Autorización para Publicar en un E-Repositorio de Acceso Abierto

Apellido y nombres: **SEGURA, Valeria**
DNI:
Correo electrónico: **vsegura@inidep.edu.ar**

AUTORIZO por la presente a la Biblioteca y Servicio de Documentación INIDEP a publicar en texto completo el trabajo final de **Tesis** de mi autoría que se detalla, permitiendo la consulta de la misma por Internet, así como la entrega por Biblioteca de copias unitarios a los usuarios que lo soliciten con fines de investigación y estudio.

Título del trabajo**: "Variaciones en la producción primaria en relación con los distintos tipos funcionales del fitoplancton en el Mar Argentino"**
Año: **2013**
Título y/o grado que opta: **Tesis (doctorado)**
Facultad: **Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.**

Firma:

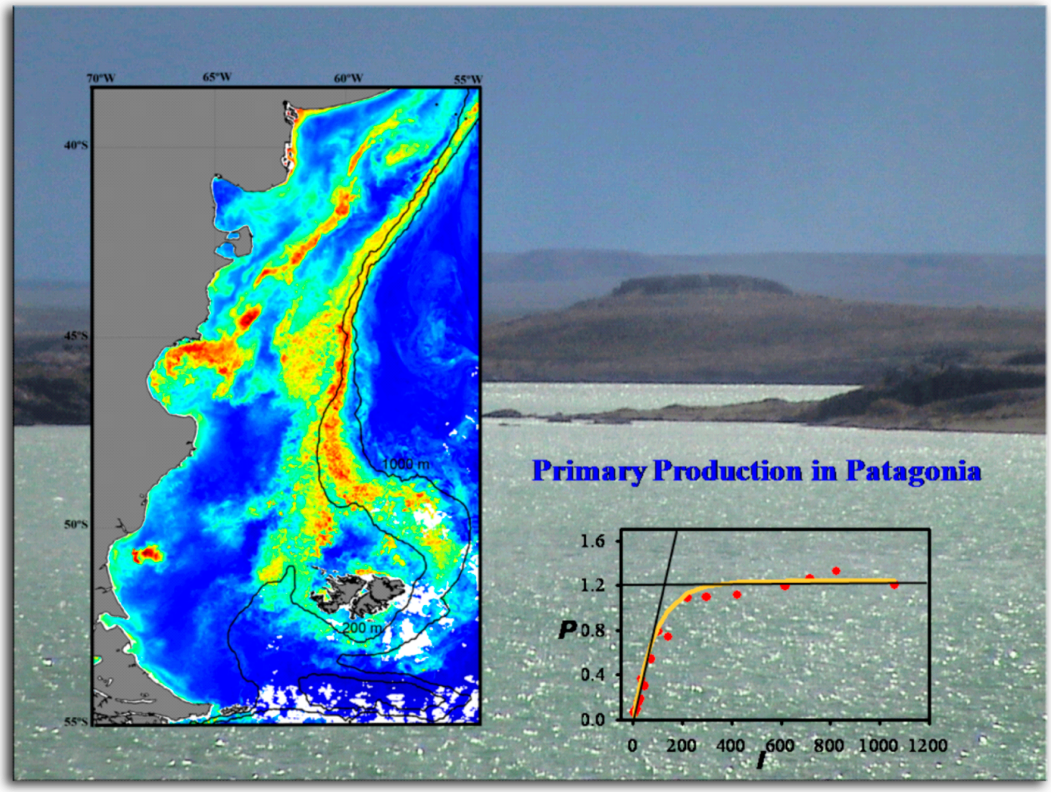
Fecha: 9/4/15

OceanDocs: **http://hdl.handle.net/1834/**

UNIVERSIDAD NACIONAL DE MAR DEL PLATA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Variaciones en la Producción Primaria en relación con los distintos Tipos Funcionales del Fitoplancton en el Mar Argentino



Autora: Valeria Segura

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas

–2013-

INIDEP

INSTITUTO NACIONAL DE INVESTIGACIÓN
Y DESARROLLO PESQUERO

Universidad Nacional de Mar del Plata

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Tesis para Optar el título de

Doctora en Ciencias Biológicas

Variaciones en la Producción Primaria en relación con los distintos Tipos Funcionales del Fitoplancton en el Mar Argentino

Valeria Segura

Directora: Dra. Vivian A Lutz

Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP)

Mar del Plata, Argentina

Noviembre de 2013

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a mi Directora, maestra y amiga ***Vivian A. Lutz*** *por haber creído en mi capacidad y haberme brindado su apoyo, tanto profesional como afectivo, para la finalización de esta etapa. Por ser una Directora siempre presente, por tener paciencia aún cuando no se puede tener paciencia. Por ser una jefa emprendedora que enseña con su ejemplo y dedicación, que promueve el entusiasmo y las ganas de hacer y crecer. Por ser una buena amiga que acompaña y apoya en momentos difíciles, que ayuda y es generosa.*

A mis compañeros de la Vida, Lucas y Facu, por quererme y estar incondicionalmente conmigo, por ser pacientes y esperarme, por apoyarme en todo lo que hago y deseo hacer. Por no limitarme o cortar mis ganas de crecer y por darme amor todos los días.

A mis padres y abuela, por estar siempre presentes, por ayudarme. Por ser mi familia. Por enseñarme que con esfuerzo todo es posible.

A mis amigas de todos los días (Carli, Juli, Ceci, Carla y Neri), por acompañarme y escucharme en algunos momentos o respetar mis silencios y ausencias en otros.

A mi "tía" Marina por aconsejarme afectivamente y profesionalmente cada día.

A Rubén por tomarse el tiempo para enseñarme y su ayuda con las correcciones.

A Riki, Dani, Rubén, Mario, Nora, Rut, Hugo, Carlita y Guille, por ser compañeros y amigos del laboratorio, de muchos años o de pocos, por compartir campañas a bordo del "Cánepa" y otros barcos, y por generar un ambiente agradable de trabajo, tanto en tierra como a bordo.

Al Dr. José I. Carreto, por su aval para mi trabajo y por el préstamo de equipos facilitándome el desarrollo de mi trabajo.

A mi compañera de oficina Mónica Fernández, por su buena onda y su colaboración en los momentos de concentración.

A los oceanógrafos físicos del INIDEP y del Servicio de Hidrografía Naval (R. Reta, R. Guerrero, A. Piola y A. Bianchi) por facilitar los datos de las variables físicas.

A todos los integrantes de las campañas GEF a bordo del buque "Puerto Deseado", por la buena predisposición a bordo y su colaboración para la colección de las muestras.

Al resto de mi familia, la más presente y la ausente, porque sin ellos mi esencia no sería la misma.

A mi amiga Ana Dogliotti, por sus sugerencias, aportes y estar siempre dispuesta a ayudarme.

A los jurados de mi Tesis: Dres. Virginia Villafañe, Martin Ehrlich y Alicia Escalante por sus valiosos comentarios y sugerencias.

A las autoridades del INIDEP, por todo el apoyo brindado para mi formación profesional.

A las bibliotecarias del INIDEP, por su ayuda para la consulta de bibliografía.

A Ezequiel Cozzolino por su buena onda y el aporte de imágenes satelitales.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN GENERAL 1

ABSTRACT 2

ÍNDICE DE TABLAS 3

ÍNDICE DE FIGURAS 5

CAPÍTULO 1: Introducción

1.1. Importancia del Fitoplancton: Clorofila *a* y Producción Primaria en el Mar Argentino 15

1.2. Características Oceanográficas del Mar Argentino 17

1.3. Antecedentes de Estudios de la Distribución de la Clorofila *a* y la Producción Primaria 20

1.4. Tipos Funcionales del Fitoplancton 27

1.5. Hipótesis, Objetivos y Estructura de la Tesis 28

CAPITULO 2: Materiales y Métodos

2.1. Muestreo 33

2.2. Determinación de la Concentración de la Clorofila *a* 35

2.3. Determinación de la Absorción del Material Particulado 37

2.4. Determinación de la Producción Primaria 39

2.5. Penetración de la radiación en el Mar 43

2.6. Determinación de la Capa de Mezcla 44

2.7. Otras Mediciones Ambientales 44

2.8. Identificación y Cuantificación del Fitoplancton 45

2.9. Análisis de los Tipos Fotosintéticos y Bio-ópticos del Fitoplancton (PBPT) 45

i. Distinción de los PBPT 45

ii. Caracterización de los PBPT 46

iii. Relación entre los PBPT y las Condiciones Ambientales 46

iv. Estimación Satelital de Clases de Tamaño del Fitoplancton 47

CAPITULO 3: Propiedades ópticas en el Mar Argentino

3.1. Introducción 51

3.2. Materiales y Métodos 55

3.3. Resultados 55

3.3.1. Distribución de las Propiedades Ópticas en Superficie 55

i. Irradiancia 55

ii. Concentración de la Clorofila a 56

iii. Coeficientes de Absorción del Material Particulado 56

3.3.2. Distribución de las Propiedades Ópticas en la Columna de Agua 58

i. Sección_1: desde la Costa de Mar del Plata ~ 38-39 ºS 58

ii. Sección_2: talud continental a los ~ 41 º S 59
iii. Sección_3: talud continental a los ~ 43 °S 60
iv. Sección_4: desde la Costa de Puerto Deseado ~ 47 °S 61
v. Sección_5: desde la Costa de San Francisco de Paula ~ 49 °S 62
vi. Sección_6: desde la Costa de Bahía Grande ~ 51 °S 62
vii. Sección 7: desde la Boca del Estrecho de Magallanes ~ 52 °S 64
viii. Sección_8: Banco Burdwood ~ 54 °S 64
3.3.3. Relaciones entre $a_p(440)$, $a_{ph}(440)$, $a_{NAP}(440)$ y *Cla* 65
3.3.4. Validación de Productos Satelitales 66
3.4. Discusión y Conclusiones 67
CAPITULO 4: Tipos del fitoplancton y Producción Primaria en el Mar Argentino
4.1. Introducción 103
4.2. Métodos 106
4.2.1. Distinción y Caracterización de los PBPT 106
4.2.2. Relación entre los PBPT y las Condiciones Ambientales 107
4.2.3. Estimación Satelital de Clases de Tamaño del Fitoplancton 107
4.3. Resultados 107
4.3.1. Distribución de la Clorofila *a* y la Producción Primaria 107
4.3.2. Variaciones en las Propiedades Bio-ópticas y Fotosintéticas en la Superficie 108
4.3.3. Tipos Fotosintéticos y Bio-ópticos del Fitoplancton (PBPT) 108
i. Distinción y Distribución de los PBPT 108
ii. Caracterización de los PBPT 109
iii. Distribución de las clases de tamaño del fitoplancton (satelital) y los PBPT 110
4.4. Discusión 111
4.4.1. Condiciones Oceanográficas en el Área de Estudio 111
4.4.2. Concentración de la Clorofila *a* y Producción Primaria 111
4.4.3. Tipos del Fitoplancton 112
4.4.4. Comparación entre Tipos del Fitoplancton: estimados en forma Satelital y de Campo 113
Conclusiones Generales 133
Bibliografía 135

RESUMEN GENERAL

El proceso de síntesis de materia orgánica a partir de la fijación de CO_2 utilizando como fuente de energía la radiación solar es conocido como fotosíntesis. Aproximadamente la mitad de la producción primaria del planeta es contribuida por el fitoplancton marino. Por lo tanto, el fitoplancton juega dos roles fundamentales: 1) en las tramas tróficas, ya que sostiene en forma directa o indirecta la vida de todos los organismos marinos y 2) en la regulación del clima en la tierra, ya que fija CO_2 en materia orgánica gran parte de la cual se hunde y queda fuera del sistema por largos períodos de tiempo. Los modelos de estimación de producción primaria requieren como principales datos de ingreso la clorofila *a*, la atenuación de la radiación en el mar y los parámetros que describen la eficiencia fotosintética.

El Mar Argentino se caracteriza por la heterogeneidad de su ambiente y la alta concentración de fitoplancton que resultan en una gran riqueza biológica y en un importante rol como sumidero de CO_2. Es cada vez más frecuente encontrar en la literatura información sobre la distribución de la concentración de clorofila *a* (proxy de la biomasa de fitoplancton) en la región. Sin embargo, los trabajos sobre producción primaria, en esta zona de gran importancia biológica, son escasos y localizados en áreas puntuales o aquellos extensivos datan de más de 40 años.

En este trabajo se estudiaron las propiedades ópticas marinas (en 278 estaciones) y la producción primaria (en 70 estaciones) en una amplia región del Mar Argentino durante tres épocas del año. Los resultados mostraron un alto grado de variabilidad en las propiedades ópticas y fotosintéticas. La profundidad de la zona eufótica no superó los 30 m, indicando altas concentraciones de componentes que atenuaban la penetración luminosa. En la mayoría de los casos en la superficie del mar el fitoplancton fue el responsable de esta atenuación. El material no algal contribuyó fuertemente a la absorción de la radiación en la zona costera, pero también en algunas zonas particulares del talud continental. La eficiencia de la absorción de la radiación y los parámetros fotosintéticos variaron de acuerdo a las poblaciones de fitoplancton presentes. Los valores de producción primaria diaria integrados en la columna de agua, $P_{Z,T}$, cubrieron un rango entre 5477 y 52 mg C m^{-2} d^{-1}. La variabilidad encontrada trascendió en la diferenciación de once tipos fotosintéticos y bio-ópticos del fitoplancton (PBPT). Los resultados de esta tesis se discuten en el contexto de la aplicación de modelos de distribución de tipos funcionales del fitoplancton y de estimación de producción primaria en forma satelital.

ABSTRACT

The synthesis of organic matter from the uptake of CO_2 using solar radiation as energy source is known as photosynthesis. Approximately half of the planet primary production is contributed by marine phytoplankton. Therefore, phytoplankton plays two fundamental roles: 1) in trophic webs, since it supports directly or indirectly the life of all marine organisms; and 2) in the regulation of the earth climate, since it fixes CO_2 in organic matter, most of which sinks and stays out of the system for long periods of time. Models of estimation of primary production require as input the concentration of chlorophyll *a*, the attenuation of light in the sea, and the parameters that describe the photosynthetic efficiency.

The Argentine Sea is characterized by the heterogeneity of its environment and the high concentration of phytoplankton, which results in a great biological richness and in an important role up-taking atmospheric CO_2. It is nowadays more frequent to find in the literature information about the distribution of chlorophyll *a* (proxy for phytoplankton biomass) in the region. Nevertheless, works regarding primary production are still scarce; dating more than 40 years (the extensive ones) or being too localized in small areas (the more recent ones).

In the present work I studied the marine optical properties (in 278 stations) and the primary production (in 70 stations) in an extensive area of the Argentine Sea during three periods of the year. The results show a high degree of variability in the optical and photosynthetical properties. The depth of the euphotic zone did not overpass the 30 m, indicating the presence of high concentrations of components that attenuated the penetration of light. In most of the cases phytoplankton was responsible for this attenuation at the surface. The non algal particulate matter contributed strongly to the absorption of radiation in the coastal zone, but also in some particulate places on the shelf-break. The efficiency of light absorption and the photosynthetic parameters varied according to the kind of phytoplankton populations present. The values of the integrated daily water-column primary production, $P_{Z,T}$, spanned over a range of 52 to 5477mg C m^{-2} d^{-1}. This variability resulted in the differentiation of eleven photosynthetic and bio-optic phytoplankton types (PBPT). The results of this thesis are discussed in the context of the application of satellite models to estimate the distribution of phytoplankton functional types and of primary production.

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 3.1. Lista de símbolos usados, su descripción y unidades para el Capitulo 3---------73

Tabla 3.2. Contribución del fitoplancton y del *NAP* a la absorción del material particulado total (porcentajes de contribución; valores mínimos y máximos) en las diferentes secciones estudiadas de las distintas campañas. La cruz indica que no hubo datos disponibles.-------74

Tabla 4.1. Lista de símbolos descripción y unidades para el Capitulo 4. ----------115

Tabla 4.2. Rangos de variación, para las tres campañas, de las propiedades fotosintéticas y bio-ópticas usadas en los análisis para distinguir los PBPT (excepto por aquellos marcados con †).----------117

Tabla 4.3. Rango de valores de las propiedades ambientales en las tres campañas. ------118

Tabla 4.4. Valores medios de las propiedades analizadas en cada PBPT. Los números en negrita representan propiedades cuyos coeficientes de variación (CV) dentro de cada PBPT fue < 35 %. Notar que PBPT 2 y 6 tienen una sola estación cada uno.----------119

Tabla 4.5. Coeficientes de correlación de Pearson entre los componentes principales (PCs) y las propiedades usadas para distinguir los PBPT. El porcentaje de varianza explicada por cada componente se muestra entre paréntesis. Estos coeficientes de correlación fueron significativos por encima de un valor crítico de 0,28 con un $p < 0,01$. Los valores más altos de los coeficientes en cada componente se marcaron en negrita.----------120

Tabla 4.6. Grupos taxonómicos predominantes y rangos de porcentaje de $Cla_{<5\ \mu m}$ dentro de cada PBPT. ND: indica que no hubo datos disponibles.----------121

Tabla 4.7. Coeficientes de correlación de Pearson entre los componentes principales (PCs) y las variables ambientales. El porcentaje de varianza explicada por cada componente se muestra entre paréntesis. Estos coeficientes de correlación fueron significativos por encima

de un valor crítico de 0,30 con un $p < 0,01$. Los valores más altos de los coeficientes en cada componente se marcaron en negrita.----------122

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura. 1.1. Circulación esquemática de la plataforma del Atlántico Suroccidental, mostrando las corrientes de Malvinas (MaC), circumpolar Antártica (ACC) y la corriente de Brasil (BrC) (adaptado de Piola & Rivas, 1997). Mostrando en los tonos grises la batimetría y en líneas negras las isobatas de 100, 200 y 1000 m. Dentro del rectángulo de líneas negras se encuentra la plataforma continental patagónica (PCS). Los nombres de las provincias están indicados: CH: Chubut, SC: Santa Cruz y TdF: Tierra del Fuego. Los frentes termales medios de enero están mostrados dentro PCS, representándose el frente del talud con áreas blancas rayadas y los frentes de marea costeros por zonas negras (adaptado de Rivas & Dell'Arciprete, 2000). Los ríos patagónicos están indicados con: 1. Colorado, 2 .Negro. 3. Chubut, 4. Deseado, 5. San Julían, 6. Chico, 7. Santa Cruz, 8. Coig y 9. Gallegos. Figura tomada del trabajo de Rivas *et al*., 2006.----------19

Figura 1.2. Mapa de distribución global de clorofila *a* promedio para el mes de octubre de 2005 confeccionado a partir de datos satelitales del sensor MODIS descargados de la página http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/.----------20

Figura 1.3. Mapa de distribución global de la producción primaria a nivel tomada de Longhurst *et al.* (1995).---------- 21

Figura 1.4. Distribución de la clorofila *a* (mg m^{-3}) medida *in situ* histórica entre los años 1958 y 2004 en el Mar Argentino y sus regiones adyacentes.----------25

Figura 2.1. Localización de las estaciones en las tres campañas estudiadas (GEF-1, GEF-2 y GEF-3). Los símbolos indican la colección de muestras para los distintos tipos de análisis en cada estación: *Cla* representa puntos donde solo *Cla* en superficie fue medida; *Cla* + *Abs* representa las estaciones donde se tomaron mediciones de *Cla* y absorción del material particulado y *Cla* + *Abs* + *PP* representa las estaciones donde se tomaron mediciones de *Cla*, absorción del material particulado y se realizaron incubaciones de producción primaria.----------34

Figura 2.2. (A, B & E) Caja diseñada y construida artesanalmente para las incubaciones correspondientes a las experiencias de producción primaria; (C & D) filtros obtenido luego de las incubaciones expuestos a vapor de HCl.---------- 40

Figura 3.1. Porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a la longitud de onda de 440 nm.----------75

Figura 3.2. Sección_1 correspondiente al período de primavera, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro. ----------76

Figura 3.3. Sección_1 correspondiente al período de verano tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD.----------77

Figura 3.4. Sección_2 correspondiente al período de primavera, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro. ----------78

Figura 3.5. Sección_2 correspondiente al período de verano tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas

muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD. ----------79

Figura 3.6. Sección_2 correspondiente al período de invierno tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado) . Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro. ----------80

Figura 3.7. Sección_3 correspondiente al período de primavera, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro. ----------81

Figura 3.8. Sección_3 correspondiente al período de verano tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD. ----------82

Figura 3.9. Sección_3 correspondiente al período de invierno tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro. ----------83

Figura 3.10. Sección_4 correspondiente al período de primavera, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro. ----------84

Figura 3.11. Sección_4 correspondiente al período de verano tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado. Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD. ----------85

Figura 3.12. Sección_4 correspondiente al período de invierno tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro. ----------86

Figura 3.13. Sección_5 correspondiente al período de primavera, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro. ----------87

Figura 3.14. Sección_5 correspondiente al período de verano tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas

muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD. ----------88

Figura 3.15. Sección_6 correspondiente al período de primavera, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro. ----------89

Figura 3.16. Sección_6 correspondiente al período de verano tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD. ----------90

Figura 3.17. Sección_6 correspondiente al período de invierno tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y con el fluorómetro. ----------91

Figura 3.18. Sección_7 correspondiente al período de primavera, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro. ----------92

Figura 3.19. Sección_7 correspondiente al período de verano tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD. ----------93

Figura 3.20. Sección_7 correspondiente al período de invierno tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro. ----------94

Figura 3.21. Sección_8 correspondiente al período de primavera, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro. ----------95

Figura 3.22. Sección_8 correspondiente al período de verano tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD. ----------96

Figura 3.23. Sección_8 correspondiente al período de invierno tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas

muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro. ----------97

Figura. 3.24. Correlación de Spearman entre los valores de: (A) $a_p(440)$ versus *Cla*; (B) $a_{ph}(440)$ versus *Cla* (C) $a_{NAP}(440)$ en función de *Cla* correspondiente a los datos de las tres campañas juntas (D),(E) & (F) $a_{ph}(440)$ y $a_{NAP}(440)$ en función de *Cla* para cada una de las campañas analizadas (GEF-1, GEF-2 y GEF-3).----------98

Figura 3.25. Productos derivados de las imágenes MODIS versus los valores de campo para: (A) *Cla*, (B) K_d(PAR), y (C) *PAR*. La flecha indica el valor altamente subestimado por el producto satelital. Las campañas están indicadas con símbolos negros (GEF-1), grises (GEF-2), y blancos (GEF-3). La línea punteada corresponde a la relación 1:1 (Modificada de Dogliotti *et al*., 2014).----------99

Figura 4.1. Localización de las estaciones en las tres campañas (GEF-1, GEF-2 y GEF-3). Los símbolos indican la colección de muestras para los distintos tipos de análisis en cada estación: *Cla* representa puntos donde solo *Cla* en superficie fue medida; *Cla* + *Abs* + *PP* representa las estaciones donde se tomaron esas mediciones y se realizaron incubaciones de producción primaria.----------123

Figura 4.2. Distribución de (A) *Cla* total en superficie, (B) porcentaje de *Cla* en la fracción <5 µm en superficie, (C) producción primaria diaria integrada en la columna de agua ($P_{Z,T}$) para las tres campañas.----------124

Figura 4.3. Correlación de Spearman entre los valores de $P_{Z,T}$ y *Cla* para las tres campañas.----------125

Figura 4.4. (A) Cociente $a_{ph}(440)/a_{ph}(676)$ versus *Cla*; (B) $a_{ph}^{B}(440)$ en función de $Cla_{<5\ \mu m}$ y (C) $a_{ph}^{B}(676)$ en función de $Cla_{<5\ \mu m}$.---------- 126

Figura 4.5. Análisis de clúster para distinguir los PBPT en base a sus propiedades fotosintéticas y bio-ópticas incluyendo todas las estaciones de las tres campañas. La línea cortada representa la línea umbral del clúster marcada al 10 % de la distancia total para distinguir los PBPT.----------127

Figura 4.6. Distribución de los PBPT en los diferentes períodos analizados.---------- 128

Figura 4.7. Representación gráfica de los PCA para las propiedades fotosintéticas y bio-ópticas: (A) Círculo de correlación en el plano de los dos primeros componentes principales, PC1 vs PC2, y (C) para el segundo y tercero componentes principales, PC3 vs PC4. Proyección de las estaciones que componen los PBPT para (B) PC1 vs PC2 y (D) PC3 vs PC4. ----------129

Figura 4.8. Formas de los espectros de los coeficientes específicos de absorción del fitoplancton en los diferentes PBPT. ----------130

Figura 4.9. Representación gráfica de los PCA para las variables ambientales: (A) Círculo de correlación en el plano de los dos primeros componentes principales, PC1 *vs* PC2, y (C) para el segundo y tercero componentes principales, PC3 *vs* PC4. Proyección de las estaciones que componen los PBPT para (B) PC1 vs PC2 y (D) PC3 vs PC4. -------131

Figura 4.10. Distribución de las Clases de Tamaño del Fitoplancton (pico-, nano- y microfitoplancton) modelada de acuerdo a Hirata *et al.* (2008), para los diferentes períodos analizados en base a las imágenes satelitales de MODIS. Superpuestos sobre los mapas está la distribución de los PBPT distinguidos en este estudio (ver símbolos en Fig. 4.6).----------132

CAPÍTULO 1

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Importancia del Fitoplancton: Clorofila *a* y Producción Primaria

Los primeros organismos fotosintéticos aparecidos en el océano (~ 3 mil millones de años) aportaron oxígeno a la atmósfera, facilitando el desarrollo de la vida en el planeta. Aún en la actualidad, el fitoplancton marino contribuye la mitad de la producción primaria mundial (Longhurst *et al.*, 1995; Field *et al.*, 1998; Morel & Antoine, 2002). Estas algas unicelulares, con tamaños entre ~ 1 y 800 μm, prestan importantes servicios ecosistémicos de regulación (a través del intercambio de gases CO2 y O2) y de soporte (constituyendo la base de las tramas tróficas marinas; incluyendo especies de interés comercial).

Una de las primeras técnicas de cuantificación sistemática de la cantidad de pigmentos fotosintéticos, para simplificar las mediciones de fitoplancton en el mar, fue la de las "unidades de pigmento de plantas de Harvey" o HPPU (por su sigla en inglés; Harvey, 1934). Este era un método colorimétrico, donde el plancton colectado con una pequeña red era extraído con acetona al 80 % y el color de este extracto comparado visualmente con una serie de soluciones de sales que representaban una escala graduada de colores. En la década del '60 Margalef promovió el uso de mediciones colorimétricas de densidad óptica (*D*) de extractos de fitoplancton en acetona 90 % en un espectrofotómetro. Él utilizó el cociente de las determinaciones a las longitudes de onda de máxima absorción *D430*/*D665* en estudios ecológicos de distribución y etapas de la sucesión del fitoplancton (Margalef, 1963; 1967). A partir de allí numerosos métodos fueron desarrollados para determinar la concentración de la clorofila *a* incluyendo los fluorométricos (*e.g.* Holm-Hansen *et al.*, 1965), espectrofotométricos (*e.g.* Jeffrey & Humphrey, 1975) y recientemente los de cromatografía de alta performance o HPLC (por su sigla en inglés; Jeffrey *et al.*, 1997; Roy *et al.*, 2011). Estas técnicas facilitaron el estudio de la distribución de la biomasa de fitoplancton en distintas regiones del mar tomando muestras de agua discretas a bordo de buques de investigación. En la década del '70 el lanzamiento del sensor CZCS (Coastal Zone Color Scanner) revolucionó la oceanografía biológica permitiendo la estimación de la clorofila *a* en forma prácticamente sinóptica a escala global

con las técnicas de sensoramiento remoto de color del océano (Gordon & Morel, 1983; Platt, 1986).

La sustentabilidad de un ecosistema esta determinada por su capacidad para mantener un balance entre la producción y la pérdida de biomasa en cada uno de los niveles tróficos. Los modelos tratan de predecir estas interacciones dinámicas especificando un número mínimo de cajas (variables), que representan las biomasas en los distintos niveles, y parámetros que regulan los flujos entre ellas. El fitoplancton se encuentra en la base de la trama trófica y su biomasa como se explico antes puede ser fácilmente estimada a través de la determinación de la clorofila *a*. Este pigmento juega un rol fundamental en la fotosíntesis y por lo tanto existe una relación entre esta y la cantidad de materia orgánica producida. Sin embargo, la misma no es constante y puede variar en las distintas especies de fitoplancton, y aún dentro de una misma especie según el estado fisiológico en que se encuentran las células. La tasa de producción primaria se puede medir en el mar usando distintos métodos (asimilación de los isótopos ^{14}C o ^{13}C; evolución de O_2). Los modelos más comúnmente usados para estimar la producción primaria en el mar requieren como datos de entrada: 1) dos variables: la concentración de la clorofila *a* y la intensidad de luz; y 2) dos parámetros fotosintéticos: α la pendiente inicial a bajas irradiancias, y P_m la producción máxima a saturación de irradiancia (Platt *et al.*, 1980). Las magnitudes de la concentración de clorofila *a* y la intensidad de luz pueden ser estimadas en la actualidad a través de sensoramiento remoto. Por otro lado, no hay una forma simple de estimar los parámetros fotosintéticos. Estos tienen que ser determinados realizando algún tipo de experimento, usualmente una incubación de producción versus irradiancia (*PE*). El método de estimación de los parámetros fotosintéticos utilizando el isótopo de masa ^{13}C y el modelo de parameterización de la producción primaria será descrito en el **Capítulo 2**. Existen distintos modelos satelitales globales de estimación de la producción primaria con diversos grados de complejidad, entre ellos: A) los que usan sólo datos climatológicos de irradiancia, estimaciones satelitales de *Cla* en superficie y suponen una distribución homogénea de la misma en la columna de agua y los parámetros fotosintéticos fijos; B) los que siguen algún criterio de partición del océano en regiones biogeoquímicas para las cuales los parámetros fotosintéticos pueden considerarse cuasi-constantes para una determinada época del año (y

se toman de bases de datos históricas) y utilizan datos satelitales de Cla_{sat} (*e.g.* Platt & Sathyendranath, 1988; Longhurst *et al.*, 1995). Debido a la ausencia de valores apropiados para los parámetros fotosintéticos en la región del Atlántico Sudoccidental los modelos globales de producción primaria todavía utilizan parámetros fijos extrapolados de otras áreas del océano mundial.

La correcta utilización de datos satelitales (concentración de clorofila *a,* absorción de luz por distintos componentes, etc.) requiere la validación de éstos con datos de campo (en inglés *ground truth*). Asimismo los modelos de estimación de la producción primaria requieren información sobre el campo de luz al que se ve expuesto el fitoplancton. Son escasos los trabajos sobre bio-óptica en el Mar Argentino. Resultados sobre la penetración de luz en el mar y la absorción de la misma por distintos componentes del material particulado en suspensión (fitoplancton y el material no algal) serán discutidos en el **Capítulo 3**.

1.2. Características Oceanográficas del Mar Argentino

El Mar Argentino comprende un extenso litoral de aproximadamente 4000 km de costa, y una plataforma continental adyacente de ca. 960.000 km^2. En él coexisten dos principales corrientes la de Malvinas (fría), que se origina en la corriente Circumpolar Antártica, y la de Brasil (cálida). La corriente de Malvinas se caracteriza por ser rica en nutrientes y se extiende hacia el norte a lo largo del Talud Argentino. La corriente de Brasil se caracteriza por ser pobre en nutrientes y confluye con la corriente de Malvinas en una zona altamente dinámica (Piola & Rivas 1997).

Los principales accidentes geográficos que influyen en la circulación del agua a escala regional son el Río de la Plata, la Península Valdés, los golfos San Matías, San José, Nuevo, San Jorge y la boca del Estrecho de Magallanes (Piola *et al*., 2008). Estudios de modelos de circulación oceánica han mostrado que al sur de los 40 ºS la circulación está dominada por un flujo general hacia el noreste el cual está controlado por la descarga del Estrecho de Magallanes, la mezcla de mareas, la fuerza de los vientos y hacia el talud la influencia de la corriente de Malvinas. Mientras que hacia el norte de los 40 ºS la circulación tiene una alta variabilidad estacional, con intrusión de aguas subantárticas frías

y aguas del Río de la Plata (Palma *et al*., 2008). Diferentes tipos de frentes hidrográficos son encontrados en el Mar Argentino, entre ellos: el frente del estuario del Río de la Plata (35-36 ºS), el frente del estuario del Rincón (39º-41ºS), el frente de marea de Península Valdés, el frente de talud continental, los frentes de la región de Bahía Grande (Acha *et al*., 2004, Sabatini *et al*., 2004).

Nuestra zona de estudio comprendió el frente de talud continental y los frentes de Bahía Grande. El primero de ellos, delimitado por la isobata de 200 m, es un frente quasi-permanente del borde de la plataforma, donde agua de plataforma (de origen subantártico) se encuentra con agua de la corriente de Malvinas. En el período de verano la temperatura controla el gradiente de densidad mientras que en el invierno lo hace la salinidad (Acha *et al*., 2004; Bogazzi *et al*., 2005; Carreto *et al*., 2007). Este frente sustenta una gran variedad de especies de bivalvos bentónicos, peces, aves y mamíferos (Acha *et al*., 2004, Bogazzi *et al*., 2005; Campagna *et al*., 2006). La región de Plataforma de Bahía Grande tiene una combinación única de características (vientos del oeste, alta amplitud de mareas, descarga de agua dulce, y la influencia de la corriente de Malvinas) que genera una compleja circulación dando origen a dos tipos de frentes que fueron descriptos para la campaña de primavera (GEF-1) por Sabatini *et al.* (2012). Uno que se extiende paralelo a la costa llamado frente salino de Magallanes provocado por el encuentro de agua del Estrecho de Magallanes con agua subantártica de plataforma cuya señal se evidencia hasta aproximadamente entre los 100 - 200 km de la costa (Sabatini *et al*., 2004; Acha *et al*., 2004). El segundo es el frente de marea de tipo pluma-estuarino debido a la descarga de agua dulce desde el continente se detecta a unos 20-30 km de la costa (Sabatini *et al*., 2004). Sabatini y colaboradores han encontrado una relación entre estas zonas frontales y la biomasa total de zooplancton. Así, han reportado (Sabatini & Álvarez Colombo, 2001) los valores más altos de biomasa de zooplancton en la región costera de Bahía Grande entre los 51º-52 ºS y cerca del talud continental entre los 46 º y 48 ºS, constituyendo estas dos zonas potenciales de cría para los peces. En el trabajo correspondiente a la campaña de primavera (GEF-1) Sabatini *et al*., (2012) encontraron una dominancia de copépodos alimentándose sobre una floración fitoplanctónica de *Prorocentrum minimum* en Bahía Grande.

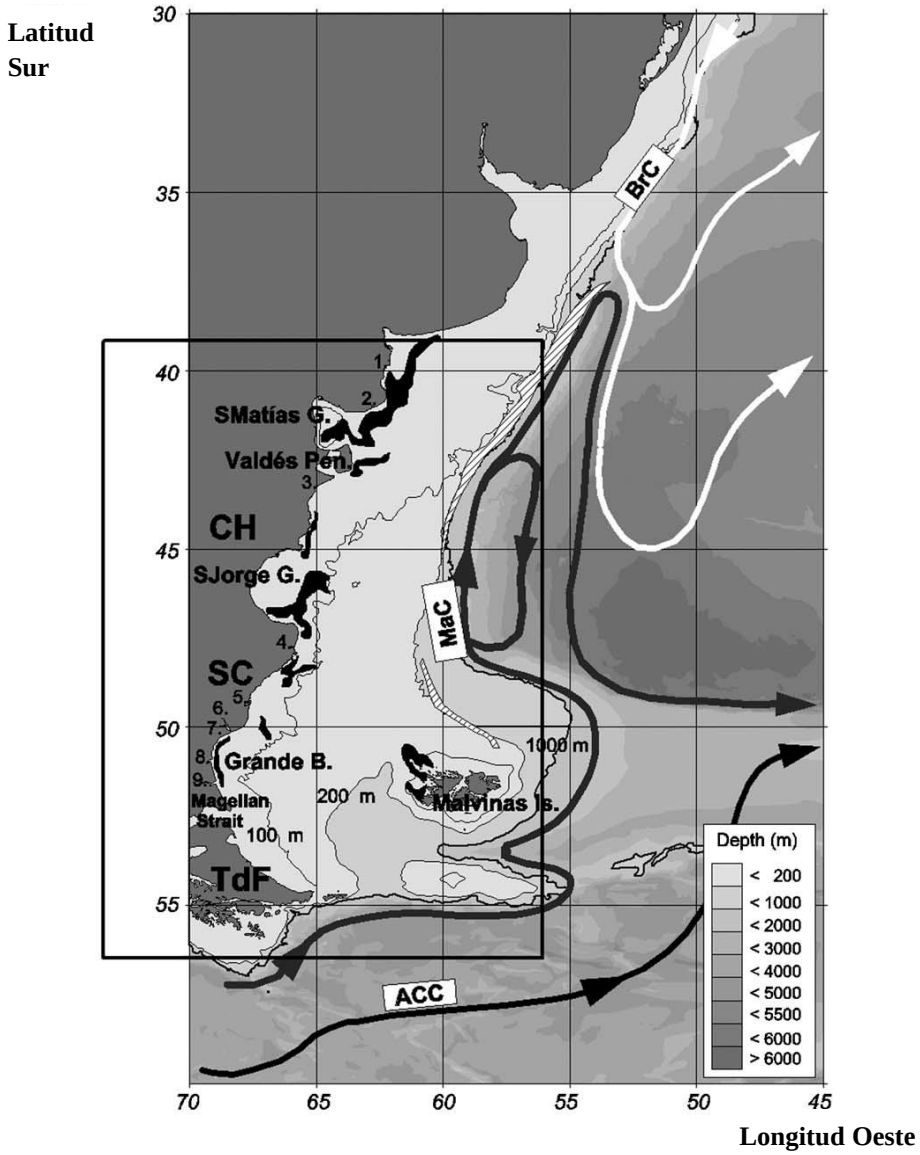


Figura. 1.1. Circulación esquemática de la plataforma del Atlántico Suroccidental, mostrando las corrientes de Malvinas (MaC), circumpolar Antártica (ACC) y la corriente de Brasil (BrC) (adaptado de Piola & Rivas, 1997). Mostrando en los tonos grises la batimetría y en líneas negras las isobatas de 100, 200 y 1000 m. Dentro del rectángulo de líneas negras se encuentra la plataforma continental patagónica (PCS). Los nombres de las provincias están indicados: CH: Chubut, SC: Santa Cruz y TdF: Tierra del Fuego. Los frentes termales medios de enero están mostrados dentro PCS, representándose el frente del talud con áreas blancas rayadas y los frentes de marea costeros por zonas negras (adaptado de Rivas & Dell'Arciprete, 2000). Los ríos patagónicos están indicados con: 1. Colorado, 2 .Negro. 3. Chubut, 4. Deseado, 5. San Julián, 6. Chico, 7. Santa Cruz, 8. Coig y 9. Gallegos. Figura tomada del trabajo de Rivas *et al.*, 2006.

1.3. Antecedentes de Estudios de la Distribución de la Clorofila *a* y la Producción Primaria

Los frentes favorecen la presencia de altas concentraciones de fitoplancton (Carreto *et al*., 1981; Lutz & Carreto, 1991; Negri *et al*., 1992) que resultan así en una gran riqueza biológica (*e.g*. Bertolotti *et al*., 1996; Boschi, 1997; Cousseau & Perrota, 2000) y en un importante rol como sumidero de CO2 (Bianchi *et al*., 2009). Las imágenes satelitales globales de color del océano (Feldman & McClain, 2012) muestran el Mar Argentino, particularmente a la plataforma y al talud continental como una de las regiones más coloreadas del océano mundial indicando así altas concentraciones de clorofila *a* (Fig.1.2).

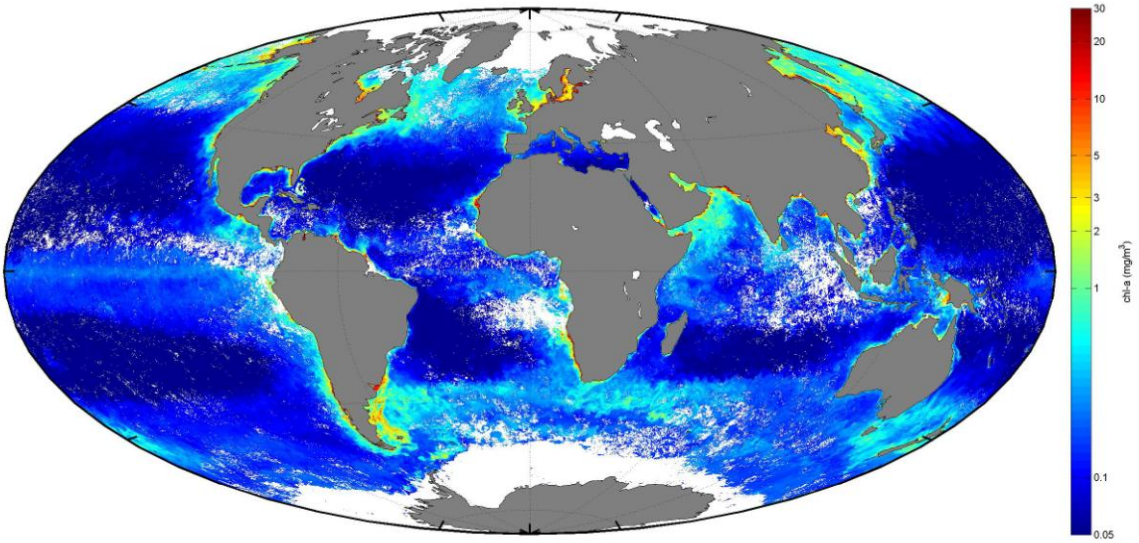


Figura 1.2. Mapa de distribución global de clorofila *a* promedio para el mes de octubre de 2005 confeccionado a partir de datos satelitales del sensor MODIS descargados de la página http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/.

Los mapas globales de producción primaria obtenidos a partir de estimaciones satelitales (*e.g*. Longhurst, 1995), calculados utilizando parámetros fotosintéticos fijos, muestran a esta zona como una de las más ricas del océano mundial (Fig. 1.3).

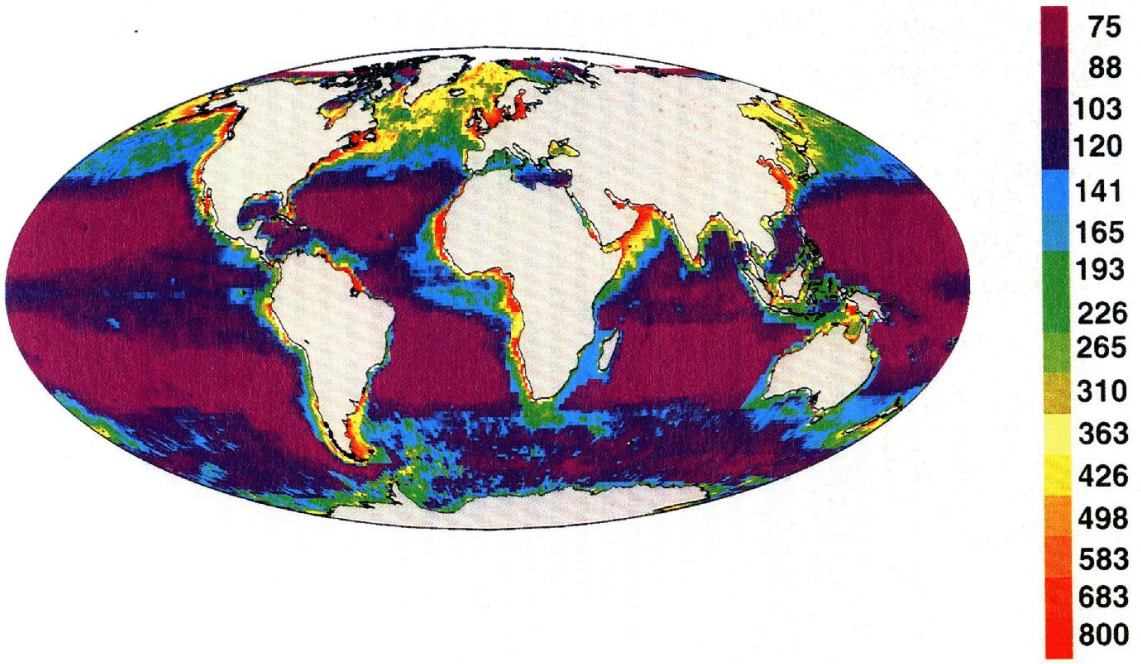


Figura 1.3. Mapa de distribución global de la producción primaria a nivel tomada de Longhurst *et al.* (1995).

A pesar de la importancia biológica de la región como muestran las figuras 1.2 y 1.3, no son muchos los trabajos publicados en los cuales se describen mediciones de campo de la concentración de clorofila *a*. Siendo aún más escasos los trabajos que muestren estimaciones de producción primaria, no superando las 10 publicaciones de acceso público en los últimos 60 años. A pesar de la escasez de mediciones concretas de producción primaria es frecuente encontrar trabajos que se refieren al Mar Argentino como "productivo" normalmente aludiendo a trabajos previos sobre la distribución de la concentración de clorofila *a in situ*, y recientemente de la clorofila *a* satelital. A continuación se presenta una breve reseña de los principales antecedentes de estudios sobre la distribución de clorofila *a in situ* y producción primaria en las zonas del Mar Argentino comprendidas en esta tesis.

Uno de los primeros trabajos publicados fue el de Burkholder & Sieburth (1961) cuyo objetivo principal fue estudiar la concentración de la clorofila *a* y el fitoplancton en la Antártida durante el período de verano de 1958-1959, que incluye valores de clorofila *a* para el Mar Argentino (9 estaciones ubicadas en el Río de la Plata, la plataforma media y el

talud continental). En el año 1962 a través de un programa de colaboración científica con Estados Unidos comienza un proyecto conjunto entre el Servicio de Hidrografía Naval de la Argentina, la Estación Hidrobiológica del Puerto de Quequén (MACN) y el Departamento de Oceanografía y Meteorología de la "Texas A. & M. University". El proyecto se llamó "Productividad" y tuvo como objetivo realizar mediciones de producción primaria y concentración de clorofila *a* en la plataforma argentina, el talud continental, el Pasaje de Drake y el Mar de Weddell entre 1962 y 1965. Las mediciones de producción primaria se realizaron incubando las muestras, simulando la intensidad de luz medida *in situ*, usando el método de asimilación de ^{14}C. Por mucho tiempo, estas fueron las únicas mediciones de producción primaria en el Mar Argentino. Los resultados obtenidos de este proyecto fueron presentados en primer lugar en formato de reporte (El Sayed, 1964) y luego en las siguientes publicaciones: Mandelli, 1965; Mandelli & Orlando, 1966; El Sayed, 1968.

Durante los años siguientes, entre 1966 y 1970, una amplia región comprendida entre 35º y 52º S del Mar Argentino fue estudiada como resultado de una cooperación entre el gobierno Argentino y la FAO de las Naciones Unidas con el objetivo de estudiar la distribución, abundancia y ciclo de vida de especies que representarían recursos pesqueros, así como las características hidrográficas y biológicas del ambiente (Angelescu & Sanchez, 1997). Consecuentemente, se realizaron un total de 14 campañas oceanográficas denominadas "Pesquerías" donde se determinaron variables físico-químicas (temperatura, salinidad, nutrientes), la distribución del fitoplancton, zooplancton e ictioplancton y la concentración de *Cla* y la producción primaria. La distribución de la *Cla* y de producción primaria se encuentran publicados en una serie de informes técnicos del proyecto "Pesquerías" y algunos en el artículo de Brandhorst & Castello (1971) cuyo objetivo fue caracterizar las condiciones oceanográficas de invierno y verano para elaborar un programa de investigación del recurso anchoíta.

A fines de los ´70 se llevaron a cabo dos estudios exhaustivos (con más de 170 estaciones cada uno) con el objetivo de medir variables hidrográficas (*e.g.* temperatura, salinidad, oxigeno, nutrientes), estudiar el plancton (fitoplancton, zooplancton) y la *Cla* (mg m^{-3}) entre el sur de Brasil ~ 25 º S hasta el Rio de la Plata ~ 40 º S y desde aguas costeras, pasando por plataforma media hasta aguas oceánicas durante los meses de agosto a noviembre de 1977 y de abril a junio de 1978; los resultados fueron publicados por

Hubold (1980 a & b). Nuevamente en cooperación con países extranjeros se firmaron diferentes convenios entre los años 1966-1980 para llevar a cabo una serie de campañas con el objetivo principal de ampliar los conocimientos biológicos de los recursos pesqueros, las variables ambientales y la abundancia del fitoplancton zooplancton, ictiplancton y bentos (Angelescu & Sánchez, 1997). Algunos resultados de la distribución de la concentración de *Cla* de este programa (tomadas a bordo del B/I Shinkai Maru) fueron publicados por Carreto *et al.* (1981).

Durante 1987 y 1989 se realizaron una serie de ocho campañas en las distintas épocas del año en una sección cubriendo distintas masas de agua, desde la costa hacia el talud continental ubicada en la provincia de Buenos Aires a bordo del BIP Oca Balda. Resultados de estas campañas con información de clorofila *in situ* se encuentran en los trabajos publicados por Lutz & Carreto, 1991; Negri *et al.,* 1992; y Carreto *et al.,* 1995. El trabajo de Lutz & Carreto (1991) también describe datos de clorofila para la región del frente de península Valdés correspondientes a una campaña de verano de 1986.

En 1993 en un seminario taller sobre la dinámica marina y su impacto en la productividad de las regiones frontales, se publicaron valores de producción primaria obtenidos de las campañas de abril a diciembre en una sección de la provincia de Buenos Aires en 1981 (Negri, 1993).

En el Golfo San Jorge y áreas adyacentes se han realizado determinaciones de la concentración de clorofila *a* como parte de la caracterización ambiental en las campañas de los de recursos pesqueros del INIDEP; estos datos se encuentran publicados en informes de investigación del INIDEP (Cuchi Colleoni & Carreto, 2000).

Un estudio realizado en las corrientes de Brasil y de Malvinas aportó información sobre clorofila *a in situ* en superficie y en profundidad en una zona entre 30° - 62º S y 47° - 57 º O para el mes de noviembre de los años 1993, 1994 y 1995 (Brandini *et al.*, 2000). La composición del fitoplancton, la concentración de *Cla* y la producción primaria en la zona oceánica adyacente al talud continental han sido estudiados en la transecta meridional atlántica (AMT) que se extiende desde Gran Bretaña hasta las Islas Malvinas (Marañon *et al.,* 2000; Barlow *et al.,* 2002).

Un informe sintetizando gran parte de los datos de concentración de clorofila *a* publicados en los trabajos comentados previamente, así como algunos datos sin publicar

(colectados por V. Lutz en la zona de Bahía Grande), fue realizado en 2004 para el proyecto Antorchas 13900-12 "*A living landscape approach to the Patagonian Large Marine Ecosystem*". Esta base de datos históricos permitió tener una primera visión de las características de distribución de la biomasa fitoplanctónica, estimada a través de mediciones de campo de la clorofila *a*. Debe tenerse en cuenta, sin embargo, que esta base no fue exhaustiva. Probablemente existan publicaciones, y sobre todo datos de campo inéditos, a los que no se tuvo acceso. El formato en el que se encontraron los datos aquí utilizados fue muy variado, desde el caso ideal de tener las concentraciones de clorofila *a* de muestras asociadas a una posición geográfica y una fecha determinada, hasta datos tomados de gráficos publicados en los que sólo constaban rangos de concentraciones distribuidas por áreas. Dada la escasez de datos de concentración de clorofila *a* en el Mar Argentino, para esta primera recopilación se tomo el criterio de tratar de rescatar la mayor cantidad de información disponible sin realizar un análisis meticuloso de calidad de los datos (obtenidos a través de distintos métodos). Como primer paso se realizó un mapa que compendió toda la información disponible por rangos de concentraciones (Fig. 1.4). El valor máximo reportado en este mapa fue de 49,68 mg m^{-3} aproximadamente a 38,35º S y 56, 13º O en el mes de agosto de 1966 (campaña 'Pesquerías I') y el mínimo fue < 0,02 mg m^{-3} en la posición 38,18º S y 53,96º O para el mes de noviembre de 1967 (campaña 'Pesquerías VI').

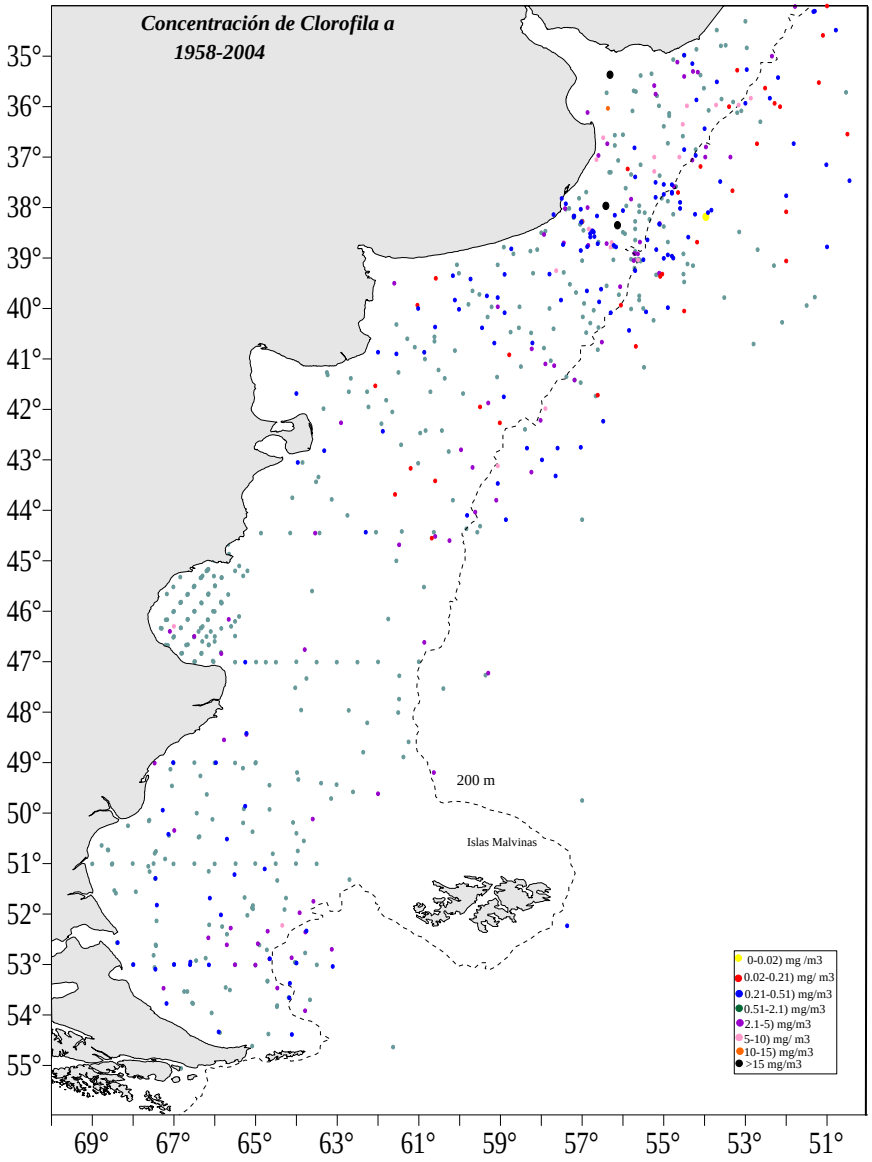


Figura 1.4. Distribución de la clorofila *a* (mg m^{-3}) medida *in situ* histórica entre los años 1958 y 2004 en el Mar Argentino y sus regiones adyacentes.

Información más reciente sobre la distribución de clorofila *a*, propiedades ópticas y producción primaria en el Mar Argentino será comparada en los capítulos siguientes con los datos de este trabajo de tesis. Algunos de estos estudios se enfocaron en sitios muy localizados. Por ejemplo, los realizados en la estación costera bonaerense "Estación Permanente de Estudios Ambientales (EPEA)". La EPEA es una estación de serie de tiempo que se muestrea con frecuencia aproximadamente mensual desde febrero de 2000 y

es parte del proyecto "*Dinámica del Plancton Marino y Cambio Climático*" del INIDEP. Villafañe *et al.* (2004 a & b) estudiaron las variaciones de la comunidad del fitoplancton, concentración de *Cla* y producción primaria, en relación a la radiación ultravioleta en una zona costera de la Patagonia. En la zona del Río de la Plata Carreto *et al.* (2003; 2008) estudiaron la estructura de la comunidad del fitoplancton en relación a la composición pigmentaria. Diversas publicaciones recientes han estudiado la región de Patagonia austral, entre 47° - 55° S. Reta (2010) describió la distribución de clorofila *a* para la región a partir de datos colectados en el verano de 2000, Gómez *et al.* (2011) estudiaron la biomasa de dinoflagelados autótrofos durante la primavera de 2005 y el verano 2006, y Sabatini *et al.* (2012) estudiaron los patrones espaciales de distribución del mesozooplancton en relación con la hidrografía y la comunidad planctónica en el período de primavera 2005. Otros autores han estudiado zonas más amplias del Mar Argentino; Bianchi *et al.* (2009) analizaron los cambios de presión parcial de CO_2 en relación con la distribución de *Cla*, Ferreira *et al.* (2009) caracterizaron las propiedades ópticas del fitoplancton y la *Cla* en una región del talud, Moreno *et al.* (2012) describieron la distribución de tipos funcionales del fitoplancton a partir de la composición pigmentaria. Resultados sobre la distribución de *Cla* en tres extensas campañas llevadas a cabo en 2005 y 2006 serán descriptas en el **Capítulo 3**.

Solo dos trabajos recientes, Schloss *et al.* (2007) y Garcia *et al.* (2008) tuvieron como objetivo estudiar la producción primaria en regiones más amplias de la plataforma y talud además de la *Cla in situ*. Schloss *et al.* (2007) estimaron la producción primaria desde la costa hacia el talud a partir de datos procedentes de tres campañas del proyecto "ARGAU" durante los años 2002, 2003 y 2004, usando el método de oxígeno. Garcia *et al.* (2008) realizaron experiencias de incubación 'en cubierta' usando el método de ^{14}C en la región del talud continental para el período de primavera de 2004. Por otra parte, en el trabajo de Lutz *et al.* (2010) se describieron los primeros resultados de producción primaria (usando el método de ^{13}C) de la campaña de primavera del proyecto GEF que serán analizados en forma completa para las tres campañas y en mayor detalle en esta tesis **(Capítulo 4)**.

1.4. Tipos Funcionales del Fitoplancton

Desde los primeros estudios ecológicos del fitoplancton se intentó reducir la información sobre la diversidad de sus comunidades agrupando las especies cuya asociación denotara alguna información de interés de acuerdo al objetivo del estudio. Tales 'tipos' de fitoplancton fueron ya descriptos por Cleve (1896) en el Mar del Norte. Recientemente se ha avanzado en esta dirección ya que los modelos biogeoquímicos globales y eventualmente los modelos climáticos, requieren información no solo de la biomasa fitoplanctónica sino también del rol que tienen los diferentes grupos fitoplanctónicos en la naturaleza. Diferentes grupos de fitoplancton pueden tener distintos roles pero no necesariamente un mismo origen filogenético (Nair *et al.*, 2008). Diferentes criterios se han utilizado para distinguir a los grupos fitoplanctónicos. Le Queré *et al.* (2005) definieron grupos funcionales planctónicos de acuerdo a la combinación de diferentes propiedades incluyendo el rol biogeoquímico (ej., fijadores de N_2, calcificadores, productores de sulfuro de dimetilo (DMS), silicificadores, etc.), el requerimiento nutricional, ambiental y el comportamiento de un grupo respecto a otro. Actualmente, existen modelos que diferencian grupos fitoplanctónicos a gran escala (regional y global) mediante el uso de información satelital.

Sin embargo, son escasos los estudios de tipos funcionales del fitoplancton (PFT por su sigla en inglés) en el Mar Argentino tanto a partir de datos de campo como satelitales. Un trabajo recientemente publicado describió los PFT en esta zona por tamaño celular, a través de datos de composición pigmentaria (Moreno *et al.*, 2012). A partir de sensoramiento remoto Omachi *et al.* (2010) mostraron una amplia heterogeneidad espacial en los PFT descriptos también por el tamaño celular (pico, nano y microfitoplancton) en diferentes zonas del Mar Argentino (desde la costa, plataforma media y talud continental). Este tema será desarrollado en el **Capítulo 4**.

1.5. Hipótesis, Objetivos y Estructura de la Tesis

Las ***hipótesis*** de la tesis fueron:

1) La distribución de la concentración de clorofila *a* presenta una alta heterogeneidad espacial y temporal en el Mar Argentino, debida a variaciones en las comunidades de fitoplancton y a su estadio de floración y a las condiciones físicas en la columna de agua (profundidades de la capa de mezcla y de la zona eufótica).

2) Las propiedades ópticas del material particulado total están relacionadas a la distribución de la clorofila *a* en las distintas regiones y épocas del año estudiadas.

3) Las diferencias espacio-temporales en la producción primaria son provocadas por las variaciones de los taxa fitoplanctónicos con distintas propiedades fisiológicas y bio-ópticas que dan origen a distintos tipos fotosintéticos y bio-ópticos del fitoplancton (PBPT) en el Mar Argentino.

4) Los tipos fotosintéticos y bio- ópticos del fitoplancton (PBPT) muestran una relación con los tipos funcionales fitoplanctónicos estimados por los modelos satelitales basados en el tamaño celular.

Los ***objetivos*** de esta tesis doctoral fueron, utilizando datos de tres extensas campañas realizadas en 2005 y 2006 en el Mar Argentino:

1) Describir las propiedades ópticas del material particulado total (fitoplancton y no algal).

2) Estudiar la relación entre la absorción del material particulado total y la distribución de la clorofila *a*, la profundidad de la capa eufótica y la capa de mezcla.

3) Distinguir Tipos Fotosintéticos y Bio-ópticos del Fitoplancton (PBPT por su sigla en inglés) usando mediciones fotosintéticas y bio-ópticas de campo.

4) Caracterizar los PBPT examinando los principales grupos taxonómicos y el porcentaje de clorofila *a* <5 µm.

5) Explorar la relación entre la distribución de estos PBPT y la producción primaria y las condiciones ambientales.

El cuerpo principal de la tesis está organizado en tres capítulos, además del presente Capítulo 1 introductorio. En el Capítulo 2 están desarrollados todos los métodos utilizados en este trabajo. En el Capítulo 3 se presenta una descripción de las propiedades ópticas del Mar Argentino. En el Capítulo 4 se estudiaron los tipos de fitoplancton de acuerdo a sus propiedades bio-ópticas y fotosintéticas y su relación con la producción primaria. Éste último capítulo corresponde a un artículo publicado en *Marine Ecology Progress Series* (Segura *et al.*, 2013) traducido al castellano y ligeramente modificado para mantener el formato de la tesis.

CAPÍTULO 2

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Muestreo

El muestreo se llevó a cabo durante tres campañas oceanográficas cubriendo una extensa área del Mar Argentino, entre aproximadamente 39º-55º S y 70º-55º O, que tuvieron lugar durante los años 2005 y 2006 como parte de un proyecto financiado por el *"Global Environment Facility (GEF) for the Conservation of the Biological Diversity and Preservation of the Marine Contamination in Patagonia"*. Estas campañas se desarrollaron a bordo del buque oceanográfico *Puerto Deseado*. La campaña de primavera llamada GEF-1 se realizó entre el 8 y el 28 de octubre de 2005, la campaña de fines de verano llamada GEF-2 durante el 10 de marzo y el 1 abril de 2006 y la campaña de fines de invierno llamada GEF-3 durante el 5 y el 25 de septiembre de 2006 (Fig. 2.1).

Las estaciones consideradas en esta tesis con resolución en profundidad fueron distribuidas en secciones elegidas en las distintas campañas estudiadas. Estas secciones fueron: Sección_1: desde la costa de Mar del Plata ~ 38 º-39 ºS (notar que en la GEF-3 no se muestreó esta sección); Sección_2: talud continental a los ~ 41º S; Sección_3: talud contiental a los ~ 43º S; Sección_4: desde la costa de Puerto Deseado ~ 47 ºS; Sección_5: desde la costa de San Francisco de Paula ~ 49 ºS (notar que en la GEF-3 no se muestreó esta sección); Sección_6: desde la costa de Bahía Grande ~ 51 ºS; Sección_7: desde la boca del Estrecho de Magallanes ~ 52 ºS; y Sección_8: Banco Burdwood ~ 54 ºS.

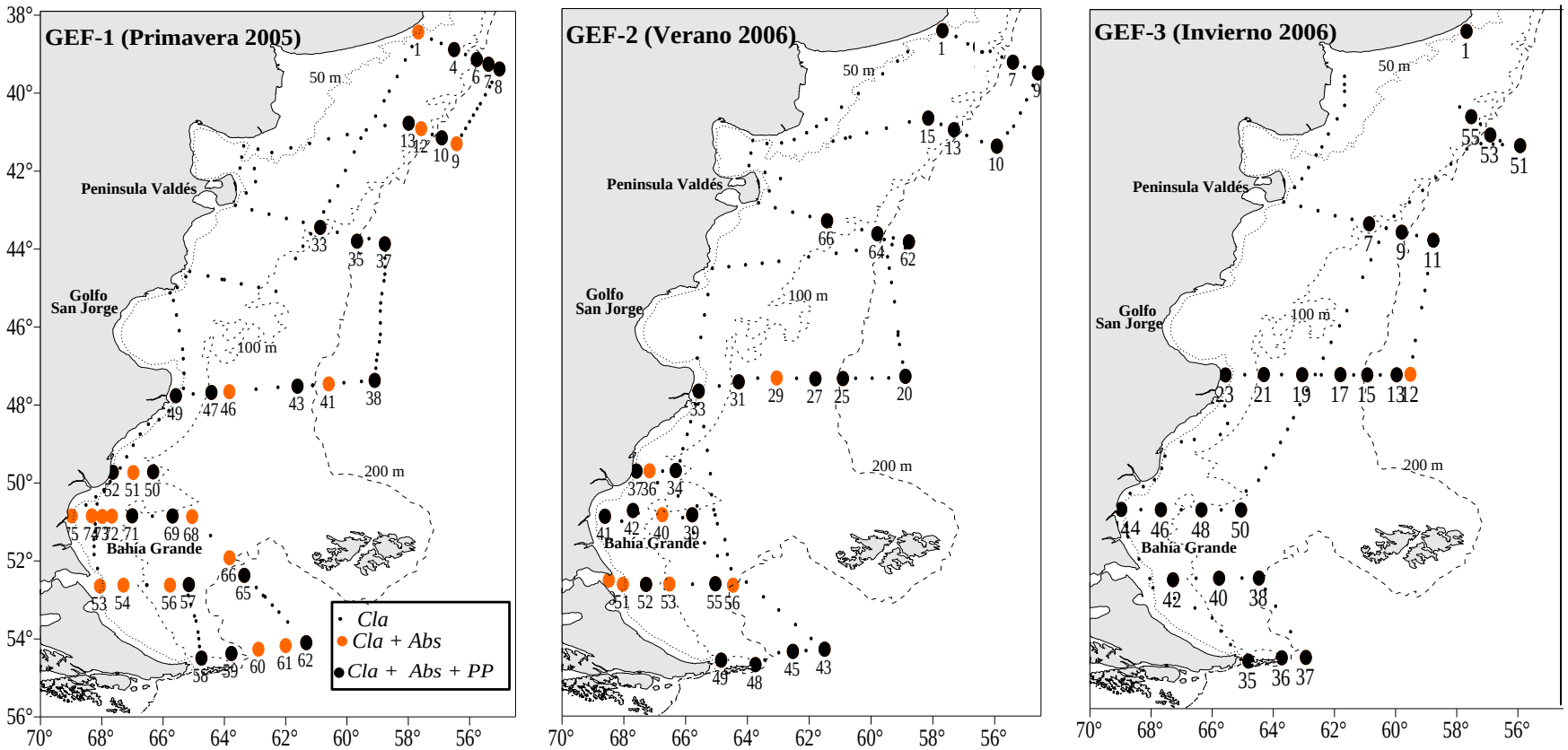


Figura 2.1. Localización de las estaciones en las tres campañas estudiadas (GEF-1, GEF-2 y GEF-3). Los símbolos indican la colección de muestras para los distintos tipos de análisis en cada estación: *Cla* representa puntos donde solo *Cla* en superficie fue medida; *Cla + Abs* representa las estaciones donde se tomaron mediciones de *Cla* y absorción del material particulado y *Cla + Abs + PP* representa las estaciones donde se tomaron mediciones de *Cla*, absorción del material particulado y se realizaron incubaciones de producción primaria.

Perfiles de temperatura y salinidad fueron realizados usando un CTD Sea-Bird 911 se realizaron en todas las estaciones (n = 278), y la fluorescencia *in vivo*, *FL*, fue registrada con un fluorómetro Sea Point adosado al CTD en la GEF-1 y GEF-3. Estas mediciones, que se realizaron en cada estación deteniendo el CTD a 3 o 10 m antes del fondo dependiendo de las condiciones climáticas, fueron llevadas a cabo por el grupo de oceanógrafos físicos del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (especialmente R. Guerrero y R. Reta) y del Servicio de Hidrografía Naval (especialmente A. Piola, A. Bianchi, M. Charo, S. Romero). La velocidad del viento fue medida en continuo con una estación meteorológica a bordo.

Muestras de agua de la superficie fueron colectadas usando un balde, mientras que las muestras de otras dos o tres profundidades se colectaron usando una roseta con botellas Niskin. Las profundidades de muestreo con botella se seleccionaron de acuerdo a la forma del perfil de fluorescencia; una de las muestras correspondió a la profundidad del máximo de fluorescencia (si lo hubo), mientras que otra se colectó por debajo del mismo. En caso que el perfil de fluorescencia fue homogéneo las profundidades seleccionadas fueron distribuidas dentro de los primeros 100 m. Estas muestras fueron usadas para las siguientes determinaciones: concentración de clorofila *a*, absorción del material particulado, producción primaria (en superficie), identificación del fitoplancton (en superficie). El diseño contemplo realizar las experiencias de producción primaria en las zonas de mayor interés biológico a lo largo del talud continental (antes, en y después del frente) y en la Plataforma Austral espaciadas geográficamente a lo largo de las secciones.

2.2. Determinación de la Concentración de Clorofila *a*

Inmediatamente después de ser colectadas las muestras de agua, volúmenes conocidos fueron filtrados a través de filtros de fibra de vidrio GF/F con tamaño de poro ~ 0,7 µm a baja luminosidad y utilizando baja presión (< 35 kPa).

Se realizaron mediciones de concentración de clorofila < 5 µm en la Plataforma Austral (espaciadas a lo largo de las secciones), para discriminar los tamaños de fitoplancton de los que se alimentaba el zooplancton (colaboración con el subproyecto

BB61 liderado por M. Sabatini); en la última de las campañas se extendieron estas mediciones también a lo largo del talud. En estaciones seleccionadas se colectó una segunda alícuota que fue primero filtrada a través de un filtro de membrana Nuclepore de 5 μm de poro, el agua recogida en el Kitasato fue filtrada nuevamente a través de un filtro de fibra de vidrio GF/F; este filtro fue utilizado para el análisis de la concentración de clorofila *a* en la fracción de tamaño celular <5 μm ($Cla_{<5\ \mu m}$).

Los filtros GF/F (total y fracción <5 μm) fueron inmediatamente envueltos en papel de aluminio y conservados en nitrógeno liquido (-196 ºC) luego almacenados en un ultra-freezer (-86 ºC) en el laboratorio en tierra hasta su análisis. La determinación de clorofila *a* (*Cla*) se realizó utilizando el método fluorométrico de Holm-Hansen *et al.* (1965) modificado según Lutz *et al.* (2010). Los filtros fueron colocados en tubos con 8 ml de metanol 100%, desintegrados con un probe-sonicator (amplitud 30, a 2,5 pulsos durante 30 segundos) y mantenidos 12 horas en el freezer. Luego se sonicaron nuevamente, se agitaron en un vortex, y se centrifugaron (20 minutos a 6000 rpm a ~ 18 ºC). La fluorescencia del extracto sobrenadante fue leída en un espectrofluorómetro Perkin Elmer LS3 (a las longitudes de onda 430 nm para excitación y 666 nm para emisión). El espectrofluorómetro fue previamente calibrado con un estándar de clorofila *a* (de cianobacterias, marca Sigma), el cual fue primero disuelto en acetona 100 % (ya que procesos de metilación pueden alterar los pigmentos mantenidos por largos períodos en metanol) y la concentración de esta solución de trabajo fue determinada por espectrofotometría (usando el coeficiente de extinción de Jeffrey & Humphrey, 1975); a partir de esta solución de trabajo concentrada se realizó una serie de diluciones en metanol 100 % (tomando en cuenta que el porcentaje agregado del extracto de *Cla* en acetona fuera < 3 % del volumen final) para realizar la curva de calibración y obtener el coeficiente de fluorescencia de la *Cla* pura, *K* [*Cla* (mg ml^{-1} de extracto) / fluorescencia (unidades relativas)]. La concentración de *Cla* (en mg m^{-3}) de las muestras se obtuvo multiplicando el valor de fluorescencia medido por el factor *K* y por el volumen del extracto (en ml) y dividiendo por el volumen de agua de mar filtrado (en litros). No se uso el procedimiento de acidificación, ya que el uso de un espectrofluorómetro configurado con un par de longitudes de onda (excitación y emisión)

específico para la *Cla* evita en gran medida la interferencia producida por los feopigmentos y otras clorofilas en los fluorómetros comunes.

Los perfiles continuos de *Cla* se estimaron a partir de los perfiles de fluorescencia *in vivo* (*FL*), calculando el cociente *Cla/FL* a las profundidades donde muestras de clorofila fueron analizadas; este cociente fue linealmente interpolado cada metro en las profundidades intermedias. Luego los perfiles de fluorescencia *in vivo* fueron convertidos a concentraciones de *Cla* multiplicando por el cociente *Cla/FL*. Todos los perfiles fueron cuidadosamente inspeccionados y en los casos donde un claro efecto de fotoinhibición fue observado en superficie la concentración de *Cla* fue linealmente interpolada desde el valor de *Cla* en la superficie a la segunda profundidad de muestreo. Luego la *Cla* integrada dentro de la zona eufótica y en toda la columna de agua fue computada (ver lista de símbolos en la Tabla 4.1).

2.3. Determinación de la Absorción del Material Particulado

Un volumen conocido de agua de mar fue inmediatamente filtrado a bordo, a baja presión y a baja intensidad de luz, sobre filtros GF/F (tamaño de poro ~ 0,7 µm). Los filtros fueron guardados en capsulas plásticas (extendidos) y almacenados en nitrógeno liquido a bordo (-196º C) luego traspasados a un ultra-freezer (-86 ºC) en el laboratorio del INIDEP. Se utilizó la técnica cuantitativa en filtro de Mitchell (1990) para el análisis de las muestras, y el principio descripto por Kishino *et al.* (1985) para obtener el espectro del material no algal. En el momento del análisis se preparó un blanco (*BL*) por cada tanda de muestras leídas por día, filtrando sobre un filtro GF/F un volumen de ~ 400 ml de agua de mar filtrada. Se realizó la lectura de la densidad óptica entre 350 y 750 nm del material particulado total retenido en los filtros usando un espectrofotómetro Shimadzu UV-2450 doble haz con esfera integradora contra el *BL*. Luego de esta primera lectura del material particulado total, los filtros (muestras y *BL*) fueron lavados con metanol (para extraer todos los pigmentos); para ello se colocaron los filtros nuevamente en el sistema de filtración se agregó 10 ml de metanol 100 %, se dejo por ~ 1 minuto luego se filtró y se

volvió a agregar 15 ml de metanol 100 % que se dejo actuar por 1 hora, al final de la cual se filtró, y se enjuagó filtrando 20 ml de agua de mar filtrada. La densidad óptica del espectro del material no algal, (*NAP*) remanente sobre los filtros fue leída.

La ecuación utilizada para obtener la densidad óptica de las partículas en suspensión $D_p(\lambda)$ a partir de la densidad óptica leída sobre el filtro $D_{pf}(\lambda)$, corrigiendo así por el efecto amplificador del camino óptico producido por el filtro de fibra de vidrio, fue la de Mitchell (1990):

$$D_p(\lambda)=A[D_{pf}(\lambda)]+B[D_{pf}(\lambda)]^2,$$

donde A y B son los coeficientes determinados por Hoepffner & Sathyendranath (1992; A=0,31, B=0,57). El mismo proceso se realizó para obtener la densidad óptica en suspensión del *NAP*. Luego el coeficiente de absorción del material particulado, $a_p(\lambda)$ (m^{-1}), fue calculado usando la ecuación:

$$a_p(\lambda)=2{,}3\ D_p(\lambda)/X,$$

donde X (m) está dado por V/S (V= volumen de agua de mar filtrada en m^3 y S= la superficie efectiva de filtración sobre el filtro en m^2); y 2,3 es el factor de conversión de logaritmo decimal a natural. El mismo proceso se realizó para obtener el coeficiente de absorción del material particulado no algal, $a_{NAP}(\lambda)$*. Finalmente, el coeficiente de absorción del fitoplancton fue obtenido por sustracción, $a_{ph}(\lambda) = a_p(\lambda)- a_{NAP}(\lambda)$ y el coeficiente específico de absorción del fitoplancton, ($a^B_{ph}(\lambda)$), fue computado normalizando por *Cla*.

Las características ópticas fueron estudiadas con resolución en profundidad en secciones elegidas en las distintas campañas.

*[En el Capítulo 4 las tablas y figuras tienen el término “detrito” para referirse a la suma de los componentes particulados no algales (*NAP*) tal como define en este Capítulo]

2.4. Determinación de la Producción Primaria

Se diseñó y construyó una caja de incubación con lámparas de halógeno para alojar 24 botellas cuadradas de policarbonato de 500 ml, con un sistema de circulación de agua conectado a un baño termorregulador (Fig. 2.2 A, B, & C). Un gradiente de intensidad de luz (que fue medida dentro de cada botella con un radiómetro Biospherical QSL-100) fue obtenido por la atenuación producida por las mismas botellas con agua más la inserción en diferentes posiciones de mallas de atenuación neutras. El método del isótopo estable ^{13}C seguido fue el de Hama *et al.* (1983). Un volumen conocido de agua de mar fue inoculado con una solución de $NaH^{13}CO_3$ para lograr un enriquecimiento final de ~ 8 %, distribuido en 20 botellas claras y 2 oscuras (como control), que fueron incubadas por 3 horas, manteniendo la temperatura cercana a la del agua de mar. Una muestra no inoculada fue filtrada al comienzo de cada experiencia para ser usada en la determinación de la concentración natural de ^{13}C en el mar. Después de la incubación, un volumen conocido de cada botella fue filtrado sobre filtros de fibra de vidrio Whatman GF/F pre-combustionados. Los filtros fueron completamente secados a ~ 60 ºC y envueltos en papel de aluminio pre-combustionado. En el laboratorio los filtros fueron expuestos a vapor de HCl y encapsulados en cápsulas de estaño (Fig. 2.2 D & E).



Figura 2.2. (A, B & E) Caja diseñada y construida artesanalmente para las incubaciones correspondientes a las experiencias de producción primaria; (C & D) filtros obtenido luego de las incubaciones expuestos a vapor de HCl.

La cantidad de ^{13}C en las muestras fue analizada utilizando un espectrómetro de masas con IRMS (las muestras de la primera campaña en el laboratorio PROFC de la UDEC en Chile y los de las campañas 2 y 3 en el *Stable Isotope Facility* de la UC-Davis en Estados Unidos). El carbono asimilado en cada muestra, p (mg C m^{-3} h^{-1}), fue computado de acuerdo a Hama *et al.* (1983), Collos & Slawyk (1985) y Fernández *et al.* (2005); usando la siguiente ecuación:

$$p = \left[\frac{(^{13}C_{pf} - ^{13}C_{pn})}{C_d} * \frac{POC}{t * V_f} \right] * f \ ,$$

donde : POC representa la cantidad total de carbono orgánico particulado (mg) medido al final de la incubación, $^{13}C_{pf}$ es la abundancia (% de átomos) de ^{13}C en el POC después de la incubación, $^{13}C_{pn}$ representa la abundancia natural (% de átomos) de ^{13}C en el POC de la muestra inicial que no fue enriquecida; todas estas cantidades fueron medidas por

espectrometría de masas. Los términos t y V_f son la duración de la incubación (horas) y el volumen filtrado (m^{-3}) después de la incubación; f es el factor que toma en cuenta la asimilación diferencial de ^{13}C con respecto al ^{12}C por el fitoplancton (Hama *et al.*, 1983); C_d representa el porcentaje de átomos de ^{13}C en el carbono inorgánico total y fue calculado usando la siguiente ecuación:

$$C_d = \left[\frac{{}^{13}DIC_{sw} + \frac{V_{add} * {}^{13}DIC_{add}}{V_i}}{DIC_{sw} + DIC_{add}} \right],$$

donde $^{13}DIC_{sw}$ y $^{13}DIC_{add}$ son las abundancias de ^{13}C (% de átomos) en la fracción de carbono inorgánico disuelto presente respectivamente en: el agua de mar natural y la solución utilizada para el enriquecimiento; DIC_{sw} y DIC_{add} representan las abundancias del carbono inorgánico disuelto total (% de átomos) respectivamente en: el agua de mar natural, y la solución utilizada para el enriquecimiento; V_{add} es el volumen de la solución de enriquecimiento de ^{13}C agregada a la muestra, y V_i es el volumen de la muestra incubada.

La ecuación exponencial de Platt *et al.* (1980) fue usada para ajustar la curva de producción versus irradiancia (*PE*) y para obtener los parámetros fotosintéticos: α (la pendiente de la curva a bajas *E*) y P_m (la máxima P a saturación de *E*). Después de un primer ajuste de la ecuación correspondiente aquellos puntos que se desviaban más de dos desviaciones estándar fueron excluidos, y un segundo ajuste para calcular los parámetros fue corrido. El parámetro α fue corregido por la composición espectral de la luz incidente tomando en cuenta el espectro de la lámpara y el espectro de absorción del fitoplancton en cada muestra (Dubinsky *et al.*, 1986). Los parámetros fueron normalizados por la concentración de *Cla* para obtener los coeficientes biomasa específicos: α^B [mg C (mg *Cla*)$^{-1}$ h^{-1} (μmol quanta m^{-2} s^{-1})$^{-1}$] y P_m^B [mg C (mg *Cla*)$^{-1}$ h^{-1}], los cuales a su vez fueron

usados para estimar la producción instantánea normalizada en superficie, p^B [mg C (mg *Cla*)$^{-1}$ h^{-1}]:

$$p^B = P_m^B \left(1 - \exp(-\alpha^B E_0 / P_m^B)\right).$$

La producción primaria diaria por unidad de área en cada estación [$P_{Z,T}$ (mg C m^{-2}d^{-1})] fue finalmente computada multiplicando los valores de p^B por la correspondiente concentración de *Cla* [*B* (mg *Cla* m^{-3})] e integrando a lo largo de las horas de luz [*D* (h)] (aquí representadas por los 9 *HR*) y en toda la columna de agua *(i.e.*, ∞, ya que $p^B(z)$ se convertirá en cero cuando *E(z)* se haga cero; Platt *et al*., 1990):

$$P_{Z,T} = \int_0^D \int_0^\infty B(z)\, p^B(E(z,t))\, dz\, dt .$$

Aquí los valores de *B(z)* fueron aquellos obtenidos a partir de los perfiles continuos de fluorescencia convertidos a *Cla* a partir de las mediciones de *Cla* a profundidades discretas, y el supuesto fue que estos perfiles no cambian a lo largo del día. Los valores de *E(z,t)* (μmol quanta m^{-2} s^{-1}) fueron aquellos computados para cada profundidad para cada rango horario. Los parámetros fotosintéticos (α^B y P_m^B) fueron estimados solo para la superficie, así que los supuestos fueron que estos se mantenían constantes a través de la columna de agua y a lo largo del día.

Es importante mencionar que los supuestos tomados en los cálculos de los valores de producción integrada, $P_{Z,T}$, pueden sesgar los mismos. En primer lugar se conoce que los parámetros fotosintéticos pueden cambiar con la profundidad, de acuerdo al régimen de mezcla, que produce cambios en la composición de las poblaciones de fitoplancton y en el estado fisiológico de las células debido a cambios en la disponibilidad de luz y nutrientes (*e.g.* Cullen & Lewis, 1988; Lewis *et al.*, 1984; Platt & Gallegos, 1980). Variaciones diurnas en los parámetros fotosintéticos también han sido reportadas (*e.g.* Prezelin *et al*.,

1987). Por otro lado en este estudio se uso luz blanca para las incubaciones, cuando ha sido demostrado que la estimación de producción mejora usando incubaciones a distintas bandas espectrales (Kyewalyanga *et al*., 1992; Lewis *et al*., 1985; Sathyendranath *et al*., 1989). En mayor detalle espectral ha sido comprobado que el efecto de la radiación ultravioleta (UVR) afecta las estimaciones de producción (Villafañe *et al.*, 2004 b). Estos autores encontraron que los valores de $P_{Z,T}$ fueron sobre-estimados en ~ 17 % cuando no se contemplaba el efecto de la UVR, y que este efecto cambiaba de acuerdo a las especies de fitoplancton presentes.

Las estimaciones de $P_{Z,T}$ basadas en experiencias de incubación son laboriosas y costosas de realizar, razón por la cual son muy pocas las llevadas a cabo en el Mar Argentino hasta el momento. Es por esto que a pesar de las limitaciones mencionadas en las estimaciones aquí realizadas (debidas a restricciones de recursos), éstas pueden considerarse una buena aproximación a $P_{Z,T}$ y aportan al conocimiento de la producción primaria en esta región. Sería deseable en un futuro cercano realizar más experiencias considerando los supuestos aquí tomados.

2.5. Penetración de la Luz en el Mar

La irradiancia en el rango fotosintéticamente activo (PAR: 400 a 700 nm) en superficie, E_0, fue monitoreada continuamente durante el recorrido de cada campaña, con un radiómetro de coseno LI-COR. A fin de obtener valores de E_0 representativos de las regiones estudiadas que minimizaran las altas fluctuaciones que suelen presentar los valores instantáneos (debido a la presencia de nubes), se dividió el área de estudio cada 2° de latitud en un total de 9 rangos latitudinales (*LR*) y cada 2 horas durante el periodo de luz en 9 rangos horarios (*HR*) desde el amanecer al anochecer. Así se calculó el promedio de E_0 de todas las mediciones registradas por el sensor en forma continua dentro del mismo *LR* y *HR*. La E_0 correspondiente al promedio de las 2 horas alrededor del mediodía local y dentro de los 2º de latitud en el cual se hallaba una estación en cuestión, se denominó E_n.

El coeficiente de atenuación hacia abajo de la luz fotosintéticamente activa, $K_d(PAR)$, para cada estación fue obtenido siguiendo la parameterización propuesta por

Sathyendranath & Platt, (1988). Los datos de entrada del modelo fueron: los espectros de absorción y dispersión del agua pura (Pope & Fry, 1997), los valores de *Cla*, $a_p(\lambda)$ y $a_{ph}(\lambda)$ medidos en las distintas profundidades muestreadas y el valor medio de E_0 del *LR* correspondiente a la estación y cada rango horario *HR*. Con estos valores, se obtuvo un $K_d(PAR)$ por metro y así se pudieron estimar los perfiles de irradiancia cada metro, E_z. La profundidad de la capa eufótica, Z_{eu}, en cada estación fue calculada como aquella a la cual la luz tuvo un valor del 1 % del de superficie, E_n, al correspondiente *LR*. En el cálculo del $K_d(PAR)$ se usaron los valores modelados de *CDOM* para aguas Caso_1 dado que no fue posible realizar estas mediciones. Por lo tanto las estimaciones de E_z y Z_{eu} en las estaciones cercanas a la costa, o en aquellas que tengan características de aguas Caso_2, pueden estar sesgadas por la presencia de una mayor absorción del *CDOM* que la predicha por el modelo.

2.6. Determinación de la Capa de Mezcla

Se probaron distintos métodos para el cálculo de la profundidad de la capa de mezcla, *MLD*, utilizando todos los perfiles de densidad disponibles. Los criterios testeados fueron: 1) el uso de valores críticos, donde se calcula la diferencia de densidad a cada profundidad con respecto al valor de superficie y cuando esta diferencia supera un umbral de 0,01 kg m^{-3} o de 0,05 kg m^{-3} esa profundidad es considerada la *MLD*. 2) el método de gradiente ($\Delta\sigma/\Delta Z$) donde la *MLD* se considera aquella donde el gradiente de densidad es > 0,01 kg m^{-4}. En el presente trabajo se estimó la *MLD* usando un umbral de 0,05 kg m^{-3} (Brainerd & Gregg 1995) ya que demostró representar en forma adecuada los perfiles físicos de las estaciones analizadas en coincidencia con Reta (2009).

2.7. Otras Mediciones Ambientales

La velocidad del viento, *Wi*, fue medida con una estación meteorológica a bordo. La profundidad de la capa de mezcla, *MLD*, fue tomada como la profundidad donde la

diferencia entre la densidad a esa profundidad y la densidad en la superficie fue > 0,05 kg m^{-3} (Brainerd & Gregg, 1995).

2.8. Identificación y Cuantificación del Fitoplancton

Muestras de agua de mar de superficie fueron preservadas con diferentes soluciones fijadoras: con formaldehido neutralizado (concentración final 0,4%) para el nanofitoplancton (5 – 20 μm) y el ultrafitoplancton (<5 μm), y con solución de Lugol neutralizada para el microfitoplancton (>20 μm) (Throndsen, 1978). La identificación y cuantificación fue llevada a cabo usando la técnica de sedimentación y microscopio invertido (Hasle, 1978; Tomas, 1997). La identificación taxonómica de grupos de fitoplancton no fue completa: la abundancia de cianobacterias no fue analizada (ya que la información de microscopía de epifluorescencia no estuvo disponible) y para el caso de la campaña GEF-3 la información sobre el microfitoplancton fue parcial. [Estas determinaciones estuvieron a cargo de los expertos en fitoplancton del INIDEP (Rubén Negri, Rut Akselman y Ricardo Silva)].

2.9. Análisis de los Tipos Fotosintéticos y Bio-ópticos del Fitoplancton (PBPT)

i. Distinción de los PBPT

Un total de 70 estaciones con un set de datos bio-ópticos y fotosintéticos completo (Figura 2.1) de las tres campañas (22 de la GEF-1, 25 de la GEF-2 y 23 de la GEF-3) fueron usadas para distinguir los Tipos Fotosintéticos y Bio-ópticos del Fitoplancton (PBPT). Los parámetros fotosintéticos usados fueron: α^B, P_m^B y $\phi_{\max}$; y dentro de las variables bio-ópticas se eligieron las siguientes: $\overline{a_{ph}^B}$, $a_{ph}^B(440)$, $a_{ph}^B(676)$, $a_{ph}(440)/a_{ph}(676)$, $a_{ph}(490)/a_{ph}(555)$, $a_{ph}(443)/a_{ph}(555)$, *Cla* total y el cociente Cla/Fl. Se construyó una matriz con las propiedades seleccionadas, estandarizadas, para

todas las estaciones de las tres campañas y se corrió un análisis de clúster siguiendo el método de Ward como criterio para especificar los grupos internamente más homogéneos y el cuadrado de la distancia Euclídea como medida de disimilitud (paquete estadístico STATISTICA 7). Cuando la distancia de asociación entre estaciones fue < 10% del total de la distancia del clúster el grupo formado fue considerado un PBPT.

ii. Caracterización de los PBPT

En primer lugar se aplicó un análisis de componentes principales (PCA; STATISTICA 7) a todos los parámetros fotosintéticos y variables bio-ópticas para visualizar el grado de similitud entre las estaciones que formaban un PBPT, así también como la correlación entre las diferentes propiedades (ver Capitulo 4, Tabla 4.2). Luego se caracterizaron los PBPT usando propiedades fitoplanctónicas no usadas en la distinción de los PBPT tales como: la producción primaria instantánea (p_0) y las formas de los espectros de los coeficientes específicos $a_{ph}^{B}(\lambda)$. La abundancia relativa de cada grupo taxonómico y el porcentaje de *Cla* <5 μm ($\%Cla_{<5\mu m}$) en cada muestra fueron usados como información auxiliar para caracterizar los PBPT ya distinguidos por las propiedades fotosintéticas y bio-ópticas.

iii. Relación entre los PBPT y las Condiciones Ambientales

Las propiedades ambientales disponibles incluyeron las básicas físicas (temperatura, salinidad, velocidad del viento, profundidad total, profundidad de la capa de mezcla e irradiancia incidente) y las estimaciones bio-ópticas subacuáticas (profundidad de la capa eufótica, absorción del detrito, coeficiente de atenuación; ver Capitulo 4, Tabla 4.3). Estas fueron usadas para caracterizar los PBPT de acuerdo a las condiciones ambientales usando PCA.

iv. Estimación Satelital de Clases de Tamaño del Fitoplancton

Se aplicó el modelo para determinar clases de tamaño del fitoplancton a partir de estimaciones satelitales de color del océano desarrollado por Hirata *et al.* (2008) usando imágenes compuestas de $a_{ph}(443)$ para las fechas de cada campaña del sensor MODIS-Aqua obtenidas usando los algoritmos semi-analíticos QAA (Lee *et al.*, 2002). Datos auxiliares MODIS nivel 1 para el período de cada campaña fueron obtenidos del sitio de la NASA (http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/), procesados usando el programa SeaDAS v6.2 (reprocesamiento 2009) y graficados en una proyección cilíndrica equidistante con una resolución espacial de 1 min. (~2 km). Los mapas de las clases de fitoplancton fueron obtenidas usando valores umbrales de $a_{ph}(443)$ para detectar la dominancia correspondientemente de: micro ($a_{ph}(443) > 0{,}069\ m^{-1}$), nano ($0{,}023 < a_{ph}(443) \leq 0{,}069\ m^{-1}$) y picofitoplancton ($a_{ph}(443) \leq 0{,}023\ m^{-1}$). [Este análisis fue desarrollado por A. Dogliotti en el IAFE.].

CAPÍTULO 3

3. PROPIEDADES ÓPTICAS EN EL MAR ARGENTINO

3.1. Introducción

El fitoplancton depende de la luz para fotosintetizar, es por esto que para poder modelar adecuadamente la producción primaria marina se requiere conocer el campo de luz al cual este se ve expuesto. Por otra parte, las características de transparencia o turbidez del agua de mar proporcionan diferentes hábitats a organismos marinos para vivir, alimentarse o criarse como se ha observado en el caso de la corvina (Jaureguizar *et al.*, 2003). Las propiedades ópticas del agua de mar se dividen en propiedades ópticas inherentes, *IOPs* y propiedades ópticas aparentes, *AOPs* (Preisendorfer, 1960 & 1976). Las *IOPs* son propiedades que caracterizan el campo de luz en un punto dado debido a procesos físicos de absorción y dispersión dependientes únicamente de los constituyentes del agua. Las *AOPs* son las propiedades ópticas que están influenciadas por la distribución angular del campo de luz así como por los constituyentes que están presentes en el agua. Los distintos constituyentes del agua responsables de modificar sus propiedades ópticas (absorción y dispersión) son: el agua, el fitoplancton, la materia orgánica e inorgánica particulada suspendida también llamada material particulado no algal (*NAP* por su sigla en ingles) y el material orgánico disuelto cromofórico o *CDOM* (por su sigla en ingles) (Prieur & Sathyendranath, 1981; Kirk, 1994).

La luz que llega a la superficie del mar es atenuada por los procesos de absorción, *a*, y dispersión, *b*, de las distintas sustancias que componen el mar. Este fenómeno de atenuación es descrito por el coeficiente del volumen total de atenuación ($c = a + b$). Los minerales y los detritos son las sustancias que mas dispersan la luz en el medio acuático (Kirk, 1994). Sin embargo, las células y colonias fitoplanctónicas pueden contribuir significativamente a la dispersión de la luz en el agua. La dispersión de las partículas va a depender de su tamaño, de su forma y del índice de refracción que tenga cada una (Babin *et al.*, 2008). Las diatomeas (*e.g*. *Skeletonema costatum*) y los cocolitofóridos (*e.g*. *Emiliania huxleyi*) tienen coeficientes específicos de dispersión más altos que otros grupos de fitoplancton, por ejemplo que los flagelados desnudos como *Isochrysis galbana* (Bricaud &

Morel, 1986). En el caso de los cocolitofóridos debido a las placas calcáreas que los cubren la señal de dispersión es tan fuerte que es fácilmente distinguible en forma satelital (Brown & Podestá, 1997).

La absorción total en el agua de mar se expresa como el coeficiente $a_t(\lambda)$, y es la sumatoria de la absorción por cada uno de los cuatro componentes: el agua pura (*w*), el fitoplancton (*ph*), las partículas no algales (*NAP*) y el material orgánico disuelto cromoforico (*CDOM*) (Prieur & Sathyendranath, 1981):

$$a_t(\lambda) = a_w(\lambda) + a_{ph}(\lambda) + a_{NAP}(\lambda) + a_{CDOM}(\lambda).$$

El agua pura absorbe significativamente en la región del rojo (700 nm) dentro del espectro de luz visible y además absorbe fuertemente en las longitudes de onda correspondientes al infrarrojo (> 700 nm) y al ultravioleta (< 350 nm) (Kirk, 1994). El fitoplancton absorbe luz mayormente en el espectro visible, es decir entre los 400 y los 700 nm, con dos picos de máxima absorción a 440 nm en el azul y a los 675 nm en el rojo. El coeficiente de absorción del fitoplancton, $a_{ph}(\lambda)$, varía en las diferentes especies y con su estado fisiológico (Morel & Bricaud, 1981; Sathyendranath *et al.*, 1987). Un incremento en la concentración de los pigmentos intracelulares y/o en el tamaño celular provoca una disminución en el coeficiente de absorción especifico del fitoplancton, $a^B_{ph}(\lambda)$ ($a_{ph}(\lambda)$ normalizado por la concentración de clorofila *a*). Este efecto se conoce como "efecto de empaquetamiento" (Duysens, 1956; Hoepffner & Sathyendranath, 1991; Finkel *et al.*, 2001).

El *CDOM* está formado por sustancias orgánicas disueltas coloreadas, como ácidos húmicos y fúlvicos formados por la degradación del fitoplancton o fuentes vegetales terrestres. Su espectro de absorción presenta una forma exponencial que aumenta con la disminución de las longitudes de onda hacia la región del azul y del violeta dentro del espectro visible mostrando una fuerte absorción en la región del ultravioleta (*e.g.* Højerslev 1998; Del Vecchio *et al.*, 2002; Blough *et al.*, 2002).

Las partículas no algales, *NAP*, incluyen varios materiales: organismos heterótrofos (bacterias y micro-herbívoros), partículas orgánicas de naturaleza detrítica (pellets fecales y

células muertas), y partículas minerales. El coeficiente de absorción, $a_{NAP}(\lambda)$, incrementa con la disminución de las longitudes de onda hacia el azul y el ultravioleta. Por lo tanto, su espectro de absorción presenta una forma similar a la del *CDOM* (*e.g.* Bricaud *et al.*, 1981; Højerslev, 1998). Por esta razón es difícil la discriminación de su señal espectral a partir de las propiedades ópticas aparentes en forma satelital (*e.g.* Prieur & Sathyendranath, 1981; Gallegos *et al.*, 1990).

Según sus propiedades ópticas las aguas se pueden clasificar en Caso_1 y Caso_2 (Jerlov, 1976; Morel & Prieur, 1977). Las Caso_1 son las aguas oceánicas o aguas claras que presentan bajas concentraciones de partículas y donde la absorción y la dispersión están correlacionadas con la concentración de clorofila *a*, *Cla*. En estas es donde la variabilidad del coeficiente de absorción ha sido mas estudiada (*e.g.* Prieur & Sathyendranath, 1981, Bricaud *et al.*, 1995; Bricaud *et al.*, 1998). Las Caso_2 son aguas costeras, estuariales o de ríos, ópticamente más complejas. Aquí la correlación entre las propiedades ópticas y la *Cla* no existe o no es tan clara como en las de Caso_1. En este caso otras sustancias enmascaran o dominan los procesos ópticos como el *CDOM*, los detritos y los sedimentos en suspensión (*e.g.* Babin *et al.*, 2003).

Las técnicas de sensoramiento remoto utilizan la luz reflejada para obtener distintos productos satelitales. Uno de los productos más frecuentemente calculados y usados es la concentración de la clorofila *a*, Cla_{sat} (*e.g.* Gordon *et al.*, 1983; Sathyendranath, 2000). Existen también modelos que realizan la estimación simultanea de Cla_{sat} junto con otros productos satelitales como la absorción del *CDOM* y/o la retrodispersión $b_b(\lambda)$ (*e.g.* Maritorena *et al.*, 2002; Tawari *et al.*, 2011). Recientemente, se han desarrollado modelos satelitales que obtienen como productos los llamados “tipos funcionales fitoplanctónicos” o PFT (por su sigla en inglés), diferenciados a partir del tamaño celular y algunas propiedades bio-ópticas específicas (*e.g.* Alvain *et al.*, 2005; Hirata *et al.*, 2008). Este tema esta tratado en detalle en el Capítulo 4. Una ventaja del uso del sensoramiento remoto es que permite obtener la distribución de alguna variable de estudio con una gran cobertura espacial en forma sinóptica. Sin embargo, una limitación es que el sensor no recibe señal del mar a través de las nubes, y solo estima lo que ocurre en la superficie. Otra limitación en el caso de la estimación de Cla_{sat} es la interferencia en la señal óptica que provocan los

compuestos como *NAP* y *CDOM* en el mar. Por lo tanto, su efectividad va a depender de una correcta calibración/validación entre los datos de campo medidos y los datos derivados satelitalmente. Sería deseable que la variabilidad encontrada en campo sea incorporada tanto a escala espacial como temporal dentro de estos modelos satelitales de estimación de distintos compuestos como la *Cla* (Sosik & Michell, 1995, Costa Goela *et al.*, 2013).

En las aguas ópticamente complejas, Caso_2, por ejemplo en las regiones costeras no se ha documentado suficientemente las tendencias ni la variabilidad de las propiedades ópticas de los distintos componentes. Aquí la absorción de las particulas no algales, $a_{NAP}(\lambda)$ y del *CDOM*, $a_{CDOM}(\lambda)$ pueden ser tan o más importantes que las del fitoplancton, $a_{ph}(\lambda)$. Por lo tanto, no se puede asumir una correlación entre la absorción total y la concentración de la clorofila como fue definida para las aguas Caso_1 (Bricaud *et al.*, 1995; Bricaud *et al.*, 1998; Babin *et al.*, 2003).

Los trabajos relacionados con las propiedades ópticas son escasos en el Mar Argentino (Lutz *et al.*, 2006; Ferreira *et al.*, 2009; Silva *et al.*, 2009; Lutz *et al.*, 2010) y acotados a zonas reducidas; por ejemplo Lutz *et al.* (2006) y Silva *et al.* (2009) estudiaron la estación costera EPEA y Ferreira *et al.* (2009) estudiaron una región del talud continental. Altas variaciones estacionales en los coeficientes $a_p(\lambda)$ y $a_{CDOM}(\lambda)$ fueron observadas en la zona del talud (Ferreira *et al.*, 2009), siendo mayor la proporción de la absorción del fitoplancton en la época de primavera, mientras que la absorción por el *CDOM* mostró ser mas variable e importante en verano (Ferreira *et al.*, 2009). El $a_{NAP}(\lambda)$ (definido como el coeficiente de absorción del detrito en el trabajo de Lutz *et al.* (2006)) estuvo relacionado a los cambios en la estabilidad de la columna de agua, mostrando mayores valores en invierno, mientras que los coeficientes de absorción del fitoplancton y del *CDOM* no mostraron relación ni con la estabilidad de la columna de agua ni con la temperatura.

El presente trabajo se enfocó al estudió de la absorción del material particulado. No se pudieron realizar mediciones de dispersión ya que requieren instrumental sofisticado no disponible. Lamentablemente, tampoco se pudo medir la absorción del material orgánico disuelto (*CDOM*) ya que este material es muy lábil y requiere que las lecturas se realicen

dentro de las 48 horas de su colección; cabe aclarar que al momento de realización de las campañas GEF todavía no se contaba con un espectrofotómetro adecuado.

Este trabajo tuvo como objetivos, utilizando datos de tres extensas campañas realizadas en 2005 y 2006 en el Mar Argentino: a) describir las propiedades ópticas del material particulado total (fitoplancton y material particulado no algal); b) estudiar la relación de la absorción del material particulado con la distribución de la clorofila *a*, la profundidad de la capa eufótica y la capa de mezcla.

3.2. Materiales y Métodos

Se utilizaron datos colectados durante las tres campañas GEF de: densidad, irradiancia, concentración de clorofila *a*, y absorción del material particulado (fitoplancton y no algal). El diseño de muestreo y localización de las estaciones, así como los métodos de determinación de las variables usadas fue descrito en el Capítulo 2 (Secciones: 2.2 y 2.3). La Tabla 3.1 muestra los símbolos y unidades de las variables y parámetros utilizados en el presente capítulo.

3.3. Resultados

3.3.1. **Distribución de las Propiedades Ópticas en Superficie**

i. Irradiancia

Los datos de luz instantáneos en superficie entre las 12:00 y las 14:00 hora local, E_n, medidos durante todo el período de duración de la campaña en cada época del año mostraron grandes variaciones. En primavera, GEF-1, el rango fue entre 262 y 1562 µmol quanta m^{-2} s^{-1}, y el valor medio de ~ 1054 µmol quanta m^{-2} s^{-1}, a fines del verano, GEF-2, el rango de luz fue de 120 a 1370 µmol quanta m^{-2} s^{-1} y el valor medio ~ 936 µmol quanta m^{-2} s^{-1}, mientras que a fines del invierno, GEF-3, los valores de luz medidos estuvieron entre un rango de 262 y 1472 µmol quanta m^{-2} s^{-1} con un valor medio de ~ 842 µmol quanta m^{-2} s^{-1}.

Tanto la primavera como el verano mostraron al norte de 48° S los valores más altos de luz. En cambio, a fines de invierno los valores de luz fueron más bajos y estuvieron más uniformemente distribuidos a lo largo del área de muestreo, excepto en algunos centros con valores altos en la zona norte del talud continental donde se evidenciaba el comienzo de la primavera.

ii. Concentración de la Clorofila a

La concentración de *Cla* mostró altas variaciones en las tres campañas analizadas. En primavera el rango de *Cla* estuvo entre 0,38 y 28,64 mg m^{-3}. En verano tardío los valores de *Cla* estuvieron entre 0,27 y 6,20 mg m^{-3} mientras que en invierno rondaron entre 0,41 y 7,95 mg m^{-3} (este último valor corresponde a un punto en el norte cerca de la est. 53). En primavera se observaron marcados florecimientos los cuales fueron disminuyendo en intensidad a fines del verano. A finales del invierno los valores de *Cla* fueron bajos en el sur y altos al norte indicando el comienzo de la primavera. En el **Capitulo 4**, Sección 4.4.1 y Fig. 4.2 A se presenta esta información con más detalle incluyendo la distribución de la concentración de clorofila *a* en la fracción de tamaño < 5 μm.

iii. Coeficientes de Absorción del Material Particulado

Se analizó el porcentaje de contribución de cada uno de los coeficientes de absorción, $a_{ph}(440)$ y $a_{NAP}(440)$ al coeficiente de absorción del material particulado total, $a_p(440)$ en la superficie del agua en las diferentes épocas del año (Fig. 3.1) y los valores absolutos de los coeficientes para las secciones se presentan en la Tabla 3.2. Los valores de los coeficientes de $a_{ph}(440)$ y de $a_{NAP}(440)$ variaron entre 0,001 y 1,178 y entre 0,001 y 0,323 m^{-1} respectivamente considerando las tres campañas juntas. La contribución de la absorción del fitoplancton fue alta en las tres campañas (Fig. 3.1). Sin embargo, se observó una mayor contribución de la absorción del *NAP* hacia la costa en los tres periodos analizados y en algunas otras zonas particulares (Fig. 3.1).

En primavera, el rango del coeficiente de absorción $a_p(440)$, fue de 0,015 a 1,228

m^{-1}, con un valor medio de 0,115 m^{-1}. Los valores de $a_{ph}(440)$ y de $a_{NAP}(440)$ en superficie fueron de 0,008 a 1,178 m^{-1} y 0,001 a 0,064 m^{-1} respectivamente. El fitoplancton contribuyó en promedio un 80 % a la absorción en esta campaña dominando así la absorción del material particulado total. Por otro lado, en las estaciones costeras, como era de esperarse para aguas Caso_2, se observo un aporte significativo del *NAP* a la absorción del material particulado total (entre un 44 y 62 %). Además en la región norte del talud (Sección_2) se observó también un importante aporte del *NAP* en las estaciones 9 (Z= 2395 m), 10 (Z = 970 m) y 12 (Z = 79 m) con una contribución mayor a un 32 % (Fig. 3.1 A) y valores de $a_{NAP}(440)$ entre 0,007 y 0,035 m^{-1}.

A fines de verano el $a_p(440)$ fue muy variable con valores entre 0,010 y 0,147 m^{-1}, siendo el valor medio de 0,050 m^{-1}. Los valores de $a_{ph}(440)$ variaron entre 0,009 y 0,147 m^{-1} y los de $a_{NAP}(440)$ entre 0,001 y 0,054 m^{-1} (Fig. 3.1 B). En promedio en superficie la mayor proporción de la absorción del material particulado total fue también debida al fitoplancton (83 %). Sin embargo, nuevamente en algunas estaciones costeras el porcentaje de contribución del *NAP* fue mayor al 33 % de la absorción del material particulado total (Fig. 3.1 B). Similarmente a lo que ocurrió en primavera, algunas estaciones alejadas de la costa, como por ejemplo las estaciones: 4 (Z = 90 m), 7 (Z = 680) y 15 (Z = 90), ubicadas en la plataforma media y talud continental mostraron considerables contribuciones al material particulado total del *NAP* con valores de 0,004 a 0,017 m^{-1} y porcentajes de 36 a 62 % (Fig. 3.1 B).

A finales del invierno el rango del coeficiente $a_p(440)$ varió entre 0,007 y 0,199 m^{-1} con un valor medio de 0,045 m^{-1}. Los rangos de los coeficientes de $a_{ph}(440)$ y de $a_{NAP}(440)$ variaron entre 0,015 y 0,176 m^{-1} y entre 0,003 y 0,085 m^{-1} respectivamente. El fitoplancton contribuyo en promedio para superficie un 70 % a la $a_p(440)$ (Fig. 3.1 C). En la región costera, las estaciones 23 (Z = 23 m) y 44 (Z = 25 m) presentaron porcentajes de contribución del *NAP* al material particulado total mayor a un 43 %. En sitios particulares en plataforma media y en el talud continental -estaciones: 21 (Z =119 m), 48 (Z = 114 m), 38 (Z = 203 m), 35 (Z = 81 m) y 36 (Z = 131 m)- la contribución del *NAP* también fue alta mayor a un 30 % del $a_p(440)$ con valores entre 0,006 y 0,030 m^{-1} (Fig. 3.1 C).

3.3.2. Distribución de las Propiedades Ópticas en la Columna de Agua

i. Sección_1: desde la Costa de Mar del Plata~ 38-39 ºS

Campaña GEF-1 (primavera). Se caracterizó por presentar altos valores de *Cla* con un máximo de 19,04 mg m^{-3} en superficie (est. 7), y un valor alto de 7,55 mg m^{-3} en la est. 8 a 20 m de profundidad. En la est. 6, contigua al florecimiento fitoplanctónico, se encontraron valores muy bajos de *Cla* entre 0,26 mg m^{-3} (Z = 30 m) y 0,57mg m^{-3} (Z = 70 m) (Fig. 3.2 A). Esta sección muestra que la $a_{ph}(440)$ dominó la absorción del material particulado total en la mayoría de las estaciones tanto en superficie como en la columna de agua exceptuando en la est. 1 (Z = 22) donde la $a_{NAP}(440)$ presentó porcentajes de absorción entre ~ 31 % en superficie ($a_{NAP}(440)$ = 0,012 m^{-1}) y 61 % ($a_{NAP}(440)$ = 0,028 m^{-1}) a 42 metros de profundidad (Fig. 3.2 B). Los valores de sigma-T variaron entre 26,0 y 26,7 observándose el comienzo de la estratificación desde la costa hacia el talud. Las estaciones 1 y 4 están en el sector estratificado y el resto de las estaciones en el sector homogéneo (Fig. 3.2 C). La irradiancia promedio en superficie fue de 1365 µmol quanta m^{-2} s^{-1} y la Z_{eu} no superó los 29 metros de profundidad presentando la est. 7 el valor más bajo (Z_{eu} =14 m) coincidiendo con altos valores de *Cla* (Fig. 3.2 A). Los máximos de *Cla* encontrados (estaciones: 7 y 8) se extendieron muy por debajo de la profundidad de la Z_{eu} y de la *MLD* (entre los 23 y 34 m).

Campaña GEF-2 (verano tardío). Los valores de *Cla* mostraron una disminución en comparación con los valores de primavera, no superando 1 mg m^{-3} (Fig. 3.3 A). Algunas estaciones como la est. 1 y la est. 9 mostraron dominancia de la absorción por el fitoplancton, con porcentajes mayores a 70 % y valores de $a_{ph}(440)$ entre 0,011 y 0, 056 m^{-1}. En cambio, en otras dependiendo de la profundidad dominó el *NAP* (*e.g.* est. 4: 52 %; $a_{NAP}(440)$ = 0,022 m^{-1} a 0 m y 65 % $a_{NAP}(440)$ = 0,017 m^{-1} a 55 m) o el fitoplancton (*e.g.* est. 4: 79% $a_{ph}(440)$ = 0,027 m^{-1} a 35 m) sobre la absorción del material particulado total (Fig. 3.3 B). Sigma-T varió entre 24,8 y 26,4, aquí se observo bien definida la estratificación separándose una capa superficial de una profunda (Fig. 3.3 C). La irradiancia promedio al mediodía fue de 1214 µmol quanta m^{-2} s^{-1}. La Z_{eu} y la *MLD* no superaron los 30 y 40 metros de profundidad respectivamente.

ii. Sección_2: talud continental a los ~ 41º S

Campaña GEF-1 (primavera). Se observó una extensión del florecimiento fitoplanctónico encontrado en la Sección_1. El rango de *Cla* estuvo entre 6,05 mg m^{-3} en superficie (est. 11) y 0,29 mg m^{-3} en la zona de plataforma media a 10 m (est. 12) (Fig. 3.4 A). Un valor elevado de *Cla* se observo a los 30 m de profundidad en la est. 9 coincidiendo con la profundidad de la Z_{eu}. La est. 13 en plataforma media mostró una dominancia total del fitoplancton en la absorción del material particulado total (100 %) en todas las profundidades con valores de $a_{ph}(440)$ entre 0,012 y 0,124 m^{-1}. Por otro lado, en las estaciones 12 y 10 la absorción por el *NAP* represento más de un 33 % llegando a un 58% en la est. 12 (30 m) y con valores del $a_{NAP}(440)$ entre 0,004 y 0,018 m^{-1}. En la est. 9 el aporte del $a_{NAP}(440)$ al $a_p(440)$ también fue importante en superficie (37 %) (Fig. 3.4 B). La distribución de sigma-T mostró el frente del talud donde las picnoclinas llegaron a la superficie y se separaron dos áreas estratificadas a ambos lados del mismo variando la densidad entre 26,1 y 27,3 (Fig. 3.4 C). La E_n promedio en superficie fue de 1162 µmol quanta m^{-2} s^{-1}. Las profundidades Z_{eu} y *MLD* se mantuvieron aproximadamente a los 30 m de profundidad.

Campaña GEF-2 (verano tardío). Los valores de *Cla* mostraron una disminución en comparación con los valores de primavera no superando 1 mg m^{-3} (Fig. 3.5 A). Se observó una dominancia de la absorción del fitoplancton mayor a un 75 % en casi todas las estaciones y profundidades. Sin embargo, en algunas estaciones a mayor profundidad la absorción del *NAP* represento más de un 35 % de la absorción del material particulado total (Fig. 3.5 B). Sigma-T varió entre 24,4 y 27,8 y se observó bien la estratificación típica de verano (Fig. 3.5 C). La E_n promedio en superficie fue de 1108 µmol quanta m^{-2} s^{-1}. La Z_{eu} no supero los 29 m y la *MLD* los 40 m de profundidad.

Campaña GEF-3 (invierno tardío). Aquí se observó una alta concentración de *Cla* que podría señalar la etapa inicial de la floración fitoplanctónica ya que el valor medido de 6,39 mg m^{-3} en la est. 53 a 20 m fue el máximo observado en esa sección extendiéndose hacia profundidad y más allá del talud con valores de *Cla* mayores a 2,50 mg m^{-3}. En la misma sección se observaron valores de *Cla* muy bajos como en la est. 51 a 120 m de

profundidad de 0,24 mg m^{-3} (Fig. 3.6 A). El fitoplancton dominó la absorción del material particulado total con porcentajes mayores a un 83 % en la mayoría de las estaciones. Los valores de sigma-T variaron entre 26,4 y 27,3 y la estratificación no estuvo tan bien definida como en verano (Fig. 3.6 C). La E_n promedio en superficie fue de 1273 µmol quanta m-2 s^{-1}. La Z_{eu}, fue muy variable y no superó los 27 m de profundidad (est. 55) presentando en la est. 53 el valor más bajo (Z_{eu} = 19 m) coincidiendo con altos valores de *Cla* (Fig. 3.6 A) y la *MLD* no supero los 52 m de profundidad.

iii. Sección_3: talud continental a los ~ 43 °S

Campaña GEF-1 (primavera). Se observaron valores de *Cla* altos de 11,10 mg m^{-3} y de 8,96 mg m^{-3} en las estaciones 35 y 34 respectivamente. También, se observaron valores de *Cla* menores a 1 mg m^{-3} en las estaciones 33 y 37 (Fig. 3.7 A). Una alta dominancia de la absorción particulada total por el fitoplancton se encontró en todas las estaciones con porcentajes de $a_{ph}(440)$ entre un 76 y 98 %. Sigma-T varío entre 26,2 y 27,1 (Fig. 3.7 C). La est. 35 fue homogénea en densidad y el máximo de *Cla* se extendió hasta los 80 m de profundidad. La E_n promedio en superficie fue de 1254 µmol quanta m^{-2} s^{-1}. La Z_{eu}, fue muy variable no superó los 28 m de profundidad (est. 37) presentando en la est. 35 el valor más bajo (Z_{eu} = 18 m) coincidiendo con altos valores de *Cla* (Fig. 3.7 A). La *MLD* se encontró entre los 42 y 43 m de profundidad.

Campaña GEF-2 (verano tardío). Los valores de *Cla* mostraron una disminución en comparación con los valores de primavera siendo el máximo 1,44 mg m^{-3} (est. 65 a 0 m) y el mínimo de 0,16 mg m^{-3} (est. 62 a 150 m) (Fig. 3.8 A). El fitoplancton dominó la $a_p(440)$ con porcentajes mayores a un 84 % excepto en las estaciones 66 y 64 en profundidad donde el $a_{NAP}(440)$ dominó con más de un 60 % (Fig. 3.8 B). Sigma-T varió entre 24,9 y 27,7 y se observo una bien definida estratificación (Fig. 3.8 C). La E_n promedio en superficie fue de 1125 µmol quanta m^{-2} s^{-1} y la Z_{eu} no supero los 28 m mientras que la *MLD* estuvo entre los 17 y 32 m de profundidad.

Campaña GEF-3 (invierno tardío). Se observó un máximo de *Cla* de 2,83 mg m^{-3} en la est. 7 ubicada en la plataforma media mientras que en la zona del talud los valores de *Cla* fueron más bajos alrededor de 1 mg m^{-3} (Fig. 3.9 A). El fitoplancton dominó la

absorción del material particulado total (más de un 60 %) como ocurrió en primavera y en verano. Sin embargo, el aporte del *NAP* al material particulado total en profundidad no fue despreciable (mayor a un 30 %) (Fig. 3.9 B). Sigma-T varió entre 25,9 y 27,0 y no se observo un patrón de estratificación (Fig. 3.9 C). La E_n en superficie promedio fue de 840 µmol quanta m^{-2} s^{-1} y la Z_{eu} no superó los 27 m de profundidad. La *MLD* estuvo entre los 13 y 43 m de profundidad.

iv. Sección_4: desde la Costa de Puerto Deseado~47 ºS

Campaña GEF-1 (primavera). Se observó una floración fitoplanctónica con un valor de *Cla* de 22,73 mg m^{-3} (est. 41 a 22 m) en la región del talud. En la costa, en plataforma media y hacia afuera del talud los valores de *Cla* no superaron 1 mg m^{-3} (Fig. 3.10 A). La contribución mayor a la absorción del material particulado total fue por el fitoplancton en la mayoría de las estaciones exceptuando en la est. 49 (0 y 30 m) donde el aporte del *NAP* fue mayor a un 50 % (Fig. 3.10 B). Sigma-T varió entre 25,6 y 27,1 y el perfil se mantuvo homogéneo (Fig. 3.10 C). La E_n promedio en superficie fue de 1208 µmol quanta m^{-2} s^{-1}. La Z_{eu}, fue muy variable y no superó los 30 m de profundidad presentando en la est. 41 el valor más bajo (Z_{eu} =17 m) coincidiendo con altos valores de *Cla*. Los valores altos de *Cla* observados se extendieron por debajo de la profundidad de la *MLD* (~36 m) y de la Z_{eu}.

Campaña GEF-2 (verano tardío). Los valores de *Cla* mostraron una disminución en comparación con los valores de primavera, con un máximo de 2,17 mg m^{-3} (est. 31 a 35 m), no superando en la mayoría de los casos el valor de 1 mg m^{-3} (Fig. 3.11 A). Una dominancia del fitoplancton (mayor a un 79 %) en la absorción del material particulado total fue observada en la mayoría de las estaciones. Por otro lado, el $a_{NAP}(440)$ representó entre ~ 40 y 67 % en algunas estaciones costeras o en profundidad (*e.g.* est. 33) (Fig. 3.11 B). Sigma-T varió entre 24,7 y 27,6 y excepto en las dos estaciones costeras la estratificación estuvo bien definida (Fig. 3.11 C). La E_n promedio en superficie fue de 1078 µmol quanta m^{-2} s^{-1} y la Z_{eu} no superó los 28 m de profundidad.

Campaña GEF-3 (invierno tardío). Se observaron valores bajos de *Cla* menores a 1 mg m^{-3} con algunos valores más altos de 2,63 mg m^{-3} (est. 19 a 20 m) y de 2,33 mg m^{-3}

(est. 23 a 0 m) (Fig. 3.12 A). La absorción del material particulado total estuvo dominada por el fitoplancton. Por otro lado, la absorción del *NAP* en algunas estaciones (est. 23 y est. 21) representó entre un 34 y 52 % de la absorción del material particulado total (Fig. 3.12 B). Sigma-T varió entre 25,8 y 27,2 y el perfil fue homogéneo excepto en las estaciones externas (Fig. 3.12 C). El E_n promedio en superficie fue de 765 µmol quanta m^{-2} s^{-1}. La Z_{eu} varió entre 26 y 30 m de profundidad. En la est. 23, muy somera, la luz no llegó a atenuarse por debajo del 1 % de E_n.

v. Sección_5: desde la Costa de San Francisco de Paula~49 ºS

Campaña GEF-1 (primavera). Se observó una distribución de *Cla* homogénea en todo el perfil siendo el valor promedio de 1,36 mg m^{-3} (Fig. 3.13 A). El *NAP* domino la absorción del material particulado total en la estación costera (est. 52) con porcentajes mayores a un 57 % y valores de $a_{NAP}(440)$ entre 0,064 y0,275 m^{-1}. Las otras dos estaciones fueron dominadas por el fitoplancton en la mayoría de las profundidades (Fig. 3.13 B). Sigma-T vario entre 25,5 a 26, 0 y el perfil fue homogéneo (Fig. 3.13 C). La E_n promedio en superficie fue de 1064 µmol quanta m^{-2} s^{-1} y la Z_{eu} varió entre 20 y 26 m de profundidad.

Campaña GEF-2 (verano tardío). Se observaron valores de *Cla* bajos en promedio menores a 1,00 mg m^{-3} excepto en la est. 35 (0 m) que presento un valor de *Cla* de 2,38 mg m^{-3} (Fig. 3.14 A). El fitoplancton domino la absorción del material particulado total en la mayoría de las estaciones (excepto en profundidad). El *NAP* domino la absorción del material particulado total en la estación costera, est. 37, con un porcentaje de absorción mayor a un 50 % y valores de $a_{NAP}(440)$ entre 0,020 y 0,028 m^{-1} (Fig. 3.14 B). Sigma-T varió entre 24,6 y 25,7 observándose el comienzo de la estratificación en las estaciones más externas (Fig. 3.14 C). La E_n promedio en superficie fue de 888 µmol quanta m^{-2} s^{-1} y la Z_{eu} varió entre 22 y 31 m de profundidad.

vi. Sección_6: desde la Costa de Bahía Grande~51 ºS

Campaña GEF-1 (primavera). Se observaron floraciones fitoplanctónicas entre las estaciones 74 y 70 siendo el máximo de *Cla* de 28,64 mg m^{-3}. Valores de *Cla* menores a 1

mg m^{-3} se observaron cerca de la costa y en plataforma media (Fig. 3.15 A). El fitoplancton dominó la absorción del material particulado total en la mayoría de las estaciones con valores de $a_{ph}(440)$ entre 0,019 (est. 73 a 40 m) y 1,178 m^{-1} (est. 73 a 0 m). La absorción por el *NAP* fue importante con un aporte a la absorción del material particulado total entre 35 y 46 % en la est. 75 (costera) y en algunas profundidades de otras estaciones con valores de $a_{NAP}(440)$ entre 0,026 y 0,038 m^{-1} (Fig. 3.15 B). Sigma-T varió entre 25,5 y 26,1 y el perfil presentó una estratificación en la zona media (Fig. 3.15 C). La E_n promedio en superficie fue de 619 µmol quanta m^{-2} s^{-1}. La Z_{eu} fue muy variable y no superó los 27 m de profundidad presentando en la est. 73 el valor más bajo (Z_{eu} = 7 m) coincidiendo con un valor de *Cla* alto de 24,00 mg m^{-3} (Fig. 3.15 A). Los valores altos de *Cla* se observaron por encima de la *MLD* y de la Z_{eu}.

Campaña GEF-2 (verano tardío). Se observaron dos máximos de *Cla* de ~ 2,3 mg m^{-3} en las estaciones 42 (0 m) y 38 (0 m), aunque se notó una marcada disminución de los valores de *Cla* en comparación con lo observado en primavera (Fig. 3.16 A). El fitoplancton dominó casi totalmente la absorción del material particulado total en la mayoría de las estaciones exceptuando a profundidades iguales o mayores a 50 metros donde el aporte del *NAP* fue significativo (mayor a un 30 %) y con valores entre 0,003 y 0,014 m^{-1} (Fig. 3.16 B). Sigma-T varió entre 25,1 y 26,2 y se observó bien definido el patrón de estratificación (Fig. 3.16 C). La E_n promedio en superficie fue de 679 µmol quanta m^{-2} s^{-1} siendo similar al valor de primavera. La Z_{eu} no superó los 25 m de profundidad.

Campaña GEF-3 (invierno tardío). Se observaron valores bajos de *Cla* de 0,90 mg m^{-3} en promedio distribuidos de manera uniforme en toda la sección (Fig. 3.17 A). El *NAP* dominó la absorción del material particulado total en algunas estaciones como la est. 44 (costera) y la est. 48 con porcentajes mayores a 58% y valores de $a_{NAP}(440)$ entre 0,080 y 0,003 m^{-1}. Por otro lado, algunas estaciones fueron dominadas por el fitoplancton con un porcentaje mayor a un 60 % (Fig. 3.17 B). Sigma-T varió entre 25,7 y 26,1 siendo el perfil homogéneo (Fig. 3.17 C). La E_n promedio en superficie fue de 1029 µmol quanta m^{-2} s^{-1} y la Z_{eu} no superó los 31 m de profundidad, en la est. 44, somera, la luz no llegó a atenuarse por debajo del 1 % de la irradiancia de superficie.

vii. Sección 7: desde la Boca del Estrecho de Magallanes ~52 ºS

Campaña GEF-1 (primavera). Se observaron dos máximos de *Cla* uno de 2,35 mg m^{-3} (est. 53 a 50 m) y otro de 2,00 mg m^{-3} (est. 65 a 0 m). En general los valores de *Cla* fueron menores a 0,80 mg m^{-3} que se extendieron a lo largo de toda la sección y a través de toda la columna de agua (Fig. 3.18 A). La est. 53 se caracterizó por una dominancia del *NAP* con porcentajes mayores a 63 % y valores de $a_{NAP}(440)$ entre 0,059 y 0,217 m^{-1} y en la est. 57 dominó el fitoplancton con un porcentaje mayor a 87 % (Fig. 3.18 B). Sigma-T varió entre 25,8 y 26,8 y la estructura de densidad mostró un patrón homogéneo excepto en la estación más externa (Fig. 3.18 C). La E_n promedio en superficie fue de 558 µmol quanta m^{-2} s^{-1}. La Z_{eu} no superó los 30 m de profundidad.

Campaña GEF-2 (verano tardío). Se observó un máximo de *Cla* de 6,21 mg m^{-3} (est. 56 a 0 m) y el valor medio fue de 1,44 mg m^{-3} (Fig. 3.19 A). El fitoplancton dominó la absorción del material particulado total con un porcentaje mayor a un 80 % excepto en la estación 51, donde dominó el *NAP* con un porcentaje mayor a 56 % y valores de $a_{NAP}(440)$ entre 0,043 y 0,065 m^{-1} (Fig. 3.19 B). Sigma-T varió entre 25,1 y 26,3 y el perfil de densidad fue homogéneo en las estaciones someras dentro de la isobata de 100 m, y estratificado hacia el este (Fig. 3.19 C). La E_n promedio en superficie fue de 861 µmol quanta m^{-2} s^{-1}. La Z_{eu} se extendió entre los 24 y 27 m de profundidad.

Campaña GEF-3 (invierno tardío). Se observó una marcada disminución de *Cla* en comparación con el verano tardío, con un valor promedio de 0,63 mg m^{-3} (Fig. 3.20 A). La absorción del *NAP* representó en algunas estaciones y/o profundidades más de un 40 % de la absorción del material paticulado total (Fig. 3.20 B). Sigma-T varió entre 26,0 y 26,5 siendo el perfil homogéneo (Fig. 3.20 C). La E_n promedio en superficie fue de 395 µmol quanta m^{-2} s^{-1}. La Z_{eu} no superó los 30 m de profundidad.

viii. Sección_8: Banco Burdwood~54 ºS

Campaña GEF-1 (primavera). Se observaron valores bajos de *Cla*, medios de ~ 1,5 mg m^{-3} en el centro de la sección y valores muy bajos hacia afuera y hacia profundidad con valores de 0,30 mg m^{-3} (est. 61 a 150 m) (Fig. 3.21 A). El fitoplancton dominó la absorción

del material particulado total con valores de $a_{ph}(440)$ entre 0,012 y 0,034 m^{-1} y porcentajes mayores a un 79 % en la mayoría de las estaciones (Fig. 3.21 B). Sigma-T varió entre los 25,7 y 27,0 y el perfil estuvo estratificado hacia el oeste (Le Maire) y homogéneo en el resto de las estaciones (Fig. 3.21 C). La E_n promedio en superficie fue de 440 µmol quanta m^{-2} s^{-1}. La Z_{eu} no superó los 29 m de profundidad.

Campaña GEF-2 (verano tardío). Se observaron valores bajos de *Cla* con un máximo de 2,86 mg m^{-3} (est. 49 a 0 m) que se extendió en profundidad. Los valores más bajos de *Cla* llegaron a un mínimo de 0,26 mg m^{-3} a 200 m de profundidad en la est. 45 (Fig. 3.22 A). La absorción del material particulado total presento una dominancia por el fitoplancton (mayor a un 72 %) y los valores de $a_{ph}(440)$ variaron entre 0,007 y 0,086 m^{-1} (Fig 3.22 B). Sigma-T varió entre 25,3 y 27,06 estuvo estratificado hacia el este (Fig. 3.22 C). La E_n promedio en superficie fue de 157 µmol quanta m^{-2} s^{-1} siendo el valor más bajo encontrado en el verano tardío y la Z_{eu} no supero los 30 m de profundidad.

Campaña GEF-3 (invierno tardío). Se observaron valores bajos de *Cla* menores a 0,82 mg m^{-3} en las estaciones muestreadas en esta época del año (Fig. 3.23. A). La absorción del material particulado total al igual que en las otras épocas del año mostró dominancia del fitoplancton y los valores de $a_{ph}(440)$ variaron entre 0,007 y 0,026 m^{-1}. La absorción por el *NAP*, en algunas casos contribuyó hasta un 47 % (est. 37 70 m) a la absorción del material particulado total (Fig. 3.23 B). Sigma-T varió entre 25,7 y 27,0 y el perfil mostró una leve estratificación al oeste (Fig. 3.23 C). La E_n promedio en superficie fue de 922 µmol quanta m^{-2} s^{-1}. La Z_{eu} se extendió entre los 28 y 31 m de profundidad.

3.3.3. Relaciones entre $a_p(440)$, $a_{ph}(440)$, $a_{NAP}(440)$ y *Cla*

Todos los coeficientes de absorción analizados tuvieron una correlación significativa con la *Cla*, ya sea considerando todas las campañas juntas (Fig. 3.24 A, B & C) o cada período por separado (Fig. 3.24 D, E & F). Sin embargo, se observó una dispersión de los datos y la correlación entre $a_{NAP}(440)$ y *Cla* en todos los casos fue baja tanto considerando todas las campañas juntas (Fig.3.24 C) como por separadas siendo la más baja la correlación en la GEF-2 con un r_s = 0,24 (Fig. 3.24 E).

3.3.4. Validación de Productos Satelitales

En el trabajo recientemente publicado de Dogliotti y colaboradores (2014) se realizó una validación entre algunos productos satelitales del sensor MODIS-Aqua [*Cla*, $K_d(PAR)$ y PAR] y los correspondientes datos de campo obtenidos de las campañas aquí analizadas. Imágenes diarias con Cobertura de Área Local (LAC) de alta resolución (1,1 km) fueron bajadas del sitio web de la NASA (http://oceancolor.gsfc.nasa.gov) y procesadas usando el programa SeaDAS v6.2 (2009 reprocesamiento) con el fin de obtener los siguientes productos: Cla_{sat} usando el algoritmo OC3Mv6; PAR (http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/DOCS/seawifs_par_wfigs.pdf); y $K_d(PAR)$ usando el modelo de Lee *et al*. (2007) para estimación de la profundidad de la capa eufótica. Para la evaluación de la correspondencia entre las estimaciones satelitales y las mediciones *in situ* o análisis de "match-up", se extrajo el valor medio de una ventana de 3x3 pixeles centrada en la posición de la medición *in situ* y una ventana temporal de ±12 horas alrededor de la pasada del satélite. Para evaluar la correspondencia entre las estimaciones satelitales y las mediciones *in situ* se utilizaron criterios estadísticos y gráficos. Se realizó una regresión entre los productos satelitales con los datos obtenidos de campo. La pendiente, el intercepto y el coeficiente de correlación fueron determinados. Para el caso de la *Cla* se calculó las Diferencias Absolutas Porcentuales, APD (medida promedio de incertidumbre); el error porcentual relativo (como medida de precisión) y el error medio cuadrático (medida de la magnitud promedio del error).

Se obtuvieron un total de 104, 33 y 36 pares de datos coincidentes para *Cla*, $K_d(PAR)$ y *PAR*, respectivamente. En general se observó una buena correlación entre los datos de campo y los productos satelitales con coeficientes entre 0,68 y 0,83. En promedio el algoritmo OCv6 de MODIS-Aqua subestimó la *Cla* en un 28,6 %, con un error cuadrático medio (RMSE) de 1,98 mg m^{-3} y un APD (medida de incertidumbre) de 36.9% (Fig. 3.25). Estos valores fueron obtenidos cuando se eliminó un valor atípico ("outlier") causado por una estación localizada en la región norte del talud continental durante la campaña de primavera (GEF-1) que presento un alto valor de *Cla* (19,05 mg m^{-3}) y que fue altamente subestimado por el producto satelital (flecha en Figura 3.25). La muestra estaba dominada por una floración de la diatomeas de la especie *Thalassiosira* cf *oceanica*. El

producto K_d(*PAR*) también tiende a subestimar los valores de campo en un 9.8% y con un RMSE de 22.1%. Mientras que el producto PAR tiende a sobrestimar los valores de campo en ~50%, con un APD de 48.8% y un RMSE de 12.28 mol quanta m^{-2} d^{-1} (Dogliotti *et al*. 2014).

3.4. Discusión y Conclusiones

La presencia recurrente de valores altos de *Cla* relacionados a floraciones fitoplanctónicas en zonas frontales ya ha sido descripta previamente en el área de estudio (*e.g.* Carreto *et al.* 2007; Garcia *et al.* 2008; Reta, 2010; Lutz *et al.*, 2010; Gómez *et al.*, 2011; Sabatini *et al.*, 2012). Es conocido que los frentes oceanográficos dan lugar a floraciones por distintos procesos; e.g. advección y concentración de partículas, aumento de crecimiento *in situ* por mayor disponibilidad de nutrientes y estabilización de la columna de agua. Las altas concentraciones de *Cla* observadas a lo largo del talud continental en primavera fueron debidas a la floración de la diatomea *Thalassiosira* cf. *oceánica.* Se ha sugerido que estas floraciones en el talud continental se ven favorecidas por la surgencia de aguas de la corriente de Malvinas ricas en nutrientes en coincidencia con el comienzo temprano del calentamiento superficial que brinda estabilidad (Garcia *et al.* 2008; Matano & Palma, 2008; Sabatini *et al*., 2012). La floración del dinoflagelado *Prorocentrum mínimum* que muestra un máximo de *Cla* en Bahía Grande (51ºS) estaría causada por el aporte de nutrientes, provocado por la intrusión de la corriente de Malvinas en la plataforma, en conjunción con una leve estratificación en la columna de agua, debida a la contribución local de aguas de baja salinidad proveniente de la descarga de los ríos (Sabatini *et al*., 2012). En verano tardío la distribución de *Cla* fue más uniforme presentando valores más bajos excepto en algunas áreas restringidas donde se encontró valores altos de *Cla*. Los mismos pueden ser causados por un incremento temporal de la mezcla vertical que introduce nutrientes en la zona eufótica (Rivas *et al*., 2006). En el invierno tardío si bien las concentraciones de *Cla* fueron uniformemente más bajas de ~ 1 mg m^{-3} se encontraron algunos valores altos de 6,39 mg m^{-3} y 2,89 mg m^{-3} en las secciones 2 (~ 41 ºS) y 3 (~ 43 ºS) respectivamente. Esto indicaría el comienzo de la primavera en

estos sitios, ya que en trabajos previos se ha mencionado que para el periodo del invierno la región entre los 39 ºS y 47 ºS se caracteriza por presentar valores bajos de *Cla*, típicamente alrededor de 0,25 mg m^{-3} (Brandhorst & Castello, 1971).

Los datos de irradiancia instantáneos aquí medidos fueron muy variables considerando las tres épocas juntas (GEF-1, GEF-2 y GEF-3) o cada campaña por separado. La irradiancia instantánea medida en un punto dado es sumamente sensible a cambios rápidos de la cobertura de nubes, presencia de aerosoles y partículas en la atmósfera, y por lo tanto no representa estrictamente la irradiancia esperada astronómicamente por la posición de la tierra respecto al sol en esas coordenadas en esa fecha y hora. Sin embargo, una tendencia a la disminución de la irradiancia hacia el invierno tardío y hacia el sur fue observada en este estudio. Los datos medidos mostraron diferencias entre un 20 % y un 70 % respecto a los datos teóricos esperados para la región de estudio calculados utilizando el modelo para cielo despajado (Bird, 1984). Comparando los valores aquí medidos con los medidos por Ferreira *et al.* (2009) en la región del talud, estos fueron similares para la primavera 1179 y 1200 µmol quanta $m^{-2}s^{-1}$, pero más altos para el verano 1008 y 900 µmol quanta $m^{-2}s^{-1}$ respectivamente.

La profundidad de la capa eufótica no superó los 30 m a pesar de haber muestreado estaciones hasta los 2300 m, lo cual evidencia la presencia de altas concentraciones de componentes que atenuaban la luz en el mar; es decir no se encontraron condiciones de alta transparencia típicas de aguas oceánicas oligotróficas. En las estaciones alejadas de la costa como en las estaciones de plataforma media y talud donde se encontró altas concentraciones de *Cla* la atenuación posiblemente fue causada por un crecimiento rápido del fitoplancton en la superficie reduciendo así la profundidad de la capa eufótica a unos pocos metros (*e.g.* estaciones: 7, 8, 41y 73- GEF-1 -). En cambio en las regiones costeras como en San Francisco de Paula o la desembocadura del Estrecho de Magallanes la atenuación de la radiación fue causada principalmente por la absorción del material particulado no algal (*e.g*. estaciones: 52 y 53- GEF-1-). Esta atenuación rápida de la radiación solar en la columna de agua evidentemente restringe la distribución de los organismos fitoplanctónicos y la producción primaria cerca de la superficie. Además dependiendo de la relación entre la Z_{eu} y la *MLD*, así como de las tasas de mezcla

turbulenta de las aguas en relación a las tasas fisiológicas de aclimatación de las especies de fitoplancton presentes a las condiciones de irradiancia, se pueden favorecer a determinadas especies. Por ejemplo, si la Z_{eu} es somera (superior a la *MLD*) y la tasa de mezcla turbulenta es baja, se favorecerá el desarrollo de especies de fitoplancton capaces de aclimatarse rápidamente a condiciones de alta irradiancia e incluso de alta dosis de radiación ultravioleta cerca de la superficie, como fue el caso en la estación 71 donde se encontró una floración del dinoflagelado *Prorocentrum minimum* con alta absorción de MAAs en la región ultravioleta del espectro. Una consecuencia práctica a la hora de estimar la producción primaria en forma satelital, es que al ser la Z_{eu} somera, usualmente superior a la *MLD*, generalmente dentro de esta capa la distribución del fitoplancton es homogénea y por lo tanto modelos simples (que consideran una distribución uniforme de la biomasa) funcionan en forma adecuada (Dogliotti *et al*., 2014).

La mayor variación en los coeficientes de absorción del material particulado total se observó en primavera, con valores de $a_p(440)$ en un rango entre 0,015 y 1,228 m^{-1}. Los resultados obtenidos ponen de manifiesto que existen variaciones estacionales y regionales, causadas posiblemente por cambios en la composición de las especies fitoplanctónicas, cambios en la radiación solar y en las condiciones ambientales (*e.g.* Lutz *et al*., 1996; Stuart *et al*., 2000). Un estudio previo (Ferreira *et al.*, 2009) reporta valores de $a_p(440)$ de 0,074 a 0,375 m^{-1} para una zona del talud continental en primavera, comparables a los valores hallados en el presente estudio correspondientes a la zona del talud 0,014 a 0,451 m^{-1}. Las diferencias encontradas podrían deberse en parte a que aquí el área de estudio sobre el talud fue más extensa. Por otro lado estas variaciones interanuales en las características de absorción del material particulado podrían también explicarse debido a las diferencias en las concentraciones de *Cla* que mostraron máximos de ~ 5 mg m^{-3} en la primavera de 2006 (Ferreira *et al*., 2009) comparados con valores de *Cla* ~ 19 mg m^{-3} para la misma región en la primavera 2005 en el presente estudio.

En este estudio en promedio en la superficie el fitoplancton dominó la absorción del material particulado, en concordancia con lo hallado por Ferreira *et al.* (2009), con un porcentaje mayor o igual al 70 %. Los valores más altos en los coeficientes de absorción del fitoplancton fueron encontrados en primavera asociados a las floraciones fitoplanctónicas; en la Sección_1 (est. 7) donde floreció la diatomea *Thalassiosira* cf

oceánica (Akselman *et al.*, 2007; Sabatini *et al.*, 2012), y en la Sección_6 (est. 73) donde floreció el dinoflagelado *Prorocentrum minimum* (Gómez *et al.*, 2011; Sabatini *et al.*, 2012). En estos casos la atenuación rápida de la luz en los primeros metros de la columna de agua fue debida al fitoplancton. En la est. 7 (en el talud con una profundidad total de 800 m) el valor del 1 % de E_n se alcanzó a ~ 14 m de profundidad y en la est. 73 a los ~ 8 m de profundidad. Sin embargo, la floración fitoplanctónica en la est. 7 se extendió no solo por debajo Z_{eu} sino también por debajo de la *MLD* que se encontró a 33 m (Fig. 3.2 A & C). Esto podría deberse a diferentes causas tales como sedimentación del florecimiento superficial que ha quedado retenido en una barrera de densidad o separación de la capa superficial por calentamiento provocado por la alta absorción de luz por el fitoplancton (Sathyendranath *et al*., 1991; Frouin & Iacobellis, 2002; Zhai *et al*., 2011). Otros aspectos sobre la relación entre los tipos fitoplanctónicos y las variables físicas fueron tratados en el **Capítulo 4**.

Por otro lado, como era de esperarse, el aporte del *NAP* al coeficiente de absorción particulado total fue más importante en las estaciones costeras (aguas Caso_2) en las tres épocas estudiadas; máximo en la estación 52 de la Sección_5 durante la GEF-1 (0,275 m^{-1}) gran parte debido al aporte de sedimentos por parte de los ríos (Depetris *et al*., 2005). Sin embargo la Z_{eu} no se vio tan afectada (no se hizo tan somera) en la zona costera con alto contenido de *NAP* como en el caso de los florecimientos de fitoplancton. Esto podría explicarse debido a que para el modelado de la irradiancia en la columna de agua el cálculo del coeficiente de atenuación de la luz hacia abajo se hizo utilizando una modelación para el *CDOM* descripta para aguas Caso_1, por lo tanto en este tipo de aguas Caso_2 el error en la estimación es mayor.

Si bien se observó una correlación entre la absorción del material particulado (fitoplancton y *NAP*) y la concentración de clorofila *a*, también hubo dispersión de los datos y en el caso particular del *NAP* la correlación fue muy baja considerando todos los datos juntos o cada período por separado. Esta baja relación entre el *NAP* y la *Cla* indicaría que el *NAP* no estaría asociado en todos los casos al fitoplancton sino que en algunas ocasiones prevalecerían fuentes externas como el aporte de los ríos, por ejemplo en las estaciones costeras al sur de los 47 ºS, como se ha encontrado en otras zonas costeras del mundo (Odriozola *et al*., 2007). Llamativamente el *NAP* también tuvo un aporte

significativo a la absorción particulada total en algunas estaciones ubicadas en la región norte del talud, Sección_2, GEF-1, y GEF-2 representando en algunos casos hasta un 58 %. Esta alta contribución del *NAP* a la absorción particulada total en estas aguas que podrían considerarse Caso_1, ya que se encuentran alejadas de la influencia terrestre, es mayor a la observada en aguas oceánicas (Caso_1) por Bricaud *et al.* (1998) donde el aporte del *NAP* varió entre un 25 a un 30 %. Es poco probable que el *NAP* en estas estaciones profundas, donde la *MLD* no superaba los 30 m, se debiera a resuspensión desde el fondo; se podría especular entonces que este *NAP* podría deberse al decaimiento de la floración con presencia de células senescentes del fitoplancton, pellets del zooplancton o bacterias. Resultados similares de alta absorción del *NAP* en una región del talud continental fueron reportadas por Ferreira *et al.* (2009) en el verano. Otros trabajos también aluden a un desacople entre la floración fitoplanctónica y el máximo de absorción del *NAP* en Funka Bay en Japón (Sasaki *et al*., 2005), mientras que otros mencionan el rol del zooplancton en controlar las acumulaciones de biomasa fitoplanctónicas en el talud continental en Argentina (Garcia *et al*., 2008).

Este estudio brinda información de las propiedades ópticas de absorción del material particulado total, fitoplancton y no algal, y concentración de clorofila *a* en una extensa región del Mar Argentino. Esta información es esencial para la validación de la estimación de productos satelitales como la clorofila *a*, Cla_{sat}, (Romero *et al*., 2006; Rivas *et al*., 2006; Dogliotti *et al*., 2009) y la absorción de luz a determinadas longitudes de onda; estos últimos usados en modelos de estimación de producción primaria (Platt & Sathyendranath, 1993; Lee *et al.*, 1996; Dogliotti *et al*., 2014). Además de estar íntimamente relacionada al fitoplancton, esta información óptica es sumamente relevante en los modelos biogeoquímicos. Estudios ecológicos han observado una relación entre la distribución de juveniles de corvina al máximo de turbidez en el Rio de la Plata (Jaureguizar *et al.*, 2003). Estas zonas de alta concentración de material particulado en suspensión favorecen por un lado la agregación alimenticia y por otro ofrecen resguardo contra la predación por parte de las aves hacia los juveniles de corvina.

Las variaciones encontradas en las propiedades ópticas, y la escasez de datos en algunas zonas, como por ejemplo en las regiones costeras al norte de 47º S indican la importancia de considerar en trabajos futuros un muestreo más amplio. Al mismo tiempo

sería fundamental incorporar mediciones de material orgánico disuelto cromofórico (*CDOM*) ya que se ha encontrado que su absorción representa un alto y variable aporte a la absorción total en la estación EPEA (Lutz *et al.*, 2006) y en el periodo de verano en el talud (Ferreira *et al.*, 2009).

Tabla 3.1. Lista de abreviaturas y símbolos usados, su descripción y unidades

Notación	Descripción	Unidades
$a_{CDOM}(\lambda)$	Coeficiente de absorción del material disuelto cromofórico a la longitud de onda (λ)	m^{-1}
$a_{NAP}(440)$	Coeficiente de absorción del material particulado no algal a la longitud de onda 440 nm	m^{-1}
$a_{ph}(440)$	Coeficiente de absorción del fitoplancton a la longitud de onda 440 nm	m^{-1}
$a_p(440)$	Coeficiente de absorción del material particulado total a la longitud de onda 440 nm	m^{-1}
$\%\, a_{NAP}(440)$	Porcentaje de contribución del material no algal a la absorción del material particulado total a la longitud de onda de 440 nm	%
$\%\, a_{ph}(440)$	Porcentaje de contribución del fitoplancton a la absorción del material particulado total a la longitud de onda de 440 nm	%
AOPs	Propiedades ópticas aparentes	
$b_b(\lambda)$	Coeficiente de retrodispersión a la longitud de onda (λ)	m^{-1}
Cla	Concentración de clorofila *a*	$mg\ m^{-3}$
Cla_{sat}	Clorofila *a* estimada de forma satelital	$mg\ m^{-3}$
Cla/Fl	Cociente entre la concentración de *Cla* y la fluorescencia *in vivo*	$mg\ m^{-3}$/ unidades relativas de fluorescencia
E_0	Irradiancia en la superficie	$\mu mol\ quanta\ m^{-2}\ s^{-1}$
E_n	Promedio de E_0 de todas las mediciones registradas dentro de un rango de 2º de latitud y 2 horas alrededor del mediodía local	$\mu mol\ quanta\ m^{-2}\ s^{-1}$
FL	Fluorescencia *in vivo*	unidades relativas de fluorescencia
IOPs	Propiedades ópticas inherentes	
$K_d(PAR)$	Coeficiente de atenuación hacia debajo de la irradiancia en el rango fotosintéticamente activa	m^{-1}
MLD	Profundidad de la capa de mezcla	m
Z	Profundidad total de una estación	m
Z_{eu}	Profundidad del 1% E_0	m

Tabla 3.2. Contribución del fitoplancton y del *NAP* a la absorción del material particulado total (porcentajes de contribución; valores mínimos y máximos) en las diferentes secciones estudiadas de las distintas campañas. La X indica que no hubo datos disponibles.

CAMPAÑAS		**SECCIÓN-1**		**SECCIÓN-2**		**SECCIÓN-3**		**SECCIÓN-4**		**SECCIÓN-5**		**SECCIÓN-6**		**SECCIÓN-7**		**SECCIÓN-8**	
		$a_{ph}(440)$	$a_{NAP}(440)$	$a_{ph}(440)$	$a_{NAP}(440)$	$a_{ph}(440)$	$a_{NAP}(440)$	$a_{ph}(440)$	$a_{NAP}(440)$	$a_{phy}(440)$	$a_{NAP}(440)$	$a_{ph}(440)$	$a_{NAP}(440)$	$a_{phy}(440)$	$a_{NAP}(440)$	$a_{ph}(440)$	$a_{NAP}(440)$
GEF 1	**Min**	0,009	0,001	0,004	0,001	0,006	0,001	0,013	0,005	0,023	0,008	0,008	0,004	0,007	0,001	0,008	0,001
	Max	0,387	0,028	0,124	0,035	0,190	0,027	0,283	0,093	0,083	0,275	1,178	0,05	0,053	0,022	0,034	0,006
	%	38,0 99,5	0,5 61,0	41,6 100	0,0 58,3	75,4 98,3	1,6 24,6	36,3 93,4	6,5 63,6	23,2 84,3	15,7 76,8	0,0 96,8	5,2 100	18,8 100	0,0 81,1	69,6 95,8	4,1 35,9
GEF 2	**Min**	0,003	0,002	0,004	0,003	0,001	0,001	0,002	0,001	0,008	0,006	0,008	0,001	0,007	0,002	0,007	0,001
	Max	0,070	0,020	0,067	0,016	0,065	0,009	0,096	0,032	0,115	0,028	0,147	0,014	0,114	0,065	0,086	0,007
	%	37,8 94,5	5,4 62,1	54,4 89,5	10,5 45,5	8,6 100	0,0 91,3	32,3 93,3	1,8 67,7	44,7 2,8	7,1 63,7	62,5 100	0,0 37,4	37,4 93,1	6,8 62,5	72,3 100	0,0 27,6
GEF 3	**Min**	X	X	0,005	0,003	0,012	0,005	0,007	0,003	X	X	0,004	0,006	0,006	0,001	0,007	0,003
	Max			0,176	0,023	0,079	0,019	0,070	0,081			0,014	0,092	0,039	0,012	0,026	0,011
	%	X	X	61,3 90,3	9,6 38,6	60,7 80,5	19,5 39,2	32,0 90,7	10 67,9	X	X	28,0 75,5	24,5 71,9	47,3 93,2	6,7 52,6	51,17 85,9	14,0 42,8

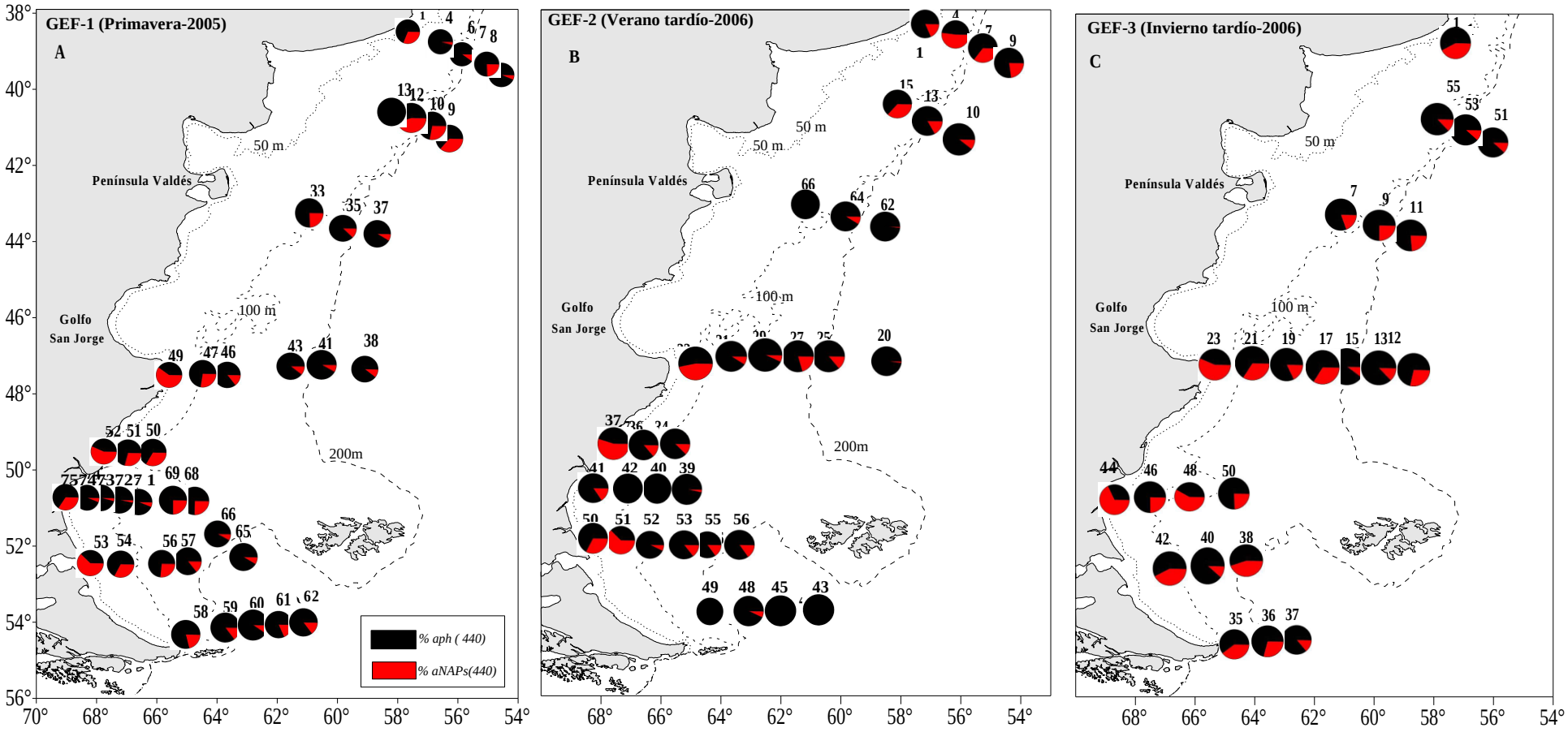


Figura 3.1. Porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a la longitud de onda de 440 nm.

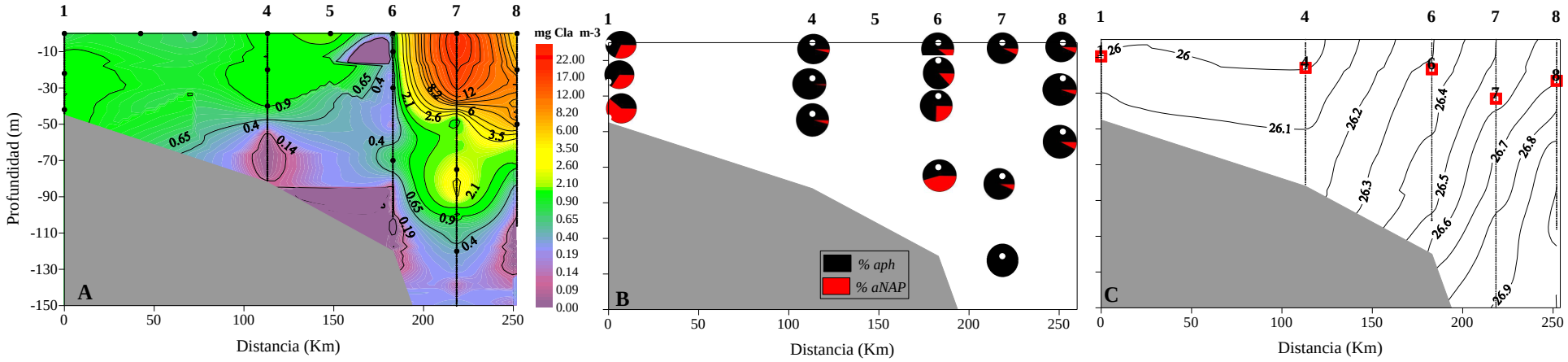


Figura 3.2. Sección_1 correspondiente al periodo de primavera, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro.

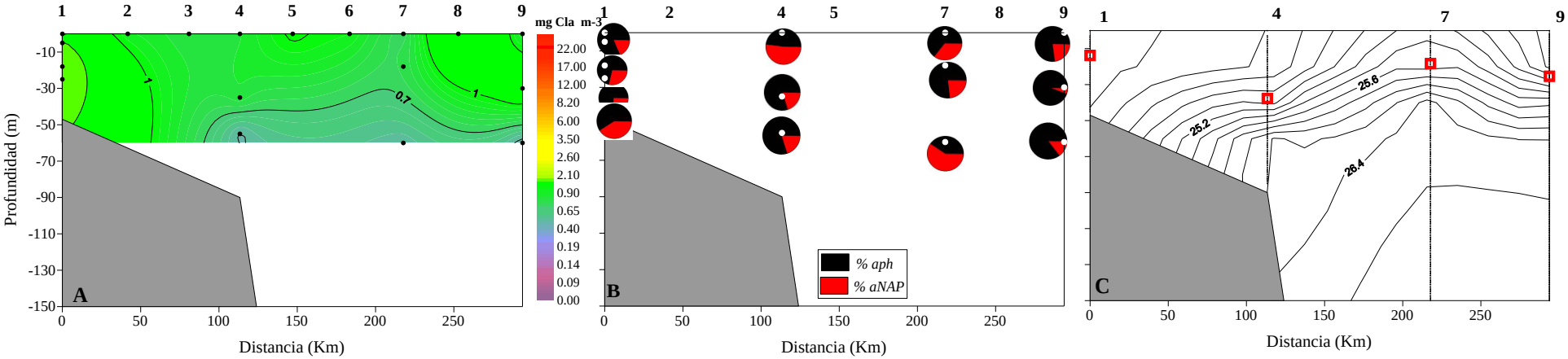


Figura 3.3. Sección_1 correspondiente al periodo de verano tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD.

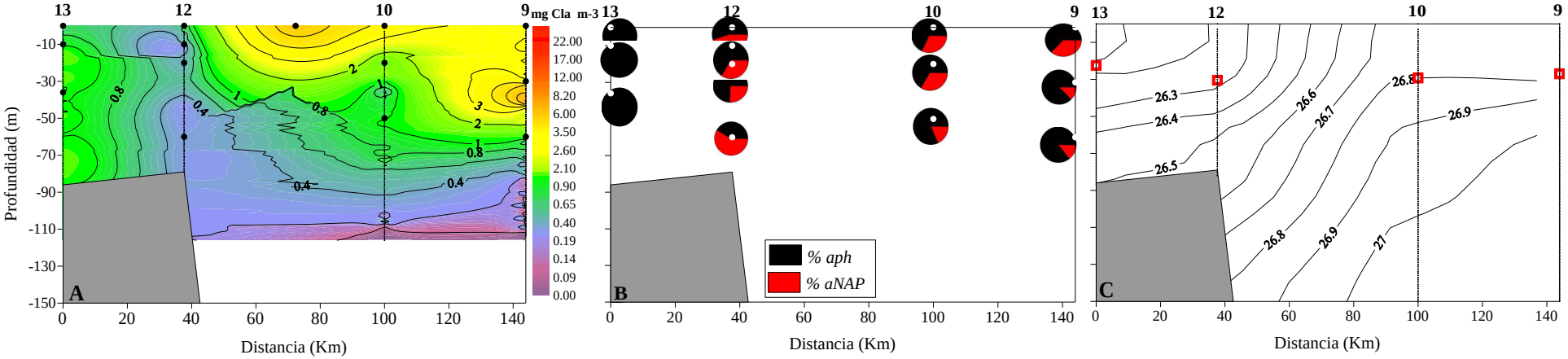


Figura 3.4. Sección_2 correspondiente al periodo de primavera, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro.

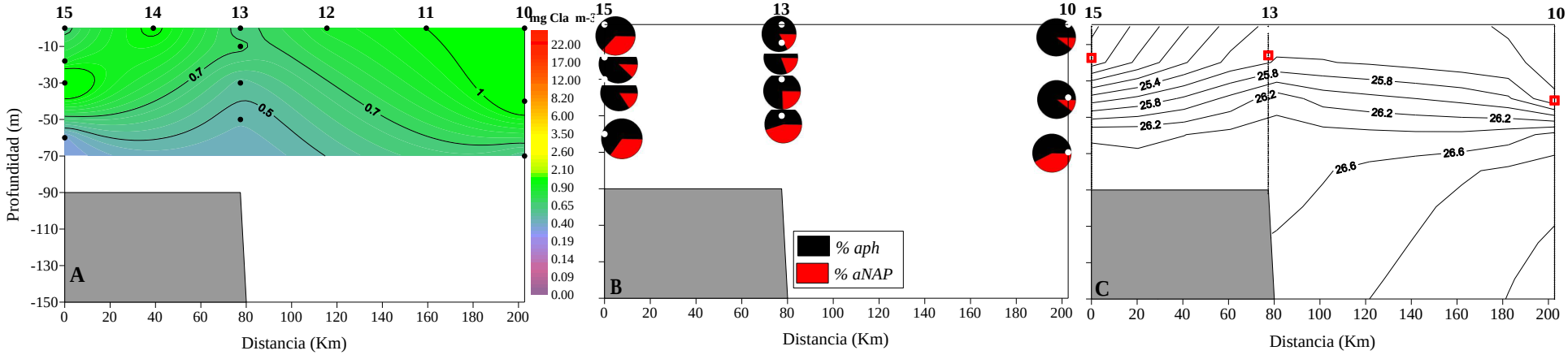


Figura 3.5. Sección_2 correspondiente al periodo de verano tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD.

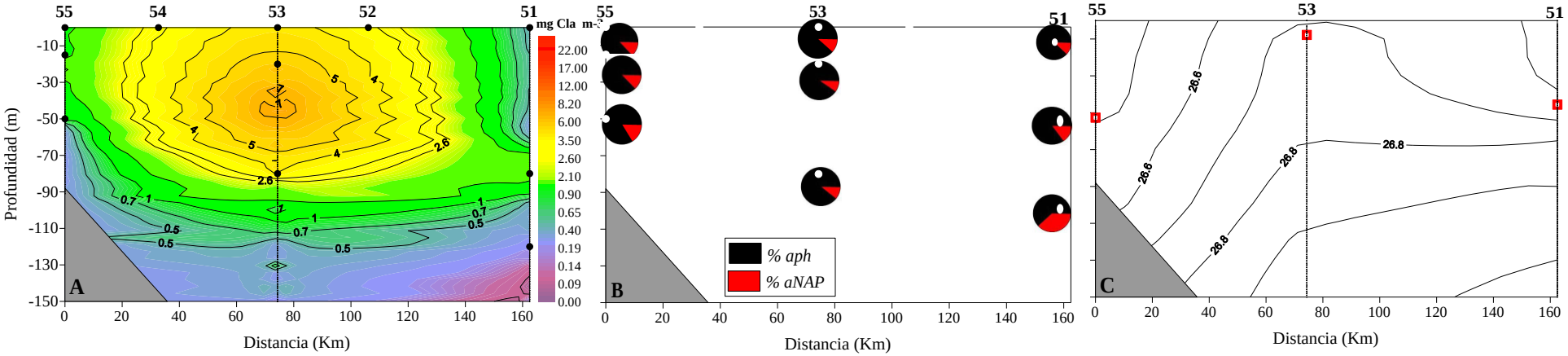


Figura 3.6. Sección_2 correspondiente al periodo de invierno tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado) . Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro.

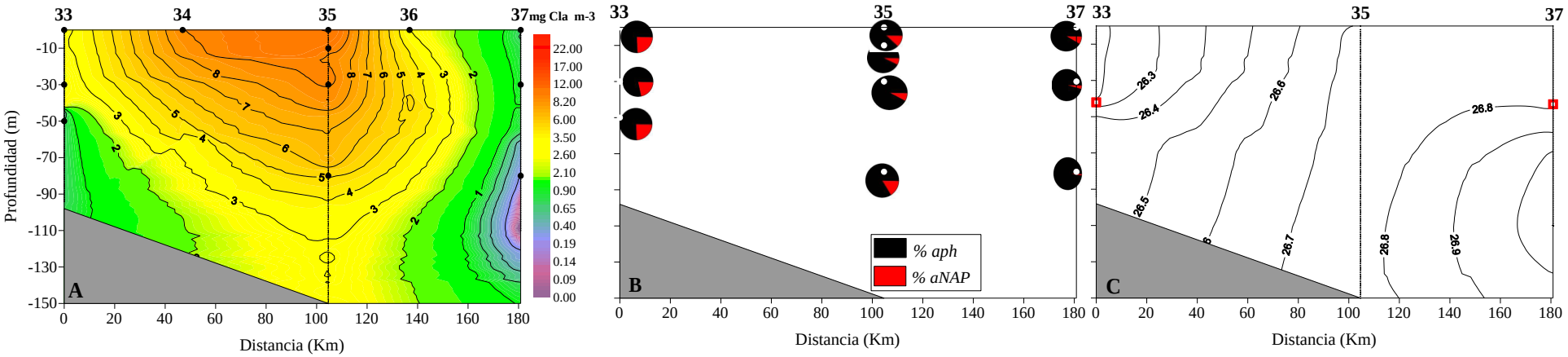


Figura 3.7. Sección_3 correspondiente al periodo de primavera, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro.

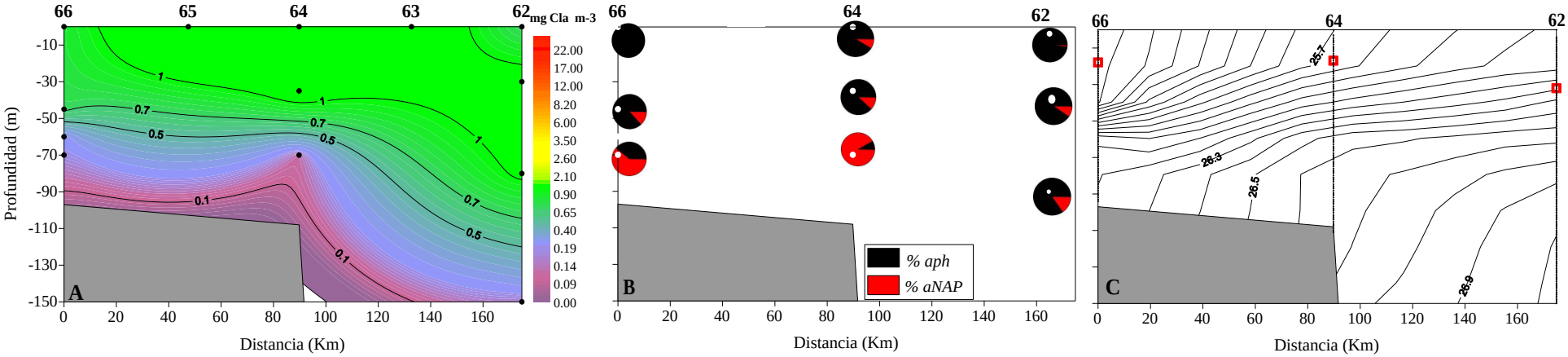


Figura 3.8. Sección_3 correspondiente al periodo de verano tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD.

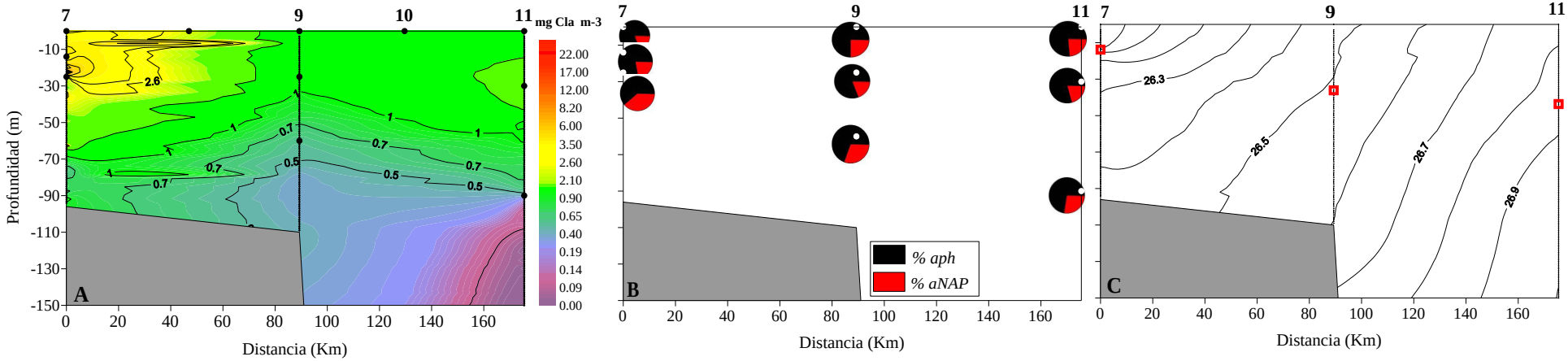


Figura 3.9. Sección_3 correspondiente al periodo de invierno tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro.

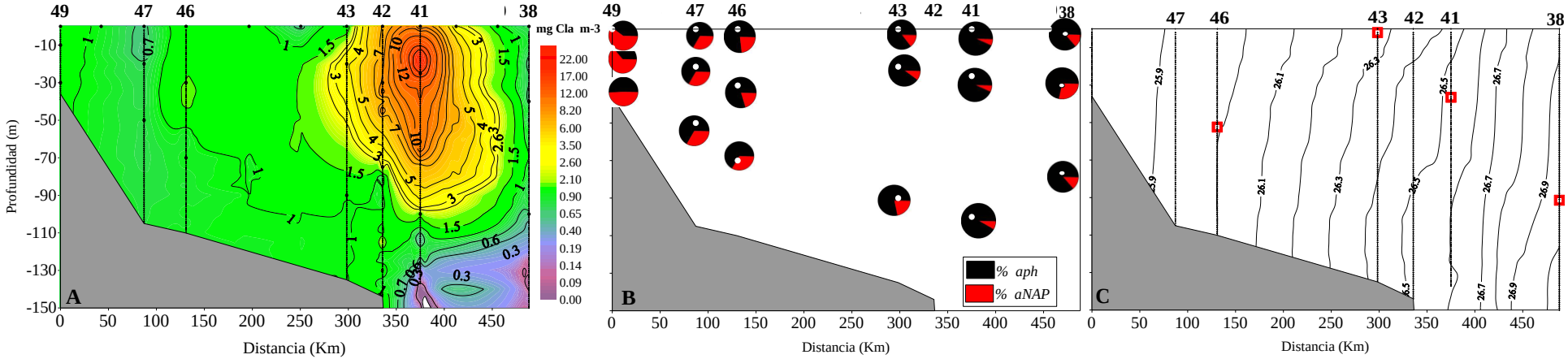


Figura 3.10. Sección_4 correspondiente al periodo de primavera, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro.

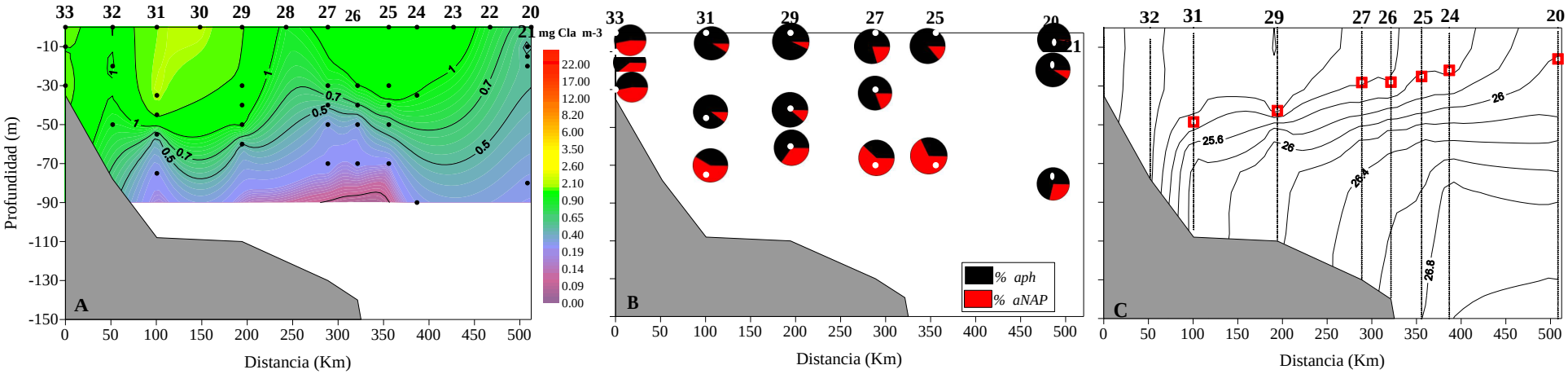


Figura 3.11. Sección_4 correspondiente al periodo de verano tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado. Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD.

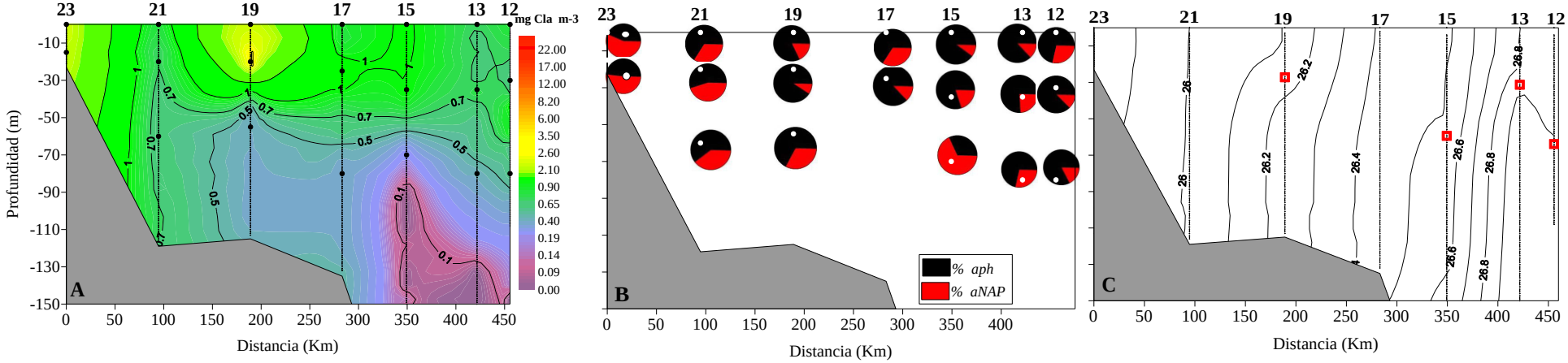


Figura 3.12. Sección_4 correspondiente al periodo de invierno tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro.

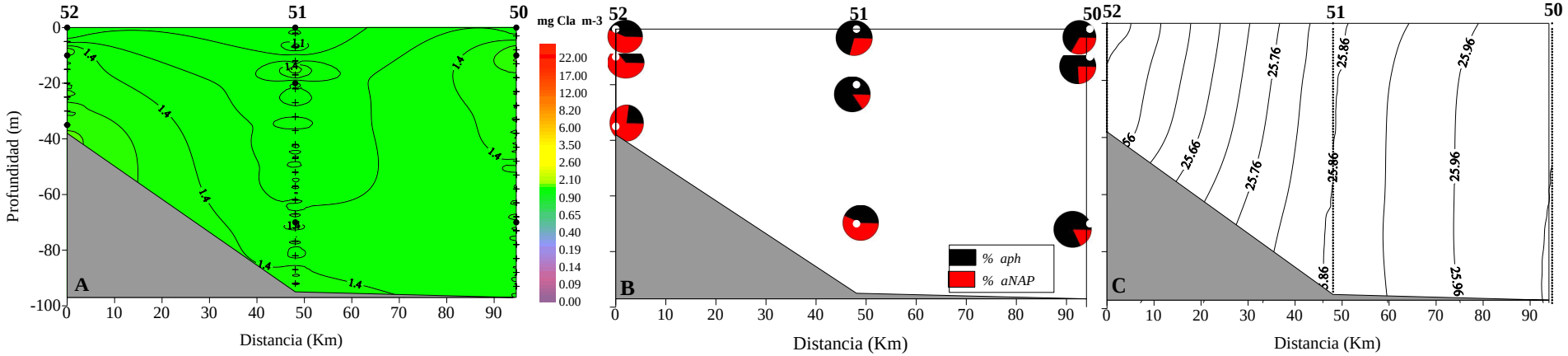


Figura 3.13. Sección_5 correspondiente al periodo de primavera, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro.

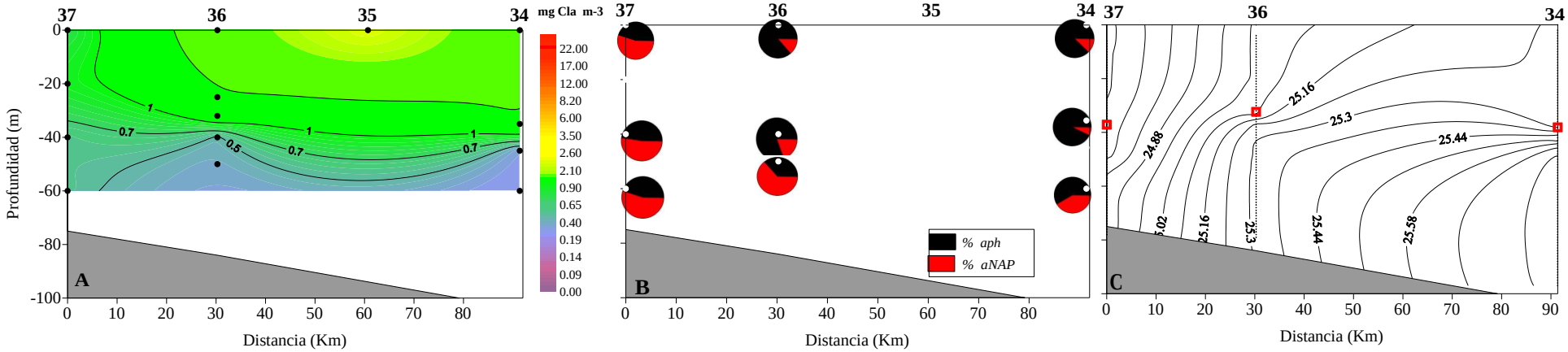


Figura 3.14. Sección_5 correspondiente al periodo de verano tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD.

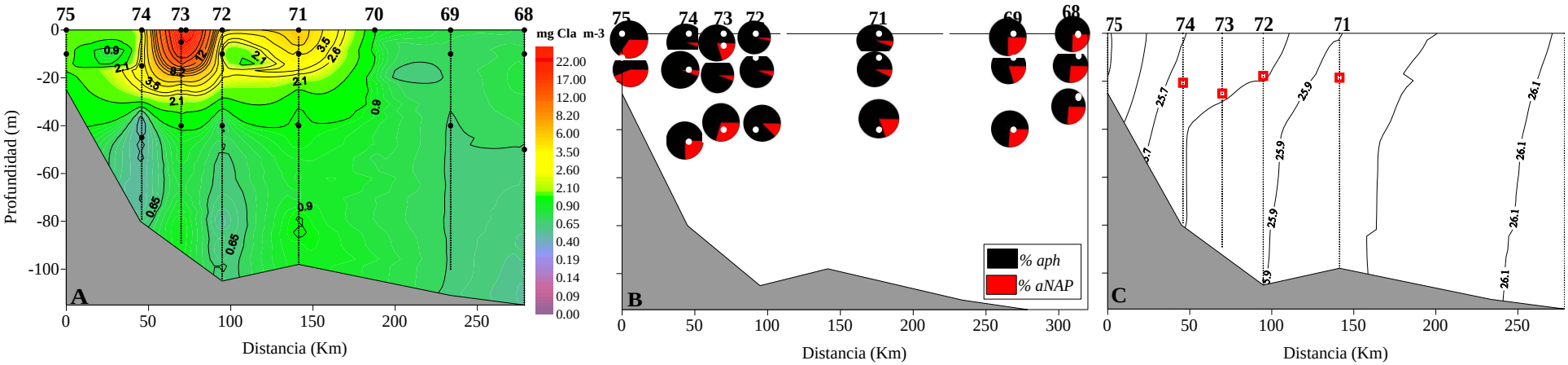


Figura 3.15. Sección_6 correspondiente al periodo de primavera, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro.

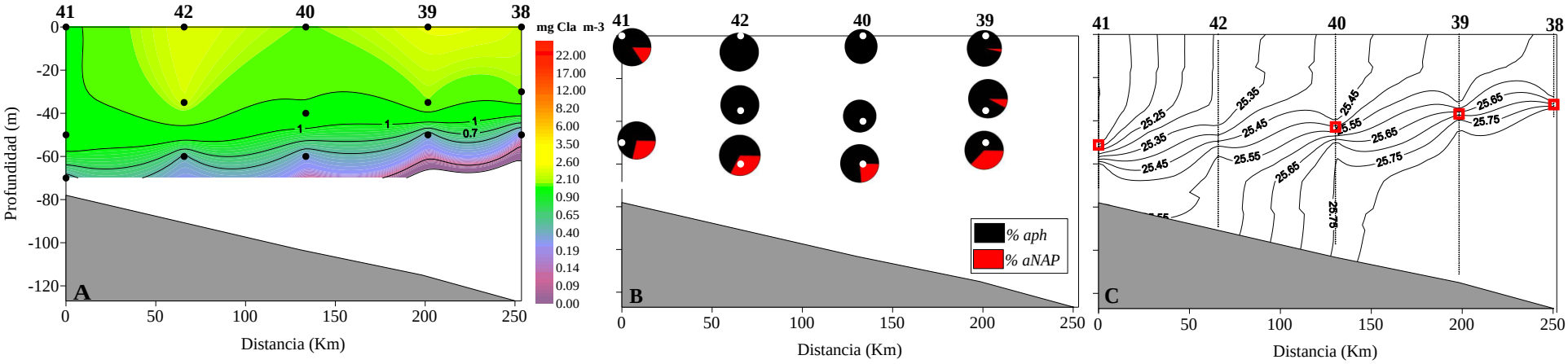


Figura 3.16. Sección_6 correspondiente al periodo de verano tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD.

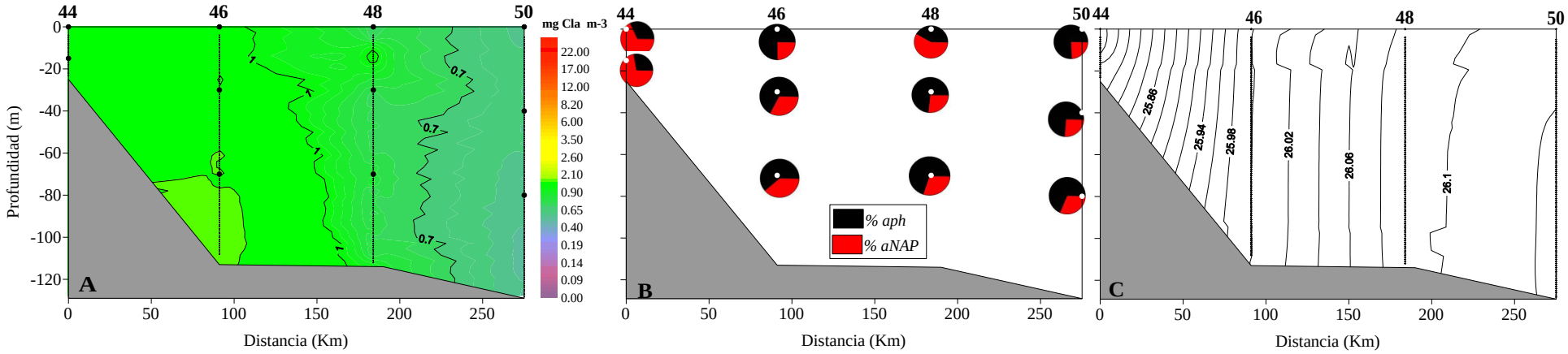


Figura 3.17. Sección_6 correspondiente al periodo de invierno tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y con el fluorómetro.

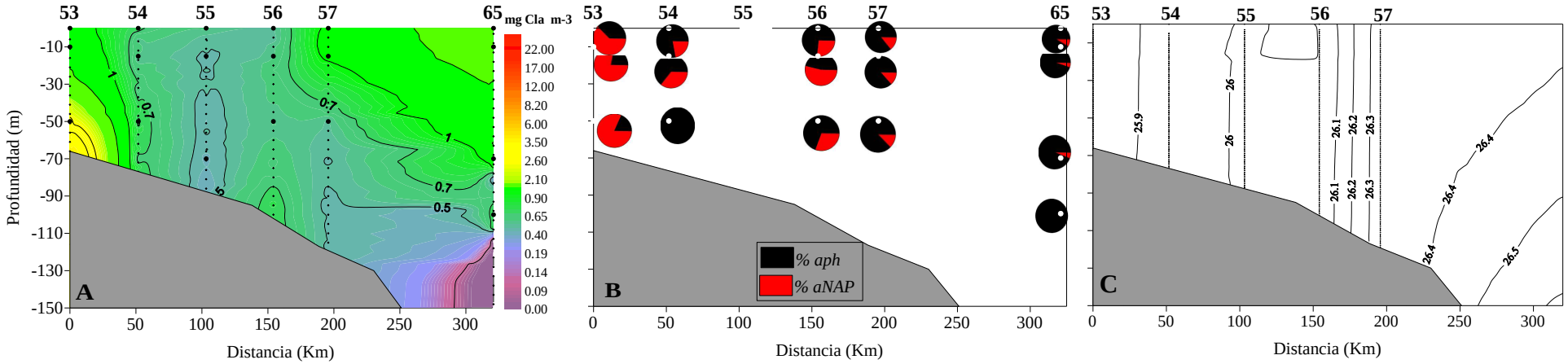


Figura 3.18. Sección_7 correspondiente al periodo de primavera, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro.

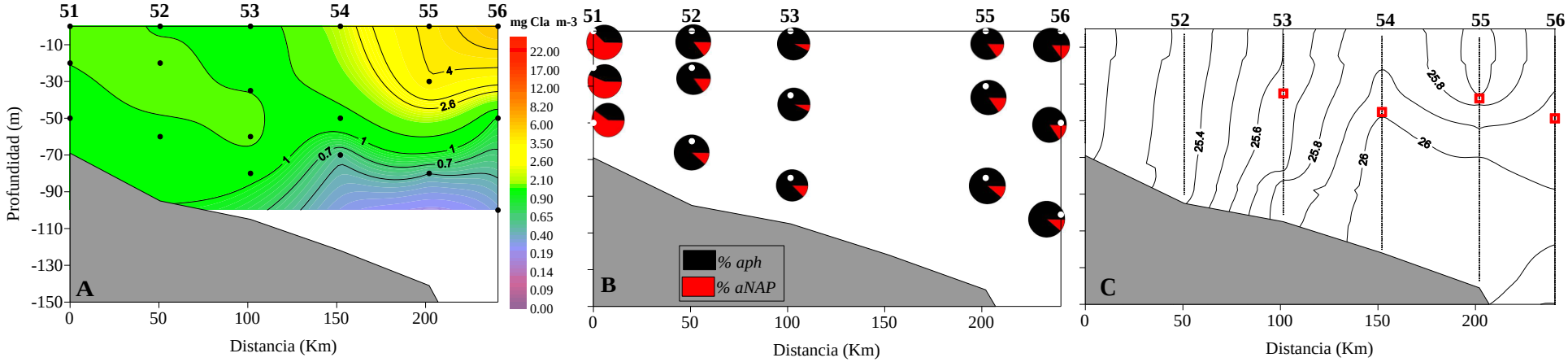


Figura 3.19. Sección_7 correspondiente al periodo de verano tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD.

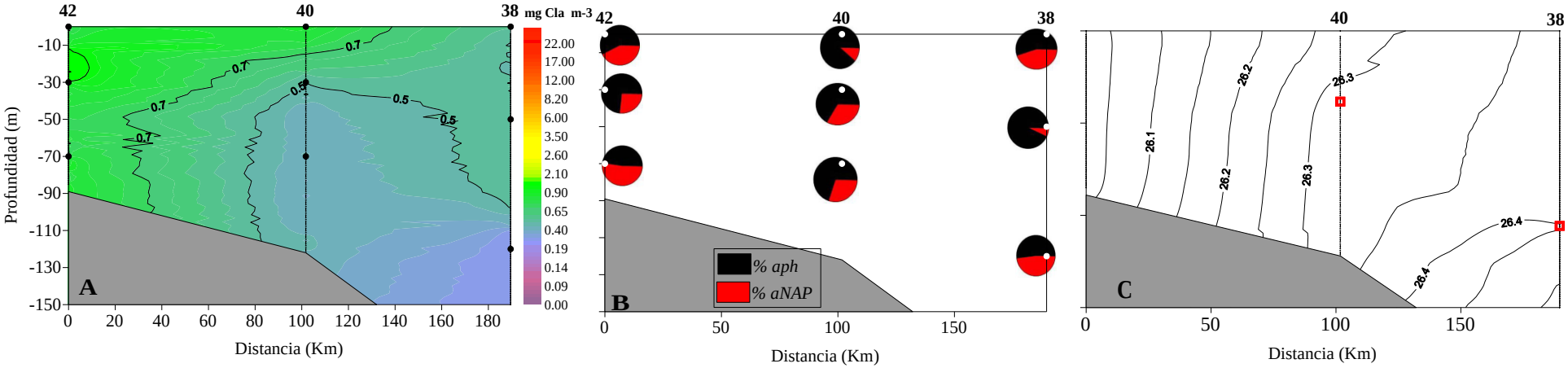


Figura 3.20. Sección_7 correspondiente al periodo de invierno tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro.

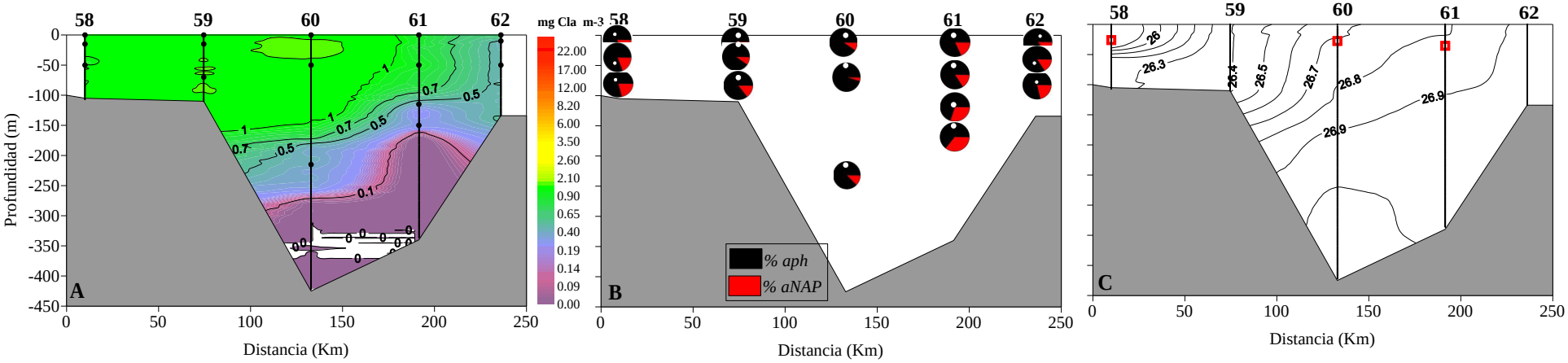


Figura 3.21. Sección_8 correspondiente al periodo de primavera, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro.

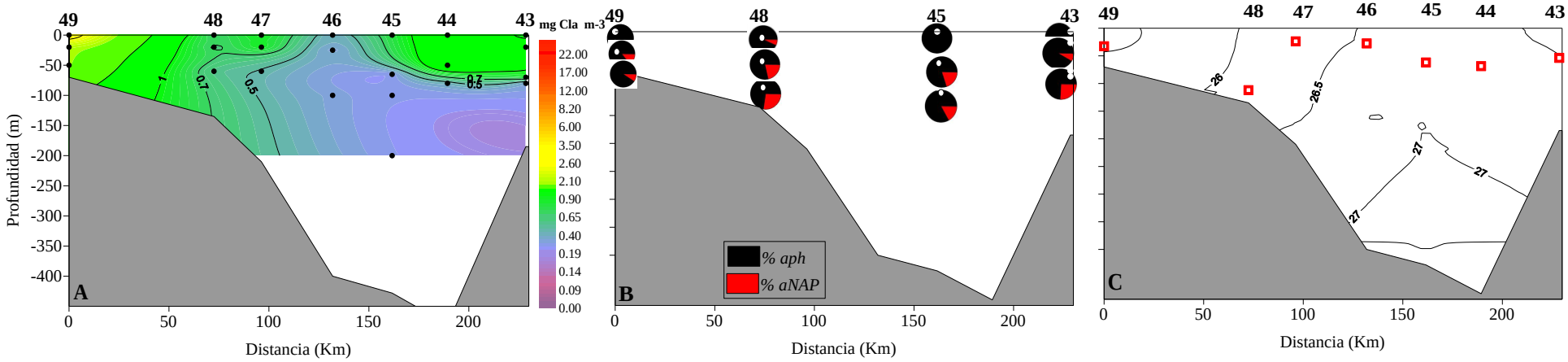


Figura 3.22. Sección_8 correspondiente al periodo de verano tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD.

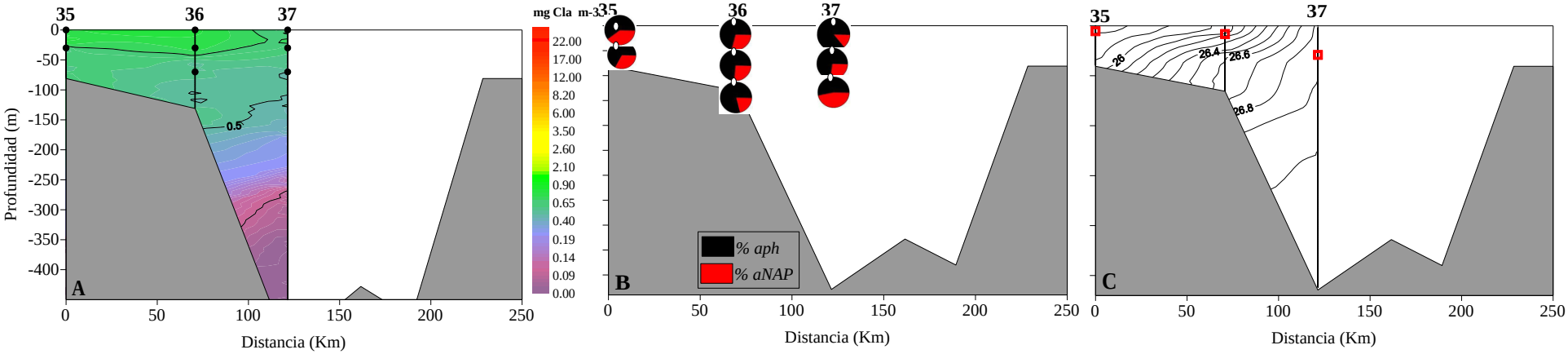


Figura 3.23. Sección_8 correspondiente al periodo de invierno tardío, distribución vertical de: (A) la concentración de *Cla* (mg m^{-3}) (B) el porcentaje de contribución del fitoplancton y del *NAP* al coeficiente de absorción del material particulado total a 440 nm (C) Sigma-T (la *MLD* fue marcada con un cuadrado). Las profundidades discretas muestreadas están marcadas con puntos y las líneas indican los continuos medidos con el CTD y el fluorómetro.

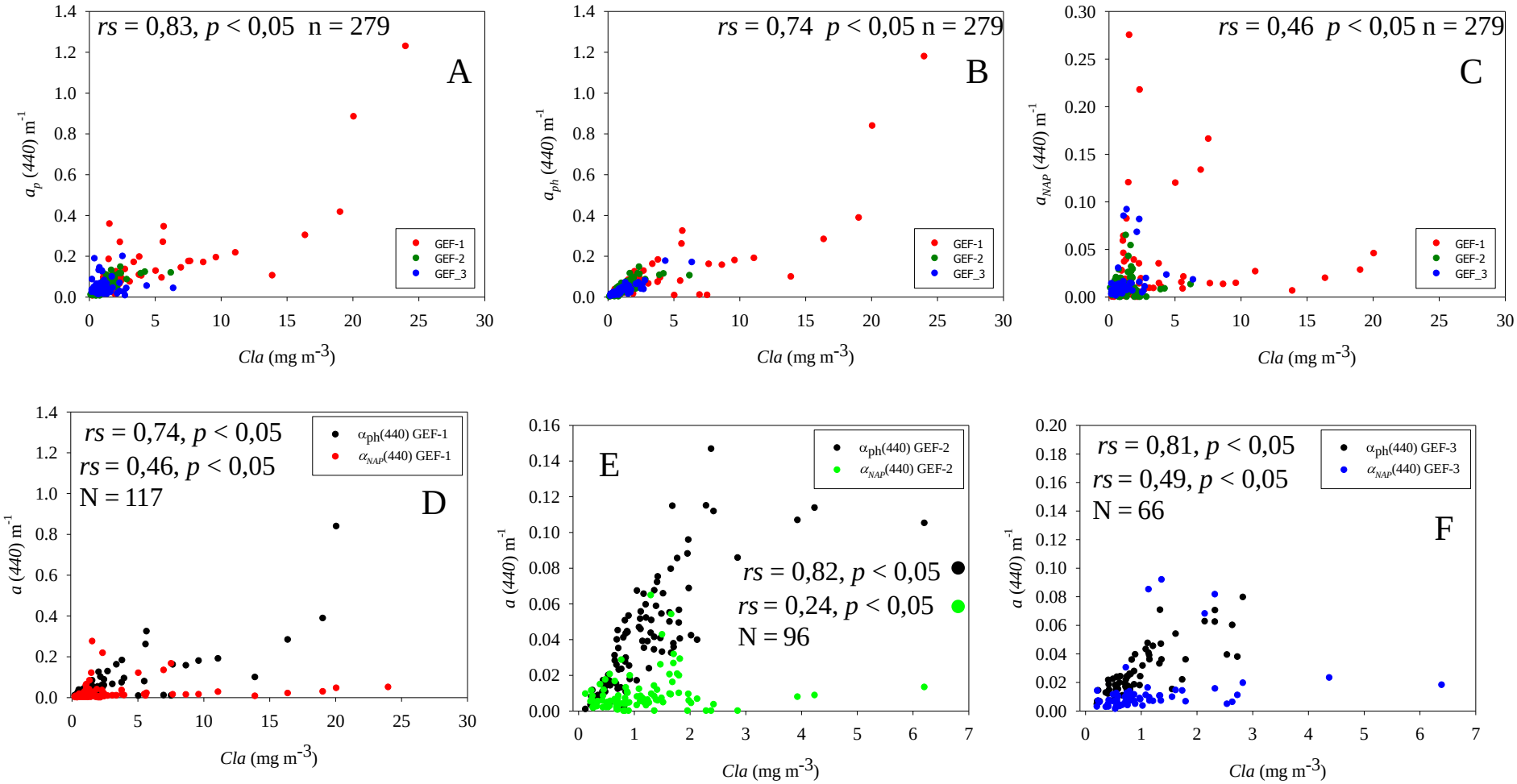


Figura. 3.24. Correlación de Spearman entre los valores de: (A) $a_p(440)$ versus *Cla*; (B) $a_{ph}(440)$ versus *Cla* (C) $a_{NAP}(440)$ en función de *Cla* correspondiente a los datos de las tres campañas juntas (D),(E) & (F) $a_{ph}(440)$ y $a_{NAP}(440)$ en función de *Cla* para cada una de las campañas analizadas (GEF-1, GEF-2 y GEF-3).

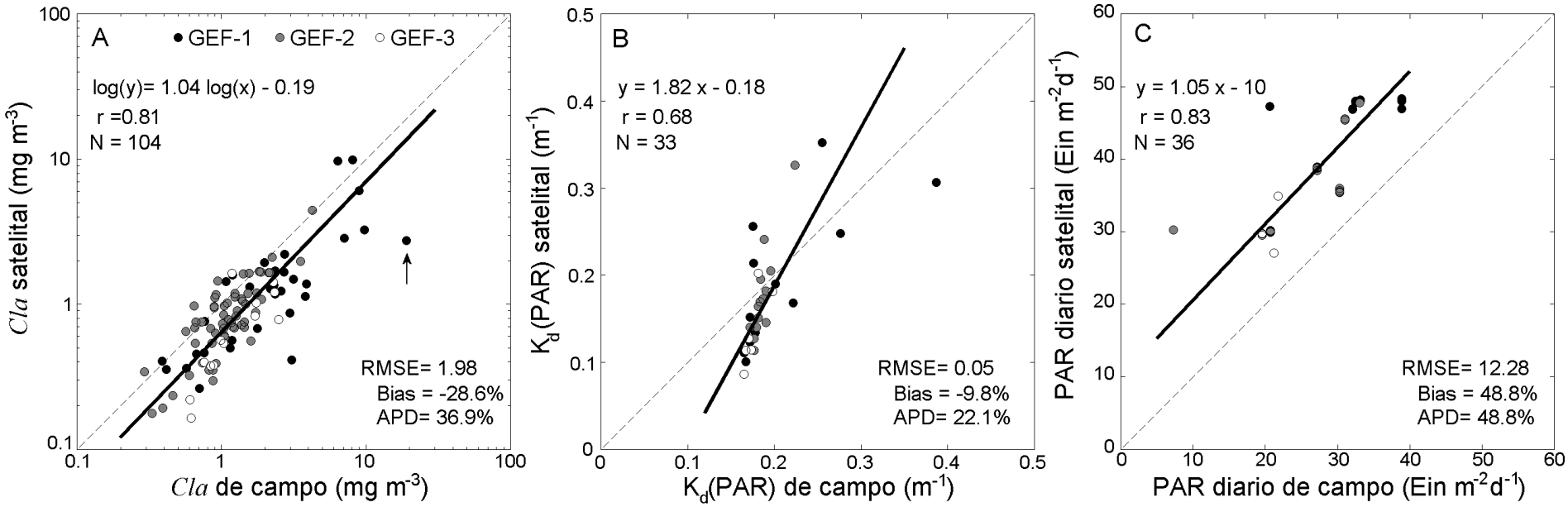


Figura 3.25. Productos derivados de las imágenes MODIS *versus* los valores de campo para: (A) *Cla*, (B) $K_d(PAR)$, y (C) PAR. La flecha indica el valor altamente subestimado por el producto satelital. Las campañas están indicadas con símbolos negros (GEF-1), grises (GEF-2), y blancos (GEF-3). La línea punteada corresponde a la relación 1:1 (Modificada de Dogliotti *et al*., 2014).

CAPÍTULO 4

4. TIPOS DEL FITOPLANCTON Y PRODUCCIÓN PRIMARIA EN EL MAR ARGENTINO

4.1. Introducción

Los modelos biogeoquímicos globales así como los modelos de tramas tróficas requieren información no solo sobre la biomasa del fitoplancton, sino también sobre el rol de los diferentes grupos que lo componen en la naturaleza. Sin embargo, para obtener información sobre la diversidad del fitoplancton usando métodos taxonómicos clásicos se requiere la labor dedicada de un experto durante un día entero o más por cada muestra. Por lo tanto, aún cuando el análisis microscópico continúe siendo la forma más confiable para determinar la composición taxonómica del fitoplancton, diversas técnicas alternativas han sido desarrolladas para clasificar grupos del fitoplancton, comúnmente denominados Tipos Funcionales del Fitoplancton (PFT por su sigla en inglés). Esta clasificación está basada en el hecho que diferentes grupos de fitoplancton tienen diferentes roles ecológicos en la naturaleza, pero no necesariamente tienen el mismo origen filogenético (Nair *et al.*, 2008). Estos PFT pueden distinguirse de acuerdo a diferentes criterios. Le Quéré *et al.* (2005) definieron tipos funcionales del plancton (fito y zoo) de acuerdo a una combinación de diferentes propiedades incluyendo sus roles biogeoquímicos (*e.g.*, fijadores de N_2, calcificadores, productores de DMS, silicificadores), sus requerimientos nutricionales, y el comportamiento de un grupo respecto de otros.

Hay modelos que diferencian tipos del fitoplancton a gran escala (regional y global) a través del uso de información satelital. Algunos de éstos usan algoritmos que permiten diferenciar entre grupos taxonómicos individuales, tales como los cocolitofóridos (Brown & Podestá, 1997), la cianobacteria *Trichodesmium* spp. (Subramaniam *et al.*, 1999) y las diatomeas (Sathyendranath *et al.*, 2004), basados en sus características ópticas únicas. Recientemente, se han desarrollado modelos que intentan describir la distribución de todas las formas del fitoplancton agrupándolas en diferentes PFT tanto a escala regional como global. En estos modelos, el criterio usado para distinguir los tipos del fitoplancton esta usualmente relacionado al tamaño celular (micro, nano y picofitoplancton). El principio se basa en diferenciar, indirectamente, el tamaño celular a través de la composición de pigmentos del fitoplancton (por HPLC) y

asociar estas fracciones de tamaño a alguna característica bio-óptica que pueda ser derivada a partir de estimaciones satelitales, tales como la radianza, el coeficiente de absorción del fitoplancton, y la concentración de la clorofila *a* (Alvain *et al.*, 2005; Uitz *et al.*, 2006; Hirata *et al.*, 2008). Sin embargo, dentro de la misma fracción de tamaño, *e.g.* en el nanoplancton, puede haber fitoplánctereres con una diversidad de funciones biogeoquímicas, tales como productores de DMS y calcificadores (Nair *et al.*, 2008). Algunos estudios de sensoramiento remoto (*e.g.* Raitsos *et al.*, 2008) han intentado distinguir diferentes grupos funcionales dentro de la misma clase de tamaño (por ejemplo, algunas diatomeas y dinoflagelados que pertenecen a la clase de tamaño del microfitoplancton). Algunos de estos modelos han mostrado un buen acuerdo entre estimaciones de campo y satelitales para algunas regiones como el ecosistema del Sur de Benguela (Aiken *et al.*, 2007). Sin embargo, hay muchas regiones del océano mundial para las cuales no hay datos de campo para validarlos, incluyendo el Mar Argentino. La importancia de contar con más observaciones *in situ* para poder avanzar en este tema ha sido remarcado por numerosos autores (*e.g.* Brewin *et al.*, 2011).

Las propiedades fotosintéticas y bio-ópticas cambian de acuerdo a la composición, abundancia y estructura de tamaño de las comunidades fitoplanctónicas, así como también con las condiciones ambientales (*e.g.* luz, temperatura, disponibilidad de nutrientes). Por ejemplo, los parámetros fotosintéticos α^B (la eficiencia fotosintética a baja luz, normalizada por la biomasa) y P_m^B (la producción máxima a saturación de luz, normalizada por biomasa) usualmente muestran variaciones espaciales y estacionales en sus valores (Platt *et al.*, 1992). También se ha encontrado que un aumento en el tamaño celular en las diatomeas se relaciona con una disminución en el valor de P_m^B (Geider *et al.*, 1986; Bouman *et al.*, 2005). Numerosos estudios han encontrado que las células pequeñas (picofitoplancton) tienen valores más altos de los parámetros fotosintéticos que las células grandes (Platt *et al.*, 1983; Geider *et al.*, 1986). La forma de los espectros de absorción del fitoplancton se ve influenciada por las variaciones en el tamaño celular y en la composición pigmentaria de las diferentes especies, así como por su estado fotofisiológico. Es conocido que el coeficiente específico de absorción del fitoplancton (absorción por unidad de clorofila *a*), $a_{Ph}^B(\lambda)$, disminuye con el aumento del tamaño celular y la concentración intracelular de pigmentos (Sathyendranath *et al.*, 1987). Los cocientes de absorción a diferentes longitudes de onda, especialmente $a_{ph}(440)/a_{ph}(676)$, $a_{ph}(490)/a_{ph}(555)$ y $a_{ph}(443)/a_{ph}(555)$ han sido usados como

una indicación del grupo de fitoplancton dominante (Stuart *et al.*, 2000). El cociente Cla/Fl ha sido también relacionado a la composición y estado fisiológico del fitoplancton (Kiefer, 1973).

La influencia de las condiciones ambientales sobre los parámetros fotosintéticos ha sido extensamente documentada; particularmente la del campo de luz (Falkowski, 1980), la de la temperatura en el caso de P_m^B (Bouman *et al.*, 2005), así como también la de la concentración de nitratos sobre α^B (Platt *et al.*, 1992).

El Atlántico Sudoccidental, y el Mar Argentino en particular, están entre las áreas del mundo con mayor concentración de clorofila *a*, *Cla*, de acuerdo a las imágenes satelitales de color del océano (*e.g.* Gregg *et al.*, 2005; Rivas *et al.*, 2006). Estudios de campo recientes han mostrado amplios rangos de producción primaria durante la primavera (Schloss *et al.*, 2007; Garcia *et al.*, 2008; Lutz *et al.*, 2010). En esta zona el fitoplancton muestra un alto grado de heterogeneidad en su distribución, no solo en términos de biomasa sino también en la estructura de su comunidad (*e.g.* Negri *et al.*, 1992). Los máximos de *Cla* han sido asociados con diferentes grupos taxonómicos: diatomeas y dinoflagelados en el norte (al norte de 41º S; Carreto *et al.*, 1981); florecimientos de diatomeas en el talud Argentino (Lutz & Carreto, 1991; Garcia *et al.*, 2008) incluyendo uno de *Thalassiosira* cf. *oceanica* (Sabatini *et al.*, 2012); el dinoflagelado *Prorocentrum minimum* en Bahía Grande ~51º S (Gómez *et al.*, 2011, Sabatini *et al.*, 2012); y *Synechococcus* sp. (picofitoplancton) durante los meses de verano en la estación costera de serie de tiempo EPEA (38º28’ S 57º41’ W; Silva *et al.*, 2009).

Algunos estudios que describen la distribución de PFT han comenzado a desarrollarse en el Mar Argentino. Moreno *et al.* (2012) describieron los PFT en 27 estaciones en esta área durante el fin del verano/comienzos del otoño, usando información de la composición pigmentaria para inferir tamaño celular. Estos autores encontraron que las diatomeas dominaron el microfitoplancton en el sur del talud Argentino, los dinoflagelados se encontraron frente a la Península de Valdés, el nanofitoplancton fue abundante en la plataforma media y cerca de Mar del Plata, y el picofitoplancton fue encontrado en áreas frontales en el sur. Omachi *et al.* (2010) usando un modelo satelital mostraron una amplia heterogeneidad espacial en la distribución de PFT prescriptos de acuerdo al tamaño celular (micro, nano y picofitoplancton) en diferentes zonas del Mar Argentino desde la costa (hasta los 50 m

de profundidad), plataforma media (hasta los 200 m) y el talud (después de los 200 m). La mayoría de estos estudios usaron la denominación PFT para tipos del fitoplancton que en realidad no representan una función dada, de acuerdo a la definición de Le Quéré *et al.* (2005), sino que se basan sobre el criterio de clasificación por tamaño celular.

En este estudio, se consideraron los siguientes aspectos a fin distinguir los tipos del fitoplancton: a) que existe un interés en estudiar la distribución de los tipos de fitoplancton usando información bio-óptica obtenida por sensoramiento remoto; b) que los modelos satelitales de producción primaria requieren la asignación de parámetros fotosintéticos (los cuales sólo pueden ser estimados por trabajos de campo); y c) que es esperable una relación entre las características bio-ópticas y fotosintéticas. Así, el principal objetivo fue distinguir Tipos Fotosintéticos y Bio-ópticos del Fitoplancton (PBPT) usando mediciones bio-ópticas y fotosintéticas de campo en el Mar Argentino. Se examinaron los principales grupos taxonómicos y el porcentaje de clorofila *a* <5 µm dentro de cada PBPT para investigar el tamaño celular predominante. Finalmente se exploró la relación entre la distribución de estos PBPT y la producción primaria y las condiciones ambientales.

4.2. Métodos

Muestras de agua de mar colectadas en superficie y a dos profundidades seleccionadas fueron utilizadas para la determinación de las siguientes variables: 1) Concentración de *Cla*, 2) Coeficientes de absorción del material particulado total, 3) Producción primaria de campo, 4) Identificación y cuantificación del fitoplancton y 5) Otras mediciones ambientales. En el Capítulo 2 se detallaron los métodos.

4.2.1. Distinción y caracterización de los PBPT

Un total de 70 estaciones con un set de datos bio-ópticos y fotosintéticos completo (Figura 4.1) de las tres campañas (22 de la GEF-1, 25 de la GEF-2 y 23 de la GEF-3) fueron usadas para distinguir los Tipos Fotosintéticos y Bio-ópticos del Fitoplancton (PBPT) y caracterizar los PBPT. Los detalles están explicados en el Capitulo 2, Sección 2.9: *Análisis de datos*.

4.2.2. Relación entre los PBPT y las Condiciones Ambientales

Se usaron algunas propiedades físicas y biológicas (Tabla 4.3) para caracterizar los PBPT de acuerdo a las condiciones ambientales. Los detalles están explicados en el Capitulo 2, Sección 2.9: *Análisis de datos*.

4.2.3. Estimación Satelital de Clases de Tamaño del Fitoplancton

Se aplicó el modelo para determinar clases de tamaño del fitoplancton a partir de estimaciones satelitales de color del océano desarrollado por Hirata *et al.* (2008). Los detalles se encuentran en el Capitulo 2: Sección Análisis de los datos.

4.3. Resultados

4.3.1. Distribución de la Clorofila *a* y la Producción Primaria

Las concentraciones de clorofila *a* mostraron un alto grado de variación en los tres períodos analizados (Fig. 4.2), registrándose los valores máximos en primavera (24,01 mg m^{-3} en la estación 73 GEF-1, en Bahía Grande, sin datos de PP) y los mínimos hacia fines del invierno (0,42 mg m^{-3} en la estación 51, GEF-3). Marcados florecimientos de fitoplancton fueron observados en la primavera, mientras que a fines de verano estos fueron de menor intensidad (Fig. 4.2 A). A fines del invierno, los valores de *Cla* fueron bajos en el sur y altos en el norte indicando el comienzo de la primavera (GEF-3, Fig. 4.2 A). La concentración de clorofila *a* en la fracción <5 μm mostró una amplia distribución (de acuerdo al $\%Chla_{<5\ \mu m}$), con algunas áreas que denotaban la predominancia de células grandes en las campañas GEF-1 y GEF-2. Hacia fines del invierno (GEF-3) el $\%Chla_{<5\ \mu m}$ fue mayor al 60% en la región sur de 47º S, mientras que en el norte la *Cla* total estuvo dominada por la fracción > 5 μm (Fig. 4.2 B). Los valores aproximados de producción integrada, $P_{Z,T}$, fueron también altamente variables en las tres campañas (Tabla 4.2 & Fig. 4.2 C), hallándose los valores más altos en la primavera ($P_{Z,T}$ = 5.477 mg C m^{-2} d^{-1} y *Cla* = 19,05 mg m^{-3} en la estación 7, GEF-1) y los más bajos a fines del verano ($P_{Z,T}$ = 52 mg C m^{-2} d^{-1} y *Cla* = 0,81 mg m^{-3} en la

estación 45, GEF-2). Aunque hubo una correlación de Sperman, r_s, positiva entre $P_{Z,T}$ y *Cla* (r_s = 0,59, p < 0,05) mostrando algunas estaciones altos valores de producción y de *Cla* (*e.g.* estación 7, GEF-1), hubo una marcada dispersión de los datos alrededor de la línea de correlación (Fig. 4.3), *e.g.* estaciones 50 y 52 de la GEF-1 que mostraron valores de $P_{Z,T}$ (2.340 mg C m^{-2} d^{-1} y 1.642 mg C m^{-2} d^{-1} respectivamente) mientras que sus valores de *Cla* fueron relativamente bajos (1,27 mg m^{-3} y 1,12 mg m^{-3}, respectivamente). Más aún, para estas estaciones los valores de *Cla* fueron relativamente similares mientras que los de $P_{Z,T}$ difirieron en más del 50%.

4.3.2. Variaciones en las Propiedades Bio-ópticas y Fotosintéticas en la Superficie

Altas variaciones en todas las propiedades fueron observadas durante las tres campañas (Tabla 4.2), *e.g.* P_m^B varió entre 0,68 y 10,05 mg C (mg *Cla*)$^{-1}$$h^{-1}$, y $a_{ph}^B(440)$ entre 0,015 y 0,067 m^2 (mg *Cla*)$^{-1}$. Correlaciones significativas fueron encontradas entre $a_{ph}(440)/a_{ph}(676)$ y *Cla* (r_s= -0,37, p < 0,05; Fig. 4.4 A), entre $a_{ph}^B(440)$ y $Cla_{<5\ \mu m}$, (r_s= 0,29, p < 0,05; Fig. 4.4 B) y entre $a_{ph}^B(676)$ y $Cla_{<5\ \mu m}$ (r_s= 0,52, p < 0,05; Fig. 4.4 C); notar que $Cla_{<5\ \mu m}$ alcanzó valores por encima de 2 mg m^{-3} (Fig. 4.4 B & C). Sin embargo, no se encontraron correlaciones significativas entre los parámetros fotosintéticos (α^B and P_m^B) y la *Cla* total o $Cla_{<5\ \mu m}$.

4.3.3. Tipos Fotosintéticos y Bio-ópticos del Fitoplancton (PBPT)

i. Distinción y Distribución de los PBPT

Un total de 11 PBPT fueron distinguidos a partir del análisis de clúster basado en las propiedades fotosintéticas y bio-ópticas de los tres períodos estudiados (Fig. 4.5). La campaña de primavera (GEF-1) mostró una alta diversidad de PBPT, con un total de nueve PBPT de los cuales cuatro fueron exclusivos de este período. Estos últimos fueron: PBPT2 (caracterizado por diatomeas y dinoflagelados y localizado mayormente en la zona del talud), PBPT5 (caracterizado por un fitoplancton mixto y localizado en plataforma media y externa y en el talud), PBPT6 (caracterizado por ultra-diatomeas y clorofilas y localizado en plataforma media) y PBPT7 (caracterizado por el

florecimiento de *Thalassiosira* cf. *oceánica* y localizado en el talud), (Tabla 4.4 & Fig. 4.6).

ii. Caracterización de los PBPT

Grandes variaciones en los parámetros fotosintéticos promedio, la concentración de clorofila *a* y la producción primaria fueron encontrados dentro de la mayoría de los PBPT formados por dos o más estaciones (Tabla 4.4). El PCA de las propiedades bio-ópticas y fotosintéticas mostró que cuatro componentes principales (PCs) explicaron 85% de la varianza total (Tabla 4.5). El PC1 estuvo principalmente influenciado por los coeficientes específicos de absorción, mientras que el PC2 estuvo mayormente relacionado a las propiedades fotosintéticas (α^B , P_m^B y ϕ_{max}) (Tabla 4.5 & Fig. 4.7 A). Finalmente, los PC3 y PC4 estuvieron asociados con los cocientes de la absorción a distintos pares de longitudes de onda y la *Cla* respectivamente (Tabla 4.5 & Fig. 4.7 C). La proyección de las diferentes estaciones de los diferentes PBPT en el plano de los PCs (Fig. 4.7 B & D) ofrece una visualización de la asociación de los PBPT con los diferentes componentes. Por ejemplo, PBPT3 (triángulos vacíos) y PBPT4 (cuadrados negros) están separados del resto de los PBPT debido a los altos valores en los coeficientes de absorción específicos (PC1) en las respectivas estaciones, en contraste con PBPT8 (círculos negros) que tuvo bajos valores (Fig. 4.7 B). Respecto al PC2, PBPT5 (triángulos negros) mostró los valores más altos de los parámetros fotosintéticos y bajos de *Cla/Fl* (Fig. 4.7 B); mientras que PBPT11 (rombos grises vacíos) mostró valores extremos en el PC2, con los más bajos parámetros fotosintéticos. Algunos PBPT, tales como PBPT2 (cruces) y PBPT6 (asteriscos) se diferenciaron del resto por su asociación con el PC3 (Fig. 4.7 D), mostrando altos valores en los cocientes de absorción a distintas longitudes de onda. Las formas de los espectros de los coeficientes específicos de absorción en las diferentes estaciones dentro de un determinado PBPT fueron usualmente similares, pero algunos PBPT tuvieron fuertes diferencias en la región del azul, tales como en los PBPT5 y PBPT10 (Fig. 4.8).

La información disponible sobre la composición taxonómica dentro de los PBPT mostró una alta heterogeneidad (Tabla 4.6). Por ejemplo: PBPT1 y PBPT6 con un $\%Cla_{<5\ \mu m}$ por encima del 74% contenían ambos altas concentraciones de diatomeas de la fracción ultra (< 5 μm), mientras que PBPT1 también tenia *Emiliania huxleyi* y

PBPT6 tenia células cocales (Tabla 4.6). PBPT7 estaba compuesto por un florecimiento de la diatomea *Thalassiosira* cf *oceánica* (fracción nano) y PBPT4, con valores de $\%Cla_{<5\ \mu m}$ en el rango de 16 a 100%, estuvo formado por siete estaciones con diferente composición fitoplanctónica: la estación 71 (GEF-1) caracterizada por un florecimiento de *Prorocentrum minimum* (fracción nano) y las estaciones 10, 34, 43, 62, 64 y 66 (GEF-2) dominadas principalmente por clorofitas de la fracción ultra (Tabla 4.6).

Una alta variabilidad fue observada en los valores de producción primaria instantánea (p_0) dentro de los PBPT. Por lo tanto, no se halló una correlación significativa entre los promedios de p_0 y *Cla* de los PBPT. Los máximos valores de p_0 y *Cla* fueron observados en PBPT7 (florecimiento de primavera de *Thalassiosira* cf *oceánica* en el talud), el valor mínimo de p_0 fue hallado en PBPT11 (dominado por nano y ultrafitoplancton, en verano en el talud) con *Cla*= 1,06 mg m^{-3}, mientras que el valor mínimo de *Cla* estuvo en PBPT1 (primavera e invierno en el talud) con p_0=1,16 mg C m^{-3} h^{-1} (Tabla 4.4).

Las condiciones ambientales tuvieron una gran variabilidad para los períodos estudiados (Tabla 4.3). El PCA mostró que los primeros cuatro componentes (PCs) representaron ~ 75% de toda la varianza (Tabla 4.7). El PC1 estuvo principalmente asociado con las variables bio-ópticas ($Z_{eu,}$ $K_d(PAR)$ y $a_d(440)$), mientras que el PC2 estuvo principalmente asociado con las variables físicas (*Sal*, *Z*, *SST*, y E_n). Los PC3 y PC4 explicaron sólo aproximadamente el 12% de la varianza (Tabla 4.7). La proyección de las diferentes estaciones en relación a los PCs mostró que algunos PBPT tales como PBPT3 (triángulos vacíos) y PBPT7 (círculos vacíos) estuvieron caracterizados por valores altos de $K_d(PAR)$ y $a_d(440)$ y valores bajos de Z_{eu} (PC1), (Fig. 4.9 B & D). El resto de los PBPT no mostró ninguna asociación clara a un PC dado.

iii. Distribución de las clases de tamaño del fitoplancton (satelital) y los PBPT (campo)

La distribución de los tipos de fitoplancton modelados de acuerdo a su tamaño (Hirata *et al.*, 2008) siguió la distribución de *Cla* observada en las imágenes promedio para las campañas (datos no mostrados). Superponiendo los PBPT distinguidos aquí sobre esta clasificación satelital se puede ver que para una determinada clase de tamaño del fitoplancton hay más de un PBPT, y no siempre de la clase de tamaño supuesto; *e.g.* en la "clase micro" durante la primavera hay tres PBPT (2, 7 y 8) los cuales tienen una composición taxonómica que incluye también clases de tamaño del nano. Por otro lado,

el PBPT3 fue hallado prevalentemente en la "clase nano", pero también en un área marcada como "micro" y en otra marcada como "pico" (Fig. 4.10). Aunque debemos recordar que los datos taxonómicos de campo no incluyeron información sobre cianobacterias.

4.4. Discusión

4.4.1 Condiciones Oceanográficas en el Área de Estudio

La gran área de la plataforma argentina estudiada aquí –abarcando: 18º de latitud (desde aguas templadas a subantárticas), ~ 1000 m de diferencia en profundidad total (desde la costa hasta el talud), durante tres estaciones del año (primavera, verano e invierno)– mostró un ambiente altamente heterogéneo. Desde el punto de vista biológico, los amplios rangos en *Cla* de estas aguas fueron causados por la ocurrencia de una gran variedad de taxa del fitoplancton. Entre los factores físicos y biológicos examinados en este estudio, los más variables fueron las propiedades bio-ópticas (*i.e.*, profundidad de la capa eufótica, coeficiente de atenuación, y absorción del detrito), mientras que las principales mediciones hidrográficas (*e.g.* SST y salinidad) fueron más constantes (Tabla 4.7). La rica diversidad en las comunidades del fitoplancton encontrada en el Mar Argentino podría atribuirse a esta heterogeneidad ambiental (Tabla 4.3).

4.4.2. Concentración de la Clorofila a y Producción Primaria

La variabilidad en las propiedades fotosintéticas y bio-ópticas del fitoplancton resultó en grandes variaciones en la producción primaria instantánea e integrada (Tabla 4.2). Los valores de $P_{Z,T}$ reportados aquí, teniendo en cuenta las limitaciones de la extrapolación de los parámetros superficiales, proveen una aproximación de la producción integrada en diferentes áreas del Mar Argentino. La correlación significativa positiva hallada entre *Cla* y p_0 de superficie para todas las estaciones de las tres campañas (r_s = 0,61, $p < 0,05$) es coincidente con la reportada sólo para primavera (Lutz *et al.* 2010). Hubo también correlaciones significativas entre *Cla* y $P_{Z,T}$ (r_s = 0,59, $p <$ 0,05). Sin embargo, si uno considera una relación linear entre *Cla* de superficie y $P_{Z,T}$ la

dispersión de los datos es alta; en algunos casos la producción es mucho menor (*e.g.* en la estación 35 de la GEF-1, en la estación 55 de la GEF-2 y en las estaciones 7 y 53 de la GEF-3) y en otros casos mucho mayor (*e.g.* en las estaciones: 8, 49, 71, 50 y 52 de la GEF-1) que los predichos por *Cla* (Fig. 4.3).

4.4.3. Tipos del Fitoplancton

La combinación de los diversos taxa encontrados y su flexibilidad fisiológica, de acuerdo al análisis de clúster, resultó en 11 PBPT los cuales estuvieron asociados a diferentes propiedades fotosintéticas y bio-ópticas (PCA, Fig. 4.7). Este número de PBPT es mayor al usualmente modelado por sensoramiento remoto de acuerdo al tamaño celular (micro, nano y picofitoplancton). Sin embargo, este agrupamiento de las poblaciones de fitoplancton en 11 PBPT representa una importante simplificación con respecto al gran número de especies de fitoplancton presentes en la región; más de 330 especies han sido descriptas sólo para dinoflagelados (Balech, 1988).

Numerosos estudios han encontrado una relación entre las propiedades bio-ópticas y fotosintéticas del fitoplancton y su tamaño celular: *e.g.* Hoepffner & Sathyendranath (1992) mostraron que altos valores de ($a_{ph}^{B}(\lambda)$) correspondieron a células pequeñas y Bouman *et al.* (2005) mostraron que bajos valores de P_m^B correspondieron al microfitoplancton. Algunos casos claros de estas relaciones fueron halladas aquí, *e.g.* PBPT1 formado principalmente por células pequeñas mostró altos coeficientes específicos de absorción. Con respecto a los cocientes entre valores de absorción a diferentes pares de longitudes de onda ($a_{ph}(440)/a_{ph}(676)$ y $a_{ph}(490)/a_{ph}(555)$) PBPT3 (que contenía Prymnesiophyceae) tuvo valores cercanos a aquellos descriptos para Prymnesiophyceae, y PBPT7 (compuesto por un florecimiento de diatomeas) tuvo valores de estos cocientes cercanos a aquellos reportados para las diatomeas por Stuart *et al.* (2000). Sin embargo, en otros casos, las variaciones en las propiedades bio-ópticas y fotosintéticas no siempre siguieron las tendencias esperadas de acuerdo al tamaño celular. Por ejemplo, PBPT5 con $\%Chla_{<5\ \mu m}$ entre 41-94% estuvo formado por una mezcla de grupos taxonómicos, algunos del ultrafitoplancton pero también otros del microfitoplancton, y estuvo caracterizado por altos valores de α^B y $a_{ph}^{B}(440)$ en comparación con otros PBPT (Tablas 3.4 & 3.7). Este rango de

variabilidad en parámetros bio-ópticos y fotosintéticos ha sido observado en otras regiones del océano. Claustre *et al.* (2005) encontraron en el Atlántico Norte (Península Ibérica y archipiélago de Azores) que células grandes tenían tasas fotosintéticas por unidad de carbono más altas que las esperadas; Cermeño *et al.* (2005) en las Rías de Vigo encontraron que células grandes fueron más eficientes en almacenar carbono que los grupos pequeños; y Uitz *et al.* (2008) encontraron que en el Atlántico Norte Tropical y en el Pacífico Sub-Ecuatorial que el microfitoplancton mostró valores de P_m^B más altos que las células pequeñas.

La alta variación en los parámetros fotosintéticos dentro de los PBPT indica que, al menos en este conjunto de datos, la relación entre las características bio-ópticas y fotosintéticas no fue fuerte. Por lo tanto, la asignación de parámetros fotosintéticos para el modelado de la producción primaria de acuerdo a diferentes tipos del fitoplancton en esta región sería dificultosa.

Algunos de los PBPT podrían estar relacionados a algunas variables ambientales particulares de acuerdo al PCA (*e.g.* PBPT7 y PBPT3 estarían asociados con altos valores de $K_d(PAR)$ y $a_d(440)$), aunque en la mayoría de los casos no hubo un patrón claro (Fig. 4.9). Esto impediría el uso de modelos de distribución de tipos del fitoplancton de acuerdo a las características físicas del ambiente, como ha sido propuesto para otra región por Raitsos *et al.* (2008).

4.4.4. Comparación entre Tipos del Fitoplancton: estimados en forma Satelital y de Campo

Es difícil comparar la distribución de tipos del fitoplancton estimados en forma satelital y de campo con exactitud ya que no están definidos por los mismos principios. En este caso, se eligió distinguir los tipos usando características fotosintéticas y bio-ópticas, mientras que el modelo satelital de Hirata *et al.* (2008; uno de los pocos cuya prescripción incluye los márgenes continentales), está basado sólo en el tamaño celular. Aunque hay algunas bases teóricas relacionando estas propiedades (*e.g.* Aiken *et al.*, 2007), estas relaciones no parecen ser completamente validas para el Mar Argentino debido a la heterogeneidad en las condiciones ambientales y la riqueza de grupos taxonómicos del fitoplancton presentes. Esta complejidad resulta en la distribución de más de un PBPT para una clase de tamaño dada (Fig. 4.10). Algunos estudios de campo

en sitios hidrográficos bien caracterizados han sido capaces de representar los principales grupos del fitoplancton presentes usando sólo la composición de pigmentos (Carreto *et al.*, 2003; Moreno *et al.*, 2012). Sin embargo, aquí se encontró que no es fácil modelar la distribución de tipos del fitoplancton usando sensoramiento remoto para todo el Mar Argentino. Esto es debido a la alta diversidad de taxa presentes, *e.g.*, desde el ultrafitoplancton (células cocales, Prymnesiophyceae, diatomeas) hasta el microfitoplancton (dinoflagelados, diatomeas) y a su flexibilidad fisiológica que resultaron en una alta variabilidad en las propiedades bio-ópticas y fotosintéticas, *e.g.* $a_{Ph}^{B}(440)$ varió entre 0,015 y 0,067 m^2 (mg *Cla*)$^{-1}$ y P_m^B entre 0,68 y 10,05 mg C (mg *Cla*)$^{-1}h^{-1}$.

Tabla 4.1. Lista de símbolos descripción y unidades.

Notación	Descripción	Unidades
$a_d(440)$	Coeficiente de absorción del detrito a 440 nm	m^{-1}
$a_{ph}^{B}(\lambda)$	Coeficiente específico de absorción del fitoplancton a la longitud de onda (λ)	m^2 (mg *Cla*)$^{-1}$
$\overline{a_{ph}^{B}}$	Coeficiente específico de absorción del fitoplancton promediado espectralmente	m^2 (mg *Cla*)$^{-1}$
$a_{ph}(440)/a_{ph}(676)$	Cociente entre la absorción del fitoplancton a 440 y 676 nm	Adimensional
$a_{ph}(490)/a_{ph}(555)$	Cociente entre la absorción del fitoplancton a 490 y 555 nm	Adimensional
$a_{ph}(443)/a_{ph}(555)$	Cociente entre la absorción del fitoplancton a 443 y 555 nm	Adimensional
α^{B}	Pendiente inicial de producción versus irradiancia (a bajos valores) normalizada por *Cla*	mg C (mg *Cla*)$^{-1}$ h^{-1}(W m^{-2})$^{-1}$
Cla	Concentración de clorofila *a*	mg m^{-3}
$Cla_{<5\mu m}$	Clorofila *a* correspondiente al fitoplancton de la fracción de tamaño menor a 5 μm	mg m^{-3}
Cla/Fl	Cociente entre la concentración de *Cla* y la fluorescencia *in vivo*	mg m^{-3}/ unidades relativas de fluorescencia
Cla_{Zeu}	*Cla* integrada hasta la profundidad el 1% E_0	mg m^{-2}
Cla_Z	*Cla* integrada en toda la columna de agua	mg m^{-2}
E_0	Irradiancia en la superficie	µmol quanta m^{-2} s^{-1}
E_n	Promedio de E_0 de todas las mediciones registradas dentro de un rango de 2º de latitud y 2 horas alrededor del mediodía local	µmol quanta m^{-2} s^{-1}
E_Z	Irradiancia a la profundidad Z	µmol quanta m^{-2} s^{-1}

Tabla 4.1. Continuación

Notación	Descripción	Unidades
$K_d(PAR)$	Coeficiente de atenuación hacia abajo de la luz difusa para la irradiancia en el rango fotosintéticamente activa	m^{-1}
MLD	Profundidad de la capa de mezcla	m
PBPT	Tipos Fotosintéticos y Bio-ópticos del Fitoplancton	
p_0	Producción primaria por hora (instantánea) en la superficie	mg C $m^{-3}h^{-1}$
P_m^B	Máxima producción a saturación de irradiancia normalizada por *Cla*	mg C (mg *Cla*) $^{-1}$ h^{-1}
$P_{Z,T}$	Producción primaria diaria en la columna de agua	mg C m^{-2} d^{-1}
Sal	Salinidad del agua de mar en la superficie	reportada en unidades prácticas de salinidad
SST	Temperatura del agua de mar en la superficie	°C
$\phi_{\max}$	Máximo rendimiento quántico de la fotosíntesis	mol C(mol quanta)$^{-1}$
Wi	Velocidad del viento	m s^{-1}
Z	Profundidad total de una estación	m
Z_{eu}	Profundidad del 1% E_0	m

Tabla 4.2. Rangos de variación, para las tres campañas, de las propiedades fotosintéticas y bio-ópticas usadas en los análisis para distinguir los PBPT (excepto por aquellos marcados con †).

Categoría	**Variables & Parámetros**	**Rango de valores**
Fotosintética	α^B	0,03-0,84 (mg C (mg *Cla*)$^{-1}$ h^{-1}(W m^{-2})$^{-1}$)
	P_m^B	0,68-10,05 (mg C (mg *Cla*)$^{-1}$ h^{-1})
	$\phi_{\max}$	0,001-0,042 (mol C (mol quanta)$^{-1}$)
	† p_0	0,37-55,40 (mg C m^{-3} h^{-1})
	† $P_{Z,T}$	52-5477 (mg C m^{-2} d^{-1})
Bio-óptica	*Cla*	0,41-19,04 (mg m^{-3})
	Cla/Fl	0,27-8,79 (mg m^{-3}/ r. u. fluorescencia)
	$\overline{a_{ph}^B}$	0,006-0,024 (m^2 (mg *Cla*)$^{-1}$)
	$a_{ph}^B(440)$	0,015-0,067 (m^2 (mg *Cla*)$^{-1}$)
	$a_{ph}^B(676)$	0,006-0,025 (m^2 (mg *Cla*)$^{-1}$)
	$a_{ph}(440)/a_{ph}(676)$	1,1-5,2 adimensional
	$a_{ph}(490)/a_{ph}(555)$	2,1-13,2 adimensional
	$a_{ph}(443)/a_{ph}(555)$	3,4-21,7 adimensional
	† Cla_Z	27-1486 (mg m^{-2})
	† $Cla_{Zeu,}$	12-277 (mg m^{-2})

Tabla 4.3. Rango de valores de las propiedades ambientales en las tres campañas.

Categoría	**Variables & Parámetros**	**Rango de valores**
Bio-óptica	Z_{eu}	13-29 (m)
	$K_d(PAR)$	0,163-0,376 (m^{-1})
	a_d (440)	0,001-0,085 (m^{-1})
Física	E_n	157-1365 (µmol quanta m^{-2} s^{-1})
	Wi	0,51-14,40 (m s^{-1})
	SST	4,388-19,660 (°C)
	Sal	32,304-34,538
	Z	23-2980 (m)
	MLD	2-135 (m)

Tabla 4.4. Valores medios de las propiedades analizadas en cada PBPT. Los números en negrita representan propiedades cuyos coeficientes de variación (CV) dentro de cada PBPT fue < 35 %. Notar que PBPT 2 y 6 tienen una sola estación cada uno.

Propiedad	**PBPT1**	**PBPT2**	**PBPT3**	**PBPT4**	**PBPT5**	**PBPT6**	**PBPT7**	**PBPT8**	**PBPT9**	**PBPT10**	**PBPT11**
n(estaciones)	4	1	18	7	8	1	2	20	4	2	3
Nombres de las est. individuales	**GEF-1**:4. **GEF-3**:17, 48,50.	**GEF-1**:43.	**GEF-1**: 13. **GEF-2**:1,9,13 15,20,25,27,31 ,39,41,45,52. **GEF-3**:9,40, 44,51,55.	**GEF-1**:71 **GEF-2**:10,34, 43, 62,64,66.	**GEF-1**:6,47, 49,52,57,62, 65,69.	**GEF-1**: 50.	**GEF-1**: 7, 35.	**GEF-1**:8,10, 33,37,38.**GEF 2**:37,48,49,55. **GEF3**:1,7,13, 19,21,23,35,37 ,38,42,4.	**GEF-1**: 58, 59. **GEF-2**: 7,33.	**GEF-2**: 42. **GEF-3**:53.	**GEF-3**:11, 15,36.
P^B_m	1,20	1,24	1,87	2,69	6,21	6,71	1,87	1,38	3,86	**1,51**	**0,96**
α^B	0,09	0,06	0,07	0,10	**0,38**	0,84	0,10	0,07	0,09	0,07	**0,05**
ϕ_{max}	0,004	0,005	0,012	0,005	**0,019**	0,042	0,005	0,004	0,004	0,004	**0,002**
p_0	1,16	1,14	2,26	7,24	9,87	8,51	32,31	2,69	4,68	4,34	**1,02**
Cla	**0,83**	0,92	1,18	1,72	0,99	1,26	15,00	1,77	1,25	3,38	**1,06**
Cla/Fl	2,00	0,64	1,07	0,71	0,58	0,63	**2,37**	1,67	1,13	**1,08**	**7,00**
$\overline{a^B_{ph}}$	**0,012**	0,013	**0,016**	**0,022**	**0,011**	0,010	**0,008**	**0,010**	**0,007**	**0,013**	**0,010**
$a^B_{ph}(440)$	**0,039**	0,046	**0,046**	**0,061**	**0,035**	0,028	**0,019**	**0,027**	**0,018**	0,032	**0,029**
$a^B_{ph}(676)$	**0,015**	0,009	**0,016**	**0,022**	**0,012**	0,016	**0,011**	**0,012**	**0,008**	**0,023**	**0,012**
$\frac{a^B_{ph}(440)}{a^B_{ph}(676)}$	**2,52**	5,25	**2,91**	**2,85**	**2,75**	1,78	**1,73**	**2,21**	**2,34**	**1,40**	**2,37**
$\frac{a^B_{ph}(490)}{a^B_{ph}(555)}$	**9,97**	8,88	**4,16**	**4,37**	**4,18**	5,62	**2,72**	**4,26**	**2,72**	**2,79**	**5,73**
$\frac{a^B_{ph}(443)}{a^B_{ph}(555)}$	**16,43**	17,28	**6,33**	**6,22**	**6,79**	8,53	**4,16**	**6,64**	**4,19**	**4,15**	**9,51**

Tabla 4.5. Coeficientes de correlación de Pearson entre los componentes principales (PCs) y las propiedades usadas para distinguir los PBPT. El porcentaje de varianza explicada por cada componente se muestra entre paréntesis. Estos coeficientes de correlación fueron significativos por encima de un valor crítico de 0,28, con un $p < 0{,}01$. Los valores más altos de los coeficientes en cada componente se marcaron en negrita.

Variables & Parámetros	**PC1** (30%)	**PC2** (25%)	**PC3** (20%)	**PC4** (10%)
P_m^B	0,42	**-0,83**		
α^B	0,34	**-0,80**		
$\phi_{\max}$	0,42	**-0,83**		
Cla	0,35		0,40	**-0,49**
Cla/Fl		**0,58**		-0,29
$\bar{a}_{ph}^B$	**-0,87**	-0,34	0,28	
$a_{ph}(440)/a_{ph}(676)$	**-0,60**		-0,30	0,52
$a_{ph}^B(440)$	**-0,92**	-0,31		
$a_{ph}^B(676)$	**-0,69**		0,35	-0,52
$a_{ph}(490)/a_{ph}(555)$	-0,35		**-0,87**	
$a_{ph}(443)/a_{ph}(555)$	-0,30		**-0,89**	

Tabla 4.6. Grupos taxonómicos predominantes y rangos de porcentaje de *Cla* $_{<5\ \mu m}$ dentro de cada PBPT. ND: indica que no hubo datos disponibles.

Grupos Taxonómicos	**Fracción tamaño**	**PBPT1**	**PBPT2**	**PBPT3**	**PBPT4**	**PBPT5**	**PBPT6**	**PBPT7**	**PBPT8**	**PBPT9**	**PBPT10**	**PBPT11**
	rango% *Cla*<5µm	74-100	26	45-100	16-100	41-94	100	ND	17-89	34-48	12-96	34-70
Bacillariophyceae	Ultra- <5µm	●		●	●	●	●					
	Nano- 5-20 µm		●					●	●		●	●
	Micro- >20µm		●			●				●		
Dinophyceae	Nano- 5-20 µm		●		●							●
	Micro- >20µm		●						●			
Prymnesiophyceae Emiliania huxleyi	2-5µm	●				●			●	●		
Otras Prymnesiophyceae	2-5 µm			●	●	●						●
Chlorophyta (cocales)	~ 2µm			●	●	●	●		●		●	

Tabla 4.7. Coeficientes de correlación de Pearson entre los componentes principales (PCs) y las variables ambientales. El porcentaje de varianza explicada por cada componente se muestra entre paréntesis. Estos coeficientes de correlación fueron significativos por encima de un valor crítico de 0,30, con un $p < 0,01$. Los valores más altos de los coeficientes en cada componente se marcaron en negrita.

Variables & Parámetros	**PC1** (29%)	**PC2** (24%)	**PC3** (12%)	**PC4** (11%)
Z		**0,70**	-0,51	
Z_{eu}	**0,92**			
$K_d(PAR)$	**-0,86**			0,36
MLD	**0,56**	-0,44		
SST		**0,57**	0,50	-0,36
Sal		**0,77**		0,38
E_n	-0,41	**0,54**		-0,36
$a_d(440)$	**-0,65**	-0,37		
Wi		0,33	**-0,65**	-0,49

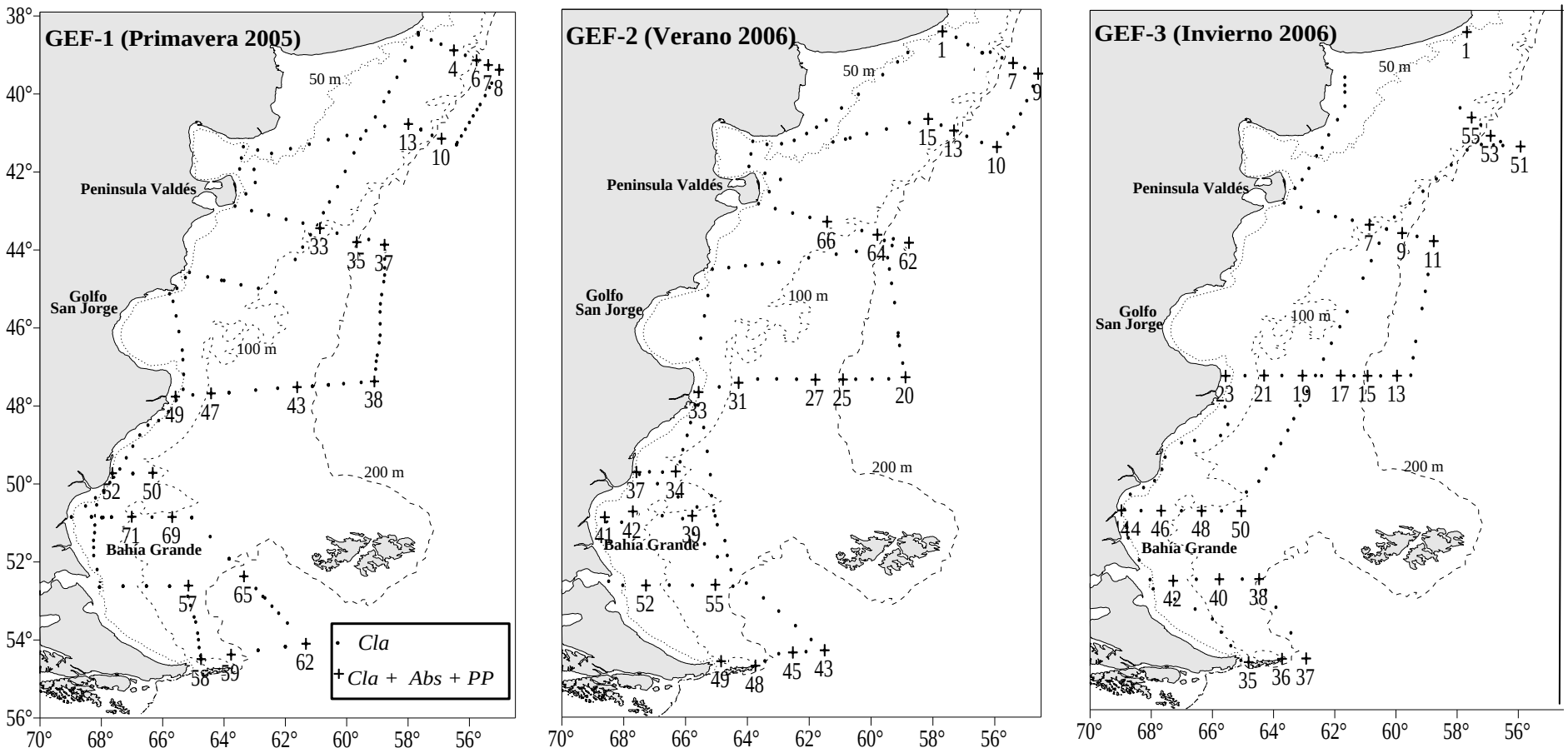


Figura 4.1. Localización de las estaciones en las tres campañas (GEF-1, GEF-2 y GEF-3). Los símbolos indican la colección de muestras para los distintos tipos de análisis en cada estación: *Cla* representa puntos donde sólo *Cla* en superficie fue medida; *Cla* + Abs + PP representa las estaciones donde se tomaron esas mediciones y se realizaron incubaciones de producción primaria.

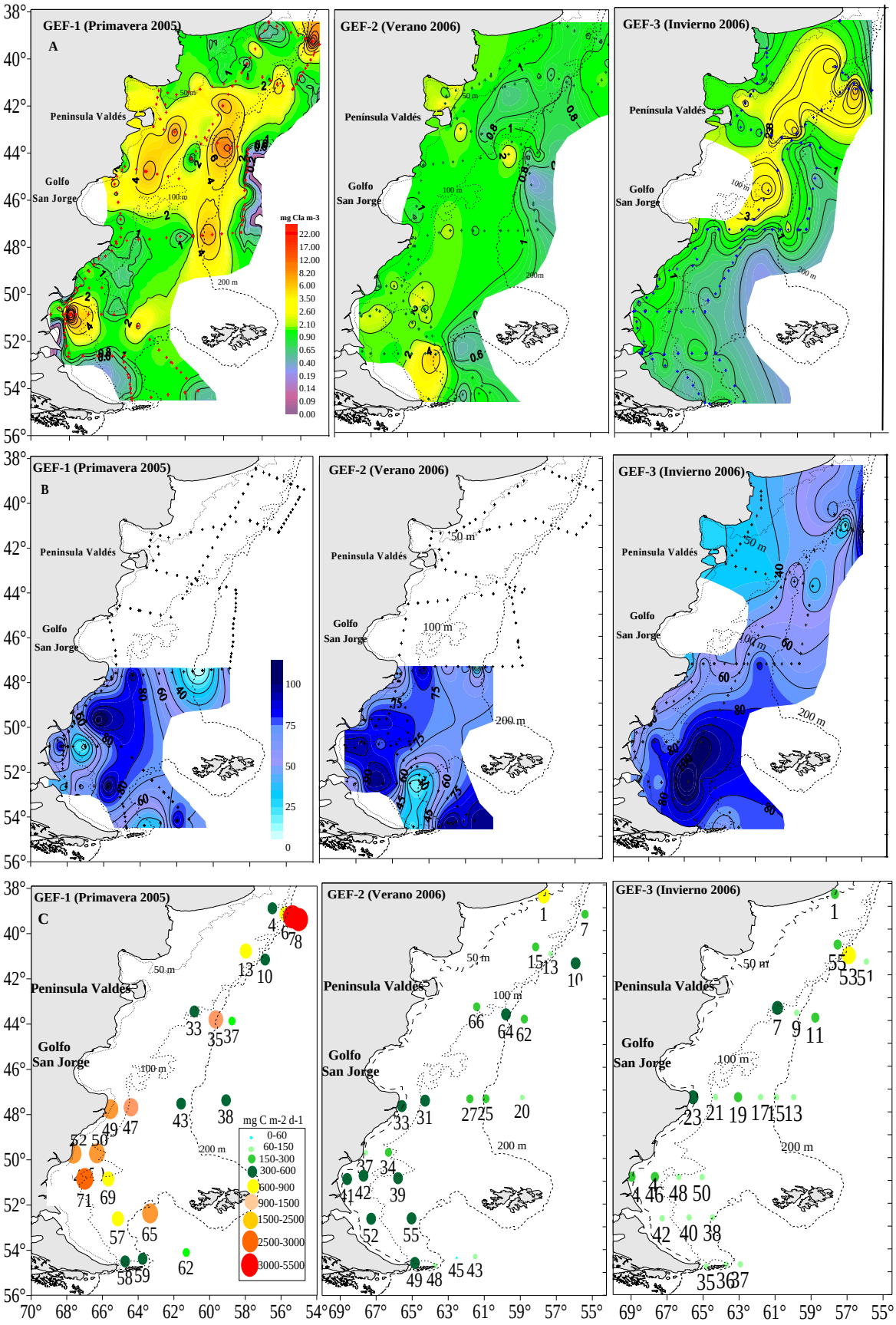


Figura 4.2. Distribución de (A) *Cla* total en superficie, (B) porcentaje de *Cla* en la fracción <5 µm en superficie, (C) producción primaria diaria integrada en la columna de agua $P_{Z,T}$ para las tres campañas.

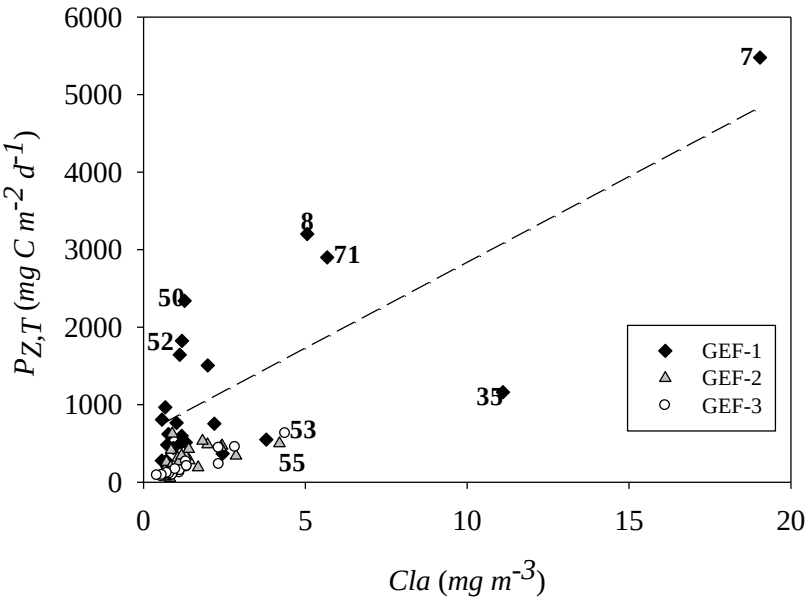


Figura. 4.3. Correlación de Spearman entre los valores de $P_{Z,T}$ y *Cla* para las tres campañas.

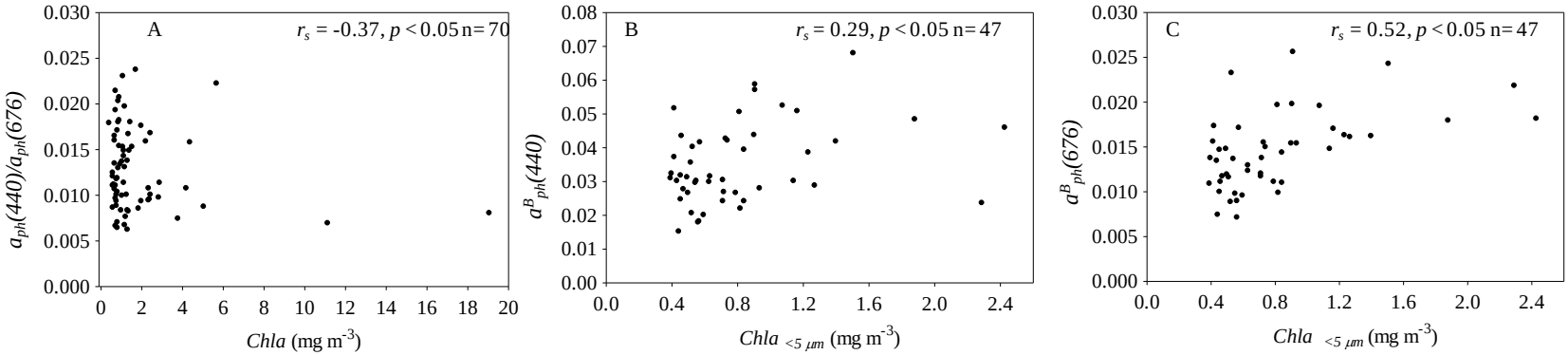


Figura 4.4. (A) Cociente $a_{ph}(440)/a_{ph}(676)$ versus *Cla*; (B) $a^B_{ph}(440)$ en función de $Cla_{<5\ \mu m}$ y (C) $a^B_{ph}(676)$ en función de $Cla_{<5\ \mu m}$.

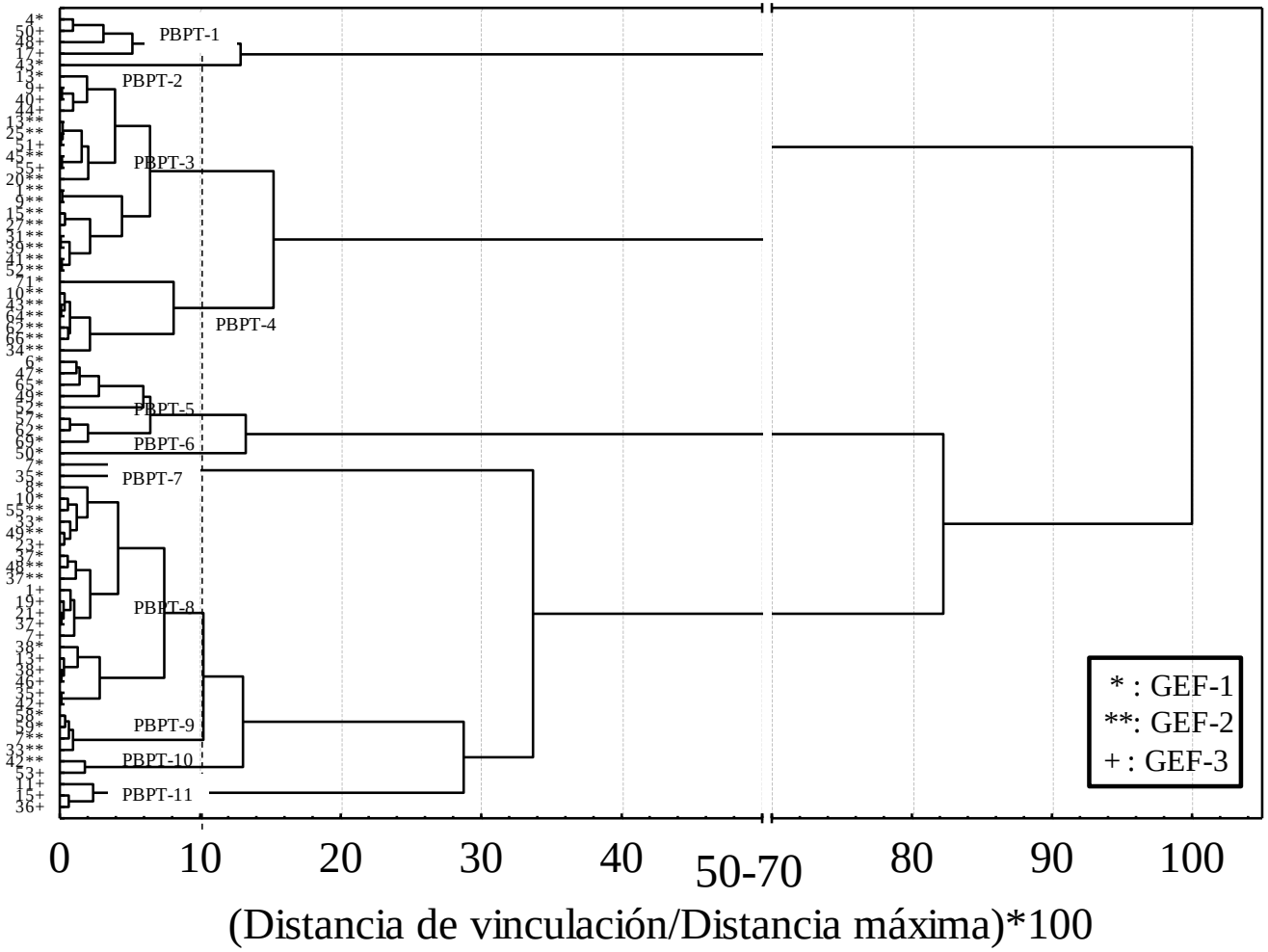


Figura 4.5. Análisis de clúster para distinguir los PBPT en base a sus propiedades fotosintéticas y bio-ópticas incluyendo todas las estaciones de las tres campañas. La línea cortada representa la línea umbral del clúster marcada al 10% de la distancia total para distinguir los PBPT.

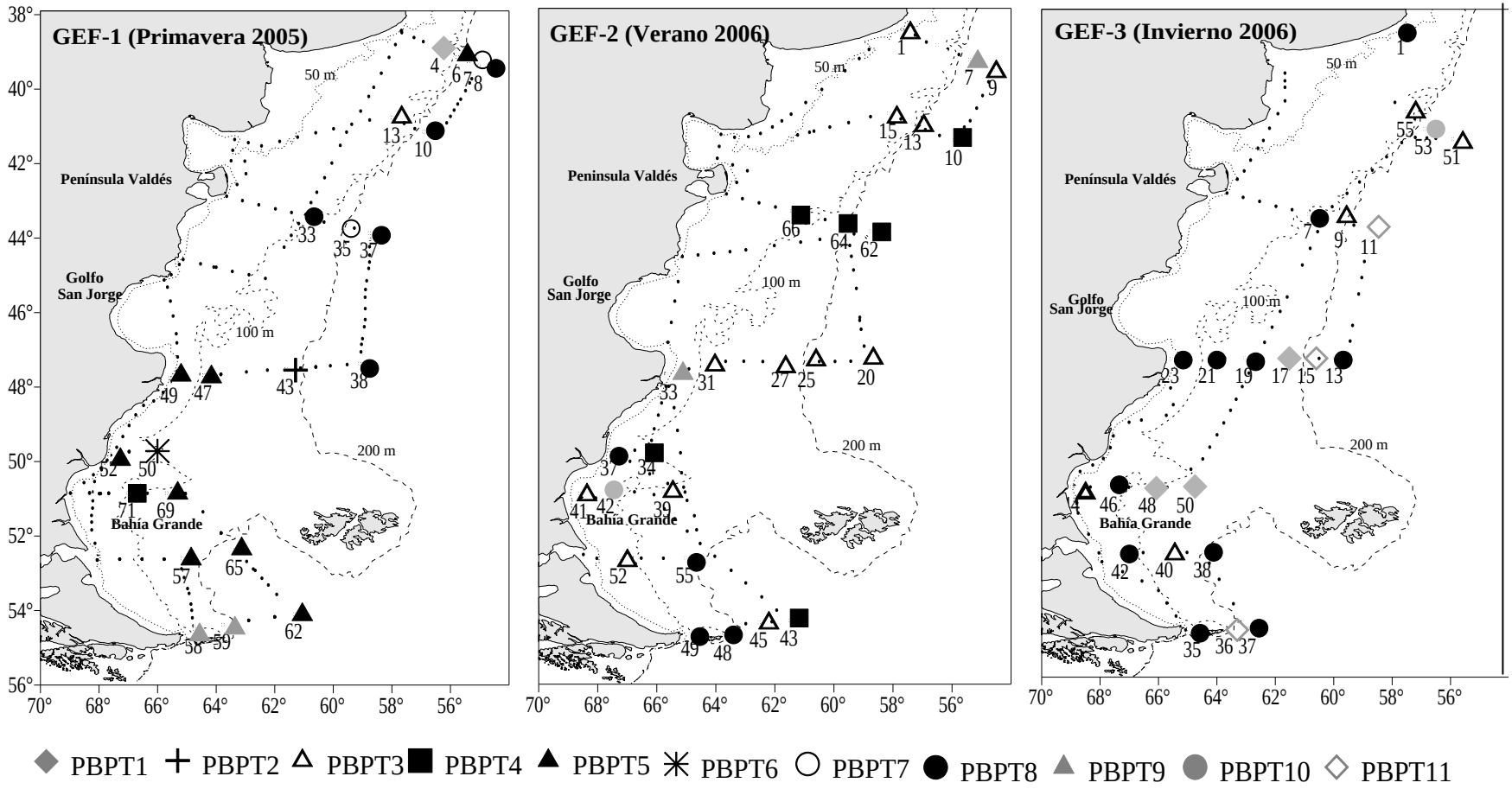


Figura 4.6. Distribución de los PBPT en los diferentes períodos analizados.

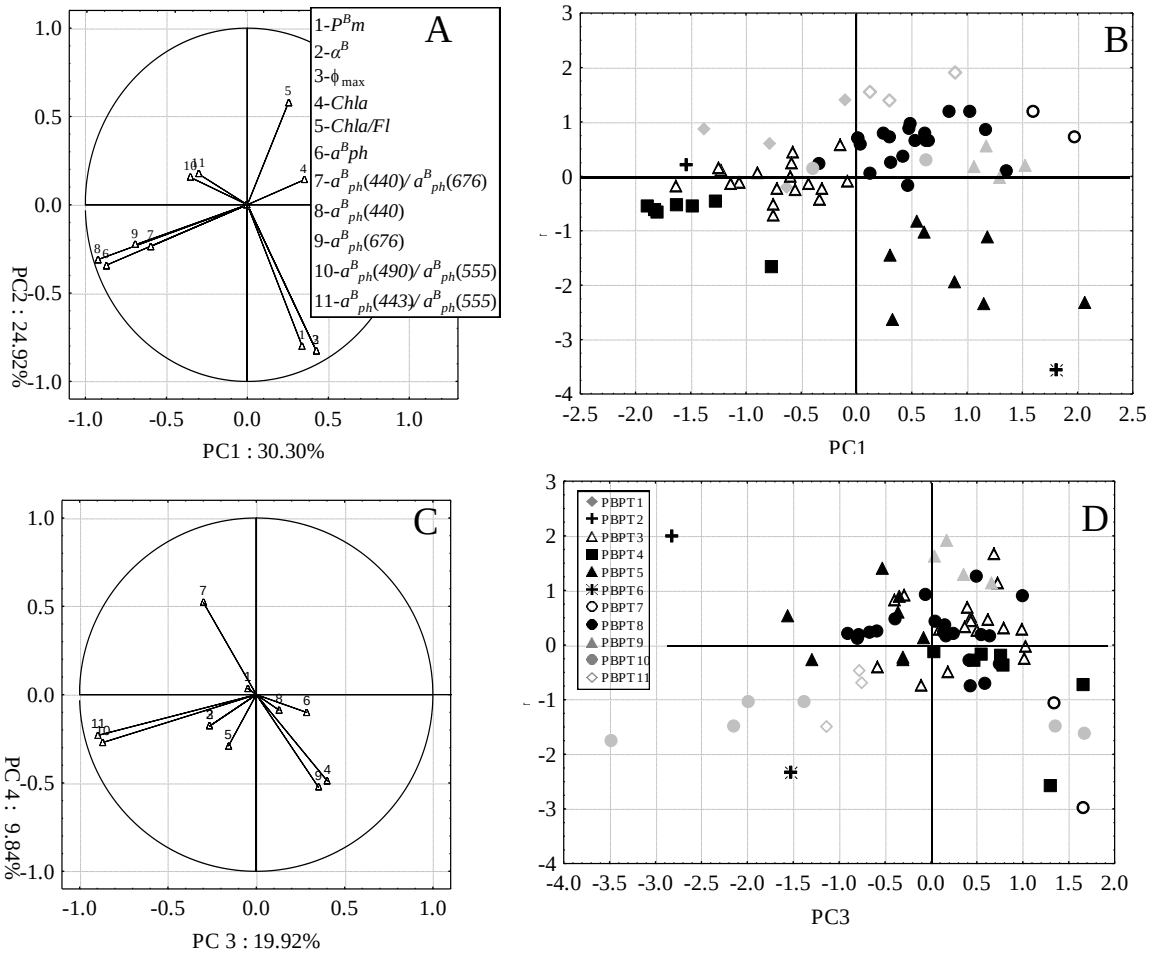


Figura 4.7. Representación gráfica de los PCA para las propiedades fotosintéticas y bio-ópticas: (A) Círculo de correlación en el plano de los dos primeros componentes principales, PC1 vs PC2, y (C) para el segundo y tercero componentes principales, PC3 vs PC4. Proyección de las estaciones que componen los PBPT para (B) PC1 vs PC2 y (D) PC3 vs PC4.

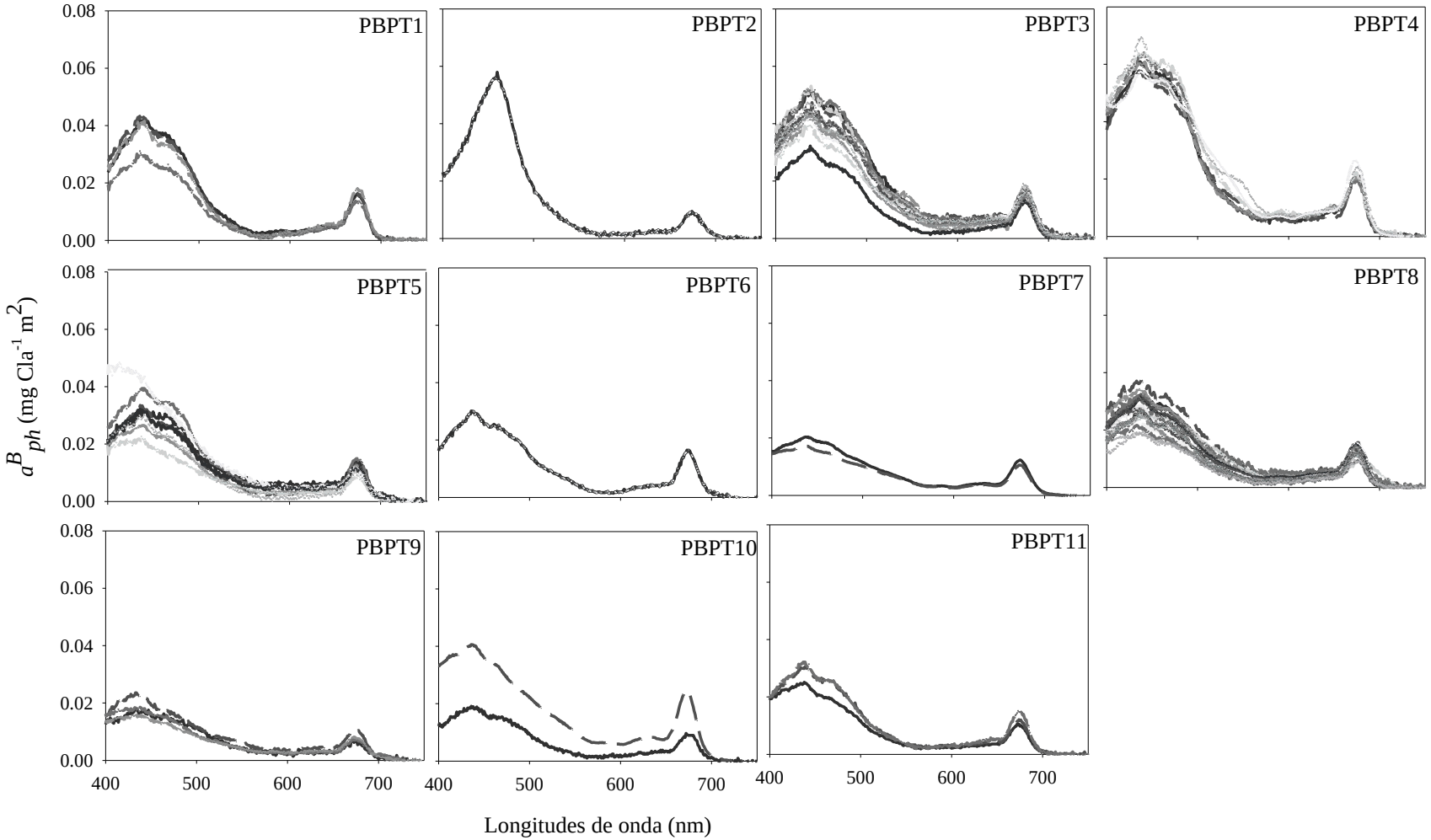


Figura 4.8. Formas de los espectros de los coeficientes específicos de absorción del fitoplancton en los diferentes PBPT.

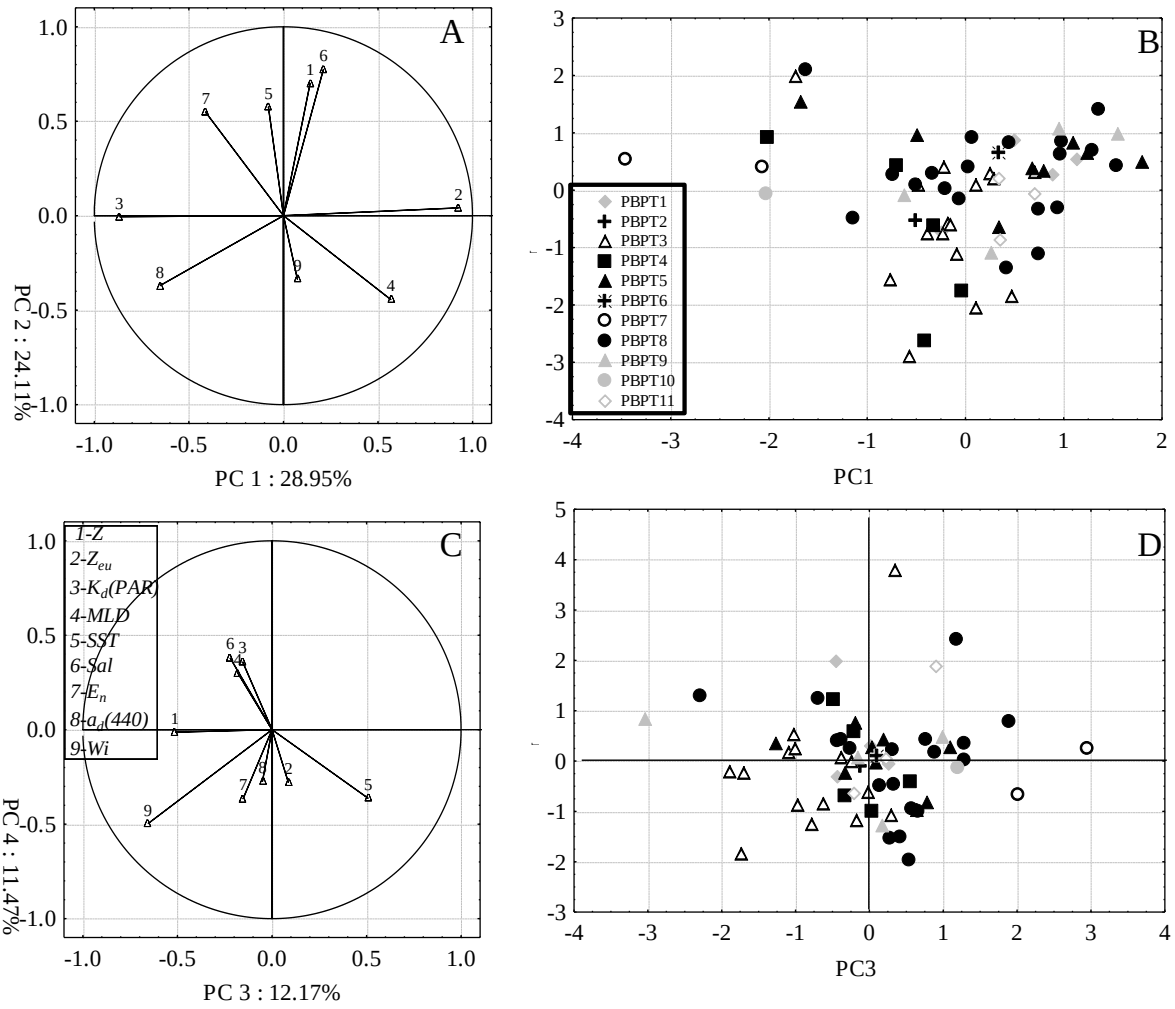


Figura 4.9. Representación gráfica de los PCA para las variables ambientales: (A) Círculo de correlación en el plano de los dos primeros componentes principales, PC1 vs PC2, y (C) para el segundo y tercero componentes principales, PC3 vs PC4. Proyección de las estaciones que componen los PBPT para (B) PC1 vs PC2 y (D) PC3 vs PC4.

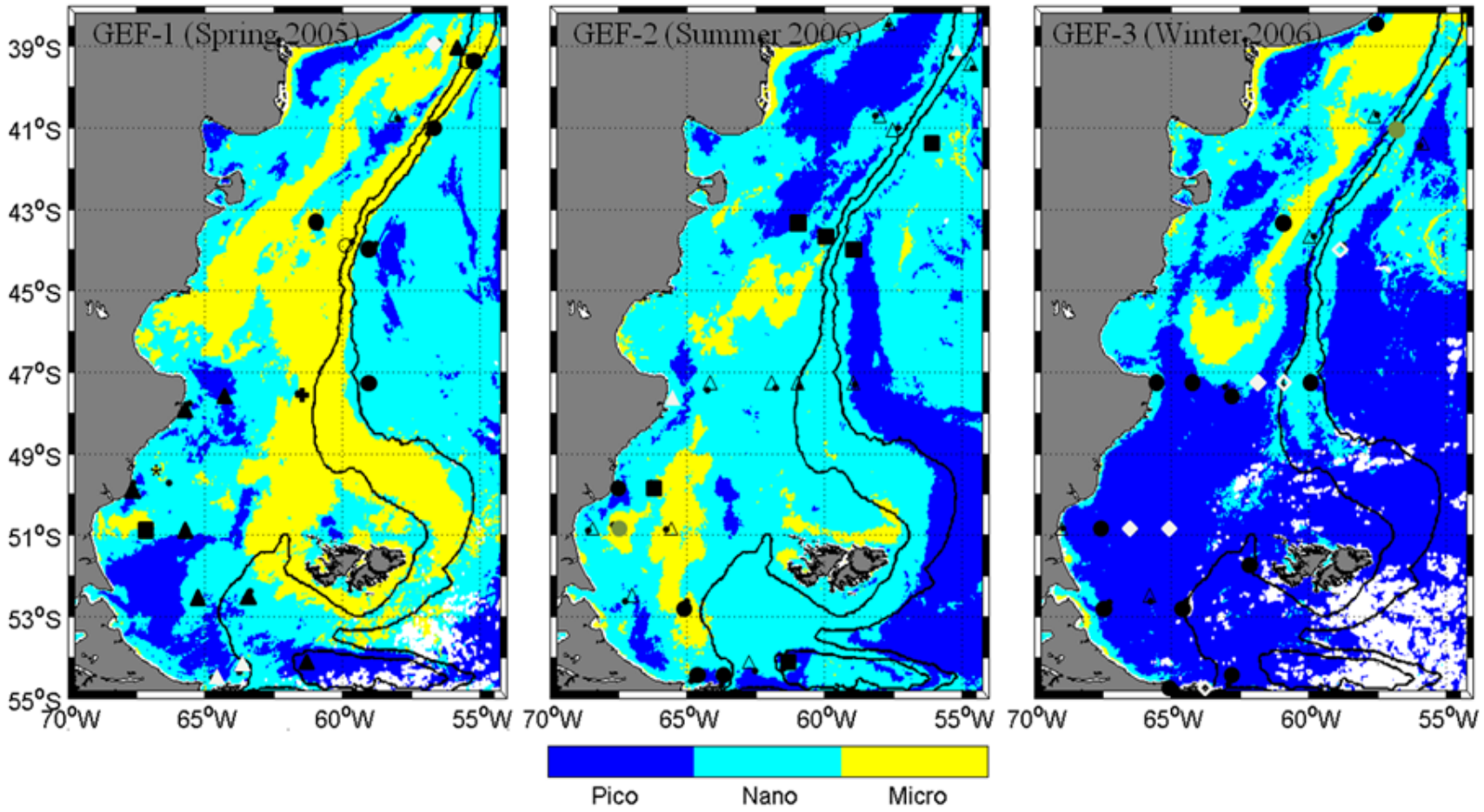


Figura 4.10. Distribución de las Clases de Tamaño del Fitoplancton (pico-, nano- y microfitoplancton) modelada de acuerdo a Hirata et al. (2008), para los diferentes períodos analizados en base a las imágenes satelitales de MODIS. Superpuestos sobre los mapas está la distribución de los PBPT distinguidos en este estudio (ver símbolos en Fig. 4.6).

CONCLUSIONES GENERALES

En esta tesis se estudiaron las propiedades ópticas marinas y producción primaria fitoplanctónica en una extensa zona del talud y plataforma austral del Mar Argentino durante tres estaciones del año. Las principales conclusiones resultantes fueron:

- La concentración de la clorofila *a* tuvo una alta heterogeneidad en su distribución espacial y temporal, de dos ordenes de magnitud, con máximos en primavera asociados a distintas floraciones fitoplanctónicas; siendo las dos principales las correspondientes a la diatomea *Thalassiosira* cf. *oceánica* en el frente del talud y la del dinoflagelado *Prorocentrum minimum* en la región de Bahía Grande. La distribución vertical de la clorofila *a* también mostró fuertes variaciones, no siempre asociadas a las condiciones físicas; por ejemplo en el caso de la floración de *T.* cf *oceánica* se extendió por debajo de las capas eufótica y de mezcla.

- En el Mar Argentino, en las regiones y épocas estudiadas, la absorción del material particulado total generó que la capa eufótica fuera somera (< 30 m), aun en zonas con una profundidad total > 1000 m. Esto restringió la distribución vertical de la producción primaria.

- La absorción del material particulado estuvo significativamente relacionada a la concentración de la clorofila *a*; siendo preponderante en promedio el aporte del fitoplancton en superficie (> 70% de la $a_p(440)$). El material no algal tuvo un aporte mayor en zonas costeras, pero también en sitios sobre el talud continental.

- La producción primaria en el Mar Argentino (en las regiones y épocas estudiadas) mostró un amplio rango de variación ($P_{Z,T}$: 52 – 5477 mg C m^{-2} d^{-1}). Si bien existió una

relación entre la *Cla* y la $P_{Z,T}$, la dispersión de los datos fue alta. Esto podría explicarse por la gran variabilidad encontrada en las características fotosintéticas y bio-ópticas del fitoplancton que resultó en la diferenciación de 11 PBPT.

- La falta de una clara relación entre las variables bio-ópticas y el tamaño celular de las comunidades que formaron los PBPT sugiere que no sería posible el modelado satelital de la distribución de 'tipos funcionales del fitoplancton' basada solamente en consideraciones del tamaño celular para regiones altamente heterogéneas como el Mar Argentino.

- Aunque aquí se utilizó información de extensas campañas en tres estaciones del año, el número de datos sería aún limitado para describir adecuadamente la variabilidad encontrada en el Mar Argentino. Una mayor cantidad de estudios de campo enfocados a medir tasas fisiológicas deberían ser llevados a cabo a fin de mejorar los modelos biogeoquímicos que consideren las características bio-ópticas y fotosintéticas en esta importante área del Atlántico Sudoccidental.

BIBLIOGRAFÍA

Acha EM, Mianzan HW, Guerrero R, Favero M, Bava J (2004) Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. J. Mar. Syst. 44: 83-105

Aiken J, Fishwick JR, Lavender SJ, Barlow RG, Moore GF, Sessions H, Bernard S, Ras J, Hardaman-Mountford NJ (2007) Validation of MERIS reflectance and chlorophyll during the BENCAL cruise October 2002: preliminary validation of new demonstration products for phytoplankton functional types and photosynthetic parameters. Int J Remote Sens 28: 497-451

Akselman, R, Ferrario, ME, Almandoz, G, Santinelli, NH, Sastre, AV, Atencio, A (2007). Distribución y abundancia del microplancton en el talud del Mar Argentino durante la primavera de 2005. Bol. Soc Arg. Bot. 42: 183

Angelescu V & Sanchez RP (1997) Exploraciones oceanográficas y pesqueras en el Mar Argentino y la región adyacente del Atlántico sudoccidental (años 1874-1993). En: El Mar Argentino y sus recursos pesqueros, 1: 11-63

Alvain S, Moulin C, Dandonneau Y, Bréon FM (2005) Remote sensing of phytoplankton groups in case 1 waters from global SeaWiFS imagery. Deep Sea Res 52:1989-2004

Babin M, Stramski D, Ferrari GM, Claustre H, Bricaud A, Obolensky G, Hoepffner N (2003) Variations in the light absorption coefficients of phytoplankton, nonalgal particles, and dissolved organic matter in coastal waters around Europe. J. Geophys. Res. 108: doi:10.1029/2001JC000882

Babin M, Roesler CS, Cullen JJ (Eds) (2008). Real-time coastal observing systems for marine ecosystem dynamics and harmful algal blooms: Theory, instrumentation and modelling. Paris: UNESCO.

Balech, E (1988). Los dinoflagelados del Atlántico Sudoccidental. Publ Espec Inst Esp Oceanogr 1: 1-310

Barlow RG, Aiken J, Holligan PM, Cummings DG, Maritorena S, Hooker S (2002) Phytoplankton pigment and absortion characteristics along meridional transects in the Atlantic Ocean. Deep Sea Res. 47: 637-660

Bertolotti, M.I., Brunetti, N.E., Carreto, J.I., Prenzki, L.B., Sánchez, R.P. 1996. Influence of shelf-break fronts on shellfish and fish stocks off Argentina. Int. Con. Exp. Sea, CM 1996/S:41, Theme Session S, 23 p

Bianchi AA, Ruiz Pino D, Isbert Perlender HG, Piola AR, Osiroff AP, Segura V, Lutz V, Luz Clara M, Balestrini CF (2009) Annual balance and seasonal variability of sea-air CO2 fluxes in the Patagonian Sea: Their relationship with fronts and chlorophyll distribution. J. Geophys. Res. 114: doi, 10.1029/2008JC004854

Bird, RE (1984). A simple, solar spectral model for direct-normal and diffuse horizontal irradiance. Solar Energy 32**:** 461-471

Bogazzi E, Baldoni A, Rivas AL, Martos P, Reta R, Orensanz JM, Lasta M, Dell' Arciprete P, Werner F (2005) Spatial correspondence between areas of concentration of Patagonian Scallop (*Zygochlamys patagonica*)and frontal systems in the Southwestern Atlantic. Fish. Oceanogr. 14:359-376

Blough NV & Del Vecchio R (2002) Chromophoric DOM in the coastal environment. En: Hansell DA, Carlson CA (eds) Biogeochemistry of Marine Dissolved Organic Matter. Elsevier Science, San Diego, p 509-546

Boschi EE (1997) El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales. Inst. Nac. Invest. Desarr. Pesq. (INIDEP), Mar del Plata. Argentina

Bouman HA, Platt T, Sathyendranath S, Stuart V (2005) Dependence of light-saturated photosynthesis on temperature and community structure. Deep Sea Res I 52: 1284-1299

Brainerd KE, Gregg MC (1995) Surface mixed and mixing layer depths. Deep Sea Res I 42: 1521-1543

Brandhorst, W & Castello JP (1971). Evaluación de los recursos de anchoíta (*Engraulis anchoita*) frente a la Argentina y Uruguay. Serie Inf. Téc. 29: 1-63

Brandini FP, Boltovskoy D, Piola A, Kocmur S, Röttgers R, Abreu PC, Lopes RM (2000) Multiannual trends in fronts and distribution of nutrients and chlorophyll in the southwestern Atlantic (30-62º S). Deep Sea Res. 47: 1015-1033

Brewin RJW, Hardaman-Mountford NJ, Lavender SJ, Raitsos DE, Hirata T, Uitz J, Devred E, Bricaud A, Ciotti ÁM, Gentili B (2011) An intercomparison of bio-optical techniques for detecting dominant phytoplankton size class from satellite remote sensing. Remote Sens Environ 115: 325-339

Bricaud A & Morel A, Prieur L (1981). Absorption by dissolved organic matter of the sea (yellow substance) in the UV and visible domains. Limnol Oceanogr. 26(1): 43-53

Bricaud A & Morel A (1986) Light attenuation and scattering by phytoplanktonic cells: a theoretical modeling. Appl. Opt. 25(4): 571-580

Bricaud A, Babin M, Morel A, Claustre H (1995) Variability in the chlorophyll-specific absorption coefficients of natural phytoplankton: Analysis and parameterization. J. Geophys. Res. 100: 13.321-313.332

Bricaud A, Morel A, Babin M, Allali K, Claustre H (1998). Variations of light absorption by suspended particles with the chlorophyll a concentration in oceanic (Case 1) waters: analysis and implications for bio-optical models. J. Geophys. Res. 103: 31,033-31,044

Brown CW & Podestá GP (1997) Remote sensing of Coccolithophore blooms in the Western South Atlantic Ocean. Remote Sens Environ 60: 83-91

Burkholder PR & Sieburth JM (1961). Phytoplankton and chlorophyll in the Gerlache and Bransfield Straits of Antartica. Limnol. Oceanogr. 6(1): 45-52

Campagna C, Piola AR, Marin, MR, Lewis M, Fernández T (2006). Southern elephant seal trajectories, ocean fronts and eddies in the Brazil/Malvinas Confluence. Deep Sea Res.I 53: 1907-1924

Carreto JI, Negri RN, Benavides HR (1981) Fitoplancton, pigmentos y nutrientes. Resultados campañas III y VI del B/I "Shinkai Maru", 1978. Rev Invest Desarr Pesq Inst 383: 181-201

Carreto JI, Lutz VA, Carignan MO, Cucchi Colleoni AD, De Marco SG (1995) Hydrography and chlorophyll a in a transect from the coast to the shelf-break in the Argentinian Sea. Cont. Shelf Res. 15: 315-336

Carreto JI, Montoya NG, Benavides HR, Guerrero R, Carignan MO (2003) Characterization of spring phytoplankton communities in the Río de La Plata maritime front using pigment signatures and cell microscopy. Mar Biol 143: 1013-1027

Carreto JI, Carignan MO, Montoya NG, Colleoni ADC (2007) Ecología del fitoplancton en los sistemas frontales del mar argentino. En: Carreto JI, Bremec C (eds) El ecosistema marino, Vol 5. Inst. Nac. Inv. Des. Pesq. (INIDEP) Mar del Plata, Argentina 169 p

Carreto JI, Montoya NG, Akselman R, Carignan MO, Silva RI, Colleoni ADC (2008) Algal pigment patterns and phytoplankton assemblages in different wáter masses of the Río de la Plata maritime front. Cont. Shelf Res. 28: 1589-1606

Cermeño P, Marañón E, Rodríguez F, Fernández E (2005) Large-sized phytoplankton sustain higher carbon-specific photosynthesis than smaller cells in a coastal eutrophic ecosystem. Mar Ecol Prog Ser 297: 51-60

Claustre H, Babin M, Merien D, J. R, Prieur L, Dallot S (2005) Toward a taxon-specific parameterization of bio-optical models of primary production: A case study in North Atlantic. J Geophys Res 110: doi: 10.1029/2004JC00234

Cleve PT (1896) Microscopic marine organisms in the service of hydrography. Nature 55(1413): 89-90

Collos Y & Slawyk G (1985) On the compatibility of carbon uptake rates calculated from stable and radioactive isotope data: implications for the design of experimental protocols in aquatic primary productivity. J. Plankton Res 7: 595-603

Costa Goela P, Icely J, Cristina S, Newton A, Moore G, Cordeiro C (2013) Specific absorption coefficient of phytoplankton off the Southwest coast of the Iberian Peninsula: A contribution to algorithm development for ocean colour remote sensing. Cont Shelf Res 52(0): 119-132

Cousseau MB & Perrota, RG (2000) Peces marinos de Argentina. Biología, distribución y pesca. INIDEP, Mar del Plata-Argentina, 167 p

Cuchi Colleoni DA & Carreto J (2000) Variación estacional de la biomasa fitoplanctónica en el Golfo San Jorge. Resultados de las Campañas de Investigación OB-01/00, OB-03/00, 10/00 y OB-12/00. Inf. Téc. Int. INIDEP.30p

Cullen JJ, Lewis, MR (1988) The kinetics of algal photoadaptation in the context of vertical mixing. J. Plankton Res. 10: 1039-1063

Del Vecchio R & Blough NV (2002) Photobleanching of chromophoric dissolved organic matter in natural waters: kinetics and modeling. Mar. Chem. 78:231-253

Depetris PJ, Gaiero, DM, Probst JL, Hartmann J, Kempe S (2005) Biogeochemical output and typology of rivers draining Patagonia's Atlantic seaboard. Cont. Shelf Res. 21: 835-844

Dogliotti AI, Schloss IR, Almandoz GO, Gagliardini DA (2009) Evaluation of SeaWiFS and MODIS chlorophyll-a products in the Argentinean Patagonian Continental Shelf (38ºS - 55ºS). Int. J. Remote Sens. 30:251-273

Dogliotti AI, Lutz VA, Segura V (2014) Estimation of primary production in the southern Argentine continental shelf and shelf-break regions using field and remote sensing data. Remote Sens Environ. 140: 497-508.

Dubinsky Z, Falkowski PG, Wyman K (1986) Light harvesting and utilization by phytoplankton. Plant Cell Physiol. 27: 1335-1349.

Duysens LNM (1956) The flattening of the absorption spectrum of suspensions, as compared to that of solutions. Biochim. Biophys. Acta. 19: 1-12

El-Sayed SZ (1964) Productivity studies along the Argentine coast, Drake passage and Wedell sea, Texas A&M University. The department of Oceanography and Meteorology, Texas. Semi-Annual Report. National Science Fundation G-21444

El-Sayed, SZ (1968). On the productivity of the Southwest Atlantic Ocean and the waters west of the Antartic Peninsula. Antartic Res Ser 2: 15-47

Falkowski PG (1980) Light- Shade adaptation in marine phytoplankton. En: Falkowski PG (ed) Primary Productivity in the Sea. Plenum Press, New York, p 99-119

Feldman GC & McClain CR (2012) Ocean Color Web AQUA MODIS Reprocessing R2012.0 NASA Goddard Space Flight Center. Eds. Kuring, N., Bailey, S.

Fernández C, Raimbault P, Garcia N, Rimmelin P (2005) An estimation of annual new production and carbon fluxes in the northeast Atlantic Ocean during 2001. J Geophys Res 110: doi: 10.1029/2004JC002616

Ferreira A, Garcia VMT, Garcia CAE (2009) Light absorption by phytoplankton, non-algal particles and dissolved organic matter at the Patagonia Shelf-break in spring and summer. Deep-Sea Res. 56: 2162-2174

Field CB, Behrenfeld JT, Randerson JT, Falkowski P (1998) Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. Science 281: 237-240

Finkel VZ (2001) Light absorption and size scaling of light-limited metabolism in marine diatoms. Limnol. Oceanogr. 46: 86-94

Frouin & Iacobellis, 2002; Gallegos CL, Correll, DL, Pierce JW (1990). Modeling spectral diffuse attenuation, absorption, and scattering coefficients in a turbid estuary. Limnol. Oceanogr. 35: 1486-1502

Garcia VMT, Garcia CAE, Mata MM, Pollery RC, Piola A, Signorini SR, McClain C, Iglesias-Rodriguez MD (2008) Enviromental factors controlling the phytoplankton blooms at the Patagonia shelf-break in spring. Deep Sea Res 55: 1150-1166

Geider RJ, Platt T, Raven JA (1986) Size dependence of growth and photosynthesis in diatoms: a synthesis. Mar Ecol Prog Ser 30: 93-104

Gómez MI, Piola A, Katter G, Alder VA (2011) Biomass of autotrophic dinoflagellates under weak vertical stratification and contrasting chlorophyll levels in subantarctic shelf waters. J Plan Res. 33: 1304-1310

Gordon HR & Morel A (1983) Remote assessment of ocean color for interpretation of satellite visible imagery. A review. En: Barber RT, Mooers NK, Bowman MJ, Zeitzschel B (eds) Lecture notes on coastal and estuarine studies. Springer-Verlag, New York, p 114

Gregg WW, Casey NW, McClain C (2005) Recent trends in global ocean chlorophyll. Geophys Res Lett 32: doi:10.129/2004GL021808

Hama T, Miyazaki T, Ogawa Y, Iwakuma T, Takahashi M, Otsuki A, Ichimura S (1983) Measurement of Photosynthetic Production of a marine Phytoplankton population Using a Stable ^{13}C Isotope. Mar Biol 73: 31-36

Harvey HW (1934) Measurement of phytoplankton population. Journ. Mar. Biol. Assoc. 19: 761

Hasle GR (1978) Using the inverted microscope. En: Sournia A (ed) Phytoplankton manual. UNESCO, p 191-196

Hirata T, Aiken J, Hardman-Mountford, Smyth TJ, Barlow RG (2008) An absorption model to determine phytoplankton size classes from satellite ocean colour. Remote Sens Environ 112: 3153-3159

Hoepffner N & Sathyendranath S (1991) Effect o f pigment composition on absorption properties of phytoplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 73: 11-23

Hoepffner N & Sathyendranath S (1992) Bio-optical characteristics of coastal waters: Absorption spectra of phytoplankton and pigment distribution in the western North Atlantic. Limnol Oceanogr 37: 1660-1679

Holm-Hansen O, Lorenzen CJ, Holmes RW, Strickland DH (1965) Fluorometric determination of chlorophyll. J. Cons. 30: 3-15

Højerslev NK (1998) Spectral light absorption by gelbstoff in coastal waters displaying highly different concentration. En: Proceedings, Ocean Optics XIV, S.G. Ackleson and J. Campbell (eds), Office of Naval Research, Washington, DC

Hubold, G (1980a). Hydrography and plankton off southern Brazil and Rio de la Plata, August-November 1977. Atlántica 4: 1-22

Hubold, G (1980b). Second report on hydrography and plankton off southern Brazil and Rio de la Plata, autumn cruise: April-June 1978. Atlántica 4: 23-42

Jaureguizar AJ, Bava J, Carozza CR, Lasta C (2003) Distribution of Whitemouth croaker *Micropogonias furnieri* in relation to environmental factor at the Río de la Plata estuary, south America. Mar. Ecol. Prog. Ser. 255: 271-282

Jeffrey SW & Humphrey GF (1975) New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. Biochemical und Physiology Pflanzen 167: 191-194

Jeffrey SW, Mantoura RFC, Wright SW (1997) Phytoplankton pigments in oceanography. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, Paris, 661p

Jerlov, NG (1976) Marine Optics. New York, Elsevier.

Kiefer, DA (1973) Fluorescence properties of natural phytoplankton populations. Mar Biol 22: 263-269

Kirk JT (1994) Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge, UK, Cambridge University Press, 509p

Kishino M, Takahashi M, Okami N, Ichimura S (1985) Estimation of the spectral absorption coefficients of phytoplankton in the sea. Bull. Mar. Scie. 37: 634-642

Kyewalyanga M, Platt T, Sathyendranath S (1992) Ocean primary production calculated by spectral and broad-band models. Mar. Ecol. Prog. Ser. 85: 171-185

Lee ZP, Carder KL, Peacock TG, Davis CO, Mueller JL (1996) Method to derive ocean absorption coefficients from remote-sensing reflectance. Appl. Optics 33: 5721-5732

Lee, ZP, Carder, K L, Arnone, R (2002). Deriving inherent optical properties from water color: A multi-band quasi-analytical algorithm for optically deep waters. Appl. Optic 41: 5755−5772

Lee ZP, Weidemann A, Kindle J, Arnone R, Carder K L, Davis C (2007). Euphotic zone depth: Its derivation and implication to ocean-color remote sensing. J. Geophys. Res. 112: C03009. http://dx.doi.org/10.1029/2006JC003802

Le Quéré C, Harrison PH, Prentice C, Buitenhuis E, Aumonts O, Bopp L, Claustre H, Cotrim Da Cunha L, Geider RJ, Giraud X, Klaas C, Khofeld K, Legendre L, Manizza

M, Platt T, Rivkin RB, Sathyendaranath S, Uitz J, Watson A, Wolf-Gladrow D (2005) Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. Glo. Change Biol 11:1-25

Lewis MR, Horne EP, Cullen JJ, Oakey NS, Platt T (1984). Turbulent motions may control phytoplankton photosynthesis in the upper ocean. Nature 311: 49-50

Lewis MR, Warnock RE, Platt T (1985) Absorption and photosynthetic action spectra for natural phytoplankton populations: implications for production in the open ocean. Limnol. Oceanogr. 30: 794-806

Longhurst A, Sathyendranath S, Platt T, Caverhill C (1995) An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. J. Plankton Res. 17:1245-1271

Lutz VA & Carreto JI (1991) A new spectrofluorometric method for the determination of chlorophylls and degradation products and its application in two frontal areas of the Argentine Sea. Cont Shelf Res 11: 433-451

Lutz VA, Sathyendranath S, Head FJH (1996) Absorption coefficient of phytoplankton: regional variations in the North Atlantic. Mar. Ecol. Prog. Ser. 135:197-213

Lutz VA, Subramaniam A, Negri MR, Silva RI, Carreto JI (2006) Annual variations in bio-optical properties at the "Estación Permanente de Estudios Ambientales (EPEA)" coastal station, Argentina. Cont. Shelf Res. 26:1093-1112

Lutz VA, Segura V, Dogliotti AI, Gagliardini DA, Bianchi A, Balestrini CE (2010) Primary Production in the Argentine Sea during spring estimated by field and satellite models. J Plankton Res 32:181-195

Mandelli, EF (1965). Contribución al conocimiento de la producción orgánica primaria en aguas Sub-Antárticas (Océano Atlántico Sud-Occidental). Suplemento 37: 399-407

Mandelli, EF & Orlando AM (1966). La producción orgánica primaria y las características fisicoquímicas de la corriente de las Malvinas. Bol Ser Hidrogr Nav 3(3): 185-196

Marañón E, Holligan PM, Varela M, Mouriño B, Bale AJ (2000) Basin-scale variability of phytoplankton biomass, production and growth in the Atlantic Ocean. Deep Sea Res. 47: 825-857

Margalef, R (1963). Modelos simplificados del ambiente marino para el estudio de la sucesión y distribución del fitoplancton y del valor indicador de sus pigmentos. Invest. Pesq. 23:11-52

Margalef R & Ballester A. (1967). Fitoplancton y producción primaria de la costa catalana, de junio de 1965 a junio de 1966. *Inv. Pesq.* 31: 165-182

Maritorena S, Siegel DA, Peterson AR (2002) Optimization of a semianalytical ocean color model for global-scale applications. Appl. Opt. 41: 2705-2714

Matano RP & Palma ED (2008) On the Upwelling of Downwelling Currents. J Phys Oceanogr. 38: 2482-2500

Mitchell BG (1990) Algorithms for determining the absorption coefficient of aquatic particulates using the quantitative filter technique (QFT). En: Spinrad RW (ed) Ocean Optics X p137-148

Morel A & Prieur L (1977) Analysis of variations in ocean color. Limnol. Oceanogr. 22:709-722

Morel A & Bricaud A (1981) Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium, and application to specific absorption of phytoplankton. Deep-Sea Research 28: 1375-1393

Morel A & Antoine D (2002) Small critters-big effects. Science 296: 1980-1982

Moreno D, Pérez Marrero J, Morales J, Llerandi García C, Villagarcía Úbeda MJ, Rueda MJ, Llinás O (2012) Phytoplankton functional community structure in Argentinian Continental shelf determined by HPLC pigment signature. Estuar Coast Shelf Sci 100: 78-81

Nair A, Sathyendaranath S, Platt T, Morales J, Stuart V, Forget M, Devred E, Bouman HA (2008) Remote sensing of phytoplankton functional types. Remote Sens Environ 112: 3366-3375

Negri RN, Carreto JI, Benavides HR, Akselman R, Lutz VA (1992) An unusual bloom of *Gyrodinium* cf. *aureolum* in the Argentine sea: community structure and conditioning factors. J Plankton Res 14: 261-269

Negri RN (1993) Seminario taller sobre la dinámica marina y su impacto en la productividad de las regiones frontales del Mar Argentino. INIDEP Inf. Téc. 1:7

Odriozola AL, Varela R, Hu C, Astor Y, Lorenzoni L, Müller-Karger, F (2007) On the absorption of light in the Orinoco River plume. Cont. Shelf Res. 27: 1447-1464

Omachi CY, Garcia VMT, Garcia CAE, Campos EJ (2010) Distribuicao espaco-temporal da estrutura da comunidade fitoplanctónica na Patagonia En: AOCEANO (ed) III Congresso Brasileiro de Oceanografia-CBO'2010, p161-164

Palma ED, Matano RP, Piola AR (2008) A numerical study of the Southwestern Atlantic Shelf circulation: Stratified ocean response to local and offshore forcing. J. Geophys. Res. 113:C11010

Piola A & Rivas AL (1997) Corrientes en la plataforma contienetal. En: Boschi (ed) En: Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las caracteristicas ambientales, Vol 1. Inst. Nac. Inv. Des. Pesq. (INIDEP) Mar del Plata, Argentina 222 p

Piola AR, Romero, SI, Zajaczkovski U (2008) Space–time variability of the Plata plume inferred from ocean color. Cont. Shelf Res. 28:1556-1567

Platt T & Gallegos CL (1980) Modeling primary production. En: Falkowski, P.G. (ed). Primary Productivity in the Sea. Plenum, New York, p 339-362

Platt T, Gallegos CL, Harrison WG (1980) Photoinhibition and photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. J Mar Res 38: 687-701

Platt T, Rao DVS, Irwin B (1983) Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean. Nature 300: 702-704

Platt T (1986) Primary production of the ocean water column as a function of surface light intensity: algorithms for remote sensing. Deep Sea Res 33: 149-163

Platt T, Sathyendranath S (1988) Oceanic Primary Production: Estimation by Remote Sensing at Local and Regional Scales. Science 241:1613-1620

Platt T, Sathyendranath S, Ravindran P (1990) Primary production by phytoplankton: analytic solutions for daily rates per unit area of water surface. Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biol Scie. 241: 101-111

Platt T, Sathyendranath S, UIloa O, Harrison WG, Hoepffner N, Goes J (1992) Nutrient control of phytoplankton photosynthesis in the Western North Atlantic. Nature 356: 229-231

Platt T & Sathyendaranath S (1993) Estimators of Primary Production for Interpretation of Remotely Sensed Data on Ocean Color. J. Geophys. Res. 98: 14,561-514,576

Pope RM & Fry ES (1997) Absorption spectrum (380-700 nm) of pure water: II. Integrating cavity measurements. Appl Optic 36: 8710-8723

Preisendorfer RW (1960) Application of radiative transfer theory to ligth measurements in the sea. Radiant Energy in the Sea. Boulder, Colorado: International Union of Geodesy and Geophysics: 11-30

Preisendorfer RW (1976) Hydrologic Optics (1st ed., Vol. V. Properties). Honolulu, Hawaii: U.S. Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, Environmental

Prézelin BB, Bidigare RR, Matlick HA, Putt M, Ver Hoven B (1987) Diurnal patterns of size-fractionated primary productivity across a coastal front. Mar. Biol. 96: 563-574

Prieur L. & Sathyendaranath S. (1981) An optical classification of coastal and oceanic waters based on the specific spectral absorption curves of phytoplankton pigments, dissolved organic matter, and other particulate materials. Limnol. Oceanogr. 26: 671-689.

Raitsos DE, Lavender SJ, Maravelias CD, Haralabous J, Richardson A, Reid PC (2008) Identifying four phytoplankton functional types from space: An ecological approach. Limnol Oceanogr 53: 605-613

Reta R (2009). Delimitación de la profundidad de la capa de mezcla en la plataforma patagónica austral. Campañas GEF I, II y III. VII Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina. 30 November-4 December, 2009

Reta R (2010) El ecosistema de la plataforma patagónica austral durante el verano, marzo-abril 2000. Estimación de la biomasa fitoplanctónica a partir de la distribución de clorofila *a*. Rev. Invest. Desarr. Pesq. 20: 5-18

Rivas AL, Dogliotti AI, Gagliardini DA (2006) Seasonal variability in satellite-measured surface chlorophyll in the Patagonian Shelf. Cont Shelf Res 26: 703-720

Romero SI, Piola AR, Charo M, Garcia CAE (2006) Chlorophyll-a variability off Patagonia based on SeaWiFS data. J. Geophys. Res 111: C0521 http://dx.doi.org/10.1029/2005JC003244

Roy S, Llewellyn CA, Egeland ES, Johnsen G (2011) Phytoplankton Pigments. Cambridge University Press, 845p

Sabatini M & Álvarez Colombo GL (2001) Seasonal pattern of zooplankton biomass in the Argentinian shelf off Southern Patagonia (45º-55ºS). Sci. Mar. 65:21-31

Sabatini M, Reta R, Matano R (2004) Circulation and zooplankton biomass distribution over the southern patagonian shelf during late summer. Cont. Shelf Res. 24:1359-1373

Sabatini M, Akselman R, Reta R, Negri MR, Lutz VA, Silva C, Segura V, Gil MN, Santinelli NH, Sastre AV, Daponte C, Antacli JC (2012) Spring plankton communities in the southern Patagonian shelf: Hydrography, mesozooplankton patterns and trophic relationships. J Mar Syst 94: 33-51

Sasaki H, Miyamura T, Saitoh S, Ishizaka J (2005) Seasonal variation of absorption by particles and colored dissolved organic matter (CDOM) in Funka Bay, southwestern Hokkaido, Japan. Estuar. Coast. Shelf Sci. 64: 447-458

Sathyendranath S, Lazzara L, Prieur L (1987) Variations in the spectral values of specific absorption of phytoplankton. Limnol Oceanogr 32: 403-415

Sathyendranath S & Platt T (1988) The Spectral Irradiance Field at the Surface and in the Interior of the Ocean: A Model for Applications in Oceanography and Remote Sensing. J Geophys Res 93: 9270-9280

Sathyendranath S, Platt T, Caverhill CM, Warnock RE, Lewis MR (1989) Remote sensing of oceanic primary production: computations using a spectral model. Deep Sea Res 36: 431-453

Sathyendranath S, platt T, Horne EPW, Harrison WG, Ulloa O, Outerbridge R, Hoepffner N (1991) Estimation of new production in the ocean by compound remote sensing. Nature 353:129-133

Sathyendranath S, Watts LJ, Devred E, Platt T, Caverhill C, Maass H (2004) Discrimination of diatoms from other phytoplankton using ocean-colour data. Mar Ecol Prog Ser 272: 59-68

Schloss IR, Ferreyra ME, Almandoz GO, Codina R, Bianchi A, Balestrini CE, Ochoa HA, Ruiz Pino D, Poisson A (2007) Role of plankton communities in sea-air varition in pCO2 in the SW Atlantic Ocean. Mar Ecol Prog Ser 332: 93-106

Segura V, Lutz VA, Dogliotti AI, Silva R, Negri R, Akselman R, Benavides H (2013). Phytoplankton Types and primary production in the Argentine Sea. Mar Ecol Prog. Ser. 491:15-31.

Silva RI, Negri R, Lutz V (2009) Summer succession of ultraphytoplankton at the EPEA coastal station (Northern Argentina). J Plankton Res 31: 447-458

Sosik HM & Mitchell BG (1994) Effects of temperature on growth, light absortion , and quantum yield in *Dunaliella Tertiolecta*(Chlorophyceae). J. Phycol. 30:833-840

Stuart V, Sathyendranath S, Head EJH, Platt T, Irwin B, Maass H (2000) Bio-optical characteristics of diatoms and prymnesiophyte populations in the Labrador Sea. Mar Ecol Prog Ser 201: 91-106

Subramaniam A, Carpenter EJ, Karentz D, Falkowski PG (1999) Optical properties of the marine diazotrophic cyanobacteria Trichodesmium spp.; I -absorption and spectral photosynthetic characteristics. Limnol Oceanogr 44: 608-617

Throndsen J (1978) Productivity and abundance of ultra- and nanoplankton in oslofjorden. Sarsia 63: 273-284

Tiwari SP & Shanmugam P (2011) An Optical model for the remote sensing of coloured dissolved organic matter in the coastal/ ocean waters. Estuar. Coast. Shelf Sci. 93 (4): 396-402

Tomas CR (1997) Identifying marine phytoplankton. Academic Press, San Diego

Uitz J, Claustre H, Morel A, Hooker S (2006) Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment based on surface chlorophyll. J Geophys Res III: doi: 10.1029/2005JC003207

Uitz J, Huot Y, Bruyant F, Babin M, Claustre H (2008) Relating phytoplankton photophysiological properties to community struccture on large scales. Limnol Oceanogr 53: 614-630

Villafañe VE, Barbieri ES, Helbling EW (2004 a) Annual patterns of ultraviolet radiation effects on temperate marine phytoplankton off Patagonia, Argentina. J. Plankton Res. 26: 167-174

Villafañe VE, Marcoval A, Helbling EW (2004 b) Photosynthesis versus irradiance characteristics in phytoplankton assemblages off Patagonia (Argentina): temporal variability and solar UVR effects. Mar. Ecol. Prog. Ser. 284: 23-34

Zhai L, Tang C, Platt T, Sathyendranath, S (2011) Ocean response to attenuation of visible light by phytoplankton in the Gulf of St. Lawrence. J. Mar. Syst. 88: 285-297