

MODELOS DE PRODUCCIÓN PRIMARIA EN EL ESTRECHO DE BRANSFIELD.

Gotzon Basterretxa¹ y Javier Arístegui¹

Abstrat

This study presents a comparison of the results for two conceptually different primary production models applied to the Bransfield Strait during austral summer. The first model is based on light availability and the performance of photosynthesis-irradiance (PI) curves. Production values obtained with this first model are very similar to *in situ* incubations ($r^2=0.79$). The second model estimates primary production from absorbed light spectra and quantum yield (ϕ), allowing estimations of carbon fixation rates with no need of incubations. Production rates obtained by this second method show a close relationship to those obtained from the previous model, although data are slightly overestimated ($0.1 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). The result of applying both models to different areas of the Bransfield Strait, divided by their physical and biological characteristics, leads to a general distribution of primary production in the area in which higher values ($>2 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) are found in the western region of the Strait.

Resumen

En el presente trabajo, hemos comparado la aplicación de dos modelos de producción basados en conceptos distintos, con el fin de cuantificar la producción primaria en el Estrecho de Bransfield durante el verano austral. El primer modelo se centra en la disponibilidad de la luz para la realización de fotosíntesis, y en las medidas de asimilación de carbono en función de curvas PI (fotosíntesis-irradiancia) estimadas empíricamente por el método del ^{14}C (Steeman Nielsen, 1952). Los valores de producción resultantes de aplicar este modelo, muestran una gran concordancia con los datos obtenidos en las incubaciones *in situ* ($r^2=0.79$). En el segundo modelo, se estima la producción primaria mediante el cálculo de la luz espectral absorbida y el rendimiento cuántico (ϕ), lo cual permite una estimación de la tasa de fijación de carbono sin la necesidad de realizar incubaciones. Los valores así obtenidos muestran una gran congruencia con los datos anteriores, aunque sobrestiman ligeramente ($\sim 0.1 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) la producción total. La aplicación de estos modelos a distintas áreas del Estrecho de Bransfield, subdivididas en función de sus características físicas y biológicas, nos ofrece una distribución de la producción primaria para esta región, donde se puede observar que los valores más elevados ($>2 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) corresponden al área occidental del Estrecho.

Key words: Antarctica, Bransfield Strait, phytoplankton, models, primary production.

INTRODUCCIÓN

La estimación de la producción primaria en regiones costeras del Océano Sur es más compleja que en otras áreas debido a la gran variabilidad climática e hidrológica existente, lo que hace que las comunidades de fitoplancton se distribuyan formando manchas irregulares, a menudo muy efímeras. Esto dificulta la generalización de medidas puntuales de producción, para un área más amplia o para otro momento con condiciones diferentes (por ejemplo, distinta nubosidad). Una forma de abordar este problema es modelizando los procesos de producción primaria.

¹ Dpto. Biología, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

A pesar de los numerosos estudios realizados en el Estrecho de Bransfield, no existen trabajos sobre producción primaria que abarquen el área en su totalidad. Algunos trabajos se han centrado en las zonas más productivas (Brighman y Smith, 1988; Holm-Hansen y Mitchell, 1991), y otras en las más oceánicas (Tilzer *et al.*, 1986), pero están siempre lejos de reflejar la heterogeneidad de masas de agua que confluyen en su interior (Gordon y Nowlin, 1978; Grelowski y Tokarczyk, 1985; Niiler *et al.*, 1991). El objetivo de nuestro estudio es el desarrollo de modelos matemáticos válidos para el Estrecho de Bransfield con el fin de obtener una visión sinóptica de la producción primaria en esta zona del Océano Antártico, y poder comprender de este modo, el papel que juega esta región en los flujos globales de CO₂. Para ello, hemos comparado los resultados de la aplicación de dos modelos; uno de ellos basado en la tasa de asimilación de carbono mediante curvas fotosíntesis-irradiancia (PI) y el otro, fundamentado en la absorción de la luz por los pigmentos fitoplanctónicos.

MATERIAL Y MÉTODOS.

Los datos que aquí se presentan corresponden a la campaña BIOANTAR 93 que tuvo lugar entre los meses de enero y febrero de 1993, a bordo del BIO Hespérides, en el Estrecho de Bransfield (Península Antártica). Durante este tiempo, se tomaron muestras de agua en 75 estaciones a siete u ocho profundidades, entre 0 y 100m, por medio de botellas Niskin instaladas sobre una roseta. Cuatro de estas estaciones se utilizaron para llevar a cabo incubaciones *in situ* y estudiar la variabilidad nictimeral.

MEDIDAS ÓPTICAS.

Mediante un sistema bio-óptico comercial, el PNF-300 (Profiling Natural Fluorescence; Biospherical Co.), se midió, a medio día, la atenuación de la luz (PAR) en profundidad (sensor 4 π), la temperatura y la fluorescencia natural en 24 estaciones distribuidas a lo largo del Estrecho de Bransfield. Este sistema registra además PAR en la superficie del barco (Fig.1), con el fin de corregir los cambios repentinos de intensidad luminosa debidos a la nubosidad, y hallar el coeficiente de atenuación de la luz y la profundidad de compensación. Además, en las estaciones *in situ* se obtuvieron perfiles cada dos horas durante todas las horas de luz, para estimar las variaciones de fluorescencia natural y el coeficiente de la atenuación de la luz.

En varias estaciones se obtuvieron asimismo, medidas espectrales de irradiancia vectorial (hacia abajo) entre 350 y 750 nm (cada 1nm), a profundidades comprendidas entre 1 y 50m, con un espectroradiómetro Li-1800 (Licor Co.).

CLOROFILA

La clorofila *a* se estimó fluorométricamente, mediante un fluorómetro Turner Designs previamente calibrado con clorofila *a* pura (Sigma Co.), siguiendo las recomendaciones de Holm-Hansen et al. (1965) y Holm-Hansen y Riemann (1978). Se filtraron 50 ml de agua de

mar a través de filtros GF/F, e inmediatamente los filtros fueron introducidos en viales con acetona al 90% y guardados durante 24 horas en un congelador, para la extracción de los pigmentos. Posteriormente, una vez atemperadas las muestras, se midió la fluorescencia de los extractos acetónicos antes y después de ser acidificados, a fin de calcular las concentraciones de clorofila *a* y *b* y pigmentos. Sin embargo, para el propósito de este trabajo, el valor de la clorofila *a* utilizado corresponde a la suma de ambas medidas.

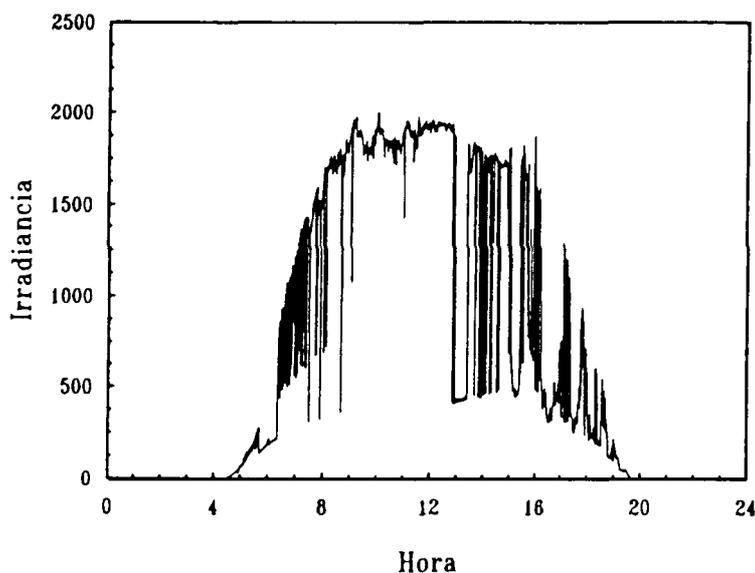


Fig. 1: Variación diurna de la irradiancia ($\mu\text{Ein m}^{-2} \text{s}^{-1}$) durante el día 22 de febrero.

PRODUCCIÓN PRIMARIA.

La producción primaria fue evaluada por medio de medidas de asimilación de carbono-14 en incubaciones cortas simuladas (3 horas) e incubaciones *in situ* largas (12-13 horas).

Incubaciones simuladas.

Para la obtención de curvas PI (fotosíntesis-irradiancia) (Fig. 2), se llevaron a cabo 12 experimentos de asimilación de ^{14}C en incubadores donde se creaba un gradiente de luz (entre 0 y $\sim 600 \mu\text{Ein m}^{-2} \text{s}^{-1}$). El incubador admitía 25 botellas rectangulares de $\sim 80\text{cc}$ dispuestas en línea, de tal forma que el gradiente de luz lo creaba la atenuación de las propias botellas. La luz provenía de un proyector de diapositivas. El sistema estaba refrigerado mediante un baño termostatzado que mantenía una temperatura constante en el incubador $\pm 0.1^\circ\text{C}$. La muestra de agua de mar se tomaba normalmente de 1 ó 5 metros de profundidad y se distribuía entre las 25 botellas, teniendo cuidado de que no variara la temperatura del agua. A cada botella se le añadían entre 7 y $14 \mu\text{Ci}$ de ^{14}C -bicarbonato, dependiendo de la concentración de fitoplancton, y se dejaba incubando por un periodo de 3 horas. Al final de la incubación, las muestras se filtraban a través de filtros GF/F, y se introducían en viales de centelleo donde se acidificaban durante 18 horas con 1ml de HCl al 10% para eliminar los residuos inorgánicos radiactivos. Posteriormente, se añadían 6ml de

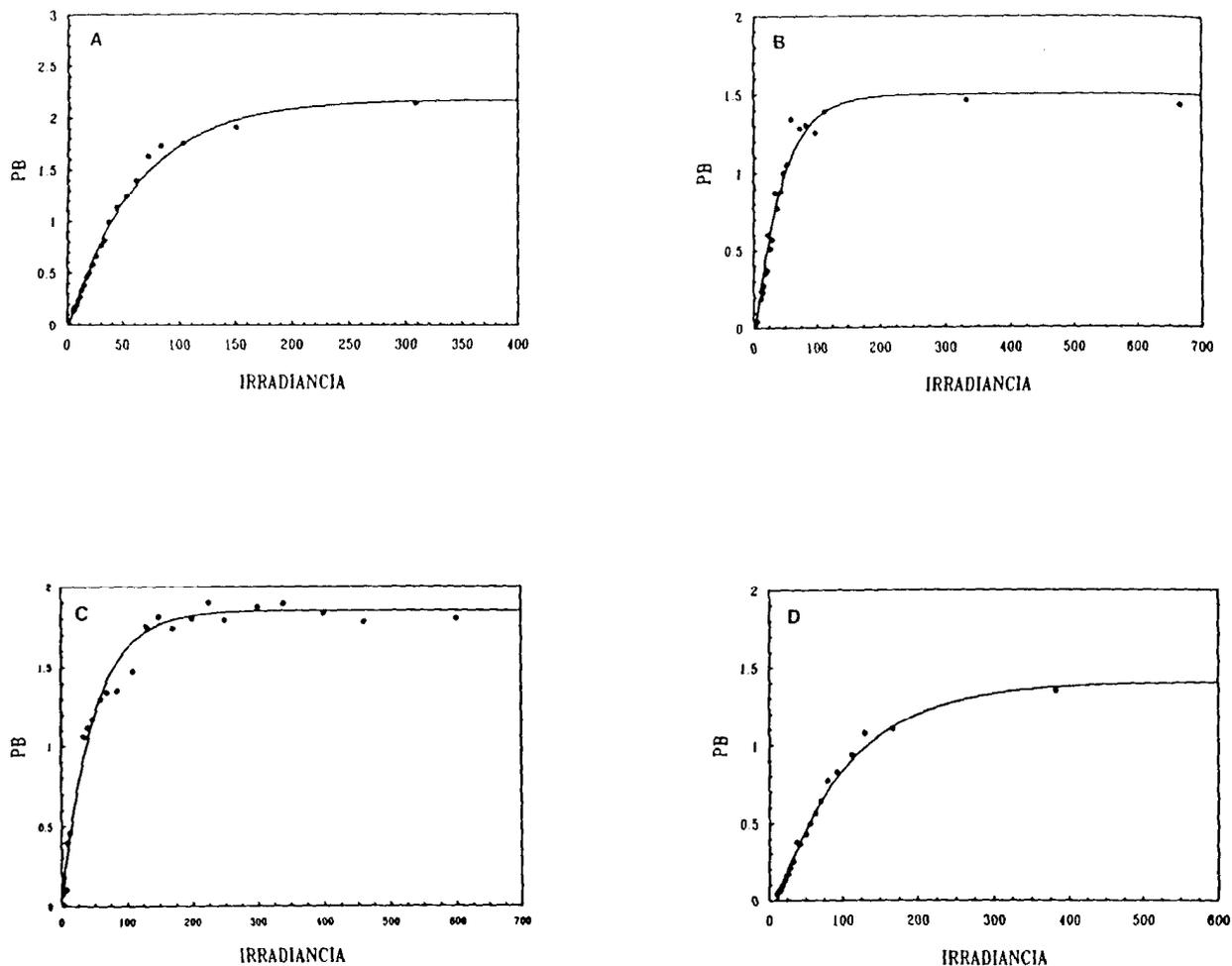


Fig. 2: Curvas PI obtenidas en las estaciones al (A), 43 (B), 57 (C), y 61 (D). Las unidades de la irradiancia son ($\mu\text{Ein m}^{-2} \text{s}^{-1}$), y las de P^h $\text{mgC m}^{-3} \text{h}^{-1}$.

Aquasol II (NEN), y tras 24 horas, el carbono orgánico fijado, se contaba en un contador de centelleo Beckman utilizando un estándar externo como referencia. Al principio de cada experimento, se tomaba una alícuota de la solución stock radiactiva, a la que se añadía 1ml de Protosol (NEN) y 5ml de cocktail, para calcular la radiactividad inoculada en cada muestra. Al final del experimento se medía la luz en el interior de cada una de las botellas con un radiómetro QSL-100 (Biospherical Co.).

Incubaciones *in situ*.

En cuatro estaciones que representaban la heterogeneidad hidrográfica y biológica de las aguas de la Península Antártica se llevaron a cabo incubaciones *in situ* por un periodo de tiempo que oscilaba entre 12 y 13 horas. Las estaciones (Fig. 3) fueron: (S1) aguas costeras de la Península Antártica, (S2) Aguas del Estrecho de Gerlache, (S3) aguas de deshielo, cercanas al círculo polar, (S4) aguas encalmadas en el interior de la Isla de Decepción. Las condiciones variaban desde las aguas pobres ($<0.5 \text{ mgCl a m}^{-3}$) con una capa de mezcla profunda ($>100\text{m}$) de la estación S1, hasta las aguas estratificadas y con altas concentraciones superficiales de fitoplancton ($>5 \text{ mgCl a m}^{-3}$) de la estación S4.

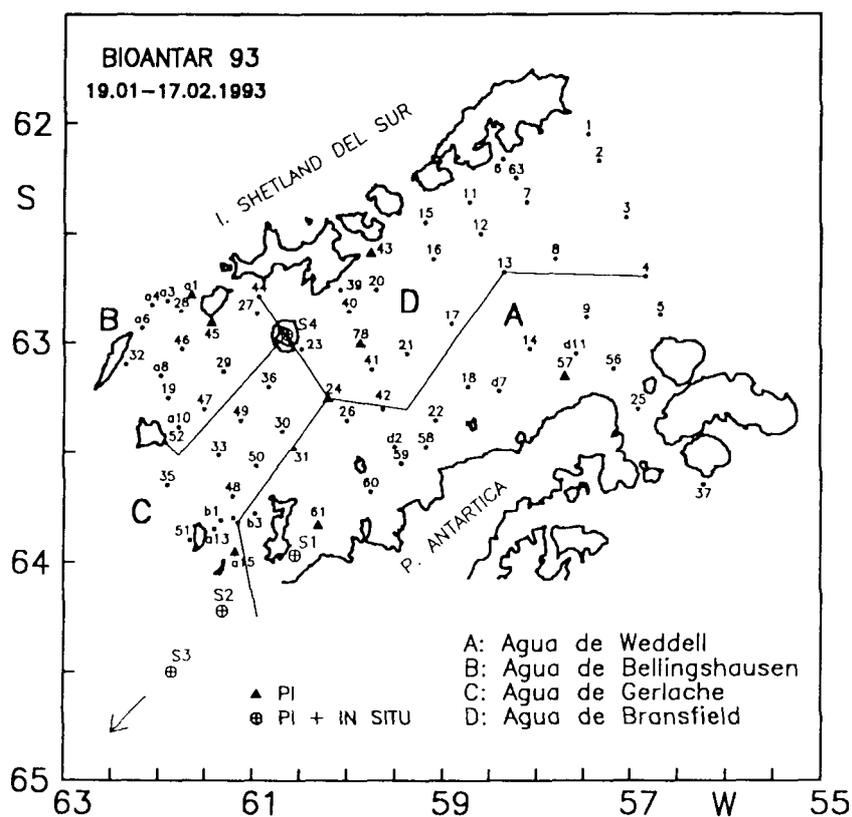


Fig. 3: Mapa de estaciones de la campaña BIOANTAR 93. Los triángulos señalan las estaciones en las que se realizaron curvas PI. Los círculos muestran la posición donde además, se realizaron incubaciones *in situ*. La estación S3 se encuentra más al sur, fuera del área de muestreo. La línea continua separa las zonas en las que se dividió el área de estudio para el cálculo de la producción primaria.

En cada estación se incubaron 8 muestras por duplicado en botellas de policarbonato, entre 1 y 60m de profundidad, dispuestas en una cuerda con una boya a la deriva. A bordo del barco se incubaron, simultáneamente y en baños termostatzados, varias botellas en la oscuridad, para utilizarlas como referencia de la asimilación de carbono en ausencia de luz. Una vez recuperadas las botellas, el carbono fijado se estimó según el protocolo anteriormente mencionado.

ESPECTROS DE ABSORCIÓN.

Para el cálculo del espectro de la luz absorbida, se llevaron a cabo espectros de absorción *in vivo* en 12 estaciones a 2 profundidades (a 7 profundidades en las estaciones *in situ*) según el protocolo de Mitchel y Kiefer (1988). Tras filtrar entre 1 y 3 litros de agua de mar a través de filtros Whatman GF/F de 25mm de diámetro, se midió la densidad óptica de los filtros (O_{dt}). Con este fin, se colocó un filtro saturado de agua de mar filtrada cerca del detector del espectrofotómetro, y se realizó un espectro de 350 a 750nm con una resolución de 1nm, utilizando un filtro blanco húmedo como referencia. Una vez obtenido el espectro, se estimó el aporte de partículas no fitoplanctónicas al espectro total. Para ello, se introdujo el filtro en un

vial de centelleo de 20ml al que previamente se le habían añadido 10ml de acetona al 90% y se mantuvo refrigerado en la oscuridad durante al menos 24h. A continuación, el filtro fue enjuagado con agua de mar filtrada y vuelto a medir siguiendo el procedimiento anterior. El mismo tratamiento se aplicó al filtro de referencia. Una vez obtenidos los espectros, se les aplicó un filtro numérico de ventana con un paso de 10nm. La absorción de luz por el total filtrado (a_p) y por las partículas no extraíbles (a_d), se calculó siguiendo la ecuación de Mitchell y Kiefer (1988):

$$a_{p,d}(\lambda) = \frac{2.3OD_f(\lambda)S}{V\beta(\lambda)} \quad (1)$$

donde S es el área de filtración del filtro, V es el volumen de agua de mar filtrado y β es el factor de amplificación del filtro, que puede ser estimado mediante la función promediada de los mismos autores:

$$\beta(\lambda) = 1.63OD_f(\lambda)^{0.22} \quad (2)$$

El coeficiente de absorción del fitoplancton (a_f) se calculó a continuación para cada longitud de onda mediante la expresión:

$$a_f = a_p - a_d \quad (3)$$

MODELOS.

Modelo 1, basado en la curva PI.

Este modelo está basado en las recomendaciones de Platt *et al.* (1990) para el cálculo de la producción primaria integrada. Para su aplicación, se dividió previamente el Estrecho de Bransfield en cuatro zonas bien diferenciadas (Fig.3), basándonos en las características hidrográficas (Fig. 4a) y en los perfiles de clorofila (Fig.5) observados durante el muestreo. Las zonas se denominaron según la influencia de las masas de agua como: (A) Agua de Wedell, (B) Agua de Bellingshausen, (C) Agua de Gerlache y (D) Agua de Bransfield. A cada una de estas áreas se les asignó una curva PI promedio de las obtenidas en esta zona. Además, se supuso que los perfiles de clorofila de la zona A eran homogéneos mientras que en el resto de las zonas se ajustaron curvas Gaussianas al perfil de biomasa según la expresión de Platt *et al* (1988):

$$B(z) = B_0 + \frac{h}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left\{-\left[\frac{(z-z_m)^2}{2\sigma^2}\right]\right\}, \quad (4)$$

donde $B(z)$ es la biomasa (medida como clorofila+feopigmentos) a la profundidad z , B_0 es la biomasa de base sobre la cual se ha superpuesto la curva Gaussiana, z_m es la profundidad a la que se encuentra el máximo de clorofila, σ es una medida del pico, y h es la biomasa total en el pico.

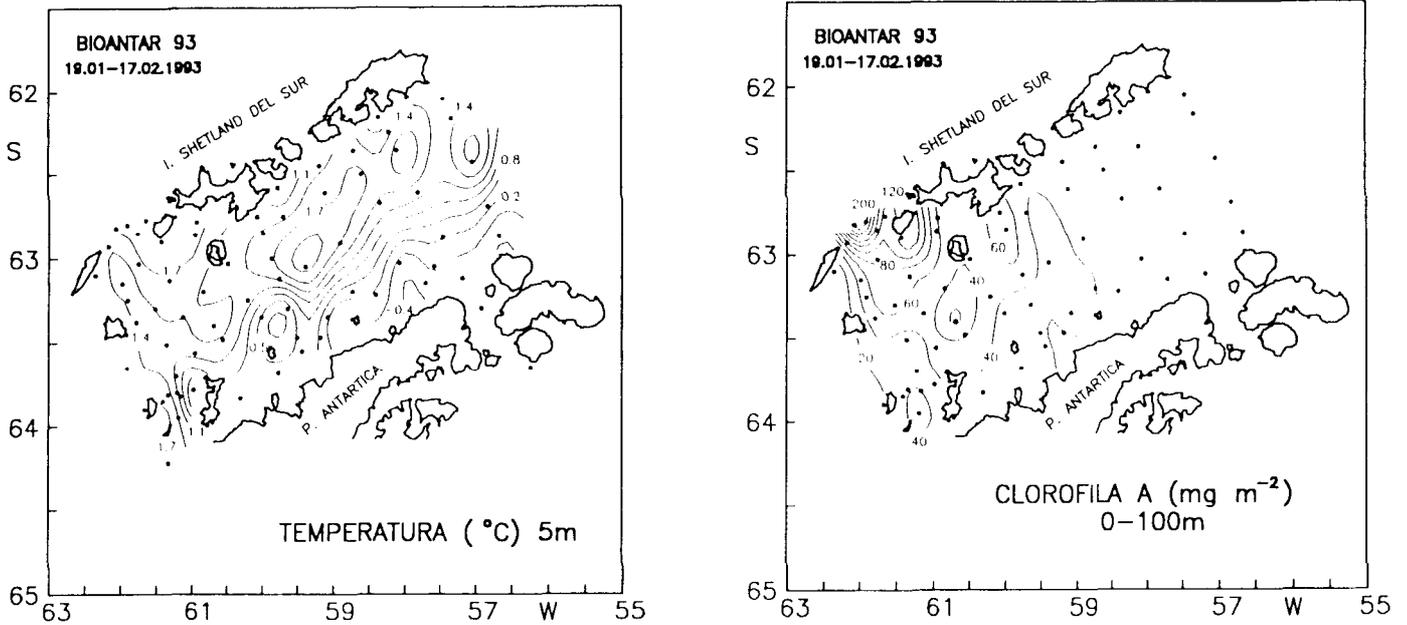


Fig. 4a y b: Mapa de (a) temperatura a 5m de profundidad y (b) clorofila integrada hasta los 100m, en el Estrecho de Bransfield.

Para calcular la producción se realizó un ajuste no lineal de los datos de ^{14}C mediante la expresión de Webb *et al* (1974):

$$P^B = P_m^B \left[1 - \exp\left(-\frac{\alpha^B I}{P_m^B}\right) \right] \quad (5)$$

donde α^B es la pendiente de la curva cuando I tiende a cero, y P_m^B es la producción por unidad de biomasa a intensidades de luz saturantes. Podemos además suponer que la luz se atenúa siguiendo las leyes de Lambert-Beer:

$$I(z) = I_{(z-1)} \exp[-K(z)z], \quad (6)$$

donde z es la profundidad y K es el coeficiente de atenuación de la luz. K puede a su vez descomponerse convenientemente en función de la biomasa B del modo:

$$K = k_B B + C \quad (7)$$

donde k_B es el coeficiente de atenuación específico del fitoplancton (y de las sustancias que con él covarían) por unidad de biomasa, y C engloba al coeficiente de atenuación del agua de mar pura K_w y al del resto de las sustancias K_x , que podemos suponer constante. Por tanto, una vez establecida la relación entre K y B , y conocida la irradiancia justo bajo la superficie del mar, podremos calcular $I(z)$ a partir de los perfiles de clorofila, mediante la ecuación 6. Para el Estrecho de Bransfield durante esta campaña se obtuvo la siguiente correlación:

$$K = 0.045 + 0.0157[\text{clorofila} + \text{feopigmentos}] \quad (r^2 = 0.87, n = 108). \quad (8)$$

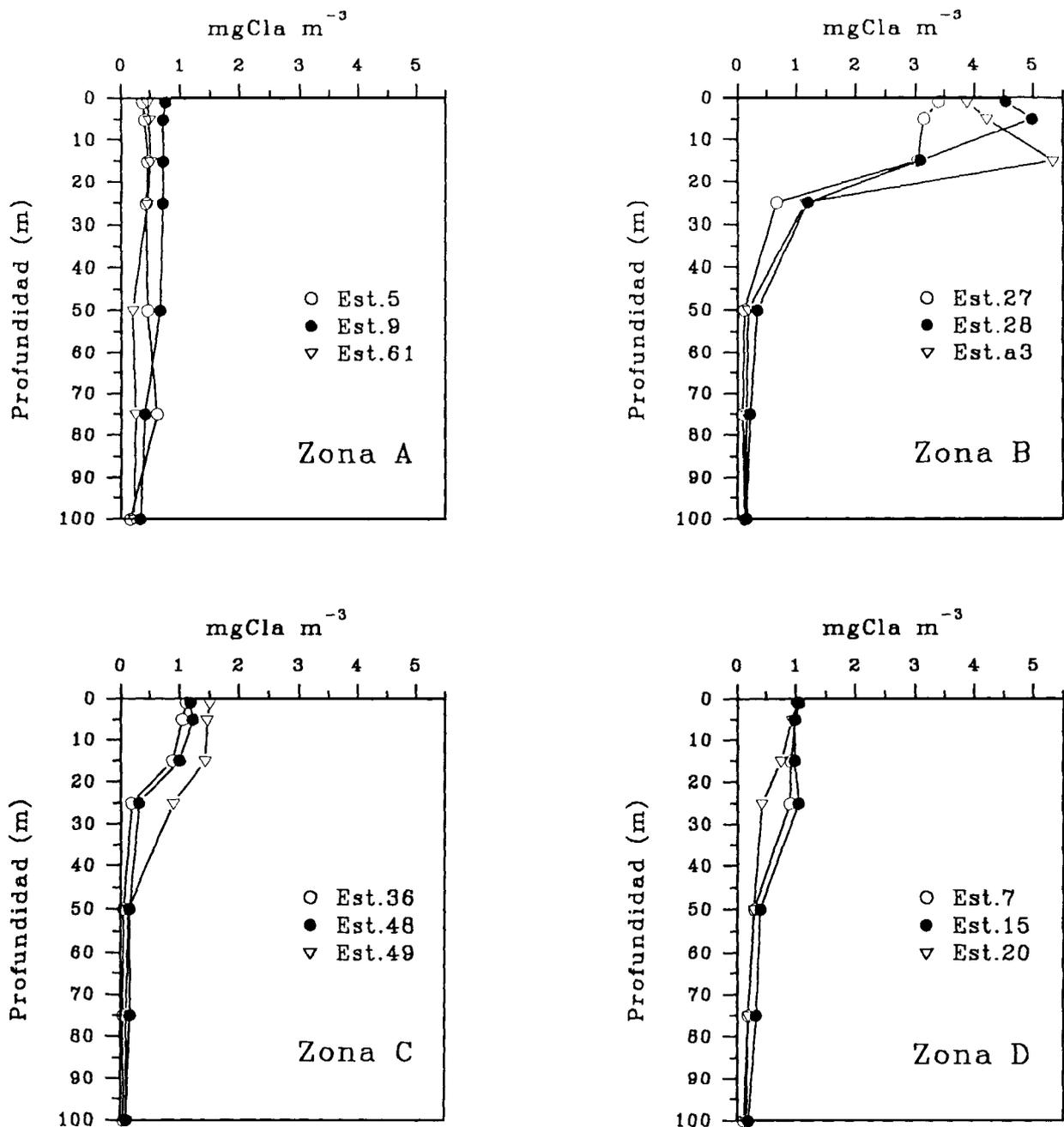


Fig. 5: Perfiles de clorofila 'tipo' de las cuatro zonas en que se dividió el Estrecho de Bransfield para el estudio de la producción primaria.

La constante 0.45 es inferior al valor obtenido por Mitchell y Holm-Hansen (1991a) para la zona occidental del Bransfield y Estrecho de Gerlache; no obstante, sus valores están únicamente tomados en los primeros 50m donde la distribución espectral de la irradiancia es más ancha.

El cálculo de la producción en la columna de agua a lo largo del día en un punto determinado ($P_{Z,T}$) se obtiene del siguiente modo:

$$P_{Z,T} = \iint P(z,t) dz dt \quad (9)$$

Tendremos que considerar además la intensidad y variación de la radiación solar sobre la superficie del mar que es función del tiempo. La máxima radiación en la parte externa de la atmósfera (radiación extraterrestre) (I_e^m) viene dada por:

$$I_e^m = I_{sc}(\sin\delta\sin\Phi + \cos\delta\cos\Phi) \quad (10)$$

donde I_{sc} es la constante solar (1353 W m⁻², según Iqbal, 1983), Φ es la latitud y δ es la declinación solar, que puede ser calculada mediante la ecuación de Spencer (1971).

Debemos considerar a continuación el efecto de las nubes y de otras pérdidas por transmisión a través de la atmósfera. Para ello, utilizamos las ecuaciones de Paltridge y Platt (1976):

$$I_T^m = I_e^m(1 - \sum_i A_{ci}F_i[1 - \hat{m} - A_a(1 - F)]) \quad (11)$$

donde A_{ci} es el albedo producido por las nubes en el nivel i y en la atmósfera superior a él, \hat{m} es la absorción debida al vapor de agua, A_a es el albedo del cielo en un día claro, y F es el albedo de las nubes (expresado como fracción). Se puede asumir un valor de $\hat{m} = 18$ y el albedo atmosférico puede ser calculado suponiendo una atmósfera de Rayleigh (Paltridge y Platt, 1976):

$$A_a = 0.28 / [1 + 6.43(\sin\delta\sin\Phi + \cos\delta\cos\Phi)] \quad (12)$$

Queda por último, corregir la proporción de radiancia que queda dentro de la banda utilizable fotosintéticamente por medio de la expresión de Baker y Frouin (1987):

$$I_0^m = 0.45I_T^m \quad (13)$$

y calcular las pérdidas por reflectancia de la interfase atmósfera-océano así como la refracción de la luz solar al penetrar en el océano. Para el cálculo de la reflexión hemos utilizado valores interpolados a partir de las tablas de Austin (1974) para vientos de 4 m s⁻¹.

Modelo 2: Cálculo espectral.

La tasa de fijación de carbono por parte del fitoplancton depende de la capacidad de éste para capturar la radiación solar incidente. La efectividad de este proceso depende de dos factores: el coeficiente de absorción, que representa la habilidad del fitoplancton para absorber fotones, y el rendimiento cuántico, que representa la eficiencia con que la radiación absorbida es utilizada para fijar carbono. Kirk (1983) propone el siguiente modelo basado en dichos coeficientes:

$$P(z, t) = \phi(z)12000PHAR(z, t) \quad (14)$$

donde ϕ es el rendimiento cuántico, 12,000 es un factor para convertir moles de carbono a miligramos de carbono, y $PHAR(z, t)$ es la radiación absorbida fotosintéticamente. Para los propósitos de este modelo, $PHAR$ la calcularemos en función de la irradiancia cuántica espectral

$Q(z,t,\lambda)$ y del espectro de absorción del fitoplancton por unidad de biomasa (z,λ), siendo este último el promedio de los espectros obtenidos para cada zona;

$$PHAR(z,t) = \int_{400}^{700} Q(\lambda,z,t) \sum_{i=1} a_i(\lambda) B(z) d\lambda \quad (15)$$

Por tanto, para obtener la producción primaria diaria, debemos realizar una triple integración respecto a λ , z y t . A pesar de que existen variaciones del espectro de absorción con la profundidad, sobre todo en sistemas estratificados, no parece ser éste el caso del Estrecho de Bransfield. Por otro lado, el rendimiento cuántico puede ser dependiente de la longitud de onda, dado que el espectro de acción no debe necesariamente coincidir con el espectro de absorción. De todos modos parecen más significativas las variaciones respecto al nivel de radiación (que varía con la profundidad y el tiempo) y más concretamente respecto a la 'irradiancia de crecimiento' (Tyler, 1975; Kishino et al., 1986). La variación de ϕ respecto a la profundidad puede ser calculada mediante la ecuación hiperbólica propuesta por Kierfer y Mitchell (1983) y modificada por Bidigare et al. (1987) para su utilización en modelos espectrales:

$$\phi(z,t) = \phi_{max} \frac{K_{\phi} B(z)}{K_{\phi} B(z) + PHAR(z,t)} \quad (16)$$

donde K_{ϕ} es la tasa máxima de fotosíntesis y ϕ_{max} es el rendimiento cuántico máximo.

Para la realización de este modelo espectral se ha seguido la propagación a través de la atmósfera del espectro promediado de la irradiancia extraterrestre, corregido de las variaciones producidas por la elipticidad de la órbita terrestre (Thekaekara, 1977). Para ello, a partir del modelo de Bird (1984), se ha calculado la irradiancia espectral directa y difusa sobre la superficie del mar, y a continuación se ha hallado la penetración de ambas componentes en la columna de agua por separado (Sathyendranath *et al.*, 1989):

$$I(z,\lambda) = I_d(z,\lambda) + I_s(z,\lambda) \quad (18)$$

siendo I_d e I_s las componentes directa y difusa de la irradiancia, respectivamente. Para cada día en particular se combina la latitud del punto a calcular con la declinación solar calculada según Spencer (1971), para obtener la elevación solar en función del tiempo. El albedo debido a la nubosidad y a la reflectancia se han calculado de igual modo que en el modelo anterior.

Dado que el coeficiente de absorción de la luz (a) debe ser combinado con la irradiancia escalar a esa profundidad a fin de obtener un espectro de absorción válido, es necesario conocer la relación entre la irradiancia escalar y la vectorial (K_d), o en su caso la relación $K_{d,u}$ (Morel, 1991), que es función de los coeficientes de absorción y dispersión del medio, así como de la función de dispersión volumétrica (volume scattering function). Kirk (1984) propone la expresión:

$$K_d = \frac{a(\lambda)}{\mu_0(\lambda)} [1 + (0.425 \mu_0(\lambda) - 0.19) \frac{b(\lambda)}{a(\lambda)}]^{0.5} \quad (19)$$

donde μ_0 es el coseno medio de la radiación vectorial (hacia abajo) que se calcula del siguiente modo,

$$\mu_0(\lambda) = [\mu_d I_d(\lambda) + \mu_s I_s(\lambda)] / I(\lambda) \quad (20)$$

donde los subíndices d y s poseen el mismo significado que en la ecuación (17), μ_d es el coseno del ángulo cenital después de calcular la refracción, y μ_s se supone constante e igual a 0.86 (Morel, 1991). Por otro lado, $b(\lambda)$ y $a(\lambda)$ (en este caso un $a(\lambda)$ promediado) se pueden modelizar en función de B según la relación empírica de Gordon y Morel (1988):

$$b(\lambda) = b_w(\lambda) + 550 / \lambda 0.3B^{0.62} \quad (21)$$

$$a(\lambda) = [a_w(\lambda) + 0.06A_B(\lambda)B^{0.65}][1 + 0.2y(\lambda)] \quad (22)$$

donde $y(\lambda) = \exp[-0.014(\lambda - 440)]$. Los valores de A_B se obtienen de los tabulados por Prieur y Sathyendranath (1981); y $a_w(\lambda)$ y $b_w(\lambda)$ se encuentran en Morel (1974). El término que incluye a $y(\lambda)$ representa las sustancias amarillas que covarían con la clorofila.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los valores de producción primaria calculados a partir de las curvas PI muestran una gran concordancia con los datos de asimilación de ^{14}C de las incubaciones *in situ* (Fig. 6) en las estaciones S1, S2, y S4. Las ligeras desviaciones del modelo respecto a los valores medidos, están básicamente producidas por la variación de los coeficientes de atenuación de la luz. En la estación S3, por el contrario, los valores calculados se desvían de las incubaciones *in situ*. Esto se debe fundamentalmente a la irrupción de agua de deshielo entre los 10 y los 30 m en esta estación. Esta masa de agua presenta características físicas y biológicas distintas a las encontradas en el resto de los niveles, y los valores obtenidos mediante el modelo 1 son un resultado intermedio entre las propiedades bio-ópticas de ambas masas de agua. Para ajustar el modelo a los valores medidos en las estaciones, fue necesario introducir valores de nubosidad del 100%, lo cual se ajusta a la realidad de la situación durante el periodo de muestreo. Sin embargo, aunque estos valores de nubosidad son bastante comunes en la Antártida, variaciones eventuales en el nivel de nubosidad pueden aumentar hasta en un 23% la producción primaria integrada. Por ello, los valores calculados considerando la ausencia de nubosidad nos dan una idea del 'potencial productivo' del Bransfield bajo condiciones máximas de luz, suponiendo que los parámetros α y P_m^B permanezcan constantes. Desafortunadamente, los parámetros que rigen las curvas PI están lejos de ser constantes y los cambios en las condiciones ambientales suelen conllevar cambios en α y P_m^B . Además, depende de la longitud de onda (λ), con lo que al aplicar un valor promediado cometemos errores en nuestras estimaciones de producción para valores profundos en la columna de agua, donde las intensidades de luz son bajas y la calidad espectral de la luz varía. Por otro lado, los valores escalares de la luz disponible en modelos de este tipo, son solo válidos para el cálculo de la producción mediante α si la geometría del campo de luz en la columna de agua es idéntica a la del incubador con el que

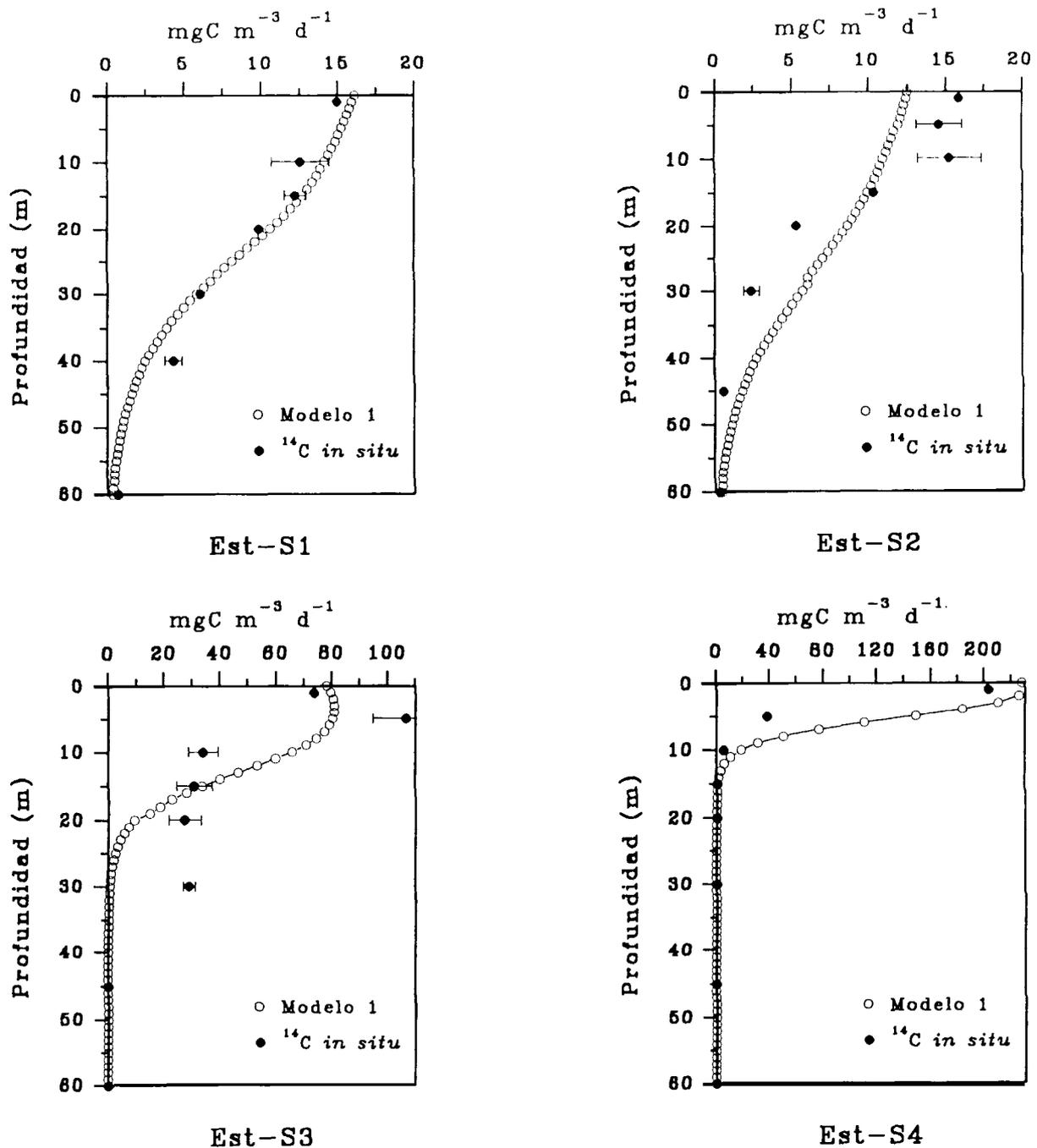


Fig. 6: Perfiles de fijación de carbono obtenidos por medio de incubaciones *in situ* y mediante el modelo 1.

hemos medido α (Sathyendranath y Platt, 1989). Esto nos hace suponer que si fundamentamos un modelo en los espectros de absorción *in vivo* del fitoplancton (que posee una menor variabilidad espacio-temporal) y en la calidad espectral de la luz, el error cometido al generalizar para nuestro dominio será menor. El hecho de que el valor medio del coeficiente de absorción específico del fitoplancton que hemos obtenido para el área de Bransfield ($a_f = 0.016 \text{ m}^2 \text{ mgC}^{-1}$) sea igual a la media oceánica (Bannister, 1974; Smith y Baker, 1978) parece corroborar la baja variabilidad de este factor. No obstante, la fuente de variabilidad en este modelo surge al tener que introducir ϕ , una propiedad poco conservativa cuyos valores en poblaciones naturales son difíciles, si no imposibles de medir (Prieur y Sathyendranath, 1981). El cálculo de ϕ , a través

de ϕ_{max} , no es más que una solución intermedia para hallar nuestra eficiencia cuántica a partir de un máximo teórico (en nuestro caso a partir de la expresión de Monod). Desafortunadamente, el valor de ϕ_{max} dista mucho de ser el máximo teórico de 0.125 molO_2 (mol de fotones)⁻¹, debido a que parte de la energía absorbida se utiliza con el fin de obtener nutrientes en lugar de para la fijación de carbono. Los valores típicos para la fijación de carbono son de $0.04\text{-}0.06$ (Zieman et al., 1987). Por otro lado, debemos hacer uso de P_m^B para el cálculo de K_s (Ec. 16), un parámetro que como ya hemos reseñado anteriormente presenta cierta variabilidad, aunque se puede llegar a suponer, contrariamente a lo que ocurre con α , que es 'espectralmente neutro' (Pickett y Myers, 1966).

La aplicación de ambos modelos al Estrecho de Bransfield generan una distribución de la producción primaria muy similar (Fig. 7 a y b). La zona afectada por el Agua de Weddell (A) es la menos productiva, y parece establecerse un ligero gradiente desde esta región hacia las Islas Shetland. Los bajos valores de producción primaria estimados para las estaciones más cercanas a la Península Antártica ($<400 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) son probablemente fruto de la escasa estabilidad de la columna de agua y de las bajas concentraciones de biomasa existentes.

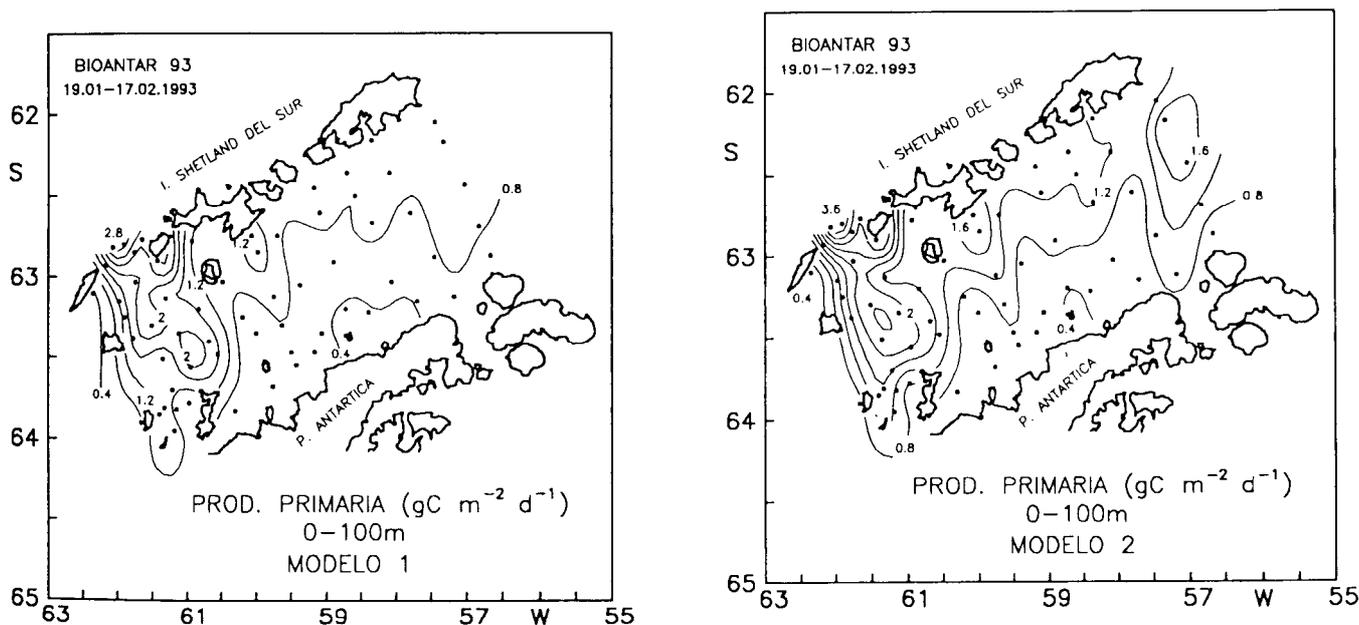


Fig. 7a y b: Distribución de la producción primaria según los modelos 1 y 2.

La zona occidental del Estrecho, por el contrario, es altamente productiva. Los valores de producción alcanzados en esta zona ($>2 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) son característicos de las zonas más eutróficas del planeta. Esta elevada productividad se encuentra muy ligada a la entrada de Agua de Bellingshausen y en menor grado al Agua de Gerlache. Estos resultados contrastan en cierto modo con los obtenidos por Holm-Hansen y Mitchell (1991) donde la zona que presentaba mayores concentraciones de biomasa fitoplanctónica y la más productiva era precisamente la del Estrecho de Gerlache. De todos modos, el que una u otra zona presente una mayor pro-

ductividad puede deberse en gran parte a factores como: la estabilidad de la columna de agua, o la progresión del deshielo (El-Sayed, 1984). En el estudio de Holm-Hansen y Michell (1991), en los muestreos llevados a cabo durante el mes de diciembre, aún persistía una gran masa de hielo al noroeste de las Shetland, por lo que sus resultados no parecen comparables a los aquí presentados.

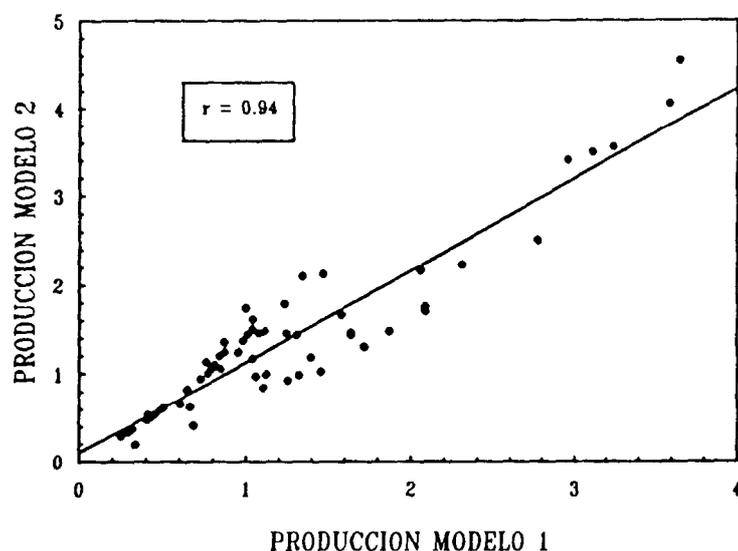


Fig. 8: Correlación obtenida para los valores de producción primaria estimados mediante los modelos 1 y 2. Las unidades son $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$.

Los dos modelos de producción primaria aquí presentados, ofrecen valores coherentes (Fig. 8), si bien, el modelo 2 tiende a sobreestimar la producción. Esto puede deberse a varias causas. Por un lado, el modelo de irradiancia solar utilizado tiende a sobreestimar la luz a alturas bajas del sol (Bird, 1984), haciendo que los valores de producción primaria durante los largos amaneceres y atardeceres de verano austral sean superiores a lo esperado. Por otro lado, las relaciones utilizadas para el cálculo de los coeficientes de atenuación de la luz parecen subestimar la atenuación debida a los pigmentos fotosintéticos, con lo que el espectro de luz calculado presenta valores de irradiancia superiores a los reales en la banda de 400-500nm al aumentar la profundidad (Fig. 9). Este error podría sin duda ser corregido utilizando en el modelo espectral relaciones bio-ópticas específicas para esta zona de la Antártida. De hecho, Mitchell y Holm-Hansen (1991b) encuentran diferencias significativas entre los algoritmos bio-ópticos tradicionales y las relaciones obtenidas durante su muestreo. Por ello, parece conveniente realizar una mejor caracterización de las propiedades bio-ópticas de estas aguas, con el fin de obtener una estimación más ajustada de las tasas de fijación de carbono mediante modelos espectrales de absorción de luz.

La aplicación de modelos de producción primaria como los expuestos en este trabajo, es indispensable para obtener una visión global de la producción primaria en áreas extensas e hidrográficamente heterogéneas del océano. Ello nos permitiría entender mejor el papel que pueden jugar determinadas regiones en la fijación de carbono mediante la fotosíntesis, y por tanto, en la regulación del flujo global del CO_2 .

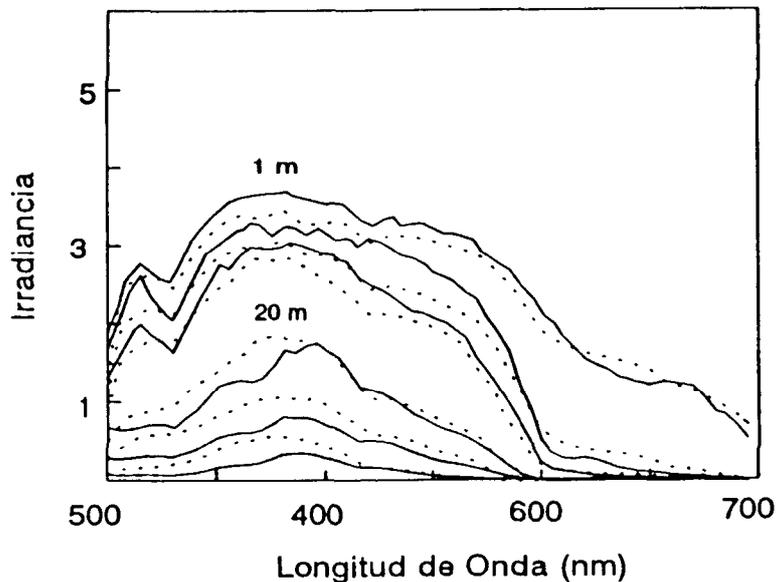


Fig. 9: Valores de Irradiancia ($W m^{-2} nm^{-1} \times 10^{-4}$) obtenidos a 1, 5, 10, 20, 30 y 40 metros de profundidad en la estación S1. La línea continua representa los valores medidos y la punteada los obtenidos mediante el modelo 2.

REFERENCIAS

- Austin, R.W. (1974). The remote sensing of spectral radiance from below the ocean surface. En: *Optical Aspects of Oceanography*. N.G. Jerlov and E.S. Nielsen, 317-344, Academic, San Diego, California.
- Baker, K.S., y Frouin, R., (1987). Relation between photosynthetically available radiation and total isolation at the ocean surface under clear skies. *Limnol. Oceanogr.* 32(6), 1370-1377.
- Bannister, T.T. (1974). Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield and upper limit to production. *Limnol. Oceanogr.*, 19:1-12.
- Bidigare, R.R., Smith, R.C., Baker, K.S. y Marra, J. (1987). Oceanic primary production estimates from measurements of spectral irradiance and pigment concentrations. *Global Biogeochem. Cycles.* 1(3):171-186.
- Bird, R.E. (1984). A simple solar spectral model for direct-normal and diffuse horizontal irradiance. *Solar Energy.* 32(4), 461-471.
- Brightman, R.I. y Smith, W.O. (1988). Phytoplankton photosynthesis-irradiance relationships during austral winter in the Bransfield Strait region. *Antarctic Journal of the U.S.*, Vol. XXIII (5), 131-133.
- El-Sayed, S. (1984). Productivity of the Antarctic Waters. A reappraisal. En: *Marine phytoplankton and productivity*. Holm-Hansen, O., Bolis, L., y Gilles, R. (Eds.). Springer-Verlag.
- Gordon, A.L. y Morel, A. (1983). Remote assessment of ocean color for satellite visible imagery. A review. *Lecture notes on coastal and estuarine studies*. Springer-Verlag, New York, pp. 144.

- Gordon, A.L. y Nowlin, W.D. (1978). The Basin waters of the Bransfield Strait. *J. Phys. Oceanogr.* 7:258-264.
- Grelowski, A. y Tokarczyk, R. (1985). Hydrological conditions in the region of Bransfield Strait and southern part of Drake Passage in the period from December 10, 1983 and January 8, 1984 (BIOMASS-SIBEX). *Pol. Polar Res.* 6(1-2):31-41.
- Holm-Hansen, O., Lorenzen, C.J., Holmes, R.W. y Strickland, J.D.H. (1965). Fluorometric determination of chlorophyll. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer.* 30:3-15.
- Holm-Hansen, O. y Mitchell, B.G. (1991). Spatial and temporal distribution of phytoplankton and primary production in the western Bransfield Strait region. *Deep-Sea Res.* 38(8/9):961-980.
- Holm-Hansen, O. y Riemann, B. (1978). Chlorophyll *a* determinations: Improvements in methodology. *Oikos.* 30:438-447.
- Iqbal, M. (1983). *Introduction to solar radiation.* p390. Toronto: Academic Press.
- Kiefer, D.A. y Mitchell, B.G. (1983). A simple steady state description of phytoplankton growth base absorption cross section and quantum efficiency. *Limnol. Oceanogr.* 28, 770-776.
- Kirk, J.T.O. (1983). *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems.* Cambridge University Press, Cambridge, pp.401.
- Kishino, M., Okami, N., Takahashi, M. y Ichimura, S. (1986). Light utilization efficiency and quantum yield of phytoplankton in a thermally stratified sea. *Limnol. Oceanogr.* 31, 557-566.
- Martin, J.H., Fitzwater, S.E., y Gordon R.M. (1990) Iron deficiency limits phytoplankton growth in Antarctic waters. *Global Biogeochem. Cycles.* 4(1):5-12.
- Mitchell, B.G. y Holm-Hansen, O. (1991a). Observations and modelling of the Antarctic phytoplankton crop in relation to mixing depth. *Deep-Sea Res.* 38(8/9), 981-1007.
- Mitchell, B.G. y Holm-Hansen, O. (1991b). Bio-optical properties of Antarctic Peninsula waters: differentiation from temperate ocean models. *Deep-Sea Res.* 38(8/9), 1009-1028.
- Mitchell, B.G. y Kiefer D.A. (1984). Determination of absorption and fluorescence excitation spectra for phytoplankton. 157-169. En: *Marine phytoplankton and productivity.* Holm-Hansen, O., Bolis, L., y Gilles, R. (Eds.) Springer-Verlag.
- Mitchell, B.G. y Kiefer, D.A. (1988). Chlorophyll *a* specified absorption and fluorescence excitation spectra for light-limited phytoplankton. *Deep-Sea Res.* 35, 639-663.
- Morel, A. (1974). Optical properties of pure waters and pure sea water. En: *Optical Aspects of Oceanography.* N.G. Jerlov y E. Steeman Nielsen (Eds.), 1-24. Academic, San Diego, California.
- Morel, A. (1991). Light and marine photosynthesis: a spectral model with geochemical implications. *Prog. Oceanogr.* 26:263-306.
- Niiler, P.P., Amos, A. y Hu, J. (1991). Water masses and 200m relative geostrophic circulation in the western Bransfield Strait region. *Deep-Sea Res.* 38(8/9), 943-959.
- Paltridge, G.W. y Platt, C.M.R. (1976). *Radiative processes in meteorology and climatology.* p.318. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company.
- Platt, T., Sathyendranath, S., Caverhill, C. y Lewis, M.R. (1988). Ocean primary production and available light: further algorithms for remote sensing. *Deep-Sea Res.* 35:855-879.
- Platt, T., Sathyendranath, S. y Ravindran, P. (1990). Primary production by phytoplankton: analytic solutions for daily rates per unit area of water surface. *Proc. R. Soc. Lond. B* 241, 101-111.

- Pickett, J.M. y Myers, J. (1966). Monochromatic light saturation curves for photosynthesis in *Chlorella*. *Plant Physiol.* 41, 90-98.
- Prieur, L. y Sathyendranath, S. (1981). An optical classification of coastal and oceanic waters based on the specified spectral absorption curves of phytoplankton pigments, dissolved organic matter and other particulate materials. *Limnol. Oceanogr.*, 26:671-689.
- Sathyendranath, S. y Platt, T. (1989). Computation of aquatic primary production: Extended formalism to include effect of angular and spectral distribution of light. *Limnol. Oceanogr.* 34(1):188-198.
- Sathyendranath, S., Platt, T., Caverhill, C.M., Warnock, R.E. y Lewis, M.R. (1989). Remote sensing of oceanic primary production: computations using a spectral model. *Deep-Sea Res.* 36(3):431-453.
- Smith, W.O. y Baker, K.S. (1978). The bio-optical state of ocean waters and remote sensing. *Limnol. Oceanogr.* 23, 247-259.
- Spencer, J.W. (1971). Fourier series representation of the position of the sun. *Search.* 2, 172.
- Steehan Nielsen, E. (1952) the use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.* 18, 117-140.
- Thekaekara, M.P. (1977). Solar irradiance, total and spectral. 37-59. En: *Solar Energy Engineering*. A.A.M. Sanyal (Ed.), Academic, San Diego, California.
- Tilzer, M.M., von Bodungen, B., Smetacek, V. (1985). Light-Dependence of phytoplankton photosynthesis in the Antarctic Ocean: Implications for regulating Productivity: En: *Antarctic nutrient cycles and foodwebs* W.R. Siegfried, P.R. Condy y R.M. Laws (eds.). Springer-Verlag, Berlin
- Tilzer, M.M., Elbrächter, M., Gieskes, W.W. y Beese, B. (1986). Light-temperature interactions in the control of photosynthesis in Antarctic phytoplankton. *Polar Biol.* 5:105-111.
- Tyler, J.E. (1975). The *in situ* quantum efficiency of natural phytoplankton populations. *Limnol. Oceanogr.* 18:442-445.
- Webb, W.L., Newton, M. y Starr, D. (1974). Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: a mathematical model. *Oecologia* (Berl.). 17:281-291.

Símbolos	Definiciones (unidades)
∞	Pendiente de la curva PI a intensidades de luz limitantes [$\text{mgC}(\text{mgCla})^{-1} (\mu\text{Ein m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$].
a	Coefficiente de absorción (m^{-1}).
a'	Coefficiente de absorción del fitoplancton (m^{-1}).
a''	Coefficiente de absorción de las sustancias no extraíbles en acetona (m^{-1}).
a_p	Coefficiente de absorción del material particulado total (m^{-1}).
A_{ci}	Albedo producido por las nubes en el nivel i y atmósfera superior a él.
A^*	Albedo del cielo en un día claro.
a_r	Coefficiente de absorción específico del fitoplancton ($\text{m}^2 \text{mgCla}$).
β	Factor de amplificación del filtro.
b	Coefficiente de dispersión (m^{-1}).
B	Biomasa ($\text{mg}[\text{Cla}+\text{Feo}] \text{m}^{-3}$).
d	Declinación solar (grados).
F	Latitud (grados).
f, f_{\max}	Rendimiento cuántico y rendimiento cuántico máximo [$\text{mol C} (\text{mol de fotones})^{-1}$].
F	Albedo de las nubes expresado como fracción.
h	Biomasa total sobre el nivel base (mg m^{-2}).
I	Irradiancia ($\mu\text{Ein m}^{-2} \text{s}^{-1}$).
I_e, I_{sc}, I_T, I_0	Irradiancia (W m^{-2}).
I_d	Irradiancia directa ($\mu\text{Ein m}^{-2} \text{s}^{-1}$).
I_s	Irradiancia difusa ($\mu\text{Ein m}^{-2} \text{s}^{-1}$).
K	Coefficiente de atenuación de la luz (m^{-1}).
K_w, K_x	Coefficiente de atenuación del agua pura y de las sustancias no fitoplanctónicas (m^{-1}).
K_r	Tasa máxima de fotosíntesis ($\text{Ein mgCla}^{-1} \text{h}^{-1}$).
k_c	Coefficiente de atenuación específico de la clorofila (m^{-1}).
l	Longitud de onda (nm).
μ_0	Coseno medio de la 'downwelling radiation'.
OD_r	Densidad óptica.
P^b	Número de asimilación ($\text{mgC} (\text{mgCla})^{-1} \text{h}^{-1}$).
P_m^b	Capacidad fotosintética ($\text{mgC} (\text{mgCla})^{-1} \text{h}^{-1}$).
$P_{z,T}$	Producción diaria integrada ($\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$).
PHAR	Radiación absorbida fotosintéticamente ($\text{Ein m}^3 \text{h}^{-1}$).
Q	Irradiancia cuántica espectral ($\text{Ein m}^2 \text{h}^{-1}$).
S	Area de filtración (m^2).
V	Volumen filtrado (m^3).
z	Profundidad (m).
z_m	Profundidad del máximo de clorofila (m).
s	Anchura del máximo de clorofila (m).