceanografía biológica, ya que determina el comportamiento de los organismos en la columna de agua (por sus características físicas), e influye en el papel que desempeñan en los procesos tróficos del sistema. En este contexto, los espectros de tamaño constituyen una importante herramienta en el análisis de la estructura de tamaños de la comunidad, aportando información tanto de la cantidad de biomasa presente en dicha comunidad, como del reparto de la misma entre las distintas clases de tamaño que la constituyen (Platt & Denman, 1978). Pero su utilidad va más allá, ya que también son de gran ayuda en el estudio de las variaciones temporales y espaciales de los ecosistemas pelágicos (Platt *et al.*, 1984; Rodríguez, 1994). De modo, que los

espectros de tamaño pueden ser utilizados para evaluar el impacto de diferentes regímenes hidrodinámicos sobre la comunidad fitoplanctónica (Rodríguez *et al.*, 1998; Rodríguez *et al.*, 2001).

Espectros de tamaño simulados.

Los espectros de tamaños obtenidos en las tres simulaciones realizadas, muestran una relación negativa entre la abundancia y el tamaño, con buenos ajustes lineales. En todos los casos, puede observarse una tendencia clara: la pendiente de los espectros correspondientes a zonas de ascensos son menos negativas que la de aquellos obtenidos de zonas de descensos (figuras B.18-B.26; tablas B.4 y B.5). Esto ocurre a los tres tiempos y dos profundidades consideradas, indicando una abundancia relativa mayor de partículas grandes en aquellas zonas donde predominan velocidades verticales positivas.

La relación lineal negativa característica de los espectros de tamaño, está determinada por la relación alométrica del crecimiento con el tamaño, siendo más destacable las diferencias obtenidas entre las pendientes de los espectros en zonas de ascensos y descensos de agua. Este hecho pone de manifiesto la importancia del impacto que causa el hidrodinamismo vertical sobre la distribución de las partículas, y la estructura de tamaños del sistema

Las principales diferencias existentes entre las distintas simulaciones, son relativas a los valores de las pendientes obtenidas. Los simulaciones 2 y 3 presentan pendientes similares (ligeramente menores en el último caso), siendo mayores que las obtenidas en la simulación 1. Dichas diferencias son consecuencia de las distintas relaciones crecimiento-profundidad consideradas en cada simulación. En el caso de la ecuación 1, los valores máximos de la tasa intrínseca de crecimiento son bastantes más pequeños que los correspondientes a las otras dos simulaciones. Esta circunstancia tiene un efecto mayor sobre las partículas de menor tamaño, lo que determina que en las simulaciones 2 y 3 la abundancia relativa de las partículas más pequeñas sea mayor. Por otro lado, la relación $\frac{\text{pendiente descensos}}{\text{pendiente ascensos}}$ se mantiene prácticamente constante para los tres tiempos considerados (10, 15 y 20 días) en los modelos 2 y 3, mientras que en la simulación 1 disminuye ligeramente del día 10 al 20. Es decir, conforme aumenta el tiempo de

simulación, en la zona de ascensos, la abundancia relativa de partículas pequeñas es mayor. Esto podría indicar un posible artefacto la simulación 1. En los sistemas reales la presencia de ascensos suele favorecer una abundancia relativa de células grandes (es decir, el caso contrario al que nos encontramos en la simulación 1). Aunque las pendientes de los espectros obtenidas mediante el modelo 1 siguen siendo menos negativas en zonas de ascensos, al avanzar en la simulación dicha relación podría cambiar hasta incluso igualar las pendientes obtenidas en las zona de ascensos y la de descensos. En cualquier caso, es preciso la realización de simulaciones a tiempos mayores para poder establecer determinar este hecho y su importancia.

En todas las simulaciones realizadas se observa una variabilidad temporal en las pendientes de los espectros. Entre los diez y veinte días de simulación es posible observar un claro aumento de las pendientes (en valor absoluto), como consecuencia de los procesos considerados en el modelo. En la formulación del modelo no se recoge ningún proceso que provoque una pérdida neta de partículas, a excepción del proceso de sedimentación, pero su efecto sólo es considerable en las clases de tamaños mayores. Esta circunstancia provoca que el número de partículas de todas las clases aumente a lo largo de la simulación, lo que favorece con el tiempo una abundancia relativa mayor de las partículas más pequeñas (ya que su tasa de crecimiento es mayor). Finalmente este hecho se traduce en un aumento de la pendiente de los espectros.

Profundidad/tiempo	10 días	15 días	20 días
40 metros <u>Ascensos</u>	-0.17	-0.37	-0.79
	-0.64	-1.03	-1.43
	-0.71	-1.01	-1.48
40 metros <u>Descensos</u>	-0.34	-0.61	-1.04
	-0.72	-1.14	-1.56
	-0.73	-1.07	-1.53

Tabla B.4. Pendientes de los espectros de tamaño obtenidos en las simulaciones de los modelos 1 (primera línea), modelo 2 (segunda línea) y modelo 3 (tercera línea), a 40 metros de profundidad (en zonas de ascensos y descensos), a los tiempos 10, 15 y 20 días. *Table B.4. Slopes of size-abundance spectra obtained from simulation 1 (first line), simulation 2 (second line) and simulation 3 (third line), at 40 meters depth at upwelling (above) and downwelling (below) areas, at 10,15 and 20 days.*

Profundidad/tiempo	10 días	15 días	20 días
50 metros <u>Ascensos</u>	-0.09	-0.24	-0.62
	-0.57	-0.92	-1.32
	-0.64	-0.92	-1.38
50 metros <u>Descensos</u>	-0.24	-0.49	-0.92
	-0.66	-1.05	-1.47
	-0.69	-1.01	-1.46

Tabla 5. Pendientes de los espectros de tamaño obtenidos en las simulaciones de los modelos 1 (primera línea), modelo 2 (segunda línea) y modelo 3 (tercera línea), a 50 metros de profundidad (en zonas de ascensos y descensos), a los tiempos 10, 15 y 20 días. *Table B.5. Slopes of size-abundance spectra obtained from simulation 1 (first line), simulation 2 (second line) and simulation 3 (third line), at 50 meters depth at upwelling (above) and downwelling (below) areas, at 10,15 and 20 days.*

Comparación espectros de tamaño simulados y reales.

En los resultados se muestran algunos espectros de tamaño realizados a partir de muestras obtenidas en campañas oceanográficas reales. Al compararlos con los recogidos en la bibliografía (Rodríguez *et al.*, 1998; Rodríguez *et al.*, 2001), puede observarse que estos también presentan pendientes más negativas en la zona de velocidades verticales descendentes, y viceversa (tablas B.4 y B.5). Pero existen aspectos importantes que diferencian las distintas simulaciones. Los espectros reales obtenidos a partir de las muestra tomadas durante la campaña “BIOMEGA” (figuras B.27 y B.28) presentan pendientes que van de -0.86 en zonas de ascensos a -1.03 en zonas de descensos. Rodríguez *et al.*, (1998), por ejemplo, describen pendientes entre -0.78 y -0.93 para zonas de ascensos y descensos respectivamente.

Los espectros de tamaño obtenidos mediante la simulación 1 del modelo muestran pendientes menores en todos los tiempos que las obtenidas normalmente en estudios de campo. De hecho, son mucho más pequeñas que las de los otros dos modelos. La causa probablemente se encuentre en la relación crecimiento-profundidad utilizada, que determina tasas de crecimiento menores que en los modelos 2 y 3, por lo que es necesario construir los espectros a partir de distribuciones obtenidas tras un tiempo de simulación mayor que las utilizadas hasta el momento (20 días) para obtener pendientes similares a las reales.

Las simulaciones 2 y 3 permiten obtener a estos tiempos de simulación espectros de tamaño más parecidos a los obtenidos a partir de muestreos oceanográficos. A los 15 días los espectros presentan pendientes muy similares a las descritas en la bibliografía o las obtenidas en la campaña “BIOMEGA”. Por el contrario, los espectros realizados a los diez días de simulación son considerablemente menores (en valor absoluto), y las pendientes obtenidas a partir de simulaciones de 20 días son demasiado negativas. A pesar de que las pendientes correspondientes a los 15 días de simulación parecen ser las más coherentes de las obtenidas con datos reales, las diferencias existentes entre las zonas de ascensos y descensos pueden ser en algún caso insuficientes para reflejar correctamente las diferencias observadas en zonas de ascensos y descensos en el Mar de Alborán. A este respecto, los espectros obtenidos a 50 metros de profundidad son más indicados para mostrar las diferencias descritas en dichas condiciones hidrodinámicas.

B.4.3. Discusión general del modelo.

El modelo desarrollado a lo largo de este trabajo pretende simular el impacto causado por la hidrodinámica vertical de mesoscala sobre la estructura de tamaños de la comunidad fitoplanctónica. Para ello el modelo ha sido planteado desde una perspectiva simplista, considerando el menor número posible de procesos. Los resultados obtenidos permiten afirmar que el modelo es capaz de reflejar, mediante formulaciones sencillas, los cambios producidos en las pendientes de los espectros de tamaño por la acción de velocidades verticales de distinto signo.

La hidrodinámica establecida en el modelo está basada en los campos físicos observados a lo largo de la campaña oceanográfica BIOMEGA (Octubre 2003), y durante la cual fueron tomadas muestras utilizadas para la elaboración de algunos de los espectros de tamaños utilizados para validar el modelo. Los campos de velocidades han sido simulados según un modelo estacionario, siendo coherentes con las estructuras físicas reales estudiadas en la zona (Flexas *et al.*, 2006) . Zakardjian & Prieur (1998) describen la situación estacionaria encontrada en estructuras presentes en el Mar de Alborán, a escalas temporales de diez días e incluso más. Esto hace compatibles los procesos físicos y biológicos simulados (o que pueden serlo como la formación de agregados), en relación su escala temporal. Esta estacionariedad de las estructuras físicas no implica que el sistema biológico sea también estacionario, tal y como se demuestra a lo largo de las simulaciones realizadas. En cualquier caso, la situación hidrodinámica resultante pone de manifiesto la sensibilidad del sistema biológico frente al marco físico en el que se encuentra, circunstancia esta aplicable a otras regiones oceánicas. Por ejemplo, Chen *et al.* (2000), obtuvieron conclusiones similares en el Mar del Norte mediante una estrategia inversa a la nuestra. Si en nuestro caso un mismo marco físico determina resultados similares utilizando tres situaciones biológicas distintas, Chen *et al.* (2000)模拟aron varios regímenes de turbulencia distintos, bajo unas únicas condiciones biológicas únicas, obteniendo situaciones biológicas muy diferentes en cada caso.

Una de las características básicas del modelo es la importancia del tamaño de las partículas en los distintos procesos considerados. La dependencia alométrica del crecimiento con el tamaño se encuentra ampliamente recogida en la bibliografía (Banse,

1982; Peters, 1983), poniendo de manifiesto la influencia del tamaño celular en numerosos procesos (Cavalier-Smith, 1982; Geider *et al.*, 1986; Sarthou *et al.*, 2005). Parece lógico por tanto, que dicha dependencia del tamaño esté recogida en un modelo cuyo descriptor final son espectros de tamaño.

Uno de los objetivos específicos recogidos al principio de esta memoria, es el análisis de la sensibilidad del modelo a la forma de la relación crecimiento-profundidad, por lo que otro de los aspectos destacados del modelo son las distintas funciones utilizadas para describir dicha relación (figura B.3). Las ecuaciones 1 y 2 describen tasas de crecimiento máximas en superficie y decrecientes con la profundidad, mientras que la ecuación 3 sitúa el máximo crecimiento en niveles subsuperficiales. Todas ellas se corresponden con comportamientos documentados del fitoplancton. El estudio realizado por Arín *et al.* (2002) sobre la variabilidad de la distribución de tamaños y tasas de crecimiento de la comunidad fitoplancótica en el Mar de Alborán, muestra distribuciones verticales de las tasas de crecimiento del fitoplancton muy similares a las obtenidas con las ecuaciones 1 y 2 del modelo, incluso con valores máximos muy próximos. Platt *et al.* (1994), describen la conveniencia de utilizar algoritmos tipo Gauss para simular la distribución de partículas, en especial fitoplancton, en el medio acuático. Las tasas de crecimiento obtenidas en todos los casos son menores a la tasa máxima de crecimiento de cada clase de tamaño (ya se ha discutido anteriormente la posibilidad de que estas tasas hayan sido subestimadas).

El crecimiento supone el proceso de entrada de partículas en el dominio simulado. El único proceso de pérdida considerado es la sedimentación. Sin embargo, su efecto varía entre las simulaciones y afecta en mayor medida precisamente a aquellas clases de tamaño con menor capacidad de crecimiento, por lo que las partículas más pequeñas no encuentran ningún freno ante sus elevadas tasas de crecimiento. Las ecuaciones utilizadas para definirlo determinan un rápido aumento de las partículas, que provoca que sus abundancias alcancen valores máximos muy elevados. Por otro lado, la acción de la sedimentación se ve frenada por la dinámica vertical ascendente, a la que únicamente responden las células de mayor tamaño, precisamente las más sensibles a dicho proceso. En cualquier caso, es preciso indicar que el modelo se centra en las abundancias relativas de las distintas clases de tamaño, por lo que su valor absoluto no

es determinante. En cualquier caso, podría ser corregido poniendo límite a dicho aumento o considerando ciertos procesos de pérdida.

La expresión utilizada para reflejar la relación alométrica del crecimiento con el tamaño ($T = a \cdot S^b$) consta de dos coeficientes con distinta influencia en el modelo. El parámetro “a” parece tener una importancia menor, ya que sus posibles valores suelen conservarse dentro de los grandes grupos de organismos (Chisholm, 1992), y afecta por igual a todas las clases de tamaño consideradas en el modelo. El valor del parámetro “b” es más discutido entre los distintos autores, ya que aunque algunos defienden su constancia para una serie de procesos fisiológicos, otros autores afirman que dicho parámetro puede variar entre los distintos grupos taxonómicos e incluso en un mismo taxón. En la bibliografía son descritos valores, por ejemplo, Blasco et al. (1982) asignan valores de -0.13 y -0.15 a grupos de diatomeas y dinoflagelados respectivamente, que podrían sugerir la posibilidad de que el modelo subestimara las tasas de crecimiento de las partículas de mayor tamaño. Esto podría explicar porqué las pendientes de los espectros simulados son algo más negativas que las obtenidas en estudios de campo.

Es necesario, por tanto, valorar adecuadamente las posibles limitaciones del modelo en este sentido. Las posibles estrategias a seguir, deben ir encaminadas en potenciar una abundancia relativa mayor de partículas de mayor tamaño. En su caso, existen varias posibilidades. Una primera estrategia consiste en asignar distintos valores del coeficiente “b” a cada clase de tamaño. Esta vía puede presentar varios inconvenientes: i) dicho parámetro presenta una mayor variabilidad en función de características fisiológicas que debido al tamaño (Chisholm, 1992); ii) es necesario tener en cuenta la respuesta de las células, en términos de composición química y tasas metabólicas, a variaciones en las condiciones ambientales, tales como la disponibilidad de nutrientes, temperatura, etc. (Geider et al., 1986). Una segunda posibilidad es la inclusión en el modelo de un nuevo proceso relativo a las partículas, la *formación de agregados*. Se denomina agregados marinos (conocidos también como “nieve marina”) a conjuntos de partículas de gran tamaño que se forman como consecuencia de la coagulación de partículas de distinta naturaleza, siendo las algas marinas uno de sus más importantes componentes (Ruiz, 1997). Su estudio se ha incrementado en los últimos años debido a que, gracias a sus elevadas tasas de sedimentación, parecen desempeñar un papel importante en la exportación de materia orgánica hacia el interior del océano (Ruiz,

1997). Su formación puede deberse a varios mecanismos posibles, pero parece condición necesaria la existencia de una concentración mínima de partículas. De modo que su simulación podría realizarse incluyendo un valor umbral de concentración de partículas, a partir del cual se constituyera una nueva clase de tamaño.

Varios aspectos parecen apoyar la elección de esta última estrategia como la opción más adecuada. Su presencia ha sido descrita en numerosos escenarios (Kranck & Milligan, 1990; Thiel *et al.*, 1990; Lampitt *et al.*, 1993). Además, algunos autores describen la necesidad de incluir la existencia de agregados en el estudio de modelos que pretendan representar la dinámica pelágica, bien porque los procesos de coagulación y disgregación pueden actuar controlando la estructura de tamaños de partículas (Jackson, 1995), y/o porque ignorarlos puede provocar una subestimación de la velocidad de sedimentación de las partículas y de los flujos de carbono estimados a partir de estas (Ruiz *et al.*, 2002). Por otro lado, las escalas temporales a las que se produce su formación son coherentes con nuestros resultados. Ruiz *et al.* (2002) describen, a partir de experimentos realizados en mesocosmos, la formación de agregados marinos entre los 15 y 20 días de cultivo. El análisis de los resultados descritos en esta memoria pone de manifiesto períodos en torno a los 15 días de simulación (en el caso de las simulaciones 2 y 3) como los más adecuados para la obtención de pendientes consistentes con las descritas en la bibliografía. Por encima de estos intervalos las pendientes obtenidas muestran valores demasiado negativos. Esta circunstancia es consistente con el hecho de que el fitoplancton advectado no pudo crecer indefinidamente a no ser que se produzcan procesos de mezcla o enriquecimiento. Por ello, las soluciones encontradas por el modelo son coherentes con la escala temporal a la que se producen los fenómenos que pueden determinar la estructura de la comunidad pelágica.

En este trabajo no se recogen sin embargo simulaciones bajo diferentes condiciones hidrodinámicas, tales como dinámicas geoestróficas más intensas o nódulos de velocidades verticales más pequeños. Si bien esta es una línea de actuación futura, simulaciones preliminares ponen de manifiesto diferentes impactos de la hidrodinámica vertical bajo diferentes regímenes hidrodinámicos. En situaciones de mesoscala bien establecidas los espectros de tamaño obtenidos son significativamente más planos (es decir, con una abundancia relativa mayor de células grandes) que en condiciones menos

definidas, con núcleos verticales más pequeños. Estos resultados sugieren que no sólo la magnitud de la velocidad vertical influye sobre la distribución de tamaños, sino que es necesario un tiempo mínimo de actuación de las estructuras para que su impacto se manifieste en la estructura de tamaños del fitoplancton. De modo que su influencia se produce cuando la zona afectada por ascensos es lo suficientemente extensa para que mantenga sus propiedades hidrodinámicas mientras se produce la respuesta del fitoplancton. Esta circunstancia podría explicar las diferentes relaciones obtenidas entre las pendientes de los espectros y la velocidad vertical de mesoescala en el Mar de Alborán. Estos aspectos ponen de manifiesto la necesidad del modelado de procesos para estudiar el papel que juega la hidrodinámica vertical en la estructura de tamaños del plancton y en los flujos de carbono en el sistema pelágico.

C.- VERTICAL DISTRIBUTION PATTERNS AND SIZE STRUCTURE OF ZOOPLANKTON IN THE ALBORAN SEA

C.1. Introduction.

C.1.1. The zooplankton fraction.

The great significance of plankton in global processes, with important economic and ecological consequences, is well recognized. Primary production of marine phytoplankton transforms CO₂ and nutrients from seawater into organic matter, playing a central role in the carbon flux between atmosphere, ocean and sediments (Legendre, 1990; Legendre and Le Fèvre, 1991; Longhurst, 1991). The revision of the trophic relationships in the ocean has displayed zooplankton as an important link in aquatic food webs, not only as herbivorous but also performing as a significant component in the microbial loop (Calbet and Landry, 2004). On the other hand, the zooplankton plays a significant role on vertical fluxes of carbon in the ocean by means of several processes. Mesozooplankton (200-2000 µm), as the main food source for many important fish stocks (Nogueira et al., 2004), channels matter and energy towards higher trophic levels. Processes of ingestion, metabolism and egestion determinate the size and composition of sinking particulate matter. For instance, the formation of fecal pellets determinate higher sinking velocities of the organic carbon (Roman et al., 1995; Roy et al., 2000). The migratory behaviour of zooplankton along the water column is also an important feature in open-ocean particulate fluxes. Considering an estimation of a daily displacement of the order of 10¹⁵ g (Longhurst, 1976), daily vertical migration can be considered as one of the most important movement of biomass in the ocean (Hernández-León et al., 2001). All these factors become zooplankton an important component of the biological pump mechanisms as several studies have shown in different areas (Dam et al., 1995; Roman et al., 1995; Zhang & Dam, 1997; Steinberg et al., 2000). These features, as well as other factors, such as the commercial value of several marine species whose larval stages have planktonic life, and the necessity of sustainable management of the marine resources, have become zooplankton a central aim of biological oceanography research.

Nevertheless, the study of the zooplankton fraction is not a trivial task. Interpreting zooplankton distribution can be further complicated since it rarely responds to isolated causes, but most of times it is due to the combination of several factors including physical forcing, hydrology, food availability, or behavioural processes such as diel and

seasonal migrations or predation avoidance (Longhurst & Harrison, 1989). Such circumstance is even more dramatic when the analysis of the individuals interaction between themselves and with their physical environment is focused on systems where the spatial and temporal scales of certain zooplankton processes are similar than the effects of the physical processes on the zooplankton community, as occurred in mesoscale studies (Haury, 1982; Fielding et al., 2001; CIESM, 2005).

C.1.2. The Alboran Sea.

The geographical situation of the Alboran Sea confers this region a crucial importance for the overall circulation of the Mediterranean. Located at the westernmost side of that basin, it connects the Mediterranean Sea with the Atlantic Ocean through the Strait of Gibraltar, and modulates the properties of the incoming water mass along the basin (Allen et al., 2001a). One of the most significant feature in the upper circulation of the Alborán Sea is the presence of an Atlantic water current (AJ), whose inflow forms and maintains two anticyclonic vortices, the Western and Eastern Alboran gyres (WAG and EAG), occupying the entire Alboran Sea (figure B.1). At the eastern limit of the basin, the AJ creates an important density gradient (Tintoré et al., 1988) that constitutes an almost permanent geostrophic structure, the Almeria-Oran front (not shown at figure). This well-known large scale circulation pattern is responsible of the high productivity linked to the frontal zone associated to the northern edge of the WAG and coastal upwelling (Rodríguez et al., 1998; Ruiz et al., 2001; Arin et al., 2002; Reul et al., 2005). On the other hand, it generates very energetic mesoscale structures characterized by a strong three-dimensional circulation (Tintoré et al., 1988; Vélez-Belchí & Tintoré, 2001) which plays an important role in the biological patterns at a regional scale (Rodríguez et al., 1998; Youssara and Gaudy, 2001; see chapter A).

Despite most of those physical structures are considered as permanent at large scale, several works have shown different hydrodynamic situations such as gyres dissipation (Heburn & La Violette, 1990) and fluctuations of the Atlantic inflow (Parrilla, 1984). These disappearances and migration events have been reported as different phases of the WAG evolution process (Vélez-Belchí *et al.*, 2005; Flexas et al., 2006) which could follow a seasonal pattern, with a steady state period during summer and being

characterized by unstable structures in winter (Parada & Cantón, 1998; Vargas-Yáñez et al., 2002).

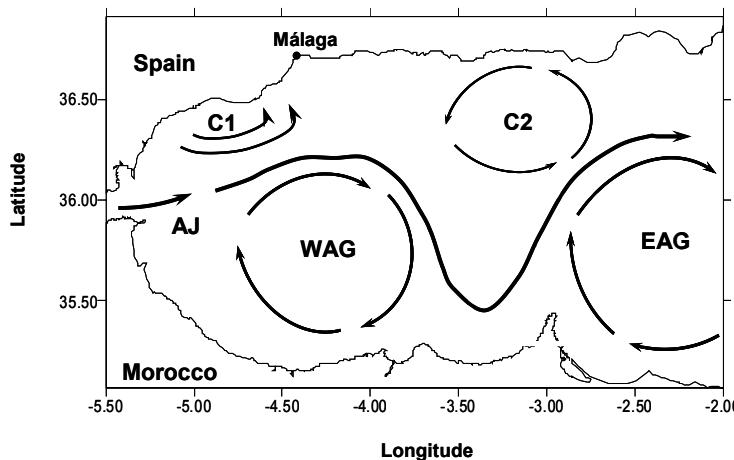


Figure C.1. Schematic of classical upper circulation pattern in the Alborán Sea (South Western Mediterranean). Main hydrological structures are shown: Atlantic Jet (AJ), Western Alborán Gyre (WAG), Eastern Alborán Gyre (EAG) and two cyclonic gyres (C1 and C2).

The conspicuous circulation and physical structures of the Alboran Sea have been the objective of numerous scientific research projects, most of them including among their topics the physical-biological coupling in the basin. These studies have displayed the strong influence of such hydrodynamical framework on the planktonic communities observed in the Western Alboran Sea. The usual pattern shows an oligotrophic area associated with the centre of the WAG (Rodríguez et al., 1998; Arin et al., 2002), surrounded by a highly productivity region at the northern edge of the gyre in association with the AJ frontal region and the coastal upwelling (Lohrenz et al., 1988; Prieur & Sornia, 1994; Prieto et al., 1999; Arin et al., 2002; Reul et al., 2005). The latter is forced by the north-south path of the AJ as well as the westerly wind regime (Parrilla & Kinder, 1987; Sharhan et al., 2000). The primary productivity levels detected in the surrounding area are situated among the highest of the whole Mediterranean Sea (Morán & Estrada, 2001), as a result of the fertilizing ascent of deep waters (Ruiz et al., 2001) or the advection through the Gibraltar Strait of richer North Atlantic Central Waters (Gómez et al., 2000b; Ruiz et al., 2001; Echevarría et al., 2002). On the other hand, several authors have also reported the important significance of the energetic ageostrophic processes on the control of the primary producers size structure

(Rodríguez et al., 2001) and the total carbon balance in the basin (Fabres et al., 2002; Sanchez-Vidal et al., 2004), hence displaying the implications of such physical structures for the carbon transport in the ocean.

Reported works and others studies carried out in the Western Alboran Sea have displayed close relationships of phytoplankton distribution and size structure with hydrodynamical features in the basin, as well as provided a significant knowledge in relation to its role in different ecological processes. Nevertheless, less interest has been focused on the secondary producers whose research has been traditionally restricted to the Almeria-Oran front, at the eastern boundary of the basin. This area is considered as an oceanographic site of major interest (Prieur and Sournia, 1994) since it offers to oceanographers the presence of strong gradients, intense flows and velocities, restricted horizontal dimension, quasi-permanency, and significant biological enrichment (Prieur and Sournia, 1994). Thus, several authors have studied the distribution of zooplankton (Thibault et al., 1994), its relationships with the physical forcing (Youssara & Gaudy, 2001; Andersen et al., 2001, 2004) as well as the mesoscale instability (Fielding et al., 2001) at this frontal area. Others studies have been carried out in the opposite limit of the basin, the Strait of Gibraltar, where Gómez et al. (2001) suggested an important role of zooplankton in a conceptual scenario to explain the changes in phytoplankton maxima composition during the time series observations. Recently, Somavilla (2007) related the vertical distribution of the zooplankton with the physical structure of the water mass rather than the daily vertical migration, probably as a consequence of the mixing effect of the occurrence of internal waves. The later caused the advection along the channel of high chlorophyll patches to the Mediterranean end of the strait, where the zooplankton density was higher (Somavilla, 2007).

This contrasts with the Western Alboran Sea where studies including the zooplankton fraction are scarce. Apart from works focused on fish eggs and larvae (García et al., 1987; Rodriguez, 1990; Rubín, 1997; Vargas-Yáñez & Sabatés, 2007), a fundamental step to assess food sources for fishery recruitment, the zooplankton distribution and its relationships with the hydrodynamic structures has mostly escaped attention at the western side of the basin. The present work, carried out in the framework of the BIOMEGA Project (an interdisciplinary study of mesoscale ocean circulation and biological dynamics) examine the zooplankton community with special attention to its

relation to the ageostrophic circulation as well as the day/night periods in the Western Alboran Sea. To our knowledge this is the first time that this topic is studied within this area. Attending to previous observations carried out in this region (see above) changes in the zooplankton community could be expected in relation to the hydrodynamical features which characterized the region. In this work, we have focused on the zooplankton vertical distribution under different hydrodynamical regimes, using descriptors such as zooplankton abundance, size structure and taxonomic composition. To test that hypothesis our analysis has been carried out according to the following objectives:

- To analyse the spatial (depth) variability of the zooplankton community ($>200 \mu\text{m}$) in the Alborán Sea.
- To investigate the impact of vertical hydrodynamics on the zooplankton fraction.
- To study the variations in the zooplankton community as a consequence of the day/night periods.

Additionally, the Plankton Visual Analyser has been tested as an automatic method to determinate the zooplankton abundance and size, but this topic is included in the next chapter (D).

C.2. Material and methods

As part of the BIOMEGA Project, an interdisciplinary study about mesoscale ocean circulation and biological dynamics, an oceanographic survey was performed in the Alborán Sea in October 2003 on board the Spanish *R/V García del Cid*. Physical background was established through an intensive CTD sampling carried out during the first part of the cruise. Additionally, almost real-time Sea Surface Temperature (SST) images were used to infer the overall circulation pattern existing in the basin before the cruise. This strategy allowed us to know the position of the main oceanographic structures that characterized the area (WAG and AJ) at the beginning of the sampling, as well as their evolution during the cruise. Zooplankton samples were collected through the second phase of the survey using a Longhurst-Hardy Plankton Recorder (Longhurst and Williams, 1976; Williams et al., 1983), hereafter LHPR, equipped with a 200 µm mesh net, a flowmeter and a CTD with fluorescence sensor. Several descriptors, such as abundance, carbon biomass, size structure and taxonomic composition, have been used to describe the zooplankton community observed during the cruise.

C.2.1. Dynamical patterns.

The hydrographic sampling consisted of a grid of 144 stations distributed in North-South transects (figure C.2) carried out from October 9th to October 17th. Temperature and salinity profiles to 400 meters depth were obtained using a MK-III CTD. The density fields and geopotential (dynamic height) were calculated from the hydrographic data and then used to determinate the three-dimensional circulation in the studied region (Flexas et al., 2006). Additionally, the CTD incorporated on the LHPR was used to acquire temperature, salinity and fluorescence profiles on its way down during the zooplankton sampling.

In order to identify the geostrophic dynamic field, ADCP (Acoustic Doppler Current Profiler) data were obtained along the whole sampling grid. In contrast, vertical velocities cannot be measured directly since oceanographic equipments (such as ADCPs) are not able to record velocities in the range of vertical motions (Allen et al., 2001b; Ruiz & Navarro, 2006). Such ageostrophic movements can be estimated from

C.2. Material and methods

pressure measurements obtained by means of isopycnal floats (Vélez-Belchí, 2006). Unfortunately they are not available in routine oceanographic cruises and, thus, it is necessary to make use of indirect methods (Vélez-Belchí & Tintoré, 2001).

In the BIOMEGA cruise, the three dimensional circulation was diagnosed in the framework of *quasi-geostrophic theory* (QG). This approach establishes that the vertical component of the velocity field can be inferred from ageostrophic modifications of the density field obtained in hydrographic studies (Tintoré et al., 1991; Vélez-Belchí, 2006). The mathematical formulation of this theory is known as the *omega equation* (Holton, 1979):

$$\underbrace{\left(N^2 \nabla_h + f_0^2 \frac{\partial^2}{\partial z^2} \right)}_{A} w = \underbrace{f_0 \frac{\partial}{\partial z} [V_g \cdot \nabla_h (\zeta_g + f)]}_{O1} + \underbrace{\left(\frac{g}{\rho_0} \right) \nabla_h^2 [V_g \cdot \nabla_h \rho]}_{O2}$$

where w is the vertical velocity, N the Brunt-Väisälä frequency, f the Coriolis parameter, V_g the geostrophic velocity, ∇_h the horizontal gradient, ζ_g the vertical component of the geostrophic relative vorticity, g the gravitational acceleration, and ρ the density. Over mathematical details, this equation expresses the local (both vertical and horizontal) change of the vertical velocity (term A) as the relation between its two components: the vorticity (O1) and the density (O2) advection. This relationship provides the possibility of estimating the vertical velocities by computing from density data, which must have been previously interpolated from stations to a regular grid. For further details see Tintoré et al. (1991) or Gomis et al. (2001).

On the other hand, in the context of QG theory, it is possible to obtain another diagnostic equation from the local time derivative (X) of the geopotential (ϕ), the *quasi-geostrophic tendency equation*:

$$\underbrace{\left(N^2 \nabla_h^2 + f_0^2 \frac{\partial^2}{\partial z^2} \right)}_{B} X = -N^2 f_0 V_g \cdot \nabla_h (\zeta_g + f) + \underbrace{\left(\frac{g f_0^2}{\rho_0} \right) \frac{\partial}{\partial z} [V_g \cdot \nabla_h \rho]}_{T2}$$

where $X = \frac{\partial \phi}{\partial t}$. As for the omega equation (in the case of the vertical velocity), the local time derivative of the dynamic height is related to the distributions of vorticity (T1) and the differential density advection (T2), so it can be computed from dynamic height alone (Gomis et al., 2005). Recently, several applications have been described for the tendency equation, such as evaluating the stationary of a sampled field (Pascual et al., 2004), as a method to mitigate the impact of the lack of synopticity in mesoscale studies (Gomis et al., 2005), or to explore the causes of migration events of a mesoscale structure (Flexas et al., 2006). In this work it has been used to study the evolution of vertical velocity areas in the studied region after the CTD sampling (see section C.4.6).

As commented above, the analysis of the overall circulation framework was completed with SST images from the whole basin. Images used in this work derive from the NOAA/AVHRR data and were produced by the Ocean & Sea Ice Satellite Facility (O & SI SAF). Details on the algorithms used at the O & SI SAF can be found in Anderssen et al. (1998) and Brisson et al. (1998). The 2 km resolution SST images were available 2 hours after the last satellite acquisition over the Mediterranean predefined grid 4 times a day. Only night SST images were selected in order to minimize the effects of diurnal warming.

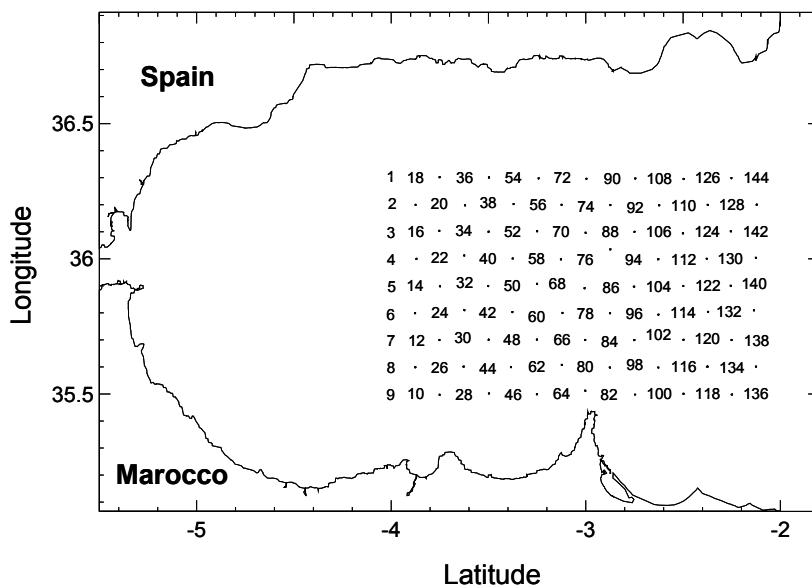


Figure C.2. Map of the study area showing the hydrographic casts collected during the BIOMEGA cruise.

C.2.2. Zooplankton sampling

Zooplankton samples were collected in a series of eight oblique hauls (table B.1) carried out during the second part of the BIOMEGA cruise (October 18th and 19th) in the Alboran Sea (figure C.3) with a LHPR (Longhurst-Hardy Plankton Recorder, Longhurst and Williams, 1976). This system consists basically in a towed structure equipped with a frame net fitted with a conical fibreglass nose-cone. On movement, the sea water is led to the opposite end of the structure, where the net fits in a cod-end unit equipped with two rolls of 200 µm mesh gauzes that collect the filtered particles. This unit allows getting sequential series of samples by means of an electric motor (Sameoto et al., 2000). The volume filtered by the net was recorded by a flowmeter mounted within the nose cone. The main advantage of the LHPR is that it can sample multiple depth intervals and collect high resolution data on vertical distributions of plankton. Additionally, its sampling system includes only the plankton passing through to the cod-end, and excludes any plankton adhering to the main filtration net, which in “conventional” plankton net tows is usually washed into the cod-end bag after the haul (Halliday et al., 2001; Fernández-Álamo & Färber-Lorda, 2006). The LHPR was also equipped with a CTD sensor which was used to obtain conductivity, temperature, fluorescence and depth during the hauls.

Haul	Direction	Initial Latitude	Initial Longitude	Final Latitude	Final Longitude	Date	Start GTM	End GTM
LH1N1	E→W	35.95°N	2.5°W	35.95°N	2.55°W	18/10/2003	20:00	20:40
LH1N2	W→E	35.94°N	2.57°W	35.95°N	2.52°W	18/10/2003	22:00	22:44
LH2N1	E→W	35.85°N	2.75°W	35.85°N	2.80°W	19/10/2003	00:45	01:31
LH2N2	W→E	35.85°N	2.81°W	35.84°N	2.77°W	19/10/2003	02:48	03:26
LH1D1	W→E	35.94°N	2.56°W	35.95°N	2.53°W	19/10/2003	07:22	08:05
LH1D2	E→W	35.94°N	2.51°W	35.94°N	2.55°W	19/10/2003	09:17	09:57
LH2D1	E→W	35.84°N	2.75°W	35.83°N	2.79°W	19/10/2003	12:00	12:47
LH2D2	W→E	35.84°N	2.81°W	35.84°N	2.77°W	19/10/2003	14:25	15:00

Table C.1. Sampling date, time and hauls performed with the LHPR net. In each haul *D* stands for day and *N* for night tows. E and W correspond to East and West respectively.

In order to analyse the zooplankton community under different environmental conditions, sampling strategy was double. On the one hand, hauls were carried out in two regions with maximum downward and upward (hereafter, LH1 and LH2

respectively) vertical velocities (figure C.3), which were previously detected during the first phase of the BIOMEGA cruise. On the other hand, those areas were sampled twice during day (D) and night (N) periods as follows: LH1N → LH2N → LH1D → LH2D, so the time between diurnal and nocturnal hauls was the same for both sampling regions (table B.1). In every haul different 20 meters depth intervals were sampled each from surface to 160 m depth while the net was on its way down. Upon recovery, the gauzes were inspected, cut to correspond with each sampling interval, preserved onboard with borate-buffered 4% formaldehyde and stored until analysis in the laboratory.

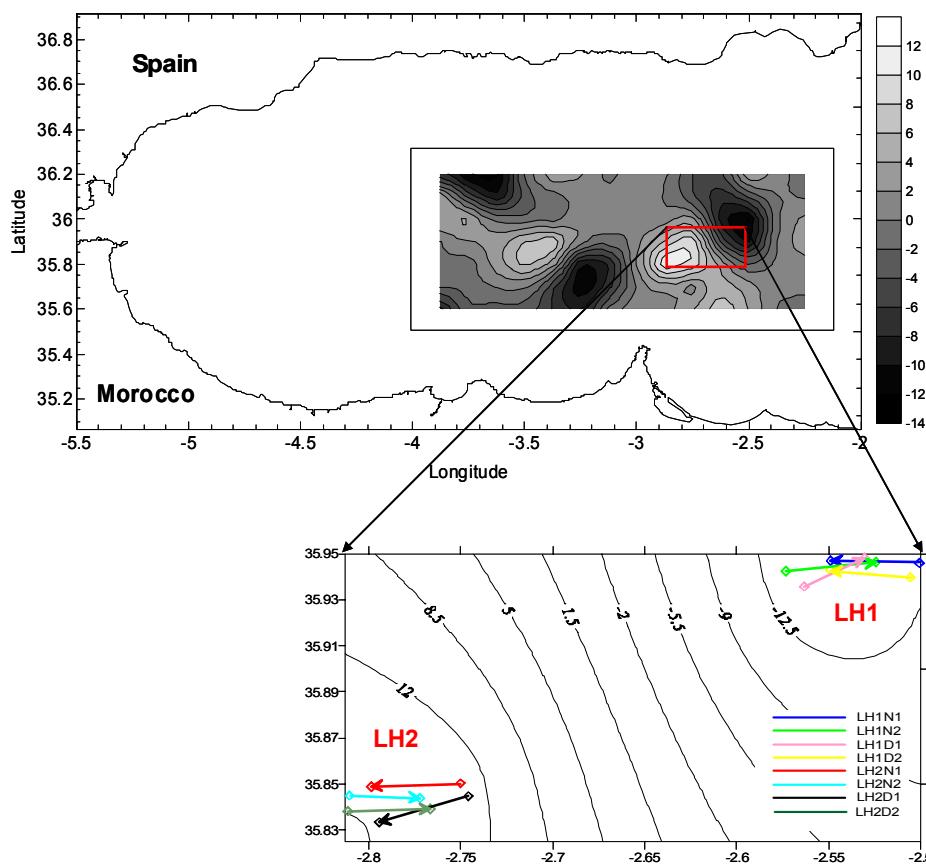


Figure C.3. Location of the stations and hauls performed with the LHPR net, on the vertical velocities field ($\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$) at 40 meters depth. Negative values correspond to downward velocities and vice versa. The coloured arrows show the path and direction of the hauls.

C.2.3.Samples analysis

As described above, several zooplankton features were analysed. Abundance and size were estimated by means of an image analysis software, the Plankton Visual Analyser (PVA, 2005), which permits an automatic processing of zooplankton samples and stores data in a digital form (further information of this system can be found at chapter D). On

C.2. Material and methods

the other hand, real measurements of zooplankton biomass were carried out with a CHN auto-analyser. In addition, major taxonomic groups, including different taxa levels, were determined by human operator.

Elemental composition.

A Parkin Elmer 2400C CHN Elemental auto-analyser was used to determinate the carbon and nitrogen composition of 10 ml of zooplankton samples. Preceding the analysis, samples were filtered onto GF/C glass fibre filters 25 mm diameter and dried at 65°C for 24 hours. Previously, in order to eliminate their inorganic and organic carbon content, filters were washed in acid vapor during 24 hours and then pre-ashed at 450°C in a muffle for 3.5 hours. Blanks were made by filtering the same volume of filtered sea water onto pre-combusted GF/C filters.

Total abundance and size.

PVA is a freely image analysis software which allows an automatic extensive processing, that is counting, measuring and classification of large samples of plankton (Boyra et al., 2005). Its main advantage is that it can process groups of images automatically, generating a spreadsheet containing individual zooplankton characteristics such as the Equivalent Spherical Diameter (ESD) (Boyra et al., 2005). Our approach has used the PVA for simple total zooplankton abundance and full sizing, rather than using the recognition capability. Upon the zooplankton information provided by PVA was obtained, it was possible to study the zooplankton size structure through the biovolume and the normalised abundance-size spectra.

The whole analysis process with PVA basically consists of the acquisition of a zooplankton sample images which are later analysed with the software. In this work the images were obtained using an AGFA SNAPSCAN 1236S scanner. Since the effective performance of the analysis depends on both the quality and contrast of the image, samples were stained for 24 hours with 1-1.5 ml 1% eosin (which dies cytoplasm and muscle protein selectively) and scanned in millions of colours at a resolution of 600 dpi (dots per inch). It is worth noting that the time required to analyse each image is proportional to the image resolution. Microsoft Office Picture Manager Software was

used to optimise image colour threshold by increasing their contrast. Finally, the images were saved as JPEG documents (figure C.4).

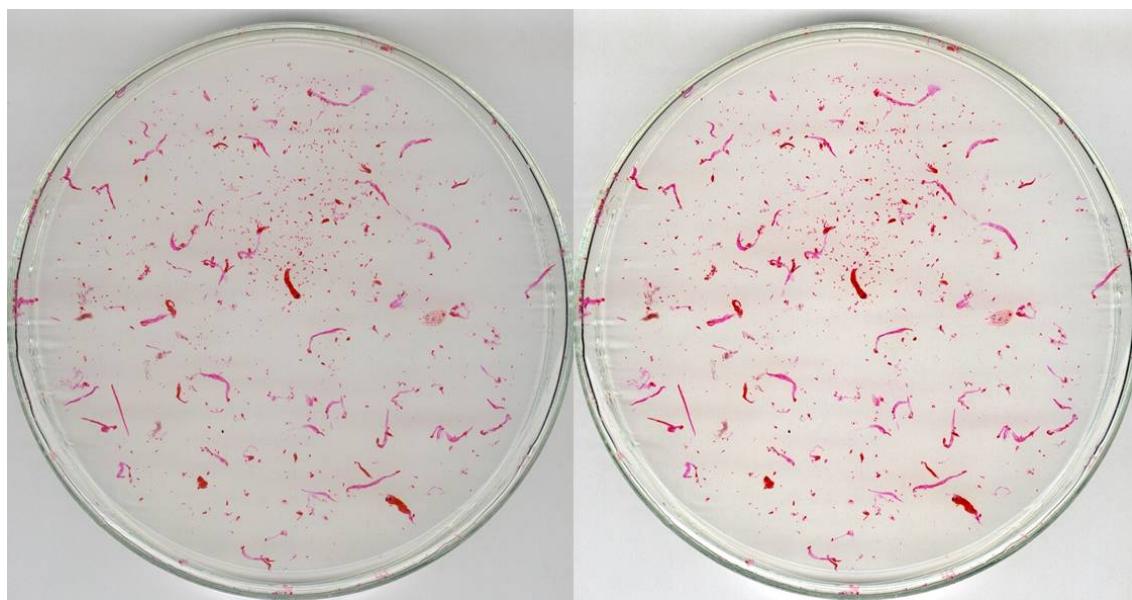


Figure C.4. Example of images analysed by the PVA. On the left the original scanned image, on the right the contrast of the image has been enhanced.

Although a short description of the analysis process with PVA have been described above, further details can be found in the methods section of chapter D, where the PVA capability for zooplankton analysis is widely discussed.

Size structure analysis.

To analyze the size-distribution of the zooplankton community ($>200\mu\text{m}$), both abundance-size spectra and biovolume were used. The former were plotted on a log–log scale based on the model described by Platt and Denman (1978):

$$\log_{10}(Am) = a + b\log_{10}(m)$$

where Am is the total abundance in the size class ($m, m + \Delta m$), a and b are constants, and Δm is the size class interval. By normalizing, the size spectra become independent of the size class (Blanco et al. 1994). The data were then arranged following a geometric 2^n series which avoids reducing resolution and a possible sizing error and become the relationship between organism abundance and size assimilable to the biomass spectra (Blanco et al. 1994).

C.2. Material and methods

Regression analysis was carried out using least-squares (model 1) regression. It is known since the independent variable (i.e. body size) is not under the control of the researcher and is subjected to error, model 2 would be more appropriate. However, we applied model 1 because it allowed us to test differences between regression lines and also to make an easier comparison with other previously published size spectra. Furthermore, it has been reported (Laws and Archie, 1981; Prothero, 1986) that if the correlation coefficient is high ($r > 0.95$), as most of our results in this study, it will make very little difference which regression model is used.

Total zooplankton biovolume (B , $\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) was obtained from the size spectra as the sum of the abundance (n_i) of each size class (i) per its nominal size (v_i):

$$B = \sum_i n_i \cdot v_i$$

Additionally, size-fractioned biovolume was also calculated for mesozooplankton (200–2000 μm), macrozooplankton (2–20 mm) and megazooplankton ($> 20 \text{ mm}$) (Sieburth et al., 1978) fractions.

Taxonomic composition.

Major taxonomic groups were determined to know the main zooplankton composition, including crustacean, gastropods, gelatinous zooplankton, polychaeta and larvae as follows:

- ❖ Crustacean:
 - Copepoda
 - Calanus
 - Paracalanus
 - Clausocalanus
 - Pleuromamma
 - Temora
 - Candacia
 - Centropages
 - Corycaeus
 - Oncaeae
 - Oithona

- Cladocera
- Ostracoda
- Amphipoda
- Mysidacea
- Euphausiacea
- ❖ Gelatinous plankton
 - Appendicularia
 - Okiopleura
 - Fritillaria
 - Chaetognatha
 - Ctenophora
 - Doliolida
 - Salpida
 - Medusozoa
- ❖ Gastropoda
- ❖ Polychaeta
- ❖ Larvae
 - Actinotrocha larvae
 - Cypris larvae
 - Decapoda larvae
 - Echinodermata larvae
 - Euphausiacea larvae
 - Lamellibranchia larvae

Statistical analyses.

Several statistical tests (correlation analysis, analysis of variance, and Principal Component Analysis) between hydrographic variables and zooplankton abundance and size structure descriptors were performed using the statistical computer packages, SPSS (SPSS Inc. 1989-2005) and SigmaStat, version 3.1 (Systat Software, Inc. 2004).

C.3. Results

C.3.1. Physical framework

The hydrology and hydrodynamics surveyed during BIOMEGA cruise are widely described in chapter A. Nevertheless, a short description is included in this section to illustrate the physical background observed before the LHPR sampling.

The high-resolution survey carried out in the BIOMEGA cruise showed main water masses usually encountered in the Alboran Sea (figure A.9), with the Atlantic Water (AW) extended at surface levels over a layer of old Atlantic Water (Flexas et al., 2006). The former is characterized by almost invariable salinity and a constant gradient of temperature. The latter is formed from the Atlantic Water after its journey along the Mediterranean basin, which makes it denser as result of a higher salt content and colder temperature, and then, returning to the Alboran Sea along the Iberian shore. The WAG, mainly constituted by AW, was clearly displayed by a central bowl of warmer and fresher waters (figures A.12, A.13). Although the surface distribution of salinity showed no clear signal of the WAG, lower values in the centre of the field denoted its position at deeper levels. Likewise, other physical structures were detected nearby the WAG: a tongue of cold and fresher water at the westernmost side of the domain, and a cyclonic structure at the southeast of the gyre.

On the contrary, no signal of the AJ was obtained from those hydrology descriptors. This structure is usually displayed (see figure A.18a) as a water mass ranging between 18 and 19.5°C surrounding the northern and eastern bounds of the WAG (Tintoré et al., 1991; Viúdez et al., 1996a). Nevertheless, both temperature (figure A.12 and A.16) and salinity fields (figure A.13), as well as the SST images corresponding to the BIOMEGA cruise (figure A.17), showed the absence of the AJ. Anyhow, the most striking feature observed in our study was the position of the WAG, centered about 3°W next Cape Tres Forcas. This means an eastward displacement of about 100 km from its usual position, as result of a migration event of the WAG occurred during weeks previous to the BIOMEGA cruise.

C.3. Results

The physical framework in the Alboran Sea has been reported in previous works by means of SST images (La Violette, 1984; Arnone, 1987; García Lafuente et al., 1998; Viúdez *et al.*, 1998; Vargas-Yáñez et al., 2002; Vélez-Belchí *et al.*, 2005). In our study they have been used to describe the evolution of the WAG during the period before the cruise. SST images corresponding to the first days of September 2003 match the previous stages of the WAG migration. At that time the gyre occupied a position that could be considered as typical for the Western Alborán Sea, but some remarkable features seemed to indicate the beginning of the migration process. In September 6th, the gyre was slightly displaced to the north and embraced by a mass of cold water, likely advected from the coastal upwelling (Flexas et al., 2006). At that time the AJ seemed to be less intensive and showed several modifications on its path: firstly, the inflow could not reach the WAG since an Atlantic water mass was situated between them; then, it impinged directly on the gyre. Afterward, on September 14th, there was not clear signal of AJ and the WAG was situated in a Northern position, starting its eastward migration between the 14th and the 15th of September. At the beginning of the BIOMEGA cruise (October 9th) the WAG was displaced about 100 km eastward from its usual position (figure A.17). Although by the end of the CTD sampling (see SST image from October 15th), the western boundary of the gyre was slightly displaced to the east (from 3.7°W to 3.4°W), SST images show that during the whole cruise (October 9th-19th) and the month after (not shown) the gyre was located at the same position, centered at about 3°W, next to Cape Tres Forcas (Flexas et al., 2006).

The dynamic height field observed during the CTD sampling supported the framework described above, displaying the WAG as a convergence structure of about 80 km of diameter (figure A.19) in the centre of the sampling grid. The WAG showed a strong anticyclonic circulation, with a maximum velocity of $70 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ at surface and $30 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ at 90 meters depth. The lower dynamic height and the cyclonic circulation observed at the western and eastern boundaries of the WAG corresponded to two surrounding structures related before, a tongue of old AW and a small vortice respectively (figure A.19 and A.20). The ageostrophic circulation in the surveyed domain (figure A.23) was characterized by alternating patterns of upwelling and downwelling cells, with an averaged diameter of 20 km and associated with frontal areas along the edge of the WAG. The maximum vertical motion was obtained at the east and southeast of the gyre,

where velocities of $-17 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$ (downward) and $+15 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$ (upward) were reached at 75 meters depth.

Temperature, salinity and fluorescence profiles obtained during the eight hauls carried out with the LHPR net are shown in figure C.5. The vertical distributions reveal very similar patterns among hauls with a narrow range of hydrographic values. Thus, in sampling stations LH1 and LH2 surface temperature ranged from 20.4°C (haul LH1N1) to 21.5°C (haul LH2D2), while minimum temperatures varied between 13.01°C (LH1N1) and 14.08°C (LH2D2). Water temperature decreased with increasing depth, showing a weak thermocline in the upper 100 meters with a sharper profile in haul LH2D2, coinciding with the highest position of the sun. Salinity profiles exhibited an opposite behaviour, with fresher waters at surface and saltier values at deeper levels associated with low temperature. Although both temperature and salinity were quite constant at most of the profiles, significant differences were found between hauls LH1N1 and LH2D2, corresponding with the first and last tows carried out during the sampling. Thus, LH1N1 showed the coldest and saltiest profile observed during the LHPR sampling, while in LH2D2 significant ($p<0.05$) warmer and fresher waters were detected at all depths. On the other hand, the bottom of the Atlantic-Mediterranean water Interface (AMI) depth, given by the 37.5 salinity value (Gascard & Richez, 1985), was slightly shallower at the beginning of both nocturnal (haul LH1N1) and diurnal tows (haul LH1D1), occupying deeper positions as sampling was performed (figure C.5). Thus, at haul LH1N1 the AMI depth was 115 meters, while it was 140 meters in the following hauls, 148 meters depth at LH2N2 and reached the 150 meters at the latest one (haul LH2D2). A similar situation was observed during the diurnal sampling, with an AMI depth of 135 meters at LH1D1 and a position of 150 meters depth at the haul LH2D2. In the same way, slight differences were observed between stations LH1 and LH2, with shallower AMI depths at the former one.

Vertical distribution of fluorescence displayed higher variability among hauls. Except sampling LH1D1, which presented a wider peak, all fluorescence profiles showed a sharp subsurface maximum (SFM) between 45 (LH1N1) and 56 (LH2D2) meters depth, with the highest fluorescence corresponding to haul LH1N1. Averaged values of temperature, salinity and fluorescence (figure C.6) showed neither significant differences between diurnal and nocturnal hauls nor over the two sampled areas

C.3. Results

(stations LH1 and LH2). In the upper 70 meters, averaged temperature profile showed slightly warmer values in hauls carried out during night. Likewise, surface temperature values were lower at station LH1, being very similar from 80 and 160 meters depth. Vertical distribution of averaged salinity revealed slightly fresher waters in diurnal hauls at all depths, as well as in station LH1, as consequence of the saltier values observed in haul LH1N1 (note the higher deviations in both nocturnal and LH1 hauls in comparison with diurnal and LH2). When LH1N1 is not considered in the analysis, more similar average profiles are obtained. Mean fluorescence profiles showed higher levels in samplings carried out during night, although the corresponding maximum values-depth was very similar both in diurnal/nocturnal and in LH1/LH2 samplings.

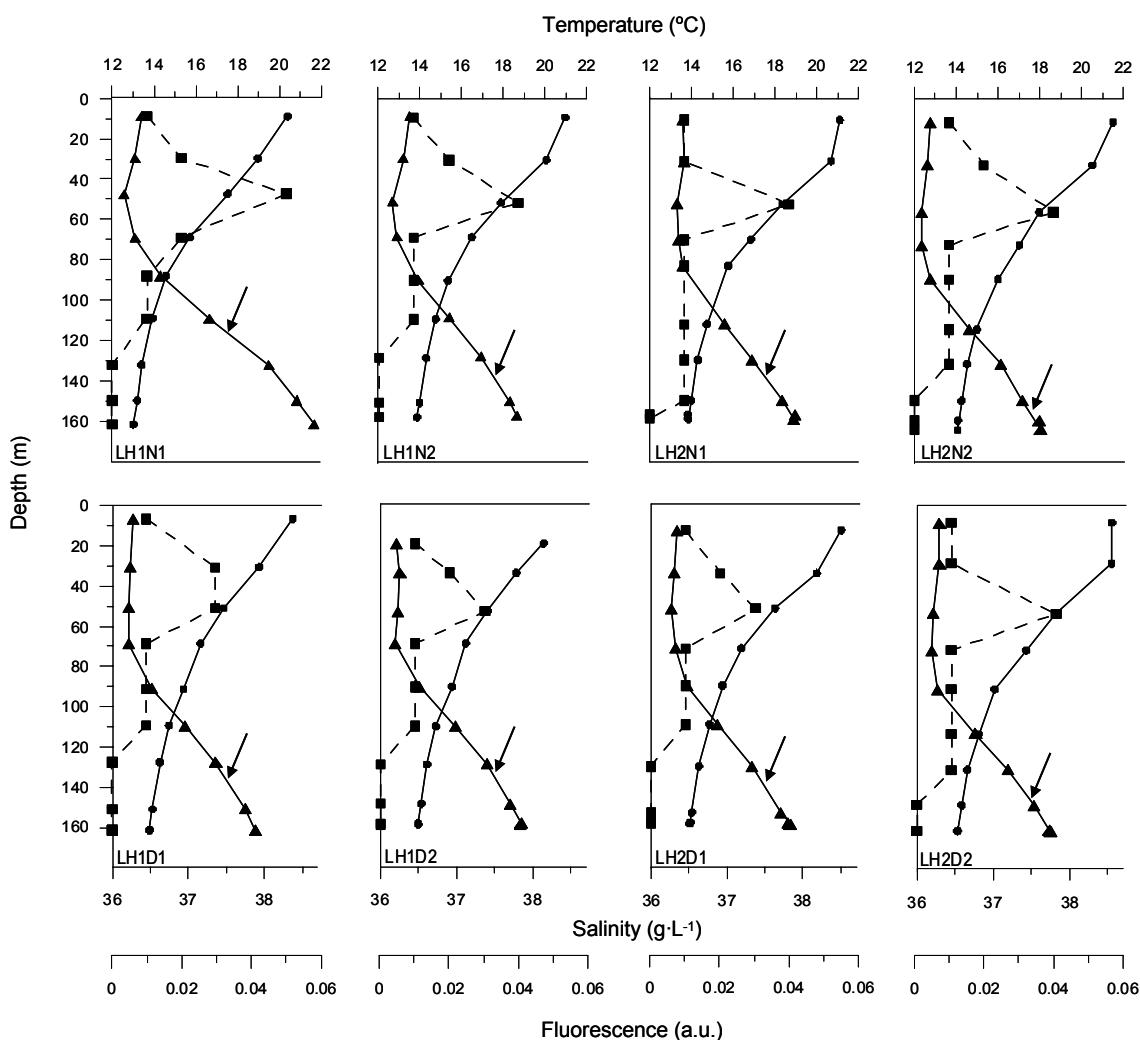


Figure C.5. Profiles of temperature (continuous line and filled circles), salinity (continuous line and filled triangles) and fluorescence (dashed line and filled squares) observed at the different stations. The AMI depth on each profile is pointed out with a black arrow. As mentioned in section C.2, stations LH1 y LH2 correspond to downward and upward areas respectively, D indicates diurnal and N nocturnal haul. Note that the chronological order of samplings is from left to right and from up to down.

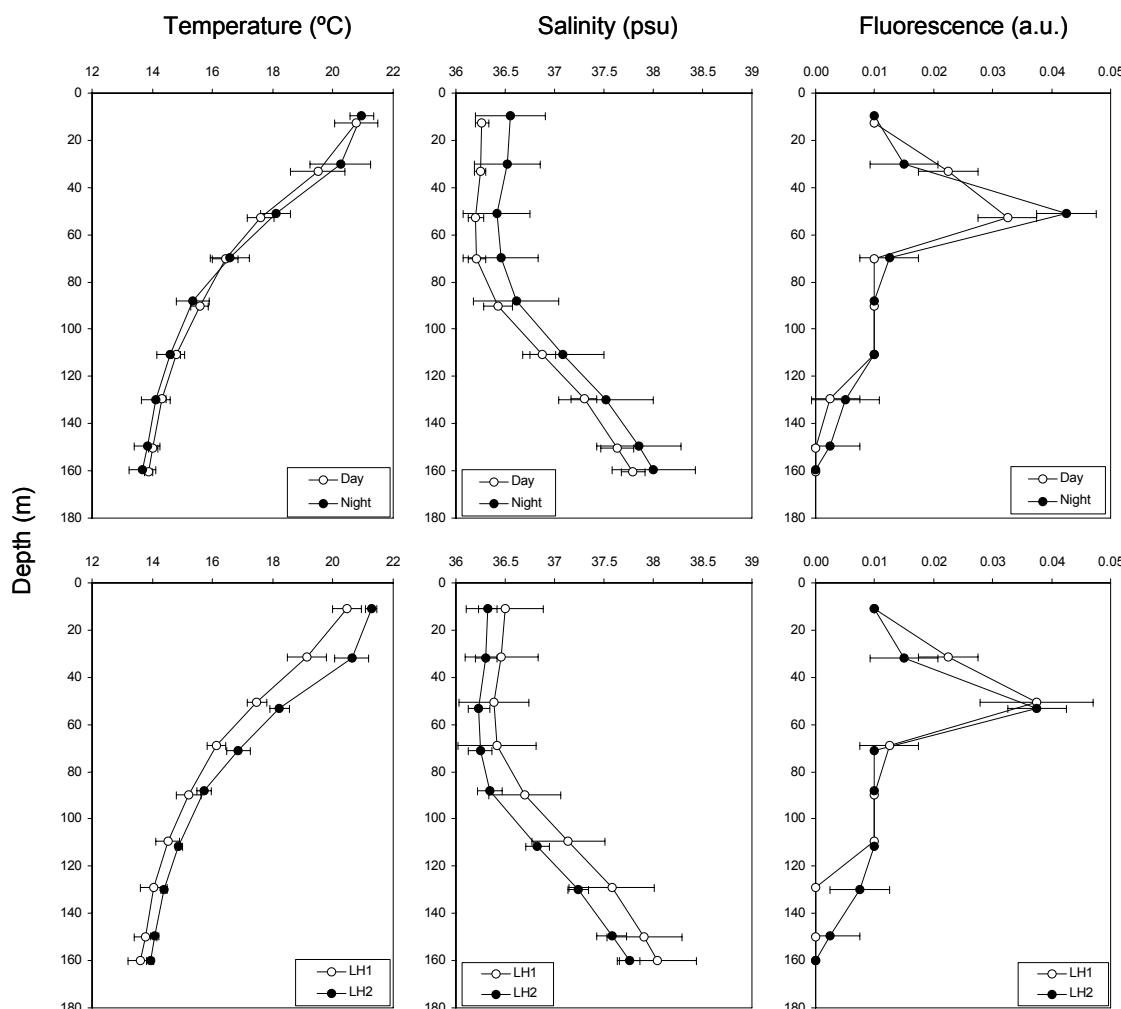


Figure C.6. Vertical profiles of averaged temperature, salinity and fluorescence observed at diurnal/nocturnal sampling (above) and LH1/LH2 stations (below). Bars represent standard error.

C.3.2. Zooplankton distribution

Zooplankton counts varied from 41 to 645 ind·m⁻³, at hauls LH1N2 and LH1D2 respectively. Vertical distribution of abundance (figure C.7) showed highest densities at sub-surface levels in the upper 100 meters in most of the hauls, excepting LH1D1 and LH2D1 where a second (although less abundant) maximum was detected in the 100-120 meters depth interval. Anyhow their position differed slightly between samplings, with shallower maximums corresponding to LH1N2, LH2N1 and LH1D2, whilst hauls LH1N1 and LH2D1 showed their highest abundances at 70 meters depth approximately. No statistical relations were observed in the different hauls regarding the hydrography described above, except in haul LH1N2. Nevertheless, a significant correlation was

C.3. Results

obtained ($r=0.369$; $p<0.01$) when the whole data were considered, reflecting the high similarities observed between fluorescence profiles and zooplankton abundance distribution.

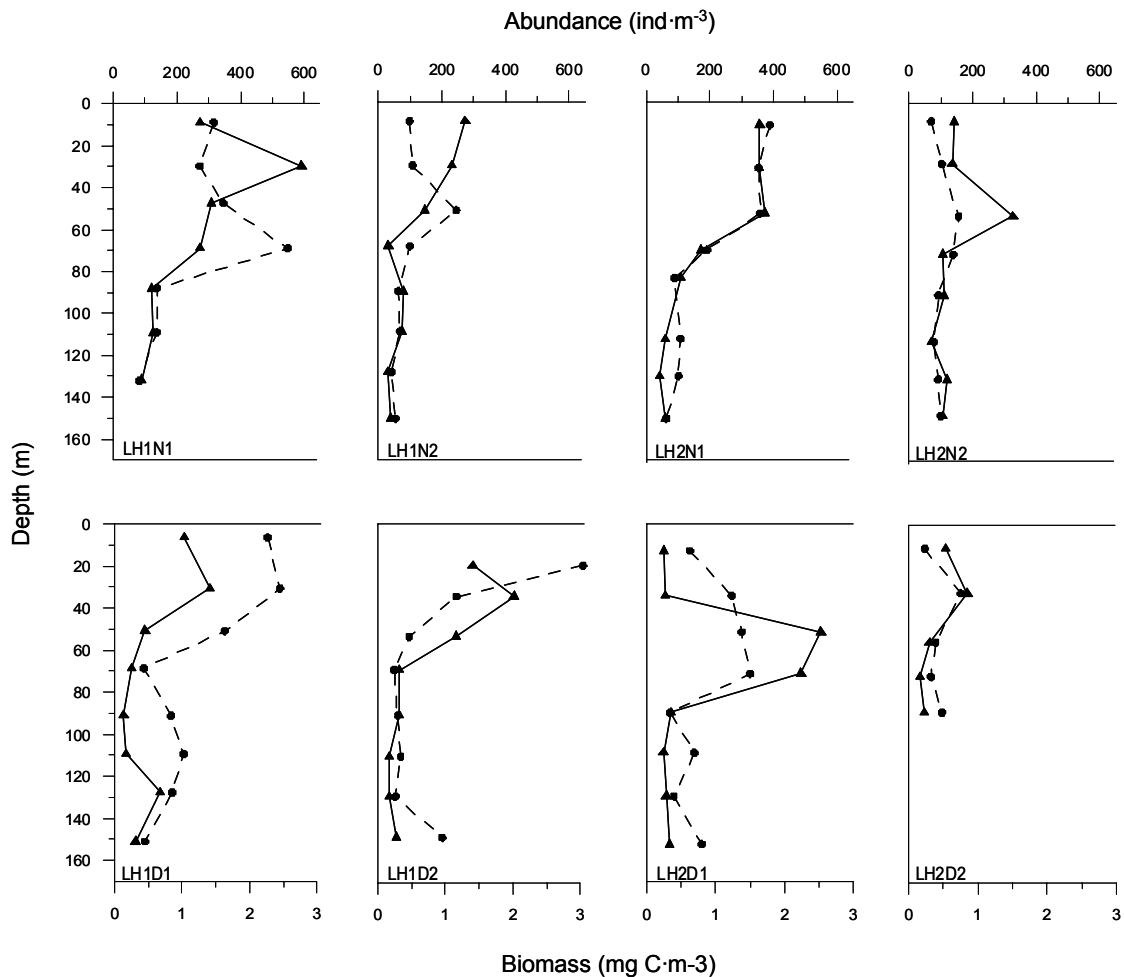


Figure C.7. Profiles of zooplankton abundance (dashed line and filled circles) and biomass (continuous line and filled triangles) observed at the different hauls. At haul LH2D2, only the four shallowest were available due to a dysfunction of the flowmeter incorporated on the LHPR.

Biomass ($\text{mg C}\cdot\text{m}^{-3}$) profiles showed the same fluorescence-related distribution ($p<0.01$) described for zooplankton abundance, with subsurface maximum coinciding with the SFM (figure C.7). Both zooplankton descriptors were statically (linear) related ($r^2=0.38$; $p<0.001$) and showed similar vertical distributions, except at haul LH1N1, where the biomass maximum occupied a shallower position. Biomass ranged from 2.78 to 0.14 $\text{mg C}\cdot\text{m}^{-3}$ at LH1N1 and LH1N2/LH1D1 respectively. Highest values were observed both at surface levels, LH1N1, as at deeper positions, as in haul LH2D1 where zooplankton biomass was concentrated between 50 and 70 meters depth. Despite both

zooplankton density and biomass did not show clear distribution regarding the temperature and salinity (figure C.8), zooplankton biomass showed a significant positive correlation with salinity when all data were considered ($p<0.05$). Likewise, statistical relations ($p<0.01$) were obtained between zooplankton density and temperature at hauls LH2N1, LH1D1 and LH1D2, coinciding with the shallowest abundance maximums.

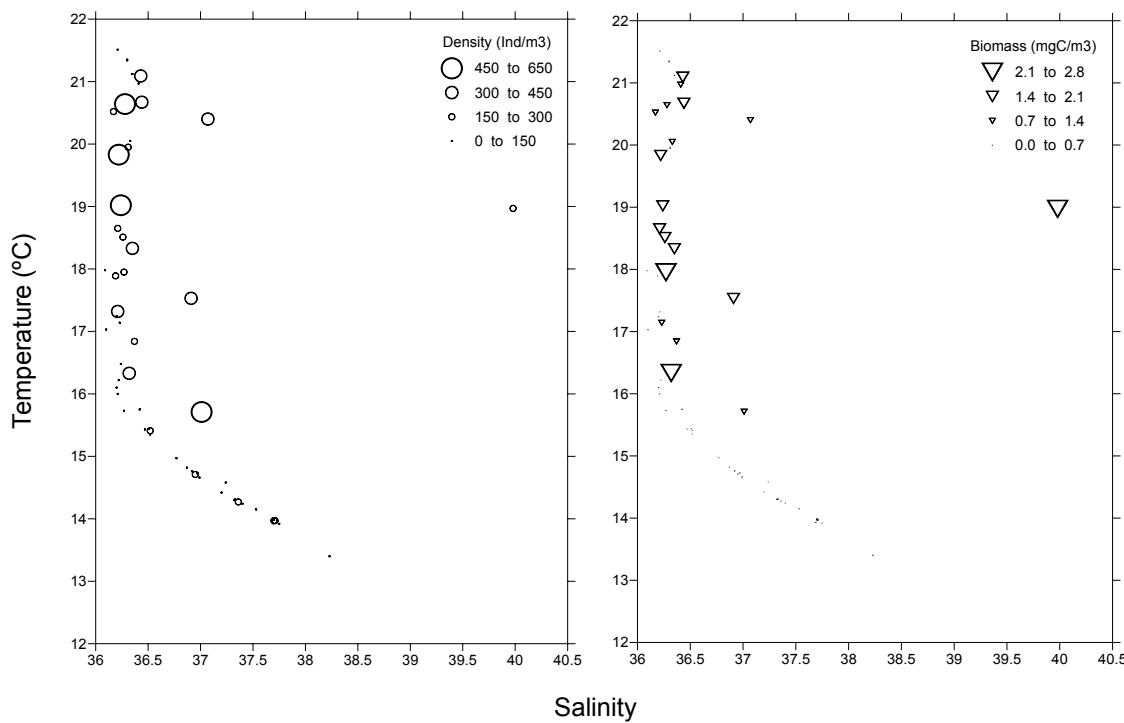


Figure C.8. Temperature-Salinity plots for zooplankton density (left) and biomass (right).

In opposition to results described above, vertical distribution of the total biovolume ($\text{mm}^{-3} \cdot \text{m}^{-3}$) showed no clear relation to fluorescence profiles (figure C.9). Only at several hauls, such as LH2N1, similarities were observed. Biovolume varied from $1002.3 \text{ mm}^{-3} \cdot \text{m}^{-3}$ at surface in haul LH1D1 to $2.25 \text{ mm}^{-3} \cdot \text{m}^{-3}$ between 120-140 meters depth at haul LH1D2. Regarding other zooplankton descriptors used previously, a significant correlation ($r=0.428$; $p<0.01$) was obtained with abundance, while no relation was observed with zooplankton biomass.

C.3. Results

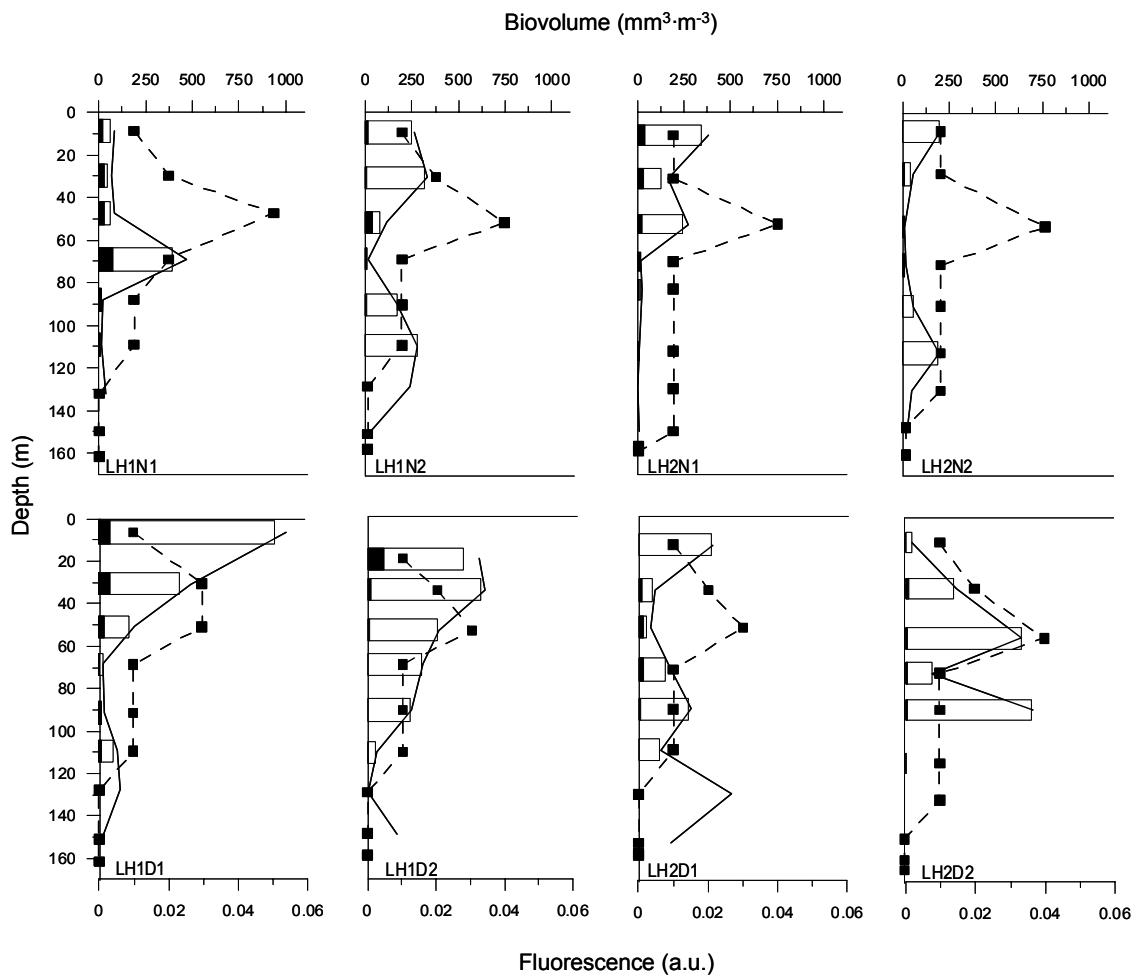


Figure C.9. Profiles of zooplankton biovolume (continuous line) and fluorescence (dashed line and filled squares) observed at each haul. Biovolume corresponding to mesoplankton (200-2000 μm) and macroplankton (2-20 mm) are indicated with black and white filled bars respectively. Again, data below 100 meters depth are not shown at haul LH2D2 as consequence of a dysfunction of the flowmeter incorporated on the LHPR.

Average-abundance distribution (figure C.10) showed different tendencies between both day/night and LH1/LH2 profiles, with slightly higher abundances at diurnal and LH1 hauls, but no statistical differences were obtained. Anyhow, it is worth noting that higher deviations were observed in the upper 100 meters, illustrating the absence of a clear spatial pattern of zooplankton distribution regarding both day/night and station LH1/LH2 samplings. Regarding biomass averaged values, similar distributions were obtained between day and night periods, with slightly higher values at nocturnal hauls. In contrast, shallower biomass average maximums were obtained at LH1, while at LH2 they occupied a deeper position. Major differences between day and night averaged values were obtained with biovolume, which was higher at diurnal hauls. Similarly, LH1/LH2 average profiles showed higher divergences in the upper 50 meters, while differences were clearly minor with increasing depth.

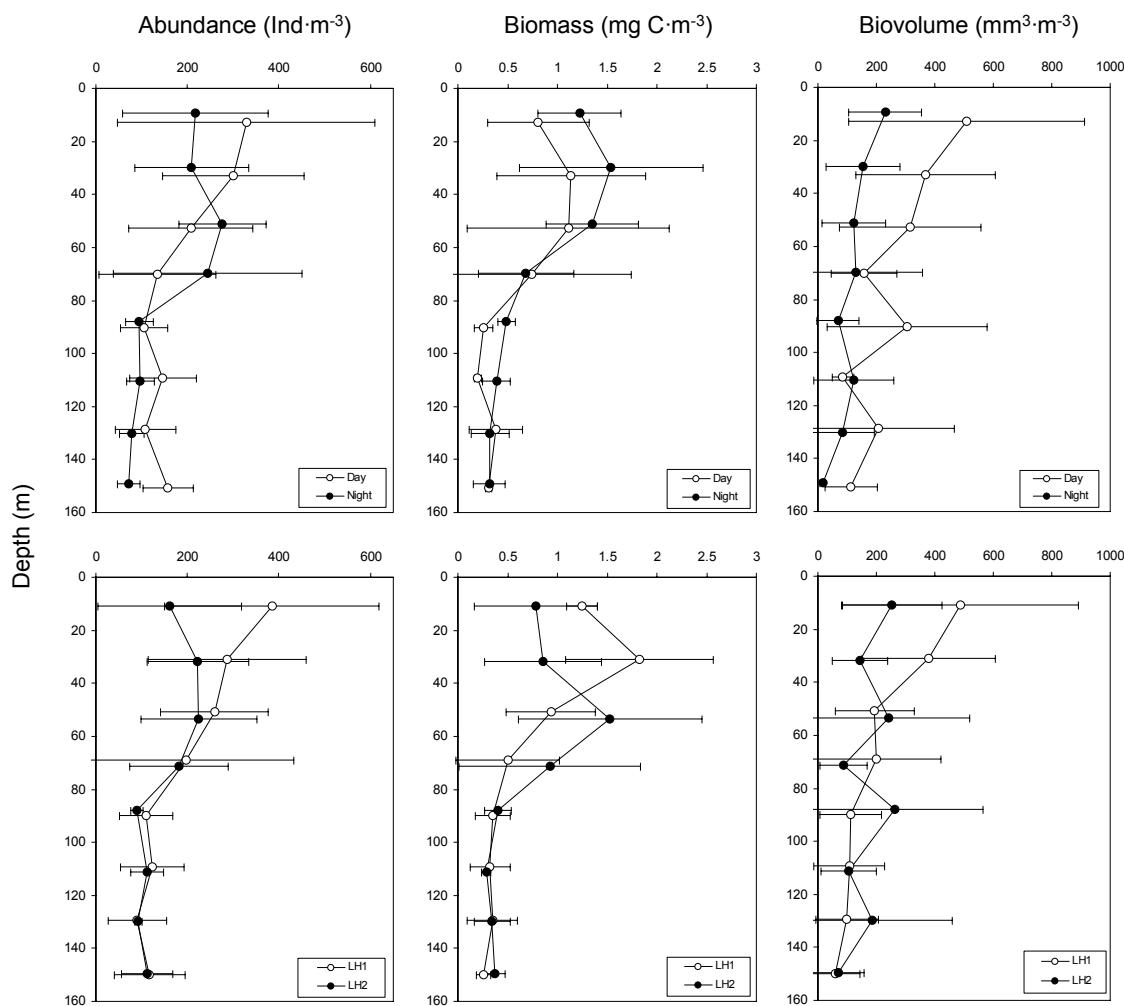


Figure C.10. Vertical profiles of averaged zooplankton abundance, biomass and biovolume obtained at diurnal/nocturnal samplings (above) and LH1/LH2 stations (below). Bars represent standard error.

Depth-integrated (0-160 meters) abundance, biomass and biovolume are shown in figure C.11, C.12 and C.13. It is necessary to note that haul LH2D2 was not considered to calculate integrated averaged descriptors, since only data corresponding to the upper 100 meters depth were available at this haul. Highest zooplankton abundances were obtained at hauls LH1D1 (302.2 ind·m⁻³) and LH1N1 (257.7 ind·m⁻³), the first ones carried out during diurnal and nocturnal sampling respectively (table C.1). Abundance corresponding to the first group decreased as the sampling was carried out, while higher abundances were detected at the first nocturnal haul performed both at LH1 and LH2. Concerning average abundances, values obtained in diurnal hauls were higher than nocturnal ones both between sampling areas and diurnal/nocturnal hauls (figure C.11). Similar distributions were observed when hauls performed at the same area and day time were compared. Anyhow, no statistical differences were observed at any case.

C.3. Results

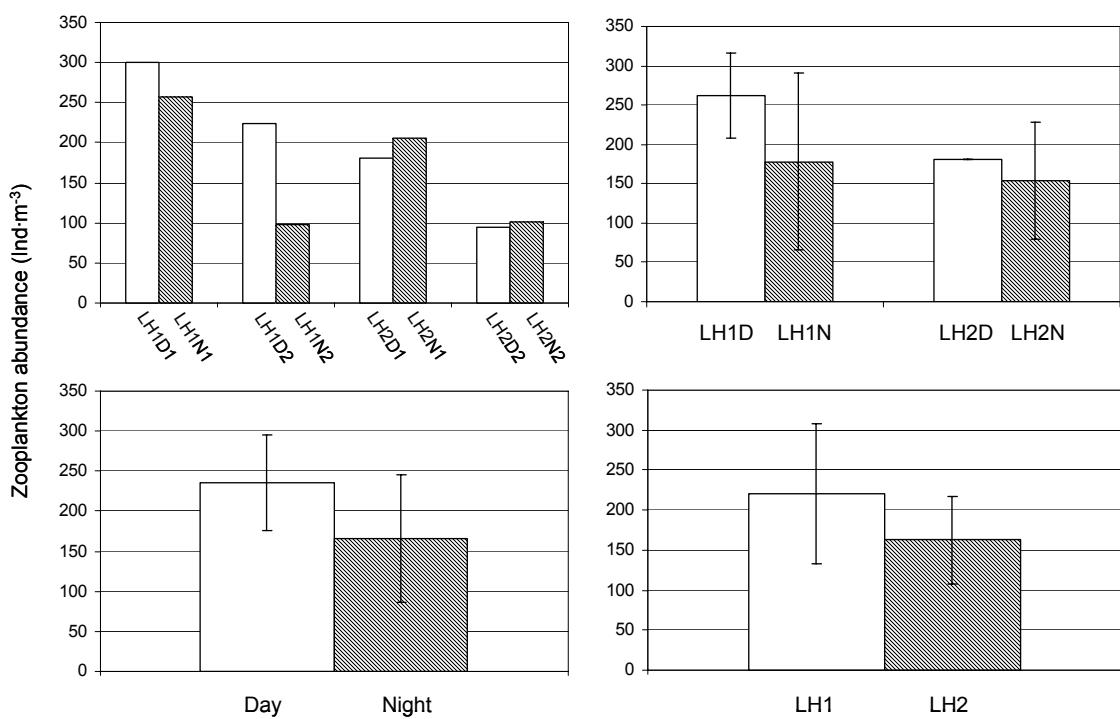


Figure C.11. Depth-integrated zooplankton abundance for each haul (top-left), day/night period at LH1 and LH2 (top-right), day/night samplings (down-left) and LH1/LH2 (down-right). Note that LH2D2 was not considered to obtain average values (see text above). Bars represent standard error.

Depth-integrated biomass ranged from 8.34 at LH1N1 to 2.09 mg C·m⁻³ at LH2D2 (note that only the upper 100 meters depth were considered in this tow). This zooplankton descriptor showed an opposite behaviour, since the highest levels corresponded to nocturnal hauls (figure C.12), except during the second sampling carried out in LH1, where lower biomass was obtained at the nocturnal haul. Regarding the surveyed areas, different comparisons were obtained between diurnal and nocturnal hauls, with higher differences in LH1. These dissimilarities were lower when average biomass from the four hauls carried out at both stations were compared, being slightly higher at LH1. The contrary was shown when diurnal/nocturnal hauls were considered. Once more, no significant differences were obtained either diurnal/nocturnal samplings or LH1/LH2.

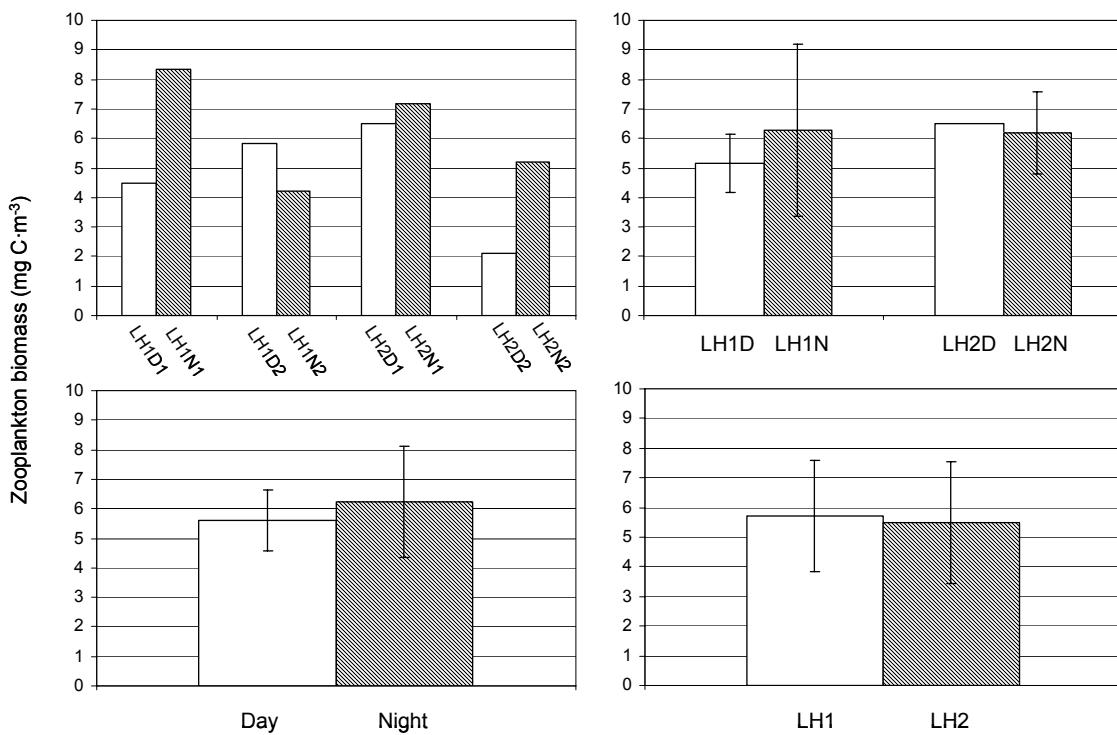


Figure C.12. Depth-integrated zooplankton biomass for each haul (top-left), day/night period at LH1 and LH2 (top-right), day/night samplings (down-left) and LH1/LH2 (down-right). Note that LH2D2 was not considered to obtain average values (see text above). Bars represent standard error.

Similar results were obtained when biovolume was used to describe zooplankton depth-integrated distribution, with values that varied from 315.34 and 68.69 mm³·m⁻³ at LH1D2 and LH2D2 respectively. As it is shown in figure C.13, biovolume was higher at diurnal hauls, with lower values during the first haul carried out at each sampling area (LH1D1 and LH2D1). This tendency was kept at all comparisons, but in this case with significant ($p<0.05$) differences when averaged nocturnal and diurnal hauls were compared.

C.3. Results

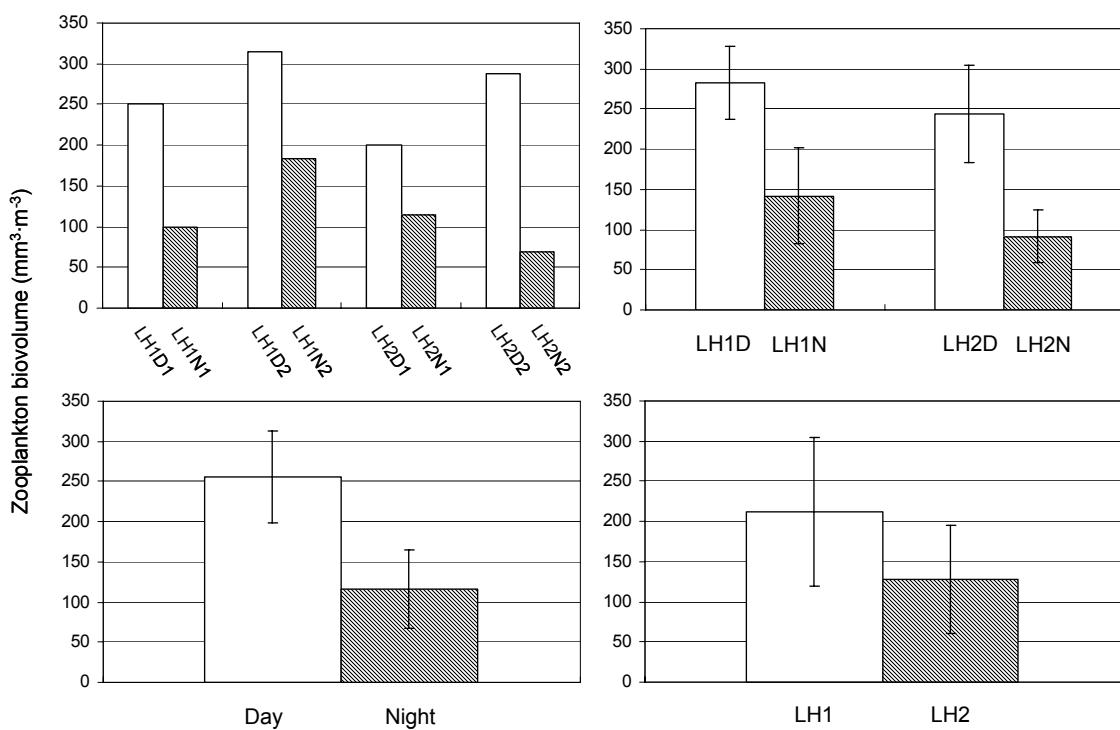


Figure C.13. Depth-integrated zooplankton biovolume for each haul (top-left), day/night period at LH1 and LH2 (top-right), day/night samplings (down-left) and LH1/LH2 (down-right). Note that LH2D2 was not considered to obtain average values (see text above). Bars represent standard error.

C.3.3. Zooplankton size structure.

Two descriptors have been used to describe zooplankton size structure: size-fractioned biovolume and size-abundance spectra slope. Vertical distribution of both total and fractioned biovolume is shown in figure C.9. As described above, total biovolume showed no relation with fluorescence profiles. A similar situation was observed when size-fractioned biovolume was used, since no clear pattern of mesozooplankton or macroplankton biovolume distribution was detected at maximum fluorescence depths. For instance, at hauls LH1N1, LH1N2 and LH2D1, where values were very low, both size fractions showed similar biovolume although they corresponded to different light and hydrodynamical conditions. In contrast, at hauls LH1D1, LH1D2 and LH2D2, higher biovolumen corresponded to macrozooplankton at fluorescence maximums. On the other hand, the highest biovolume were obtained at different depths, with diverse fluorescence levels at most of hauls. Despite no clear pattern was observed, major total biovolume data corresponded with a higher quantity of macroplankton. Finally, our

results showed no presence of any individual larger than 20 mm of ESD at any haul, so the megazooplankton fraction (Sieburth et al., 1978) was not included into the plots.

Zooplankton size-abundance spectra showed linear significant regressions (ANOVA, $p<0.001$) at all hauls and depths, with spectra slopes ranging from -0.88 at LH2N1 to -0.27 at LH2N2 (figure C.14; appendix 3). These slopes showed a different distribution along depth between hauls (figure C.15). Thus, the profile obtained at LH1N1 showed decreasing slopes (less negative) with increasing depth until approximately 70 meters, where the minor value at this haul was obtained, illustrating a relative increment of larger size classes. From there to 110 meters depth slopes reached more negative values until 130 meters depth where the slope was less negative. An opposite behaviour was detected at LH1N2, while a similar vertical distribution was observed between hauls LH2N2 and LH2D1. A more homogeneous profile was obtained at haul LH1D1. Therefore, no clear pattern between diurnal/nocturnal hauls or LH1/LH2 sampling areas was observed. Accordingly to these results, no relation was observed between size structure and fluorescence distribution, as well as with zooplankton abundance and biomass. Only biovolume showed a significant correlation with spectra slopes ($r=0.491$; $p<0.01$). This relation is illustrated by the coincidence, at most of hauls, of less negative slopes with higher macroplankton biovolume and vice versa (figures C.9 and C.15).

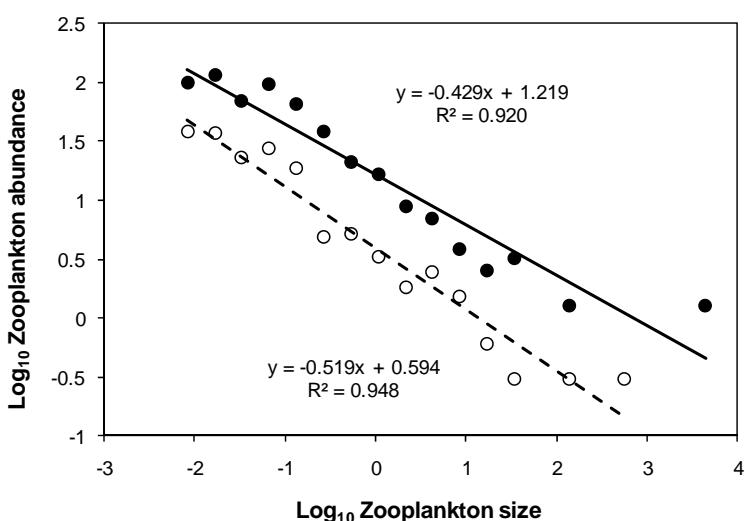


Figure C.14. Examples of zooplankton abundance-size spectra obtained during BIOMEGA cruise: LH1N1 20-40 m (filled circles and continuous line) and LH2D2 20-40 m (empty circles and dashed line).

C.3. Results

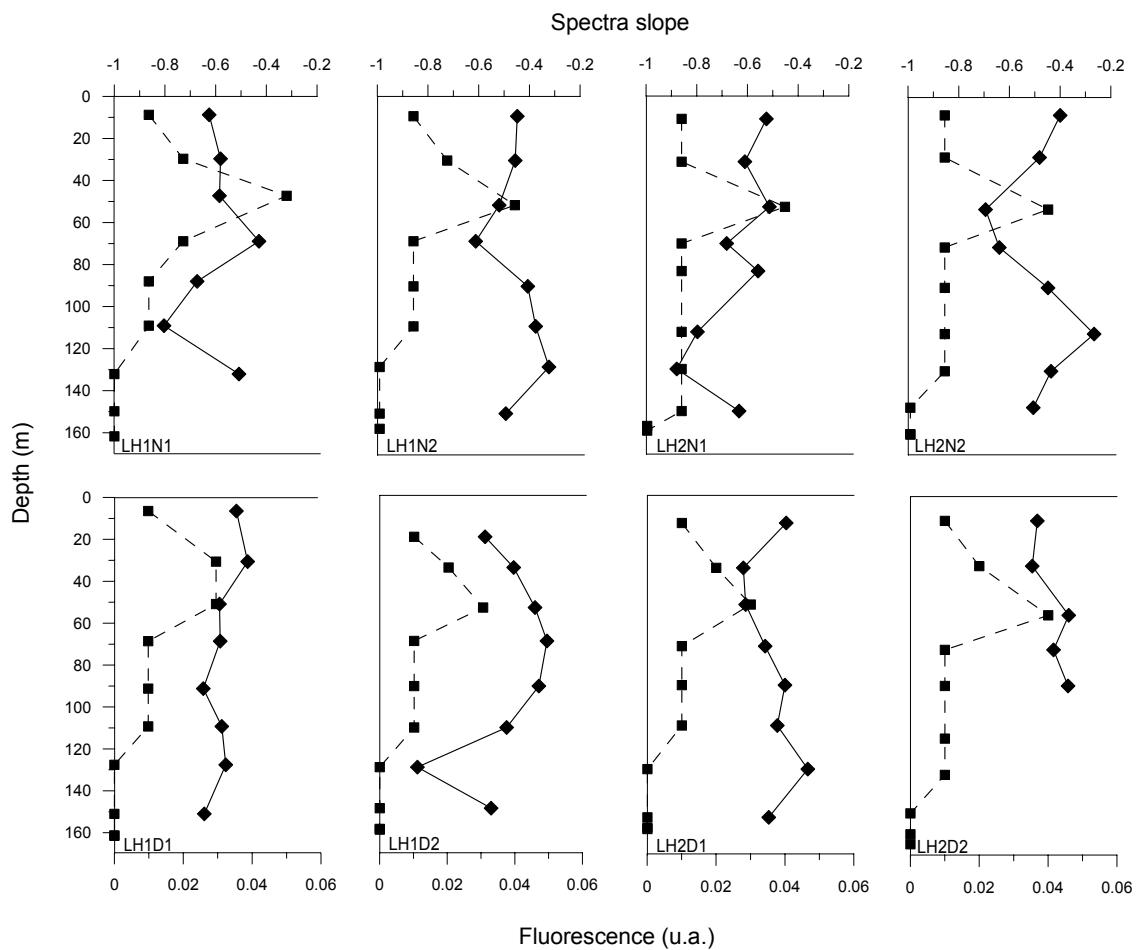


Figure C.15. Profiles of zooplankton abundance-size spectra slopes (continuous line and filled diamonds) and fluorescence (dashed line and filled squares) observed at each haul.

Average profiles (figure C.16) showed higher variations among spectra slope with depth, while size distribution seemed to be more similar at surface. Regarding day/night averaged vertical distribution, slightly more negative slopes were obtained between 35 and 110 meters depth at nocturnal hauls, while the opposite situation was found at deeper levels. A similar pattern was observed comparing LH1/LH2 average values, but with more homogeneous values along depth.

On the other hand, depth-integrated spectra (figure C.17) were remarkably similar, with slopes ranging from -0.52 to -0.68. This similarity is also shown when day/night of LH1/LH2 average values are considered. Though slightly higher variations were observed between nocturnal and diurnal hauls carried out in LH1 and LH2 respectively, no significant differences were obtained between spectra slopes of stations LH2 and LH1, or diurnal/nocturnal hauls.

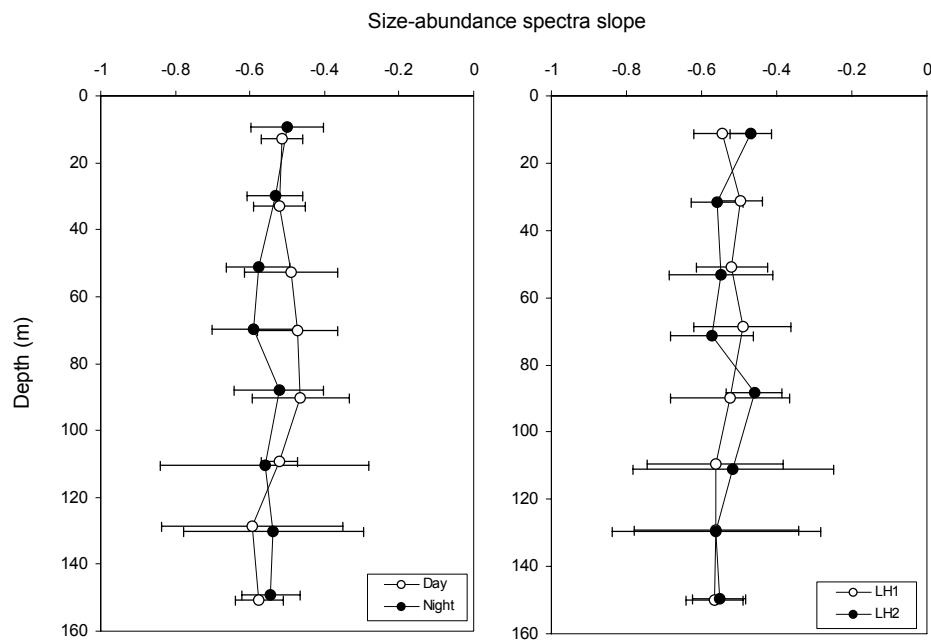


Figure C.16. Vertical profiles of averaged zooplankton abundance, biomass and biovolume obtained at diurnal/nocturnal hauls (left) and LH1/LH2 samplings (right). Bars represent standard error.

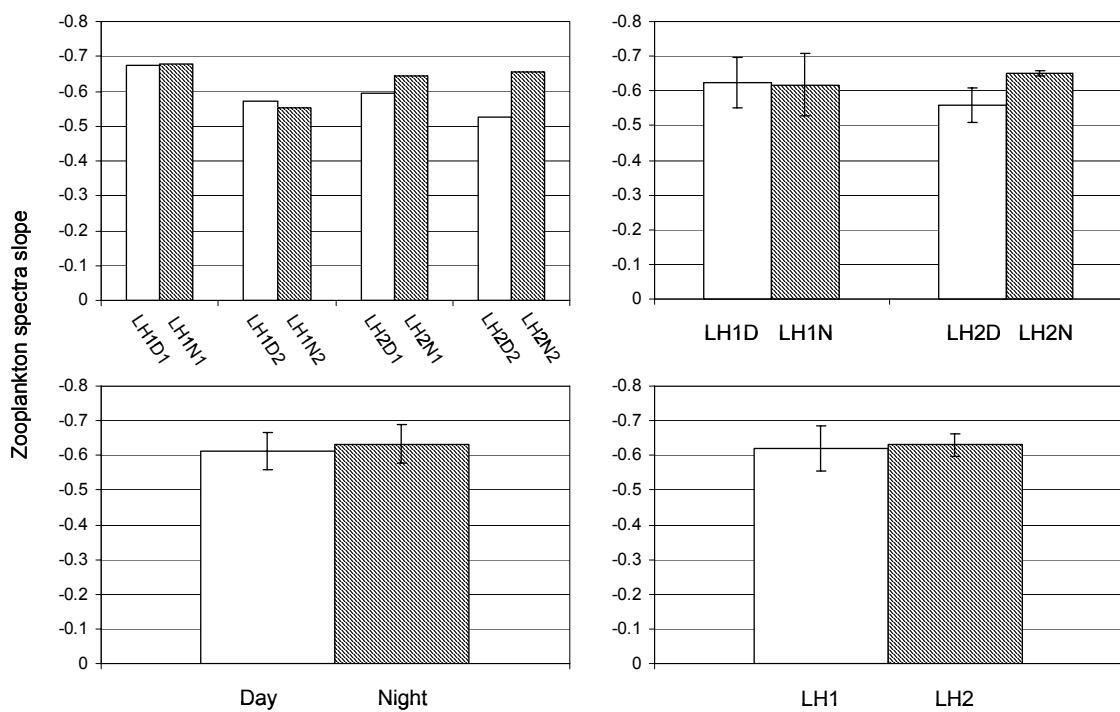


Figure C.17. Depth-integrated zooplankton spectra slope for each haul (top-left), day/night period at LH1 and LH2 (top-right), day/night samplings (down-left) and LH1/LH2 (down-right). LH2D2 was not considered to obtain average values. Bars represent standard error.

C.3.4. Zooplankton taxonomic composition

Regarding vertical distribution of zooplankton functional groups (figure C.18.), copepods was by far the dominant group at all depths, with abundances ranging from 65% at depth levels (72 meters) at haul LH2D2 to 95% at surface at LH2D1. Lower percentages were shown by cladoceran-ostracods and gelatinous zooplankton, the next groups in abundance. Their maximum values reached 32% at LH1D2, and 28% at LH1D1 respectively. The others functional groups, gasteropods-polychaetae-lamellibranchia and euphausiads-amphipods showed clearly lower abundances, up to 10%. The former showed its maximum abundance at LH2D2 while the highest density corresponding to the latter was obtained at LH1D1.

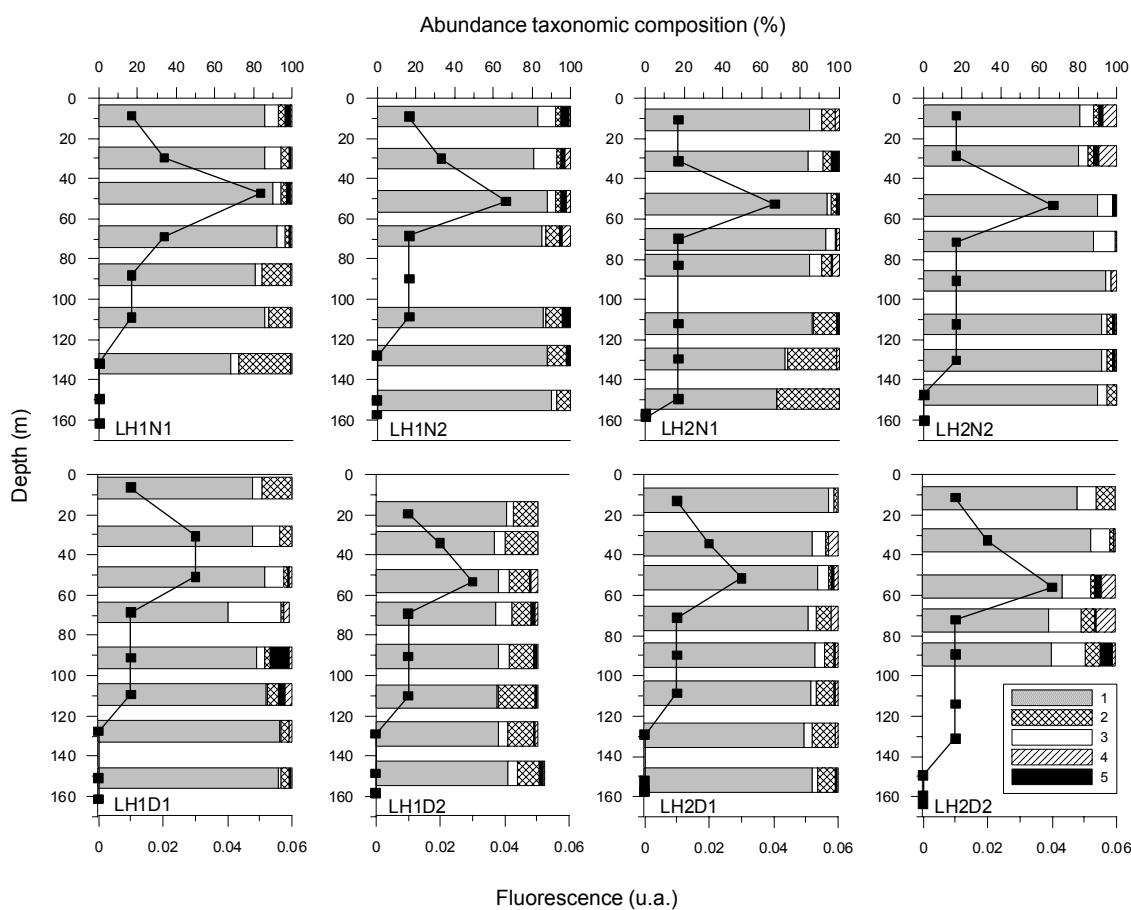


Figure C.18. Vertical distribution of: 1) copepods (bars with dots), 2) cladoceran and ostracods (squared bars), 3) gelatinous zooplankton (open bars), 4) gastropods-polychaetae-lamellibranchia (bars with oblique lines), and 5) amphipods-euphausiads (solid bars), at each haul. Fluorescence (continuous line) is also plotted.

Profiles obtained showed no clear patterns concerning vertical distributions of those groups. Nevertheless several features can be remarked. Although maximum abundances were obtained at surface and subsurface samples at both nocturnal and diurnal hauls, copepods presence was slightly higher during night ($r = -0.283$, $p < 0.05$) at deeper levels ($r = 0.270$, $p < 0.05$) when all data were considered. On the contrary, gelatinous zooplankton displayed higher abundances at diurnal hauls. Besides, copepods vertical distribution was negatively correlated with cladoceran-ostracods ($r = -0.6$, $p < 0.01$), gastropods-polychaetae-lamellibranchia ($r = -0.294$, $p < 0.05$) and gelatinous zooplankton ($r = -0.507$, $p < 0.01$) abundance. As occurred with density and biomass, zooplankton composition showed no clear trend with hydrological descriptors (figure C.19). Nevertheless, copepods were significantly ($p < 0.01$) related with colder and saltier waters. On the contrary, gastropods and gelatinous zooplankton showed a positive correlation ($p < 0.01$) with warmer and fresher waters. Euphausiads-amphipods profiles showed no relation with the rest of zooplankton functional groups. On the other hand, any functional group was correlated with fluorescence vertical distribution. Similarly, no predominance of any group was observed at those samples which major abundances or biomass measurements. Anyhow, high gelatinous zooplankton abundances were detected at those samples with the lowest biomass maximums.

C.3. Results

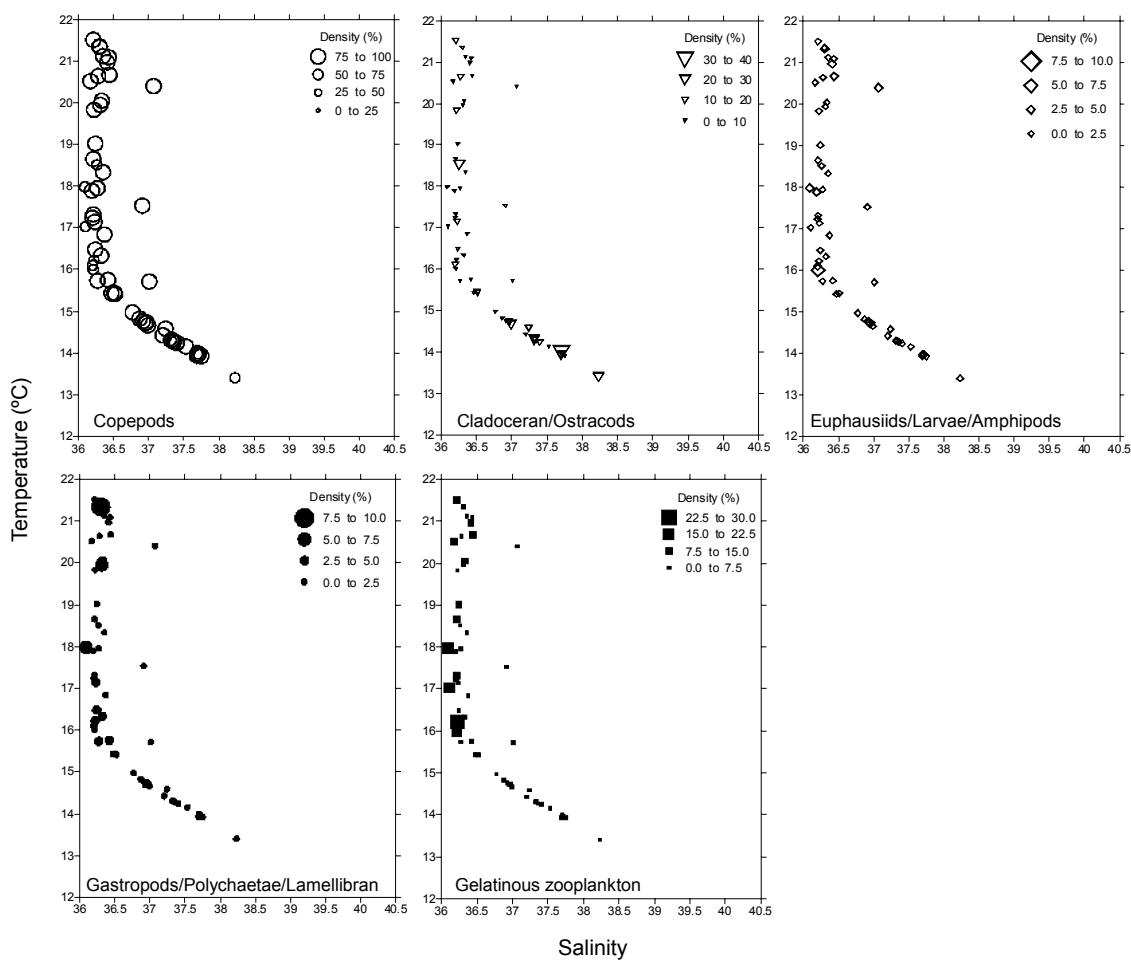


Figure C.19. Temperature-Salinity plots for zooplankton functional groups: Copepods, Cladoceran/Ostracods, Euphausiids/Larvae/amphipods, Gastropods/Polychaetae/Lamellibranchia larvae, gelatinous zooplankton.

Depth-integrated composition (figure C.20; table C.2) was consistent with results described above. Copepods were the most abundant group at all hauls, with abundances ranging from 77% at LH1D2 and LH2D2 to 89% at LH2D1. Percentages corresponding to cladoceran-ostracods reached maximum values of 16% at LH1D2, though at most of hauls it varied between the 5% and 9%. Even more homogeneous abundances corresponded to gelatinous zooplankton, which ranged from 4% and 6%, except at LH1D1 and LH2D2, where abundances of 8 % and 10% were observed respectively. Gasteropods-polychaetae-lamellibranchia and euphausiads-amphipods showed maximum abundances of 4%, with no presence at LH1N1 and LH2D1 respectively.

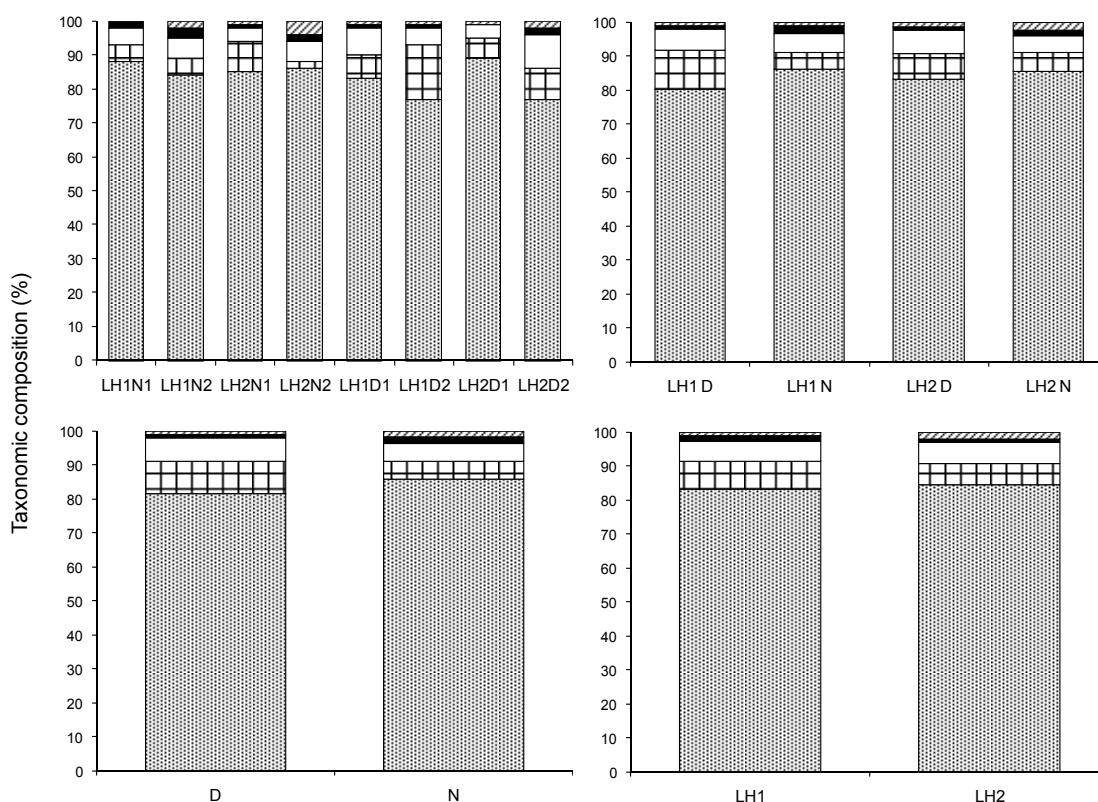


Figure C.20. Depth-integrated abundance of copepods (bars with dots), cladoceran and ostracods (squared bars), gelatinous zooplankton (open bars), gastropods-polychaetae-lamellibranchia (bars with oblique lines), and amphipods-euphausiads (solid bars), for each haul (top-left), day/night period at LH1 and LH2 (top-right), day/night samplings (down-left) and LH1/LH2 (down-right).

A more specific analysis (table C.2.) revealed the predominance of both *Paracalanus* spp. and *Harpacticoides* spp. regarding copepods. The gelatinous fraction was mainly composed by chaetognaths at all hauls, with abundances ranging between 53% at LH2D2 and maximum values of 77% at LH2N2, then medusae which varied from the 24% at LH2D1 to 10% at LH2D2, and finally tunicates with proportions between the 36% at LH2D2 and 3.6% at LH1N1. It is worth noting that the lowest chaetognaths abundances corresponded to those hauls with the highest gelatinous zooplankton abundances in relation with the others groups. Thus, in LH1D1, the lowest value regarding chaetognaths was obtained, as well as at LH2D2 where it reached 53%. At both hauls the tunicads fraction showed maximum abundances of 24% and 36% respectively. Besides, chaetognaths proportions, with percentages of 71% and 77% at LH2N1 and LH2N2 respectively, were higher during nocturnal hauls at LH2 than at diurnal hauls (ranging between 66% at LH2D1 and 53% at LH2D2), while no differences were observed between diurnal and nocturnal samplings at LH1. Regarding the rest of the groups, ostracods were more abundant at all hauls, except at LH1D1 and

C.3. Results

LH1D2. Similarly, the next functional groups were dominated by euphausiids and decapoda larvae respectively during night. At diurnal hauls euphausiids larvae and cypris larvae were more abundant.

On the other hand, as occurred with most of the results described above, the comparison of average values showed similar abundances of functional groups between both day/night and LH1/LH2 hauls. Thus, no significant presences or absences were detected (figure C.20).

Haul	LH1N1	LH1N2	LH2N1	LH2N2
Date	18/10/2003	18/10/2003	18/10/2003	18/10/2003
Time (GMT)				
Start	20:00	22:00	00:45	02:48
End	20:40	22:44	01:31	03:26
Copepods	88% (Paracalanus)	84% (Oncaea/Corycaeus)	85% (Paracalanus)	86% (Oncaea/Corycaeus)
Cladoceran/ Ostracods	5% (ostracods)	5% (ostracods)	9% (ostracods)	2% (ostracods)
Euphausiids/ Larvae/amphipods	2% (Euphausiids larvae)	3% (Euphausiids)	1% (Euphausiids)	2% (Euphausiids)
Gastropods/Polychaetae/ Lamellibranchia larvae	0%	3% (Decapods larvae)	1% (Decapods larvae)	4% (Decapods larvae)
Gelatinous zooplankton	5% (Chaetognaths)	6% (Chaetognaths)	4% (Chaetognaths)	6% (Chaetognaths)

Table C.2. Major taxonomic groups for depth-integrated hauls (0-160 m). Abundance is indicated as percentage. For each group the dominant taxon is indicated in brackets.

Haul	LH1D1	LH1D2	LH2D1	LH2D2
Date	19/10/2003	19/10/2003	19/10/2003	19/10/2003
Time (GMT)				
Start	07:22	09:17	12:00	14:25
End	08:05	09:57	12:47	15:00
Copepods	83% (Paracalanus)	77% (Paracalanus)	89% (Paracalanus)	77% (Paracalanus)
Cladoceran/ Ostracods	7% (cladocerans)	16% (Cladocerans)	6% (ostracods)	9% (ostracods)
Euphausiids/ Larvae/amphipods	1% (Euphausiids larvae)	1% (Euphausiids larvae)	0%	2% (Euphausiids larvae)
Gastropods/Polychaetae/ Lamellibranchia larvae	1% (Decapods larvae)	1% (Cypris larvae)	1% (Cypris larvae)	2% (Decapods larvae)
Gelatinous zooplankton	8% (Chaetognaths)	5% (Chaetognaths)	4% (Chaetognaths)	10% (Chaetognaths)

Table C.2. Major taxonomic groups for depth-integrated hauls (0-160 m). Abundance is indicated as percentage. For each group the dominant taxon is indicated in brackets.

C.3.5. Zooplankton elemental composition

Carbon composition of zooplankton samples has been previously described as zooplankton biomass in figures C.7, C.10 and C.12. In this section the nitrogen content of zooplankton and the carbon:nitrogen ratio are presented. The former varied from 0.69 mg N·m⁻³ at haul LH1N1, to 0.02 mg N·m⁻³ at LH1N2, and as occurred with carbon content, it was very similar to fluorescence profiles (figure C.21), since the highest nitrogen concentrations were situated nearby the maximum fluorescence values at most of hauls. This situation was illustrated by a significant correlation between both descriptors ($r = 0.390$, $p < 0.01$). The average profiles (figure C.22) obtained both at diurnal/nocturnal and LH1/LH2 samplings were very similar to those described for carbon (figure C.10). Nocturnal hauls exhibited slightly higher values in the upper 70 meters, while the opposite was found at deeper positions, displaying two different regions along depth. LH1/LH2 profiles showed decreasing nitrogen contents with increasing depth, with high variations among hauls as occurred with day/night samplings. In contrast, three regions could be defined regarding the nitrogen average values obtained at LH1/LH2. In the upper 30 meters nitrogen content was higher at LH1, while the opposite was found between 50 and 90 meters depth. Until 150 meters average values were very similar at both sampling areas.

C.3. Results

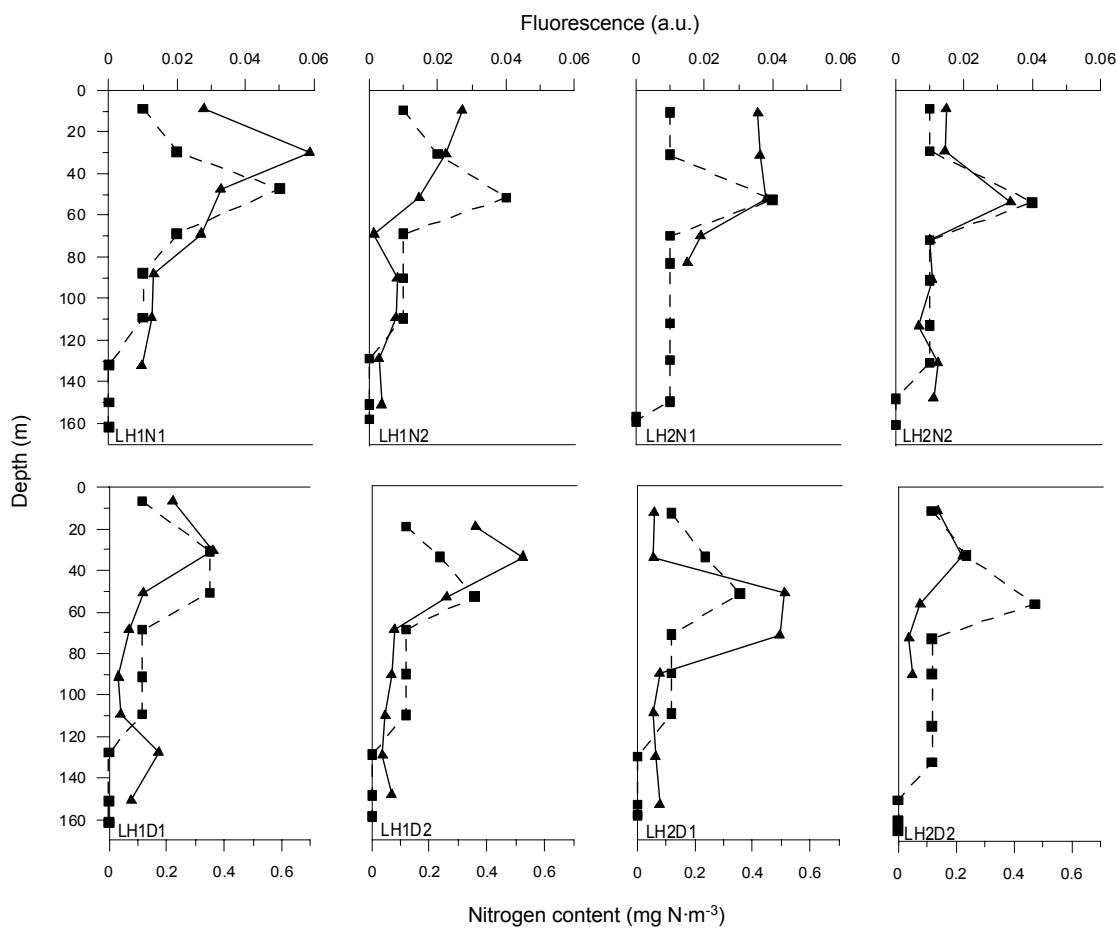


Figure C.21. Profiles of zooplankton nitrogen content (continuous line and filled triangles) and fluorescence (dashed line and filled squares) observed at the different hauls. At haul LH2D2, only the four shallowest were available due to a dysfunction of the flowmeter incorporated on the LHPH

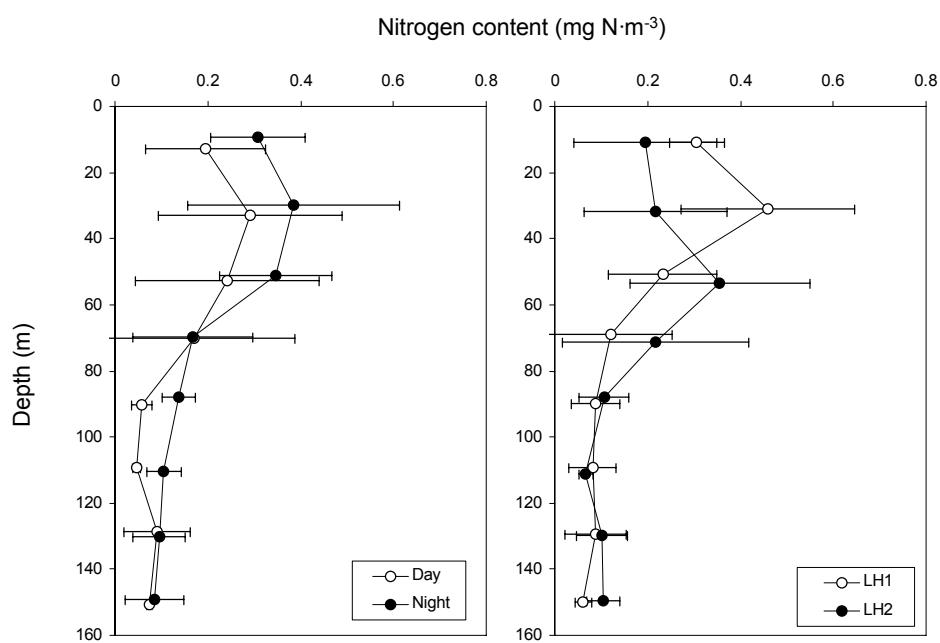


Figure C.22. Vertical profiles of averaged zooplankton nitrogen contents obtained at diurnal/nocturnal samplings (left) and LH1/LH2 stations (right). Bars represent standard error.

Regarding depth-integrated hauls (figure C.23) the highest values were obtained during the first (LH1N1) and third (LH2N1) nocturnal hauls, with 2.13 and 1.68 mg N·m⁻³ respectively. It is worth noting that for LH2N1 only the upper 100 meters were considered due to measuring mistakes for the rest of the profile. The average values showed slightly higher nitrogen at hauls carried out during night both at LH1 and LH2, as well as when whole hauls were considered. Finally, our analysis showed more elevated nitrogen content at LH1 than LH2. Anyhow, as occurred with the rest of zooplankton descriptors, no significant differences were detected between hauls. These results are very similar to those obtained from carbon depth-integrated values (figure C.12), showing a similar zooplankton composition in terms of carbon and nitrogen.

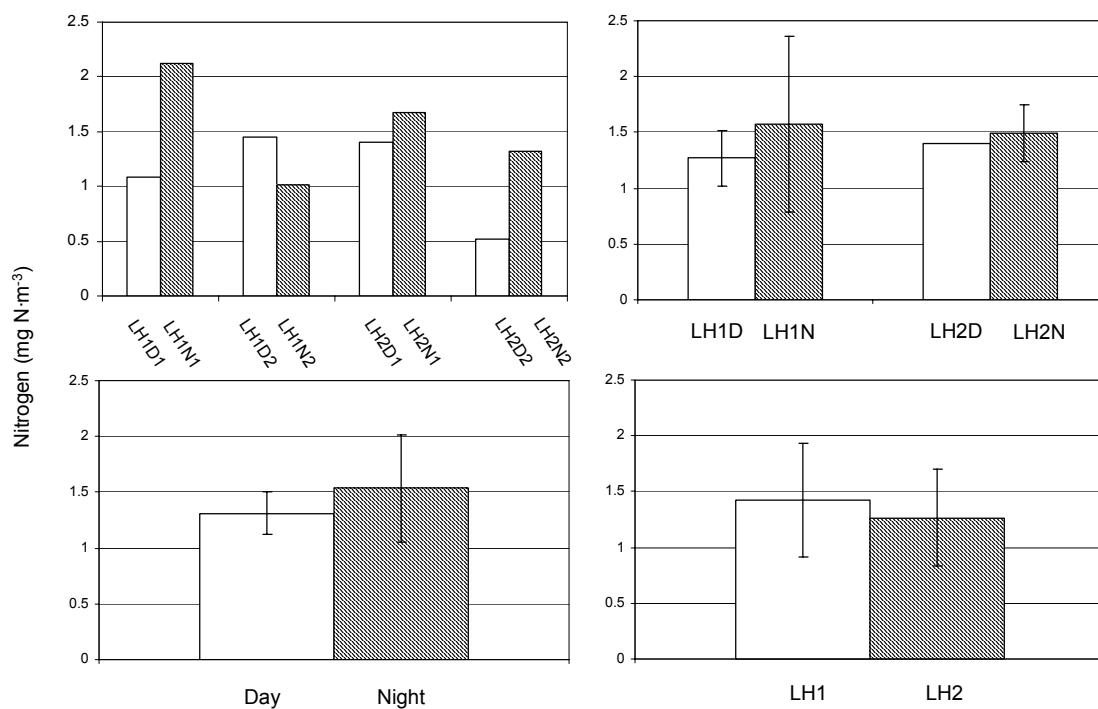


Figure C.23. Depth-integrated nitrogen content displayed for each haul (top-left), day/night period at LH1 and LH2 (top-right), day/night samplings (down-left) and LH1/LH2 (down-right). In this case, hauls LH2N1 and LH2D2 were not considered to obtain average values. Bars represent standard error.

The C:N ratio profiles obtained at each haul, displayed in figure C.24, showed different distributions along depth. The proportion between carbon and nitrogen content was quite constant at hauls LH2N2 and along the upper 100 meters at LH2N1 and LH2D2. In contrast at hauls LH1N1, LH1D1 and LH1D2 minimum values were detected at 30 meters depth approximately, and at deeper positions at LH2D1. The former showed those lower C:N ratios over the fluorescence maximum, while at LH2D1 it was situated

C.3. Results

in slightly deeper positions. Profile corresponding to LH1N2 showed the maximum carbon proportion, with a value of 11.31 obtained at 70 meters depth. The highest nitrogen fraction was obtained at a shallower position, at haul LH1D1. The average C:N ratio showed a similar relation between carbon and nitrogen content in the lower 70 meters depth, while several differences were observed in the upper 90 at diurnal/nocturnal hauls and LH1/LH2 sampling areas (figure C.25). Both diurnal-nocturnal and LH1 profiles showed slightly increasing ratios in those shallower positions. Thus, average values showed a higher carbon proportion in nocturnal hauls. The C:N ratio was higher at LH1 in the upper 45 meters while the opposite was found in the next 50 meters.

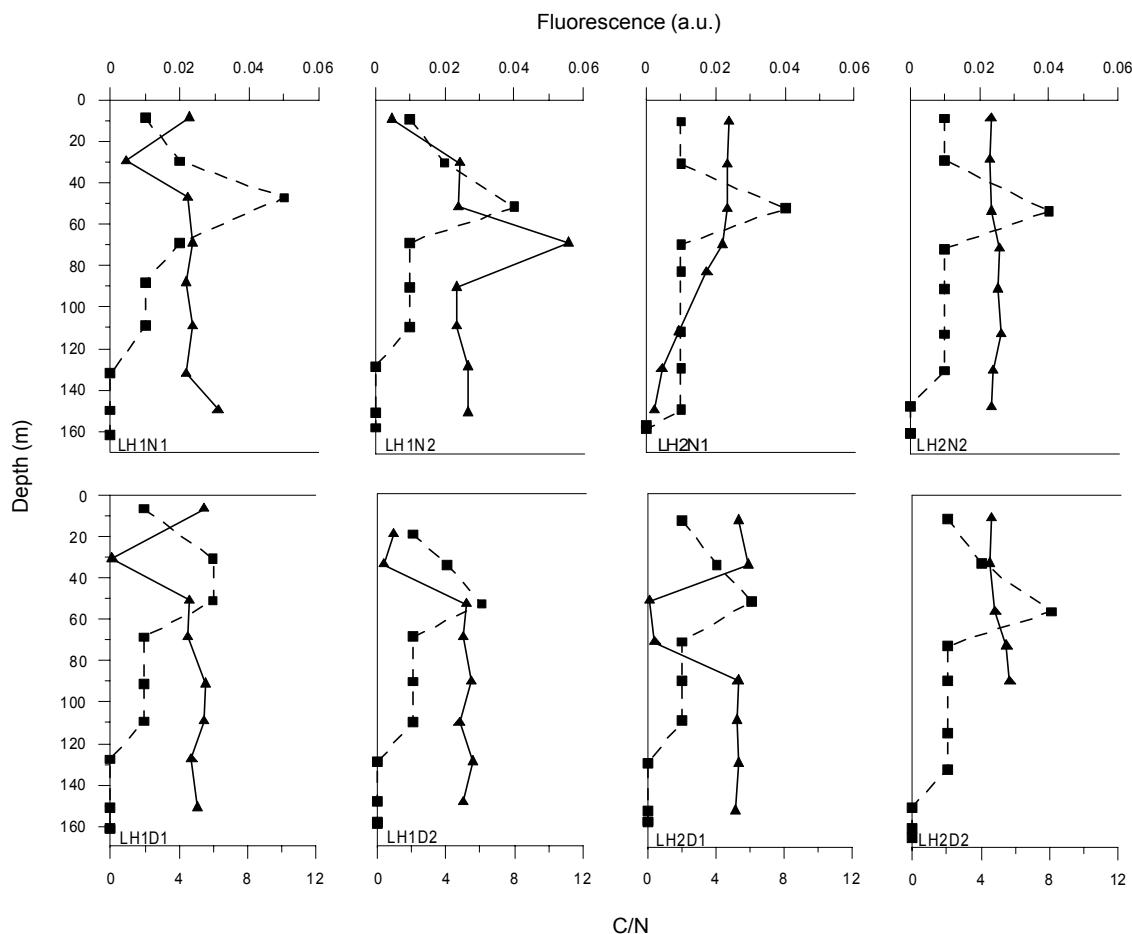


Figure C.24. Profiles of zooplankton C:N ratio (continuous line and filled triangles) and fluorescence (dashed line and filled squares) observed at the different hauls.

Depth-integrated C:N ratio was very similar among hauls, ranging from 5.42 at LH2D1 to 4.46 at LH2N1 (note that the later only included the upper 100 meters). This homogeneity is also shown when averaged depth-integrated values are considered

(figure C.26). Thus, carbon and nitrogen proportion was quite constant with slightly C:N higher values at diurnal hauls at LH2 sampling. Differences were even minor when the whole data are considered for both day/night hauls and LH1/LH2, revealing no apparent trends in the elemental composition of zooplankton samples.

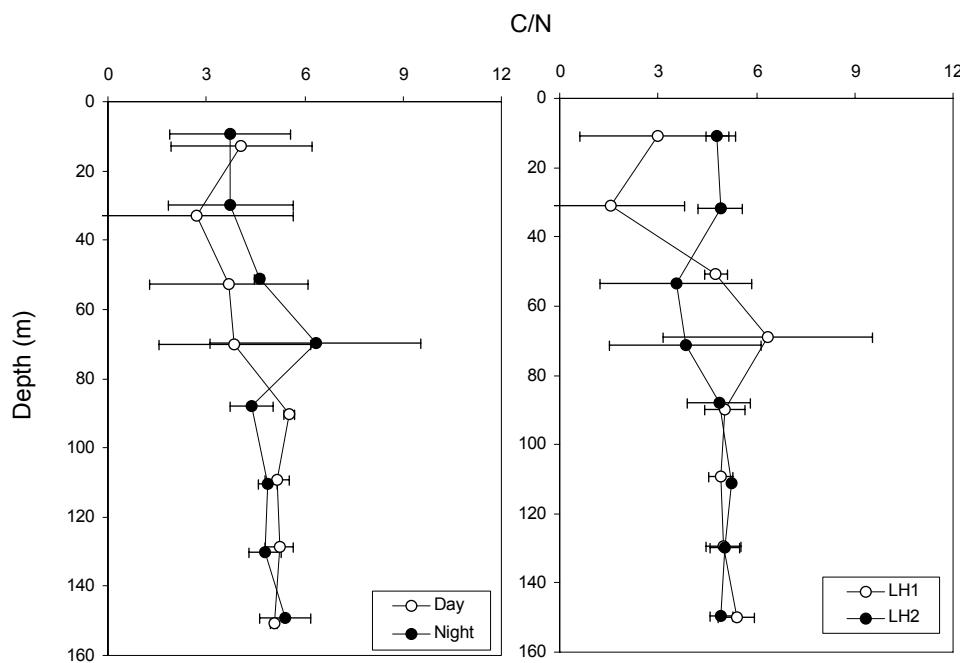


Figure C.25. Vertical profiles of averaged C:N ratio calculated for diurnal/nocturnal samplings (left) and LH1/LH2 stations (right). Bars represent standard error.

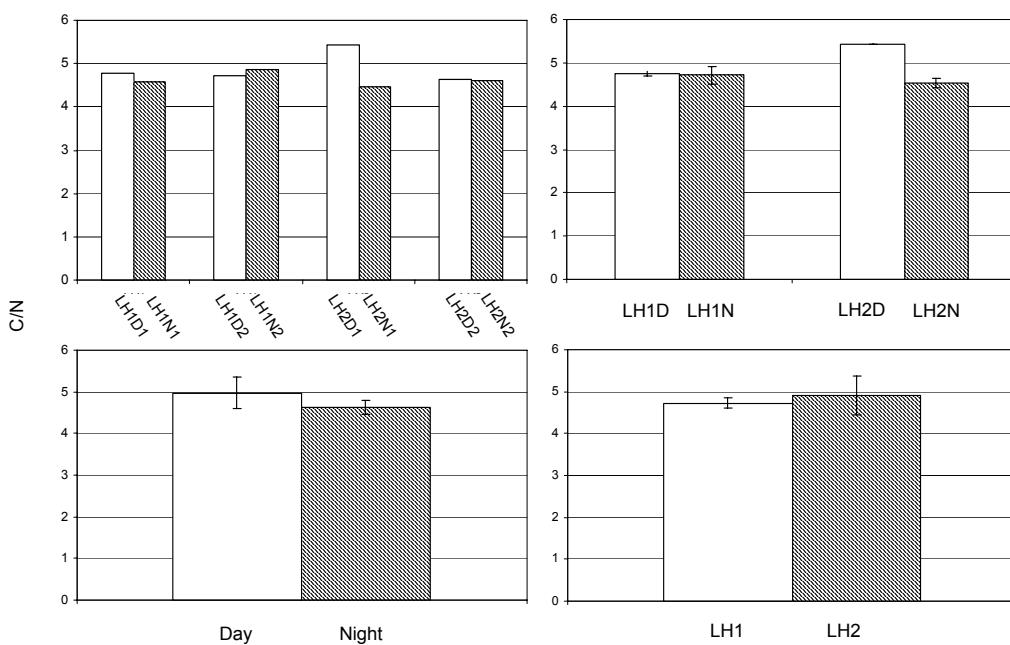


Figure C.26. Depth-integrated nitrogen content displayed for each haul (top-left), day/night period at LH1 and LH2 (top-right), day/night samplings (down-left) and LH1/LH2 (down-right). In this case, hauls LH2N1 and LH2D2 were not considered to obtain average values. Bars represent standard error.

C.3.6. Statistical analysis

In order to assess similarities and differences between the spatial pattern of zooplankton distribution at diurnal/nocturnal hauls and LH1/LH2 sampling areas, as well as the parameters responsible for the differentiation, a Principal Component Analysis (hereafter PCA) was applied. The matrix included in the analysis was composed by all the zooplankton descriptors studied (abundance, biomass, biovolume, size structure, main zooplankton groups abundance, nitrogen content and C:N ratio), and environmental variables such as temperature, salinity, and fluorescence. The day/light (named as light factor) and the hydrodynamical conditions (the vertical factor) of hauls were indicated as 1 and 0 value, and -1 (downward) and 1 (upward) respectively.

Three different approaches were applied, according to variables included in the test (note that environmental ones were considered in all approaches):

- A1. Including all zooplankton descriptors.
- A2. Including all descriptors except main zooplankton group's abundance.
- A3. Including only main zooplankton group's abundance.

The Kaiser-Meyer-Olkin measure of sampling adequacy (KMO) test for approaches 1 and 3 showed values of 0.416 and 0.264, which are considered as insufficient for application of the PCA since the degree of common variance among the variables is very low. Additionally, the higher percentage of variance scored by the PCA analysis was obtained when zooplankton group's abundance was not considered. Therefore only PCA for the approach 2, which results are shown in table C.3, was taken into account.

Four principal components (PC) were found to be significant. In order to reduce the number of PC as possible and because the total variance explained by the rest of the principal components was very similar, only those with eigenvalues greater than unit were considered. Thus, the PC1 gives general positive weighting to all descriptors related to zooplankton quantity as abundance, carbon (biomass), nitrogen content, as well as to temperature and fluorescence, and negatively with the C:N factor. This component reflects that most optimum conditions for zooplankton development accounts for 29.2% of the total variance. The second PC accounts for the 18.4% of the

total variance, and assigns a positive weighting to biovolume, spectra slope and light, and negative to salinity, indicating the relation between zooplankton size structure and daily cycle. The next two PC showed higher saturations corresponding to positive values of vertical and depth, indicating the total variance due to the sampling area (11.4%) and the position along the profile (9.6%) respectively.

Although the four PC described above accounts for the 68.5% of the total variance, the differentiation between the two sampling areas or the influence of day/night factor is not clear. This is also displayed when the PCs are plotted since any variable included in the matrix seem to be clearly projected at PC coordinates. In this case, the PC1/PC2 plot shown in figure C.27 is the most explanatory. Descriptors concerning zooplankton quantity as abundance, carbon and nitrogen content (biomass) are related with the positive portion of the PC1 axis. Nevertheless the projection on the PC2 axis seems to be less consistent.

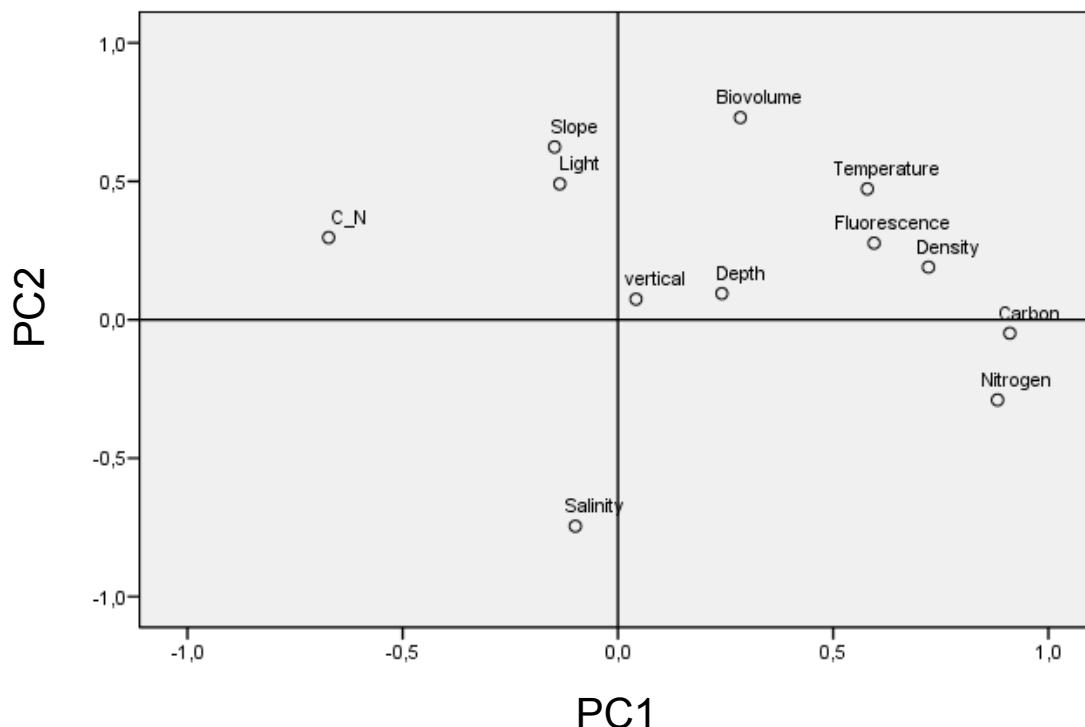


Figure C.27. PCA plot of matrix based on zooplankton and environmental descriptors, except main zooplankton groups.

C.3. Results

Eigenvectors												Eigenvalues			
PC	Light	Vertical	Depth	Density	Carbon	Biovolume	Spectra slope	Temperature	Salinity	Fluorescence	Nitrogen	C:N	Total	% Variance	Accumulated Variance
1	-0.05	0.05	0.25	0.74	0.89	0.41	-0.03	0.65	-0.23	0.63	0.82	-0.61	3.500	29.165	29.165
2	0.51	0.07	0.05	0.06	-0.21	0.67	0.64	0.36	-0.72	0.17	-0.44	0.41	2.203	18.360	47.525
3	-0.49	0.71	0.26	-0.33	-0.06	-0.37	-0.03	0.25	-0.37	0.26	0.01	0.17	1.364	11.370	58.895
4	-0.37	-0.30	0.75	-0.02	0.04	0.15	0.40	-0.23	0.28	0.12	-0.02	0.18	1.152	9.598	68.492
5	0.12	0.49	0.02	-0.24	0.05	0.23	0.44	-0.12	0.19	-0.40	0.18	-0.43	0.985	8.209	76.702
6	0.49	0.22	0.49	0.10	-0.12	-0.04	-0.36	-0.29	-0.07	0.12	-0.07	-0.13	0.808	6.731	83.433
7	-0.14	0.18	0.14	0.35	0.00	0.16	-0.21	0.21	0.09	-0.48	-0.07	0.24	0.614	5.117	88.549
8	-0.12	0.24	-0.21	0.25	-0.05	0.16	0.04	-0.34	0.08	0.22	0.02	0.14	0.404	3.371	91.920
9	0.27	0.12	-0.02	-0.06	0.21	-0.14	0.09	0.14	0.33	0.11	0.02	0.30	0.395	3.293	95.213
10	-0.03	0.01	-0.01	-0.20	-0.18	0.29	-0.19	0.14	0.18	0.13	0.05	-0.01	0.267	2.226	97.439
11	-0.02	0.03	0.00	0.16	-0.16	-0.11	0.10	0.14	0.14	0.09	-0.19	-0.18	0.192	1.600	99.038
12	0.05	-0.02	0.02	0.06	-0.20	-0.07	0.06	0.03	-0.01	-0.02	0.23	0.06	0.115	0.962	100.000

Table C.3. Results of principal component analysis of 12 zooplankton and environmental descriptors. Eigenvalues represent contribution of each principal component (PC) to total variance. The percentage of variance corresponding to each component and the accumulated variance is also shown.

C.4. Discussion

C.4.1. Physical framework

Hydrodynamics observed during BIOMEGA cruise showed the WAG as the main physical structure of the Western Alboran Sea (Flexas et al., 2006). Nevertheless, an unusual physical pattern was also identified, with the absence of the AJ and the existence of other physical structures surrounding the gyre. The most striking feature observed in our study was the position of the WAG, which was centered at about 3°W during BIOMEGA cruise (figure A.16); that is an eastward displacement from its usual position at 4°W (figure A.14). As it is shown in the SST images from figure A.15, such situation was a consequence of a migration event of the WAG occurred during the weeks prior to the survey. Despite the WAG can be considerate as an almost permanent feature, other migration events have been described (Viúdez et al., 1998; Vargas-Yáñez et al., 2002; Vélez-Belchí et al., 2005). Although most of those authors relate the gyre migration to an increase of the Atlantic inflow through the Strait of Gibraltar, they disagree about the causes of such increase. Thus, Viúdez et al. (1998) suggest the existence of density gradients as the main factor which intensifies the Atlantic flow, while Vélez-Belchí et al. (2005) relate it to pressure and tidal forcing. Then, the inflow reaches the WAG (figure A.18b), as result of a northward displacement or an increase in size (Viúdez et al., 1998), or due to a change of the AJ curvature to the East or Southeast (Vélez-Belchí et al., 2005), causing its displacement eastward and the southward deflection of the AJ (“coastal mode”) (figure A.18c). The continuation of the coastal mode seems to be the mechanism responsible of the generation of a new WAG, which creates the necessary pressure gradient to cause the old WAG migration eastward (figure A.18d).

The observations carried out during the BIOMEGA cruise and the month before showed several features corresponding to the general mechanism described above, such as an increase of the Atlantic inflow, the southward curvature of the WAG, or the formation of a new WAG (Flexas et al., 2006) at the westernmost side of the basin. The latter could have originated the old AW tongue situated at the western side of the old WAG from the advection of coastal waters, as a consequence of its anticyclonic circulation. In contrast, the eastern cyclonic gyre seems to be the result of a geostrophic adjustment of

C.4. Discussion

a previously isolated old AW tongue situated at the southeast of the WAG (Flexas et al., 2006).

Apart of the eastward displacement, the migrated WAG showed important differences regarding to previous studies carried out in the Alboran Sea. Thus, the temperature and salinity values associated to the gyre were slightly lower than others described in stationary situations of the WAG (Tintoré et al., 1991; Viúdez et al., 1996a). On the other hand, the typical diameter of the WAG (about 100 km) is higher than the 80 km observed during the BIOMEGA cruise. The lower dimensions of the gyre obtained in our study could be a consequence of the mixing process occurred during the eastward movement of the gyre. Such losses of water masses would not be compensated because of the absence of the AJ, which is known as the main mechanism feeding the WAG (Tintoré et al., 1991; Viúdez et al., 1996a), in the surveyed domain.

The hydrodynamic pattern observed in our study seems to be also affected by the unusual situation of the WAG described above. Thus, the geostrophic circulation (figure A.20) obtained in BIOMEGA cruise showed a weaker pattern regarding other surveys carried out during stationary periods of the gyre. While the migrated WAG displayed maximum velocities of $70 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ at surface and $30 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ at 90 meters depth, other authors (Viúdez et al., 2000; Gomis et al., 2001) have reported values up to $100 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ at surface and about $60 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ at 100 meters depth. Once more, the isolation of the gyre could be a deciding factor, since the absence of the AJ means the lack of the motor mechanism of the WAG. On the other hand, the upwelling and downwelling cells observed in BIOMEGA cruise were distributed along the WAG boundaries, with an average dimension of 20 km and maximum vertical velocities of $-17 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$ (downward) and $+15 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$ (upward) at 75 meters depth. This ageostrophic circulation pattern was smaller and less intense in comparison with other studies in stationary situations of the WAG, which obtained maximum vertical velocities up to $+25 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$ (Viúdez et al., 1996b) and $-45 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$ (Gomis et al., 2001) in cells of 30-40 km of diameter.

Temperature and salinity profiles showed a high similarity among hauls, with no significant differences between samplings carried out during day/night periods or at LH1/LH2. Significant divergences were obtained only between the first (LH1N1) and last hauls (LH2D2) carried out during BIOMEGA cruise. Vertical distribution obtained

at LH1N1 showed the coldest and saltiest waters at all depth, while the highest temperature and lowest salinities were recorded at LH2D2. Differences about the position of the 37.5 salinity value (Gascard & Richez, 1985) at both hauls were also detected, revealing the shallowest AMI at 115 meters at LH1N1, while the deepest AMI was observed at 150 meters depth at LH2D2. The resemblance among all hauls is also shown when fluorescence is considered, since similar profiles were obtained a most of hauls, with a very narrow range of fluorescence values. This constancy was also observed regarding the fluorescence maximum position along profiles, both when individual samplings or averaged profiles were analysed, showing the absence of a variation pattern between diurnal/nocturnal or LH1/LH2 hauls. Anyhow, once again the main differences were obtained between LH1N1 and LH2D2. The former showed the shallowest and highest SFM (at 45 meters depth) while the deepest (56 meters depth) corresponded to the LH2D2.

According to Rodriguez et al. (1998), the AMI depth can be used as a tracer for cyclonic or anticyclonic dynamics as well as for their potential biological effects. In the Alboran Sea those authors reported shallower AMI in cyclonic areas, while deeper positions of the AMI were observed under convergence dynamics. Although both processes correspond to different scales (the AMI depth is a consequence of the macroscale circulation, while the ageostrophic motion is controlled by mesoscale dynamics) in this work the AMI depth has been used as an indicator of vertical hydrodynamics. Considering results from Rodriguez et al. (1998), deeper AMI would be presumed at samplings carried out in LH1, where downward velocities were detected, while shallower AMI should be observed in LH2, which was characterized by upward dynamics. On the contrary, slightly shallower positions were detected in hauls carried out at station LH1 (figures C.5 and C.6), while the AMI depth was situated between 140 meters and 150 meters depth at station LH2. Those differences were even greater regarding hauls LH1N1 and LH2D2. The hydrology observed at those hauls suggests an ascent of old Atlantic waters at LH1N1 and the presence of a convergence dynamic at LH2D2. Such situation is in a clear contradiction with the sampling design and the vertical velocity field detected during the first phase of the BIOMEGA cruise.

On the other hand, different vertical distribution of phytoplankton biomass have been described regarding hydrodynamics, with higher chlorophyll concentrations at

C.4. Discussion

shallower positions under vertical mixing or divergence conditions (Longhurst & Harrison, 1989; Estrada et al., 1993), while less intensive and deeper chlorophyll maximums have been reported in the opposite situation (Li, 1994). Several studies carried out in the Alboran Sea agrees with that general pattern (Rodríguez et al., 1998; Arin et al., 2002; Reul et al., 2005) showing higher levels of phytoplankton biomass related to upwellings, fronts and cyclonic areas. In BIOMEGA, although chlorophyll measuring was not available during the LHPR sampling, fluorescence profiles obtained seem to indicate higher phytoplankton abundance at LH1N1 than at LH2 hauls. These contradictory results seem to support the “anomalous” situation described above, with physical and biological features typical of divergences structures found at a downward area and vice versa.

C.4.2. Zooplankton distribution.

Zooplankton versus fluorescence.

Several descriptors have been used to describe zooplankton vertical distribution during BIOMEGA cruise, including density and biomass. Significant positive correlations were observed between zooplankton density and biomass with temperature at LH2N1, LH1D1 and LH2D2. Nevertheless, the distribution along depth of both descriptors, which were statistically related, showed higher similarities with the fluorescence profiles at most of hauls. Although, it cannot be completely established that the maximum fluorescence peaks corresponded to the highest levels of phytoplankton, the profiles obtained, as well as a significant correlation, suggest a zooplankton food-related vertical distribution.

Our results are consistent with the general pattern which establishes that the concentration of high zooplankton biomass at the upper levels of the water column accordingly to the food distribution is a common feature of stratified pelagic systems (Longhurst & Harrison, 1989). Though studies including the zooplankton trophic levels in the Alboran Sea are scarce, similar situations have been described at the boundaries of the Basin. Thus, the association of zooplankton with the phytoplankton distribution was observed in the Strait of Gibraltar (Somavilla, 2007) as a result of the aggregation of highly nutritional phytoplankton due to tidal-induced mixing (internal waves)

between the Mediterranean and Atlantic water layers. The accumulation of zooplankton biomass at certain levels is also favoured by the enhanced phytoplankton abundance related to the upward advection at frontal regions (Zakardjan & Prieur, 1998). Accordingly, Andersen et al. (2004), as Youssara & Gaudy in 2001, related the zooplankton distribution across the Almeria-Oran front to, among others factors such as light distribution and trophic state of the system, the food abundance. Similarly time variations regarding zooplankton biomass were observed by Riandey et al. (2005) at the Algerian basin as a consequence of the phytoplankton abundances.

Vertical migration.

Behavioural strategies, such as diel vertical migration, have been highlighted as the main process to explain deviations from the general pattern of zooplankton distribution along depth in all the World's oceans (Longhurst & Harrison, 1989). The ascent of the zooplankton in the water column during night and the return to deeper positions just before sunrise (Banse, 1964; Miller, 2004) have been related to the food availability since its swimming ability permits zooplankton to reach food-rich layers (Forward, 1988). Nevertheless, this hypothesis fails to explain some observations, such as a downward migration in response to a shortage of particulate food at the surface (Pearre, 1979). Therefore, other causes have been suggested (Miller, 2004), being the anti predator strategy the most accepted (Longhurst & Harrison, 1989; Hays, 2003). Since most of the planktivorous fish are visual feeders (Gardner, 1981; Greene, 1985), a certain light intensity is required for efficient feeding. Thus, remaining in deep dark waters during day and ascending into dark and food-rich waters at night allows zooplankton to avoid fish encounters, and therefore minimising the risk of visual predation (Hays, 2003).

Diel vertical migrations of some mesozooplankton components are known to affect day-night biomass profiles in the upper few hundred meters at the Almeria-Oran Front (Fielding et al., 2001; Andersen et al., 2004) and nearby areas of the Alboran Sea (Riandey et al., 2005). Likewise, alterations of this phenomenon have been also described, revealing different causes which might alter the zooplankton vertical migration. Thus, the generation and propagation of internal waves along the Strait of Gibraltar has been proposed to explain the absence of the zooplankton vertical

C.4. Discussion

migration during a tidal cycle (Somavilla, 2007). On the opposite side of the basin, Thibault et al. (1994) found no significant differences between diurnal and nocturnal abundances, suggesting that zooplankton corresponding to 1-2 mm size class did not undertake vertical migration. Similarly, Fielding et al. (2001) observed a size-differential behaviour of zooplankton regarding its vertical distribution at the Almeria-Oran Front where the smaller zooplankton remained concentrated near the surface in the fast-flowing frontal jet.

Regarding BIOMEGA cruise, no differences were observed in both abundance and biomass between the diurnal and nocturnal profiles, suggesting the absence of daily vertical migration. The comparison of vertical distribution of zooplankton showed slightly deeper positions of maximum biomass from LH1D1 to LH2D1 which corresponded to the first and the third diurnal sampling respectively (see table B.1). Thus, at sunrise (LH1D1) the highest biomass was situated between 20-40 meters depth, while at zenith it occupied its deepest position. Though the nocturnal sampling time did not include the sunset (it started at 20:00 GTM at LH1N1, and finished at 03:26 GTM, at LH2N2), the hauls covered the central part of the night when major differences regarding diurnal hauls might be presumed. Thus, following the general migration pattern (Banse, 1964), a progressive ascent of biomass maximum during nocturnal sampling could be expected. On the contrary, except at LH1N1 where a shallower maximum was observed, the relative depth of zooplankton maximum levels along nocturnal hauls did not show prominent differences, suggesting a low effect of diel vertical migration during our study. Additionally, averaged profiles showed similar distributions of zooplankton biomass during day and night, while (contrary to the theory of vertical migration) zooplankton abundance was slightly higher at shallower levels during diurnal samplings (figure C.10).

Similar conclusions are obtained when depth-integrated hauls are considered. As it is shown in figure C.28, the integrated abundance decreased during diurnal sampling as the sun reached its top position, while the biomass displayed a slight increase until 12:00 GMT. Although the values obtained at 14:25 GMT are not comparable to the others (since only the upper 100 meters were covered), it is worth noting that the zooplankton levels were similar than those observed at the second and fourth hauls. During the nocturnal sampling, both zooplankton density and biomass showed an

increase at 20:00 and 0:45 GMT and a decrease at 22:00 and 2:48. The hauls displayed (figures C.11 and C.12) slightly higher (but not significant) biomass and lower abundances at nocturnal samplings. These divergences between abundance and biomass could be due to the different requirements and composition in terms of carbon of each specific group, which determinate different distributions along the water column as well as minor migrations of several groups (Longhurst, 1981). The averaged profiles also showed higher biovolumen at diurnal samplings along depth, although with greater differences among hauls while the nocturnal samplings were more homogeneous. Its depth-integrated values were more similar to zooplankton density, displaying greater biovolume at diurnal hauls.

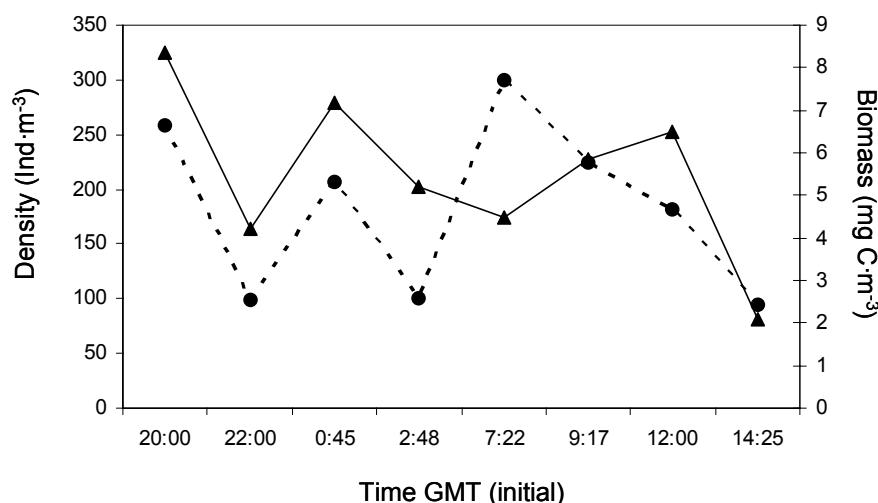


Figure C.28. Time evolution of depth-integrated zooplankton density (dashed line) and biomass (continuous line) during the LHPR sampling. Note that the last sampling (performed at 14:25 GMT) corresponds to haul LH2D2 which only covered the upper 100 meters.

On the other hand, regarding the sampled depth-interval, although several authors have described migration events in the upper 200 m (Boucher & Thiriot, 1972; Le Borgne et al., 1983; Dam et al., 1995; Yamaguchi et al., 2002), vertical migrations in the ocean cover several hundreds of meters (Longhurst & Harrison, 1989). Therefore, our sampling strategy, which reached a maximum depth of 160 meters, could be considered as inadequate to detect the diurnal position of zooplankton at deeper levels. Nevertheless, the width of the water column covered by the LHPR should be enough to identify increases of biomass during night in the upper 150 meters, where most of zooplankton accumulates when vertical migration events in the Alboran Sea were detected (Andersen et al., 2004). Thereby, though a complete daily cycle would have

been more appropriated to establish more consistent conclusions, the sampling scheme followed during the BIOMEGA cruise seems to be adequate to detect possible daily migratory events. Our strategy allowed us to sample sites LH1 and LH2 with the same time period between nocturnal and diurnal hauls. Furthermore, samplings were carried out at times that can be considered as representative of diurnal and nocturnal periods as many zooplankton species are known to begin their upward vertical migration when daylight decreases and to resume their daytime position in the water column before sunrise (Banse, 1964; Yamaguchi et al., 2002). As commented above, results obtained during our study seem to support that zooplankton distribution observed during BIOMEGA cruise was not related to vertical migration.

Physical forcing.

Whether they match the general pattern described above or they are food-related, most of the zooplankton distributions observed in the Alboran Sea are at least an indirect consequence of the surveyed physical framework. Thus, at the Almeria-Oran front secondary producers have been shown to be influenced by the frontal structure, in terms of biomass as well as in terms of productivity or specific diversity (Youssara & Gaudy, 2001; Gaudy & Youssara, 2003). As commented before, Fielding et al. (2001) found different processes to be responsible for the zooplankton distribution detected at the same frontal region. In their study the zooplankton was related to the daily vertical migration as well as to the phytoplankton abundance at surface. Nevertheless, those authors also detected a layer of zooplankton which was coincident with a subducted phytoplankton tongue at 200 meters depth, as a consequence of a cross-front ageostrophic motion. Their results showed convincingly that biological distributions near the front resulted from a combination of physical, chemical and biological factors (Fielding et al., 2001). Similar results were obtained by Riandey et al. (2005) at the Algerian Basin. Likewise, at the westernmost side of the Alboran Sea, food aggregation effect of mixing process was the key factor regarding zooplankton vertical distribution observed during a tidal cycle in the Strait of Gibraltar (Somavilla, 2007).

Although close relationships between zooplankton and mesoscale physical circulation have been described in different regions (Huntley et al., 1995, 2000; Gallienne et al., Fielding et al., 2001; Gil et al., Labat et al., Vélez-Belchí et al., 2002; Ashjian et al.,

2005), several authors have pointed out the difficulties to differentiate the influence of physical features on the zooplankton community (Longhurst & Harrison, 1989). This is especially remarkable regarding mesoscale physical processes. The latter exerts a physical control on oceanic processes while zooplankton patterns are usually related to biological factors (Longhurst & Harrison, 1989). On the other hand, mesoscale effects on zooplankton distribution have similar temporal and spatial scales as some zooplankton behaviour (Haury, 1982; Huntley et al., 1995). Thus, the response of the organisms to mesoscale features as gyres and fronts may also depend on the interaction of the main circulation pattern with the differential motion of the organisms (Owen, 1981). Those circumstances are particularly significant when studying the impact of vertical hydrodynamics on the zooplankton fraction. Swimming capability, in contrast with phytoplankton, can mask the hydrodynamical control on zooplankton populations. Thus, the general model of daily vertical migration, which covers several hundreds meters a day (Longhurst & Harrison, 1989), can easily distort the effect of the ageostrophic vertical motions, which varies in the order of several tens of meters per day (Tintoré et al, 1991). On the other hand, although ageostrophic hydrodynamic is restricted to upper 100 meters, it covers the layer where most of zooplankton accumulates when vertical migration events occurs (Andersen et al., 2004).

One of the objectives of this work is to study the impact of vertical hydrodynamics on the zooplankton fraction. Thus, LHPR samplings were performed in areas with opposite ageostrophic dynamic (LH1-downward, LH2-upward). To our knowledge it is the first time that this topic is studied in the Central Alboran Sea. Nevertheless, Fielding et al. (2001), showed the biological impact of mesoscale frontal instability of the Almeria–Oran frontal jet. They concluded that periodic vertical velocities of $\sim 20 \text{ m} \cdot \text{d}^{-1}$ associated with the propagation of wave-like meanders along the front, had a significant effect on the vertical distribution of zooplankton across the front despite their ability to migrate at greater speeds (Fielding et al., 2001). Accordingly to those results significant differences could be expected between zooplankton profiles observed at LH1 and LH2. Nevertheless, our data showed no clear pattern of zooplankton distribution at both regions, either when individual or averaged results were considered. Although abundances showed slightly divergences at surface (figure C.10) and averaged biomass displayed a shallower maximum at LH1, differences were not great enough to affirm that the zooplankton vertical distribution was determined by the vertical forcing. On the

C.4. Discussion

other hand, the averaged biovolume showed similar profiles at both areas, with slightly higher values at LH1 at shallow levels. As occurred with the day/night hauls, its depth-integrated results were very similar to zooplankton abundance as a consequence of their direct relationship. Therefore, vertical hydrodynamics seems to be of low importance on zooplankton distributions observed during our study. Reasons for such results are not clear, but could be related to hydrographic profiles observed at LH1 and LH2, which (as commented above) suggest a distortion of the vertical velocity field detected during the first phase of the BIOMEGA cruise.

Apart from the advection, the impact of physical forcing on the secondary consumers can be displayed as different ways such as the concentration of individuals due to physical gradients (Mann & Lazier, 1991), as a result of the indirect dilution effect caused by high flow rates (Molinero et al., 2008), or as a consequence of the zooplankton association to the basin characteristic water masses (Somavilla, 2007). Although no clear relation between zooplankton and the AMI was observed, probably because of its almost constant position along depth (except at LH1N1 and LH2D2), a positive correlation between zooplankton abundance and biomass with temperature was obtained at several hauls (LH2N1, LH1D1 and LH2D2). Additionally, a significant correlation of zooplankton biomass vertical distribution and salinity was found. These associations have been reported by some authors as an indication of rapid changes in the water mass passing through the studied area during the sampling (Roman et al., 1995).

C.4.3. Zooplankton size structure.

As occurred with the descriptors of zooplankton abundance, profiles of size-fractioned biovolume and abundance-size spectra slope did not appear to show any particular trend with depth. Nevertheless, a clear relationship between mesozooplankton and macroplankton distribution (Sieburth et al., 1978) along depth and vertical structure of the spectra slopes was observed. The comparison of both descriptors showed more negative slopes coinciding with the lowest abundances of the macrozooplankton, reflecting a high relative abundance of small organisms. On the contrary, lower slopes reflected a more uniform distribution of individuals among size classes, with macrozooplankton as main contributor to total zooplankton biovolume.

Spectra slopes obtained in this study varied from -0.88 to -0.27 along depth, while integrated hauls showed a narrower range of variation. The scarce of studies describing zooplankton size structure in terms of size spectra in the Alboran Sea makes difficult to compare our data with previous works. The slopes obtained in BIOMEGA were lower than zooplankton NB-S slopes obtained by Riandey et al. (2005) in an anticyclonic and frontal area in the Algerian Basin. These authors reported values varying from -0.95 to -0.42 under a strong influence of the mesoscale dynamics on zooplankton structure. Similarly, Nogueira et al. (2004) obtained a mean value of -1.11 for the mesoplankton spectra in the North and Northwestern Iberian Shelf. Slopes obtained in BIOMEGA were minor than those included in works carried out in other areas such as the Atlantic Ocean (Quiñones et al., 2003; San Martin et al., 2006, for instance), although they refer to the whole planktonic community. Several authors (Piontkovsky et al., 2003; Nogueira et al., 2004) have described the correspondence of highest biomass with the least negative slopes and vice versa, indicating the concentration of the biomass in the larger size classes. In BIOMEGA the distribution of the abundance and biomass along the size spectra showed no relationship, indicating the absence of a distribution pattern of those descriptors along the size classes (figure C.29).

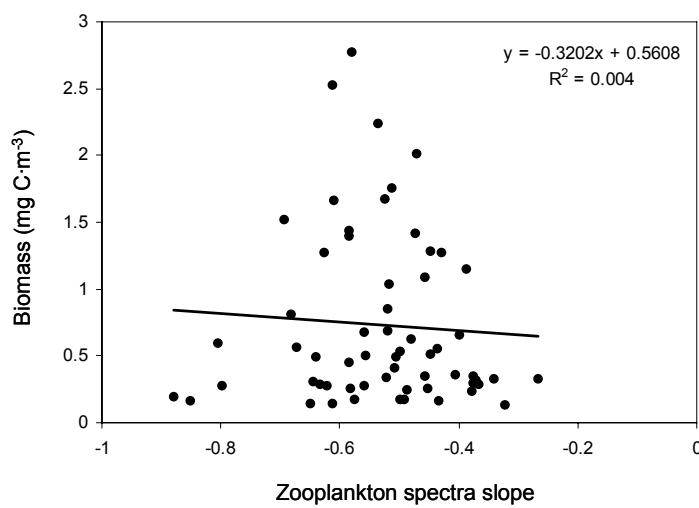


Figure C.29. Relationships between zooplankton abundance-size spectra slope and biomass ($\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}$)

Averaged profiles showed the similarities of zooplankton size structure observed at both diurnal/nocturnal and LH1/LH2 hauls, with slightly higher differences below 100 meters depth. Such circumstance was also observed when depth-integrated data were analysed. Such results seem to support the low influence of vertical migration or

C.4. Discussion

physical forcing on zooplankton vertical distribution during BIOMEGA cruise described before. This situation contrasts with results from Rodriguez and Mullin (1986), who reported different slopes during day and night periods as a consequence of diel zooplankton migration in the North Pacific Central Gyre, although they refer to a larger size range (from 10 µm to 8 mm). Nevertheless, our day/night observations are consistent with the low impact of such factor on the zooplankton size structure observed by Riandey et al. (2005) in the Algerian Basin.

More interesting is the absence of differences between LH1 and LH2. Variations of zooplankton size structure through mesoscale hydrodynamic features have been described at different oceanographic sites such as the northeast Atlantic Ocean, the California Current (Huntley et al., 1995, 2000), or the Algerian Basin. In the last case, Riandey et al. (2005) found significant differences between biomass spectra obtained under anticyclonic and cyclonic conditions. On the other hand, Rodriguez et al. (2001) obtained a functional relationship between phytoplankton size spectra slopes and vertical velocities in the Alboran Sea. Since variations in size distribution of the primary producers are transferred and amplified through the upper trophic levels (Zabala, 2005), differences between zooplankton size structures obtained at LH1 and LH2 could be expected. Nevertheless, our results suggest a low influence of vertical hydrodynamics on zooplankton community, and therefore on its size structure.

C.4.4. Others zooplankton descriptors.

Zooplankton composition.

Zooplankton profiles are due to the distribution of individual taxa or trophic groups along depth, which is known to be regulated by the combination of many factors (Longhurst and Harrison, 1989), including environment and zooplankton groups' specific requirements (Hays et al., 2001). The latter determines different behaviour of zooplankton in relation to resources even within the same taxonomic group (Miller, 2004). Several species of copepods have been related to show different vertical migration patterns (or even no migration) in ecosystems where that mechanism is one of the main factor controlling zooplankton distribution (Andersen et al., 2001; Hays et al., 2001, Andersen et al., 2004). Frequently such specific necessities causes certain

deviations from the general patterns of the secondary producers and therefore, in addition to ecosystem variability, can difficult our understanding of zooplankton community (Miller, 2004).

In relation to BIOMEGA cruise, the use of combined zooplankton abundance descriptors (density and biomass) allows us to suggest the relation of secondary producers to food availability. As commented above, similar situations, as well as different taxonomic behaviour regarding the chlorophyll distribution, have been reported in the Algerian Basin by Riandey et al. (2005). These authors found filter-feeders (ostracods, cladoceran, doliolids and salps) showing higher abundances under enhanced trophic conditions. On the contrary, chaetognaths were more abundant at the centre of the anticyclonic gyre, displaying a more carnivorous behaviour under poorer conditions. Molinero et al. (2008) observed that properties of water masses along the Lingurian front favoured different zooplankton communities. Offshore structures, characterized by high chlorophyll values and low temperature, showed high concentrations of copepods and krill larvae (in opposition to Riandey's observations). In contrast, salps were more abundant in the coast-side of the front, where low chlorophyll and warmer waters were observed. In our study, it is difficult to explain the taxa distribution corresponding to phytoplankton accumulation, since no clear trend was observed along depth in relation to fluorescence. Accordingly to Riandey et al. (2005) and due to their feeding behaviour (Moss, 1995; Madin & Kremer, 1995), a higher proportion of cladoceran/ostracods and salps could be expected at maximum fluorescence depth. Nevertheless, their relative abundance varied between hauls (table C.4), with copepods being the dominant group at all depths. Thus, cladoceran and ostracods showed high abundances both below the maximum fluorescence level (LH1N1, LH1N2, LH2N1 and LH2D2), above it (LH1D1, LH2N1) and along depth (LH1D2). Salps, included within gelatinous plankton, did not show any preference regarding the maximum fluorescence values either.

On the other hand, similarities between hydrographic profiles observed during our study make complicated to relate main groups distributions to either temperature or salinity profiles. Correlations observed between zooplankton groups and hydrographic descriptors indicated an association of copepods with colder and saltier waters, while gelatinous zooplankton and gastropods-polychaeta-lamellibranchia were related to

C.4. Discussion

warmer and fresher waters. This is consistent with the comparisons of proportions observed at the maximum fluorescence depth at hauls LH1N1 and LH2D2 (table C.4), which showed the most different hydrographic profiles. Thus, while a 90% of copepods were found at that level at the first haul, corresponding with the saltiest water, they hardly reached the 72% at LH2D2 where salinity was lower. Nevertheless, similar and higher percentages were obtained at LH2N2, LH1D2, and LH2N1 respectively, characterized all of them by lower salinities and colder waters. The others groups showed similar results regarding warmer and fresher waters (table C.4). Low values corresponding to euphausiads at most of samples did not allow us to identify any distribution pattern.

Haul	Temperature	Salinity	Fluorescence	Group1	Group2	Group3	Group4	Group5
LH1N1	17.53	39.91	0.05	90%	3%	2%	1%	4%
LH1N2	17.89	36.19	0.04	88%	3%	3%	2%	4%
LH2N1	18.33	36.35	0.04	94%	3%	1%	0%	2%
LH2N2	18.65	36.21	0.04	80%	0%	2%	0%	8%
LH1D1*	17.32	36.21	0.03	80%	6%	0%	0%	14%
	19.02	36.24	0.03	86%	2%	1%	1%	10%
LH1D2	17.14	36.23	0.03	76%	12%	1%	4%	7%
LH2D1	17.95	36.27	0.03	90%	2%	1%	2%	5%
LH2D2	17.98	36.09	0.04	72%	2%	4%	7%	15%

Table C.4. Temperature (°C), salinity (psu), fluorescence (a.u.) and main proportions of zooplankton groups observed at the maximum fluorescence depth at each haul. Note that group 1 corresponds to copepods, group 2 to cladoceran and ostracods, group 3 to euphausiads larvae and amphipods, group 4 to gastropods, polychaetae and lamellibranchia larvae, and group 5 to the gelatinous zooplankton. *Two lines correspond to LH1D1 since at that haul the maximum is situated at two different depths.

Therefore, although taxonomic groups considered in our work showed certain tendencies concerning water temperature and salinity (figures C.8 and C.19), their vertical distribution can not be related to hydrographic profiles. On the contrary, several authors have described zooplankton distribution in relation to hydrographic features. Molinero et al., (2008) found water mass properties as one of main divers for coastal-offshore distribution of copepods, salps and krill larvae in the Lingurian Sea (Northwestern Mediterranean). Furthermore, differences were observed regarding different stages of *C. typicus*, which were related to different hydrographic requirements. While adults were linked to colder and saltier waters, the copepodite stage was more abundant along the salinity gradient. Different distributions within species from the same taxon have also been reported in the Almeria-Oran front by Andersen et

al. (2004), who found *Eucalanus hyalinus* more abundant at the Mediterranean side of the front, and *E. monachus* at the other sites.

Additionally, the analysis described above allows us to explain certain features observed regarding zooplankton abundance descriptors. The later showed a similar distribution along depth at most of hauls except at LH1N1, where maximum values of zooplankton biomass were observed at 20-40 meters depth while zooplankton density showed a peak at 60-80 meters. Such divergence seems to be a consequence of the different distribution of main groups at those depths. At 20-40 meters, contrary to gelatinous zooplankton, the density of copepods ($250 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-3}$), cladoceran/ostracods ($12 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-3}$), and euphausiid/larvae/amphipods ($5.5 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-3}$) was more than two-fold higher than at 60-80 meters. Since the carbon content is higher in those groups than in the gelatinous zooplankton (Acuña, 2001), higher biomass values were obtained at shallower levels. The zooplankton composition and the specific carbon content would also explain the opposite evolution of density and biomass observed at 7:22 GMT (corresponding to haul LH1D1) in figure C.28. The integrated values obtained in that haul show one of the most significant abundance of gelatinous zooplankton (8%; table C.2), with the highest proportion of tunicates (24%) after haul LH2D2 (36%). Nevertheless, unlike LH2D2, in LH1D1 tunicates were mainly composed by large salps, which have one of the lowest volume-carbon content ratio (Acuña, 2001). Such circumstance could justify the decrease of biomass observed at LH1D1 despite the increase of zooplankton density detected at the same haul.

Regarding the day/night factor, the diversity observed at depth-integrated hauls showed a slightly decrease of copepods proportion from nocturnal to diurnal samplings, in opposition to cladoceran-ostracods and gelatinous zooplankton. Nevertheless such divergences were not significant, suggesting the absence of daily vertical migration during our study. In the same way, those slight differences were even minor when LH1 and LH2 average proportions were compared, reflecting the limited influence of vertical hydrodynamics on the zooplankton taxa distribution during BIOMEGA cruise.

As commented in the results section, the copepod community was the dominant group at all hauls, with the bulk of the population being constituted of *Paracalanus* and *Oncaea* and *Corycaeus* spp. The next group in terms of abundance was the *Oithona*

C.4. Discussion

spp. Those results are consistent with general observations which establish copepods as the most abundant group of mesozooplankton (Williams et al., 1994). Other studies carried out in the Alboran Sea (Andersen et al., 2001; Youssara & Gaudy, 2001) showed the dominance of those copepods genus, revealing a higher presence of smaller copepods in terms of abundance. Such situation has been described in situations of high grazing pressure on phytoplankton (Gallienne & Robins, 2001) at the Northeast Atlantic Ocean, as it is suggested by the zooplankton and fluorescence distribution found during the BIOMEGA cruise. On the other hand, since they do not perform significant vertical migrations (Molinero et al., 2008), the dominance of *Paracalanus* seems to support the absence of such phenomenon observed in our study.

Regarding the gelatinous fraction, chaetognaths were the most abundant group at all hauls. Similarly to Andersen et al. (2004), who found non significant differences between diurnal and nocturnal samplings at the Almeria-Oran front, this group did not display obvious daily vertical migration during our study, especially at LH1. On the contrary, higher proportions of chaetognaths were detected during nocturnal samplings at LH2 hauls, suggesting a vertical migration of this group. This result is in consonance with the observations of Somavilla (2007) in the Strait of Gibraltar, who detected an increase of chaetognaths abundance during night. Such observations are consistent with non-visual predation strategies of this group, which provides them with some advantages at dark conditions corresponding to deep levels (Bone et al., 1991), and with the migratory behaviour of chaetognaths (Pearre, 1973). In relation to other gelatinous groups, although they were scarce, it is worth noting the presence of large salps at several samples. Because of the very low volume-carbon content ratio ($0.2 \mu\text{g C} \cdot \text{mm}^3$; Acuña, 2001) the occurrence of such tunicads has important consequences on the biomass estimation from the PVA approach as it is described in chapter D.

Accordingly to zooplankton abundance descriptors, our results point out to the non-existence of distribution trends of main zooplankton groups. Nevertheless the more detailed is the taxonomic analysis, the more ecological knowledge of the community can be achieved (Harris et al., 2001). Therefore, we cannot establish definitive conclusions since, due to the resolution of the taxonomic analysis carried out in this work, certain distribution patterns regarding more specific taxa might have been overlooked. Several authors have shown, based on a deeper taxonomical analysis, the

distribution patterns of several zooplankton species in the Alboran Sea (Andersen et al., 2001; Youssara & Gaudy, 2001). Nevertheless, and contrary to our results, those authors also found tendencies in zooplankton distribution when main taxonomic groups were considered (Youssara & Gaudy, 2001). Hence, we think that the taxonomic description carried out in this work is precise enough to complete the objectives of our study, to describe the general zooplankton distribution patterns observed in the Alboran Sea. Thus, our results seem to be a consequence of biological factors rather than limitations of the analysis resolution.

Elemental composition.

The zooplankton elemental composition is a direct consequence of their feeding diet (Sterner & Schulz, 1998). As a result, the stoichiometry of herbivore zooplankton has been used to explain changes in phytoplankton taxonomic and elemental composition (Elser & Urabe, 1999). On the other hand, several authors mention the importance of zooplankton elemental composition in relation to predator's preferences (Heron et al., 1988; Bailey et al., 1995). Since the nitrogen composition is an indicator of the protein content, the C:N ratio could be used as an index for "nutritional quality". Thus, an elevated proportion of nitrogen make certain zooplankton groups a potentially valuable food source for predators. Likewise, differences observed in the C:N ratio between several taxonomic groups have been related to different metabolic rates (Gorsky et al., 1988), in relation to behavioural strategies (Bailey et al., 1995).

In the Alboran Sea, Thibault et al. (1994) calculated the C:N ratio for three size fractions, 80 µm, 200 µm, and 500 µm. They reported a mean C:N value of 4.0 (ranging between 3 and 4.5), and systematic lower values regarding the biggest size fraction. Similarly, Youssara and Gaudy (2001) described different C:N ratios between the 80 µm and 200 µm fraction, as well as according to the sampling site in the Almeria-Oran Front. In their study the C:N corresponding to 200µm, with an average value of 4.34, was significantly lower than in the 80 µm fraction (average 4.86). Those authors attribute the spatial differences to fauna changes in the zooplankton community. During the BIOMEGA cruise the C:N ratios ranged from 5.42 at LH2D1 to 4.46 at LH2N1, reflecting a lower proportion of nitrogen at most of hauls and than the studies described above. Differences among hauls as well as along depth might be a consequence of the

C.4. Discussion

taxonomic composition observed at each sampling. Consequently to similarities of zooplankton composition, such differences of C:N ratio were clearly minor when day/night and LH1/LH2 average values were compare.

C.4.5. Principal Component Analysis.

PCA analysis was applied in order to determinate whether zooplankton distribution observed during BIOMEGA cruise could be explained by one or several factors. Using this approach it is possible to reduce the large number of factors taking into account and to interpret the vertical distribution of environmental variables and zooplankton descriptors.

Although no clear association of zooplankton descriptors with any principal component was detected, when the matrix was based on the fluorescence and temperature (PC1), and salinity and light (PC2), the components accounted for the 29% and 18% of the total variance respectively. Both components, accounting for the 47% of the variance, may express the influence of favourable trophic conditions to zooplankton community. The PC1 gave the highest positive weighting to fluorescence, suggesting that the most relevant factor responsible for zooplankton distribution was the food availability. This supports the tendency observed during our study, with the highest zooplankton abundance (in terms of density or carbon content) coinciding with fluorescence maximum. Nevertheless, both PC1 and PC2 only allowed explaining less than the 50 percent of the total variance, reflecting the absence of clear factor explaining the zooplankton disposition observed during our study. On the other hand, sampling area, in addition to depth, only accounts for the 11% of the total variance which suggests that zooplankton distribution is not influenced by vertical hydrodynamics changes.

C.4.6. Considerations about the synopticity.

Throughout this chapter the zooplankton distribution observed during BIOMEGA cruise have been discussed in terms of several descriptors, such as abundance, size structure, elemental and taxonomic composition. Our analysis suggests a zooplankton food-related distribution along depth, whilst neither the daily cycle nor the vertical hydrodynamics seemed to have any important impact on the zooplankton distribution.

Despite it is a common feature observed in the Alboran Sea (Fielding et al., 2001; Andersen et al., 2004), the lack of diel migratory behaviour from zooplankton in the boundaries of this basin has been related in previous works (Thibault et al., 1994; Somavilla, 2007). In contrast, to our knowledge, it is the first time that the impact of the vertical hydrodynamics on the zooplankton community has been studied in the Alboran Sea. Nevertheless, previous surveys carried out in this basin have described intense plankton downward transport along the isopycnals (Fielding et al.; Ruiz et al., 2001). Furthermore, Rodriguez et al. (2001) obtained a functional relationship between phytoplankton size-spectra slope and vertical velocity. Considering those studies and the LHPR sampling design, the vertical hydrodynamic affecting zooplankton distribution and size structure should be reflected on an alteration of vertical migration and differences between size spectra slopes obtained at LH1 and LH2. Contrarily to such hypothesis, zooplankton descriptors observed at LH1 and LH2 were very similar and non significant differences have been detected. On the other hand, hydrographic profiles obtained at those areas were quite striking. They did not match with previous observations in the Alboran Sea (Rodriguez et al., 1998), and were opposite to expectations accordingly to sampling design (see hauls LH1N1 and LH2D2).

As commented in section C.2, BIOMEGA cruise consisted of two phases. During the first one (October 9-17th) a high resolution CTD grid was carried out, and vertical hydrodynamics of the domain were characterized. The second one, performed between the 18th and the 19th of October, corresponded to the LHPR sampling. Although the SST images sequence for the sampling period showed no displacement of the WAG, by the end of the CTD sampling (see SST image from October 15th, figure A.17) the western boundary of the gyre was slightly displaced to the east (from 3.7°W to 3.4°W) (Flexas et al., 2006). Such circumstance may indicate changes of the WAG curvature and/or some adjust of the gyre clockwise rotation which could have distorted the vertical dynamical field during the second part of the BIOMEGA cruise (Flexas, personal communication). Unfortunately, the number of observations from the CTD mounted on the LHPR system was inadequate to calculate the density field during the zooplankton sampling and consequently to interpolate the observations, which is a necessary step to calculate the vertical velocity field.

C.4. Discussion

Such circumstances make necessary to evaluate the lack of synopticity as a possible source of divergences between observed and expected hydrographic profiles during the LHPR sampling. This topic is particularly important on the calculation of the hydrodynamic field in mesoscale studies, due to the similarity of time scales of mesoscale features and the sampling period (Gomis et al., 2005). Using the tendency equation (see section C.2) it is possible to estimate the position of the vertical velocity cells during the LHPR sampling. Thus, from the original values of dynamic height and density obtained during the CTD grid, the tendency equation calculates the change of the dynamic height (*that is the tendency*) for the subsequent period after the CTD sampling. Then the vertical velocity field can be inferred from the new geopotential values (for further details see Pascual et al., 2004; Gomis et al., 2005; Flexas et al., 2006). Although this approach has some advantages (such as simplicity and independence of the sampled pattern) which make it applicable to any dynamical situation (Gomis et al., 2005), it implies the assumption of regular tendency (or change of the dynamic height) during the period of time considered. This, which could be a hard supposition, is important since the accuracy of the estimation depends on that lag of time.

Unfortunately, the application of the tendency equation for the period between the grid sampling (October 17th) and the last LHPR haul (October 19th), showed no coherent values as a consequence of the error accumulation during the analysis process. Nevertheless, the tendency obtained for the first 24 hours after the last CTD cast, and 6 hours before the first haul (LH1N1), was robust enough to compare vertical velocities obtained from the grid sampling and from the tendency analysis for October 18th (figure C.30). The superimposition of both results seems to indicate a significant clockwise displacement of the vertical velocity field between the first phase of the cruise and the zooplankton sampling. Such movement might have been large enough to consider the possibility that the vertical structures were not exactly in the position which was supposed during the LHPR sampling, and therefore the LH1 and LH2 sites might not correspond to downward and upward areas. Such circumstance could explain the conflicting hydrographic profiles observed at LH1 and LH2.

The analysis described above shows that the assumption of a synoptic sampling in quasi-stationary structures, as usual in the Alboran Sea, cannot be accepted in the WAG

situation found during the second phase of the BIOMEGA cruise. This lack of synopticity only affected the zooplankton sampling, whilst the first part of the cruise, when the vertical velocity field on the region was diagnosed, can be considered as a synoptic data set (Flexas et al., 2006). Despite during the whole BIOMEGA cruise the WAG was located more or less at the same position at the end of the first phase (before the LHPR sampling) a deformation of the western boundary of the gyre was detected (Flexas et al., 2006). Such distortion, probably derived from the migration event of the WAG, could be related to the clockwise displacement of the gyre and consequently of the vertical velocity field. Obviously, such circumstances make not possible to establish any definitive conclusions about the role of vertical hydrodynamics on the zooplankton community from our observations. Nevertheless, the unstable situation of hydrologic structures during the LHPR sampling does not invalidate the others objectives of this work. In fact, the physical framework described above could explain the difficulties to identify clear patterns of zooplankton distribution along depth as well as the absence of zooplankton vertical migration. Therefore, our study can be understood as an example of the impact of physical forcing on zooplankton community in the Western Alboran Sea. To our knowledge this is the first time that this topic is studied within this area.

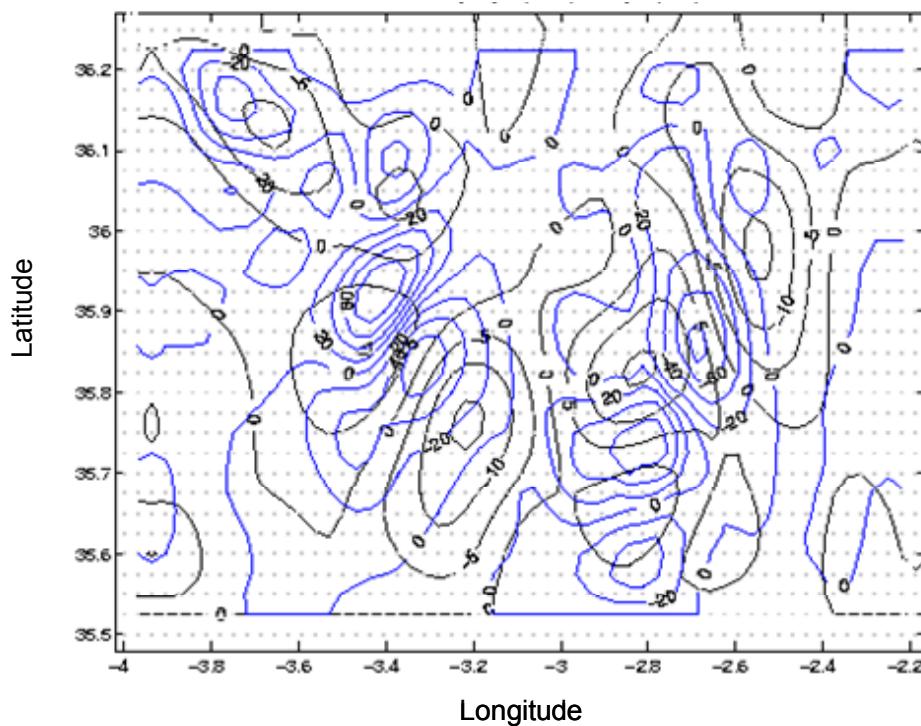


Figure C.30. Vertical velocity fields ($\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$) inferred from the tendency equation. In black the field corresponding to the CTD sampling, in blue the estimated field for the day after the last CTD cast.

D.- ZOOPLANKTON ANALYSIS METHODS: PLANKTON VISUAL ANALYSER (PVA)

D.1. Introduction

Most ecological phenomena, such as primary production and population dynamics, are the result of the interaction of physical, chemical and biological processes. Consequently multidisciplinary approaches are most appropriate when studying ocean ecosystems. During oceanographic surveys, most of information on physical processes is provided by instruments which allow a quick acquisition and storage of data, and subsequently a rapid analysis of the main physical variables. In contrast, chemical and biological studies normally require collection of samples, processing them and, in most cases, further analysis in the laboratory, though progress is being made in real-time analysis. This situation often means a long lag between physical and biological oceanographic results and consequently, a delay in obtaining integrated conclusions.

In this context, plankton research constitutes one of the main examples of the efforts of the scientific community to develop different strategies to reduce the time for processing and analysing samples. The great significance and importance of ecological processes involving plankton is well recognized (Shumway, 1990; Legendre and Le Fèvre, 1991; Longhurst, 1991; Banse, 1995) and has motivated a large number of studies (JGOFS and GLOBEC programs). Traditionally, plankton have been collected from water samples by filtering or using nets (Wiebe and Benfield, 2003). These approaches generate large numbers of samples that generally, due to the economic and human cost and time required to extract useful data from them, are not analysed completely and many remain unprocessed (Boyra et al., 2005). During recent decades, high resolution imaging systems have been widely developed with the aim of reducing the time needed for sample processing in plankton studies. These have obtained promising results (Benfield et al., 2007) both for *in situ* measurements, such as the Video Plankton Recorder (VPR) (Davis et al., 1992) and its derivatives (review in Benfield et al., 2007), as well as for the analysis of preserved samples in the laboratory (for instance, the FlowCAM; note that this can be also used for live samples). Compared to traditional methodologies, imaging systems offer significant advantages. They allow the more permanent recording of plankton samples in a digital format, reducing the storage space needed and preventing the possibility of loss of samples due to the deterioration in the preservative. The monitoring of plankton permits its analysis

reducing physical contact, avoiding any likelihood of damage of fragile plankton organisms, such as gelatinous zooplankton (Benfield et al., 2007).

Whether using imaging systems *in situ* or in the laboratory, plankton analysis generates large quantities of images and a subsequent requirement for effective ways of processing them. In the words of Benfield et al. (2007), “what is holding back the widespread adoption of plankton imagers is the lack of lowcost or free image-processing software”. This necessity has been recently recognized by plankton ecologists, motivating special meetings such as the GLOBEC workshop “Image Analysis to Count and Identify Zooplankton” (Irigoién et al., 2006; San Martin and Bonnet, 2006), and the specific session “Advances in image technologies and the application of image analysis to count and identify plankton” in the 4th International Zooplankton Production Symposium in Hiroshima, Japan, May 28-1 June 2007 (book of abstracts available at http://www.pices.int/publications/book_of_abstracts/default.aspx). This awareness has led to the establishment of an initiative to develop image processing software based on collaboration among international groups, *Research on Automated Plankton Identification* (Benfield et al., 2007). RAPID is aimed at optimizing the research on imaging systems, including the enhancement of the effectiveness of existing image analysis packages (Benfield et al., 2007).

In this context the Plankton Visual Analyser (PVA, 2005), a free image analysis software developed in the Marine Research Division of AZTI (Boyra et al., 2005), has been used in this paper to analyse several sets of zooplankton samples. This freely available (<http://www.azti.es/>) automatic system, depending only on a standard commercial scanner, permits relatively rapid analysis of preserved mesozooplankton samples, which can be recovered without damage, and data stored in a digital form. Although the PVA software can be used for counting, measurement of size characteristics and classification, our approach has only used the simple “total zooplankton abundance and full sizing capability” rather than the “recognition” capacity, and applied it to zooplankton collected with different sampling systems at different locations: L4 Station (Western English Channel), Canary Islands (off the North-Western coast of Africa), Strait of Gibraltar (South Iberian Peninsula) and Alboran Sea (Southwestern Mediterranean). The results are compared with manual

counts and direct biomass measurements (in terms of carbon content) and discussed in the light of their species composition.

To our knowledge this is the first time that such an examination of this automatic approach to zooplankton analysis has been made. Nevertheless, PVA results have been previously published as part of several studies. San Martin et al. (2006a,b) used the PVA to measure zooplankton abundance and size characteristics and then to obtain the size structure of preserved samples. In addition, the PVA capability for measuring individual characteristics was used by Fileman et al. (2007) to calculate the cell volume of protozooplankton and subsequently their carbon content. Though the PVA analysis provided satisfactory results in those studies, its potential for zooplankton automatic processing has not been explored. The need for an evaluation of the approach and comparison with conventional microscopic zooplankton analysis is the basis of this study.

D.2.- Method.

Sampling locations.

L4 Station

Located at 50.25°N 4.22°W in the Western English Channel (figure D.1), 8 km offshore from Plymouth, this coastal station has been sampled weekly by the Plymouth Marine Laboratory since 1988 (Southward et al., 2005), in the framework of the L4 Plankton Monitoring Programme. This work has generated a large database (available on <http://www.westernchannelobservatory.org.uk/l4/>), including phytoplankton and zooplankton abundance, chlorophyll concentrations and vertical profiles of temperature and salinity. Zooplankton samples from station L4 were collected by vertical net hauls (WP2 net, mesh 200 µm; UNESCO 1968) from the bottom (approximately 55 meters depth) to the surface. Samples were stored in 5% buffered formalin. In this work the analysis focuses on zooplankton abundances corresponding to years from 1997 to 1999. Previous to the analysis procedures, zooplankton samples were separated in two fractions by sieving, smaller than 1000 microns and larger than 1000 microns.

Canary Islands

Between the 24th April and 26th May 2004, a two ship exercise was carried out to test the hypothesis that the supply of, and the interaction between, iron and phosphorous control biological activity and fluxes in the subtropical North Atlantic (*FeeP* cruise) (figure D.1). An experimental area in international waters to the west of the Canary Islands was selected. The first enrichment (5th-15th May) was centered at 27.8°N 23.3°W and the second (16th-22nd May) at 27.5°N 22.5°W. Zooplankton samples used in this study were collected at night with a vertical tow (WP2 net, 200µm mesh) between 200m and the surface, outside the enriched experimental patches. Samples were fixed in 4% buffered formaldehyde for later counting and identification.

Gibraltar Strait

In the framework of the oceanographic survey *BioEstrecho 1103*, carried out in the Strait of Gibraltar (South of Spain) (figure D.1) on board the Spanish R/V Hesperides in November 2003, zooplankton samples were taken between 36.05°N 5.31°W and 35.92°N 5.66°W with a Longhurst-Hardy Plankton Recorder (LHPR) net equipped with

a 200 µm mesh. Samples were preserved onboard with borate-buffered 4% formaldehyde and stored until analysis in the laboratory. As at Station L4, samples were previously separated in two fractions, smaller than 1000 microns and larger than 1000 microns. The results shown in this paper correspond to the whole sample, expressed as the sum of both fractions.

Alboran Sea

Zooplankton samples were collected in a series of eight oblique hauls carried out in two regions (centered at 35.95°N 2.55°W and 35.84°N 2.77°W) during the second part (18 and 19 October 2003) of the *BIOMEGA* cruise in the Alboran Sea (Southwestern Mediterranean) (figure D.1) with an LHPR. The sampling was performed in two regions (LH1 and LH2) twice both during day (D) and night (N) as follows: LH1N, LH2N, LH1D, and LH2D. For each haul 20 meter depth intervals were sampled from surface to 160 m depth while the net was on its way down. Upon recovery, the gauzes were inspected, cut to the corresponding sampling interval, preserved onboard with borate-buffered 4% formaldehyde and stored until analysis in the laboratory.

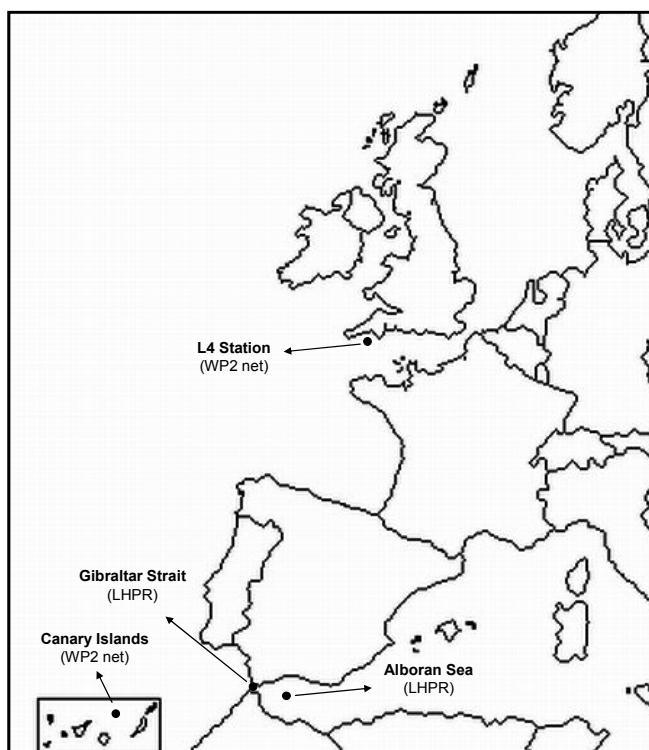


Figure D.1. Location of areas and stations sampled and zooplankton collection methods employed for each area

Sample analysis.

Automation of zooplankton counting

Plankton Visual Analyser (hereafter PVA) was used to enumerate and determine the size of individuals of the preserved zooplankton ($> 200 \mu\text{m}$) samples. Initially designed for plankton analysis, the PVA is a freely available software (developed under MatLab, copyright Mathworks inc.) which enumerates, measures and classifies objects in digital images. Though it includes a *Visual Mode* analysis (step by step, and under human supervision), the main advantage is its capability to process groups of images automatically (*Auto Mode*). In this way the PVA can be left running unattended (for instance, over night) while it processes a list of images previously stored, generating a spreadsheet which contains individual characteristics of each particle analysed in the sample. The time required for each sample image analysis strongly depends on the image resolution, the abundance of objects, and the computer processor. In our study it varied from half an hour to a few hours. In any case, the whole analysis procedure includes three different operations: counting, characteristics measurement and classification (Boyra et al., 2005).

Previous to the counting, the PVA discriminates each object included in the image from the background by the binarization of the original image. To achieve this, the software applies grey levels and colour threshold which determine the minimum levels for a pixel to be considered as a candidate for counting. The minimum and maximum area (expressed as number of pixels) which should be considered to be processed, as well as the pixels per mm calibration, should also be indicated. Therefore, the establishment of correct values for these parameters is important to obtain satisfactory results. Once the binary images have been obtained, the PVA measures a fixed series of characteristics related to morphological attributes of each particle in the sample, such as the perimeter, area, maximum and minimum diameter and the Equivalent Spherical Diameter (ESD). The implementation of different algorithms on those attributes allows other secondary characteristics to be calculated, including the roundness, fractal dimension, elongation and compactness. Finally, using the PVA it is possible to classify the objects analysed into 10 different classes. According to their individual features, a kernel-based classifier with a Gaussian density function identifies the objects during the analysis. Such an operation requires a previous training process of the software to obtain the visual

patterns of the candidates to be included in each class during the analysis. This is possible as the PVA Artificial Neural Network-based design allows a feedback from an expert classification of several individuals in the visual mode (Boyra et al., 2005).

The present work centered on the PVA counting and characteristic measuring capability. Previous to sample analysis, several tests were carried out to adjust the image acquisition parameters. The selected values for the grey and colour threshold, 0.1 and 4 respectively, avoid the analysis of possible spots and stains. Regarding the maximum area the default value (70000) was used, while, accordingly to the zooplankton size analysed, the minimum area was 4. Since the effective performance of the software during this analysis phase depends strongly on the quality and contrast of the images obtained (Boyra et al., 2005), samples were stained before scanning for 24 hours with 1-1.5 mL 1% Eosin or 1% Rose Bengal. The former dye stains cytoplasm and muscle protein selectively and the latter has an affinity for lipids, so both stains offer good contrast results. Previous to analysis, each sample was washed thoroughly with filtered (0.7 µm) sea water to remove the formaldehyde and excess dye. Aliquots of samples, whose volume depended on zooplankton density, were taken using a Stempel pipette and washed into a glass tray. In order to avoid the overlap of individuals, the sub samples were homogenised manually with a teasing needle. The tray with the sub-sample was scanned in colour at a resolution of 600 dpi (dots per inch) using a conventional flat-bed scanner. Microsoft Office Picture Manager Software was used to optimise image colour threshold by increasing contrast. Finally, the images were saved as JPEG or TIF files.

The size (ESD) of the organisms obtained from the PVA was converted to biovolume (mm^3), assuming a spherical body shape, and then to carbon biomass. In our study we utilized the conversion factor of $0.0695 \text{ mg C} \cdot \text{mm}^3$, obtained by Alcaraz et al. (2003) who estimated zooplankton biomass through statistical relationship between biovolume and the carbon content from image analysis. Due to the shrinkage caused by fixation, a correction of this carbon estimate was necessary: $C = 0.026 + 1.490 Cf$, where C is the fresh organic carbon content of mesozooplankton and Cf the organic carbon content of the fixed zooplankter (Alcaraz et al., 2003). In Alboran samples, due to the significant presence of large gelatinous zooplankton and major differences in their carbon-volume relationships, we have differentiated between gelatinous and non gelatinous

zooplankton. For gelatinous zooplankton that could be identified visually in the scanned sample and in the Data file generated by the PVA analysis, mainly because of their size in relation to the rest of the organisms, the biovolume-carbon conversion factor used was 0.003 mg C·mm³ (Parsons et al., 1984).

General taxa

To examine the zooplankton abundance and taxonomic composition, a traditional sorting analysis of all samples was carried out under a stereomicroscope. The organisms were categorised into major taxonomic groups including Protozoa, Gelatinous zooplankton, Polychaeta, Mollusca, Echinodermata, Fish eggs and larvae, Cirripede larvae, Crustacea and Copepoda (Trégouboff and Rose, 1957; Wimpenny, 1966; Newell, and Newell, 1979; Young, 2002).

Biomass

In order to determine the carbon and nitrogen content of zooplankton samples, zooplankton was filtered onto 25 mm GF/C filters (previously washed in acid vapor and then pre-ashed at 450-500°C in a muffle to eliminate both inorganic and organic carbon). Subsequently the filtered samples were dried at 65° C and analysed using a CHN Elemental Auto-analyser. Blanks were made by filtering the same volume of filtered sea water onto pre-ashed GF/C filters. Note that CHN results from Gibraltar Strait were not available.

D.3.- Results.

D.3.1. Zooplankton abundance.

The comparative analysis of total zooplankton abundance obtained both manually and with the PVA showed good relationships in most of datasets (figure D.2; tables D.1 and D.2). The Pearson Product Moment correlation comparison was very good in samples corresponding to L4/1997, L4/1998, L4/1999, LH1N1, LH1N2, LH2N1 and LH1D2, whose manual and PVA abundances were significantly correlated ($P<0.01$), with correlation coefficients larger than 0.88. LH2N2 and LH1D1 showed less good correlations ($P<0.05$) and samples from LH2D1, LH2D2 and Canary Islands did not show significant relations. Particularly good was the result obtained on samples from the Strait of Gibraltar, where the correlation coefficient was near to 1 ($r=0.99$; $P<0.01$). Additionally, the regression analysis (table D.2) showed statistically similar slopes and intercepts from the 1:1 equation at L4/1997, L4/1998, LH1N2 and the Strait of Gibraltar.

Though all these comparisons are indicative of the robust capability of the PVA to count the total abundance of zooplankton samples, our results are not so straightforward. Despite the statistics showing significant correlations in most of datasets (table D.1), specific samples (figure D.2) showed important differences between manual and PVA counts. In those datasets where the relation between both approaches was not so good (table D.2), abundances obtained with the PVA were generally higher than manual counts, indicating a slight overestimation from the automatic approach (figure D.2). However, a matched-pairs signed rank test (Wilcoxon Signed Range Test; Sokal and Rohlf, 2001) revealed no significant differences between the medians of the PVA and manual counts (table D.3), except at L4 1999, LH2N2, LH1D1 and Canary samples, indicating a high similarity between both approaches, even in those datasets where the relation between PVA and manual counts was not significant.

The taxonomic analysis showed different zooplankton species composition in the sampling locations (figure D.3). Samples corresponding to the Alboran Sea, Canary Islands and Strait of Gibraltar had similar abundances of the major taxonomic groups.

D.3.- Results

With slight variations among datasets, samples were mainly composed of copepods. Molluscs and gelatinous zooplankton showed minor and more variable abundances within locations. The analysis from Station L4 showed the most striking results. Though in general the copepods were the most abundant group, the abundance of major taxonomic groups differed widely between samples (figure D.3), showing seasonal and inter-annual changes in the dominant groups. For instance, in L49722 and L49818, corresponding to L4/1997 and L4/1998, the zooplankton community was mainly composed of cirripede larvae (60% to 98%) and copepods (up to 40%). Gelatinous plankton and echinodermata were sometimes present but in lower abundances. In sample L49848, a greater diversity of zooplankton groups was found but around 40% of the sample was composed of the cladoceran *Evadne* sp. Though the classification procedure was not used in our analysis, the diversity observed in datasets supports the general value of automatic counting of total zooplankton, since similar abundances were obtained with the PVA and manual counts regardless of the dominant group or the taxonomic composition of each sample.

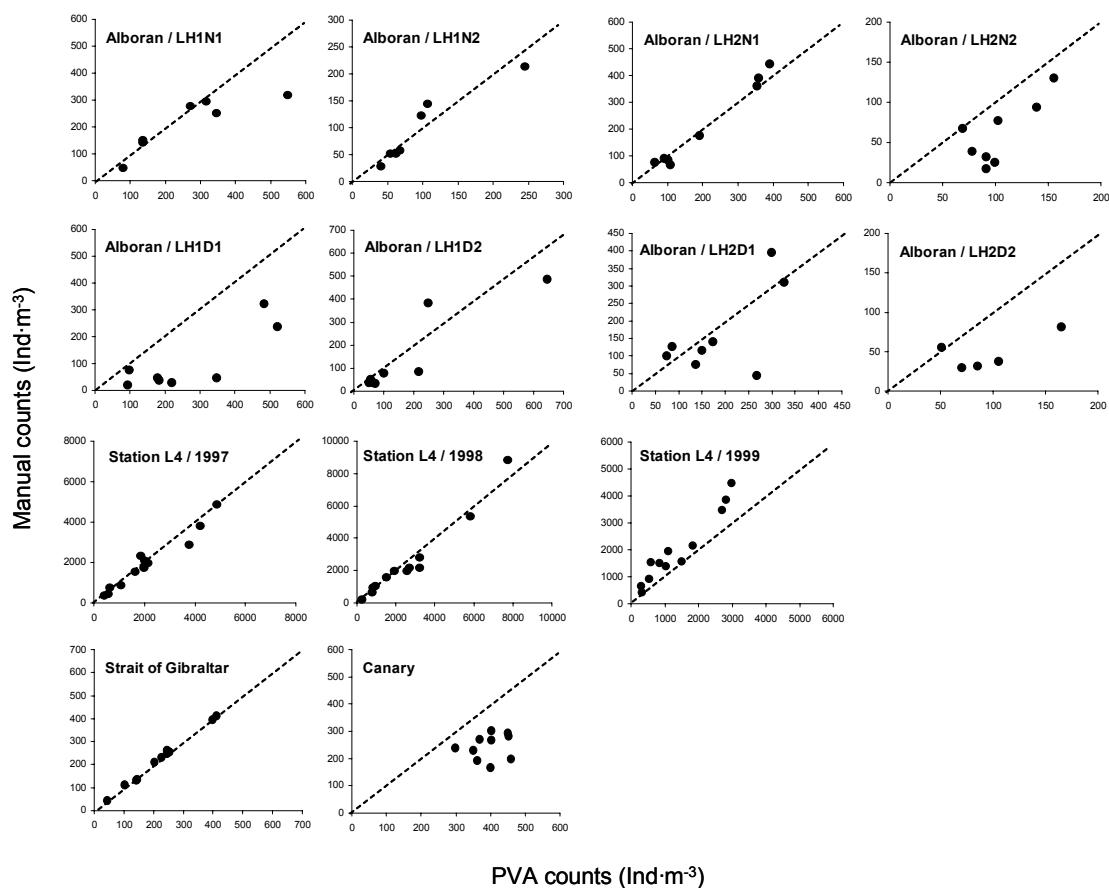


Figure D.2. Relationships between manual and PVA total abundances for all data sets. Note that abundance scales are different for each plot. The dashed line is the 1:1 fit.

Sample	n	r	P
L4 1997	12	0.902	**
L4 1998	12	0.967	**
L4 1999	12	0.925	**
LH1N1	7	0.884	**
LH1N2	8	0.942	**
LH2N1	8	0.991	**
LH2N2	8	0.758	*
LH1D1	8	0.833	*
LH1D2	8	0.896	**
LH2D1	8	0.649	n.s
LH2D2	5	0.669	n.s
Canary Islands	10	0.199	n.s
Strait of Gibraltar	11	0.997	**

Table D.1. Correlation (Pearson Product Moment) between manual and PVA abundances. Correlation coefficient (r), and significance of correlation is indicated as $P<0.05^*$, $P<0.01^{**}$, not significant (n.s).

Area	Sampling	n	y-intercept	Standard deviation	Slope	Standard deviation	R ²	P
<i>Western English Channel</i>	1997	12	47.494	169.949	0.913	0.065	0.951	***
	1998	12	-306.314	247.528	1.057	0.073	0.954	***
	1999	12	235.459	183.425	1.263	0.109	0.930	***
<i>Alboran Sea</i>	LH1N1	7	67.642	38.965	0.546	0.129	0.781	n.s
	LH1N2	8	8.459	16.587	0.902	0.143	0.888	***
	LH2N1	7	-24.180	15.496	1.142	0.063	0.982	***
	LH2N2	8	-43.523	37.792	1.009	0.354	0.575	n.s
	LH1D1	8	-47.074	47.115	0.565	0.153	0.693	n.s
	LH1D2	8	4.866	42.262	0.798	0.161	0.803	**
	LH2D1	8	8.264	82.969	0.829	0.396	0.422	n.s
	LH2D2	5	25.564	21.898	0.332	0.212	0.448	n.s
	<i>Canary Islands</i>	10	173.036	125.423	0.181	0.315	0.04	n.s
<i>Strait of Gibraltar</i>		11	0.482	5.733	0.989	0.023	0.995	***

Table D.2. Results of the regression of manual and PVA counts. Coefficient of determination (R^2) and significance of regression model are shown, $P<0.01^{**}$, $P<0.001^{***}$, not significant (n.s). Four datasets showed statistically similar slopes and intercepts from the 1:1 equation: L4/1997 ($F_{20}=8.10$; $P<0.01$), L4/1998 ($F_{20}=8.10$; $P<0.01$), LH2N1 ($F_{12}=9.33$; $P<0.01$) and Strait of Gibraltar ($F_{18}=8.10$; $P<0.01$).

D.3.- Results

Sample	n	W	P
L4 1997	12	-40	n.s
L4 1998	12	-26	n.s
L4 1999	12	78	***
LH1N1	7	-16	n.s
LH1N2	8	-4	n.s
LH2N1	8	6	n.s
LH2N2	8	-36	**
LH1D1	8	-36	**
LH1D2	8	-22	n.s
LH2D1	8	-8	n.s
LH2D2	5	-13	n.s
Canary Islands	10	55	**
Strait of Gibraltar	11	-16	n.s

Table D.3. Wilcoxon Signed Rank Test for manual and PVA abundances. Wilcoxon test statistic (W), and significance of analysis is indicated as $P<0.01^{**}$, $P<0.001^{***}$, not significant (n.s).

D.- Zooplankton analysis methods: The Plankton Visual Analyser

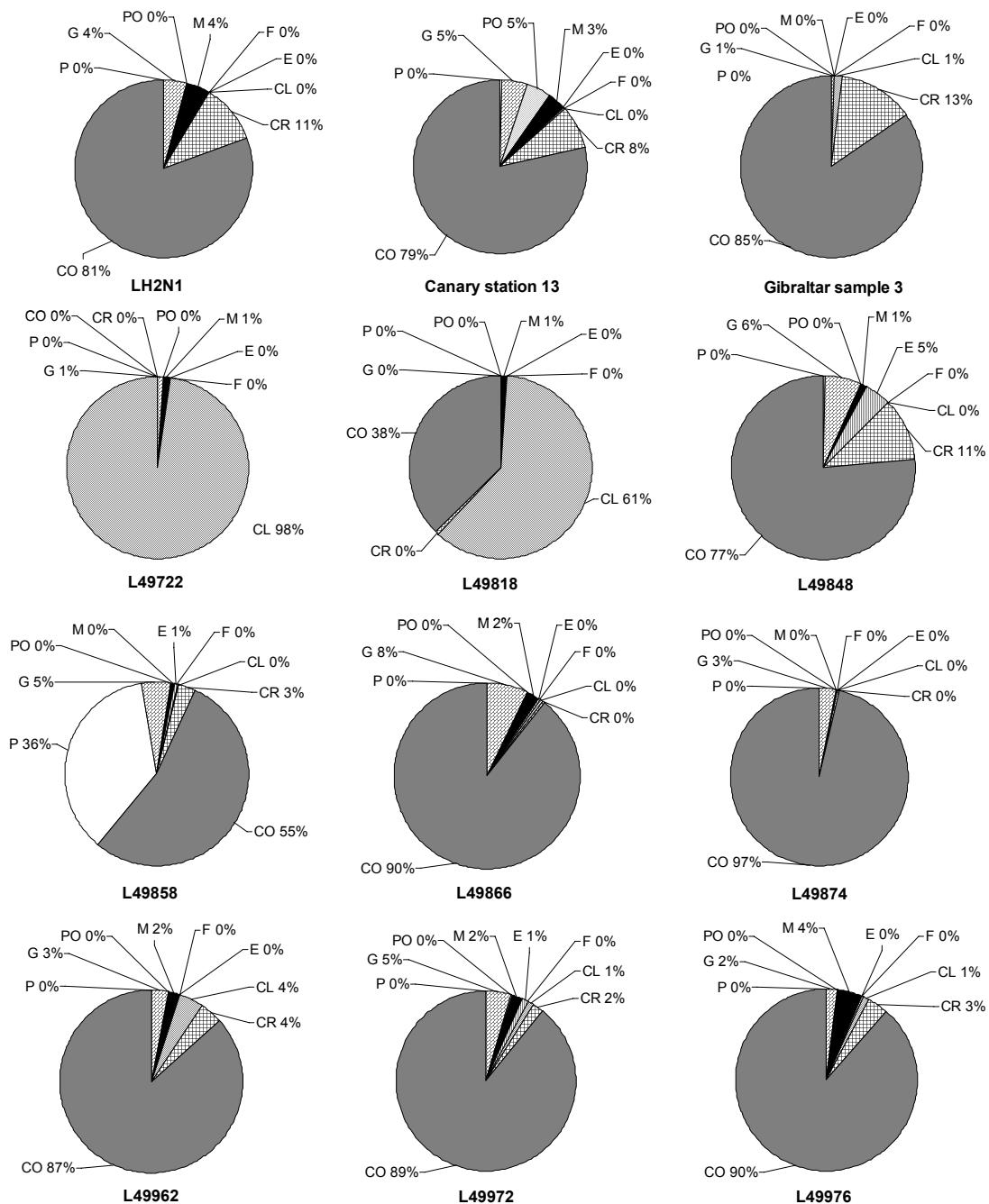


Figure D.3. Abundance of main taxonomic groups in each location. Examples from the Alboran Sea, Canary Islands and Strait of Gibraltar are shown. Station L4 samples correspond with large divergences between PVA and manual counts. Protozoa (P), Gelatinous zooplankton (G), Polychaeta (PO), Mollusca (M), Echinodermata (E), Fish eggs and larvae (F), Cirripede larvae (CL), Crustacea (CR) and Copepoda (CO).

D.3.2. Zooplankton biomass.

The carbon biomass of zooplankton samples determined from CHN and estimated from PVA analysis was compared (figure D.4). Different results were obtained in each dataset considered (Gibraltar Strait samples were not included since CHN was not analyzed). The comparison of L4 data (only CHN data corresponding to years 1997 and 1998 were available) showed a significant positive linear regression ($P<0.001$), while no relationship was obtained from the Canary or Alboran samples. Other features are notable from the biomass level comparisons. The highest carbon biomass, with $74.25 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-3}$, was observed at Station L4, while carbon estimations from Canary and Alboran samples were clearly lower. In contrast, PVA values indicated a different situation. The highest biomasses corresponded to the Alboran samples, which showed levels higher than $200 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-3}$ with a maximum value of $442 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-3}$. It is noteworthy that such differences in biomass levels between both approaches in the several Alboran samples were of two orders of magnitude, revealing a clear PVA overestimation of carbon content.

Our results also showed a slight biomass underestimation from PVA in comparison to CHN measurements at Station L4. However, as it is shown in table D.4, both procedures showed a significant relationship. The opposite situation was found in Alboran samples. This could be explained by the presence of gelatinous zooplankton (San Martin, 2005). Because of their low carbon content (Bailey et al., 1995), the use of the volume-carbon conversion factors given by Alcaraz et al. (2003), based on non gelatinous zooplankton image analysis, probably causes an overestimation of the carbon biomass corresponding to this group.

The gelatinous fraction in Alboran integrated hauls only ranged between the 5-10% (unpublished data) of the zooplankton community. Nevertheless, the higher abundance of the gelatinous zooplankton (table D.5) in those depth-interval samples with the greatest PVA-CHN divergences, and the significant presence of large salps and doliolids (figure D.5) in those samples, suggested a critical role of gelatinous zooplankton in the large overestimation by PVA in certain samples. Accordingly, the application of suitable volume-carbon conversion factors for gelatinous zooplankton (Cnidaria, Ctenophora and Tunicata; Parsons et al., 1984) should result in a better

relationship between CHN and PVA values. Additionally, due to the very low volume-carbon content ratio ($0.2 \mu\text{g C} \cdot \text{mm}^3$; Acuña, 2001) of tunicates and their abundance in those samples, we decided to use a specific volume-carbon ratio for large salps (Acuña, 2001). This analysis requires the identification of such organisms using the individual features (such as the ESD) in the Data file provided by the PVA, but only when the gelatinous zooplankton can be recognized at the same time in the corresponding analysed image. For instance, four different scanned images are shown in figure D.5. The sample corresponding to image 5c contains large tunicates that are easily recognizable in the Data file since they are the largest zooplankters in the analysed image. In contrast, the sample displayed in figure D.5b is mainly composed of chaetognaths and other non-gelatinous zooplankton, whose identification (due to their similar sizes) was not so clear. Intermediate cases, with both recognisable and not identifiable individuals, are shown in figure D.5a and D.5d. When a specific volume-carbon conversion factor (Parsons et al., 1984; Acuña, 2001) was applied to gelatinous zooplankton in those samples where they were clearly distinguished, smaller values of carbon biomass from the PVA were obtained (figure D.6). However, such estimations did not show any relationship with the CHN measurements, probably as consequence of the presence of other gelatinous zooplankton whose identification in the spreadsheet file was not possible.

To support our hypothesis, we classified samples into those where the largest zooplankton (mainly chaetognaths and tunicates) were easily recognizable in the Data file and samples where they were not. Examples of hauls with enough samples of the first group are LH2D2 and LH2N1 (figure D.7; table D.4). The application of specific conversion factors for gelatinous zooplankton showed in LH2D2 a significant correlation ($P<0.05$), as well as a better ($R^2=0.797$) but not significant regression ($P=0.042$), between CHN and PVA carbon biomass (figure D.7a). In the haul LH2N1 (figure D.7b) the regression became significant when data corresponding to the 0-20 meter depth sample, due to the presence of non-identifiable gelatinous zooplankton, was not considered (figure D.7b). In the rest of the hauls the recognition of the gelatinous zooplankton in the Data file was more difficult, and no significant relationship (table D.4) was obtained.

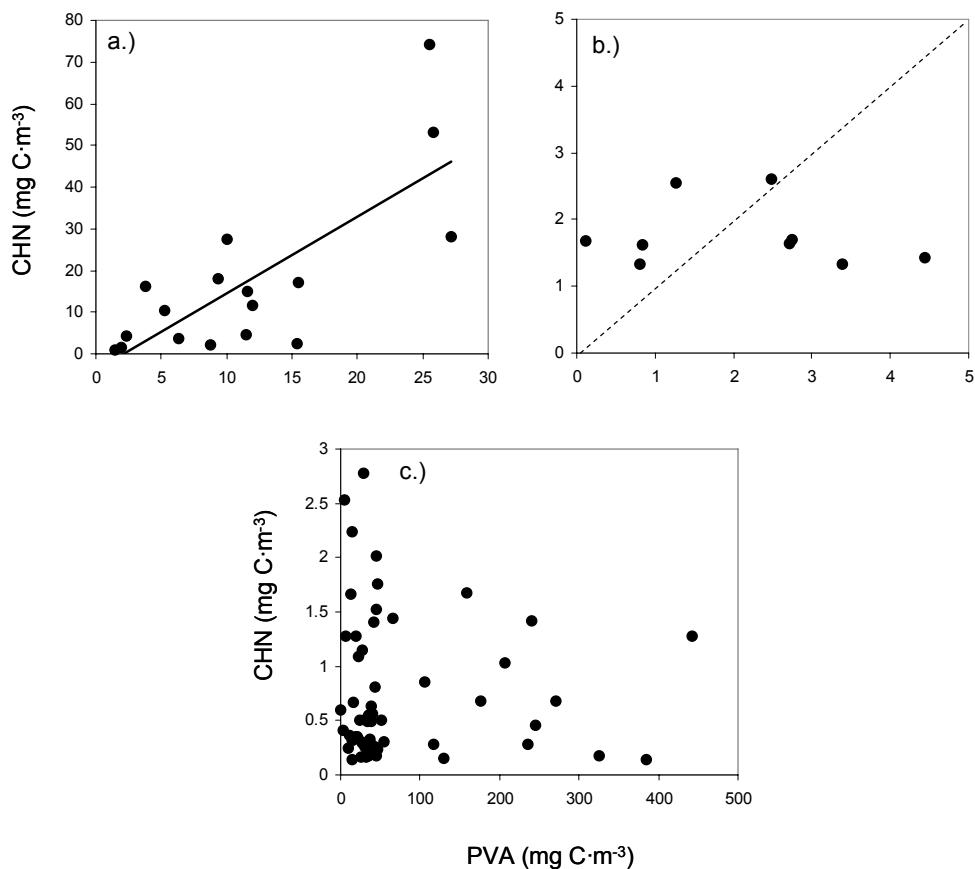


Figure D.4. Relationships between total biomass estimates from CHN and PVA from a) Station L4, b) Canary Islands and c) Alboran Sea. The solid line is the least squares (model 1) regression [$y = 1.84x - 3.84$, $r^2 = 0.58$, $P < 0.001$]. The dashed line is the 1:1 fit.

D.- Zooplankton analysis methods: The Plankton Visual Analyser

Area	Sampling	n	y-intercept	Standard deviation	Slope	Standard deviation	R ²	P
<i>Western English Channel</i>	1997/1998	17	3.841	5.609	1.838	0.403	0.581	***
<i>Canary Islands</i>	*	9	1.883	0.315	0.055	0.127	0.026	n.s
<i>Alboran Sea</i>	LH1N1	7	1.249	0.439	0.004	0.018	0.008	n.s
	LH1N2	8	0.571	0.270	0.005	0.025	0.007	n.s
	LH2N1	7	0.086	0.11	0.218	0.023	0.948	***
	LH2N2	8	0.995	0.217	0.014	0.008	0.368	n.s
	LH1D1	8	0.085	0.185	0.018	0.006	0.623	n.s
	LH1D2	8	0.625	0.349	0.007	0.016	0.034	n.s
	LH2D1	8	0.953	0.591	0.024	0.079	0.015	n.s
	LH2D2	5	0.066	0.155	0.102	0.03	0.797	n.s

Table D.4. Results of regression of carbon biomass obtained from CHN and PVA analyses at Station L4, Canary Islands (*samples 3, 24, 29, 35, 46, 55, 61, 72, and 78) and Alboran Sea. The latter correspond to regressions obtained in each haul, when the specific volume-carbon conversion factor for gelatinous zooplankton (Parsons et al., 1984) was applied. Coefficient of determination (R^2) and significance of regression model are shown, $P<0.001^{***}$, not significant (n.s).

D.3.- Results

Area	Sampling	Gelatinous	Medusae	Ctenophora	Chaetognatha	Appendicularia	Salps and Doliolids
<i>Western</i>	L49704	4.14	8.34	0	91.66	0	0
<i>English</i>	L49714	4.29	0	0	28.57	35.71	35.71
<i>Channel</i>	L49722	0.74	50	0	50	0	0
	L49730	7.36	18.99	0	0	40.51	40.51
	L49738	2.06	25	0	0	37.50	37.50
	L49748	2.33	64.29	0	35.7	0	0
	L49756	12.29	78.15	0	3.6	9.12	9.12
	L49766	3.87	42.92	0	28.8	14.16	14.16
	L49774	0.85	90.91	0	8.4	0	0.66
	L49782	1.64	64.35	0	35.5	0	0.13
	L49786	1.95	11.41	0	66.4	11.07	11.07
	L49792	0.64	7.32	0	92.7	0	0
	L49812	0.35	0	0	100	0	0
	L49818	0.10	70	0	10	10	10
	L49836	5.56	1.18	0	4.33	47.24	47.24
	L49842	4.67	59.20	0	11.34	14.73	14.73
	L49848	4.36	63.49	0	12.28	12.12	12.12
<i>Canary Islands</i>	3	13.03	0.48	0	8.77	89.50	1.25
	24	5.19	1.75	0	21.54	73.56	3.15
	29	8.88	1.12	0	12.57	85.27	1.05
	35	8.76	5.01	0	19.03	75.13	0.83
	46	7.75	1.06	0	14.49	79.79	4.65
	55	6.49	1.17	0	17.46	79.70	1.14
	61	5.4	0.38	0	22.31	76.92	0.38
	72	7.03	0.24	0.12	24.28	72.46	2.90
	78	8.34	0.27	0	11.57	87.43	0.73
<i>Alboran Sea</i>	LH1N1*	8	13.64	0	77.27	0	9.09
	LH1N2*	12	12	0	76	0	12
	LH2N1*	8	19.23	0	69.23	3.85	11.54
	LH2N2**	11	10	0	80	0	10
	LH1D1**	28	9.09	0	13.64	0	77.27
	LH1D2**	10	0	0	88.89	0	11.11
	LH2D1*	7	44.44	0	11.11	0	44.44
	LH2D2**	17	11.76	0	35.29	0	52.94

Table D.5. Gelatinous zooplankton composition (expressed as percentage of total abundance) in each dataset considered in the biomass analysis (in bold). The composition of the gelatinous fraction is presented as the percentage of the gelatinous plankton abundance. In order to illustrate the importance of the gelatinous fraction, data from Alboran Sea correspond to the layers with higher abundances of gelatinous plankton in each haul, *20-40 m, **60-80 m.

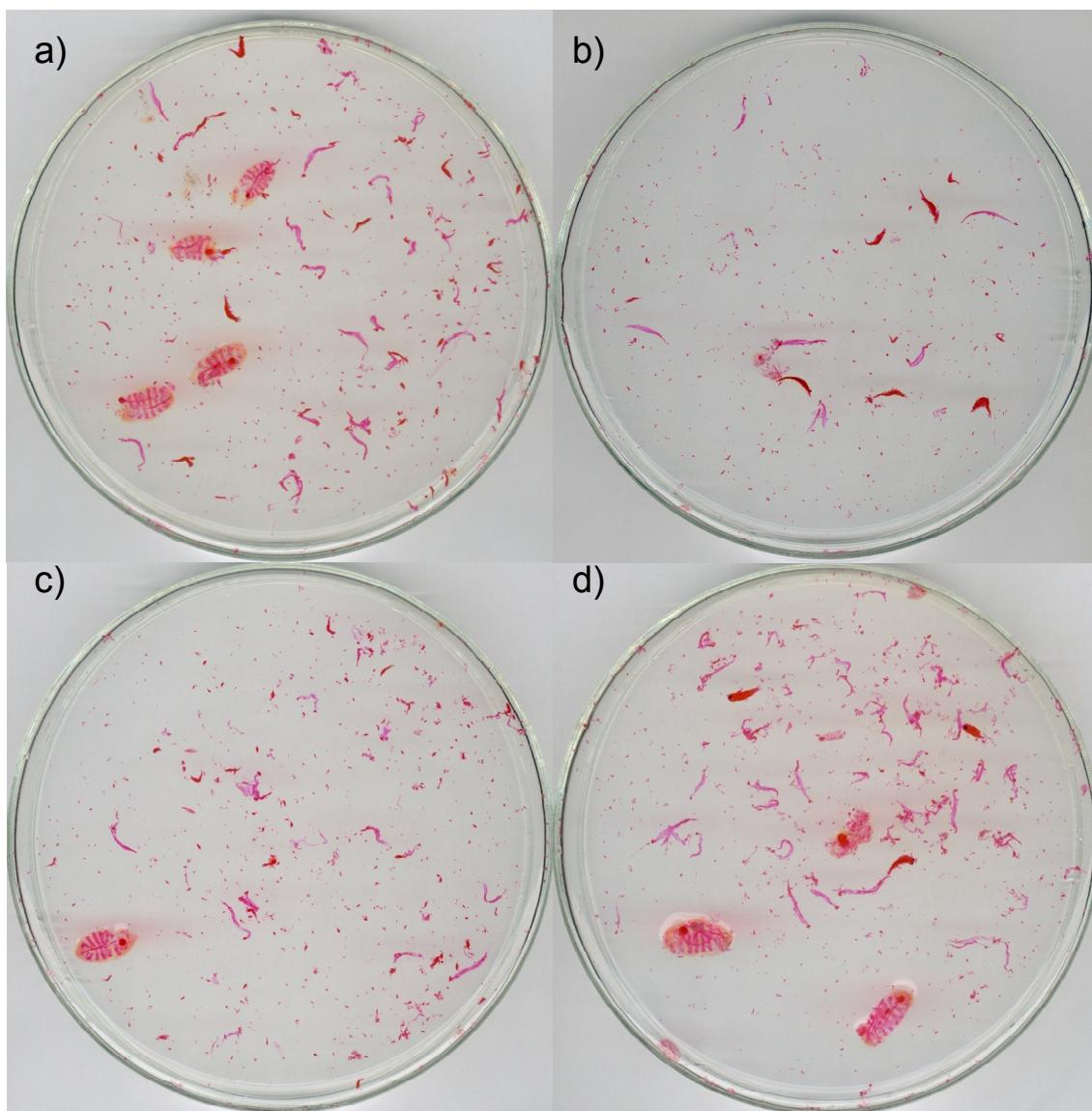


Figure D.5. Scanned images of zooplankton samples from Alboran Sea analysed using the PVA: a) LH1N2 (0-20), b) LH2N1 (0-20), c) LH2N1 (20-40) and d) LH1D2 (20-40). Depth intervals sampled are indicated in brackets. Image c) corresponds to an example of large gelatinous zooplankton identifiable in the Excel file while the opposite situation is shown in image b). Images a) and d) are intermediate examples.

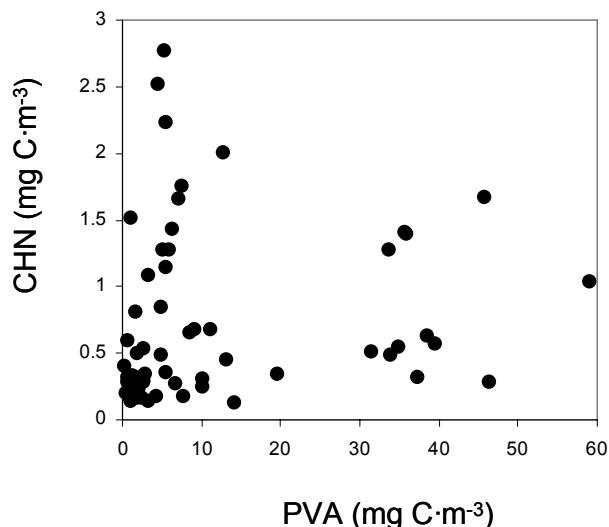


Figure D.6. Comparison of measurements from CHN versus “corrected” PVA estimation of carbon biomass from Alboran Sea samples.

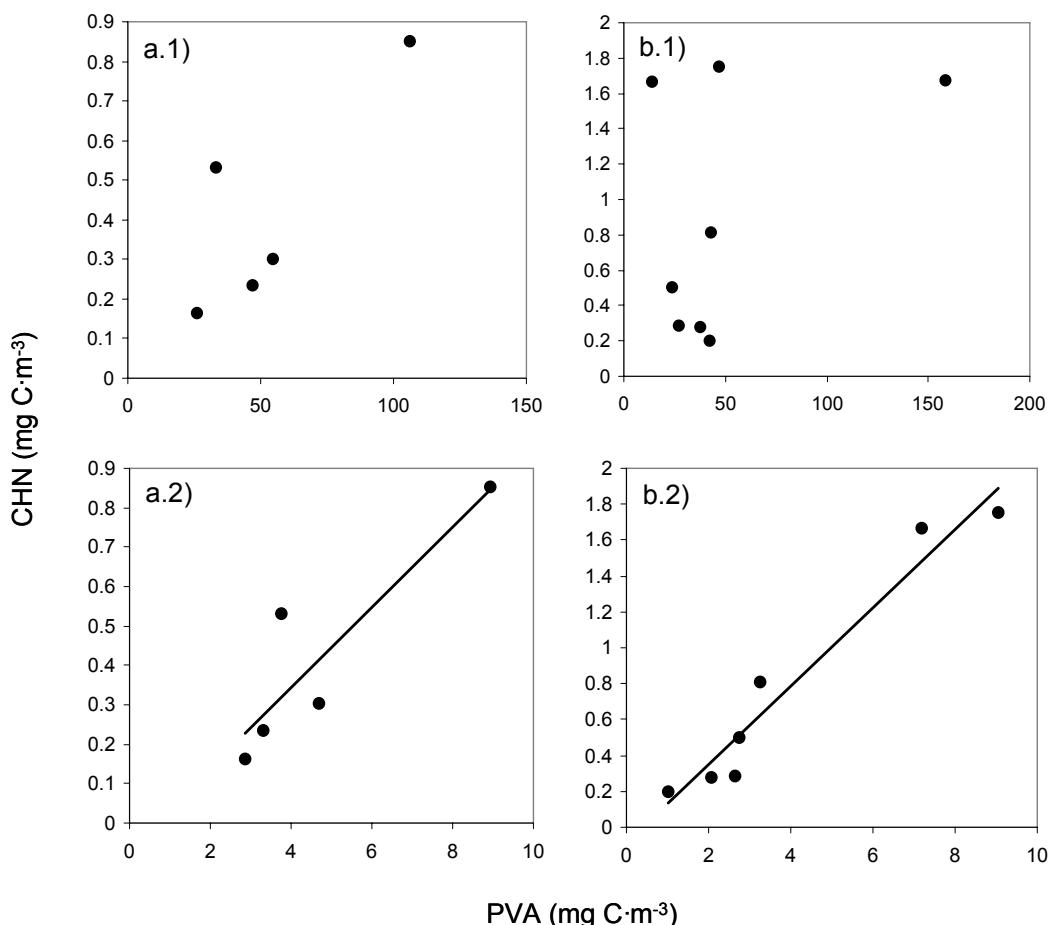


Figure D.7. Comparison of measurements from CHN versus “non-corrected” (1) and “corrected” (2) PVA estimation of carbon biomass, corresponding to hauls a) LH2D2 and b) LH2N1. In haul LH2D2 only five data have been plotted, corresponding to the five depth intervals sampled. In haul LH2N1 data corresponding to the sampled interval 0–20 meters depth was not included (see text for details). The solid line is the least squares (model 1) regression: [$y = 0.102x - 0.062$, $r^2 = 0.80$, not significant] in a1) and [$y = 0.218x - 0.086$, $r^2 = 0.95$, $P < 0.001$]. Regression statistics are given in table D.4.

D.-4.- Discussion.*Abundance.*

Concerning total zooplankton abundance, the best result was achieved for samples from the Strait of Gibraltar (figure D.2; tables D.1 and D.2). The excellent correlation observed between both approaches was possibly a consequence of the analysis procedures carried out with this sample set. Previous to the analysis, zooplankton samples from Gibraltar Strait were separated in two fractions: smaller than 1000 µm and larger than 1000 µm. Additionally, in six of the eleven samples considered the organisms counted were formerly separated in taxonomic categories. Thus, though the results shown in this paper correspond to the whole sample (expressed as the sum of both fractions) the PVA analysis was done using size-fractioned samples, in some cases in which only specific kinds of organisms appeared. Probably, both procedures allowed a better recognition of zooplankton by the PVA. A similar procedure was carried out with L4 samples, with good results. By dividing the sample into several fractions we make it more homogeneous which could increase the PVA capability for discriminating and counting the individuals, resulting in a better accuracy.

The remaining sample sets showed different levels of similarity between both methods, with significant correlations for most samples from L4 Station and the Alboran Sea. Probably, the most interesting feature concerning the PVA counting capability was observed in Alboran and Canary datasets, since most of the divergences obtained in our study corresponded to those locations (figure D.2). Though both datasets showed similar taxonomic compositions several features seem to indicate that this is not a limiting factor for PVA counting capability. First of all, the results obtained at L4 Station, with a higher diversity of major groups, support the ability of the PVA automatic recognition system to analyse zooplankton samples whatever their taxonomic composition. Secondly, the taxonomic analysis of Alboran and Canary samples showed similar compositions than observed in the Strait of Gibraltar, for which there was the best correlation. Finally, considering other studies which have used the PVA for counting zooplankton (San Martin et al., 2006a,b; Fileman et al., 2007), with satisfactory results, taxonomic composition does not seem to be a significant problem for PVA analysis (Boyra et al., 2005).

The lack of functional relationships (table D.2) between both approaches coincided with higher abundances from the PVA analysis compared to the manual counts. This circumstance, also observed in Alboran samples with significant regressions but parameters different from the 1:1 fit equation, could be explained by the fact that the PVA counts all the particles in the sample while a human analyst considers only the objects which can be recognised and identify as organisms. This factor illustrates the importance of establishing the correct performance of the software prior to sample analysis in order to obtain the most suitable values of software parameters. In our study the value used for the minimum area was 4. Considering an image resolution of 600 dpi, (that is 23.622 pixels per millimetre), the PVA processes objects of a minimum size of 170 µm of ESD. Since the mesh size utilized to collect zooplankton samples was 200 µm, objects smaller than that size could correspond to fragments of organisms which were not considered during the manual counting.

Biomass.

As was the case with total zooplankton abundances, the comparison of carbon biomass estimated from PVA and CHN showed different results depending on the origin of samples (figure D.4; table D.4). A good relationship, with a statistically significant linear regression ($P<0.001$), was obtained for L4 samples collected in 1997 and 1998 (figure D.4a; table D.4). In contrast, no relation was observed in Canary or Alboran datasets. Apart from the lack of a relationship, the most notable feature observed in our analysis was the large differences in biomass levels derived from size-based estimates using PVA. At Station L4 PVA estimates were lower than CHN measurements, whilst in the Canary samples, and particularly in the Alboran Sea, they were higher than directly determined CHN (figure D.4b).

Our results suggest that such differences could be due to the presence of gelatinous zooplankton in the samples (table D.5). At Station L4, with the exception of several samples, the gelatinous fraction was mainly composed of chaetognaths and/or medusae, while in the Canary samples the highest abundances corresponded to appendicularia and chaetognaths. The high abundance of gelatinous zooplankton in the Canary samples (ranging between 5.19% and 13.03%) could cause a slight overestimation of carbon biomass from the PVA. This factor might have been especially important in the Alboran samples where PVA derived estimates were much higher than the direct CHN

measurements (figure D.4c). Thus, the gelatinous fraction, with the chaetognaths as the predominant group, was more abundant in samples with large divergences between both approaches. Especially significant was the presence of large salps, which probably caused the pronounced overestimation of biomass by the PVA (figure D.7) in the Alboran samples. Such differences seem to indicate that the loss of organic matter upon preservation is not very important, which has been described as a significant factor in carbon underestimations in previous works (Williams and Robins, 1982; Johnston and Mathias, 1993; Stoecker et al., 1994).

Since we assumed a spherical shape, the ESD was used as size descriptor to estimate zooplankton biovolume. Nonetheless, since zooplankton are formed by many shapes such descriptor is not always the most suitable to obtain accuracy measurements (Sprules et al., 1998; Liebig et al., 2006; Patoine et al., 2006). This topic has been recently considered by Mustard and Anderson (2005), who obtained better relations between Optical Plankton Counter (OPC) and net measured biovolumes when zooplankton was represented by spheroids rather than spheres. However, their results were strengthened by the fact that the community analysed was dominated by a single species of elongate and ellipsoid copepod. In contrast, the diverse range of organisms included in our analysis required the application of a general and commonly used (Sieburth et al., 1978; Nogueira et al., 2004; San Martin et al., 2006a,b) morphometric model such as the ESD; this was more so as the identification procedure was not used and therefore the application of specific shapes was not possible. In any case, the PVA allows other several size descriptors to be obtained, such as particle area, or minor and major axis, which can be used to estimate biovolume according to taxon specific shapes. For instance, Fileman et al. (2007) used the organism area to estimate protozooplankton biovolume, with satisfactory results.

On the other hand, it is well known (Mullin and Evans, 1974; Gorsky et al., 1988; Heron et al., 1988) that size-carbon relationships usually vary according to taxon. Consequently, different gelatinous taxa may have very different carbon-volume relationships. Since our study has focused on the PVA counting and sizing capability, the application of taxon-specific relationships between biovolume and carbon content was not possible. Therefore different fixed ratios for all gelatinous (Alcaraz et al., 2003) and for all non-gelatinous plankton (Parsons et al., 1984) were used. Nonetheless, our

analysis has shown good carbon biomass estimations from the PVA when the gelatinous zooplankton composition was not so critical (Station L4). Similar results were obtained by San Martin (2005) with zooplankton samples collected during several Atlantic Meridional Transect cruises. Additionally, the application of specific volume-carbon conversion factors to PVA size measurements was also shown by Fileman et al. (2007). Thus, our analysis suggests that divergences between PVA and CHN analyses are a consequence of the zooplankton composition and the biovolume-carbon content ratio rather than the PVA sizing capability.

The analysis described here has shown the strength of the PVA recognition approach for counting and sizing zooplankton samples. Detected divergences were due to sample handling, software threshold configuration and sample composition rather than limitations of the PVA capability. These results and the considerable reduction of the time required for the analysis make this software a useful tool for zooplankton studies. Furthermore, the free availability and the simplicity of the method, whereby only a commercial scanner and a computer are necessary, provides important advantages (low cost and portability) in relation to other analysis techniques, such as the OPC (Herman, 1992) or the ZOOSCAN (Grosjean et al., 2004), which requires specific instrumentation. Nonetheless, certain aspects must be improved to estimate biomass from digitised images and to obtain satisfactory classification procedures. These are the goal of several emerging imaging systems such as ZooImage (<http://www.sciviews.org/zooimage/index.html>) and Flamingo (Glez Taboada et al., 2007). The ZooImage, which includes PVA utilities, is developing recognition methods based on different scanning parameters such as image resolution and variations of the coloration of organisms (Plourde et al., 2008). Such approaches represent a great potential for zooplankton analysis in the future.

CONCLUSIONS

1.- Despite most of the physical features of the Alboran Sea can be considered as stationary, the comparison of OMEGA and BIOMEGA cruises shows the highly dynamic character of the zone. The Alboran Sea circulation pattern is determined by the presence of the AJ-WAG system. In OMEGA cruise, an almost steady state situation, mesoscale hydrodynamics were characterized by well defined gyres and fronts with a strong three-dimensional circulation. On the contrary, during BIOMEGA cruise, the absence of the AJ-WAG system caused a significant distortion of physical features and determined less energetic hydrodynamics.

2.- Changes in the basin-scale circulation were reflected in the biological patterns. Under well-defined mesoscale dynamics the phytoplankton distribution was clearly related to physical features, with a strong gradient between the WAG and the front. The final dissipating stage of the WAG altered the phytoplankton distribution pattern, and caused a significant increase of phytoplankton densities as a consequence of the associated decrease of the flux of Atlantic waters through the basin.

3.- The migration of the WAG also resulted in a less persistent and intensive vertical dynamics. The variation of phytoplankton response to ageostrophic motion, regarding the stationary situation of mesoscale features, seems to be a consequence of differences in the residence time of phytoplankton biomass under upward or downward conditions.

4.- Mesoscale vertical dynamics included in our model are able to simulate the size structure of phytoplankton obtained in the Alboran Sea in stationary situations. Consistent differences in the size-abundance spectra between upward and downward areas are reproduced during the whole simulation. Likewise, simulated distributions of particles seem to be more influenced by the allometric character of particles growth than by the growth-depth relationship.

5.- Our results suggest a food-related vertical distribution of zooplankton and the absence of daily vertical migration in the Alboran Sea during BIOMEGA cruise. The alteration of that diel cycle could reflect the influence of the ageostrophic circulation on the zooplankton distribution. Nevertheless, the displacement of physical features during the sampling does not allow establishing any definitive conclusions about the impact of mesoscale hydrodynamics on the zooplankton community during our study.

6.- The analysis of the Plankton Visual Analyser described in this thesis has shown the strength, after the consequent adjustments, of that recognition approach for counting and sizing zooplankton samples. These results and the simplicity of the method (only a scanner and a computer are necessary) make this automatic imagery analysis software a useful tool for zooplankton analysis.

7.- Though certain divergences were detected, our analysis suggests that they are a consequence of sample composition rather than limitations of the Plankton Visual Analyser capability. Anyhow, the development of new software would provide utilities that could account for some of the differences observed.

REFERENCES

- Acuña, J. L. 2001. Notes and Comments- Pelagic Tunicates: Why Gelatinous? *The American Naturalist*, 158 (1), 100-107.
- Alcaraz, M., Saiz, E., Calbet, A., Trepat, I., and Broglio, E. 2003. Estimating zooplankton biomass through image analysis. *Marine Biology*, 143, 307-315.
- Allen, J.I., Blackford, J.C., and Radford, P.J. 1998. An 1-D vertically resolved modelling study of the ecosystem dynamics of the middle and southern Adriatic Sea. *Journal of Marine Systems*, 18, 265-286.
- Allen, J.T., Smeed, D.A., Tintore, J., and Ruiz, S. 2001a. Mesoscale subduction at the Almeria-Oran front: Part 1. Ageostrophic flow. *Journal of Marine Systems*, 30, 263-285.
- Allen, J.T., Smeed, D.A., Nurser, A.J.G., Zhang, J.W., Rixen, M. 2001b. Diagnosis of vertical velocities with the QG omega equation: an examination of the errors due to sampling strategy. *Deep-Sea Research I*, 48, 315 - 346.
- Andersen, S., Brisson, A., Eastwood, S., Le Borgne, P., and Marsouin, A. 1998. Developments on SST retrieval over the Atlantic using geostationary and polar orbiter satellite data in the frame of Eumetsat Ocean and Sea Ice Satellite Application Facility. In: Proceedings of the 9th Conference on Satellite Meteorology and Oceanography, Paris, pp. 246–249.
- Andersen, V., Gubanova, A., Nival, P. and Ruellet, T. 2001. Zooplankton community during the transition from spring bloom to oligotrophy in the open NW Mediterranean and effects of wind events. 2. Vertical distributions and migrations. *Journal of Plankton Research*, 23, 243-261.
- Andersen, V., Devey, C., Gubanova, A., Picheral, M., Melnikov, V., Tsarin, S., and Prieur, L. 2004. Vertical distributions of zooplankton across the Almeria-Oran frontal zone (Mediterranean Sea). *Journal of Plankton Research*, 26 (3), 275-293.
- Arin, L., Morán, X.A.G., and Estrada, M., 2002. Phytoplankton size distribution and growth rates in the Alborán Sea (SW Mediterranean): short term variability related to mesoscale hydrodynamics. *Journal of Plankton Research*, 24 (10), 1019-1033.
- Arnone, R.A., Wiesenburg, D.A., and Saunders, K.D. 1990. The origin and characteristics of the Algerian Current. *Journal of Geophysical Research*, 95 (C2), 1587-1598.

References

- Ashjian, C.J., Davis, C.S., Gallager, S.M., and Alatalo, P. 2005. Characterization of the zooplankton community, size composition, and distribution in relation to hydrography in the Japan/East Sea. *Deep-Sea Research II*, 52, 1363–1392.
- Bailey, T.G., Youngbluth, M.J., and Owen, G.P. 1995. Chemical composition and metabolic rates of gelatinous zooplankton from midwater and benthic boundary layer environments off Cape Hatteras, North Carolina, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 122, 121-134.
- Banse, K. 1964. On the vertical distribution of zooplankton in the sea. *Progress in Oceanography*, 2, 53-125.
- Banse, K. 1976. Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size- a review. *Journal of Phycology*, 12, 135-140.
- Banse, K. 1982. Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in the marine pelagial. *Limnology and Oceanography*, 27, 1059-1071.
- Banse, K. 1995. Zooplankton: pivotal role in the control of ocean production. *ICES Journal of Marine Science*, 52, 265-277.
- Baretta, J.W., Ebenhöh, W., and Ruardij, P. 1995. The European Regional Seas Ecosystems Model, a complex marine ecosystem model. *Netherlands Journal of Sea Research*, 33 (3-4), 233-246.
- Baretta-Bekker, J.G., Baretta, J.W., and Ebenhöh, W. 1997. Microbial dynamics in the marine ecosystem model ERSEM II with decoupled carbon assimilation and nutrient uptake. *Journal of Sea Research*, 38, 195-211.
- Basheck, B., Send, U., García Lafuente, J., Candela, J. 2001. Transport estimates in the Strait of Gibraltar with a tidal inverse model. *Journal of Geophysical Research*, 106, 31033-31044.
- Beardsley Jr., G. F., Pack, H., Carder, E. and Lungren., B.B. 1970. Light scattering and suspended particles in the eastern equatorial Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research*, 75, 2837-2845.
- Benfield, M. C., Grosjean, P., Culverhouse, P. F., Irigoien, X., Sieracki, M. E., Lopez-Urrutia, A., Dam, H. G., Hu, O., Davis, C. S., Hansen, A., Pilskaln, C.H., Riseman, E., Schultz, H., Utgoff, P.E. and Gorsky, G. 2007. RAPID: Research on Automated Plankton identification. *Oceanography*, 20, 172-187.

- Blanco, J. M. 2001. "FACundo": a software to make size-abundance spectrums from FCS files. Disponible en <http://externos.uma.es/geml/>
- Blanco, J. M., Echevarría, F., and García, C.M. 1994. Dealing with size-spectra: some conceptual and mathematical problems. In: J. Rodríguez & W. K. W. Li (eds). The Size Structure and Metabolism of the Pelagic Ecosystem, *Scientia Marina*, 58, 17-29.
- Blasco, D., Packard, T.T., and Garfield, P.C. 1982. Size dependence of growth rate, respiratory electron transport system activity and chemical composition of marine diatoms in the laboratory. *Journal of Phycology*, 18 (1), 58-63.
- Bone, Q., Kapp, H., and Pierrot-Bults, A.C. 1991. The Biology of Chaetognaths. Oxford University Press, Oxford, 173 pp.
- Borgmann, U. 1987. Models on the slope of, and biomass flow up, the biomass size spectrum. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44 (2), 136-140.
- Boucher, J., Thiriot, A., 1972. Zooplancton et micronecton estivaux des deux cents premiers mètres en Méditerranée occidentale. *Marine Biology*, 15, 47–56.
- Boudreau, P.R., Dickie, L.M., and Kerr, S.R. 1991. Body-size spectra of production and biomass as system-level indicators of ecological dynamics. *Journal of theoretical biology*, 152, 329-359.
- Boyra, G., Irigoien, X, Aristegieta, A., and Arregi, I. 2005. Plankton Visual Analyser. *GLOBEC International Newsletter*, 11 (2), 9-10.
- Brisson, A., Le Borgne, P., and Marsouin, A. 1998. Development of algorithms for SST retrieval at O & SI SAF Low and Mid Latitudes. CMS report to EUMETSAT, Météo-France/CMS 22302, Lannion, France.
- Brucet, S., Quintana, X. D., Moreno-Amich, R., and Boix, D. 2005. Changes in the shape of zooplankton biomass-size spectra at ecological scaling in a fluctuating ecosystem (Empordà Wetlands, NE Spain). *Vie et Milieu*, 55 (1), 31-40.
- Bruno, M., Alonso, J.J., Cózar, A., Vidal, J., Echevarría, F., Ruiz, J., Ruiz-Cañavate, A., Gómez, F. 2002. The boiling-water phenomena at Camarinal Sill, the Strait of Gibraltar. *Deep-Sea Research II*, 49 (19), 4097–4113.

References

- Cano, N., 1978. Resultados de la campaña Alborán 76. Boletín Instituto Español de Oceanografía, 247, 3-50.
- Calbet, A. and Landry, M. R. 2004. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems. *Limnology and Oceanography*, 49, 51-57.
- Chang, H. F. 1997. Toxic marine phytoplankton. *Aquaculture Update*, 18, 8-10.
- Chapelle, A., Ménesguen, A., Deslous-Paoli, J.M., Souchu, P., Mazouni, N., Vaquer, A., and Millet, B. 2000. Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oysters farming and inputs from the watershed. *Ecological Modelling*, 127, 161-181.
- Chen, F., and Annan, J.D. 2000. The influence of different turbulence schemes on modelling primary production in a 1D coupled physical-biological model. *Journal of Marine Systems*, 26, 259-288.
- Cheney, R. E., and Doblar, R. A. 1982. Structure and variability of the Alborán Sea frontal system. *Journal of Geophysical Research*, 87, 585-594.
- Chisholm, S.W., Olson, R.J., Zettler, E.Z., Goericke, R., Waterbury, J.B., and Welschmeyer, N.A. 1988. A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature*, 334, 340-343.
- Chisholm, S. W. 1992. Phytoplankton size. In: "Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea." P. G. Falkowski y A. D. Woodhead (eds). Plenum Press, New York, pp. 213-237.
- CIESM, 2005. Strategies for understanding mesoscale processes. CIESM Workshop Monographs n°27, 132 pp. Monaco (www.ciesm.org/online/monographs/villefranche.pdf)
- Cottingham, K.L. 1999. Nutrients and zooplankton as multiple stressors of phytoplankton communities: Evidence from size structure. *Limnology and Oceanography*, 44, 810-827.
- Cullen, J.J. 1982. The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll a. *Canadian Journal of fisheries and Aquatic Sciences*, 39, 791-803.

- Dam, H. G., Roman, M. R. and Youngbluth, M. J. 1995. Downward export of respiratory carbon and dissolved inorganic nitrogen by diel-migrant mesozooplankton at the JGOFS Bermuda time-series station. *Deep-Sea Research I*, 42 (7), 1187-I 197.
- Davis, C. S., Gallager, S. M., Berman, M. S., Haury, L. R., and Strickler, J. R. (1992) The Video Plankton Recorder (VPR): Design and initial results. *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 36, 67–81.
- Delgado, M., Latasa, M., and Estrada, M. 1992. Variability in the size-fractionated distribution of the phytoplankton along the Catalan front on the north-west Mediterranean. *Journal of Plankton Research*, 14, 753-771.
- Dickie, L.M., Kerr, S.R., and Boudreau, P.R. 1987. Size-dependent processes underlying regularities in ecosystem structure. *Ecological Monographs*, 57, 233-250.
- Duarte, C. M., Agustí, S., and Peters., H. 1987. An upper limit to the abundance of aquatic organisms. *Oecologia*, 74, 272-276.
- Dubelaar, G., Groenewegen, A.C., Stokdijk, W., Engh, G.J., Visser, W.M. 1989. Optical Plankton Analyser: A Flow Cytometer for Plankton Analysis, II: Specifications. *Cytometry*, 10, 529-539.
- Echevarría, F., Lafuente, J.G., Bruno, M., Gorsky, G., Goutx, M., González, N., García, C.M., Gómez, F., Vargas, J.M., Picheral, M., Striby, L., Varela, M., Alonso, J.J., Reul, A., Cózar, A., Prieto, L., Sarhan, T., Plaza, F., Jiménez-Gómez, F. 2002. Physical-biological coupling in the Strait of Gibraltar. *Deep-Sea Research II*, 49, 4115-4130.
- Elser, J.J., and Urabe, J. 1999. The stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling: Theory, observations, and consequences. 1999. *Ecology*, 80 (3), 735-751.
- Eppley, R.W., and Peterson, B.J. 1979. Particulate organic matter flux and particulate new production in the deep ocean. *Nature*, 282, 677-680.
- Estrada, M., Marrasé, C., Latasa, M., Berdalet, E., Delgado, M., and Riera, T. 1993. Variability of deep chlorophyll maximum characteristics in the Northwestern Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 92, 289-300.
- Estrada, M., and Berdalet, E. 1997. Phytoplankton in a turbulent world. *Scientia Marina*, 61, 125-140.

References

- Fabres, J., Calafat, A., Sanchez-Vidal, A., Canals, M., Heussner, S. 2002. Composition and spatio-temporal variability of particle fluxes in the Western Alboran Gyre, Mediterranean Sea. *Journal of Marine Systems*, 33-34, 431-456.
- Fenchel, T. 1974. Intrinsic rate of natural increase: The relationship with body size. *Oecologia*, 14, 317-326.
- Fennel, K. 2001. The generation of phytoplankton patchiness by mesoscale currents patterns. *Ocean dynamic*, 52, 58-70.
- Fernández-Álamo, M.A., and Färber-Lorda, J. 2006. Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69, 318–359.
- Fernández, C., Thyssen, M., and Denis, M. 2008. Microbial community structure along 18°W (39°N-44.5°N) in the NE Atlantic in late summer 2001 (POMME programme). *Journal of Marine Systems*, 71, 46-62.
- Fielding, S., Crisp, N., Allen, J.T., Hartman, M.C., Rabe, B., and Roe, H.S.J. 2001. Mesoscale subduction at the Almeria–Oran front Part 2. Biophysical interactions. *Journal of Marine Systems*, 30, 287–304.
- Fileman, E., Smith, T., and Harris, R. (2007) Grazing by *Calanus helgolandicus* and *Para-Pseudocalanus* spp. on phytoplankton and protozooplankton during the spring bloom in the Celtic Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 348, 70-84.
- Flexas, M.M., Gomis, D., Ruiz, S., Pascual, A., and León, P. 2006. In situ and satellite observations of the eastward migration of the Western Alboran Sea Gyre. *Progress in Oceanography*, 70, 486–509.
- Folt, C., and Burns, C. 1999. Biological drivers of zooplankton patchiness. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 300–305.
- Font, J., Rousseau, S., Shirasago, B., García-Górriz, E., and Haney, R.L. 2002. Mesoscale variability in the Alboran Sea: Synthetic aperture radar imaging of frontal eddies. *Journal of Geophysical Research*, 107, C6, 3059.
- Forward, R.B. 1988. Diel Vertical Migration: Zooplankton photobiology and behavior. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 26, 361-393.

- Gaedke, U. 1992. The size distribution of plankton biomass in a large lake and its seasonal variability. *Limnology and Oceanography*, 37, 1202-1220.
- Gaedke, U. 1993. Ecosystem analysis based on biomass size distributions: A case study of a plankton community in a large lake. *Limnology and Oceanography*, 38, 112-127.
- Gallienne, C.P., and Robins, D.B. 2001. Is Oithona the most important Copepod in the world's oceans? *Journal of Plankton Research*, 23 (12), 1421-1432.
- Gallienne, C.P., Robins, R.S., Woold-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 Part II: Topical Studies in Oceanography*, 48 (4-5), 925-949.
- García, A., J.P. Rubín, and Rodríguez, J. 1987. La puesta de la sardina en el Mar de Alborán en Noviembre de 1984 (Resultados de la campaña Ictio-Med 84). *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 51, 18pp.
- García, C. M., Jiménez-Gómez, F., Rodríguez, J., Bautista, B., Estrada, M., García-Braun, J., Gasol, J.M., Gómez Figueiras, F., Guerrero, F., Jiménez Montes, F., Li, W.K.W., López Díaz, J.M., Santiago, G., and Varela, M. 1994. The size structure and functional composition of ultraplankton and nanoplankton at a frontal station in the Alborán Sea. Working Group 2 and 3 Report. In: J. Rodríguez & W. K. W. Li (eds). The Size Structure and Metabolism of the Pelagic Ecosystem, *Scientia Marina*, 58, 43-52.
- García, C. M., Echevarría, F. and Niell, F.X. 1995. Size structure of plankton in a temporary, saline inland lake. *Journal of Plankton Research*, 17, 1803-1817.
- García-Lafuente, J., Cano, N., Vargas, M., Rubin, J.P., and Hernandez-Guerra, A. 1998, Evolution of the Alborán Sea hydrographic structures during July 1993. *Deep-Sea Research I*, 45 (1), 39-65.
- García-Lafuente, J., Delgado, J., Vargas, J.M., Vargas, M., Plaza, F., and Sarhan, T. 2002. Low frequency variability of the exchanged flows through the Strait of Gibraltar during CANIGO. *Deep Sea Research II*, 49 (19), 4051-4067.
- Gardner, M.B. 1981. Mechanisms of Size Selectivity by Planktivorous Fish: A Test of Hypotheses. *Ecology*, 62 (3), 571-578.

References

- Gascard, J., and Richez, C. 1985. Water masses and circulation in the western Alboran Sea and in the Strait of Gibraltar. *Progress in Oceanography*, 15, 157-216.
- Gaudy, R., and Youssara, F. 2003. Variations of zooplankton metabolism and feeding in the frontal area of the Alboran Sea (western Mediterranean) in winter. *Oceanologica Acta*, 26, 179-189.
- Geider, R.J., Platt, T., and Raven, J.A. 1986. Size dependence of growth and photosynthesis in diatoms: a synthesis. *Marine Ecology Progress Series*, 30, 93-104.
- Gil, J. 1985. Consideraciones acerca de un fenómeno de afloramiento en la zona noroccidental del mar de Alborán. Agosto 1982. *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 35.
- Gil, J., and Gomis, D. 1994. Circulación geoestrófica, dinámica de mesoscala y fertilización de los niveles superficiales en el sector norte del mar de Alborán. Julio 1991. *Boletín Instituto Español de Oceanografía*, 10 (1), 95-117.
- Gil, J., Valdés, L., Moral, M., Sánchez, R., and García-Soto, C. 2002. Mesoscale variability in a high-resolution grid in the Cantabrian Sea (southern Bay of Biscay), May 1995. *Deep-Sea Research I*, 49, 1591–1607.
- Gilabert, J. 2001. Short-term variability of the planktonic size structure in a Mediterranean coastal lagoon. *Journal of Plankton Research*, 23, 219-226.
- Gin, K.Y.H., Chisholm, S.W., and Olson, R.J. 1999. Seasonal and depth variation in microbial size spectra at the Bermuda Atlantic time series station. *Deep-Sea Research I*, 46, 1221-1245.
- Gómez, F., González, N., Echevarría, F., and García, C. M. 2000a. Distribution and Fluxes of Dissolved Nutrients in the Strait of Gibraltar and its Relationships to Microphytoplankton Biomass. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51, 439-449.
- Gómez, F., Echevarría F., García, C.M., Prieto, L., Ruiz, J., Reul, A., Jiménez-Gómez, F., and Varela, M. 2000b. Microplankton distribution in the Strait of Gibraltar: coupling between organisms and hydrodynamic structures. *Journal of Plankton Research*, 22, 603-617.

- Gómez, F., Gorsky, G., Striby, L., Vargas, J. M., González, N., Picheral, M., García-Lafuente, J., Varela, M. and Goutx, M. 2001. Small-scale temporal variations in biogeochemical features in the Strait of Gibraltar, Mediterranean side-The role of NACW and the interface oscillation. *Journal of Marine Systems*, 30 (3-4), 207-220.
- Gómez, F., Gorsky, G., García-Górriz, E. and Picheral, M., 2004. Control of the phytoplankton distribution in the Strait of Gibraltar by wind and fortnightly tides. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 59 (3), 485-497.
- Gomis, D., Ruiz, S., and Pedder, M.A. 2001. Diagnostic analysis of the 3D ageostrophic circulation from a multivariate spatial interpolation of CTD and ADCP data. *Deep-Sea Research I*, 48, 269-295.
- Gomis, D., Pascual, A., and Pedder, M.A. 2005. Errors in dynamical fields inferred from oceanographic cruise data Part II. The impact of the lack of synopticity. *Journal of Marine Systems*, 56, 334 – 351.
- González Taboada F., Hofer J., Alvarez-Marques F., Anadon R. 2007. A new automatic routine for zooplankton counting, measurement and identification. Ocean Biodiversity Informatics Conference, Dartmouth, Canada. (<http://www.marinebiodiversity.ca/OBI07>)
- Gorsky, G., Dallot, S., Sardou, J., Fenaux, R., Car, C., and Palazzoli, I. 1988. C and N composition of some northwestern Mediterranean zooplankton and micronekton species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 124 (2), 133-144.
- Greene, C.H. 1985. Planktivore functional groups and patterns of prey selection in pelagic communities. *Journal of Plankton Research*, 7, 35-40.
- Grosjean, P., Picheral, M., Warembourg, C., and G. Gorsky. 2004. Enumeration, measurement, and identification of net zooplankton samples using the ZOOSCAN digital imaging system. *ICES Journal of Marine Science*, 61, 518-525.
- HABES Projec. 2004. Final report of the Harmful Algal Bloom Expert System (HABES) project, pp. 399. (<http://www.habes.net>)
- Halliday, N., Coombs, S. H., and Smith, C. 2001. A comparison of LHPR and OPC from vertical distribution sampling of zooplankton in a Norwegian fjord. *Sarsia*, 86, 87-99.
- Hansen, J., Fung, I., Lacis, A., Rind, D., Lebedeff, S., Ruedy, R., Russell, G., and Stone, P. 1988. Global climate changes as forecast by the Goddard Institute for Space Studies three dimensional model. *Journal of Geophysical Research*, 93, 9341-9364.

References

- Hansen, B., Bjørnseth, P. K., and P. J. Hansen. 1994. The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnology and Oceanography*, 39, 395-403.
- Harris, R.P., Wiebe, P.H., Lenz, J., Skodal H.R. and Huntley M. 2000. ICES Zooplankton Manual. Academic Press, New York, 684 pp.
- Haury, L.R., McGowan, J.A., and Wiebe, P.H. 1978. Patterns and process in the time-space scales of plankton distributions. In: *Spatial patterns in plankton communities*, J.H. Steele (ed).. Plenum Press, New York., pp. 277-327.
- Haury, L.R. 1982. Mesoscale processes: some biological and physical connections. *EOS*, 63 (18), 267-269.
- Hays, G. C., Kennedy, H., and Frost, B.W. 2001. Individual variability in diel vertical migration of a marine copepod: why some individuals remain at depth when others migrate. *Limnology and Oceanography*, 46, 2050-2054.
- Hays, G.C. 2003. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia*, 503 (1-3), 163-170.
- Heburn, G.W., and La Violette, P.E., 1990. Variations in the structure of the anticyclonic gyres found in the Alborán Sea. *Journal of Geophysical Research*, 95 (C2), 1599-1613.
- Herman, A.W. 1992. Design and calibration of a new optical plankton counter capable of sizing small zooplankton. *Deep-Sea Research I*, 39, 395-415.
- Hernández-León, S., Gómez, M., Pagazaurtundua, M., Portillo-Hahnefeld, A., Montero, I., and Almeida, C. 2001. Vertical distribution of zooplankton in Canary Island waters: implications for export flux. *Deep-Sea Research I*, 48, 1071-1092.
- Heron, A.C., McWilliams, P.S., Dal Pont, G. 1988. Length-Weight relation in the salp Thalia democratica and potential of salps as a source of food. *Marine Ecology Progress Series*, 42, 125-132.
- Holm-Hanssen, O., Lorenzen, C. J., W. Homes R., and Strickland, J. D. H. 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. *Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 187, 9-18.
- Holton, J.R. 1979. An introduction to dynamic meteorology. Second edition. Academic Press, San Diego. 391 pp.
- <http://www.azti.es/>. 2005. Plankton Visual Analyser (PVA) Software.

- Huntley, M.E., Zhou, M., and Nordhausen, W. 1995. Mesoscale distribution of zooplankton in the California Current in late spring, observed by Optical Plankton Counter. *Journal of Marine Research*, 53, 641-674.
- Huntley M. E., González, A., Zhou, M., and Irigoien, X. 2000. Zooplankton dynamics in a mesoscale eddy-jet system off California. *Marine Ecology Progress Series*, 201, 165–178.
- Ikeda, T. 1985. Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. *Marine Biology*, 85, 1-11.
- Irigoien, X., Grosjean, P., and Lopez Urrutia, A. 2006. Report of a GLOBEC/SPACC workshop on image analysis to count and identify zooplankton, November 2005, San Sebastian, Spain, pp. 21.
- Jackson, G.A. 1995. Comparing observed changes in particle size spectra with those predicted using coagulation theory. *Deep Sea Research II*, 42, 159-184.
- Jacquet, S., Prieur, L., Avois-Jacquet, C., Lennon J.F., and Vaulot D. 2002. Short-timescale variability of picophytoplankton abundance and cellular parameters in surface waters of the Alboran Sea (western Mediterranean). *Journal of Plankton Research*, 24(7), 635-651.
- Jeffers, J. 1978. An Introduction to System Analysis: with ecological applications. Edward Arnold, 198p.
- Jiménez Gómez, F. 1995. Estructura de tamaños y dinámica del ultrapláncton en el ecosistema pelágico. Tesis Doctoral. Universidad de Málaga.
- Johnston, T.A., and Mathias, J.A. 1993. Length reduction and dry weight loss in frozen and formalin-preserved larval walleye, *Stizostedion vitreum* (Mitchill), *Aquaculture Research*, 24, 365-371.
- Jurgens, K., Arndt, H., and Rothhaupt, K.O. 1994. Zooplankton-mediated changes of bacterial community structure. *Microbial Ecology*, 27, 27-42.
- Kerr, S. R. 1974. Theory of size distribution in ecological communities. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 31, 1859-1862.
- Kiørboe, T. 1993. Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. *Advances in Marine Biology*, 29, 1-72.
- Kirk, J.T.O. 1994. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press. 528 pp

References

- Kranck, K., and Milligan, T. 1990. Macroflocs from diatoms: In-situ photography of particles in Bedford Basin, Nova Scotia. *Marine Ecology Progress Series*, 44, 183-189.
- La Violette, P.E. 1984. The advection of submesoscale thermal features in the Alboran Sea gyre. *Journal of Physical Oceanography*, 14, 550-565.
- Labat, J.P., Mayzaud, P., Dallot, S., Errhif, A., Razouls, S., and 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 I*, 49, 735–749.
- Lacombe, H., and Richez, C. 1982. The regime of the Strait of Gibraltar. In: Nihoul, J.C.J. (Ed.), *Hydrodynamics of Semi-enclosed Seas*. Elsevier, Amsterdam, pp. 13–73.
- Lampitt, R.S., Hillier, W.R., and Challenor, P.G. 1993. Seasonal and diel variation in the open sea concentration of marine snow aggregates. *Nature*, 362, 737-739.
- Lanoix, F. 1974. Projet Alboran. Etude hydrologique et dynamique de la Mer d'Alboran. NATO Technical Report, 66. Brussels, 39 pp.
- Laws, E. A., and Archie, J. W. 1981. Appropriate use of regression analysis in marine biology. *Marine Biology*, 65, 13–16.
- Leach, H. 1987. The diagnosis of synoptic scale vertical motion in the seasonal thermocline. *Deep Sea Research I*, 34, 2005-2017.
- Le Borgne, R., Herblant, A., Le Bouteiller, A. and Roger, C., 1983. Biomasse, excrétion et production du zooplanctonmicronecton hauturier du Golfe de Guinéé. *Oceanogr. Trop.*, 18, 419-460.
- Legendre, L. and Le Fèvre, J. 1989. Hydrodynamical singularities as controls of recycled versus export production in oceans. In: “Productivity of the Ocean: Present and Past.” W. H. Berger, V. S. Smetacek y G. Wefer (eds). John Wiley y Sons Limited, New York.
- Legendre, L. 1990. The significance of microalgal blooms for fisheries and for the export of particulate organic carbon in oceans. *Journal of Plankton Research*, 12(4), 681-699.
- Legendre, L., and Le Fèvre, J. 1991. From individual plankton cells to pelagic marine ecosystems and to global biogeochemical cycles, 261-300 in S. Demers, ed. Particle Analysis in Oceanography. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag.

- Lennert-Cody, C. E., and Franks, P.J.S. 1999. Plankton patchiness in high-frequency internal waves. *Marine Ecology Progress Series*, 186, 59-66.
- Leslie, P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33, 183-212.
- Li, W.K.W., Subba Rao, D.V., Harrison, W.G., Smith, J.C., Cullen, J.J. , Irwin, B., and Platt, T. 1983. Autotrophic picoplankton in the Tropical Ocean. *Science*, 219, 292-295.
- Li, W.K.W. 1994. Phytoplankton biomass and chlorophyll concentration across the North Atlantic. In: J. Rodríguez & W. K. W. Li (eds). The Size Structure and Metabolism of the Pelagic Ecosystem, *Scientia Marina*, 58, 67-79.
- Li, W.K.W. 2002. Macroecological patterns of phytoplankton in the Northwestern North Atlantic Ocean. *Nature*, 419, 154-157.
- Liebig, J.R., Vanderploeg, H.A., and Ruberg S.A. 2006. Factors affecting the performance of the optical plankton counter in large lakes: insights from Lake Michigan and laboratory studies. *Journal of Geophysical Research*, 111, C05S02, doi: 10.1029/2005JC003087
- Lohrenz, S.E., Wiesenburg, D.A., DePalma, I.P., Johnson, K.S., and Gustafson, D.E. 1988. Interrelationships among primary production, chlorophyll, and environmental conditions in frontal regions of the Western Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research*, 35 (5), 793-810.
- Longhurst, A. R. 1976. Vertical migration. In *The Ecology of the Seas*, eds. D. H. Cushing and J. J. Walsh. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 116-137.
- Longhurst, A.R., and Williams, R. 1976. Improved filtration systems for multiple-serial plankton samplers and their deployment. *Deep-Sea Research*, 23, 1067-1073.
- Longhurst, A.R. 1981. Significance of spatial variability. In: Longhurst, A.R. (Ed.). *Analysis of marine ecosystems*. Academic Press, Dartmouth, pp. 415-441.
- Longhurst, A.R., and Harrison, W.G. 1989. The biological pump: Profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Progress in Oceanography*, 22, 47-123.
- Longhurst, A. R. 1991. Role of the marine biosphere in the global carbon cycle. *Limnology and Oceanography*, 36 (8), 1507-1526.

References

- Macías, D., García, C.M., Echeverría Navas, F., Vázquez-López-Escobar, A., and Bruno Mejías, M. 2006. Tidal induced variability of mixing processes on Camarinal Sill (Strait of Gibraltar): A pulsating event. *Journal of Marine Systems*, 60, 177-192.
- Macías, D, Martin, A.P., García-Lafuente, J., García, C.M., Yool, A., Bruno, M., Vázquez-Escobar, A., Izquierdo, A., Sein, D.V. and Echevarría F. 2007. Analysis of mixing and biogeochemical effects induced by tides on the Atlantic–Mediterranean flow in the Strait of Gibraltar through a physical-biological coupled model. *Progress in Oceanography*, 74 (2-3), 252-272.
- Madin, L.P. and Kremer, P. 1995. Determination of the filter feeding rates of salps (Tunicata, Thaliacea). *ICES Journal of Marine Science*, 52, 583-595.
- Makarieva, A.M., Gorshkov, V. G., and Li, B.L. 2004. Body size, energy consumption and allometric scaling: A new dimension in the diversity-stability debate. *Ecological Complexity*, 1, 139-175.
- Malone, T.C. 1971. The relative importance of nanoplankton and net plankton as primary producers in the California Current system. *Fisheries Bulletin US*, 69, 799–820.
- Malone, T.C. 1980. Algal size. In: Morris, I. (Ed.), *The Physiological Ecology of Phytoplankton*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 133-463.
- Mann, K.H., and Lazier, J.R.N. 1991. *Dynamics of Marine Ecosystems, Biological-Physical Interactions in the Oceans*. Blackwell Scientific Publications, Boston, 466 p.
- Martin, A.P., and Richards, K.J. 2001. Mechanisms for vertical nutrient transport within a North Atlantic mesoscale eddy. *Deep-Sea Research II*, 48, 757-773.
- MedWM. 2001. Second Round Table on Mediterranean Water Mass Acronyms (MedWM). Grimaldi Forum, Monte Carlo, Monaco, as part of the 36 CIESM Congress, Monaco.
- Mercado, J.M., Ramírez, T., Cortés, D., Sebastián M, and Vargas-Yáñez, M. 2005. Seasonal and inter-annual variability of the phytoplankton communities in an upwelling area of the Alborán Sea (SW Mediterranean Sea). *Scientia Marina*, 69 (4), 451-465.
- Miller C. B. 2004. *Biological Oceanography*. Blackwell Publishing, Oxford. 402 pp.
- Minas, H.J., Coste, B., Le Corre, P., Minas, M., Raimbault, P. 1991. Biological and geochemical signatures associated with the water circulation through the Strait of Gibraltar and in the western Alboran Sea. *Journal of Geophysical Research*, 96, 8755-8771.

- Mitchell, J.F.B., 1989. The “greenhouse” effect and climate change. *Reviews of Geophysics*, 27, 115-139.
- Molinero, J.C., Ibanez, F., Souissi, S., Bosc, E., and Nival, P. 2008. Surface patterns of zooplankton spatial variability detected by high frequency sampling in the NW Mediterranean. Role of density fronts. *Journal of Marine Systems*, 69 (3-4), 271-282.
- Moore, L.R., Goericke, R., and Chisholm, S.W. 1995. Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*: influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptive properties. *Marine Ecology Progress Series*, 116, 259-275.
- Morán, X.A.G., and Estrada, M. 2001. Short-term variability of photosynthetic parameters and particulate and dissolved primary production in the Alboran Sea (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 212, 53-67.
- Morán X.A.G., Taupier-Letage, I., Vázquez-Domínguez, E., Ruiz, S., Arin, L., Raimbault, P., Estrada, M. 2001. Physical-biological coupling in the Algerian Basin (SW Mediterranean): Influence of mesoscale instabilities on the biomass and production of phytoplankton and bacterioplankton. *Deep-Sea Research I*, 48, 405-437.
- Moss, B. 1995. The microwaterscape. A four-dimensional view of interactions among water chemistry, phytoplankton, periphyton, macrophytes, animals and ourselves. *Water Science and Technology*, 32 (4), 105-116.
- Mullin, M.M. and Evans, P.M. 1974. The use of a deep tank in plankton ecology 2. Efficiency of a. planktonic food chain. *Limnology and Oceanography*, 19, 902-911.
- Mustard, A.T., and Anderson, T.R. 2005. Use of spherical and spheroidal models to calculate zooplankton biovolume from particle equivalent spherical diameter as measured by an optical plankton counter. *Limnology and Oceanography Methods*, 3, 183-189.
- Newell, G.E. & Newell R.C. 1979. Marine plankton, a practical guide. Hutchinson of London. 244pp.
- Nogueira, E., González-Nuevo, G., Bode, A., Varela, M., Morán, X G., and Valdés, L. 2004. Comparison of biomass and size spectra derived from optical plankton counter data and net samples: application to the assessment of mesoplankton distribution along the Northwest and North Iberian Shelf. *ICES Journal of Marine Science*, 61, 508-517.
- Olson, R.J., Chisholm, S.W., Zetter, E.R., Altabet, M.A., and Dusenberry, J.A. 1990a. Spatial and temporal distributions of prochlorophyte picoplankton in the North Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research*, 37(6), 1033-1051.

References

- Olson, R.J., Chisholm, S.W., Zetter, E.R., and Armbrust, E.V. 1990b. Pigments, size, and distribution of Synechococcus in the North Atlantic and Pacific Oceans. *Limnology and Oceanography*, 35(1), 45-58.
- Olson, R. J., Zettler, E.R., Chisholm, S.W. and Dusenberry, J.A. 1991. Advances in oceanography through flow cytometry. In: S. Demers (ed.): Particle Analysis in Oceanography. NATO Advanced Science Institutes Series, G 27: 351-399. Springer-Velag, Berlin-Heidelberg.
- Owen, R.W. 1981. Fronts and eddies in the sea: mechanisms, interactions and biological effects. In: Longhurst, A.R. (Ed.), Analysis of Marine Ecosystems. Academic Press, Dartmouth, pp. 197–233.
- Parada, M., and Cantón, M. 1998. The spatial and temporal evolution of thermal structures in the Alboran Sea Mediterranean basin. *International Journal of Remote Sensing*, 19 (11), 2119- 2131.
- Parrilla, G. 1984. Mar de Alborán. Situación del giro anticiclónico en Abril de 1980. *Boletín Instituto Español de Oceanografía*, 1 (2), 106-113.
- Parrilla, G., Kinder, T.H. 1987. Oceanografía física del Mar de Alborán. *Boletín Instituto Español de Oceanografía*, 4 (1), 133- 166.
- Parsons T. R. 1969. The use of particle size spectra in determining the structure of a plankton community. *Journal of Oceanographic Society of Japan*, 25, 172-181.
- Parsons, T.R., Takahashi, M., and Hargrave, B. 1984. Biological Oceanographic Processes, 3rd Edition. Pergamon Press, Oxford, 330pp.
- Partensky, F., Blanchot, J., Lantoine, F., Neveux, J. and Marie, D. 1996. Vertical structure of picophytoplankton at different trophic sites of the tropical northeastern Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research I*, 43(8), 1191-1213.
- Pascual, A., Gomis, D., Haney, R.L., and Ruiz, S. 2004. A quasigeostrophic analysis of a meander in the Palamós Canyon: vertical velocity, geopotential tendency and a relocation technique. *Journal of Physical Oceanography*, 34, 2274 - 2287.
- Pascual, A., Pujol, M.I., Larnicol, G., Le Traon, P.Y., and Rio, M.H. 2007. Mesoscale mapping capabilities of multisatellite altimeter missions: first results with real data in the Mediterranean Sea. *Journal of Marine Systems*, 65 (1-4), 190-211.
- Patoine, A. Pinel-Alloul, B. Methot, G., and Leblanc, M.J. 2006. Correspondence among methods of zooplankton biomass measurement in lakes: effect of community

composition on optical plankton counter and size-fractionated seston data. *Journal of Plankton Research*, 28, 695-705.

- Pearre, S., JR. 1973. Vertical migration and feeding in *Sagitta elegans* Verrill. *Ecology*, 54, 300-314.
- Pearre, S. 1979. Problems of detection and interpretation of vertical migration. *Journal of Plankton Research*, 1, 29-44.
- Peña, M.A., Lewis, M.R., and Harrison, W.G. 1990. Primary productivity and size structure of phytoplankton biomass on a transect of the equator at 135° W in the Pacific Ocean. *Deep Sea Research*, 37 (2), 295-315.
- Perkins, H., Kinder, T., and La Violette, P. 1990. The Atlantic inflow in the western Alborán Sea, *Journal of Physical Oceanography*, 20 (2), 242-263.
- Peters, R.H., 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge. 344 pp
- Pinot, J.M., Tintoré, J., López-Jurado, J.L., Fernández de Puelles, M.L., and Jansa, J. 1995. Three-dimensional circulation of a mesoscale eddy/front system and its biological implications. *Oceanologica Acta*, 18(4), 389-400.
- Piontkovski, S., Williams, R., Ignatyev, S., Boltachev, A., and Chesalin, M. 2003. Structural-functional relationships in the pelagic community of the eastern tropical Atlantic Ocean. *Journal of Plankton Research*, 25, 1021-1034.
- Pistek, P., and La Violette, P.E. 1999. Observations of the suppression of tide-generated nonlinear internal wave packets in the Strait of Gibraltar. *Journal of Marine Systems*, 20 (1-4), 113-128.
- Platt, T. and Denman, K. 1977. Organisation in the pelagic ecosystem. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 30, 575-581.
- Platt, T., and Denman, K. 1978. The structure of pelagic marine ecosystems. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions. Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 173, 60-65.
- Platt, T., Lewis, M. and Geider, R. 1984. Thermodynamics of the pelagic ecosystem: Elementary closure condition for biological production in the open ocean, p. 49-84. En Fasham, M.J.R. (ed.), Flows of energy and materials in marine ecosystems: Plenum Press, NATO Conference Series. IV Marine Sciences, 13, New York.

- Platt, T., Sathyendranath, S., White III, G.N., and Ravidran, P. 1994. Attenuation of visible light by phytoplankton in a vertically structured ocean. *Journal of Plankton Research*, 16, 1461-1487.
- Plourde, S., Joly, P., and Irigoien, X. 2008. A preliminary assessment of the performance of an automated system for the analysis of the zooplankton samples from the Gulf of St. Lawrence, Northwest Atlantic. *Atlantic Zone Monitoring Program* (AZMP) Bulletin, 7, 42-47.
- Pollard, R.T. and Regier, L. 1992. Vorticity and vertical circulation at on ocean front. *Journal of Physical Oceanography*, 22, 609-625.
- Pond, S., and Pickard, G.L. 1983. Introductory Dynamical Oceanography. 2nd edition. Pergamon, Oxford, 329 pp.
- Prieto, L., García, C.M., Corzo, A., Ruiz, J., Echevarría, F. 1999. Phytoplankton, bacterioplankton and nitrate reductase activity in relation to physical structure in the northern Alborán Sea and Gulf of Cadiz. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 15, 401-411.
- Prieur, L., and Sournia, A. 1994. 'Almofront-1' (April-May 1991): an interdisciplinary study of the Almeria-Oran geostrophic front, SW Mediterranean Sea. *Journal of Marine Systems*, 5, 187-203.
- PVA (2005) Plankton Visual Analyser (PVA) Software. <http://www.azti.es/>
- Quay, P.D., Tilbrook, B., and Wong, C.S. 1992. Oceanic uptake of fossil fuel CO₂: Carbon-13 evidence. *Science*, 256, 74-79.
- Quiñones, R.A., Platt, T., and Rodríguez, J. 2003. Patterns of biomass-size spectra from oligotrophic waters of the Northwest Atlantic. *Progress in Oceanography*, 57, 405-427.
- Ramírez, T., Cortés, D., Mercado, J.M., Vargas-Yáñez, M., Sebastián, M., and Liger, E. 2005. Seasonal dynamics of inorganic nutrients and phytoplankton biomass in the NW Alboran Sea. *Estuarine, Coastal an Shelf Science*, 65 654-670.
- Reul, A., Rodríguez, V., Jiménez-Gómez, F., Blanco, J.M., Bautista, B., Sarhan, T., Guerrero, F., Ruíz, J., and García-Lafuente, J. 2005. Variability in the spatio-temporal distribution and size structure of phytoplankton across an upwelling area in the NW-Alboran Sea, (W-Mediterranean). *Continental Shelf Research*, 25, 589-608.

- Reul, A., Rodríguez, J., Blanco, J.M., Rees, A., and Burkill, P.H. 2006a. Control of microplankton size structure in contrasting water columns of the Celtic Sea. *Journal of plankton research*, 28 (5), 449-457.
- Reul, A., Muñoz, M., Criado-Aldeanueva, F., Rodríguez, V. 2006b. Spatial distribution of phytoplankton <13 µm in the Gulf of Cádiz in relation to water masses and circulation pattern under westerly and easterly wind regimes. *Deep-Sea Research II*, 53, 1294-1313.
- Revelante, N., and Gilmartin, M. 1995. The relative increase of larger phytoplankton in a subsurface chlorophyll maximum of the northern Adriatic Sea. *Journal of Plankton Research*, 17, 1535-1562.
- Riandey, V., Champalbert, G., François Carlotti, F., Taupier-Letage, I., and Thibault-Both, D. 2005. Zooplankton distribution related to the hydrodynamic features in the Algerian Basin (western Mediterranean Sea) in summer 1997. *Deep-Sea Research I*, 52, 2029-2048.
- Robinson, A. R. 1983. Eddies in Marine Science. Springer-Verlag. 609 pp.
- Rodríguez, J., and Mullin M. M. 1986. Relation between biomass and body weight of plankton in a steady state oceanic ecosystem. *Limnology and Oceanography*, 31 (2), 361-370.
- Rodríguez J., F. Jiménez, B. Bautista and Rodríguez, V. 1987. Planktonic biomass spectra dynamics during a winter production pulse in Mediterranean coastal waters. *Journal of Plankton Research*, 9 (6), 1183-1194.
- Rodríguez, J., 1994. Some comments on the size-based structural analysis of the pelagic ecosystem. In: J. Rodríguez & W. K. W. Li (eds). The Size Structure and Metabolism of the Pelagic Ecosystem, *Scientia Marina*, 58, 1-10.
- Rodríguez, J., and Li, W.K.W. 1994. The size structure and metabolism of the pelagic ecosystem. *Scientia Marina*, 58.
- Rodríguez, J. 1998. Ecología. Pirámide. 337p.
- Rodríguez, J., Blanco, J.M., Jiménez-Gómez, F., Echevarría, F., Gil, J., Rodríguez, V., Ruiz, J., Bautista, B., Guerrero, F. 1998. Patterns in the size structure of the phytoplankton community in the deep fluorescence maximum of the Alboran Sea (Southwestern Mediterranean). *Deep-Sea Research I*, 45, 1577-1593.

References

- Rodríguez, J., Tintoré, J., Allen, J. T., Blanco, J. M., Gomis, D., Reul, A., Ruiz, J., Rodríguez, V., Echevarría, F., Jiménez-Gómez, F. 2001. Mesoscale vertical motion and the size structure of phytoplankton in the ocean. *Nature*, 410, 360-363.
- Rodríguez, J., Jiménez-Gómez, F., Blanco, J.M., and Figueroa, F.L. 2002. Physical gradients and spatial variability of the size structure and composition of phytoplankton in the Gerlache Strait (Antarctica). *Deep-Sea Research II*, 49, 693-706.
- Rodríguez, J. 2005. La estructura de tamaños del plancton: un tópico interdisciplinar y Margalefiano. *Ecosistemas*. 2005/1.
- Rodríguez, J.M., 1990. Contribución al conocimiento del Ictioplancton del Mar de Alborán. *Boletín Instituto Español de Oceanografía*, 6(1), 1-20.
- Rodríguez, V., Bautista, B., Blanco, J.M., Figueroa, F.L., Cano, N., and Ruíz, J., 1994. Hydrological structure, optical characteristics, and size distribution of pigments and particles, at a frontal station in the Alborán Sea. In: J. Rodríguez & W. K. W. Li (eds). The Size Structure and Metabolism of the Pelagic Ecosystem, *Scientia Marina*, 58, 31-41.
- Roman, M.R., Dam, H. G., Gauzens, A.L., Urban-Rich, J., Foley, D.G., and Dickey, T. 1995. Zooplankton variability on the equator at 140° W during JGOFS EqPac study. *Deep-Sea Research II*, 42, (2-3), 673-693.
- Roy, S., Silverberg, N., Romero, N., Deibel, D., Klein, B., Savenkoff, C., Vézina, A.F., Tremblay, J.E., Legendre, L., and Rivkin, R.B. 2000. Importance of mesozooplankton feeding for the downward flux of biogenic carbon in the Gulf of St. Lawrence (Canada). *Deep-Sea Research II*, 47 (3-4), 519-544.
- Rubín, J.P. 1997. Las larvas de peces mesopelágicos del mar de Alborán. Resultados de la campaña Ictio.Alborán 0793 y revisión histórica. *Publicaciones Especiales Instituto Español de Oceanografía*, 24, 43-52.
- Ruiz, J., García, C. M., and Rodríguez, J. 1996. Vertical patterns of phytoplankton size distribution in the Cantabrian and Balearic Seas. *Journal of Marine Systems*, 9, 269-282.
- Ruiz, J. 1997. What generates daily cycles of marine snow? *Deep-Sea Research I*, 44, 1105-1126.
- Ruiz, J., Echevarría, F., Font, J., Ruíz, S., García, E., Blanco, J.M., Jiménez-Gómez, F., Prieto, L., González-Alaminos, A., García, C.M., Cipollini, P., Snaith, H., Bartual, A., Reul, A., Rodríguez, V. 2001. Surface distribution of chlorophyll, particles and gelbstoff in the Atlantic jet of the Alborán Sea: from submesoscale to subinertial scales of variability. *Journal of Marine Systems*, 29, 277-292.

- Ruiz, J., Prieto, L., and Ortegón, F. 2002. Diatom aggregate formation and fluxes: a modelling analysis under different size-resolution schemes and empirically determined aggregation kernels. *Deep-Sea Research I*, 49, 495-515.
- Ruiz, J., and Navarro, G. 2006. Upwelling spots and vertical velocities in the Gulf of Cádiz: An approach for their diagnose by combining temperature and ocean colour and remote sensing. *Deep-Sea Research II*, 53, 1282-1293.
- Sameoto, D., Wiebe, P., Runge, J., Postel, L., Dunn, J., Miller, C., and Coombs, S. 2000. Collecting Zooplankton. In ICES Zooplankton Methodology Manual, pp. 55–82. Edited by R. Harris, P. H. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal, and M. Huntley. Academic Press, NY. 650 pp.
- San Martin, E. 2005 Latitudinal variation in plankton size spectra along the Atlantic Ocean”, PhD thesis.
- San Martin, E. and Bonnet, D. 2006. GLOBEC/SPACC workshop on image analysis to count and identify zooplankton (ZooImage). *GLOBEC International Newsletter*, 12, 32- 34.
- San Martin, E., Harris, R.P., and Irigoien, X. 2006a. Latitudinal variation in plankton size spectra in the Atlantic Ocean. *Deep Research II*, 53, 1560-1572.
- San Martin, E., Irigoien, X., Harris, R.P., López-Urrutia, A., Zubkov, M.V., and Heywood, J.L. 2006b. Variation in the transfer of energy in marine plankton along a productivity gradient in the Atlantic Ocean. *Limnology and Oceanography*, 51 (5), 2084-2091.
- Sanchez-Vidal, A., Calafat, A., Canals, M., and Fabres, J. 2004. Particle fluxes in the Almeria-Oran Front: control by coastal upwelling and sea surface circulation. *Journal of Marine Systems*, 52, 89-106.
- Sarhan, T., Lafuente, J.G., Vargas, M., Vargas, J.M., and Plaza, F. 2000. Upwelling mechanisms in the northwestern Alborán Sea. *Journal of Marine Systems*, 23 (4), 317-331.
- Sarthou, G., Timmermans K.R., Blain, S., Tréguer, P. 2005. Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review. *Journal of Sea Research*, 53, 25-42.
- Schlesinger, W.H. 1991. Biochemistry. An Analysis of Global Change. Academic Press, 443p.
- Semina, H.J. 1972. The size of phytoplankton cells in the Pacific Ocean. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 57 (2), 177- 205.

References

- Sheldon R. W., and Parsons, T.R. 1967. A Continuous size spectrum for particulate matter in the Sea. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 24 (5), 909-915.
- Sheldon R.W., Prakash, A., and Sutcliffe Jr., W.H. 1972. The size distribution of particles in the ocean. *Limnology and Oceanography*, 17, 327-341.
- Sheldon, R.W., Sutcliffe Jr., W.H., and Paranjape, M.A. 1977. Structure of pelagic food chain and relationship between plankton and fish production. *Journal of Fisheries and Research Board Canada*, 34, 2344-2353.
- Shumway, S. E. 1990. A Review of the Effects of Algal Blooms on Shellfish and Aquaculture. *Journal of World Aquaculture Society*, 21, 65-104.
- Sieburth, J.N., Smetacek, V., and Lenz, J. 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography*, 23 (6), 1256-1263.
- Siedler G., Armi L. and Müller, T.J. 2005. Meddies and decadal changes at the Azores Front from 1980 to 2000. *Deep-Sea Research II*, 52 (3-4), 583-604.
- Siegenthaler, U., and Sarmiento, S.L. 1993. Atmospheric carbon dioxide and the ocean. *Nature*, 365, 119-125.
- Silvert, W., and Platt, T. 1978. Energy flux in the pelagic ecosystem: a time-dependent equation. *Limnology and Oceanography*, 23 (4), 813-816.
- Silvert, W., and Platt, T. 1980. Dynamic energy-flow model of the particle size distribution in pelagic ecosystems. In Kerfoot, W. C., (ed.), *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. The University Press, New England, pp. 754-763.
- Skogen, M.D., Svendsen, E., Berntsen, J., Aksnes, D., and Ulvestad, K.D. 1995. Modelling the primary production in the North Sea using a coupled three dimensional physical-chemical-biological ocean model. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 41, 545-565.
- Smayda, T.J. 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanography and Marine Biology. Annual Review*, 8, 353-414.
- Sokal, R.R., and Rohlf, F.J. 2001. Biometry. 7th ed. Freeman, New York, 887 pp.
- Somavilla, R. 2007. Automatización de un método de análisis de imagen aplicado al estudio de la distribución de zooplancton en el Estrecho de Gibraltar durante un episodio de formación de ondas internas. Tesis de Licenciatura. Universidad de Cádiz.

- Southward, A.J., Langmead, O., Hardman-Mountford, N.J., Aiken, J., Boalch, G.T., Dando, P.R., Genner, M.J., Joint, I., Kendall, M.A., Halliday, N.C., Harris, R.P., Leaper, R., Mieszkowska, N., Pingree, R.D., Richardson, A.J., Sims, D.W., Smith, T., Walne, A.W. and Hawkins, S.J. (2005). Long-term oceanographic and ecological research in the western English Channel. *Advances in Marine Biology*, 47, 1-105.
- Sprules, G.W., Casselman, J. M., and S., B.J. 1982. Size distribution of pelagic particles in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40, 1761-1769.
- Sprules, G.W., and Munawar, M. 1986. Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size, and perturbation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43, 1789-1794.
- Sprules, W.G., Jin, E.H., Herman, A.W., and Stockwell, J.D. 1998. Calibration of an optical plankton counter for use in fresh water. *Limnology and Oceanography*, 43, 726-733.
- Steele, J.H. 1978. Some comments on plankton patches. In: *Spatial patterns in plankton communities*, J.H. Steele (ed).. Plenum Press, New York, pp. 1-20.
- Steinberg, D.K., Carlson, C.A., Bates, N.R., Goldthwait, S.A., Madin, L.P., and Michaels, A.F. 2000. Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Research I*, 47, 137-158.
- Sterner, R.W., and Schulz, K.L. 1998. Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check. *Aquatic Ecology*, 32, 261-279.
- Stoecker, D.K., Gifford, D.J., and Putt, M. 1994. Preservation of marine planktonic ciliates: losses and cell shrinkage during fixation. *Marine Ecology Progress Series*, 110, 293-299.
- Strass, V.H. 1992. Chlorophyll patchiness caused by mesoscale upwelling at fronts. *Deep-Sea Research*, 39, 75-96.
- Tarhan, G.A., Heywood, J.L., and Zubkov, M.V. 2006. Latitudinal changes in standing stocks of nano- and picoeukariotic phytoplankton in the Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research II*, 53, 1516-1529.
- Thibault, D., Gaudy, R., and Le Fevre, J. 1994. Zooplankton biomass, feeding and metabolism in a geostrophic frontal area (Almeria-Oran Front, western Mediterranean). Significance to pelagic food webs. *Journal of Marine Systems*, 5, 297-311.
- Thiel, H., Pfannkuche, O., Schriever, G., Lochte, K., Gooday, A.J., Hemleben, V., Mantoura, R.F.G., Turley, C.M., Patching, J.W., and Riemann, F. 1990. Phytodetritus

on the deep-sea floor in a central oceanic region of the Northeast Atlantic. *Biological Oceanography*, 6, 203-239.

- Tintoré, J., La Violette, P.E., Blade, I., and Cruzado, A. 1988. A study of an intense density front in the eastern Alborán Sea: The Almeria-Oran Front. *Journal of Physical Oceanography*, 18 (10), 1384-1397.
- Tintoré J., Gomis, D., Alonso, S, and Parrilla, G. 1991. Mesoscale dynamics and vertical motion in the Alborán Sea. *Journal of Physical Oceanography*, 2 (6), 811-823.
- Trégouboff, G., and Rose, M. 1957. Manuel de planctonologie Méditerranéenne. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- UNESCO Press. 1968. *Zooplankton sampling*, Paris, 174 pp.
- UNESCO. 1994. Protocols for the joint global ocean flux study (JGOFS) core measurements. Manuals and Guides, 29, pp. 1-170.
- Utermöhl, H. 1958. Zur vervollkommenung der quantitativen phytoplankton-methodik. *Mitteilungen/Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 9, 1-38.
- Uz, B.M., and Yoder, J.A. 2004. High frequency and mesoscale variability in SeaWiFS chlorophyll imagery and its relation to other remotely sensed oceanographic variables. *Deep-Sea Research II*, 51, 1001-1017.
- Vargas-Yáñez, M., Plaza, F., García-Lafuente, J., Sarhan, T., Vargas, J. M., and Vélez-Belchí, P. 2002. About the seasonal variability of the Alborán Sea circulation. *Journal of Marine Systems*, 35(3-4), 229-248.
- Vargas-Yáñez, M., and Sabatés, A. 2007. Mesoscale high-frequency variability in the Alboran Sea and its influence on fish larvae distributions. *Journal of Marine Systems*, 68, 421-438.
- Vaulot, D., Courties, C., and Partensky, F. 1989. A simple method to preserve oceanic phytoplankton for flow cytometric analyses. *Cytometry*, 10 (5), 629-635.
- Vazquez-Cuervo, J., Font, J., and Martínez-Benjamin, J.J. 1996. Observations on the circulation in the Alborán Sea using ERS1 altimetry and sea surface temperature data. *Journal of Physical Oceanography*, 26, 1426-1439.
- Vélez-Belchí, P., and Tintoré, J. 2001. Vertical velocities at an ocean front. *Scientia Marina*, 65, 291-300.

- Vélez-Belchí, P., Allen, J.T., and Strass, V.H. 2002. A new way to look at mesoscale zooplankton distributions: an application at the Antarctic Polar Front. *Deep-Sea Research II*, 49, 3917–3929.
- Vélez- Belchí, P., Vargas-Yáñez, M., and Tintoré, J. 2005. Observation of a western Alborán gyre migration. *Progress in Oceanography*, 66, 190-210.
- Vélez-Belchí, P.J. 2006. Vertical velocities at an ocean front. Tesis doctoral. Universidad de Las Islas Baleares.
- Videau, C., Sournia, A., Prieur, L., and Fiala, M. 1994. Phytoplankton and primary production characteristics at selected sites in the geostrophic Almeria- Oran front system (SW Mediterranean Sea). *Journal of Marine Systems*, 5, 235-250.
- Viúdez, A., and Tintoré, J. 1995. Time and space variability in the eastern Alboran Sea from March to May 1990. *Journal of Geophysical Research*, 100, C5, 8571-8586.
- Viúdez, A., Tintoré, J., and Haney, R.L. 1996a. Circulation in the Alboran Sea as determined by quasi-synoptic hydrographic observations. Part I: Three dimensional structure of the two anticyclonic gyres. *Journal of Physical Oceanography*, 26, 684-705.
- Viúdez, A., Haney, R.L., and Tintoré, J. 1996b. Circulation in the Alboran Sea as determined by quasi-synoptic hydrographic observations. Part II: Mesoscale ageostrophic motion diagnosed through density dynamical assimilation. *Journal of Physical Oceanography*, 26, 706- 724.
- Viúdez, A., Pinot, J.M., and Haney, R.L., 1998. On the upper layer circulation in the Alboran Sea. *Journal of Geophysical Research*, 103 (C10), 21653- 21666.
- Viúdez, A., Haney, R.L., and Allen, J.T. 2000. A study of the balance of horizontal momentum in a vertical shearing current. *Journal of Physical Oceanography*, 30, 572-589.
- Volterra, V. 1926. Variazione e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Tai Accad. Naz. Lincei Memorie* (ser. 6), 2, 31-113.
- Waterbury, J.B., Valois, F.W., and Franks, D.G. 1986. Biological and ecological characterization of the marine unicellular cyanobacterium *Synechococcus*. In T. Platt & W. K. W. Li (eds). *Photosynthetic picoplankton*. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 214, 71-120.
- Wiebe, P.H., and Benfield, M.C. 2003. From the Hensen net toward four-dimensional biological oceanography. *Progress in Oceanography*, 56, 7-136.

References

- Williams, R., and Robins, DB. 1982. Effects of preservation on wet weight, dry weight, nitrogen and carbon contents of *Calanus helgolandicus* (Crustacea: Copepoda). *Marine Biology*, 71, 271-281.
- Williams, R., Collins, N.R., and Conway, D.V.P. 1983. The double LHPR system, a high speed micro- and macroplankton sampler. *Deep-Sea Research*, 30(3A), 331-342.
- Williams, R., Conway, D.V.P., and Hunt, H.G. 1994. The role of copepods in the planktonic ecosystems of mixed and stratified waters of the European shelf seas. *Hydrobiologia*, 292/293, 521-530.
- Wimpenny, R.S. 1966. The plankton of the Sea. Faber & Faber Ltd, London, 160pp.
- Woods, J.D., Onken, R., and Fischer, J. 1986. Thermohaline intrusions created isopicnically at oceanic fronts are inclined to isopycnals. *Nature*, 322, 446-449.
- Yamaguchi, A., Watanabe, Y., Ishida, H., Harimoto, T., Furusawa, K., Suzuki, S., Ishizaka, J., Ikeda, T., and Takahashi M.M. 2002. Structure and size distribution of plankton communities down to the greater depths in the western North Pacific Ocean. *Deep-Sea Research II*, 49, 5513-5529.
- Yentsch, C.M., and Menzel, D.W. 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Research*, 10, 221-231.
- Yentsch, C.M, and Campbell, J.W. 1991. Phytoplankton growth: perspectives gained by flow cytometry. *Journal of Plankton Research*, 13 (Supplement), 83-108.
- Young, C.M. 2002. Atlas of marine invertebrate larvae. Academic Press. 626pp.
- Youssara, F., and Gaudy, R. 2001. Variations of zooplankton in the frontal area of the Alboran Sea (Mediterranean Sea) in winter 1997. *Oceanologica Acta*, 24 (4), 361-376.
- Zabala, L. 1999. Estudio del picoplancton autótrofo en el Golfo de Cádiz y Mar de Alborán mediante citometría de flujo. Tesis de Licenciatura. Universidad de Cádiz.
- Zabala, L. 2005. Estudio del picoplancton y nanoplancton fototrófico en el ecosistema antártico. Tesis doctoral. Universidad de Málaga.
- Zakardjan, B., and Prieur, L. 1998. Biological and chemical signs of upward motions in permanent geostrophic fronts of the Western Mediterranean. *Journal of Geophysical Research*, 103 (C12), 27849-27866.

- Zhang, X., and Dam, H.G. 1997. Downward export of carbon by diel migrant mesozooplankton in the central equatorial Pacific. *Deep-Sea Research II*, 44 (9-10), 2191-2202.
- Zhou, M. 2006. What determinates the slope of a plankton biomass spectrum?. *Journal of Plankton Research*, 28 (5), 437-448.
- Zubkov, M.V., Sleigh, M.A., Tarran, G.A., Burkill, P.H., and Leakey, R.G.J. 1998. Picoplanktonic community structure on Atlantic transect from 50°N to 50°S. *Deep-Sea Research I*, 45, 1339-1355.

APPENDICES

Appendix 1. Results of the regression of phytoplankton size-abundance spectra corresponding to OMEGA cruise. Coefficient of determination (R^2) and significance of regression model are shown, $P<0.001^{***}$.

Station	Depth (m)	y-intercept	Slope	R^2	P
E1	10	4.14	-1.109	0.99	***
E1	20	4.03	-1.136	0.99	***
E1	30	3.77	-1.028	0.97	***
E1	50	3.75	-0.962	0.98	***
E1	80	3.18	-0.958	0.95	***
E2	10	4.28	-1.047	0.98	***
E2	20	3.87	-1.012	0.97	***
E2	30	3.79	-0.912	0.94	***
E2	50	4.27	-1.048	0.93	***
E2	80	3.66	-0.918	0.98	***
E3	20	4.18	-1.078	0.98	***
E3	30	3.75	-0.939	0.98	***
E3	50	3.97	-0.965	0.97	***
E3	80	4.02	-1.017	0.98	***
E4	20	3.91	-1.049	0.99	***
E4	40	3.94	-1.079	0.98	***
E4	50	3.93	-1.085	1.00	***
E5	10	3.71	-1.001	0.97	***
E5	20	3.91	-1.083	0.98	***
E5	30	4.35	-1.209	0.98	***
E5	40	3.78	-1.000	0.99	***
E5	80	3.85	-1.061	0.99	***
E6	10	3.98	-1.079	0.98	***
E6	20	3.67	-1.001	0.98	***
E6	30	4.18	-1.068	0.99	***
E6	40	4.21	-1.077	0.98	***
E6	80	3.86	-1.113	0.97	***
E7	10	3.41	-0.946	0.98	***
E7	20	4.01	-1.093	0.99	***
E7	40	4.02	-1.048	0.99	***
E7	80	3.58	-1.051	0.99	***
E8	50	3.74	-0.957	0.96	***
E8	80	3.60	-0.955	0.97	***
E9	10	3.57	-0.980	0.99	***
E9	20	3.62	-0.942	0.96	***
E9	40	3.65	-0.977	0.99	***
E9	50	3.50	-0.947	0.98	***
E9	80	3.36	-0.961	0.97	***
E10	10	3.47	-1.006	0.98	***
E10	20	3.19	-0.886	0.98	***
E10	30	3.12	-0.886	0.97	***
E10	40	3.16	-0.867	0.96	***

Appendices

Station	Depth (m)	y-intercept	Slope	R ²	P
E10	50	2.87	-0.830	0.93	***
E10	70	3.21	-0.888	0.97	***
E11	10	3.05	-0.969	0.98	***
E11	20	3.12	-0.982	0.99	***
E11	30	2.72	-0.877	0.96	***
E11	40	2.72	-0.843	0.97	***
E11	50	3.56	-0.956	0.97	***
E12	10	2.48	-0.693	0.92	***
E12	20	3.35	-0.900	0.99	***
E12	30	3.44	-0.885	0.95	***
E12	50	3.59	-1.003	0.97	***
E12	80	3.35	-0.951	0.98	***
E13	20	3.53	-0.916	0.98	***
E13	40	2.97	-0.812	0.97	***
E13	50	3.16	-0.864	0.94	***
E13	80	2.39	-0.760	0.96	***
E14	10	3.50	-0.908	0.99	***
E14	20	3.59	-0.985	0.98	***
E14	40	3.39	-0.939	0.96	***
E14	50	3.13	-0.946	0.96	***
E14	80	3.28	-0.903	0.96	***
E15	10	3.33	-0.947	0.98	***
E15	20	2.97	-0.851	0.98	***
E15	30	3.17	-0.916	0.98	***
E15	40	3.14	-0.841	0.96	***
E15	70	2.46	-0.796	0.95	***
H1	40	4.38	-0.992	0.98	***
H2	40	4.47	-1.077	0.99	***
H3	10	4.12	-0.971	0.98	***
H3	40	4.38	-1.073	0.98	***
H4	10	4.41	-1.114	0.98	***
H4	30	4.02	-1.049	0.97	***
H4	80	3.77	-0.941	0.93	***
H5	50	3.87	-1.008	0.97	***
H6	50	3.94	-1.095	0.97	***
H7	30	3.99	-1.028	0.99	***
H7	50	3.81	-1.024	0.99	***
H8	10	3.93	-1.024	0.98	***
H8	20	4.22	-0.967	0.95	***
H8	30	4.51	-1.085	0.95	***
H8	40	3.92	-0.957	0.96	***
H9	30	3.75	-0.976	0.99	***
H9	60	3.56	-0.942	0.94	***
H10	60	2.74	-0.778	0.93	***
H11	80	2.75	-0.806	0.98	***
H12	40	3.39	-0.900	0.99	***

Station	Depth (m)	y-intercept	Slope	R ²	P
H13	10	3.87	-1.078	0.99	***
H13	30	3.90	-0.931	0.96	***
H14	30	3.40	-0.870	0.95	***
H15	50	3.38	-0.934	0.98	***

Appendix 2. Results of the regression of phytoplankton size-abundance spectra corresponding to BIOMEGA cruise. Coefficient of determination (R^2) and significance of regression model are shown, P<0.001***.

Station	Depth (m)	y-intercept	Slope	R ²	P
034	10	4.13	-1.187	0.98	***
034	20	4.56	-1.233	0.98	***
034	40	4.65	-1.142	0.98	***
034	60	3.94	-1.175	0.93	***
034	80	3.41	-1.042	0.94	***
034	100	3.26	-1.069	0.91	***
042	10	4.09	-1.194	0.97	***
042	20	4.65	-1.269	0.98	***
042	40	4.68	-1.257	0.99	***
042	60	4.42	-1.261	0.95	***
042	80	3.69	-1.090	0.94	***
042	100	3.41	-1.005	0.90	***
050	10	4.05	-1.112	0.98	***
050	20	4.20	-1.132	0.97	***
050	40	4.54	-1.080	0.96	***
050	60	3.70	-1.077	0.97	***
050	80	3.76	-1.098	0.96	***
050	100	3.88	-1.152	0.96	***
060	10	3.85	-1.060	0.98	***
060	20	4.04	-1.145	0.98	***
060	40	4.44	-1.069	0.97	***
060	60	4.35	-1.208	0.99	***
060	80	4.16	-1.109	0.98	***
060	100	3.29	-0.986	0.92	***
066	10	4.02	-1.147	0.97	***
066	20	3.91	-1.081	0.98	***
066	40	4.48	-1.016	0.95	***
066	60	3.86	-1.141	0.97	***
066	80	3.70	-1.068	0.96	***
066	100	3.75	-1.111	0.95	***
086	10	3.76	-0.974	0.97	***
086	20	3.97	-1.094	0.98	***
086	40	4.25	-1.087	0.96	***
086	60	3.69	-1.075	0.96	***
086	80	3.69	-1.096	0.96	***
086	100	3.64	-1.112	0.93	***
094	10	3.63	-1.055	0.94	***
094	20	3.85	-1.104	0.96	***

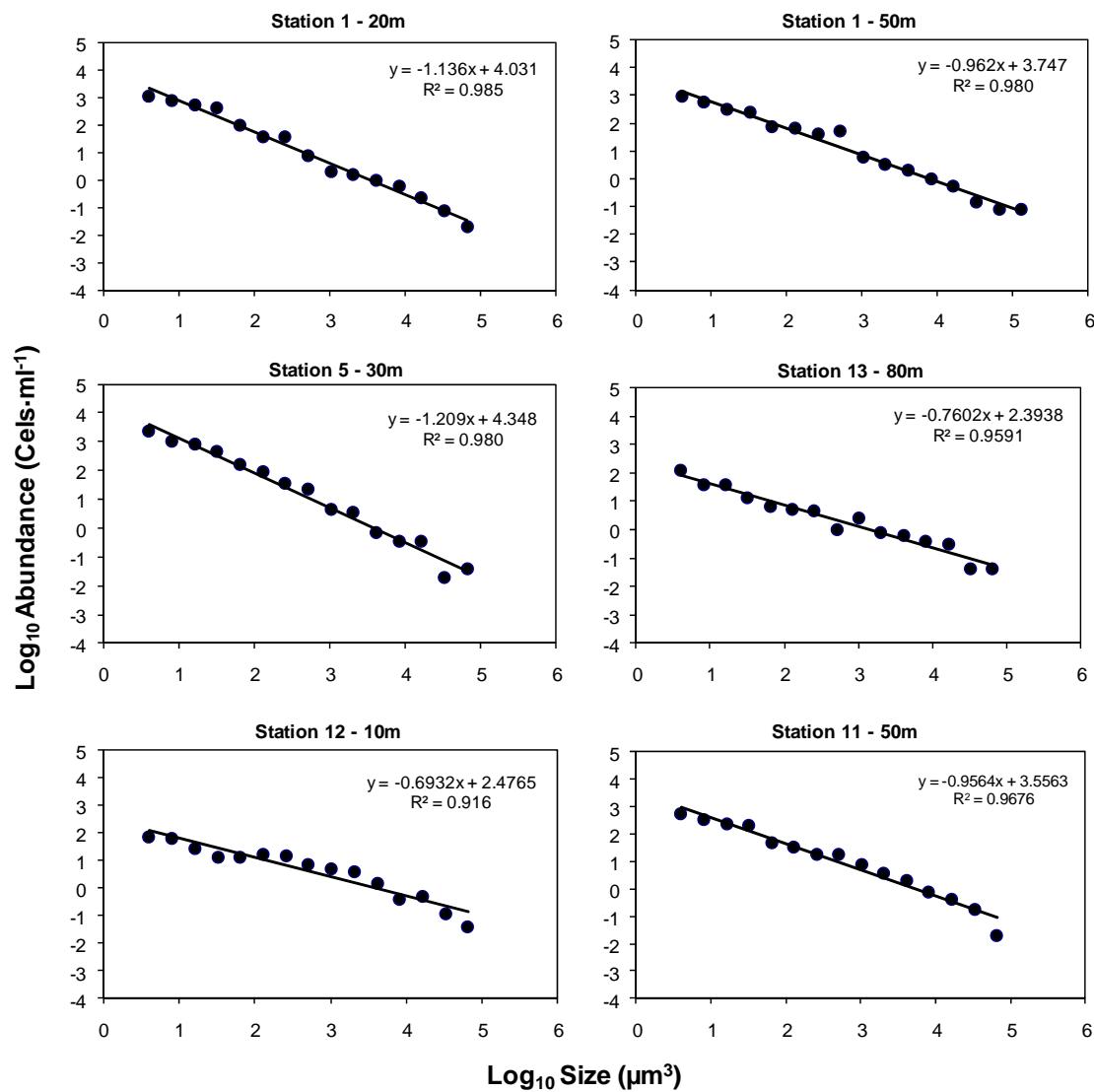
Station	Depth (m)	y-intercept	Slope	R ²	P
094	40	4.25	-1.104	0.99	***
094	60	4.10	-1.145	0.97	***
094	80	4.27	-1.240	0.97	***
094	100	3.61	-1.137	0.98	***
096	10	4.18	-1.173	0.96	***
096	20	4.13	-1.161	0.97	***
096	40	4.18	-1.017	0.97	***
096	60	4.31	-1.098	0.98	***
096	80	4.11	-1.161	0.95	***
096	100	3.58	-1.054	0.96	***
104	10	4.08	-1.119	0.97	***
104	20	4.20	-1.211	0.98	***
104	40	4.25	-0.980	0.99	***
104	60	4.01	-1.005	0.97	***
104	80	3.60	-1.056	0.97	***
104	100	2.82	-0.930	0.92	***
106	10	3.87	-1.091	0.95	***
106	20	4.05	-1.114	0.97	***
106	40	3.74	-1.010	0.92	***
106	60	4.09	-1.151	0.98	***
106	80	3.74	-1.093	0.97	***
106	100	3.39	-1.018	0.95	***

Appendix 3. Results of the regression of zooplankton size-abundance spectra corresponding to BIOMEGA cruise (LHPR sampling). Coefficient of determination (R^2) and significance of regression model are shown, P<0.001***.

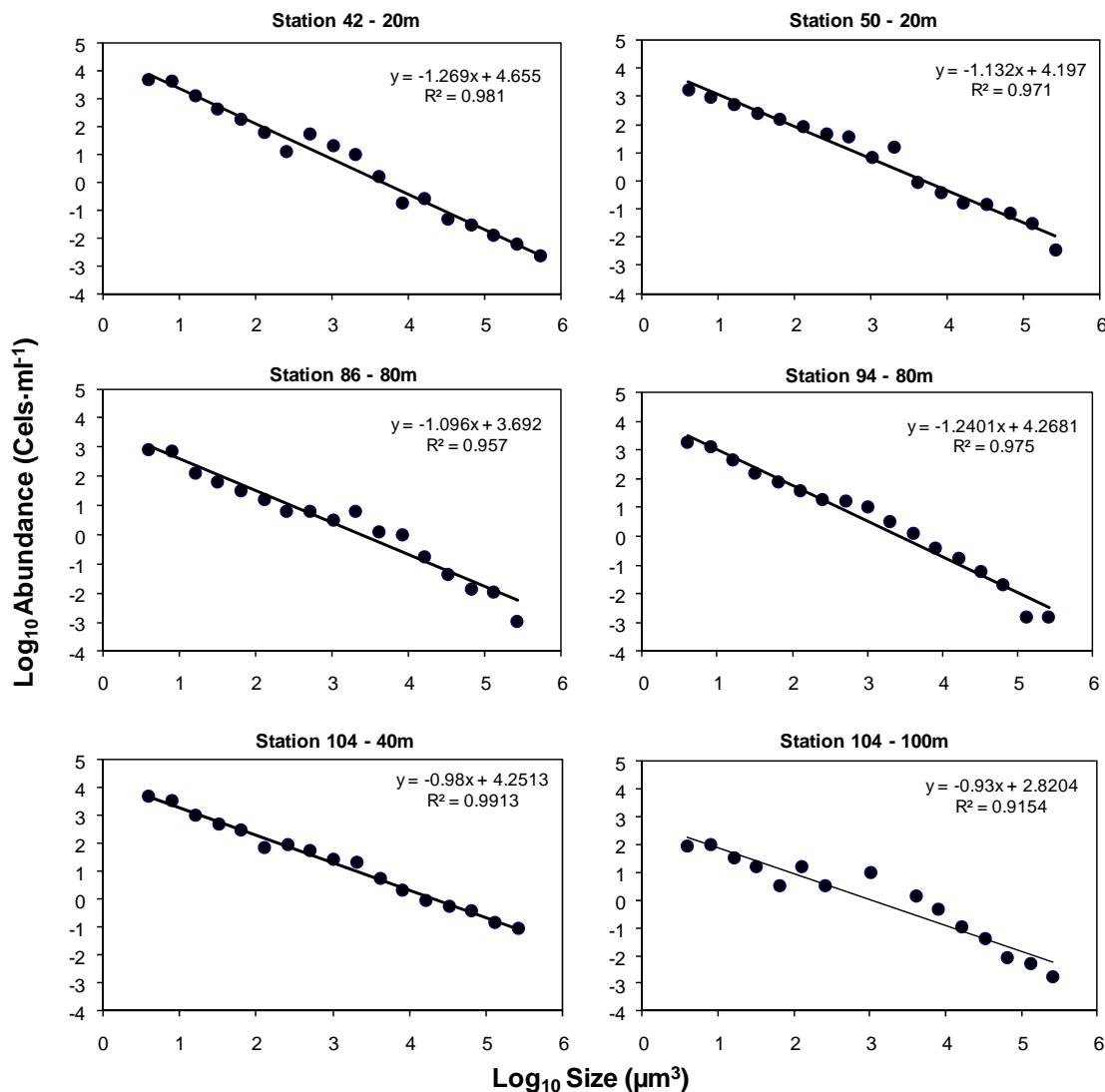
Haul	Depth (m)	y-intercept	Slope	R ²	P
LH1N1	0-20	0,64	-0,626	0,93	***
LH1N1	20-40	0,71	-0,581	0,94	***
LH1N1	40-60	0,79	-0,585	0,95	***
LH1N1	60-80	1,22	-0,429	0,92	***
LH1N1	80-100	0,34	-0,673	0,95	***
LH1N1	100-120	0,12	-0,804	0,96	***
LH1N1	120-140	0,21	-0,508	0,77	***
LH1N1	140-160				
LH1N2	0-20	0,42	-0,448	0,90	***
LH1N2	20-40	0,44	-0,456	0,91	***
LH1N2	40-60	0,83	-0,519	0,94	***
LH1N2	60-80	0,22	-0,612	0,95	***
LH1N2	80-100	0,19	-0,406	0,77	***
LH1N2	100-120	0,29	-0,375	0,76	***
LH1N2	120-140	0,16	-0,323	0,65	***
LH1N2	140-160	0,07	-0,493	0,84	***
LH2N1	0-20	0,97	-0,525	0,94	***
LH2N1	20-40	0,81	-0,610	0,98	***
LH2N1	40-60	0,89	-0,513	0,93	***
LH2N1	60-80	0,43	-0,682	0,99	***
LH2N1	80-100	0,24	-0,558	0,96	***

Haul	Depth (m)	y-intercept	Slope	R ²	P
LH2N1	100-120	-0,01	-0,797	0,95	***
LH2N1	120-140	-0,23	-0,879	0,91	***
LH2N1	140-160	-0,06	-0,633	0,91	***
LH2N2	0-20	0,31	-0,400	0,92	***
LH2N2	20-40	0,41	-0,481	0,88	***
LH2N2	40-60	0,31	-0,694	0,94	***
LH2N2	60-80	0,33	-0,640	0,87	***
LH2N2	80-100	0,40	-0,448	0,82	***
LH2N2	100-120	0,46	-0,266	0,37	***
LH2N2	120-140	0,35	-0,436	0,70	***
LH2N2	140-160	0,34	-0,506	0,83	***
LH1D1	0-20	1,12	-0,518	0,92	***
LH1D1	20-40	1,17	-0,474	0,93	***
LH1D1	40-60	0,79	-0,585	0,96	***
LH1D1	60-80	0,19	-0,582	0,85	***
LH1D1	80-100	0,39	-0,649	0,91	***
LH1D1	100-120	0,60	-0,576	0,84	***
LH1D1	120-140	0,54	-0,560	0,85	***
LH1D1	140-160	0,10	-0,645	0,82	***
LH1D2	0-20	1,16	-0,584	0,93	***
LH1D2	20-40	0,76	-0,471	0,93	***
LH1D2	40-60	0,42	-0,387	0,77	***
LH1D2	60-80	0,21	-0,340	0,60	***
LH1D2	80-100	0,29	-0,372	0,83	***
LH1D2	100-120	0,12	-0,499	0,85	***
LH1D2	120-140	-0,52	-0,851	0,84	***
LH1D2	140-160	0,62	-0,560	0,92	***
LH2D1	0-20	0,38	-0,452	0,80	***
LH2D1	20-40	0,60	-0,621	0,89	***
LH2D1	40-60	0,66	-0,612	0,93	***
LH2D1	60-80	0,77	-0,535	0,90	***
LH2D1	80-100	0,28	-0,457	0,90	***
LH2D1	100-120	0,46	-0,487	0,88	***
LH2D1	120-140	0,32	-0,367	0,65	***
LH2D1	140-160	0,52	-0,521	0,92	***
LH2D2	0-20	0,02	-0,499	0,83	***
LH2D2	20-40	0,59	-0,519	0,95	***
LH2D2	40-60	0,32	-0,375	0,72	***
LH2D2	60-80	0,30	-0,435	0,88	***
LH2D2	80-100	0,39	-0,38	0,64	***
LH2D2	100-120				
LH2D2	120-140				
LH2D2	140-160				

Appendix 4. Examples of the regression of phytoplankton size-abundance spectra corresponding to OMEGA cruise.



Appendix 5. Examples of the regression of phytoplankton size-abundance spectra corresponding to BIOMEGA cruise.



Appendix 6. Examples of the regression of zooplankton size-abundance spectra corresponding to LHPR sampling during BIOMEGA cruise.

