VARIABILIDAD TEMPORAL DE LA PRODUCCIÓN PRIMARIA FITOPLANCTÓNICA EN LA ESTACIÓN CATS (*CARIBBEAN TIME SERIES STATION*): CON ÉNFASIS EN EL IMPACTO DE LA MAREA INTERNA SEMIDIURNA SOBRE LA PRODUCCIÓN

por

Edwin Alfonso Sosa

Tesis sometida en cumplimiento parcial
de los requisitos para el grado de

DOCTOR EN FILOSOFIA
en
CIENCIAS MARINAS

UNIVERSIDAD DE PUERTO RICO
RECINTO UNIVERSITARIO DE MAYAGUEZ
2001

Aprobado por:

Fernando Gilbes, Ph.D. Miembro, Comité Graduado	14 Dic. 2001 Fecha
José M. López, Ph.D. Miembro, Comité Graduado	13 Dic. 2001 Fecha
Aurelio Mercado, M.S. Miembro, Comité Graduado	14 diciembre 2001 Fecha
Julia Morell, M.S. Miembro, Comité Graduado	17 Dic. 01 Fecha
Jorge E. Capella, Ph.D. Presidente, Comité Graduado	17/12/01 Fecha
José R. López, Ph.D. Representante de Estudios Graduados	17 Dic 01 Fecha
Nilda Aponte, Ph.D. Director del Departamento	17 Dic 2001 Fecha
L. Antonio Estévez, Ph.D. Director de Estudios Graduados	10 de diciembre de 2001 Fecha

Abstract

From 1995 to 2000, daily integrated, water column phytoplankton primary production was estimated on a monthly basis at the CaTS (Caribbean Time-Series Station, 17°36'N, 67°00'W) using available algorithms that relate phytoplankton photosynthetic pigment biomass and available photosynthetic radiation (PAR). Radiocarbon experiments using a photosynthetron were conducted to generate P vs. E (photosynthesis vs. irradiance) curves from which to obtain the photosynthetic parameters α^B, the Maximum Light Utilization Coefficient (from 0.01 to 0.19 ([mg C mg chla^{-1} hr^{-1}] [µEinstein m^{-2} sec^{-1}]$^{-1}$) and P^B_S, the Potential Maximum Photosynthetic Rate (from 0.56 to 3.49 mg C m^{-3}hr^{-1}). Average daily integrated primary production was between 132 and 750 mg C m^{-2} d^{-1}. Annual production was 149 g C m^{-2} yr^{-1} and showed maxima in April, July, October and November. SeaWiFS derived chlorophyll-a concentrations for the Northeastern Caribbean Sea followed the same pattern. Increases in primary production were associated to large P^B_S (or P^B_m), α^B and $\bar{a}^*_{ph}$ values during maximum influence of Amazon and Orinoco River plume waters. A deeper euphotic layer was observed from February to April and in July reaching down to 166 m. Maximum solar irradiance at the end of April and a deep euphotic layer allow maximum light penetration that can easily reach the deep chlorophyll-a maximum located near 100 m. High vertical diffusivity values, $\kappa_d > 6 \times 10^{-3}$ m^{-2}s^{-1}, were measured between SEP-DEC 1997 and MAY-OCT 2000 in oceanic waters of the Mona Passage. These elevated diffusivities are associated with the presence of locally generated internal waves of semidiurnal frequency, with a reduction of the Richardson number at the base of the pycnocline, and with increased coastal seiches activity over the southwest coast of Puerto Rico. The patterns of activity are strictly correlated with the lunar cycle and with changes in the stratification of the Caribbean Surface Water (CSW). Increases in the stratification of the water column are due to the influence of the Amazon and

Orinoco Rivers. Under the proper astronomical forcing and vertical stratification conditions energy from the barotropic tide at or near the shelf break is transferred offshore towards the generation of internal tides and shoreward into the platform waters consequently increasing the coastal seiche activity. Internal tides of near-semidiurnal frequencies were observed in the euphotic zone. The maximum observed height (crest to trough) was 26 m. Maximum concentrations of chlorophyll-a (1.2 mg Chl-a m^{-3}) occurred near the crest during high upward velocities (> 40 m h^{-1}). Additionally, increases in vertical eddy diffusivity above 6 x 10^{-3} m^2 s^{-1} were observed one hour before the arrival of the internal tide trough. The development of K-H instabilities during the breaking of the internal tide can explain the formation of high diffusivity patches. Inside the patches (κ_d > 0.004 m^2 s^{-1}) increments in primary productivity of the order of 0.05 mg C m^{-3} h^{-1} were measured. The patches generated a NO_3 flux equal to 1.058 x 10^{-4} mmol m^{-2} s^{-1} and can sustain a new production equal to 724 mg C m^{-2} d^{-1} or 264 g C m^{-2} yr^{-1}. These numbers are much higher than the estimates attributed to mesoscale eddies. Higher values of primary productivity were observed near the wave trough, than those observed during periods of maximum solar irradiance at noon. Significant changes in the attenuation coefficient (from 0.03 m^{-1} to 0.05 m^{-1}) for the following SeaWiFS bands: 412, 443, 490 and 512 nm corresponded to events of maximum upward velocities and higher diffusivity. These processes seem to be easy to detect in oceanic waters, out of the influence from high nutrient load waters due to river discharge.

Resumen

La integración vertical a lo largo de todo el día, de la productividad primaria del fitoplancton se estimó mensualmente entre el 1995 y el 2000 en la estación serial del programa CaTS *(Caribbean Time-Series Station,* 17°36'N, 67°00'0) usando los algoritmos disponibles que relacionan la biomasa fotosintética del fitoplancton y la irradianza disponible para fotosíntesis (PAR). Mediante incubaciones en un fotosintetrón usando radiocarbono, ^{14}C, generamos curvas de irradianza contra la tasa de fotosíntesis (curvas P-E) para obtener los parámetros fotosintéticos: α^B, coeficiente de utilización máxima de la luz, y P^Bs, el potencial máximo de la tasa de fotosíntesis. La producción integrada promedio osciló entre 132 y 750 mg C $m^{-2}d^{-1}$. La producción anual es alrededor de 149 g C m^{-2} $año^{-1}$ y muestra una distribución con máximos cerca de abril, julio, octubre y noviembre. Concentraciones de clorofila-a del Noreste del Mar Caribe determinadas por el teledetector satelital SeaWiFS imitan el mismo patrón. Aumentos en productividad primaria se asocian a valores altos de P^B_S (ó P^B_m), α^B y $\bar{a}^*_{ph}$ durante las épocas de mayor influencia de las aguas dispersas del Río Amazonas y Orinoco. Una capa eufótica más profunda se observó entre febrero y abril y en julio que alcanzaba hasta 166 m de profundidad. A finales de abril una irradianza solar máxima y una capa eufótica profunda permiten que la penetración de la luz sea máxima y alcance fácilmente el máximo profundo de clorofila-a, localizado cerca de los 100 m de profundidad. Valores altos de difusividad vertical, $\kappa_d > 6 \times 10^{-3}$ m^2s^{-1}, se registraron entre septiembre y diciembre del 1997 y mayo y octubre del 2000 en aguas oceánicas del Canal de Mona. Estas difusividades altas están asociadas a la presencia de ondas internas de frecuencia semidiurna que se generan localmente en nuestras aguas, a la reducción en el número de Richardson y los aumentos en la actividad de seiches en la costa suroeste de Puerto Rico. Los patrones de alta actividad están estrictamente correlacionados con el ciclo lunar y con cambios en la estratificación del agua

superficial del Caribe. Aumentos en la estratificación en la columna de agua se deben a la influencia del Río Amazonas y Orinoco. Bajo las condiciones astronómicas y de estratificación apropiadas, la energía de la marea barotrópica en y cerca del veril es transferida fuera de la costa para la generación de la marea interna y hacia las aguas de la plataforma insular provocando aumentos en la actividad de seiches costeros. La marea interna de frecuencia semidiurna se observó en la zona eufótica. La altura máxima (cresta-valle) observada fue 26 m. En la cresta durante velocidades ascendentes máximas (> 40 m h^{-1}) aparecieron concentraciones máximas de clorofila-a (1.2 mg Chl-a m^{-3}). Además, aumentos en la difusividad vertical turbulenta por encima de los 6 x 10^{-3} m^2 s^{-1} precedieron por una hora la llegada del valle de la marea interna. El desarrollo de la inestabilidad K-H durante el rompimiento de la marea interna puede explicar la formación de parches de alta difusividad. Dentro de los parches (κ_d > 0.004 m^2 s^{-1}) se observaron aumentos en producción primaria del orden de 0.05 mg C m^{-3} h^{-1}. Los parches generaron un flujo de NO_3 igual a 1.058 x 10^{-4} mmol m^{-2} s^{-1} y que puede sostener una producción nueva de 724 mg C m^{-2} d^{-1} ó 264 g C m^{-2} año^{-1}. Estos números son mucho más altos que los que se le atribuyen a los vórtices de mesoescala. Valores más altos de productividad primaria se observaron en el valle de la marea interna que durante el periodo de irradianza solar máxima al mediodía. Se detectaron cambios significativos en el coeficiente de atenuación (de 0.03^{-1} hasta 0.05 m^{-1}) para las siguientes bandas de SeaWiFS: 412, 443, 490 y 512 nm. Estos procesos pueden detectarse fácilmente en las aguas oceánicas fuera de la influencia de aguas costeras con una carga alta en nutrientes debido a la descarga de ríos.

Derechos de Autor Reservados © 2001 por Edwin Alfonso Sosa

Hortensia Sosa y Luz E. Butler

Por su apoyo, motivación y porque siempre respetaron mi anhelo de convertirme en un científico.

Carmen E. Pérez

Persona muy especial, a la que amo profundamente y que me ha apoyado durante estos últimos y muy difíciles años.

A ustedes les dedico humildemente este trabajo.

Agradecimientos

Este trabajo es el resultado del trabajo conjunto de investigadores, estudiantes graduados y personal del Departamento de Ciencias Marinas que durante los últimos 10 años han apoyado mi formación científica. Quiero agradecer a mi compueblano el Dr. Hernández Ávila por recibirme y guiarme en mis primeros pasos en el Departamento de Ciencias Marinas. También al Prof. Aurelio Mercado, al que le debo mis conocimientos básicos de oceanografía física. Quiero agradecer a las dos personas más importantes en mi formación como oceanógrafo y en el desarrollo de este trabajo, al Dr. José M. López y al Dr. Jorge Capella. El Dr. López mediante la implantación de la infraestructura, técnicas y metodología necesarias para medir la productividad primaria usando radiocarbono y sustentada con el modelo de curva P-I del Dr. Trevor Platt, ha permitido hacer medidas rápidas y sensitivas de los cambios en productividad en el Mar Caribe. Sin su iniciativa este trabajo no hubiera sido posible. El apoyo del Dr. Capella es invaluable. Su tenacidad en promover el estudio de la oceanografía física en el océano profundo es una contribución muy importante. Su proyecto para estudiar los patrones de corriente en el Canal de Mona hizo posible obtener datos de corrientes de alta calidad que permitieron por primera vez revelar la importancia de la marea interna como mecanismo capaz de generar cambios en el flujo de carbono y nitrógeno en el océano oligotrófico. Quiero agradecer al Profesor Julio Morell y al Dr. Jorge Corredor que junto a otros investigadores mantienen las visitas a la estación CaTS mes tras mes. Este es un esfuerzo titánico que ha permitido la generación de series de tiempo importantísimas para entender los procesos biogeoquímicos en el Mar Caribe y en el Océano Global. Extiendo mi agradecimiento al Dr. Fernando Gilbes, al Dr. Roy Armstrong y al Sr. Angel Dieppa por apoyar el aspecto bio-óptico y de teledetección satelital, ambos componentes esenciales de esta disertación. Agradecemos la labor del Capitán Héctor Pagán y a la tripulación del R/V Chapman, también al Capitán Dennis Corales por su apoyo técnico y operación del

R/V Sultana. Agradezco al Sr. Harry Justiniano por proveer asistencia técnica en el área de computadoras.

Esta investigación recibió apoyo económico de NASA EPSCoR *Tropical and Atmospheric Science Center (TASC)* Núm. NAGW-3926, NCC5-252, del *Office of Naval Research (ONR)* y el programa Título V. El documento comenzó a escribirse mientras E. Alfonso era apoyado por NASA EPSCOR Núm. NCC5-407 y NASA EPSCOR TASC Núm. NCC5-215. Durante el último semestre recibió apoyo de *NSF Minority Graduate Education Program (MGE)*

Tabla de Contenidos

Lista de Tablas…….xiv
Lista de Figuras.……..…….xvi
Lista de Acrónimos y Símbolos...……...xxv
Lista de Apéndices..…….xxviii
1 Introducción..……...1
2. Revisión de Literatura……...…….. 7
2.1. Conceptos fundamentales de la producción primaria……...8
2.1.1. Modelos de productividad del fitoplancton……...8
2.1.2. Metodología para medir la productividad primaria…….26
2.1.3. Productividad primaria estimada por fluorescencia natural……33
2.1.4. Productividad primaria tele-detectada desde el espacio……..41
2.2. Medidas de productividad en el Océano Global……46
2.2.1. Medidas en los océanos: Atlántico, Antártico, Pacífico y el Mar Caribe….…….46
2.2.2. Series de tiempo de productividad primaria (BATS y HOT)……..52
2.2.3. Medidas de productividad primaria en el Mar Caribe……..…58
2.3. Factores físicos que afectan la productividad…….……63

2.3.1. Ondas internas, fitoplancton y productividad primaria……..64

2.3.2. Vórtices, fitoplancton y productividad primaria…….80

3. Descripción del área geográfica donde se desarrolla el proyecto…….86

3.1. Descripción de las estaciones CaTS, ADCP1 e InWaPE...……..…….86

3.2. Descripción de la marea barotrópica alrededor de Puerto Rico.……...90

4. Metodología..……93

4.1. Incubación con radiocarbono (^{14}C)……...94

4.2. Curvas P-E...…….98

4.3. Procedimiento para conseguir la tasa diaria de producción primaria fitoplanctónica……...99

4.4. Método para medir la marea interna y su impacto sobre la productividad primaria……....101

4.5. Simulación de la productividad primaria durante el paso de la marea interna……..105

5. Resultados y Discusión……...107

5.1. Sensitividad de los estimados de productividad primaria……....110

5.1.1. Sensitividad a cambios en los parámetros fotosintéticos.……110

5.1.2. Sensitividad a cambios en la distribución vertical de la Clorofila-a.……...125

5.2. Patrón anual de la producción primaria en CaTS y de la concentración de clorofila-a en el Mar Caribe Nororiental…….139

5.2.1. Patrón anual de la producción primaria en CaTS……..141

5.2.2. Patrón anual de la clorofila-a en el Noreste del Mar Caribe.….....147

5.2.3. Patrón anual de los parámetros fotosintéticos de la curva P-E.....158

5.2.4. Patrón anual de cambio en propiedades ópticas aparentes……....162

5.2.5. Comparación de medidas de producción en CaTS con medidas similares realizadas en el pasado y en otras estaciones seriales: BATS y HOT.....167

5.2.6. Simulación de la producción primaria en CaTS utilizando una curva Gausiana para representar el perfil de clorofila-a……..……170
5.2.7. Discusión……...183
5.3. Determinar la importancia de la marea interna en modular la producción primaria...……..190
5.3.1. Crucero InWaPE..……196
5.3.2. Crucero de 24 horas en la estación CaTS.……....208
5.3.3. Crucero *Mona Challenge* (Estación ADCP1)……..219
5.3.4. Discusión de los hallazgos en los Cruceros: InWaPE, *Mona Challenge*, CaTS 24-horas y las implicaciones de esos hallazgos..……234
5.3.5. Cambios en productividad primaria en ADCP1 y CaTS inducidos por el paso de una marea interna simulada y su comparación con los hallazgos de los cruceros…….……..243
6. Conclusión.....……264
7. Recomendaciones……...269
Bibliografía……...272
Apéndice A Productividad primaria y parámetros fotosintéticos con error estándar (ES) registrados en la estación CaTS, entre noviembre 1995 hasta octubre 2000.....290
Apéndice B Los valores de esta tabla junto con los parámetros fotosintéticos de la tabla 1 en el Apéndice A son los valores de entrada que se aplicaron al modelo para calcular productividad primaria en CaTS……..…….……293
Apéndice C Valores de entrada que se utilizaron en la simulación para calcular la productividad primaria en CaTS y cuyos resultados se presentaron en la sección 5.2.6…….....296

Apéndice D *Coastal seiches, internal tide generation, and diapycnal mixing off Puerto Rico* ……..……...297
Apéndice E *Internal tide-induced variations in primary productivity and optical properties in the Mona Passage, Puerto Rico*……347
Apéndice F Glosario …….403

Lista de Tablas

Núm. Tabla **Página**

1. Coeficientes peso para un polinomio de orden 5……..23
2. Profundidad (m) de la capa eufótica y mezclada. Datos de CaTS de Dieppa (1996) y Hernández (1995)..……..24
3. Métodos para estimar productividad primaria en el océano y las escalas nominales de tiempo donde los resultados aplican……...27
4. Valores de las constantes empíricas de las ecuaciones 37-41 y su procedencia……...36
5. Producción primaria en otras regiones…….46
6. Producción integrada en la columna de agua para diferentes zonas del Caribe durante abril y mayo..…….62
7. Propiedades de la onda interna modelada por Kamykowski (1974)……70
8. Configuración del ADCP.....103
9. Producción primaria promedio con su desviación estándar (DE) para cada mes del año en la estación CaTS.....142
10. Concentración de la clorofila-a promedio para cada mes del año en CaTS.....154
11. Promedios de los parámetros fotosintéticos de la curva P-E (alfa, beta y P^B_S) para cada mes del año y con sus respectivas desviaciones estándar (DE).....161
12. Valores de irradianza PAR donde comienza a saturarse la curva P-E, E_K(PAR) y el número de asimilación, P^B_M.....161
13. El promedio del coeficiente de atenuación vertical de la irradianza descendente PAR, K_d(PAR), el límite de una profundidad óptica (Zopt) y el fondo de la capa eufótica (Zeu) registrados en la estación CaTS.....166

14. Valores de producción primaria y de la profundidad de la capa eufótica en CaTS generados por la simulación.....181
15. Concentración de NO_3 en CaTS (19/OCT/2000).....194
16. Valores de producción primaria (PP) en CaTS generados por la simulación en ausencia y presencia de la marea interna semidiurna de 20 m de amplitud (40 m de altura cresta-valle).....255
17. Cambios en producción primaria (PP) provocados por el desplazamiento vertical del fitoplancton y por el flujo de nutrientes durante el paso de la marea interna.....263
18. Productividad primaria y parámetros fotosintéticos con error estándar (ES) registrados en la estación CaTS, entre noviembre 1995 hasta octubre 2000.....290
19. Los valores de esta tabla junto con los parámetros fotosintéticos de la tabla 1 en el Apéndice A son los valores de entrada que se aplicaron al modelo para calcular productividad primaria en CaTS.....293
20. Valores de entrada que se utilizaron en la simulación para calcular la productividad primaria en CaTS y cuyos resultados se presentaron en la sección 5.2.6.....296

Lista de Figuras

Núm. Figura **Página**

1. Todos los perfiles de productividad primaria en la estación BaTS entre diciembre del 1995 hasta diciembre del 1998...……. 53
2. Serie de tiempo de producción primaria de BaTS……...……...54
3. Todos los perfiles de productividad primaria en la estación ALOHA del programa HOT entre enero del 1988 hasta agosto del 1994.....56
4. Serie de tiempo de producción primaria de ALOHA……..…….. 57
5. (Superior) Primera serie de tiempo de producción primaria utilizando radiocarbono. (Inferior) Perfil de productividad primaria construida con datos de varias estaciones al sur de Puerto Rico durante un año (enero1980-febrero 1981)…….59
6. Fotografía del Canal de la Mona tomada por un astronauta en junio de 1983 (misión STS-007) que muestra la interacción de las ondas internas con la plataforma insular al oeste de Puerto Rico...67
7. Perfil de σ_t de la estación CaTS en octubre…….……...71
8. Onda interna de periodo semidiurno que se propaga a lo largo del picnoclino (línea punteada).....74
9. Vista transversal muestra la deflexión de la isopicna durante el paso de un vórtice anti-ciclónico…….…….…….…….83
10. Valores altos de la productividad primaria diaria en la periferia de un vórtice anticiclónicos (diámetro del vórtice ~ 220 km) al sur de Republica Dominicana y Puerto Rico centrado en 17° N, 69° W …….....……84

11. Giros anticiclónicos detectados por TOPEX/ERS2, que se propagan a través del Mar Caribe desplazando la superficie del mar alrededor de 20 cm.....85
12. Localización de las estaciones ADCP1, InWaPE y CaTS.....88
13. Un transepto a lo largo del meridiano 67° W (entre los 17-18° N) muestra que las pendientes menores de 1° están confinadas a la plataforma y el fondo abisal.....89
14. Carta de marea del componente semidiurno (M_2).....91
15. Mapa global de los valores del recíproco del número de forma (1/F).....92
16. Esquema que resume los pasos más importantes necesarios para estimar la productividad primaria.....97.
17. (Superior) Curva P-E cuando cambiamos solo el parámetro alfa y dejamos beta y P^B_S constantes. (Inferior) Curva P-E cuando aumenta beta y permanecen alfa y P^B_S constantes.....109
18. Distribución del fitoplancton y de la irradianza al mediodía.....111
19. Simulación de cambios en el perfil de productividad primaria a medida que incrementamos primero alfa por 0.05 y luego por 0.1 unidades. 113
20. Simulación de cambios en el perfil de productividad primaria a medida que incrementamos beta por 0.001 unidades.....116
21. Simulación de cambios en el perfil de productividad primaria a medida que incrementamos P^B_S por 0.5 y 1.0 unidades.....117
22. Trayectoria de la productividad primaria entre 0-200 m a lo largo del día.....119
23. Curva de productividad primaria entre 0-200 m a lo largo del día.....120
24. Gráfico similar a los dos anteriores, pero esta vez se mantuvo el valor de alfa y beta constantes.....121

25. Integral de la curva P-E (ecuación 9) cuando aumentamos el valor de alfa (superior), de beta (centro) y del parámetro P^B_S (inferior) por 0.001 unidades.....123
26. Derivadas normalizadas de las curvas que se presentaron en la figura anterior.....124.
27. E_d(PAR) y PP para varias posiciones del pico de clorofila-a: 0, 40 y 110 metros.....128
28. (Superior) La producción primaria (mg C m^{-2} d^{-1}) en los primeros 200 m, es modulada por la profundidad del pico de clorofila (Zm). (Inferior) La profundidad del pico también controla la profundidad de la capa eufótica.....130
29. E_d(PAR) y PP para anchos variados del pico de clorofila-a: 10, 40 y 100 metros.....131
30. (Superior) La producción primaria (mg C m^{-2} d^{-1}) en los primeros 200 m, es modulada por el ancho del pico de clorofila (sigma). (Inferior) Aumentos en anchura trajeron como resultado un aumento progresivo en la profundidad de la capa eufótica, Zeu.....133
31. Ed(PAR) y PP para varias amplitudes del pico de clorofila-a: 0.2, 1 y 2 mg m^{-3}.....134
32. (Superior) La producción primaria (mg C m^{-2} d^{-1}) en los primeros 200 m, es modulada por la amplitud del pico de clorofila (A). (Inferior) Aumentos en la amplitud del pico de clorofila-a redujeron progresivamente la profundidad de la capa eufótica, Zeu.....135

33. (Superior) Un perfil de clorofila-a a una profundidad de 20 metros, con una anchura de 10 metros y con una amplitud de 0.5 mg m^{-3}, posee las propiedades idóneas para que se forme una capa eufótica profunda. (Inferior) En cambio un perfil localizado a una profundidad de 80 m, con anchura de 40 metros y una amplitud de 2 mg m^{-3} reduce la capa eufótica hasta 80 metros de profundidad, pero la productividad aumentó por 420 mg C m^{-2} d^{-1}.....137
34. Esta vez el máximo de producción primaria se obtuvo cuando el pico de clorofila-a se encontraba a una profundidad de 30 m. La producción primaria aumentó hasta 1051 mg C m^{-2} d^{-1}.....138
35. Valores de producción primaria en la estación CaTS registrados entre los años 1995 hasta el 2000.....141
36. Climatología anual de la productividad primaria en la estación serial del programa CaTS.....143
37. Curva P-E correspondiente a una muestra de 25 m incubada a finales de octubre.....145
38. Curva P-E correspondiente al mes de abril.....146
39. Mapa de clorofila-a del Caribe Oriental del 13 de abril de 1999 es representativo de la época cuando la influencia del Rió Orinoco sobre el Mar Caribe es menor.....148
40. Mapa de clorofila-a del Caribe Oriental del 31 de octubre de 1998 durante el periodo de mayor influencia del Río Orinoco sobre el Mar Caribe.....149
41. Concentración de clorofila-a (mg m^{-3}) alrededor de CaTS (16 km x 16 km) tele-detectada por SeaWiFS.....150
42. Distribución espacio-temporal de la concentración de clorofila-a (mg m^{-3}) en el Caribe oriental.....152

43. Integración vertical de la concentración de clorofila-a desde 1 m hasta los 200 m (expresado en mg m^{-2}).....153
44. Patrón anual de la concentración de clorofila-a en superficie en CaTS.....157
45. Los parámetros fotosintéticos: α^B, β^B y P^B_S cambian durante el año provocando a su vez cambios en el estimado de producción primaria PP).....159
46. Irradianza incidente sobre la superficie del mar (modelada) en CaTS para un cielo sin nubes (línea punteada) y con nubes (línea continua).....164
47. Profundidad de la capa eufótica (Zeu) definida como el límite inferior de la capa donde está contenido el 99.9% de la irradianza que penetra la superficie del mar.....165
48. Comparación de medidas de productividad primaria (g C m^{-2} $año^{-1}$) tomadas en Bermuda (BATS), Hawaii (HOT) y CaTS (Caribe).....169
49. Ajuste de una curva Gausiana al perfil de clorofila-a registrado en CaTS a finales de septiembre del 1994.....171
50. Ajuste de una curva Gausiana al perfil de clorofila-a registrado en CaTS y correspondiente a abril de 1995.....172
51. Patrón anual del parámetro de ajuste, ji-cuadrado (*Chi-Square,* χ^2).....173
52. Patrón anual de la profundidad del pico de clorofila (Zm) en CaTS.....176
53. Patrón anual del ancho del pico de clorofila-a (sigma , σ) en CaTS.....177
54. Patrón anual de la amplitud del pico de clorofila-a (A) en CaTS.....178
55. Patrón anual de la producción primaria en CaTS generado por la simulación.....179
56. Profundidad de la capa eufótica (Zeu) generada por la simulación.....182
57.
    a. Patrón anual de la absorción específica del fitoplancton en CaTS.....191

b. Patrón anual del rendimiento cuántico de las fotosíntesis en CaTS……192
58. Condiciones astronómicas óptimas para la detección de la marea interna……...197
59. Hundimiento de las isotermas en InWaPE y la predicción de la marea de superficie para el Puerto de Mayagüez. El hundimiento de las isotermas comienza aproximadamente 1 hora después de la marea baja y se mantienen así hasta una hora previa a la marea alta. A las 1200 las corrientes por la marea barotrópica son hacia el oeste.....198
60. Cambios en la distribución vertical del fitoplancton.....200
61. La distribución espacio-temporal de la clorofila-a en InWaPE.....202
62. Distribución espacio-temporal de la razón Lu(683)/E_0(PAR) en InWaPE.....203
63. Distribución espacio-temporal de la productividad primaria en InWaPE superpuesta sobre los contornos de temperatura.....204
64. Irradianza PAR, E_d(PAR) sobre la superficie del mar en la estación InWaPE, el 22 de septiembre del 2000.....205
65. Condiciones astronómicas favorables durante la visita a la estación CaTS, el 11 de enero del 2001.....209
66. Altura de la marea, altura del seiche y el espectrograma del seiche.....210
67. Marea interna fuerte en ADCP1 versus la marea interna en CaTS.....211
68. Contornos de temperatura generados con los perfiles del CTD y XBT hasta 200 m de profundidad en la estación serial CaTS el 12 de enero del 2001.....212
69. Valores de sigma-t en la estación CaTS.....214
70. La predicción de altura de la marea en I. Magueyes y la registrada por el mareógrafo cada 6 minutos.....215

71. Hay mayor concentración de fitoplancton entre los 70 y 90 m de profundidad.....216
72. Productividad primaria medida en diferentes fases de la marea interna.....217
73. Desplazamientos verticales de las isopicnales provocado por el paso de la marea interna superpuesto sobre el componente V (norte-sur) de la velocidad horizontal.....220
74. Desplazamientos verticales de las isopicnales superpuesto sobre el componente U (este-oeste) de la velocidad horizontal.....221
75. Desplazamiento vertical de las isopicnales superpuesto sobre el componente vertical de la velocidad.....222
76. Coeficientes de difusividad turbulenta superpuesto sobre las lineas isopicnales.....224
77. Concentración de clorofila-a registrada por el fluorómetro perfilador superpuesta sobre las isopicnales.....225
78. Velocidad vertical a 54 metros de profundidad.....226
79. Productividad Primaria (mg C m^{-3} h^{-1}) superpuesta sobre las isopicnales.....228
80. Irradianza descendente promedio medida en la cubierta del barco y a 40 m de profundidad.....229
81. Productividad primaria superpuesta sobre los contornos del coeficiente de difusividad vertical turbulenta.....230
82. Productividad primaria en 40 m y el coeficiente de difusividad vertical turbulenta en 64 m de profundidad.....232
83. Desarrollo de la inestabilidad Kelvin-Helmholtz y la difusividad de nutrientes.....233
84. Frecuencias Brunt-Väisällä entre 10 m y 200 m de profundidad en la estación CaTS.....235
85. Posición del máximo profundo de clorofila-a (MPC) en ADCP1 relativo a la posición del picnoclino.....236

86. Posición del máximo profundo de clorofila-a (MPC)
en InWaPE relativo a la posición del picnoclino.....238
87. Coeficiente de difusividad vertical antes y durante
la visita a InWaPE y a ADCP1.....240
88. Pendiente del perfil de nitratos, $d(NO_3)/dz$, en la estación
CaTS el 19 de octubre del 2000.....241
89. Perfiles de clorofila-a en ADCP1 observados durante
el 10 de octubre del 2001.....244
90. Ajuste del modelo de la marea interna al desplazamiento
vertical de la isopicnal de 24.5 kg m^{-3}, localizada en 81 m
de profundidad.....246
91. Desplazamiento vertical de la marea interna (simulada)
hace que cambie la profundidad del máximo de clorofila-a (Zm).....247
92. Simulación de la productividad primaria (PP) cuando
la marea interna desplaza el máximo profundo
de clorofila-a (MPC) en la estación ADCP1. Los valores de mayor
productividad primaria se corren hacia horas más tempranas
y a profundidades menores.....248
93. Simulación de la productividad primaria en ADCP1
en ausencia de la marea interna.....249
94. Cambios en productividad primaria (PP) inducidos
por el paso de la marea interna en ADCP1.....251
95. Para representar la marea interna semidiurna en CaTS
se utilizó una función sinusoidal con periodo de 12 horas.....254
96. Diferencia entre la producción primaria en CaTS con y sin marea
semidiurna.....256
97. Porcentaje de diferencia en la producción primaria por el impacto
de la marea interna en CaTS.....257
98. Flujo de NO_3 a 64 m de profundidad durante el paso de la

marea interna por ADCP1 el 10/10/2001.....260
99. Flujo de Carbono a 64 m de profundidad durante el paso
de la marea interna por ADCP1 el 10/10/2001.....261
100. (Superior) Estimado del flujo de Nitrato en ADCP1.
(Inferior) Estimado del Flujo de Carbono en ADCP1.....262
101. Índice de Fuerza de la marea durante el ciclo lunar de 18.6 años.…….268

Lista de Acrónimos y Símbolos

Acrónimos

ADCP	*Acoustic Doppler Current Profiler*
ADCP1	Estación en el Canal de Mona donde se colocó un ADCP
BATS	*Bermuda Atlantic Time Series*
CaTS	*Caribbean Time-series Station*
CDOM	*Color Disolved Organic Matter*
CTD	*Conductivity, Temperature, Depth*
CZCS	*Coastal Zone Color Scanner*
HOT	*Hawaii Ocean Time-series*
InWaPE	*Internal Wave Productivity Estimates*
ISCCP	*Internacional Satellite Cloud Climatology Project*
PAR	*Photosynthetically Available Radiation from 400-700 nm.*
P-I ó P-E	*Photosynthesis-Irradiance Curve*
SeaWiFS	*Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor*
UPR	Universidad de Puerto Rico
XBT	*eXpendable BathyThermograph*

Símbolos

$(\Phi_c / \Phi_f)_{max}$ ó Φ_{rmax} ó phirmax	Valor máximo del la tasa de los rendimientos cuánticos de la clorofila y fluorescencia

A	Amplitud del pico de clorofila-a
a ó a_T	Coeficiente de absorción total
a_w, a_φ, a_d, a_g	Coeficiente de absorción del agua, fitoplancton, detrito y materia orgánica
$\bar{a}_{ph}^*$(PAR)	Absorción específica del fitoplancton promediada espectralmente (400-700 nm)
B	Concentración de clorofila-a
E_0	Irradianza escalar
E_d	Irradianza descendente
Fc	Tasa de fotosíntesis determinada por fluorescencia natural
Ff	Flujo de fluorescencia
g(t)	Variación diurna de la irradianza
I ó E	Irradianza
Einstein	1 mol de fotones, 6.022045×10^{23} fotones
I_0^m	Irradianza útil para fotosíntesis al mediodía
I_b	Irradianza donde comienza la fotoinhibición.
I_k ó E_k	Parámetro de foto-adaptación
K_d	Atenuación vertical difusa
k_e ó k_{cf}	Valor de E_0(PAR) cuando tenemos la mitad de $(\Phi_c / \Phi_f)_{max}$
Lu	Radianza ascendente
N	Frecuencia Brunt-Väisällä

P^B	Tasa de fotosíntesis normalizada por la concentración de clorofila-a
P^B_m	Número de asimilación. Tasa fotosintética máxima cuando la luz es óptima.
P^B_s	El potencial máximo de la tasa de fotosíntesis ó el potencial máximo de asimilación.
PQ	Coeficiente fotosintético
Ri	Numero de Richardson
S	Gradiente vertical de la velocidad horizontal
sigma	Ancho del pico de clorofila-a
Zeu	Profundidad de la capa eufótica
Zm	Profundidad del pico de clorofila-a
α	Alfa. Pendiente inicial de la curva P-E.
β	Beta. Pendiente en la región de fotoinhibición de la curva P-E
δ	Declinación del Sol
ζ	Profundidad óptica
κ_d	Coeficiente de difusividad vertical
φ	Latitud
φ_m	Rendimiento cuántico máximo de la fotosíntesis.
Φ_f, Φ_c	Rendimiento cuántico de la fluorescencia y de fotosíntesis

Lista de Apéndices

Apéndice **Página**

A. Producción primaria y parámetros fotosintéticos registrados durante todas las visitas a la estación CaTS a partir de 1995 hasta el 2000.....290

B. Valores de entrada del modelo para calcular la producción primaria en la estación CaTS.....293

C. Valores de entrada de la simulación para calcular la producción primaria en la estación CaTS utilizando una curva Gausiana para representar el perfil de clorofila-a.....296

D. *Coastal seiches, internal tide generation, and diapycnal mixing off Puerto Rico*……...297

E. *Internal tide-induced variations in primary productivity and optical properties in the Mona Passage, Puerto Rico*……347

F. Glosario……..403

Capítulo 1

Introducción

¿Qué tan rápido los océanos absorben el CO_2 liberado por la actividad humana? Es fundamental contestar esta pregunta para predecir la futura concentración de CO_2 antropogénico en la atmósfera y su impacto como gas de invernadero. El intercambio anual del dióxido de carbono en forma gaseosa entre los océanos y la atmósfera es de la misma magnitud que el intercambio anual terrestre (Michaels y Knap, 1996). El océano global es uno de los sumideros de carbono más importantes. El concepto de bomba biológica global se define como la transferencia de carbono del agua superficial hacia aguas intermedias o profundas mediante procesos biológicos. El fitoplancton es el componente principal de la bomba biológica y es responsable de sustraer el dióxido de carbono presente en el océano mediante el proceso de fotosíntesis. Este proceso es significativo hasta profundidades donde la luz se reduce un 0.1% de su valor en superficie. A pesar de su poca biomasa las plantas acuáticas son responsables de aproximadamente un 30% de la producción primaria global (Falkowsky, 1980). Más de la mitad de la producción primaria oceánica del mundo ocurre en mar abierto (Lohrenz et al., 1992). Por lo tanto, para entender y caracterizar los flujos de carbono en el mar, es necesario hacer estimados precisos y de alta calidad de las tasas de producción primaria fitoplanctónica.

El desarrollo de la técnica de radiocarbono, $^{14}CO_2$, por Steeman-Nielsen en el 1952 para medir la tasa de fotosíntesis del fitoplancton constituyó uno de los avances más significativos de la post-guerra en el área de la oceanografía biológica y limnología. Esta técnica innovadora permitió describir con gran precisión la tasa fisiológica de producción del fitoplancton. Previo a esto, la producción del fitoplancton se describía en términos de la biomasa o el rendimiento del ecosistema (es decir, cantidad de peces capturados). Otro avance significativo en las medidas de producción primaria es el uso de técnicas más limpias para reducir la contaminación

por metales (Fitzwater et al., 1982). La contaminación por metales puede inhibir considerablemente la tasa de producción del fitoplancton oceánico. Por lo tanto medidas previas en el Caribe y en las que no se utilizaron técnicas libre de metales están sujetas a revisión ya que pueden estar subestimando los valores de producción primaria.

Los estimados de producción primaria generados mediante la técnica de radiocarbono se prefieren sobre otros métodos debido a su mayor sensitividad. Medidas mensuales de la producción en los océanos pueden revelar patrones estacionales, anuales y hasta entre décadas (Michaels y Knap, 1996). Series de tiempo de producción primaria con buena resolución temporal son necesarias para entender la escala de variabilidad de los estimados. La serie de tiempo puede revelar cambios rápidos en productividad primaria provocados por eventos transitorios (es decir, paso de vórtices, frentes, etc.) que no pueden ser detectados con una sola medida. Una serie de tiempo de productividad primaria en las aguas del Caribe puede compararse con series de tiempo de otras regiones similares como las hay en el giro subtropical del Pacífico Norte, al norte de Hawai (HOT), y en el Mar de los Sargasos, a unos 85 Km. del sureste de Bermuda (BATS). Esta base de datos puede revelar que tan similar o diferente resulta el Mar Caribe relativo a otras regiones oligotróficas en el océano global e identificar cuales son los factores más importantes que la controlan.

El Mar Caribe se caracteriza por la presencia de muchos fenómenos o eventos que pueden afectar la productividad, como por ejemplo la descarga del Río Orinoco, influencia de las aguas del Río Amazonas, vórtices de mesoescala (200-400 km), surgencias, transporte de Ekman, frentes, topografía submarina accidentada, ondas internas y huracanes. Por lo tanto, el Mar Caribe es un lugar idóneo para revelar el rol de cada uno de esos procesos que son capaces de fomentar la actividad biológica.

Los registros de producción primaria en los océanos pueden ser cuestionables debido a que tienen una resolución temporal del orden de semanas

(sub-muestrean) y pueden afectarse por episodios de menor duración (Wiggert et al., 1994). Las olas internas tienen la capacidad de impactar los estimados de producción ya que exponen el fitoplancton a regimenes físico-químico-biológicos cambiantes en pocas horas (Fahnenstiel et al., 1988; Holloway y Denman, 1989; Kamykowski, 1979; Kahru, 1983; Lande y Yentsch, 1988).

El Mar Caribe ofrece condiciones ideales para la generación de ondas internas capaces de alterar considerablemente los estimados de producción primaria, estas son: aguas claras, capa eufótica profunda, máximo de clorofila cerca del picnoclino, ondas internas con amplitudes entre 20-45 m en la base de la capa eufótica y también cercanas a el máximo de clorofila profundo. Por tanto es necesario determinar el rol que la marea interna tiene sobre los estimados de productividad primaria. Las ondas internas generadas en la pendiente de las plataformas continentales, insulares y en la batimetría escarpada entre las islas pueden ser un mecanismo catalizador de la bomba biológica global.

El estudio del impacto de las ondas internas sobre la producción primaria requiere el desarrollo de nuevas técnicas capaces de medir cambios en producción *in situ* en una escala de tiempo de minutos. Refinando las nuevas técnicas basadas en medidas de fluorescencia natural estimulada por el Sol (Kiefer y Chamberlin, 1989) nos permite por primera vez observar directamente el cambio en la tasa de fotosíntesis durante el paso de la marea interna. Hasta el momento se limita el uso de esta técnica a profundidades mayores de 6 metros, para eliminar el efecto de luz solar directa y retro-dispersión elástica de la luz solar con largos de onda cercanos al pico de emisión del espectro de la clorofila-a (683 nm).

El propósito de esta investigación es describir la variabilidad de la producción primaria fitoplanctónica en la estación serial del programa CaTS (*Caribbean Time Series*) y relacionarla con los procesos físicos, químicos, biológicos y ópticos presentes en la región del Mar Caribe. La estación CaTS es representativa de las aguas del Mar Caribe Nororiental.

La temática de esta disertación se resume en los siguientes dos componentes:

1. Estimar la producción primaria utilizando la técnica de radiocarbono y el uso de modelos de productividad primaria que son función de los parámetros fotosintéticos del fitoplancton y del perfil de irradianza entre 400-700 nm, PAR
2. Estimar los cambios en productividad primaria durante el paso de la marea interna utilizando la técnica de fluorescencia natural estimulada por el Sol, simulaciones numéricas y los estimados del flujo de nutrientes.

A continuación una descripción breve de cada uno de estos componentes.

Muestras de agua tomadas a profundidades nominales en la estación CaTS se incubaron con radiocarbono utilizando un incubador radial que emula el gradiente de la luz solar con profundidad y mantiene las muestras a temperatura constante (Babin et al., 1994). Se utilizó esta técnica en lugar de botellas claras *in situ* y eliminando así la posibilidad de efectos de botella debido a largos periodos de incubación. La incubación nos permite conseguir la tasa de fotosíntesis promedio durante el periodo de incubación y graficarla contra la irradianza que recibió cada muestra, este tipo de gráfica se conoce como curva P-E (ó P-I). La curva P-E puede ser representada matemáticamente por un modelo de fotosíntesis en función de irradianza con sólo tres parámetros (Platt et al., 1980). Al ajustar el modelo a los valores de la curva P-E obtenemos los siguientes parámetros fotosintéticos: la pendiente de la región lineal de la curva, α, el número de asimilación, P^B_m, y la pendiente en la región de la curva donde ocurre foto-inhibición, β. Estos parámetros nos sirven para modelar la productividad primaria a medida que cambia la irradianza descendente sobre el fitoplancton a lo largo del día.

Para estimar la producción primaria durante el día necesitamos modelar el perfil de irradianza descendente PAR, E_d (PAR, z, t). Por lo tanto tenemos que modelar la irradianza que incide sobre la superficie del mar. Para generar el perfil vertical de irradianza descendente tenemos que medir el coeficiente de extinción vertical de la irradianza descendente K_d (PAR, z) con un radiómetro sumergible. El modelo asume que el coeficiente de atenuación vertical difusa no cambia

drásticamente durante el día y por tanto podemos generar perfiles de irradianza descendente con largos de onda entre 400-700 nm, E_d (PAR, z) para cada hora del día. También asume que no hay foto-adaptación y que los parámetros fotosintéticos permanecen iguales a través del día. Estas son limitaciones de nuestro método que son difíciles de superar ya que las incubaciones son laboriosas y nos dificultan estudiar cambios en los parámetros en pocas horas. Con las visitas mensuales podemos generar una serie de tiempo de producción primaria durante todo el año e integrarla para estimar la tasa anual de fijación de carbono en nuestras aguas. Las visitas a la estación desde el 1995 al presente nos permiten generar una climatología de la producción primaria en aguas tropicales.

Los perfiles de productividad primaria se correlacionaron con las medidas de flujo de fluorescencia derivadas de la radianza nadir en 683 nm registrada por un radiómetro sumergible. De esta forma se convierte en un instrumento capaz de medir la producción primaria del fitoplancton. Esta técnica nos permite hacer medidas instantáneas de cambios en producción debido al paso de la onda interna o cualquier otro fenómeno que puede afectar la producción en escalas temporales de minutos. En trabajos previos sólo los modelos eran capaces de relacionar las ondas internas con cambios en productividad (Fahnenstiel et al., 1988; Holloway y Denman, 1989; Kamykowski, 1979; Kahru, 1983; Lande y Yentsch, 1988). En este trabajo observamos por primera vez el impacto de ondas internas sobre la concentración de biomasa y la productividad primaria en el Canal de la Mona, en el veril a las afueras de Añasco y en la estación CaTS.

Todas estas medidas nos sirven para calibrar un modelo físico-ecológico que nos permite simular la respuesta del fitoplancton bajo diferentes condiciones de oleaje interno. Así podemos determinar bajo que condiciones de la marea interna los estimados de producción primaria de la estación CaTS podrían afectarse en mayor grado.

Resumiendo, el objetivo principal de esta investigación es describir la variabilidad de la producción primaria fitoplanctónica en la estación CaTS (*Caribbean Time Series*) y medir el impacto de la marea interna sobre los estimados de producción primaria. Los objetivos específicos de esta investigación son:

1. Determinar el patrón anual de la biomasa de fitoplancton en el Mar Caribe Oriental y de la producción primaria en CaTS.
2. Comparar la serie de tiempo de CaTS con medidas hechas en el pasado y con otros métodos al sur de Puerto Rico.
3. Calcular la productividad anual (integrada) en CaTS.
4. Describir la relación entre la biomasa de fitoplancton y la producción primaria en CaTS.
5. Determinar la sensitividad de la productividad a cambios en los parámetros fotosintéticos.
6. Comparar medidas de producción en CaTS con medidas similares en otras estaciones seriales: BATS y HOT.
7. Determinar la importancia de la marea interna en modular la producción primaria.
8. Establecer cual es el efecto del desplazamiento y empaque del fitoplancton por ondas internas sobre los estimados de productividad.

Capítulo 2

Revisión de Literatura

El estudio de la productividad primaria en los océanos requiere conocimiento multidisciplinario y dominio de los aspectos biológicos, geológicos, físicos y químicos que afectan el fitoplancton. Al final de la revisión concentramos nuestra atención en los pocos artículos disponibles que hacen referencia al impacto que las olas internas pueden tener sobre los estimados de producción primaria. Dado la extensión y complejidad del problema decidí organizar las publicaciones previas acorde el siguiente plan general.

2.1. Conceptos fundamentales de la producción primaria.

- 2.1.1. Modelos de productividad del fitoplancton
- 2.1.2. Metodología para medir la productividad primaria
- 2.1.3. Productividad primaria estimada por fluorescencia natural
- 2.1.4. Productividad primaria tele-detectada desde el espacio

2.2. Medidas de productividad en el océano global.

- 2.2.1. Medidas en los océanos: Atlántico, Antártico, Pacífico y el Mar Caribe
- 2.2.2. Otras series de tiempo de productividad primaria (BATS y HOT)
- 2.2.3. Medidas de productividad primaria en el Mar Caribe

2.3. Factores físicos que afectan la productividad

- 2.3.1. Ondas internas, fitoplancton y productividad primaria
- 2.3.2. Vórtices, fitoplancton y productividad primaria

En lugar de presentar la revisión literaria en forma cronológica decidí dividirla en los tópicos expuestos arriba, para que sea de más fácil manejo para futuros investigadores del tema. Por ejemplo, las personas interesadas en el aspecto de medición de productividad por detectores remotos sólo tienen que ir a la sección 2.1.4 y obviar otras secciones que no sean de su interés. Para aquellos investigadores

que están familiarizados con productividad primaria, pero que sólo les interesa el aspecto de como las ondas internas afectan los estimados de producción tienen que revisar la sección 2.3.1.

2.1. Conceptos fundamentales de la productividad primaria

2.1.1. Modelos de productividad del fitoplancton

Modelos de productividad primaria, al igual que otra clase de modelos, pueden ser agrupados acorde la motivación para la cual fue construido (Platt et al., 1977). Pueden ser descriptivos, predictivos o explicativos. Un modelo descriptivo, con unos pocos parámetros incluidos en la expresión matemática, puede describir un gran número de observaciones en un sistema. Un modelo predictivo intenta predecir un estado futuro del sistema. La intención del modelo explicativo es entender como trabajan los componentes del sistema y expresarlo en relaciones cuantitativas. Otra forma en la que se pueden agrupar es como modelos empíricos o racionales. El modelo empírico es aquel que desea explicar los datos sin tener que entrar en los mecanismos internos del sistema. El modelo racional se basa en conocimiento previo del funcionamiento del sistema. El modelo racional puede ser subdividido en mecanístico (reduccionista) u holístico. Los modelos también pueden clasificarse como determinísticos o probabilísticos. Todos los modelos de productividad contienen uno o más de los aspectos mencionados arriba.

El modelar la producción fitoplanctónica requiere que desarrollemos una expresión matemática capaz de representar la relación luz-fotosíntesis. Esta relación es la base de todos los modelos de productividad. Los modelos semi-empíricos de luz-fotosíntesis tratan de resumir la mayoría de las observaciones, pero no las explican. La racionalidad del modelo semi-empírico dependerá de que tan bien puedan interpretarse los parámetros (Platt et al., 1977). La mayoría de los modelos semi-empíricos de luz-fotosíntesis se desarrollan en términos de la productividad

bruta, $\mathbf{P_g}$. La productividad primaria bruta se define como la tasa a la que el carbono inorgánico es incorporado en la célula. Similarmente, la respiración, **R,** puede expresarse en términos del carbono orgánico que es liberado fuera de la célula como carbono inorgánico. La producción neta, $\mathbf{P_n}$, es la diferencia entre productividad bruta y respiración ($\mathbf{P_n = P_g - R}$). Dado que el 64% de la varianza en $\mathbf{P_g}$, que no se debe a cambios en el campo luminoso, puede ser explicada por cambios en la concentración de clorofila, tenemos que normalizar la producción bruta por el valor de concentración de clorofila-a ($\mathbf{P^B = P_g / B}$) para preservar la relación luz-fotosíntesis. Trevor Platt en su artículo, "*Modelling The Productivity of Phytoplankton"* (1977), resume algunos de los modelos semi-empíricos para representar la relación luz-fotosíntesis. Todos expresados en términos del número de asimilación, $\mathbf{P^B_m}$, la pendiente inicial, $\boldsymbol{\alpha}$, de la curva P-I (ó P-E) y la irradianza, **I (**ó E).

$$P^B = \alpha I \qquad I \leq \frac{P_m^B}{\alpha}$$

$$P^B = P_m^B \qquad I > \frac{P_m^B}{\alpha} \tag{1}$$

$$P^B = \frac{P_m^B \alpha I}{P_m^B + \alpha I} \tag{2}$$

$$P^B = \frac{P_m^B \alpha I}{\left[(P_m^B)^2 + (\alpha I)^2\right]^{\frac{1}{2}}} \tag{3}$$

$$P^B = \frac{\alpha I \left(\delta P_m^B\right)^{n+1}}{\left[(\delta P_m^B)^2 + (\alpha I)^2\right]^{\frac{1}{2}} \left[(\delta P_m^B)^2 + (a\alpha I)^2\right]^{\frac{n}{2}}} \tag{4}$$

La ecuación 1 por Blackman (1905, citado por Platt, 1977) es buena para explicar la región donde la tasa de fotosíntesis aumenta linealmente al incrementar la irradianza y también en la región donde ocurre saturación. Su desventaja estriba en que no puede explicar la región alrededor del parámetro de foto-adaptación $\mathbf{E_k}$ donde ocurre la transición de valores sub-óptimos de irradianza hasta llegar a saturación. La ecuación 3 por Smith (1936, citado por Jassby y Platt 1976, Kirk 1994) es una curva que tiene un buen ajuste a los datos de luz-fotosíntesis. Es una

modificación de la ecuación 2, que representa una hipérbola rectangular (tipo Michaeles-Menten).

La razón de cambio de la fotosíntesis (P) versus la irradianza (I) es una función de P. Es decir, ∂P/∂I = *f*(P) y que se puede expandir en una serie de potencias (Frenette et al., 1993):

$$\frac{\partial P}{\partial I} = a_0 + a_1 P + a_2 P^2 + a_3 P^3 + \ldots \qquad (4b)$$

La aproximación cuadrática de la ecuación 4b esta dada al descartar los términos mayores de segundo orden.

$$\frac{\partial P}{\partial I} = a_0 + a_1 P + a_2 P^2 \qquad (4c)$$

La solución a la ecuación 4c, es una curva que se ajusta bien a la mayoría de los datos de luz-fotosíntesis (Jassby y Platt, 1976):

$$P^B = P_m^B \tanh\left(\frac{\alpha I}{P_m^B}\right) \qquad (5)$$

A pesar que fue capaz de ajustarse a 188 experimentos en tres localidades de Nueva Escocia, no esta basada en presunciones sobre la mecánica de la fotosíntesis. El siguiente modelo (Webb et al., 1974) es la solución a la aproximación lineal de la ecuación 4b y esta dada por la siguiente expresión:

$$P^B = P_m^B \left\{1 - \exp\left[-\left(\frac{\alpha I}{P_m^B}\right)\right]\right\} \qquad (6)$$

Este modelo se puede racionalizar en términos de la mecánica de la fotosíntesis (Kira, 1994). Si suponemos que la captura de fotones por la unidad fotosintética por unidad de tiempo t (tiempo de residencia) sigue una distribución de Poisson y presumimos que el excedente de fotones no se utiliza, entonces se puede demostrar que la tasa de fotosíntesis es proporcional a:

$$P^B \propto \left(1 - e^{-m}\right) \tag{7}$$

Donde **m** es el promedio de fotones capturados en un tiempo **t** por el foto-sistema. Dado que el flujo de fotones es proporcional a la irradianza descendente, $\mathbf{E_d}$ **,** y si la constante de proporcionalidad es $\mathbf{P^B_m}$**,** podemos expresar la ecuación 7 como:

$$P^B = P_m^B \left\{ 1 - \exp\left[-\left(\frac{E_d}{E_k} \right) \right] \right\} \tag{8}$$

Dado que el parámetro de foto-adaptación, $\mathbf{I_k}$, (ó $\mathbf{E_k}$**)** $=\mathbf{P^B_m}/\alpha$**,** la ecuación 6 y 8 son idénticas y podemos concluir que la ecuación 6 representa un modelo mecanístico de la fotosíntesis. La ecuación 6 es capaz de explicar la región donde la respuesta es lineal y donde hay saturación en la curva P-E, pero es incapaz de explicar la zona donde ocurre foto-inhibición (región donde desciende P^B cuando aumenta E_d). Una ecuación empírica continua que abarca desde la región de respuesta lineal hasta la zona de foto-inhibición esta dada por (Platt et al., 1980):

$$P^B = P_m^B \left\{ 1 - \exp\left[-\left(\frac{\alpha I}{P_m^B} \right) \right] \exp\left[-\left(\frac{\beta I}{P_m^B} \right) \right] \right\} \tag{9}$$

Donde el término que contiene el parámetro β es el de inhibición. La inhibición tiene que ser considerada en el modelo de luz-fotosíntesis debido a que el

fitoplancton que se encuentra en las capas superficiales en un día soleado experimenta una irradianza con la suficiente intensidad para foto-inhibir su sistema (Kira, 1994; Platt et al., 1980; Platt et al., 1990).

Los parámetros incluidos en los modelos que se ajustan a los datos de fotosíntesis-irradianza (P-I) son útiles para entender la foto-fisiología del fitoplancton. Los parámetros de producción primaria son:

1) P^B_m: La tasa fotosintética máxima cuando la luz es óptima.
2) α: la pendiente en la región de luz baja de la curva P-I.
3) I_k o E_k es la irradianza justo antes que comience el proceso de saturación.
4) β es la pendiente de la curva P-I en la región donde la irradianza foto-inhibe al fitoplancton.
5) I_b o E_b es la irradianza donde comienza la foto-inhibición.

Algunos de estos parámetros pueden utilizarse para estudiar como la variabilidad en un factor físico puede provocar variabilidad en la biología del fitoplancton. Tenemos que seleccionar el parámetro de manera que responda a las mismas escalas de tiempo del fenómeno físico que estudiamos y que tenga la sensitividad suficiente para detectar el cambio ambiental (Prézelin, 1992). Por ejemplo si ocurre un cambio en el campo de luz, éste puede provocar cambios en la fluorescencia de la clorofila en un orden de segundos o minutos mientras que cambios en la concentración de clorofila se reflejarán al cabo de horas o días. Un resumen de las escalas de espacio y tiempo a las que esta sujeto el fitoplancton y la metodología correcta para estudiarlo en una escala particular se encuentran en Dickey y Siegel (1993).

La irradianza descendente cambia con profundidad, E_d (z) (ó I (z)), por lo tanto la tasa fotosintética P^B cambia con profundidad o sea que P^B (E_d (z)) es función de la profundidad a la que se encuentra el fitoplancton, P^B (z). Para conocer la producción primaria en la columna de agua iluminada (capa eufótica) tenemos que integrar cualquiera de las ecuaciones (1 –9) desde la superficie hasta la profundidad donde la luz remanente es el 1% de la luz incidente en superficie (Jerlov, 1976; Kira,

1994). Si integramos analíticamente podemos integrar hasta infinito ya que más allá del límite profundo de la capa eufótica la contribución a la productividad es despreciable (Platt y Sathyendranath, 1999; Platt et al., 1977; Platt et al., 1990). Para integrar las ecuaciones necesitamos una expresión que describa la extinción de luz en función de profundidad. La irradianza disminuye de manera exponencial de acuerdo a la ecuación Beer-Bouguer-Lambert (Kira, 1994; Mobley, 1994; Dieppa, 1996) que se define como: (Nota: E_d=I_d)

$$E_d(z,\lambda) = E_d(0^-,\lambda)Exp(-K_d z) \tag{10}$$

Donde $E_d(0^-,\lambda) = E_d(z=0^-,\lambda)$ es la irradianza espectral en sub-superficie y K_d es el coeficiente de atenuación vertical difusa para la irradianza descendente. El coeficiente de atenuación vertical difusa esta dado por la siguiente expresión (Dickey y Siegel, 1993)

$$K_d(z,\lambda) = -\frac{1}{E_d(z,\lambda)}\frac{\partial E_d(z,\lambda)}{\partial z} \tag{11}$$

La radiación disponible para fotosíntesis (*Photosynthetically Available Radiation, PAR)* en el rango de los 400-700 nm del espectro electromagnético modifica la expresión a la siguiente forma

$$K_d(z,PAR) = -\frac{1}{E_d(z,PAR)}\frac{\partial E_d(z,PAR)}{\partial z} \tag{12}$$

Esta expresión nos indica que el coeficiente de atenuación vertical descendente es función de la profundidad. El valor de K_d (z, PAR) no es constante con profundidad incluso en capas homogéneas. No obstante el valor no cambia mucho, y por lo tanto

conocer el valor promedio dentro de la capa eufótica es de gran utilidad (Kirk, 1994).

K_d (z, PAR) es una propiedad óptica aparente (POA), que depende de las propiedades inherentes del medio (coeficiente de absorción del haz, **a**) y de la estructura direccional o angular de la luz ambiental (coseno promedio,μ), Dieppa (1996, citado de Preisendorfer 1976; Jerlov 1976; Baker y Smith, 1979; Blizard, 1986; Mobley, 1994). Un POA ideal cambiará poco en respuesta de cambios ambientales externos, pero cambiará lo suficiente de un cuerpo de agua a otro de manera que sirva para caracterizarlos (Dieppa, 1996). Cuando en el agua la retro-dispersión no es alta podemos expresar K_d como (Kirk, 1994)

$$K_d(z, PAR) = \frac{a(z, PAR)}{\cos\theta} \tag{13}$$

Tal que **θ** es el ángulo cenital que hace el haz de luz dentro del agua y **a** es el coeficiente de absorción, con las siguientes contribuciones (Carder et al., 1999)

$$a(\lambda) = a_w(\lambda) + a_\phi(\lambda) + a_d(\lambda) + a_g(\lambda) \tag{14}$$

Los subscritos w, ϕ, d y g hacen referencia al agua, fitoplancton, detrito y a la materia orgánica disuelta coloreada (*gilvin, gelbstoff, CDOM*), respectivamente. Otra forma de expresar la relación entre $\mathbf{K_d}$ y la absorción total **a(λ)** es mediante una ecuación basada en simulaciones de Monte Carlo, Gordon (1989, citado de Lee et al., 1998)

$$a(\lambda) + b(\lambda) \approx f\mu_d(0, \lambda)K_d(\lambda) \tag{15}$$

Donde **b(λ)** es el coeficiente de retro-dispersión espectral, **μ_d(0 ¯, λ)** es el coseno promedio para luz descendente justo por debajo de la superficie y **f** es un factor que toma en cuenta los posibles cambios en el coseno promedio cuando aumenta la profundidad. Por lo tanto el valor de **K_d** dependerá de la absorción, la retro-dispersión y la estructura direccional de la luz en el medio. Otro concepto fundamental asociado a **K_d** es el de profundidad óptica (**ζ**). Dado por Kirk (1994).

$$\zeta = K_d z \tag{16}$$

La profundidad óptica es útil para definir hasta que profundidad física disminuye la irradianza por un valor dado (Ej**.** ζ=4.6 equivale al 1% del valor de irradianza en sub-superficie o sea el fondo de la capa eufótica). Esto quiere decir, que a una misma profundidad óptica (**ζ**) dos masas de agua con propiedades ópticas diferentes tendrán dos profundidades físicas diferentes (Kirk, 1994). K_d es una medida que se puede utilizar para caracterizar masas de agua. En las aguas costaneras al sur de Puerto Rico (La Parguera) se han reportado medidas de propiedades ópticas con el objeto de clasificarlas según el esquema establecido por Jerlov, Martínez (1984, citado por Dieppa, 1996). Dieppa (1996) en su trabajo titulado *Bio-optical Variability in Tropical Oceanic Waters* calculó los coeficientes de atenuación difusa espectral en las siguientes bandas: 412, 443, 490, 510, 555 nm y para PAR en la estación serial CaTS. También generó series de tiempo de profundidad óptica espectrales. Encontró que el fondo de la capa eufótica oscila entre 65 a 104 m de profundidad. Determinó tres regímenes en la transparencia del agua: en el periodo marzo-junio se obtuvieron los valores más altos de K_d, entre septiembre-diciembre valores intermedios y los meses de enero, febrero y julio como las aguas mas claras del año. En esos meses la capa eufótica se localiza entre 10%-37% más profunda.

Arriba discutimos algunos de los aspectos que hay que considerar para describir el perfil de irradianza descendente E_d(z,PAR). Ahora quisiera tocar

algunos aspectos relevantes del perfil de irradianza descendente, que es dependiente del largo de onda, $E_d(z,\lambda)$. La representación del perfil de irradianza en términos de coeficientes de atenuación vertical difusa, (K_d(PAR)) es una aproximación general de la radiación solar incidente verdadera en cada una de las células (Platt et al., 1977). O sea es una atenuación macroscópica, incapaz de discrimar la atenuación que experimentaría cada célula. Platt et al. (1977) nos indica que la micro-estructura en la distribución del fitoplancton podría modificar la energía solar incidente. También indica que células agregadas en colonias o grupos podrían absorber menos luz que las células solitarias distribuidas de manera aleatoria. Otro aspecto que menciona es el relacionado al movimiento de la células en la columna de agua, éstas células al ser desplazadas o al moverse verticalmente por voluntad propia dentro de la capa mezclada, van a experimentar un régimen de luz variable y que el efecto que esto tendrá en el estimado de producción primaria es difícil de valorar, ni aún siquiera cualitativamente. Si ignoramos este aspecto estamos suponiendo de plano que el fitoplancton esta fotosintetizando a la profundidad promedio de las fluctuaciones. Suponer esto es peligroso especialmente si estamos en la porción no-lineal de la curva P-I. Estos aspectos son de suma importancia y sirven de inspiración para nuestro trabajo ya que deseamos establecer el efecto del desplazamiento y empaque del fitoplancton por ondas internas sobre los estimados de productividad.

Una vez conocemos el perfil de irradianza E_d(z,PAR), el perfil de biomasa B(z), y el cambio en los parámetros fotosintéticos (P^B_m, α, β) con profundidad, estaremos en la capacidad de transformar las curvas P^B-I en curvas de productividad versus profundidad (curvas P^B-Z). Para calcular la productividad primaria en la columna sólo tenemos que integrar cualquiera de los modelos presentados en las ecuaciones 1-4. Si suponemos que P^B_m, α, y β no dependen de la profundidad es posible hacer el integral analítico (Platt y Sathyendranath, 1999),

$$P_z = \int_0^{\infty} B(z)P^B(I(z))dz = B\int_0^{\infty} P^B(I(z))dz \qquad (17)$$

$\mathbf{P_z}$ es la productividad instantánea en la columna y generalmente se expresa en unidades de mg C m^{-2} h^{-1} y z se mide positiva hacia el fondo. La irradianza es una variable que depende del tiempo **I(z,t),** por lo tanto para calcular la producción durante el día tenemos que conocer como cambia la irradianza en el tiempo. La productividad en el día estará dada por el siguiente integral (Platt y Sathyendranath, 1999; Platt et al., 1990),

$$P_{ZT} = \int_0^{D}\int_0^{\infty} B(z,t)P^B(I(z,t))dzdt \qquad (18)$$

Donde **D** es el largo del día medido desde la salida del sol. Usualmente se asume que el cambio en biomasa durante el día no es importante y el integral se transforma en,

$$P_{ZT} = \int_0^{D}\int_0^{\infty} B(z)P^B(I(z,t))dzdt \qquad (19)$$

La ecuación 19 asume de plano que el perfil de biomasa no se altera durante el día. Esta suposición no es valida bajo la presencia de ondas internas. Las ondas internas tienen la capacidad de alterar la forma del perfil de clorofila desplazando horizontal y verticalmente el fitoplancton (Kamykowski, 1974; Kamykowski, 1976; Denman y Gargett, 1983; Fahnenstiel et al., 1988) o creando una micro-estructura de capas finas de fitoplancton (Franks, 1995). P^B depende de los parámetros fotosintéticos P^B_m, α , y β, es posible que estos parámetros puedan cambiar debido a la foto-adaptación o a el influjo de nutrientes debido al paso de la onda interna.

La irradianza en superficie cambia a través del día y es máxima ($\mathbf{I_0^M}$) al mediodía local en un cielo despejado de nubes. Podemos definir una función **g(t)** que describa la variación diurna de la irradianza (Platt et al., 1990).

$$I_0(t) = I_0^m g(t) \tag{20}$$

Una función **g(t)** excelente para latitudes bajas es, Monteith (1973, citado de Platt et al., 1990):

$$g(t) = \sin(\frac{\pi t}{D}) \tag{21}$$

D es el largo del día que depende de la declinación solar (**δ**) y de la latitud **ϕ,** dado por Iqbal (1983, citado de Platt et al., 1990).

$$D = 0.133\left(\frac{180}{\pi}\right)\cos^{-1}(-\tan\phi\tan\delta) \tag{22}$$

El 45% de la irradianza total de onda corta (**I** $_{\mathbf{T}}^{\mathbf{M}}$) es útil para la fotosíntesis Baker y Frouin (1987, citado de Platt et al., 1990).

$$I_0^m = 0.45 I_T^m \tag{23}$$

La irradianza total de onda corta (**I** $_{\mathbf{T}}^{\mathbf{M}}$) que llega a superficie esta dada por la siguiente expresión matemática desarrollada por Paltridge y Platt (1976, citado de Platt et al., 1990):

$$I_T^m = I_e^m(1 - \sum_i A_{ci}F_i)[1 - \hat{m} - A_a(1 - F)] \tag{24}$$

donde $\mathbf{I}_{\mathbf{e}}^{\mathbf{M}}$ es la irradianza extraterrestre máxima, $\mathbf{A_{ci}}$ es el albedo de las nubes a un nivel **i,** $\mathbf{F_i}$ es la fracción a ese nivel, **m** es la absorción del vapor de agua; $\mathbf{A_a}$ es el albedo de la parte despejada de nubes y **F** es la cubierta total de nubes expresada como una fracción. El albedo para diferentes tipos de nubes oscila entre 0.35-0.60. Si no conocemos el tipo de nubes usamos un valor promedio de **0.5**. Usamos **m=0.18**, el valor utilizado por Platt et al. (1990) y calculamos el albedo atmósferico suponiendo una atmósfera Rayleigh, establecido en Paltridge y Platt (1976, citado de Platt et al., 1990):

$$A_a = \frac{0.28}{(1+6.43(\sin\delta\sin\phi+\cos\delta\cos\phi))} \tag{25}$$

La irradianza extraterrestre máxima esta modulada para una constante solar $\mathbf{I_{SC}}$ por la latitud y declinación solar Iqbal (1983, citado de Platt et al., 1990):

$$I_e^m = I_{SC}(\sin\delta\sin\phi+\cos\delta\cos\phi) \tag{26}$$

Tomando en cuenta las ecuaciones 6, 10-11, 23-26 de arriba expresamos la producción primaria instantánea como función de tiempo y profundidad **P(z,t)**.

$$P(z,t) = BP_m^B\left(1-e^{-\frac{\alpha^B I_o^m \sin(\frac{\pi t}{D})e^{-KZ}}{P_S^B}}\right) \tag{27}$$

Si integramos la ecuación 27 en toda la capa eufótica (donde tenemos el 99.9 % de la luz, 0-200m) y por las horas de luz tenemos

$$P_{ZT} = \iint P(z,t) = \iint BP_m^B \left(1 - e^{-\frac{\alpha^B I_o^m \sin(\frac{\pi t}{D}) e^{-KZ}}{P_S^B}} \right) dzdt \qquad (28)$$

Si asumes una biomasa constante y que el número de asimilación no cambia se puede conseguir una solución analítica (Platt et al., 1990). Si incluimos el término de foto-inhibición, β, tenemos que la función es:

$$P(z,t) = BP_m^B (1 - e^{-\frac{\alpha^B I_o^m \sin(\frac{\pi t}{D}) e^{-KZ}}{P_S^B}})(e^{-\frac{\beta^B I_o^m \sin(\frac{\pi t}{D}) e^{-KZ}}{P_S^B}}) \qquad (29)$$

Donde $\mathbf{P^B_S}$ es equivalente a $\mathbf{P^B_m}$ por la siguiente expresión

$$P_S^B = P_M^B \left(\frac{\alpha + \beta}{\alpha} \right) \left(\frac{\beta}{\alpha + \beta} \right)^{-\frac{\beta}{\alpha}} \qquad (30)$$

El integral se convierte entonces en

$$P_{ZT} = \iint B(z,t) P_m^B (z,t) \left(1 - e^{-\frac{\alpha^B I_o^m \sin(\frac{\pi t}{D}) e^{-KZ}}{P_S^B}} \right) \left(e^{-\frac{\beta^B I_o^m \sin(\frac{\pi t}{D}) e^{-KZ}}{P_S^B}} \right) dzdt \qquad (31)$$

En su trabajo Platt et al. (1990) suponen que la biomasa **B(z,t)**, los parámetros fotosintéticos ($\boldsymbol{\alpha^B}$**,** $\boldsymbol{\beta^B}$, $\mathbf{P^B_s}$) **,** y que el coeficiente de atenuación difusa

K_d(z,PAR) tienen un valor constante en toda la columna de agua y que no cambian durante todo el día. Esta presunción es necesaria para conseguir una solución analítica y una aproximación polinomial a la solución analítica. La solución analítica se expresa en forma de una serie infinita de la siguiente manera,

$$\begin{aligned} P_{ZT} &= 2A'\sum_{n=1}^{\infty}\left[\left((\alpha+\beta)/\alpha\right)^{2n-1} - \left(\beta/\alpha\right)^{2n-1}\right] \\ &\times \frac{\left(I_{**}^{m}\right)^{2n-1}}{(2n-1)(2n-1)!}\frac{(2n-2)!!}{(2n-1)!!} \\ &- \pi A'\sum_{n=1}^{\infty}\left[\left((\alpha+\beta)/\alpha\right)^{2n} - \left(\beta/\alpha\right)^{2n}\right] \\ &\times \frac{\left(I_{**}^{m}\right)^{2n}}{(2n)(2n)!}\frac{(2n-1)!!}{(2n)!!} \end{aligned} \tag{32}$$

Tal que la irradianza al mediodía, I^m_0 , es normalizada por el parámetro de foto-adaptación, $\mathbf{I_k}$ o $\mathbf{E_k}$.

$$I_{**}^{m} = \frac{I_0^m \alpha}{P_s^B} \tag{33}$$

Donde la notación de doble factorial se refiere a (2n)!! = 2 x 4 x 6 x … x (2n) para enteros pares o (2n-1)!! = 1 x 3 x 5 x … x (2n-1) para enteros impares. A' esta dado por,

$$A' = \left(\frac{BDP_m^B}{\pi K}\right)\left(\frac{\alpha+\beta}{\alpha}\right)\left(\frac{\beta}{\alpha+\beta}\right)^{-\frac{\beta}{\alpha}} \tag{34}$$

En el artículo de Platt et al. (1990) se nos indica que la tasa de convergencia de la serie infinita en la ecuación 32 dependerá del valor de I^m_{**}. Si el valor de I^m_{**} =10

la serie puede converger (aritmética de doble-precisión) con menos de 20 términos. La ecuación 32 puede ser aproximada por un polinomio truncado,

$$P_{ZT} = A'\sum_{x=1}^{X}(1+\beta/\alpha)^{x}\Omega_{x}(I_{**}^{m})^{x} - A'\sum_{x=1}^{X}(\beta/\alpha)^{x}\Omega_{x}(I_{**}^{m})^{x} \tag{35}$$

Ω_x son los coeficientes peso del polinomio. Con un polinomio de orden 5 es posible aproximar la solución analítica con un margen de diferencia del 0.5%, dentro del rango de valores de I_{**} de interés ecológico (Platt et al., 1990).

Tabla 1. Coeficientes peso para un polinomio de orden 5. Tomado de Platt et al. (1990).

Ω_1	Ω_2	Ω_3	Ω_4	Ω_5
1.9004	-2.8333×10^{-1}	2.8050×10^{-2}	-1.4729×10^{-3}	3.0841×10^{-5}

La presunción de biomasa, parámetros fotosintéticos y atenuación constante durante el día son válidas para modelar la producción primaria en una capa homogénea, como es el caso de la capa mezclada, pero pueden ser desastrosas si las aplicamos fuera de esa zona. La capa eufótica en las aguas claras del Mar Caribe puede estar más profunda que la capa mezclada (ver Tabla 2) y por tanto las condiciones de homogeneidad y de valores constante no se cumplen.

Tabla 2. Profundidad (m) de la capa eufótica y mezclada. Datos de CaTS de Dieppa (1996) y Hernández (1995).

Fecha	Capa eufótica (m)	Capa mezclada (m)	Diferencia (m)
JAN	107	87	20
FEB	102	68	34
MAR	80	67	13
APR	N.D.	65	N.D.
MAY	72	64	8
JUN	91	62	29
JUL	104	65	39
AUG	N.D.	59	N.D.
SEP	66	64	2
OCT	87	48	39
NOV	90	78	12
DEC	102	80	22

Ante éste hecho, Planteamos la necesidad de hacer una integración numérica (trapezoidal) manteniendo la biomasa **B,** los parámetros fotosintéticos (α^B, β^B , P^B_s), y el coeficiente de atenuación difusa K_d**(PAR)** en función de profundidad. De esta forma obtenemos un valor de producción primaria más cercano a la realidad.

Arriba demostramos que los parámetros fotosintéticos (α^B, β^B , P^B_s **ó** P^B_m) son de vital importancia para el cálculo de producción primaria. Se ha encontrado que el valor de estos parámetros dependerá del modelo utilizado para generar la curva P-E (Frenette et al., 1993). Utilizando un mismo conjunto de datos se puede obtener una diferencia de 4% en el valor de la capacidad fotosintética (valor aceptable), P_m, si se usa el modelo dado por la ecuación 5 (Jasby y Platt, 1976) y 6 (Webb et al., 1974; Frenette et al., 1993). En cambio el valor de la eficiencia fotosintética, α, muestra una diferencia de 24% entre los dos mismos modelos. Según Frenette et al. (1993) el ajuste de los modelos a los datos se llevó a cabo con el mismo procedimiento (*NLIN; SAS Computer Package*), por lo tanto las diferencias se atribuyen sólo al uso de diferentes modelos. Frenette (Frenette et al., 1993) comparó los modelos dado por la ecuación de Webb contra la ecuación 9 (Platt et al., 1980) y encontró que la diferencia porcentual para los valores de α y P_m, tan sólo eran 8% y 6%, respectivamente. Frenette advierte que la combinación del modelo de Platt (Platt et al., 1980) (ecuación 9) con el de Jasby y Platt (ecuación

5) para analizar datos con inhibición y no-inhibición podrían reflejar diferencias en el valor de α de un 24%. Por lo tanto es mejor combinar el modelo de Platt (ecuación 9) con el de Webb (ecuación 6) para datos que muestran inhibición y no-inhibición.

Antes de terminar esta sección, quisiera comentar sobre el efecto de los nutrientes sobre los modelos de luz-fotosíntesis. En particular, los efectos de la limitación de nutrientes sobre el rendimiento fotosintético. En estos estudios se hicieron cultivos continuos del fitoplancton en condiciones limitadas de nutrientes y se calcularon los parámetros fotosintéticos de las curvas P-I (Cullen et al., 1992). En ese trabajo se determinó que P^B_m puede permanecer elevado en condiciones de pocos nutrientes y por tanto no puede ser usado como un índice del estado nutricional. También se encontró que en los cultivos continuos el valor de α^B es relativamente constante y que no responde a la disponibilidad de nutrientes. Hay que tener en cuenta también que hay trabajos realizados en el Pacífico Ecuatorial que relacionan la disponibilidad de nutrientes (en particular Fe) con el aumento en producción (Barber y Chavez, 1991). También hay que destacar que los resultados de Cullen (Cullen et al., 1992) están sustentados con datos de cultivos de fitoplancton en el laboratorio y no con datos de campo.

2.1.2. Metodología para medir la productividad primaria

Producción primaria es la tasa de fijación de carbono inorgánico durante la fotosíntesis. La producción primaria en los océanos se mide mediante el uso de técnicas con ^{14}C a partir del trabajo de Steeman-Nielsen (Steeman-Nielsen, 1952). La técnica consiste en añadir ^{14}C en forma de $NaH^{14}CO_3$ y en trazas relativo al carbono ya presente en el agua de mar. Luego, se filtra el particulado y se determina la radioactividad presente en el filtro para calcular la asimilación del carbono en la muestra. La preferencia de este método sobre otros se debe a las siguientes ventajas (Dickey y Siegel, 1993):

i. Se puede hacer rutinariamente con facilidad.
ii. La incorporación de ^{14}C siempre es positiva.
iii. La técnica provee mayor sensitividad que otros métodos. Se pueden medir concentraciones de $\mu g\ l^{-1}$ o PPB.

Estas tres ventajas también han sido la causa de los problemas y controversias que rodean a la técnica (Dickey y Siegel, 1993). La técnica ha sido revaluada con otros métodos y la sensitividad de los estándares viejos ha sido mejorada. Trabajos de Williams et al. (1983), Bender et al. (1987), Laws et al. (1987), Marra y Heinemann (1987) (todos citados de Dickey y Siegel, 1993) discuten en detalle la técnica de ^{14}C y comparan los resultados con otras fuentes. Dickey y Siegel (1993) indican que la productividad en los océanos debe ser estudiada por tres componentes interconectados: la biomasa del fitoplancton, el rendimiento del sistema y la tasa de productividad primaria. Cada uno de los componentes está atado a una escala de tiempo particular. Las medidas de productividad primaria están relacionadas a procesos fisiológicos de la célula, por lo tanto refleja procesos de horas hasta un día de duración. La biomasa cambia dentro del orden de días a semanas. El rendimiento del sistema es un aspecto que esta relacionado a cambios en nutrientes o a la dinámica poblacional de los heterótrofos y estos procesos tienen un orden temporal de estaciones o años. Métodos para medir

la producción primaria y sus escalas de tiempo nominales se presentan en la siguiente tabla (Platt y Sathyendranath, 1993):

Tabla 3. Métodos para estimar productividad primaria en el océano y las escalas nominales de tiempo donde los resultados aplican. Los componentes P_g (producción primaria bruta), P_n (producción primaria neta) y P_c (producción comunitaria neta) están basados en el esquema del carbono; P_T (producción primaria total), P_r (producción regenerada), P_{new} (producción nueva) están basadas en el nitrógeno. Modificado de Platt y Sathyendranath (1993).

Método	**Componente nominal de la producción**	**Escala nominal de tiempo**
In Vitro		
Asimilación de ^{14}C	P_T=(≡P_n)	Horas a 1 día (incubación)
Evolución de O_2	P_T	Horas a 1 día (incubación)
Asimilación de $^{15}NO_3$	P_{new}	Horas a 1 día (incubación)
Asimilación de $^{15}NH_4$	P_r	Horas a 1 día (incubación)
Evolución de $^{18}O_2$	P_{new}=(≡P_c)	Horas a 1 día (incubación)
Propiedades Globales (*Bulk)*		
Flujo de NO_3 a la zona fótica	P_{new}	Horas hasta días
Tasa consumo de O_2 por debajo de la capa eufótica	P_{new}	Estacional hasta anual
Acumulación de O_2 en la capa eufótica	P_{new}	Estacional hasta anual
$^{238}U/^{234}Th$	P_{new}	1 día hasta 300 días
$^{3}H/^{3}He$	P_{new}	Estacional y tiempos mayores
Óptico		
Fluorescencia de destello doble	P_T	< 1s
Fluorescencia pasiva	P_T	< 1s
Detectores remotos	P_T, P_{new}	Días hasta anual

La producción primaria bruta, $\mathbf{P_g}$, se expresa en términos del flujo de carbono y no se ve afectada por el metabolismo respiratorio de los autótrofos o por el metabolismo de algún otro componente de la comunidad. La producción primaria neta, $\mathbf{P_n}$, corrige por el metabolismo de la comunidad autotrófica y la producción comunitaria neta, $\mathbf{P_c}$, corrige por el metabolismo de toda la comunidad pelágica (Platt y Sathyendranath, 1993). Las producciones primarias expresadas como flujo de nitrógeno son la producción primaria total, $\mathbf{P_T}$, la producción regenerada $\mathbf{P_r}$ y la

producción nueva, $\mathbf{P_{new}}$. La producción regenerada es sostenida por los nutrientes que provienen de los procesos metabólicos, en cambio la producción nueva obtiene los nutrientes de fuentes externas a la zona eufótica (Platt y Sathyendranath, 1993). La producción estimada por métodos ópticos puede expresarse en unidades de carbono o nitrógeno.

Es muy difícil comparar estimados de producción primaria que provienen de diferentes métodos. Los métodos de rastreo *in Vitro* son incubados sólo por algunas horas para luego extrapolar ese número para la duración del día, que es la escala de tiempo de interés ecológico y luego se integran para todo la profundidad. En los métodos diseñados para obtener los parámetros globales esta implícito la integración vertical pero la integración temporal dependerá de su escala de tiempo característica y en el diseño de las mediciones (Platt y Sathyendranath, 1993). Si se utiliza ^{14}C para estudiar la incorporación de carbono fotosintético y si la incubación se hace en un tiempo suficientemente corto, para que el nuevo carbono incorporado no pueda ser usado en la respiración o reciclado en el interior de la célula, entonces podemos decir que las medidas de P vs. E estiman la producción bruta, P_g (Williams et al., 1983). Para diatomeas comunes, como lo es *Skeletonema costatum*, las incubaciones cerca de una hora proveen resultados que están más cerca de estimar la producción neta, P_n, que la bruta, P_g (Williams y Lefevre, 1996; Williams et al., 1996). La base en el análisis de producción primaria por el método de ^{14}C se presenta en la metodología del *Bermuda Atlantic Time-Series Study (BATS)* (Knap et al., 1993) y reseña lo siguiente. La tasa de incorporación de carbono por autótrofos en el agua de mar se mide mediante el rastreo de la entrada de carbono radioactivo ^{14}C inorgánico dentro de la célula hasta convertirse en particulado orgánico. El radiocarbono se añade preservando una proporción conocida con el carbono inorgánico total en la muestra de agua de mar. La entrada del radiocarbono por el fitoplancton particulado se convierte en carbono total incorporado mediante la conversión usando la razón, **radiocarbono : carbono total**. El carbono inorgánico no se mide debido a que previo a su análisis se acidifica la muestra. Las

incubaciones en BATS se hacen *in-situ* con botellas claras y oscuras de policarbonato (0.25 l) amarradas a una línea a 8 profundidades estándar que incluye desde 95% hasta el 0.6% de la irradianza en superficie y permanecen a la deriva durante todo el día. Los reactivos, muestreo, procedimientos, cálculos y como expresar los resultados se presentan claramente en el Manual de Métodos de BATS (Knap et al., 1993). Otra buena referencia sobre los procedimientos para medir productividad *in situ* es el trabajo que se hizo para el estudio de EqPac en el 1992 (Barber, 1992). En ese documento se presenta el cálculo para conseguir el carbono incorporado a partir de las cuentas por minuto (CPM) medidas por el contador de centelleo. Se recomienda para uso de procedimientos anti-contaminación por metales, revisar el artículo de Fitzwater et al. (1982).

Las referencias que se presentaron arriba fueron para trabajos donde se hicieron medidas *in situ.* Otra forma de hacer las medidas es mediante incubaciones sobre cubierta (*on-deck*). Esto requiere que la luz que ilumina la muestra se lleve al mismo nivel de donde se tomo la muestra, para esto es necesario el uso de filtros neutrales o espectrales. También este método requiere que el organismo se mantenga a una temperatura similar a las presentes en su hábitat. Las incubaciones sobre cubierta se realizaron para el 1981 en las aguas al sur de Puerto Rico (López et al., 1981). Se tomaron las muestras en las profundidades donde existe el 25%, 50% y el 75% de la irradianza de superficie. Para incubarlas en cubierta se utilizaron filtros neutrales que simulaban los porcentajes de irradianza. El tiempo de incubación era de cuatro horas y luego se multiplicaba ese valor por 3 para tener la producción en 12 horas de luz. En este trabajo se cometió un error matemático al integrar verticalmente el perfil de la tasa de fotosíntesis y esto resulta en una productividad por unidad de area (por m^2) que no corresponde a los valores reportados en el perfil. Un método que se aleja aún más de las condiciones reales es el de la incubación mediante un fotosintetrón, método desarrollado por Lewis y Smith (1983, citado de Babin et al., 1994). En este método el espectro de luz que recibe el fitoplancton proviene de una lámpara de arco que provee una irradianza aproximada de 2000

μmol cuantas m^{-2} s^{-1} (Babin et al., 1994). La lámpara presenta un banda de emisión de mercurio en los 546 nm, pero en ésa parte del espectro la absorción del fitoplancton es menor (Kirk, 1994). A pesar de que estos métodos sólo pueden simular las condiciones de luz y temperatura, tienen la ventaja de permitir medidas reproducibles y de resolución alta para generar las curvas P-E. También permite muestreos extensivos y de rápido manejo, cualidades requeridas en los estudios oceanográficos. Las botellas de incubación son de poliestireno y tienen un volumen de 50 ml en lugar de 20 ml , volumen usado en otros fotosintetrones. Mayor volumen de muestra permite que se puedan estudiar aguas oligotróficas, que se caracterizan por menor concentración de fitoplancton (Babin et al., 1994).

La medición de productividad primaria usando radiocarbono se puede resumir en los siguientes pasos:

1. Se toma la muestra en la profundidad seleccionada con el mayor cuidado posible de no contaminarla. Esto requiere el uso de botellas *Go-Flo*, líneas de Kevlar, mantener la muestra en oscuridad, ya sea con el uso de botellas opacas a la luz o tomando la muestra antes del amanecer.
2. En condiciones de luz baja se inocula la muestra con el bicarbonato radioactivo.
3. Se incuba la muestra *in-situ* con botellas claras y oscuras, incubación sobre cubierta por pocas horas o en el fotosintetrón por no más de dos horas.
4. Se filtran 50 ml de cada botella de incubación utilizando un filtro de fibra de vidrio y se guarda en un vial destapado, al cual se le añade HCl para remover el ^{14}C que no ha sido incorporado por la célula.
5. Se le añade el cóctel de centelleo y se deja estabilizar para que pueda ser leída por el contador de centelleo.
6. Las cuentas por minuto (CPM) se convierten a productividad primaria expresado en unidades de mg C (mg Chl-a h)$^{-1}$ m^{-3}.

Las primeras medidas de producción primaria eran subestimadas debido a la contaminación por metales presentes en el cable hidrográfico, las botellas Nansen y

los sellos de goma de las botellas Niskin (Fitzwater et al., 1982). Comparación con muestras más limpias se han realizado en el Giro del Pacífico Norte (Marra y Heinemann, 1987) y se ha encontrado que los valores pueden duplicarse. También se encontró que las medidas de asimilación de radiocarbono comparan bien con lo predicho por el modelo de producción primaria de Kiefer y Mitchell (1983, citado por Marra y Heinemann, 1987). Comparación entre medidas utilizando el procedimiento no-contaminado (limpio) con metales versus el contaminado (convencional) se realizaron en tres diferentes puntos alrededor de la isla de Oahu (Hawaii) con concentraciones de clorofila-a que oscilaron entre 0.05 $\mu g\ l^{-1}$ y 2.2 $\mu g\ l^{-1}$ (Marra y Heinemann, 1984). En ese estudio no se encontró diferencia significativa entre el método limpio versus el convencional. Este resultado es importante ya que estas medidas se hicieron en aguas oligotróficas y porque nos indican que medidas realizadas con el procedimiento convencional no deben ser descartadas categóricamente. Otra controversia presente en las discusiones de productividad primaria es, si el método de $^{14}CO_2$ mide productividad bruta, $\mathbf{P_g}$, o productividad neta, $\mathbf{P_n}$. De acuerdo a Kirk (1994) la fotosíntesis bruta se refiere a la tasa total de incorporación de dióxido de carbono y no toma en cuenta la pérdida de CO_2 por respiración. Fotosíntesis neta es la tasa total de incorporación de CO_2 menos la tasa de pérdida debido a la respiración. La tasa de aumento en concentración de oxígeno dentro de una botella iluminada que contiene fitoplancton es una medida de fotosíntesis neta. Se ha planteado que la habilidad de la técnica de ^{14}C para dar estimados de producción bruta es peor en las aguas oligotróficas, Eppley (1982, citado por Williams et al., 1983). Para aclarar este punto se hicieron comparaciones entre medidas de producción en aguas oligotróficas utilizando el método de ^{14}C y medidas de O_2 (Williams et al., 1983). Ese estudio encontró que las tasas de fotosíntesis determinadas con el método de ^{14}C representa la producción bruta. Los cambios en la concentración de oxígeno disuelto entre botellas oscuras y claras son comparables con la incorporación del $^{14}CO_2$ por fotosíntesis. O sea que la respiración es comparable con la fotosíntesis y el sistema se mantiene en balance

material. El cociente fotosintético PQ ($\equiv O_2/CO_2$) osciló entre 0.92 hasta 1.66 que esta cerca del teórico 1.1 -1.2. Además Williams et al. (1983) nos indica que los valores mayores de 29 μg C (μg Chl-A)$^{-1}$ h^{-1} en las tasas fotosintéticas que midieron son prueba de que las incubaciones *in Vitro* no subestiman la producción.

Otra controversia en la metodología para calcular productividad primaria se encuentra en el proceso de filtración de las muestras. Estudios sobre las posibles fuentes de error en el fraccionamiento de las muestras de productividad primaria por radiocarbono se hicieron en el Báltico Norte entre 1984-1990 (Lignell, 1992). En ese estudio se encontró que la productividad primaria neta (carbono orgánico total), usando filtros de acetato de celulosa con un tamaño de poro de 2 μm, resultó ser un 81% de la productividad primaria neta aparente en el año. Cuando los filtros de celulosa se enjuagan o se acidifican, pueden ocurrir pérdidas de hasta un 34% de radiocarbono orgánico. Lignell (1992) también nos indica que los filtros de fibra de vidrio no sufren pérdidas. Otro aspecto importante es que demostró que la descarga de radiocarbono orgánico disuelto debido al filtrado no es de gran importancia.

2.1.3. Productividad primaria estimada por fluorescencia natural

La energía de excitación en un sistema fotosintético puede perderse por re-emisión de radiación. Los electrones excitados que saltan a un nivel de baja energía son capaces de transferirse a los niveles rotacionales/vibracionales del estado base (*groun*d) mediante la re-emisión de un fotón de luz. Este fenómeno se conoce como fluorescencia. En algas fotosintéticas vivas se pierde aproximadamente el 1% de la energía absorbida en forma de fluorescencia. Una gran parte de la energía absorbida, ya sea capturada inicialmente por la clorofila, carotenos o biliproteinas es transferida por resonancia inductiva a los centros de reacción donde se usa para provocar cambios bio-químicos (Kirk, 1994). La energía absorbida por el fitoplancton tiene tres destinos: calor, energía química en forma de biomasa y una diminuta parte en fluorescencia.

La señal de fluorescencia del fitoplancton (estimulada artificialmente) se ha usado para detectar la concentración de clorofila *in vivo*. Lorenzen (1967) fue el primero en utilizar esta técnica para hacer transeptos superficiales de la clorofila *in vivo* en las afueras de la costa de Baja California. La contribución de la señal de fluorescencia natural a las medidas de reflectancia difusa espectral bajo la superficie fue descrita por primera vez por Morel y Prieur (1977) y también se detectó en la radianza del nadir medida sobre la superficie por Neville y Gower (1977, citado de Kiefer et al., 1989). El uso de espectroradiómetros con la capacidad de medir la radianza del nadir en el largo de onda de 683 nm con el objetivo de estimar la tasa de fotosíntesis bruta (**P_g**) comenzó en el Pacifico Sur Occidental (Kiefer et al., 1989). Kiefer et al. (1989) derivó ciertas ecuaciones que le permitieron:

i. Relacionar la radianza nadir en 683 nm a la fluorescencia total emitida por el fitoplancton en el campo de visión del detector.
ii. Relacionar la fluorescencia natural con la concentración de clorofila.
iii. Relacionar la fluorescencia natural con la tasa de fotosíntesis bruta.

Veamos cada una de las ecuaciones desarrolladas por Kiefer et al. (1989) que describen los tres puntos mencionados arriba. La ecuación que estima el perfil de fluorescencia natural, **F*f*(z)**, en función del perfil de radianza nadir en 683 nm, $\mathbf{L_u(683,z)}$ es,

$$Ff(z) = 4\pi 27 L_u(683,z) \times \left[k(PAR,z) + a(683,z)\right] \tag{36}$$

Tal que **a(683,z)** es el perfil del coeficiente de absorción en 683 nm y **k(PAR,z)** es el perfil del coeficiente de atenuación de la irradianza escalar, $\mathbf{E_0(PAR,z)}$. El número 27 en la ecuación 36 se debe a que la fluorescencia total que se emite en el rojo lejano es 27 veces mayor al que se emite en la banda de 683 nm. La relación entre la concentración de clorofila, **Chl**, y la fluorescencia natural, F*f*(z), es lineal y dependerá del coeficiente de florescencia natural, $\mathbf{\Psi_f(z)}$, del rendimiento cuántico de la fluorescencia natural, $\mathbf{\Phi_f}$ y de la absorción específica de las células, **°ac**.

$$Chl = \frac{\Psi_f}{\left[\Phi_f \, {}^{o}ac(PAR)\right]}$$

donde el numerador es

$$\Psi_f = \frac{Ff(z)}{E_0(PAR)} \tag{37}$$

La relación entre fluorescencia natural, F*f*(z) y la tasa de fotosíntesis instantánea, **Fc**, esta dada por la siguiente ecuación empírica (Kiefer et al., 1989),

$$Fc = \frac{{}^{o}ac(PAR)\Phi_{\max} K_\phi Chl E_0(PAR)}{\left[K_\phi + E_0(PAR)\right]} \tag{38}$$

La concentración de clorofila, **Chl**, incorporada a la ecuación 38 se consigue mediante la ecuación 37. Donde **°ac**, $\mathbf{\Phi}_{max}$ y $\mathbf{K}_{\phi}$ son constantes empíricas que fueron determinadas mediante cultivos de una especie de diatomea pequeña. Finalmente, Kiefer et al. (1989) propone que las tasas diarias de fotosíntesis, Fc(z, diaria), pueden estimarse de las medidas de tasas instantáneas de fluorescencia natural a una profundidad dada tomando el producto del coeficiente de fluorescencia natural, $\mathbf{\Psi}_f$ **(z)**, el flujo de irradianza escalar integrado en un día, $\mathbf{E}_0$(PAR, z, diario) y la razón entre los rendimientos cuánticos de fotosíntesis y fluorescencia,
$\mathbf{\Phi}_c$ (z)/ $\mathbf{\Phi}_f$ (z).

$$Fc(z, diario) = \left[\frac{\Phi_c(z)}{\Phi_f(z)} \right] \times \Psi_f(z) E_0(PAR, z, diario) \tag{39}$$

Utilizando la ecuación 37 podemos expresarla en función de la fluorescencia natural, F*f*(z) (Kiefer et al., 1989, Chamberlin y Marra, 1992).

$$Fc(z, diario) = \left[\frac{\Phi_c(z)}{\Phi_f(z)} \right] \times Ff(z, diario) \tag{40}$$

La técnica de incubación con ^{14}C es el método estándar para mediciones de productividad primaria y de curvas P-I de fitoplancton. La técnica es sensitiva pero laboriosa. Para estudios de cambios en producción en periodos menores a un día la técnica sería difícil de desarrollar. Por lo tanto estimar la producción primaria con la ecuación 40 es excelente para estudiar cambios durante el día. La calidad del estimado de producción primaria sustentado con el perfil de fluorescencia natural, dependerá si la razón entre los rendimientos cuánticos es constante o predecible. En un estudio posterior (Chamberlin y Marra, 1992), se encontró que la razón de los rendimientos cuánticos es función de la intensidad de la luz y de la temperatura. Si ese es el caso, tenemos que la ecuación 40 se convierte en,

$$Fc(z,diario) = \left(\frac{\Phi_c}{\Phi_f}\right)_{\max} \times (k_t T + C) \times \frac{k_E}{k_E + E_0(PAR,z,t)} \times Ff(z,t) \qquad (41)$$

donde la razón **(** Φ_c (z)/ Φ_f (z) **)**$_{max}$ es una constante empírica para el valor máximo de Φ_c (z)/ Φ_f (z); $\mathbf{k_e}$ es una constante empírica para el valor de E_0(PAR) cuando la razón entre los rendimientos cuánticos, **(** Φ_c (z)/ Φ_f (z) **)**$_{max}$, es la mitad de su valor máximo posible; **T** es temperatura; $\mathbf{k_t}$ y **C** son la pendiente y el intercepto de la regresión entre **T** vs. (Φ_c (z)/ Φ_f (z)). A continuación presento una tabla con los valores de las constantes empíricas.

Tabla 4. Valores de las constantes empíricas de las ecuaciones 37-41 y su procedencia

Constante empírica	**Valor**	**Determinada por**
Φ_f	0.035 ± 0.005	Kiefer et al., 1989
Φ_{max}	0.1 mol C Einst^{-1}	Kiefer et al., 1989
K_ϕ	2,400 μEinst m^{-2} h^{-1}	Kiefer et al., 1989
°ac	0.012 m^2 (mg chl)$^{-1}$	Mitchel y Kiefer, 1988
(Φ_c (z)/ Φ_f (z))$_{max}$	1.5 at. C por fotón emitido	Chamberlin y Marra, 1992
k_e	116 μM fotones m^{-2}s^{-1}	Chamberlin y Marra, 1992
k_t	0.044	Chamberlin y Marra, 1992
C	0.257	Chamberlin y Marra, 1992

Otra ecuación para estimar la producción primaria en función de la señal de irradianza por fluorescencia natural, $\mathbf{F_r}$, medida a una profundidad **l**; el coeficiente de atenuación difusa total para 683 nm, $\mathbf{K_f}$; el coeficiente de atenuación difusa total para PAR, $\mathbf{K_t}$ y la razón entre los rendimientos cuánticos, Φ_c / Φ_f se expresa mediante la siguiente ecuación (Stegmann y Lewis, 1997),

$$\int_{z=l}^{\infty} Fc(z)dz = \left(\frac{\Phi_c}{\Phi_f}\right) \times \frac{K_t + K_f}{K_t} \times F_r(l) \tag{42}$$

la señal de irradianza por fluorescencia natural, $\mathbf{F_r}$, proviene de la radianza por fluorescencia corregida de la contribución de luz solar retro-dispersada hacia el campo de visión del instrumento, $\mathbf{L_u683c(l)}$ que esta dada por,

$$F_r(l) = \frac{L_u 683c(l)}{C} \tag{43}$$

$$L_u 683c(l) = L_u 683c(l) - \left(E_d 683(l - 0.38) \times 0.00026 \times e^{(-0.38K_f)}\right) \tag{43b}$$

donde, C, es el producto de la corrección geométrica $4\pi sr^{-1}$ por la corrección necesaria para el ancho de banda de la fluorescencia (25 nm^{-1}) y tienen un valor de 0.0032 nm^{-1} sr^{-1}. Stegmann et al. (1992) encontraron que para febrero/marzo del 1988, había relación entre producción integral y la fluorescencia estimulada por el Sol en el Pacífico Tropical. También encontraron que esta relación producción-fluorescencia fluctúa dentro del día y explica que posiblemente el rendimiento cuántico puede cambiar por foto-adaptación, cambios en la utilización de luz y nutrientes o cambios de las especies. La producción estimada por fluorescencia natural subestimó valores de producción altos cerca de la superficie. Ellos recomiendan que se le integre un componente no-lineal que pueda refinar el estimado a esa profundidad. En un artículo más reciente (Stegmann y Lewis, 1997) se encontró que un valor apropiado para $\mathbf{\Phi_c / \Phi_f}$ debe estar entre los 0.32 a 0.42 mol C $Einst^{-1}$. Esta aseveración se sustenta con datos del Pacifico ecuatorial y del noroeste del Atlántico.

Medidas de radianza ascendente en la banda espectral roja fue estudiada en el Golfo de California y en la Corriente de California con el objetivo de conocer la fluorescencia de clorofila (estimulada por luz-solar) (García-Mendoza y Maske, 1996). En esa investigación se encontró que la razón entre los rendimientos cuánticos de fotosíntesis y fluorescencia, Φ_c (z)/ Φ_f (z) son función de la irradianza *in-situ* y que no dependen de la temperatura o nutrientes. Por lo tanto la ecuación 41 que presentaron Chamberlin y Marra (1992) se reduce a la siguiente ecuación (Mendoza y Maske, 1996).

$$F_c(l) = \left(\frac{\Phi_c}{\Phi_f}\right)_{\max} \frac{k_E}{k_E + E_0(PAR, z, t)} \times F_f(l) \tag{44}$$

Donde $F_f(z)$ y E_0 son respectivamente,

$$F_f(z) = 4\pi L_{u(z-0.8)}\left[k(z) + a_{Ff}(z)\right]e^{-0.8k(z)} \tag{45a}$$

$$E_{0,z} = E_{0,(z-1.1)}e^{-1.1k(z)} \tag{45b}$$

$$a_{Ff} = 0.49 + 0.012Chl \tag{45c}$$

Los valores 0.8 m y 1.1 m (detector de E_d está 0.3 m sobre el detector de L_u) son necesarios para corregir por la diferencia en profundidad entre el detector y la profundidad nominal a la cuál se estima la productividad primaria. La variable a_{Ff} representa el coeficiente de atenuación en la emisión de fluorescencia y se determinó mediante simulación numérica cambiando las concentraciones de clorofila en una columna de agua de 10 m (Mendoza y Maske, 1996).

Se ha encontrado en lagos cubiertos de hielo en Antártica que los estimados de producción usando valores promedios de Φ_c (z)/ Φ_f (z) no son buenos (Lizotte y Priscu, 1994). Esto es debido a que la relación entre Φ_c (z)/ Φ_f (z) versus temperatura y Φ_c (z)/ Φ_f (z) versus irradianza no son suficientes para ajustar los estimados de productividad usando fluorescencia con las medidas de radiocarbono. Lizotte y Priscu (1994) indican que sus resultados demuestran la dependencia de la razón Φ_c (z)/ Φ_f (z) con el suministro de nutrientes y la distancia sobre el nutriclino. La relación se expresa con una función de decaimiento exponencial.

$$\left(\frac{\Phi_c}{\Phi_f}\right) = 1.53e^{-0.66z} + 0.022 \qquad (46)$$

Esta relación es dirigida principalmente por aumentos en Φ_c (z) a medida que nos acercamos al nutriclino y no a un aumento en Φ_f (z) a medida que nos alejamos del nutriclino (Lizotte y Priscu, 1994).

La entrada de nutrientes en la zona eufótica superior debido a eventos de afloramiento, tales como los que pueden ser generados por el paso de un vórtice de mesoescala, pueden ser responsables por la reducción del rendimiento cuántico de la fluorescencia, $\phi_f(E_d(490))$. La entrada de nutrientes limitantes como el hierro pueden provocar que una mayor parte de la energía capturada por el aparato fotosintético se pueda utilizar en fotoquímica, así reduciendo la cantidad disponible para fluorescencia y calor (Letelier et al., 1997).

Cambios en el rendimiento cuántico en la fluorescencia de la clorofila han sido estudiados usando métodos de fluorescencia activa (Greene et al., 1994; Kolber y Falkowski, 1993). Estos métodos permiten hacer estimados de la productividad primaria basados en tres parámetros que se derivan del cambio en el rendimiento cuántico de la fluorescencia, $\Delta\phi_m$. Los parámetros son:

i. Sección transversa de la absorción absoluta para el fotosistema 2, σ_{PS2} .
ii. El rendimiento cuántico de la foto-química.
iii. La tasa máxima del transporte electrónico fotosintético cuando hay saturación lumínica, ϕ_e .

La tasa fotosintética basada en fluorescencia esta dada por (Kolber y Falkowski, 1993)

$$P_f^B(E) = E\sigma_{PS2} q_p \phi_e n_{PS2} \left(\frac{\Delta\phi_m}{0.65} \right) \tag{47}$$

$$P_C^B = \frac{P_f^B}{R}$$

Las unidades de $\mathbf{P}^B_f$ son electrones Chl^{-1} $tiempo^{-1}$ y para convertirlas a carbono fijado por unidad de tiempo se necesita dividirlo por **R**, la razón entre O_2 liberado a carbono fijado.

2.1.4. Productividad primaria teledetectada desde el espacio

En esta sección quiero citar brevemente los trabajos sobre la teledetección de biomasa y productividad primaria en los océanos desde el espacio. La base para estimar productividad primaria desde el espacio es la teledetección de biomasa. Los primeros mapas sinópticos de biomasa se realizaron desde aviones, Clarke et al. (1970, citado de Balch et al., 1989). La biomasa se estima a partir de la teledetección de los pigmentos presentes en el alga, en particular la clorofila-a y sus faeopigmentos. Los pigmentos absorben luz que es transferida a los centros de reacción fotosintéticos para dirigir la fotosíntesis o para ser re-emitidos a largos de ondas mayores (para evitar el foto-daño).

El primer detector en una plataforma satelital dedicado exclusivamente a la teledetección de biomasa de fitoplancton fue el *Coastal Zone Color Scanner* (CZCS). Este detector operó desde el 25 de octubre de 1978 hasta el 22 junio del 1986. Se desarrollaron algoritmos para relacionar el color aparente del océano con la concentración de los pigmentos del fitoplancton y se compararon con medidas de campo (Hovis et al., 1980; Morel y Prieur, 1977; Gordon et al., 1983). Con el advenimiento de los detectores satelitales de color más sofisticados, tales como SeaWiFS, OCTS, POLDER y MODIS, se desarrollaron nuevos algoritmos capaces de teledetectar mejor la concentración de clorofila-a desde el espacio (O'Reilly et al., 1998; Carder et al., 1999)

Nuevos detectores hiperespectrales tienen la capacidad de diferenciar los pigmentos y pueden usarse para detectar grupos específicos de algas (Richardson, 1996). En el pasado sólo se han podido diferenciar cocolitofóridos en las imágenes de CZCS y SeaWiFS debido a su señal espectral única. (Brown y Yoder, 1994). Se han desarrollado algoritmos para detectar la cianobacteria *Trichodesmium spp (=Oscillatoria)* (Borstad et al., 1992). La floración de *Tricodesmium* fue detectada en aguas tropicales del Pacifico sur-occidental por SeaWiFS (Dupouy et al., 2000).

Cálculos de los coeficientes de absorción total en el agua, $a=a_w+a_g+a_d+a_{ph}$, partiendo de la reflectancia tele-detectada y que tienen el objetivo de medir las propiedades inherentes en el agua tales como, absorción total y retrodispersión, b_b, son prometedores para estimar la biomasa y productividad primaria (Lee et al., 1996a; Lee et al., 1996b; Lee et al., 1998). No sólo el fitoplancton absorbe luz sino que los sólidos suspendidos y la materia orgánica disuelta coloreada (CDOM) son un componente importante en la reflectancia medida por el detector remoto, en especial en las zonas costeras (Carder et al., 1989; Blough et al., 1993; Del Castillo et al., 1999). Discriminar entre la señal de sólidos suspendidos y la de clorofila es posible mediante la derivada numérica de datos hiper-espectrales (Goodin et al., 1993)

Hace años los oceanógrafos desean calcular la producción primaria mediante la teledetección de la señal de pigmentos. Las concentraciones de clorofila (estimadas por el detector) son la base para determinar la productividad primaria. Los primeros trabajos que determinaron productividad primaria usando la concentración de clorofila en superficie eran modelos empíricos o semi-empíricos sustentados en regresiones (Eppley et al., 1985; Lohrenz et al., 1988; Balch et al., 1989). También para determinar la productividad se usan modelos semi-analíticos basados en la relación luz-fotosíntesis y que toman en cuenta la calidad espectral de la luz (Sathyendranath y Platt, 1992; Sathyendranath y Platt, 1993a). Hay modelos que simulan el perfil de biomasa usando medidas superficiales (Berthon y Morel, 1992; Sathyendranath y Platt, 1993a). Una buena revisión de las modelos de productividad que convierten medidas de pigmentos superficiales a producción integral se encuentra en Balch et al. (1992). En ese artículo los autores recomiendan que el cálculo de la productividad primaria se facilitaría al derivarse con mayor exactitud la concentración de clorofila-a y los valores de atenuación vertical difusa, K (PAR). También sugieren que el modelo tiene que incluir el parámetro P^B_m para mejorar el estimado de producción. Las poblaciones de fitoplancton teledetectadas por satélite están en superficie y es más probable que se encuentren fotosaturadas,

por ésta razón el uso del parámetro, α o $\mathbf{E}_{k,}$ no se justifica debido a que corresponden a la porción de la columna de agua que está limitada de luz. Otros autores prefieren el uso de la sección transversal de la fotosíntesis por unidad de biomasa, $\mathbf{\Psi}^*$, este parámetro es función de la concentración total de clorofila en la columna, de la irradianza (PAR) en superficie y de la temperatura, con la ventaja que todos pueden ser detectados por el satélite (Antoine y Morel,1996a; Antoine y Morel, 1996b). Otro concepto importante, es el de provincia bio-geo-química y que es útil para reducir la diferencia entre medidas de productividad *in-situ* y medidas adquiridas por detectores remotos (Sathyendranath y Platt, 1992; Sathyendranath y Platt, 1993a; Sathyendranath y Platt, 1993b; Sathyendranath et al., 1995). Los modelos de producción primaria pueden clasificarse en cuatro niveles acorde al nivel de integración matemática

i. Modelos con resolución espectral
ii. Modelos integrados espectralmente
iii. Modelos integrados temporalmente
iv. Modelos integrados verticalmente

Todos los modelos para calcular la producción primaria global pueden reducirse a una fórmula simple que representa la producción primaria para toda la columna, **ΣPP**, en términos de la biomasa en superficie, $\mathbf{C}_{surf}$; una variable foto-adaptaba, $\mathbf{P}^{B}_{opt}$; profundidad de la zona eufótica, $\mathbf{Z}_{eu}$; una función que describe la irradianza, $\boldsymbol{f}(\mathbf{E_0})$ y por último; el periodo de luz, **DL**, (Behrenfeld y Falkowski , 1997b). El 85% de la variabilidad se le adjudica a cambios espaciales (horizontales) y temporales de la variables $\mathbf{P}^{B}_{opt}$ y $\mathbf{C}_{surf}$ (Behrenfeld y Falkowsky, 1997a).

$$\Sigma PP = C_{surf} \times Z_{eu} \times P^{B}_{opt} \times DL \times f(E_0) \qquad (48)$$

Una versión simple de un modelo de producción verticalmente generalizado (MPVG) (Behrenfeld y Falkowski, 1997) se implementó en las aguas del Mar Caribe (Sastre, 2000). Este modelo se basa en una relación semi-empírica para

estimar la producción primaria en la zona eufótica. La producción integrada verticalmente se consigue mediante,

$$P_{eu} = C_{sat}^{(b+1)} \times a_1 \times P_{opt}^{B} \times D \times a_0 \times \left[\frac{E_0}{E_0 + 4.1} \right] \qquad (48b)$$

$$a_1 = \begin{Bmatrix} 35.85_para < C >_{TOT} < 10mg_m^{-2} \\ 67.56_para < C >_{TOT} > 10mg_m^{-2} \end{Bmatrix}$$
$$b = \begin{Bmatrix} -0.3416 \\ -0.1348_para_a_1 \end{Bmatrix} \qquad (48c)$$

Donde a_0=0.66125, P^B_{opt} es el parámetro fotoadaptativo de un perfil vertical de producción generalizado, C_{sat} es la concentración de clorofila teledetectada por SeaWiFS, D representa el largo del fotoperiodo y E_0 es la irradianza incidente en la superficie del mar. Este modelo permitió generar mapas de producción primaria del Caribe con una resolución espacial de aproximadamente 2 km. Las tasas de producción anual para el Caribe Oriental fueron de 178 g C m^{-2} $año^{-1}$ para el Caribe Nororiental, 244 g C m^{-2} $año^{-1}$ para el Caribe Suroriental, un promedio de 214 g C m^{-2} $año^{-1}$ para el Caribe Oriental y 136 g C m^{-2} $año^{-1}$ para una región al sur del Mar de los Sargasos. Estos resultados deben tomarse con mucha cautela ya que se basan en un perfil vertical de producción generalizado y estimados de clorofila-a calculados con datos de SeaWiFS. Además, no distingue los cambios en la estructura vertical del perfil de clorofila. Los parámetros son derivados de medidas de detectores remotos y por tanto están sujetos a errores, a medida que nos acercamos a las aguas impactadas por procesos costaneros. No obstante, se distingue un patrón general en la distribución de la productividad en las aguas del Mar Caribe Oriental. El estudio revela que la provincia al Sureste del Mar Caribe,

entre la latitud 12 ° N y 15 ° N, supera por cerca de 200 a 300 mg C m^{-2} d^{-1} los estimados del Noroeste del Mar Caribe, provincia delimitada por 15° N y 17.6° N.

2.2. Medidas de productividad en otras regiones

2.2.1. Medidas en el océano Atlántico, Antártico, Pacífico y el mar Caribe

En esta sección quiero presentar algunas de las medidas de producción primaria del fitoplancton realizadas en el Mar Caribe, Océano Atlántico, Océano Pacifico y en la Antártica. A continuación presento un marco de referencia que nos sirve para situar las medidas del Caribe respecto a medidas similares en otras partes del globo. A pesar de que hay diversidad de métodos, mi intención principal es reportar los trabajos que se hicieron con radiocarbono (ver tabla 5).

Tabla 5. Producción primaria en otras regiones. Las incubaciones *in-situ* se hacen con botellas claras y oscuras amarradas a una línea a profundidades estándares que incluyen desde 95% hasta el 0.6% de la irradianza en superficie y permanecen a la deriva durante todo el día. Incubaciones en cubierta se hacen con incubadoras que usan luz natural y mantienen la temperatura constante. Libre de metales quiere decir que se usan procedimientos para eliminar contaminación con metales (botellas Go-Flo, cubiertas de teflón, etc.)

Región	Producción	Unidades	Método	Reportado por:
Atlántico norte subartico ~59°N 21°O	93.5-99.6 1122-1195	mmol C m^{-2} d^{-1} mg C m^{-2} d^{-1}	^{14}C, *in situ*	Marra et al., 1995
Océano Pacífico sub-ártico	>1000 170 14.17	mg C m^{-2} d^{-1} g C m^{-2} $año^{-1}$ Mol C m^{-2} $año^{-1}$	ND	Welschmeyer et al., 1993
Atlántico norte	10-15	Mol C m^{-2} $año^{-1}$	^{14}C, *in situ*	Marra, 1995
Mar del Sargaso Occidental ~35°N 70°O	440.2	mg C m^{-2} d^{-1}	^{14}C, *in situ*	Marra et al., 1992
Estación BATS 31°50'N, 64°10'O	17-67 204-804 9.2-12	mmol C m^{-2} d^{-1} mg C m^{-2} d^{-1} Mol C m^{-2} $año^{-1}$	^{14}C, libre de metales, *in situ*	Lohrenz et al., 1992
Estación BATS	11-36	mg C m^{-2} d^{-1}	Bacterioplancton	Carlson et al., 1996

Tabla 5. Continuación				
Región	**Producción**	**Unidades**	**Método**	**Reportado por:**
Estación BATS	20-45	g C m^{-2} $año^{-1}$	Producción de silica integrada promedio	Nelson y Brzezinski, 1997
Golfo de California	3.7±0.3 (P^{*}_{max}) 9.6±2.4	mgC(mgChla $)^{-1}$ h^{-1}	^{14}C, fluorescencia natural	Valdez-Holguin et al., 1995
Laguna Costera: Estero de Punta Banda (Méjico)	6.60-34.36	mgC m^{-3} h^{-1}	^{14}C, en cubierta	Sosa-Ávalos et al. 1997
Baja California 31°41'N,116°45'O	0.5-7.5 (P^{B}_{m})	mgC(mgChla $)^{-1}$ h^{-1}	^{14}C, en cubierta	González-Morales et al., 1993
Pacífico Norte Central	114	mg C m^{-2} d^{-1}	Producción de silica integrada promedio	Brzezinski et al., 1998
Pacífico Norte subtropical, 26°N 155°O	777±219	mg C m^{-2} d^{-1}	^{14}C, en cubierta con filtros azules y violetas	Laws et al., 1990
Giro subtropical del Pacífico norte	36-777±219[1]	mg C m^{-2} d^{-1}	^{14}C, *in situ*, en cubierta	Karl y Lucas, 1996
Giro subtropical del Pacífico norte Sta. ALOHA (22°45'N 158°00'O)	463 (promedio 5 años) 14.1 168	mg C m^{-2} d^{-1} mol C m^{-2} $año^{-1}$ g C m^{-2} $año^{-1}$	^{14}C, libre de metales, *in situ*, en cubierta	Karl et al., 1996

[1] Se tomó el valor mínimo y máximo de la tabla 1 que aparece en el artículo de Karl y Lucas (1996)

Tabla 5. Continuación				
Región	**Producción**	**Unidades**	**Método**	**Reportado por:**
Giro subtropical del Pacífico norte Sta. ALOHA (22°45'N 158°00'O)	127-1055	mg C m^{-2} d^{-1}	^{14}C, libre de metales, *in situ*, en cubierta	Letelier et al., 1996
Atlántico Tropical 18°00'N 30°00'W	250-1110	mg C m^{-2} d^{-1}	ND	Jochem y Zeitzschel, 1993
G. Tehuantepec 15-16°N,93-96°O	70-1430	mgC m^{-2} d^{-1}	^{14}C, en cubierta	Robles-Jarero y Lara-Lara, 1993
Caribe: 1. frente a la costa de Belize, 18°N 85°O 2. costa de Jamaica	1. 95.83±12.24 2. 51.61±8.20	mg C m^{-2} d^{-1}	ND	Chow y Bhattathiri, 1991
Dos estaciones en la parte central sur del mar Caribe	140 190	mg C m^{-2} d^{-1}	^{14}C	Steemann-Nielsen y Jensen (1957 citado de Beers et al., 1968)
Caribe: 1. frente la costa de Jamaica 2. Atlántico tropical frente a la costa de Barbados	1. 80-520 180 (promedio) 66 (anual) 2. 190-630 380 (promedio) 139 (anual)	mg C m^{-2} d^{-1} g C m^{-2} año^{-1}	^{14}C, en cubierta	Beers et al., 1968
Caribe	16-2026 (superficie) 272 (promedio)	mg C m^{-2} d^{-1}	^{14}C, en cubierta	Bhattathiri et al., 1991
Caribe	633±77	mg C m^{-2} d^{-1}	^{14}C, en cubierta, *in situ*	Taguchi et al., 1988

Tabla 5. Continuación				
Región	**Producción**	**Unidades**	**Método**	**Reportado por:**
Caribe	799.5 [2]	mg C m^{-2} d^{-1}	^{14}C, en cubierta	López et al., 1981
Caribe	292.8	mg C m^{-2} d^{-1}	^{14}C, en cubierta	Sellner, 1981
1. Dragon's Mouth 2. Golfo de Paria 3. Plataforma Venezuela 4. R. Orinoco 5. Oceánico	Primavera, invierno 1. 31.0, 12.9 2. 14.0, 38.0 3. 35.0, 2.9 4. 50.0, 26.4 5. 1.0	μg C m^{-3} h^{-1}	^{14}C, en cubierta	Bonilla et al., 1993
1 Atlántico Norte al Este de las Antillas (13°N -14°N) 2 Barbados	1. 50-150 2. 139-380	mg C m^{-2} d^{-1}	ND	Recopilado por Muller-Karger et al. (1989) de trabajos previos
Norte del Caribe Oeste de las Antillas, >14°N	50-300	mg C m^{-2} d^{-1}	ND	Recopilado por Muller-Karger et al. (1989) de trabajos previos
1 Isla Margarita 2 Golfo de Cariaco 3 Noroeste de Colombia	1 204-1060 2 1200-2300 3 600-2500	mg C m^{-2} d^{-1}	ND	Recopilado por Muller-Karger et al. (1989) de trabajos previos. Corredor, 1979
Tabla 5.				

[2] La integracion vertical fue estimada, valores reportados en el artículo reflejan error en la integración.

Continuación				
Región	**Producción**	**Unidades**	**Método**	**Reportado por:**
Caribe Occidental	150-250	mg C m^{-2} d^{-1}	ND	Recopilado por (Muller-Karger et al., 1989) de trabajos previos
Golfo de Cariaco	540-600	g C m^{-2} y^{-1}	^{14}C	Programa CARIACO (Muller-Karger et al. 2000)
Caribe, Protec site 17°57'N 65°48'W	0.036-4.98	g C m^{-2} d^{-1}	^{14}C, en cubierta	Vargo et al., 1981
Pacífico Ecuatorial Occidental , 5°N-5°S 155°E	8-20.1 96-241	mmol C m^{-2} d^{-1} mg C m^{-2} d^{-1}	^{14}C, libre de metales, incubadora (luz fluorescente)	Mackey et al., 1995
Pacífico Ecuatorial, 5°N-5°S,84°O-155°E 1. 84-90°O 2. 93-100°O 3. 100-110°O 4. 110-120°O 5. 120-130°O 6. 130-140°O 7. 140-160°O 8. 160-180°O 9. 180-160°E 10. 160-140°E 11. Galápagos 90-93°O	1. 967±78 2. 675±40 3. 606±29 4. 644±46 5. 576±53 6. 517±25 7. 573±48 8. 381±31 9. 259±16 10. 296±25 11. 1096±120	mg C m^{-2} d^{-1}	^{14}C, libre de metales, en cubierta	Barber y Chavez, 1991
Tabla 5.				

Continuación				
Región	**Producción**	**Unidades**	**Método**	**Reportado por:**
Isla Elefante, Antártica	311-716	mg C m^{-2} d^{-1}	^{14}C, en cubierta	Holm-Hansen y Villafañe, 1993
Hielo marino de la antártica	590-1020	mg C m^{-2} d^{-1}	Modelo Numérico	Arrigo y Worthen, 1997
Península Antártica, ~64°N,61-66°O	248	mg C m^{-2} d^{-1}	ND	Smith, 1992
Estrecho de Gerlache, Antártica	12-131	mg C m^{-2} d^{-1}	^{14}C, en cubierta	Cochlan y Martínez, 1993
Atlántico 1) 60°-40°N 2) 40°-25°N 3) 25°-10°N 4) 10°-5°S 5) 5°-40°S	1) 268.4-1083.3 2) 76.5-436.4 3) 240-737 4) 111-563.6 5) 190.3-392.7	mg C m^{-2} d^{-1}	^{14}C, libre de metales, en cubierta	Marañon et al., 2000

2.2.2. Series de tiempo de productividad (BATS y HOT)

Serie de Tiempo Atlántica de Bermuda (BATS)

El Estudio Conjunto del Flujo Oceánico Global (*Joint Global Ocean Flux Study, JGOFS*) es un estudio internacional y multidisciplinario con el objetivo de entender el rol de los océanos en los ciclos globales del carbono y los nutrientes. Para cumplir esta meta los Estados Unidos y la Fundación Nacional de Ciencias han costeado dos estaciones seriales, una en Bermuda (Michaels y Knap, 1996) y la otra en Hawaii (Karl y Lukas, 1996). En el 1988 la estación de Bermuda comenzó el estudio, **Serie de Tiempo Atlántica de Bermuda** (*Bermuda Atlantic Time-series Study, BaTS*) y tiene los siguientes objetivos (Knap et al., 1993; Michaels y Knap, 1996):

1) Observar e interpretar la variabilidad anual e inter-anual de la biología y química de la capa mixta y la zona eufótica.
2) Entender las inter-relaciones entre los procesos químicos y biológicos y las características físicas de la columna de agua.
3) Proveer datos que muestren tendencias globales de ciertas propiedades oceánicas en escalas de tiempo de decenas de años.

Las medidas de asimilación de carbono en la estación BaTS se hacen aproximadamente cada mes usando la técnica de radiocarbono, ^{14}C. Las incubaciones se hacen preferiblemente *in situ* durante todo el periodo de luz, no obstante se incluyen incubaciones sobre cubierta . Se incuba en las siguientes profundidades estándar: 1, 20, 40, 60, 80, 100, 120, 140 m.

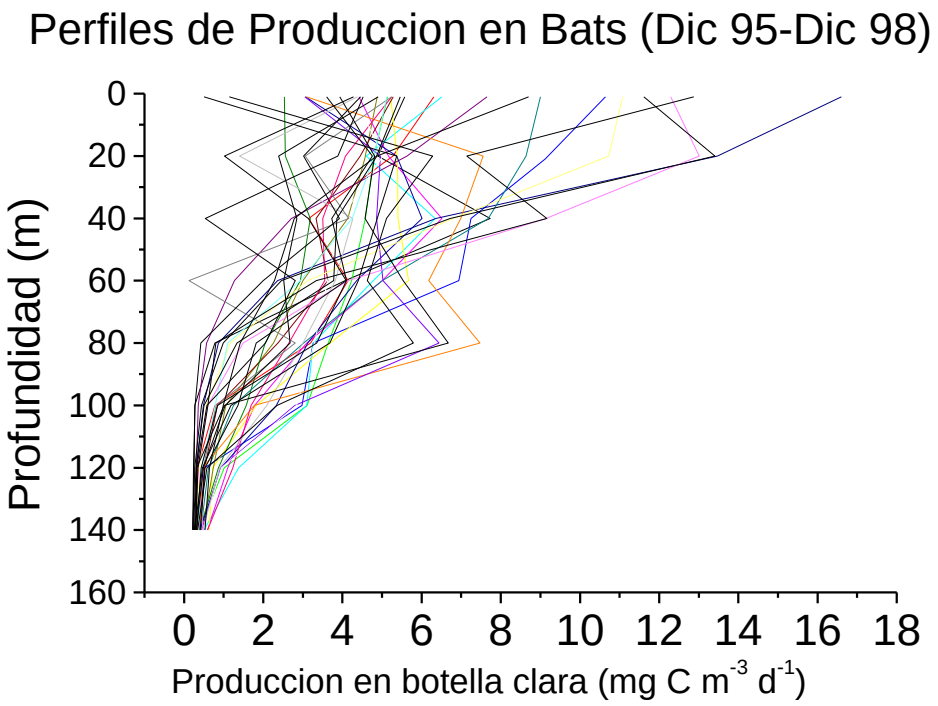


Figura 1. Todos los perfiles de productividad primaria en la estación BaTS entre diciembre del 1995 hasta diciembre del 1998. Construidos con los datos de las 8 incubaciones *in situ* que se hicieron en las siguientes profundidades: 1, 20, 40, 60, 80, 100, 120, 140 m. Los datos se obtuvieron de las base de datos disponibles en Internet mediante la siguiente dirección: http://www.bbsr.edu/users/ctd/goflolist.html.

Los datos de producción primaria medida *in situ* de BaTS (31° 50' N, 64° 10' O) y de la Hidro-estación S están disponibles en Internet en la siguiente dirección: http://www.bbsr.edu/users/ctd/goflolist.html. La serie de tiempo de productividad primaria generada en BaTS les ha servido a muchos investigadores para relacionarla con otros parámetros que se obtienen en la misma estación. Se ha estudiado la variabilidad en la producción primaria y el flujo descendente de partículas (Lohrenz et al., 1992). Se ha estudiado el ciclo de oxígeno y la producción

primaria (Jenkins y Goldman, 1985). Se han hecho correlaciones del rendimiento fotosintético óptimo, $\mathbf{P^{B}_{opt}}$, contra la concentración de clorofila, la temperatura y la profundidad de mezcla, respectivamente (Johnson y Howd, 2000). Hay estudios que describen los mecanismos de interacción físico/biológicos entre el fitoplancton y los fenómenos físicos tales como: vórtices y ondas internas (McGillicuddy et al., 1998; McNeil et al., 1999; Wiggert et al., 1999).

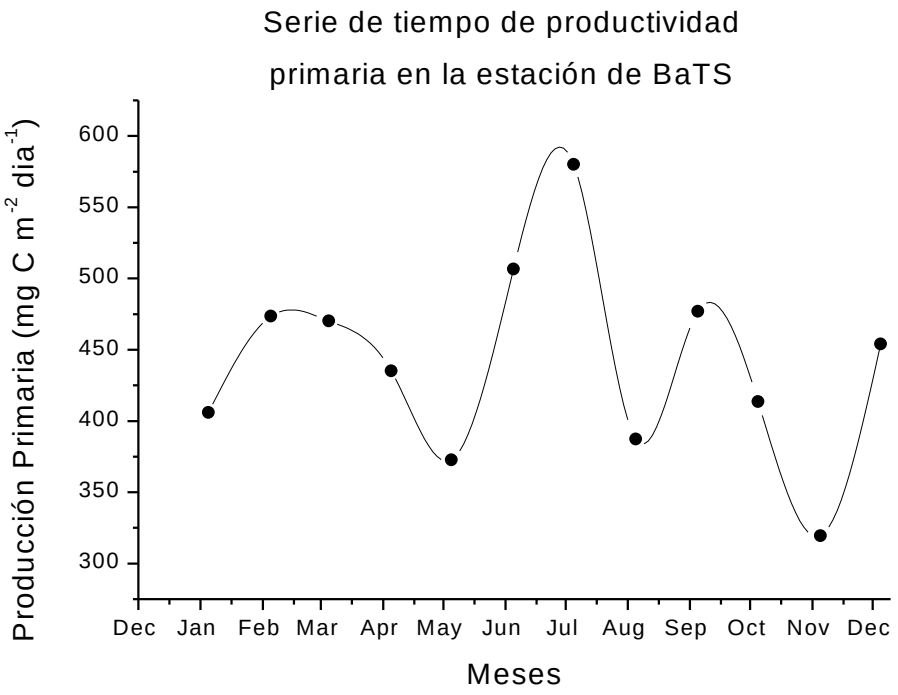


Figura 2. Serie de tiempo de producción primaria de BaTS. Se generó mediante la integración vertical de los perfiles que aparecen en la figura 1. Una vez integrados, promediamos todos los meses correspondientes de cada año para obtener la serie. O sea la serie representa un promedio de los siguientes años: 1995, 1996, 1997 y 1998. Los datos se obtuvieron de las base de datos disponibles en línea mediante la siguiente dirección:

http://www.bbsr.edu/users/ctd/goflolist.html.

Serie de Tiempo Oceánica de Hawaii

Los objetivos del programa **Serie de Tiempo Oceánica de Hawaii** (*Hawaii Ocean Time-series Program, HOT*) son:

1. Documentar y entender la variabilidad estacional e inter-anual en las tasas de producción primaria, producción nueva y exportación de partículas en la superficie del océano.
2. Determinar los mecanismos y tasas de entradas de nutrientes y su reciclaje, en particular para N y P en los primeros 200 m de profundidad de la columna de agua.
3. Medir las concentraciones cambiantes del carbono inorgánico disuelto (CID) en la capa de agua superior y estimar el flujo anual de $C0_2$ entre aire y mar.

En el 1987 se establece la estación hidrográfica ALOHA (*A Longterm Oligotrophic Habitat Assessment*, 22'45'N, 158'00'W), aproximadamente 100 km al norte de Oahu. Todas las medidas del programa *HOT* se hacen dentro de un radio de seis millas náuticas de la estación. La historia, la razón de ser, y la implementación del programa HOT lo exponen en detalle Karl y Lucas (1996). El acceso interactivo a los datos se provee mediante la siguiente dirección electrónica: http://hahana.soest.hawaii.edu/hot/hot-dogs/interface.html. En estudios de producción primaria (año 1988-1992) en la estación ALOHA usando técnicas de radiocarbono, con incubaciones *in situ* y modeladas, se reportaron medidas entre 217 a 1055 mg C m^{-2} d^{-1} en la capa eufótica (0-200 m) (Letelier et al., 1996). El estudio encontró que no hay evidencia de un ciclo estacional en la producción integrada en la zona eufótica. En cambio el valor del número de asimilación normalizado con la concentración de clorofila, P^B_m, a profundidades mayores de 100m aparenta seguir el ciclo solar. Se encontró que en el periodo de 1989 y principios del 1990 eran frecuentes los desplazamientos verticales de las isopicnas en la base de la zona eufótica y que a partir de finales del 1990 la frecuencia disminuye y en su lugar el desplazamiento sigue un patrón estacional. El

desplazamiento frecuente de las isopicnas pudiera tener el efecto de aumentar el flujo de nutrientes en las capas bajas de la zona eufótica mediante el rompimiento de las ondas internas o por la migración pasiva del fitoplancton a través de las isopicnas (Letelier et al., 1996). Por la tanto la variabilidad en los primeros años de la serie podrían explicarse por la presencia de ondas internas de periodo inercial (31 h).

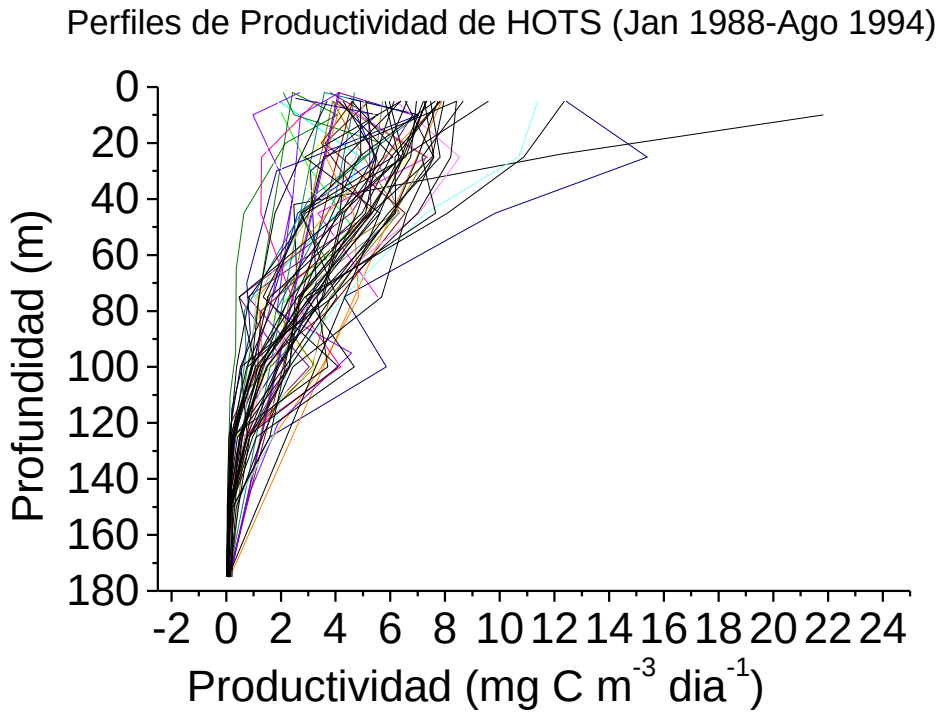


Figura 3. Todos los perfiles de productividad primaria en la estación ALOHA del programa HOT entre enero del 1988 hasta agosto del 1994. Construidos con los datos de las 8 incubaciones *in situ* que se hicieron en las siguientes profundidades: 5, 25, 45, 75, 100, 125, 150, 175 m. Los datos se obtuvieron de las base de datos disponibles en Internet mediante la siguiente dirección: http://hahana.soest.hawaii.edu/hot/hot-dogs/interface.html.

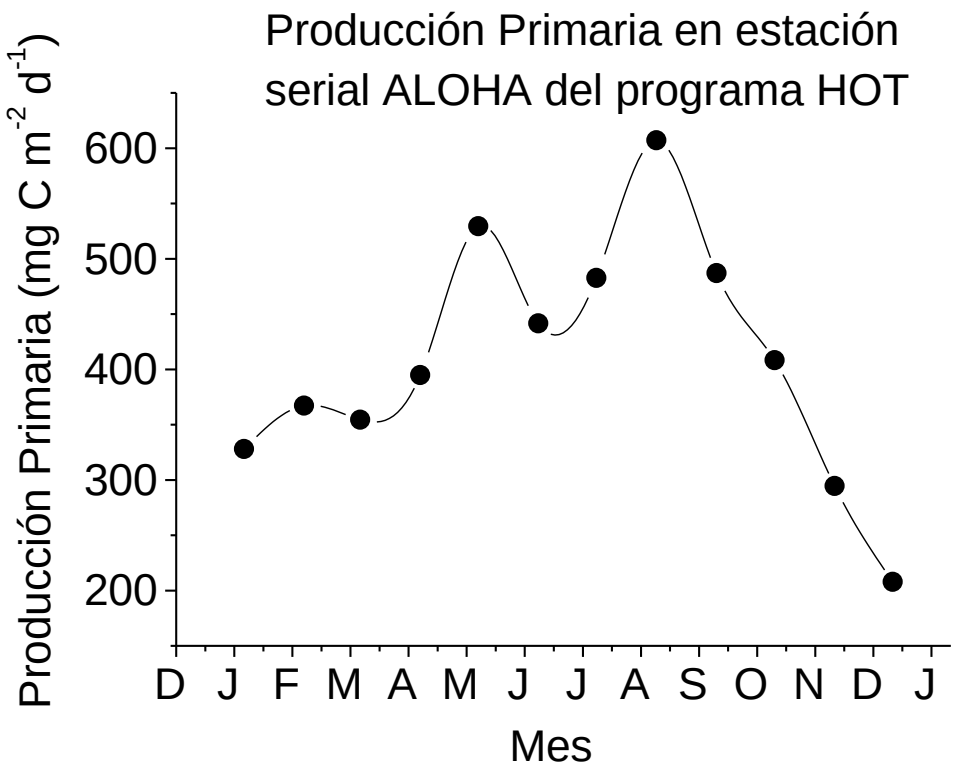


Figura 4. Serie de tiempo de producción primaria de ALOHA. Se generó mediante la integración vertical de los perfiles que aparecen en la Figura 3. Una vez integrados, promediamos todos los meses correspondientes de cada año para obtener la serie. O sea la serie representa un promedio de los siguientes años: 1988 hasta el 1994. Los datos se obtuvieron de las base de datos disponibles en Internet mediante la siguiente dirección: http://hahana.soest.hawaii.edu/hot/hot-dogs/interface.html.

2.2.3. Medidas de productividad primaria en el mar Caribe

Las primeras medidas de productividad primaria fueron realizadas en el área central sur del Mar Caribe por el inventor de la técnica de radiocarbono para medir la producción primaria (Steeman-Nielsen, 1952). Valores de producción primaria neta de 0.14 g C m^{-2} d^{-1} y 0.19 g C m^{-2} d^{-1} fueron reportados por Steemann-Nielsen y Jensen (1957, citado de Beers et al., 1968). La primera serie de tiempo extensa de productividad primaria (> 2 años) en el Caribe fue realizada en las afueras de Jamaica y Barbados (Beers et al., 1968). El objetivo de ese estudio fue determinar la tasa anual de producción primaria en aguas tropicales y determinar su estacionalidad. Frente a las costas de Jamaica la serie mostraba valores altos de productividad en la primavera y en el otoño, y con producción baja en invierno y verano. Aparece reportado un valor de producción anual de 66 g C m^{-2} $año^{-1}$. En Barbados la producción era relativamente baja a finales del invierno y temprano en la primavera. A finales de la primavera y comenzando julio los valores fueron altos. Entre mayo y octubre del 1963 los valores permanecieron altos. La producción anual es de 139 g C m^{-2} $año^{-1}$.

Las primera serie de tiempo de producción primaria de un año de duración en aguas cercanas a Puerto Rico se realizaron en el 1965 (González, 1966) (ver figura 5a). Se colectaron muestras a 8 millas al sur de La Parguera y a 3 millas al noroeste del islote Desecheo. Los valores promedios fueron de 393 mg C m^{-2} d^{-1} y de 77 mg C m^{-2} d^{-1} para ambas estaciones respectivamente. Esas cifras deben tomarse con cautela ya que es posible la contaminación con metales.

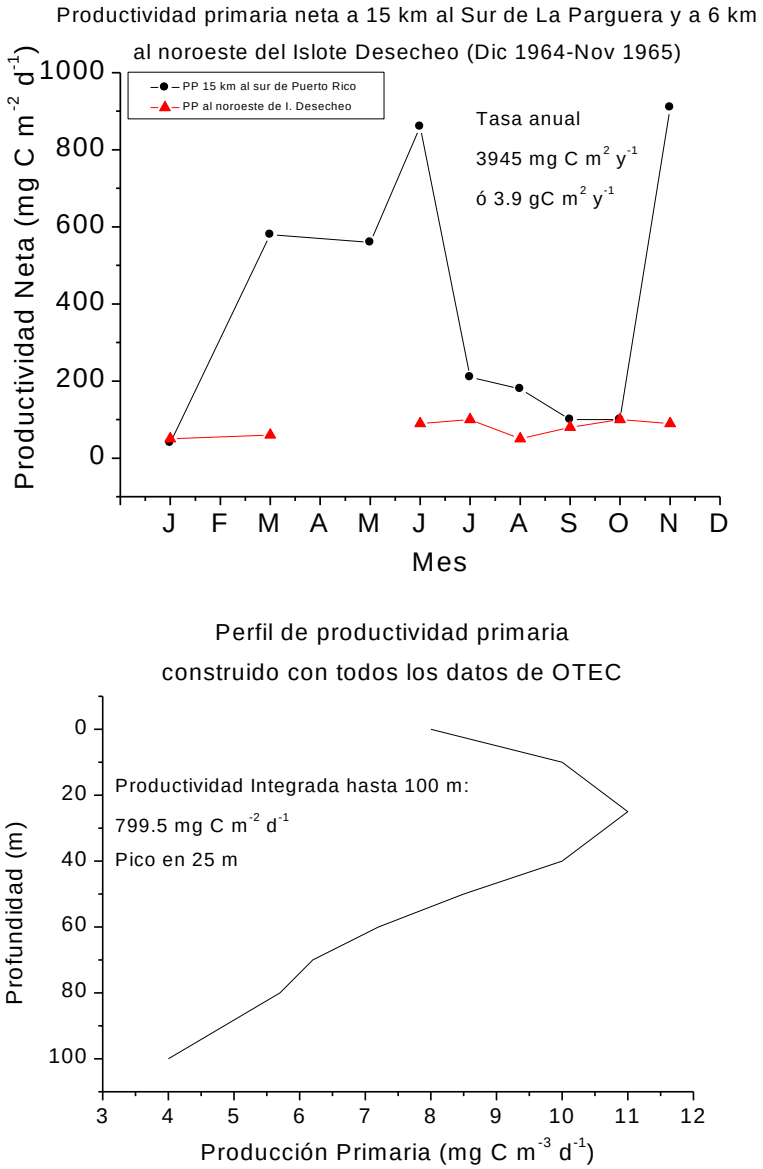


Figura 5. (Superior) Primera serie de tiempo de producción primaria utilizando radiocarbono. La gráfica se generó con los datos reportados por González (1966). (Inferior) Perfil de productividad primaria construida con datos de varias estaciones al sur de Puerto Rico durante un año (enero1980-febrero 1981). La integración hasta 100 m es de 799.5 mg C m^{-2} d^{-1} contra la reportada de 79 mg C m^{-2} d^{-1}. En la gráfica presentada en el artículo original, el eje de x esta erróneamente rotulado con unidades de mg C m^{-3} h^{-1}. Modificado de López et al., 1981.

Dieciséis años más tarde se realizaron medidas al sur de Puerto Rico que mostraban productividades integradas menores de 260 mg C m^{-2} d^{-1} (López et al., 1981). Los valores de fotosíntesis instantánea a cada profundidad oscilaban entre 4 a 11 mg C m^{-3} h^{-1}. Por lo tanto los valores bajos de productividad integrada en la capa eufótica (~100 m de profundidad) se deben a errores en la integración vertical y no a problemas de contaminación con metales. En la figura 5b se muestra un perfil de productividad primaria construida con datos de varias estaciones al sur de Puerto Rico durante un año (enero 1980-febrero 1981) (López et al., 1981).

Este perfil se integró numéricamente y se encontró que el valor de producción en la columna hasta 100 m de profundidad era de 799.5 mg C m^{-2} d^{-1} y no de 79 mg C m^{-2} d^{-1}, como fue reportado en el artículo. Conscientes de este error podemos inferir que los valores estimados durante ese periodo realmente oscilan entre 600 a 1700 mg C m^{-2} d^{-1}. Estos estimados de producción primaria han sido reportados en la región del Caribe (Beers et al., 1968; Bhattathiri et al., 1991; Taguchi et al., 1988) Las incubaciones para ese experimento se hicieron sobre cubierta y se irradiaba la muestra con luz natural la cual era atenuada mediante filtros de densidad neutrales, para simular los valores de irradianza que recibe el fitoplancton a las profundidades a la que se recolectó. Las muestras se recolectaban en las profundidades donde se tenía el 1%, 25%, 50%, 75% y 100% de la irradianza en superficie.

En trabajos de producción realizados en diciembre del 1984 cerca de los 14°38’N, 64°55’O y en los 16°44’N, 66°49’O (Taguchi et al., 1988) se encontró un valor promedio igual a 633±77 mg C m^{-2} d^{-1}. Las incubaciones fueron *in-situ* para algunas estaciones y sobre cubierta para otras estaciones. Las profundidades a las que se incubó fueron: 5, 60, 75-80, 90 y 130 m. Los autores reportan que el 1% de la luz (λ=440 nm) se encuentra en promedio a 98±19 m de profundidad. Por lo tanto calcularon la producción en términos de área (m^2) mediante una integración numérica trapezoidal desde la superficie hasta 108 m (zona eufótica). En las

estaciones del Caribe los autores reportan los siguientes valores: 727, 642, 626, 538 mg C m^{-2} d^{-1}. Los primeros 3 valores corresponden al 4, 5 y 6 diciembre del 1984, en una estación localizada cerca de los 14.67 ° N, 64.92 ° O. El valor restante corresponde al 7 de diciembre del 1984, en 16.75 ° N, 66.82 ° O.

La productividad promedio entre Jamaica y Belize durante abril-mayo del 1990 para las siguientes profundidades: 10, 20, 50, 100 m, fue de 0.71, 0.61, 0.61 y 0.67 mg C m^{-3} d^{-1}, respectivamente (Bhattathiri et al., 1991). La productividad integrada osciló entre 16 hasta 118 mg C m^{-2} d^{-1}. Entre Bahamas y Barbados se obtuvo para las mismas profundidades los siguientes valores promedios 4.28, 3.32, 2.14, 1.27 y 1.36 mg C m^{-3} d^{-1}. Entre Barbados y Trinidad-Tobago se midieron los valores más altos, 13.12, 6.10, 2.14 y 0.77 mg C m^{-3} d^{-1}. Entre Trinidad-Tobago y Guyana se obtuvo 10.3, 3.4, 1.9 y 0.7 mg C m^{-3} d^{-1}. A continuación presento una tabla que resume los valores de producción integrada verticalmente que estos autores midieron en el Caribe.

El programa *Caribbean Oceanographic Resources Exploration (CORE)* generó medidas de productividad primaria en 44 estaciones que cubren gran parte del Caribe (Agard et al., 1996). La mayoría de las medidas están entre 1 a 15 mg C m^{-3} d^{-1}, pero los autores reportan valores de 20, 28 y hasta 50 mg C m^{-3} d^{-1}.

Tabla 6. Producción integrada en la columna de agua para diferentes zonas del Caribe durante abril y mayo. Modificado de Battathiri et al. (1991).

Num. Estación	Jamaica-Belize mg C m^{-2} d^{-1}	Bahamas-Barbados mg C m^{-2} d^{-1}	Barbados-Trinidad y Tobago mg C m^{-2} d^{-1}	Trinidad y Tobago-Guyana mg C m^{-2} d^{-1}
1	61	48	189	422
2	104	91	149	271
3	118	130	430	ND
4	101	277	232	273
5	58	227	387	440
6	53	191	233	132
7	33	264	405	142
8	76	267	480	102
9	48	ND	351	1508
10	16	ND	335	516
11	59	ND	2026	51
12	76	ND	524	102
13	ND	ND	ND	133
14	ND	ND	ND	108
Promedio	**67**	**187**	**478**	**323**

2.3. Factores físicos que afectan la productividad

El fitoplancton está inmerso en un medio físico cambiante que puede afectar sus procesos biológicos y cambiar su productividad. El acoplamiento entre los procesos físicos y ecológicos dependerá de aquellos procesos que operan en las mismas escalas de tiempo y espacio (Denman y Powell, 1984). Son de interés aquellas situaciones donde las escalas de tiempo y espacio del ambiente físico correspondan aproximadamente a la de los individuos, poblaciones y comunidades de organismos marinos. Denman y Powell (1984) presentan el siguiente ejemplo. Las olas superficiales con periodos del orden de segundos circulan el plancton en los primeros metros de la capa mezclada y esto puede afectar la cantidad promedio de luz que recibe cada organismo. Las tasas de fotosíntesis pueden afectarse indirectamente ya que la luz que incide sobre el organismo dependerá de la circulación generada por la ola. Los tiempos de reemplazo de las poblaciones de algas son del orden de un día a unos pocos días. Por lo tanto la planta durante su vida media promediará las variaciones de luz durante lo que equivale a miles de periodos de la ola. En cambio las olas internas de periodo largo (marea interna T=12 horas) pueden desplazar a los organismos verticalmente en sincronización con el ciclo solar diurno y por lo tanto ser más efectivas que las olas de superficie en aumentar la producción dentro de las poblaciones de fitoplancton. En términos generales, las escalas de interés van a depender de las tasas de los procesos biológicos. Por ejemplo, las poblaciones de fitoplancton duplican su biomasa en periodos de uno a 10 días, mientras que el zooplancton puede tomarle hasta dos años. Una vez se conocen las escalas de tiempo de los procesos ecológicos podemos encontrar los procesos físicos importantes que tengan las mismas escalas. Los autores incluyen como procesos físicos que pueden modular la productividad primaria: la dinámica de la capa mezclada, ondas internas, estructuras frontales, efecto de los afloramientos, la influencia de la topografía costera y del fondo, y

finalmente el impacto de vórtices y regímenes oceanográficos cambiantes. Mi intención es presentar algunos de los trabajos que se han realizado para determinar el impacto de las olas internas y de los vórtices sobre la productividad primaria del fitoplancton.

2.3.1. Olas internas, fitoplancton y productividad

Las ondas internas se manifiestan en la interfase entre capas de diferente densidad dentro del mar, por ejemplo, en el picnoclino. Allí un desplazamiento vertical es restaurado por la fuerza gravitacional o presión hidrostática que existe debido a la diferencia en densidad entre las capas. Una interfase importante en aguas oceánicas se localiza en el termoclino, ya que allí la diferencia en densidad depende primordialmente de la temperatura. Oscilaciones en el termoclino del orden de decenas de metros, asociados al paso de ondas internas es común verlos en los registros de cadenas de termistores. Pero el océano no consiste en una serie progresiva de interfases, sino que está continuamente estratificado. Esta propiedad permite que las ondas internas puedan propagarse a lo largo de cualquier dirección y no están limitadas a una propagación horizontal, como en el caso de las olas de superficie. La propagación de la onda no es sólo a lo largo de la interfase, sino que se extiende al agua que esta por arriba o por debajo de ésta (Cushman-Roisin, 1994; Pond y Pickard, 1986).

Ondas internas de periodo semi-diurno se registran en todas partes del océano (Roberts, 1975; Morozov, 1995). Las ondas internas de periodo semidiurno se le conocen como marea interna o marea baroclínica. La generación de la marea interna es debido a la interacción de la marea barotrópica (marea de superficie) con la topografía del fondo. Las corrientes asociadas a la marea barotrópica son desviadas por las pendientes submarinas, provocando el desplazamiento vertical de las interfases de densidad. Una vez se relajan las corrientes la isopicna intenta

restablecerse y el disturbio se propaga a lo largo de la interfase. El desplazamiento de la interface puede alcanzar decenas de metros pero el correspondiente desplazamiento de la superficie sólo alcanza unos pocos centímetros. Por esta razón la marea interna pasó desapercibida hasta hace relativamente poco tiempo (Wunsch, 1975). Otro mecanismo que puede generar ondas internas es el paso de una anomalía en la presión atmosférica (Dotsenko, 1997). El Mar Caribe se caracteriza por pasajes entre islas y umbrales de poca profundidad que pueden generar ondas internas a través de toda la zona (Morell et al., 1995; Bejarano, 1997; Giese et al., 1990). La fuerza de la marea interna dependerá del tipo de topografía. La generación de una ola interna requiere un desplazamiento vertical considerable de la agua estratificada al pasar la marea barotrópica sobre la topografía. Para montañas submarinas simétricas (forma gausiana) la amplitud de la marea interna es pequeña debido a que el flujo barotrópico la rodea. En cambio, cuando la marea barotrópica pasa por una loma alargada, el flujo barotrópico es forzado atravesar las isobatas y genera una marea interna energética (Holloway y Merrifiled, 1999). Otros aspectos importantes son la pendiente de la topografía relativo a la de la línea característica de la onda interna y el ángulo de incidencia de la marea barotrópica.

Hay varios trabajos que registran el paso de ondas internas por el Mar Caribe (López et al., 1981; Fornshell y Capella, 1983; Giese, 1983; Giese et al., 1990; Morell et al., 1995; Neale, 1995; Bejarano, 1997; Teixeira, 1999). Observaciones desde aviones de las ondas internas de alta frecuencia y de ondas internas solitarias (~200 m longitud) al sur del Mar Caribe han sido reportadas (Apel et al., 1975; Neale, 1995). Observaciones en serie de perfiles de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto muestran la existencia persistente de un campo de ondas internas que tienen periodos diurnos y semi-diurnos con amplitudes entre 10-100 m (López et al., 1981; Fornshell y Capella, 1983). Series con XBT (*expendable bathythermographs*) espaciados cada 20 minutos han sido capaces de revelar ondas internas solitarias al sur de Puerto Rico con amplitudes máximas de 100 m y que posiblemente se generan al sureste del Mar Caribe por mareas fuertes interactuando

con la topografía de la Sierra de Aves (Giese, 1987; Giese et al., 1990). Estas ondas tienen la capacidad de generar *seiches* (T=50 min.) cuando interactúan con la plataforma insular al sur de Puerto Rico (Giese et al., 1990; Teixeira, 1999). Ondas internas asociadas a cambios abruptos en topografía se observan en el Mar Caribe (Morell et al., 1995; Neale, 1995; Bejarano, 1997). Medidas de CTD realizadas al norte del Canal de la Mona en la región de EL Pichincho (meseta a ~250 m de profundidad) revelan oscilaciones en la isopicna de σ_t= 24 (Morell et al., 1995) que pueden alcanzar una amplitud de 45 m (Bejarano, 1997). La onda interna es de periodo semi-diurno con un largo de onda, λ= 40 km, una velocidad de fase, c= 0.89 m s^{-1} y con corrientes máximas por encima y por debajo del termoclino de 64 cm s^{-1} y 23 cm s^{-1}, respectivamente (Bejarano, 1997). Fotos del Canal de la Mona tomadas por astronautas cuando el sol refleja sobre el agua revela la presencia de ondas internas (Figura 6).

Estas ondas pueden desplazar el picnoclino (asociado al termoclino en aguas oceánicas) y al mismo tiempo son capaces de desplazar el máximo de clorofila. Coherencias significativas entre los perfiles verticales de clorofila-a y temperatura medidos al unísono fueron atribuidas principalmente a ondas internas Denman y Platt (1975, citado de Denman, 1977), Fasham y Pugh (1976, citado de Denman, 1977). Las concentraciones de clorofila a una profundidad dada en la Bahía de San Margaret, Nueva Escocia, fluctuaron en gran medida debido a la presencia de olas internas (Denman, 1977). En el termoclino estacional se ha encontrado que las escalas de tiempo de la difusión turbulenta para desplazar el fitoplancton algunos metros pueden ser del orden de semanas a meses. En cambio las ondas internas pueden lograr esos desplazamientos en cuestión de unos pocos minutos u horas, dependiendo de la fortaleza de la estratificación en densidad y a la posición del máximo de clorofila relativo al picnoclino (Denman y Gargett, 1983). Por lo tanto, las ondas internas pueden desplazar el fitoplancton con mayor eficacia. El fitoplancton en el termoclino experimentará cambios considerables en el campo de irradianza (Kamykowski, 1974).

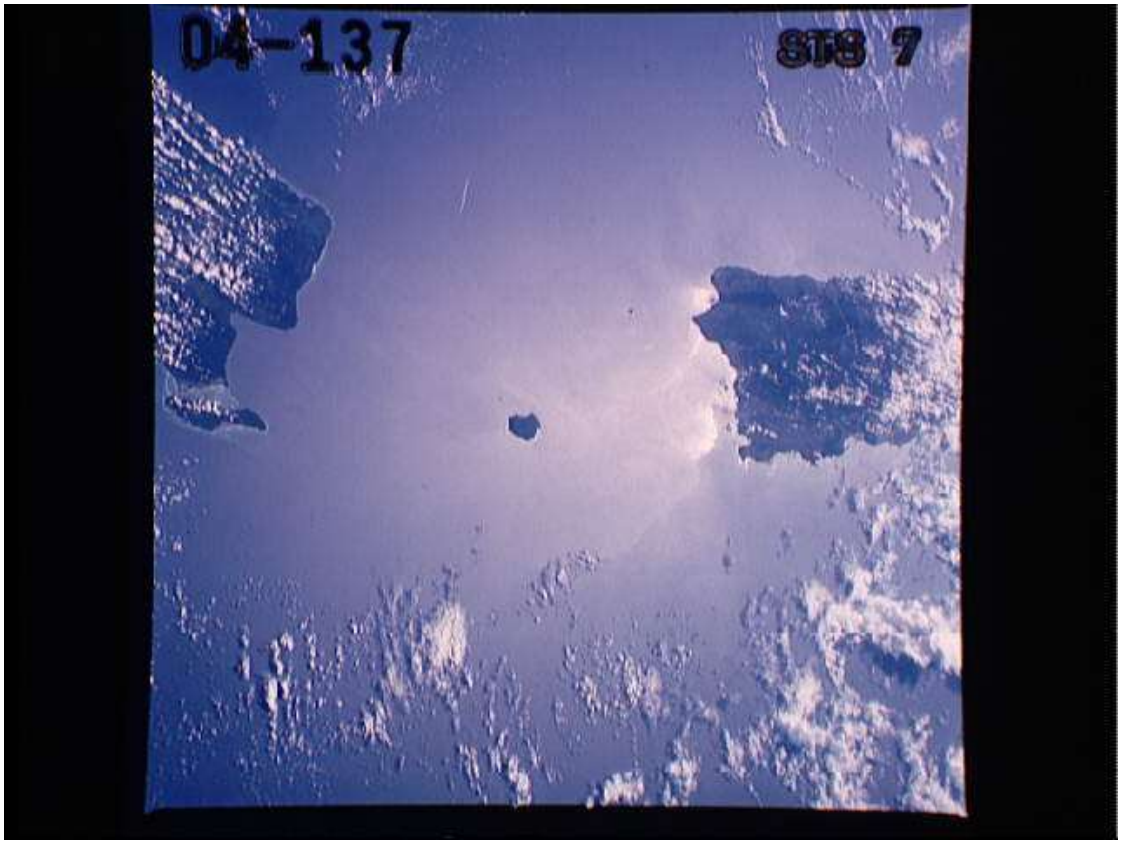


Figura 6. Fotografía del Canal de la Mona tomada por un astronauta en junio de 1983 (misión STS-007) que muestra la interacción de las ondas internas con la plataforma insular al oeste de Puerto Rico. Se tomó con una cámara Hasselblad con un lente de 100mm a un ángulo bien oblicuo. La foto es cortesía de NASA en http://eol.jsc.nasa.gov/sseop/clickmap.

La integración de la producción primaria en la columna puede cambiar hasta en un 50% dependiendo si estamos en la cresta o el valle de la onda (Kahru, 1983). Desplazamientos verticales del termoclino, nitraclino y el máximo de clorofila observados en la plataforma del sur de California pueden explicarse por movimientos verticales en la columna de agua asociados con ondas internas y la marea interna semidiurna (Cullen et al., 1983). El efecto de fluctuaciones verticales en velocidad (asociadas a ondas internas de frecuencia alta) sobre la distribución vertical de la concentración de fitoplancton promediada horizontalmente ha sido modelada (Holloway, 1984). La profundidad de máximo de clorofila (MC) y el nutriclino son comunes verlos en el picnoclino de los mares tropicales (Banse, 1987). Desplazamientos en el termoclino pueden desplazar a su vez el MC y provocar cambios en la distribución de nutrientes. Se ha observado que la distribución vertical de biomasa en diferentes estaciones a lo largo del estrecho de Gibraltar esta asociada a el picnoclino y el cual es desplazado por ondas internas (Gómez et al., 2000). Se considera la posibilidad de tasas de producción primaria mayores durante periodos de mayor estratificación en la Bahía de Biscaya debido al desplazamiento del MC durante el día provocado por ondas internas (Laborde et al., 1999). Las ondas internas también podrían ser responsables de crear una estructura de capas finas, con grosor de 10 cm, observada en los perfiles de biomasa del fitoplancton (Franks, 1995). Se han observado ondas internas con periodos cercanos al inercial cerca de un frente asociado a un vórtice que pasó por el Mar de los Sargasos. Luego del paso de éstas ondas se han reportados aumentos en la concentración de clorofila debido a producción nueva generada por la difusión de nutrientes (Granata et al., 1995). En los primeros dos años de la estación ALOHA se han reportado desplazamientos mayores y frecuentes en las isopicnas en la base de la capa eufótica (Letelier et al., 1996). Usando un modelo de una onda interna de periodo cerca al inercial (31 h) y con una amplitud de 18 m se encontró que la irradianza integrada diariamente puede cambiar por una factor de tres y si se incluye el efecto de las nubes puede aumentar a un factor de seis (Letelier et al., 1996). Por

lo tanto los autores sugieren que las tasas de fotosíntesis en la parte profunda del MC pueden presentar gran variabilidad. El mecanismo de interacción física-biológica dominante que gobierna la dinámica del ecosistema de parches dependerá de la intensidad de la estratificación en la columna de agua y el campo de ondas internas asociados versus el de la actividad de mesoescala (vórtices). Cuando la advección horizontal se reduce y la estratificación aumenta, las escalas espaciales y temporales de los procesos físicos dominantes se reducen del orden ≈5 días y ≈50 km hasta ≈6 horas y ≈10 metros en la vertical (Wiggert et al., 1999). Según los autores del artículo, la transición del dominio de procesos de mesoescala a ondas internas permite que la variabilidad biológica se mueva de un transporte pasivo a una sinergía compleja entre el transporte horizontal y las oscilaciones verticales asociadas a las ondas. También encontraron que eventos de mezcla provocados por ondas internas estimularon el crecimiento del fitoplancton (Wiggert et al., 1999). Ondas internas de frecuencia alta (T < 30 min.) pueden explicar la formación de parches de fitoplancton dentro de la columna de agua (Lennert-Cody y Franks, 1999).

La marea interna es una onda interna de periodo semidiurno y que es observada en todas partes del globo (Morozov, 1995). Simulaciones de la marea interna usando teoría de ondas lineal (amplitud pequeña) interactuando con el comportamiento del fitoplancton (con patrón de migración diurno) puede explicar los parches de fitoplancton que se observan en los muestreos (Kamykowski, 1974; Kamykowski, 1976; Kamykowski, 1979). Algunas especies de fitoplancton tienen la capacidad de cruzar el termoclino y pueden ser expuestos a velocidades opuestas cada vez que lo cruzan (Kamykowski y Zentara, 1976). Durante el paso de una onda interna, la componente de velocidad horizontal apunta en dirección opuesta a cada lado de la interfase. Por lo tanto, las células que son arrastradas en dirección positiva del eje de x, se moverán en dirección contraria si migran verticalmente y cruzan la interfase. Esto tiene el efecto de empaquetar el fitoplancton en parches. La marea interna puede contribuir significativamente a la diversidad biológica

observada en una localidad dada (Kamykowski, 1974). Kamykowski (1976) desarrolló un modelo de dos capas en cuya interfase se propaga una onda interna de periodo semi-diurno basado en teoría de onda de amplitud pequeña ($a << \lambda$) y que tiene las siguientes propiedades:

Tabla 7. Propiedades de la onda interna modelada por Kamykowski (1974)

Propiedad de la marea interna modelada	**Valor de la propiedad**
Periodo	12 horas
Amplitud	2-15 metros
Densidad de la capa superior	1.025 kg m^{-3}
Densidad de la capa inferior	1.026 kg m^{-3}
Profundidad del termoclino	7-50 metros
Profundidad del fondo marino	200 metros

A continuación desarrollo el modelo de dos capas que Kamykowski (1974; 1976) utilizó para explicar el desplazamiento del fitoplancton provocado por una onda interna de periodo semi-diurno (marea interna) que se propaga en el termoclino.

Modelo de dos capas para explicar la propagación de la marea interna

Un perfil vertical de densidad $\rho(z)$ en el mar abierto (CaTS) se muestra en la Figura 7. El picnoclino se encuentra cerca de los 37 m. Hasta esa profundidad tenemos una capa relativamente homogénea más allá de ese punto la densidad aumenta rápidamente desde 21.8 hasta 26 kg m^{-3}. Para finalmente aumentar más lentamente después de los 175 m de profundidad.

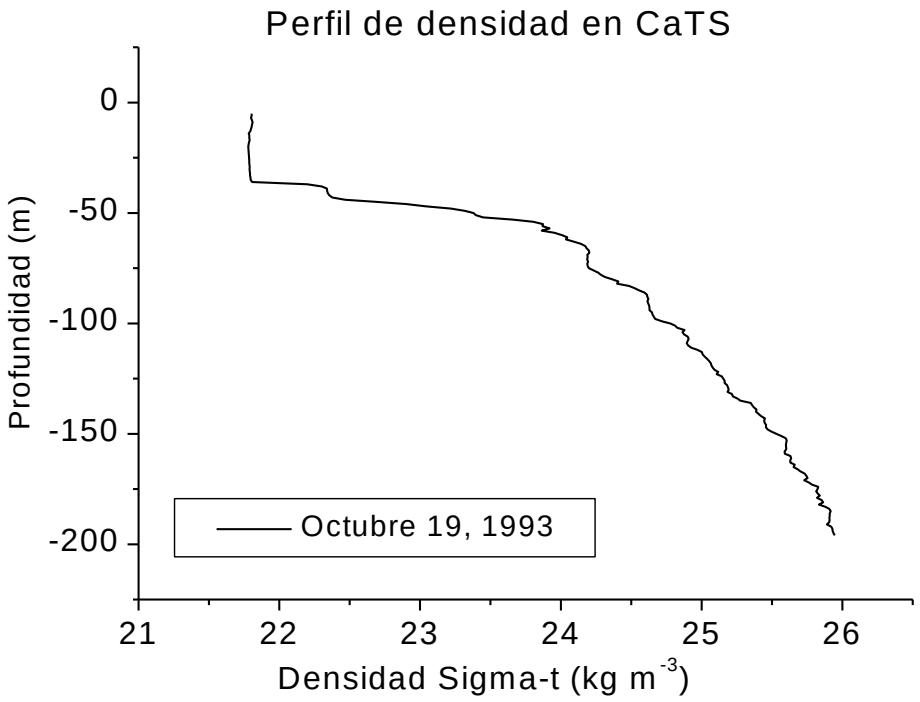


Figura 7. Perfil de σ_t de la estación CaTS en octubre.

Un modelo simple para **ρ(z)** que represente las características esenciales de un picnoclino y que se usa frecuentemente en la literatura es el perfil de un escalón, dado por:

$$\rho(z) = \left\{ \frac{\rho', -d < z \leq 0}{\rho, -D \leq z < -d} \right\} \tag{49}$$

Este es el modelo de dos capas y que puede ser generalizado a n capas. La densidad **ρ'** y **ρ** son constantes y representan los valores de la capa mixta y de el mar profundo respectivamente. El modelo de dos capas tiene solamente dos modos de oscilaciones, un modo barotrópico y un modo baroclínico. Esto no es una limitación ya que se ha observado en movimientos hidrostáticos de largo periodo que la mayoría de la energía esta contenida en estos primeros dos modos (LeBlond y Mysak, 1989). Una onda progresiva de amplitud pequeña esta representada por,

$$\eta = a\cos(kx - \omega t) \tag{50}$$

Donde **a** es la amplitud, **k** es el numero de onda y **ω** es la frecuencia angular. Las velocidades están dadas por (ver eq. 5.1 de Dean y Dalrymple 1998)

$$u = a\frac{gk}{\omega}\frac{\cosh k(d+z)}{\cosh kd}\cos(kx - \omega t) \tag{51a}$$

$$w = a\frac{gk}{\omega}\frac{\sinh k(d+z)}{\cosh kd}\sin(kx - \omega t) \tag{51b}$$

Para ondas largas se tiene que cumplir que kh << π/10 o sea que h/L << 1/20. Se han reportado largos de onda (L) para la marea interna de:

L=30 km (típicos) Iceland Faeroe Ridge (Maggard y Krauss, 1967)

L=45 km Mar del norte: semidiurno (Schott, 1971)

L=39.77 km Canal de la Mona (Bejarano, 1997)

Si usamos la profundidad en El Pichincho del orden de 200m (medido 232m)

$$\frac{d}{L} = \frac{200m}{4x10^4 m} = 0.005 = \frac{1}{200} << \frac{1}{20} \tag{52}$$

Y se cumple la condición de onda larga entonces podemos expresar las ecuaciones usando las formas asintóticas de las funciones hiperbólicas.

$$\begin{aligned} &\cosh kd \to 1 \\ &\cosh k(d+z) \to 1 \\ &\sinh k(d+z) \to k(d+z) \end{aligned} \tag{53}$$

Entonces la velocidad horizontal se reduce a:

$$u = a\frac{gk}{\omega}\cos(kx-\omega t) = \frac{ag}{c}\cos(kx-\omega t) \tag{54}$$

Y la velocidad vertical se reduce a

$$w = a\frac{gk^2}{\omega}(d+z)\sin(kx-\omega t) = a\frac{gk}{c}(d+z)\sin(kx-\omega t) \tag{55}$$

Si multiplicamos ambas ecuaciones por d/d=1 podemos simplificarlas como

$$u = \frac{agd}{cd}\cos(kx-\omega t) = \frac{c\eta}{d} \tag{56}$$

$$w = a\frac{gd}{cd}(kd+kz)\sin(kx-\omega t) = \frac{ackd}{d}\left(1+\frac{z}{d}\right)\sin(kx-\omega t) = a\omega\left(1+\frac{z}{d}\right)\sin(kx-\omega t) \tag{57}$$

Si desplazamos la función u por π/2 y w por -π/2 obtenemos

$$u = \frac{ac}{d}\cos(kx - \omega t + \frac{\pi}{2}) = -\frac{ac}{d}\sin(kx - \omega t) \tag{58}$$

$$w = a\omega\left(1 + \frac{z}{d}\right)\sin(kx - \omega t - \frac{\pi}{2}) = -a\omega\left(1 + \frac{z}{d}\right)\cos(kx - \omega t) \tag{59}$$

La velocidad horizontal es uniforme con profundidad pero la vertical cambia con profundidad. Si z=0 tenemos magnitud máxima y si z= -d la magnitud es cero.

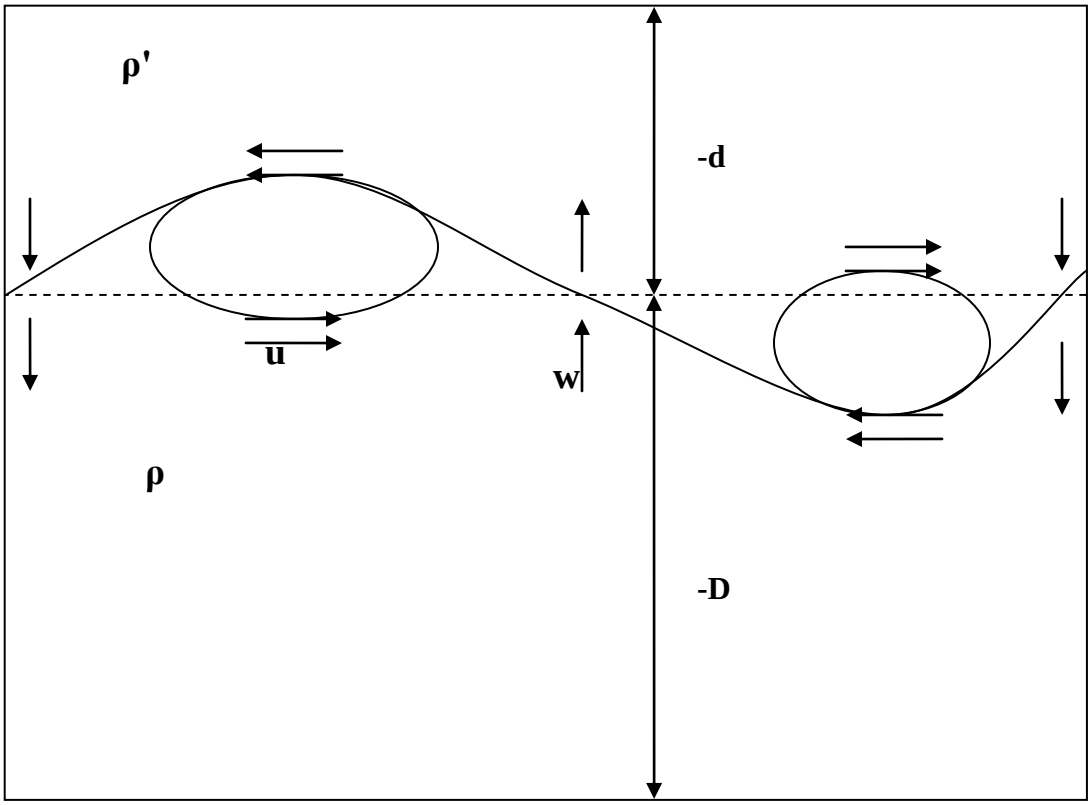


Figura 8. Onda interna de periodo semidiurno que se propaga a lo largo del picnoclino (línea punteada).

Si aplicamos estas ecuaciones a cada una de las capas del modelo de dos capas (ver figura 8) tenemos que la capa superior con espesor **d** tiene velocidad u y w dado por (Kamykowski, 1974)

$$u = -\frac{ac}{d}\sin(kx - \omega t) \tag{60}$$

$$w = -a\omega\left(\frac{z}{d}\right)\cos(kx - \omega t) \tag{61}$$

Aplicando las ecuaciones a la capa inferior con espesor **D** tenemos

$$u = -\frac{ac}{D}\sin(kx - \omega t) \tag{62}$$

$$w = -a\omega\left(\frac{d + D + z}{D}\right)\cos(kx - \omega t) \tag{63}$$

La ecuación de dispersión para una onda interfacial esta dada por (Pond & Pickard, 1986)

$$\left[\omega^2 - gk\tanh k(d + D)\right]\left[\omega^2 - \frac{(\rho - \rho')gk}{\rho\coth kD + \rho'\coth kd}\right] = 0 \tag{64}$$

El primer término es la relación de dispersión para ondas en superficie y el segundo término es el que corresponde a la dispersión de ondas internas. Para una onda interna larga la expresión se reduce ya que se cumple lo siguiente:

$$\coth kD = \frac{1}{\tanh kD} \approx \frac{1}{kD} \qquad \coth kd = \frac{1}{\tanh kd} \approx \frac{1}{kd} \tag{65}$$

$$\omega^2 = \frac{(\rho - \rho')gk}{\frac{\rho}{kD} + \frac{\rho'}{kd}} = \frac{(\rho - \rho')gk^2 dD}{\rho d + \rho' D} \approx \left(\frac{(\rho - \rho')gk^2}{\rho}\right)\left(\frac{dD}{d + D}\right) \tag{66}$$

Son ondas no-dispersivas ya que su velocidad c=ω/k no depende del largo de onda λ.

$$c = \sqrt{\left(\frac{(\rho - \rho')g}{\rho}\right)\left(\frac{dD}{d + D}\right)} \tag{67a}$$

$$\lambda = cT \tag{67b}$$

Kamykowski (1974; 1976) estudió la interacción entre las corrientes asociadas a la marea interna semidiurna y el fitoplancton móvil que comienza a descender en una migración vertical diurna desde la superficie durante el ocaso. Los organismos cruzan un termoclino somero (10 m) mientras nadan alejándose de la superficie durante la noche, y luego comienzan una migración hacia arriba, hacia la superficie, durante el amanecer, recruzan el termoclino y retornan a la superficie durante el día. Un organismo fitoplanctónico que es capaz de desplazarse verticalmente a razón de 1m h^{-1} y que retorna a la superficie cada día, requiere que

el termoclino se encuentre a una profundidad de no menos de 12 m para mostrar una respuesta significativa a los cambios en corrientes incurridos cuando se cruza el termoclino. Un termoclino somero es típico en las aguas al sur de California durante el verano. Por esta razón en un artículo subsiguiente (Kamykowski, 1976) el autor decidió usar una profundidad de 25 metros ya que es más representativa de las condiciones durante otras estaciones del año. El autor encontró que los organismos que eran capaces de alcanzar la superficie durante el día cuando había un termoclino somero (10m) formaban parches predecibles. En cambio, los organismos que se encontraban a mayor profundidad formaban parches en sub-superficie que cambiaban de posición, tamaño, forma y de miembros constituyentes. El crecimiento de fitoplancton de la especie *Gymnodininium splendes* fue modelado para columnas de agua estacionarias y con movimiento ondulatorio debido al paso de la marea interna (Kamykowski, 1979). Se encontró que cuando la especie migraba a trabes del termoclino perturbado, los patrones espaciales eran más complejos. El grado y patrón de los parches dependerá de la relación exacta entre la curva P-I, la luz incidente, la profundidad del termoclino y la amplitud de la ola interna. Cuando la extinción de la luz, **k**, en el agua es menor y el fitoplancton se encuentra en la cresta de la ola al mediodía ocurre inhibición y la tasa de crecimiento se reduce. En cambio cuando la **k** es mayor, el fitoplancton en la cresta va aumentar su tasa de crecimiento. Cuando el fitoplancton esta en el valle de la ola la tasa de crecimiento es menor. Por lo tanto, los parches pueden ser generados a lo largo de la ola interna por la exposición diferencial de la población de organismos a diferentes intensidades de luz. La olas internas pueden aumentar la productividad si están por debajo de una profundidad definida (frontera) o disminuirla si están por encima (Holloway y Denman, 1989). Esta frontera esta dada por la curva P-I y ocurre donde la irradianza tiene el valor E_k ($E_k \equiv P^B{}_m/\alpha$) ó E_c ($E_c \equiv P^B{}_s/\alpha$). La frontera esta a una profundidad menor que la profundidad de compensación, $\mathbf{D_c}$, (donde la fotosíntesis y respiración son iguales y no ocurre producción neta) y las ondas internas pueden inducir que $\mathbf{D_c}$ aumente. Las olas internas son capaces de aumentar

la intensidad de la luz que el fitoplancton recibe y aumentar la profundidad de compensación. Estos efectos pueden ser severos en aguas eutróficas con coeficientes de atenuación moderados. Datos sobre ondas internas y atenuación de la luz pueden usarse para corregir los estimados de producción nueva en la base de la capa eufótica que fueron estimados usando la técnica de radiocarbono. Las ondas internas aumentan la cantidad de luz que recibe el fitoplancton por el siguiente factor (Lande y Yentsch, 1988),

$$(2\pi\sigma^2)^{-1/2}\int_{z=0}^{\infty} e^{\frac{-k(z-\bar{z})-(z-\bar{z})^2}{2\sigma^2}}\,dz \cong e^{\frac{k^2\sigma^2}{2}} \tag{68}$$

Cuando $\bar{z} > 2\sigma + k\,\sigma^2$. Este factor depende en el producto del coeficiente de atenuación, k, y el desplazamiento *root mean square* (rms), σ, pero es independiente del espectro de frecuencias de la onda. Ignora la interacción entre ondas internas de periodo largos (frecuencia mareal) y ciclos diurnos de la irradianza de superficie que pueden provocar que el fitoplancton experimente iluminación total diaria que puede oscilar entre valores altos y reducidos con periodo bisemanal, Kamykowski (1974, citado de Lande y Yentsch, 1988). La profundidad de compensación, designado como z_c (antes como D_c), puede aumentar por la presencia de las olas internas y esta dada por (Lande y Yentsch, 1988),

$$z_c = k^{-1}\ln\left(\frac{\alpha\bar{I}_0}{R}\right) + \frac{k\sigma^2}{2} \tag{69}$$

El termino $k\sigma^2/2$ es la cantidad que contribuye las ondas internas a la profundidad de compensación.

Se han comparado los estimados de producción primaria a una profundidad fija contra los estimados cuando el fitoplancton es deslazado verticalmente debido al

paso de una onda interna de periodo inercial que se mueve a lo largo del termoclino en el Lago Michigan (Fahnenstiel et al., 1988). El promedio de 5000 simulaciones de Monte Carlo, cambiando la fase y amplitud de la onda, no mostraron diferencia significativa respecto a los estimados a una profundidad fija promedio. Pero para ondas con amplitudes > 5 m la diferencia pueden ser significativas en algunas profundidades. Los autores atribuyen las diferencias entre los dos estimados a diferencias en la luz que recibe el fitoplancton y a la porción de la curva P-I que controla la producción en ese momento. También nos indica que el fitoplancton que pertenece a una comunidad oscilante recibe más luz que el que permanece estacionario. La magnitud del aumento se relaciona al valor del coeficiente de extinción y la amplitud de la onda interna. Si se toma en cuenta la trayectoria de la comunidad fitoplanctónica, los estimados a una profundidad fija son confiables pero si la obviamos el estimado no puede medir adecuadamente la producción *in situ*.

Los estimados de producción primaria para regiones específicas del océano se consiguen haciendo medidas mensuales y a lo sumo semanales. Hacer varias medidas de productividad primaria dentro de un mismo día es extremadamente difícil. La producción primaria en los océanos puede estar controlada por episodios. Se ha establecido que los datos de producción primaria que se toman espaciados semanalmente tienen un alto potencial de error debido a que sólo sub-muestrean en un ambiente cambiante (Wiggert et al., 1994). Las ondas internas pueden ser uno de los factores físicos más importantes que afectan la producción, especialmente en áreas donde la topografía es abrupta, como lo es el Mar Caribe. Por lo tanto, los estimados anuales de productividad primaria en el Mar Caribe pueden ser sub-estimados ya que estamos excluyendo el efecto que pueden tener las ondas internas de periodo semi-diurno.

2.3.2. Vórtices, fitoplancton y productividad primaria

Los vórtices y frentes (regiones con un gradiente horizontal en densidad marcado) tiene un rol importante en el transporte vertical y en proveer nutrientes a la capa eufótica. Una porción significativa de la energía cinética del océano reside en la mezo-escala (10-200 km longitud y periodos de 1-3 meses), dada por el radio Rossby de deformación, una escala de longitud a la cual la fuerza de Coriolis y el gradiente de presión hidrostática están balanceados. Los vórtices pueden interactuar con procesos ecológicos de la misma escala espacial y temporal (Denman y Powell, 1984), se caracterizan por un abultamiento de las isopicnas o estructuras fronterizas circulares. En el Mar Caribe se han detectado vortices anti-ciclónicos y ciclónicos asociados a la interacción de las corrientes con montes submarinos al sureste de Puerto Rico (Capella, 1983).

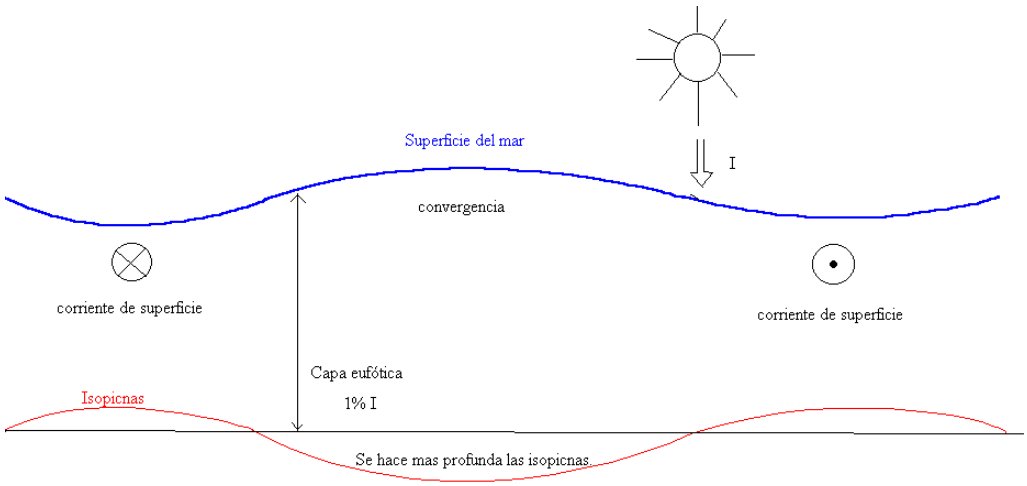
La primera descripción de dos vórtices al oeste de las Antillas Menores (Mar Caribe) y su relación con aumentos en la productividad asociados al bombeo de nutrientes fue reportada por Leming (1967). La retroflexión de la corriente del norte de Brasil (*North Brazil Current, NBC*) genera vórtices cuasi-periódicamente (40-60 días) que se desplazan hacia el Mar Caribe (Johns et al., 1990). La formación de los vórtices en el Mar Caribe se debe en parte a vorticidad positiva que se origina en los anillos de la retroflexión y su advección a través de las Antillas Mayores (Murphy et al., 1999). Los vórtices tienen un diámetro máximo de 400 km recién formados (Richardson et al., 1994) Estos vórtices contienen aproximadamente una columna de agua de 200 m de grosor procedente de la capa superior del Atlántico Sur. Con un diámetro de 400 km y un grosor de 200 km tenemos un volumen de (Johns et al., 1990),

$$V = \pi\left(\frac{4x10^5 m}{2}\right)^2 (200m) = 2.5x10^{13} m^3 \qquad (70)$$

Equivale a 1 Sv por cada giro. Imágenes tomadas por el CZCS (*Coastal Zone Color Scanner*) muestran la formación y propagación de estos vórtices (Johns et al., 1990; Armstrong, 1994). La velocidad promedio de translación de los vórtices antes de entrar al Mar Caribe es de 9 cm/s. Los periodos de rotación para un giro de 140 y 250 km fueron de 11 y 13 días respectivamente (Richardson et al., 1994). Velocidades máximas alrededor de 80 cm/s han sido observadas en algunos de estos vórtices. Meandros y vórtices con diámetros mayores a los 200 km han sido reportados Molinari et al. (1981). Escalas de variabilidad temporal del orden de 8-12 días se asocian a vórtices de menor escala.

Los vórtices en el Mar Caribe han sido estudiados mediante datos de altimetría y modelos numéricos de circulación (Carton y Chao, 1999; Murphy et. al., 1999). Los vórtices aparecen regularmente cada 3 meses al oeste de las Antillas Menores en la región sur del Mar Caribe (Chao, 1998). Los vórtices se mueven hacia el oeste con una rapidez de 12 cm s^{-1} y su amplitud puede llegar hasta los 20 cm (Carton y Chao, 1999). Los vórtices son principalmente anti-ciclónicos y se mueven a través del Mar Caribe en un corredor limitado por los 14°-15°N con una rapidez de 0.15 m/s y con un diámetro promedio de 330 km. Le toman alrededor de 10 meses cruzar desde las Antillas Menores hasta la Península de Yucatán. Modelos numéricos muestran que los vórtices anti-ciclónicos (que se producen en la retroflexión del NBC) al llegar a las Antillas Menores inducen un vórtice ciclónico, luego los dos vórtices se propagan en pareja cruzando el Mar Caribe (Chao, 1998). La intensificación del giro dependerá de la fuerza de la Corriente del Caribe. La intensificación se afecta principalmente por variaciones interanuales en la fuerza de la Corriente del Caribe.

El nitrógeno es el nutriente limitante de la producción biológica que se desarrolla en las capas superficiales del océano que esta bien iluminado y toda la producción primaria asociada con el nuevo nitrógeno disponible se llamará producción nueva. Estimados geo-químicos indirectos del aprovisionamiento de nutrientes hacia las aguas de superficie han demostrado ser considerablemente más altos que medidas directas físicas y biológicas, especialmente en las aguas sub-tropicales. Parte de la discrepancia puede ser explicada por episodios de inyección de nutrientes forzada por la dinámica de los vórtices de mezo-escala (Oschiles y Garcon, 1998). Los vórtices energéticos pueden ser fuentes de nutrientes en las escalas de varias decenas hasta cientos de kilómetros (Williams y Follows, 1998). Los autores reclaman que los vórtices geostróficos pueden provocar el afloramiento y descenso de nutrientes a través de la base de la capa eufótica. Los nutrientes que surgen son consumidos parcialmente por el fitoplancton en la zona eufótica y convertidos a materia orgánica. El presupuesto de nutrientes en el Mar de los Sargasos se ha podido balancear mediante el influjo de nutrientes inducido por la dinámica de vórtices de mezo-escala (McGillicuddy et al., 1998). En las aguas oligotróficas de BaTS y HOT se ha sugerido que los vórtices podrían explicar las observaciones de producción alta en verano. Los vórtices superan a la turbulencia generada en el termoclino, a los afloramientos de gran escala y los modelos de circulación de 3-D como mecanismos para explicar el movimiento de nutrientes hacia la capa eufótica en los giros subtropicales (Mahadevan y Archer, 2000). En el océano pelájico el transporte vertical de aguas con alto contenido de nutrientes hacia la capa eufótica ocurre predominantemente en mezo-escalas y en escalas de frentes (~10 km) a lo largo de las isopicnas (Mahadevan y Archer, 2000). Por lo tanto los vórtices son de fundamental importancia en los estudios de productividad primaria oceánica. Imágenes del color del océano revelan el aglutinamiento del fitoplancton en la periferia del vórtice detectado por altimetría (Figura 10-11).



Deflección de las isopicnas durante el paso de un vórtice anti-ciclonico.

Figura 9. Vista transversal muestra la deflexión de la isopicnal durante el paso de un vórtice anti-ciclónico. En el centro del vórtice la isopicna es más profunda y en la periferia es abultada hacia arriba.

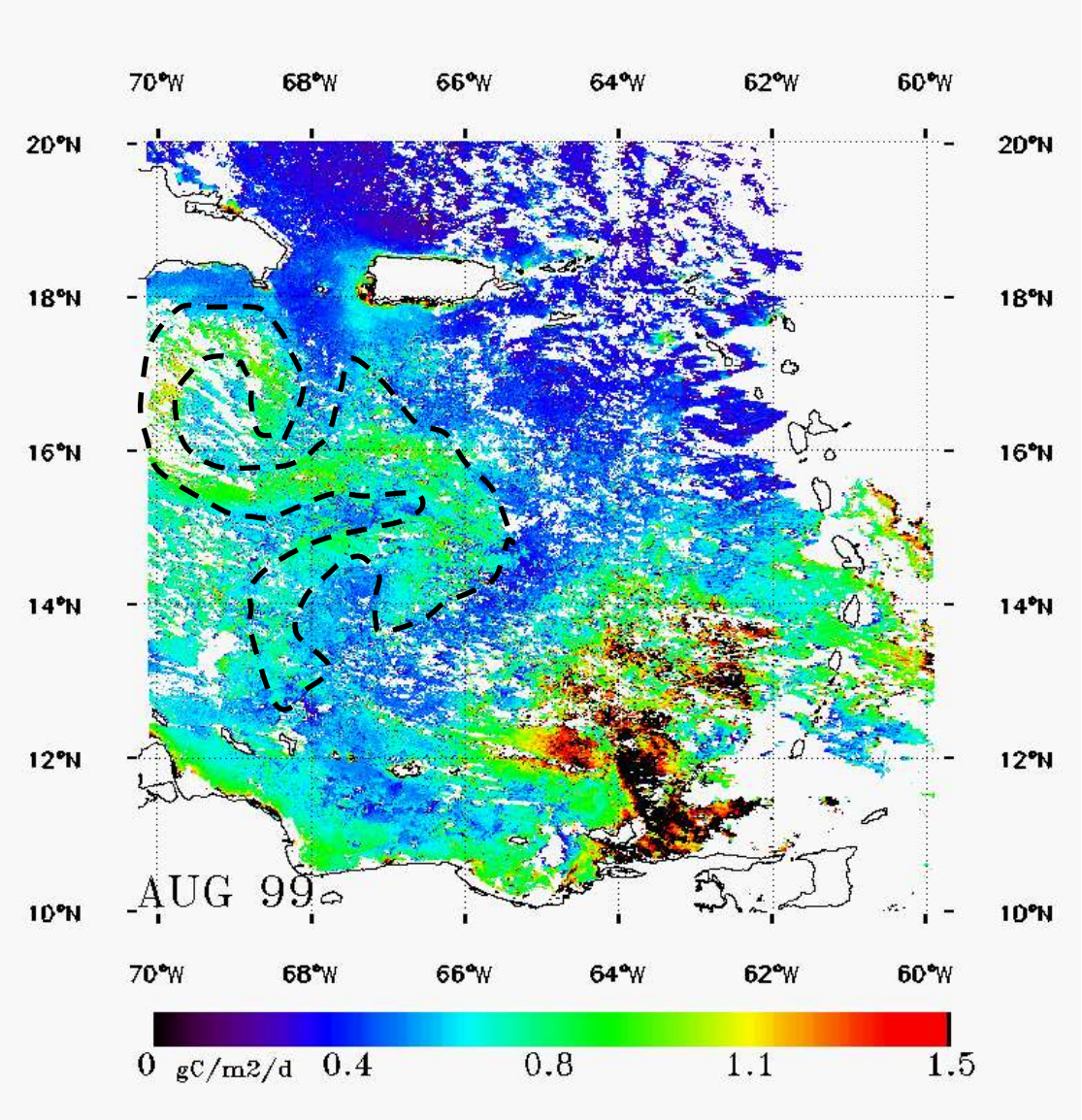


Figura 10. Valores altos de la productividad primaria diaria en la periferia de un vórtice anticiclónicos (línea segmentada) al sur de Republica Dominicana y Puerto Rico centrado en 17° N, 69° W. El diámetro del vórtice es alrededor de 220 km. Cortesía de Marcos Sastre. Departamento de Ciencias Marinas, UPR. La imagen fue recibida por la estación de satélites de UPRM.

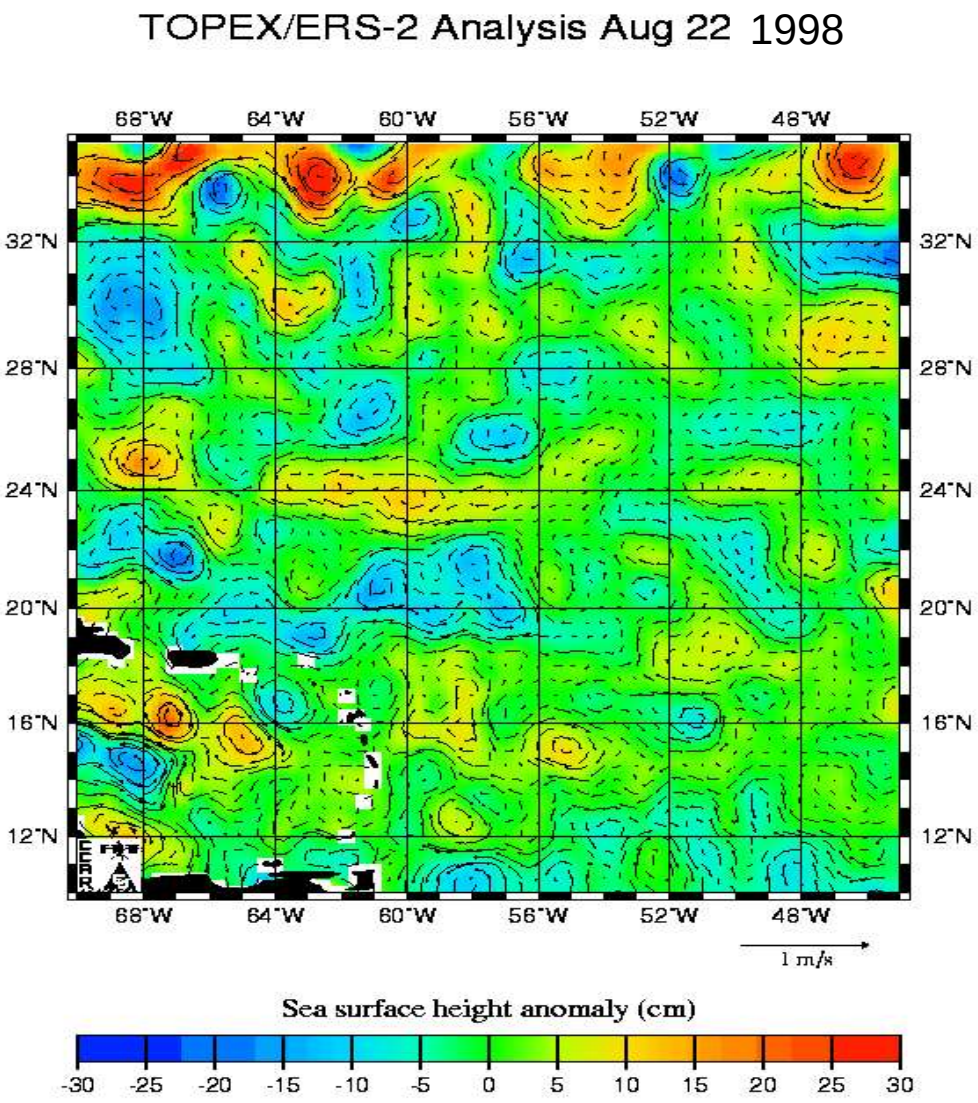


Figura 11. Giros anticiclónicos detectados por TOPEX/ERS2, que se propagan a través del Mar Caribe desplazando la superficie del mar alrededor de 20 cm. Este mapa es de la misma fecha (22 de agosto de 1998) que la imagen de producción primaria, que se muestra en la figura anterior. La imagen es cortesía del Colorado Center for Astrodynamics Research.

http://www-ccar.colorado.edu/~realtime/global-real-time_vel/

Capítulo 3

Descripción del área geográfica donde se desarrolla el proyecto

3.1 Descripción de las estaciónes CaTS, ADCP1 e InWaPE

Este trabajo se fundamenta en datos recolectados en aguas oceánicas al suroeste de Puerto Rico y en el Canal de la Mona . La estación serial **CaTS** (*Caribbean Time Series*) se localiza a unas 28 millas náuticas (51.856 km) de la costa SO de la Isla de Puerto Rico (17° 36.00' N, 67° 00.00' O), en aguas fuera de la plataforma insular con una profundidad estimada de 2880 m (1600 brazas) de acuerdo al sondeo de la carta de navegación de NOAA 25640. La localización de la estación es en aguas oligotróficas del Mar Caribe (Figura 12), en un área donde hay poco relieve del fondo marino. La pendiente norte-sur es alrededor de 4° y la este-oeste de 3° (Figura 13). En ésta estación se hacen medidas mensuales desde el 1995 con el objetivo de caracterizar la variabilidad de las propiedades químicas, físicas, biológicas y bio-ópticas en la capa superior del océano. La estación es impactada por fenómenos de mesoescala tales como la descarga del Río Orinoco y ondas internas con alturas de 20 m en el picnoclino. Imágenes de SeaWiFS y TOPEX revelan el paso de vórtices de mesoescala al sur de la estación.

La estación **ADCP1** (*Acoustic Doppler Profiler 1*) se localiza a unas 10 millas náuticas al NNE de la Isla de Mona (18° 17.478' N, 67° 48.155' O), en aguas fuera de la plataforma insular con una profundidad estimada de 481 m (267 brazas). La localización de la estación es en el medio del Canal de la Mona (ver Figura 12), en un área donde hay poco relieve del fondo marino. En ésta estación se desplegó un corrientómetro acústico por un periodo de 4 meses y medio (mayo 24-octubre 11 del 2000). La estación se encuentra alrededor de 6 millas náuticas al suroeste del Pichincho (posible área de generación de la onda interna) y a unas 32 millas al oeste de la estación InWaPE. El Canal de Mona tiene un ancho de 65 km y una

profundidad promedio de 390 metros. El Canal sirve como paso para masas de agua entre el Océano Atlántico y el Mar Caribe. Recientemente se tiene una idea más clara y completa sobre el transporte de baja frecuencia. Segura-Torres (2000) nos indica que en el Canal el perfil vertical de transporte de baja frecuencia tiene una estructura baroclínica de dos capas, la capa superior alcanza unos 300 m de profundidad. La capa superior consiste de agua superficial del Caribe (***C****aribbean* ***S****urface* ***W****ater, CSW*), agua de fondo subtropical (***S****ubtropical* ***U****nder****W****ater, SUW*) y agua de Mar de los Sargasos (***S****argasso* ***S****ea* ***W****ater, SSW*) entrando hacia el Mar Caribe desde el Océano Atlántico. En la capa inferior la masa de agua Atlántico Central Tropical (***T****ropical* ***C****entral* ***W****ater, TCW*) sale hacia el Océano Atlántico. En la proximidad del Pasaje de la Mona, la propagación de la marea barotrópica semidiurna es de norte a sur. Las elipses de corrientes por marea semidiurna a lo largo del pasaje rotan en sentido anticiclónico y los ejes principales están casi alineados en dirección norte-sur (Rosario-Llantín, 2000).

La estación **InWaPE** se localiza a 2.4 millas náuticas al suroeste de Punta Cadena (18° 16.6’ N, 67° 16.0’ O), en aguas fuera de la plataforma insular con una profundidad estimada de 401.4 m (223 brazas). La estación se localiza contigua al veril. La localización de la estación se fundamenta en fotos tomadas por astronautas desde el trasbordador en la misión STS-007 en junio 1983, que muestran el paso de ondas internas por esa región (Figura 6). En la plataforma al este de InWaPE los espectros de corriente revelaron seiches con periodos de 20 y 31 minutos (Alfonso, 1995).

La altura de marea es registrada por un mareógrafo en la estación oficial de NOAA localizada en Isla Magueyes, con número de referencia 9759110 (Latitud: 17° 58.3' N Longitud: 67° 2.8' W).

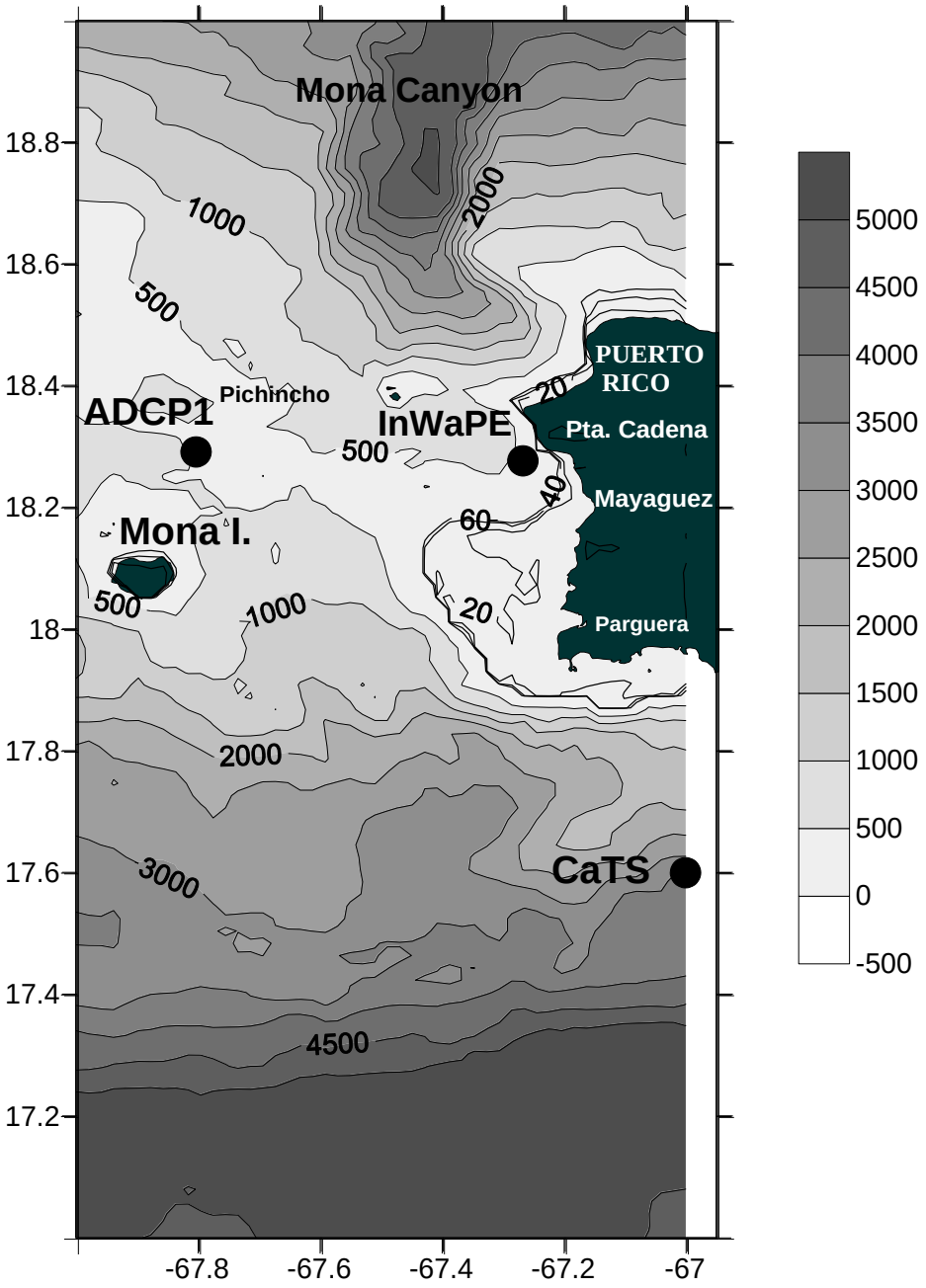


Figura 12. Localización de las estaciones ADCP1, InWaPE y CaTS. La estación ADCP1 se localiza a unas 10 millas náuticas al NNE de la Isla de Mona (18° 17.478' N, 67° 48.155' O), en aguas fuera de la plataforma insular con una profundidad estimada de 481 m. La localización de la estación es en el medio del Canal de la Mona, en un área donde hay poco relieve del fondo marino. La estación se encuentra alrededor de 6 millas náuticas al suroeste del Pichincho (posible área de generación de la onda interna) y a unas 32 millas náuticas al oeste de la estación InWaPE. CaTS se localiza en aguas oceánicas con una profundidad cercana a los 3000 m. La batimetría fue provista por el Prof. Aurelio Mercado, DCM, UPRM.

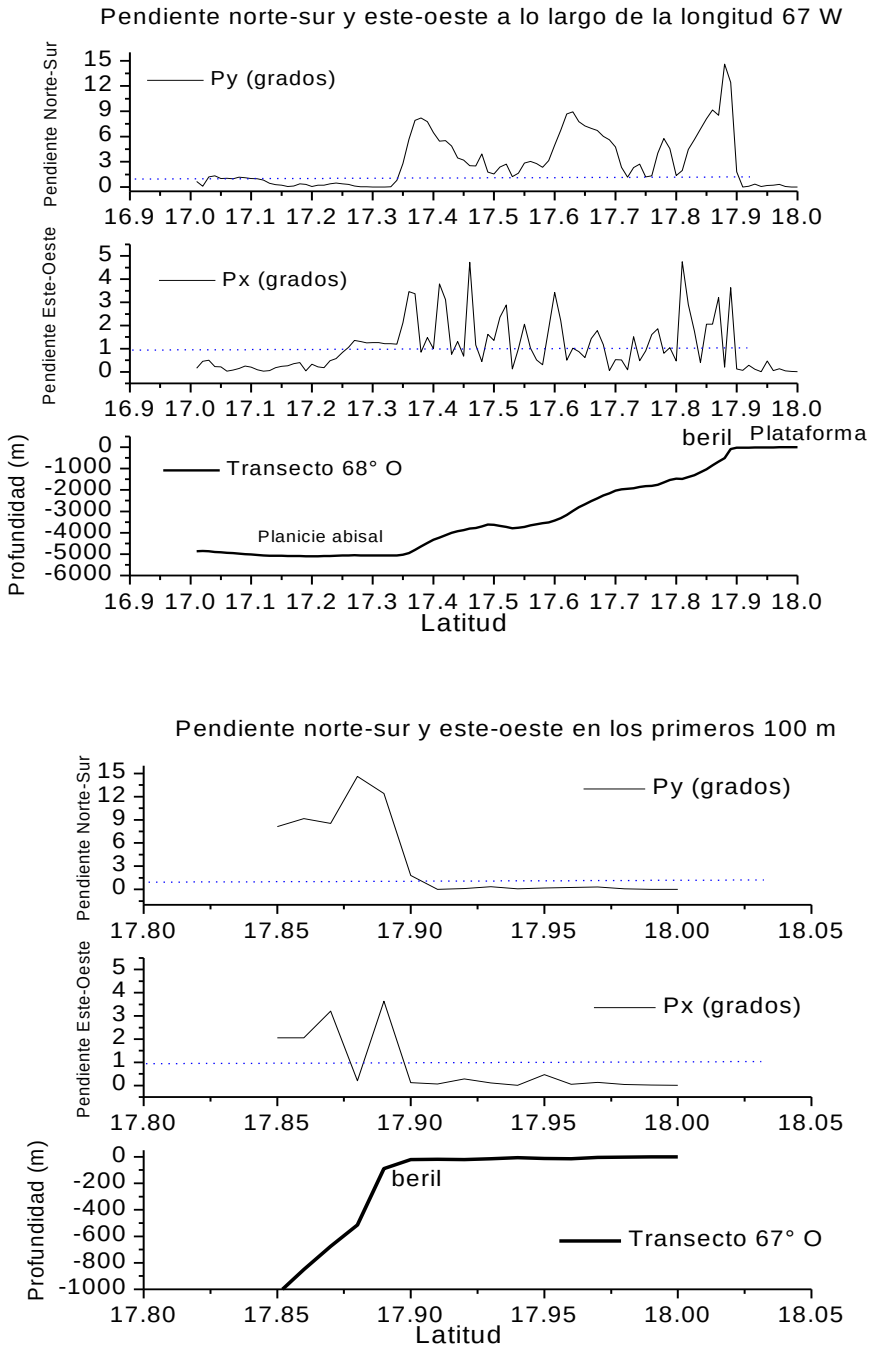


Figura 13. Un transepto a lo largo del meridiano 67° W (entre los 17-18° N) muestra que las pendientes menores de 1° están confinadas a la plataforma y el fondo abisal. El comienzo del veril (latitud 17.9) ofrece la pendiente necesaria para la generación de la marea interna.

3.2 Descripción de la marea barotrópica alrededor de Puerto Rico

Kjerve (1981) en su trabajo titulado, *Tides of the Caribbean Sea*, nos indica que al sur de Santa Cruz y oeste de Dominica esta centrado un sistema anfidrómico de la marea barotrópica semidiurna, S_2. La líneas de co-fase indican una rotación en contra de las manecillas del reloj y por tanto la marea semidiurna debe propagarse en dirección este-oeste al norte de Puerto Rico y en dirección norte-sur a lo largo del Canal de Mona (ver figura 14). Medidas de corrientes en el Canal confirman la dirección de propagación de la marea (Rosario, 2000).

El número de forma (F) se define como $F=(K_1+O_1)/(M_2+S_2)$ y cuando el valor F es menor de 0.25, la marea se considera semidiurna. Si $0.25 \leq F < 1.5$, la marea es mixta principalmente semidiurna. Para $1.5 \leq F < 3$ se considera marea mixta principalmente diurna y si $F \geq 3$, la marea se considera diurna. La figura inferior muestra el recíproco del número de forma, 1/F. El área del Caribe Oriental se caracteriza por valores de $F > 1.5$ ($1/F < 0.67$) y al sur de Puerto Rico por valores de $F > 3$ ($1/F < 0.33$) que se representa con un color verde-azul en la Figura 15.

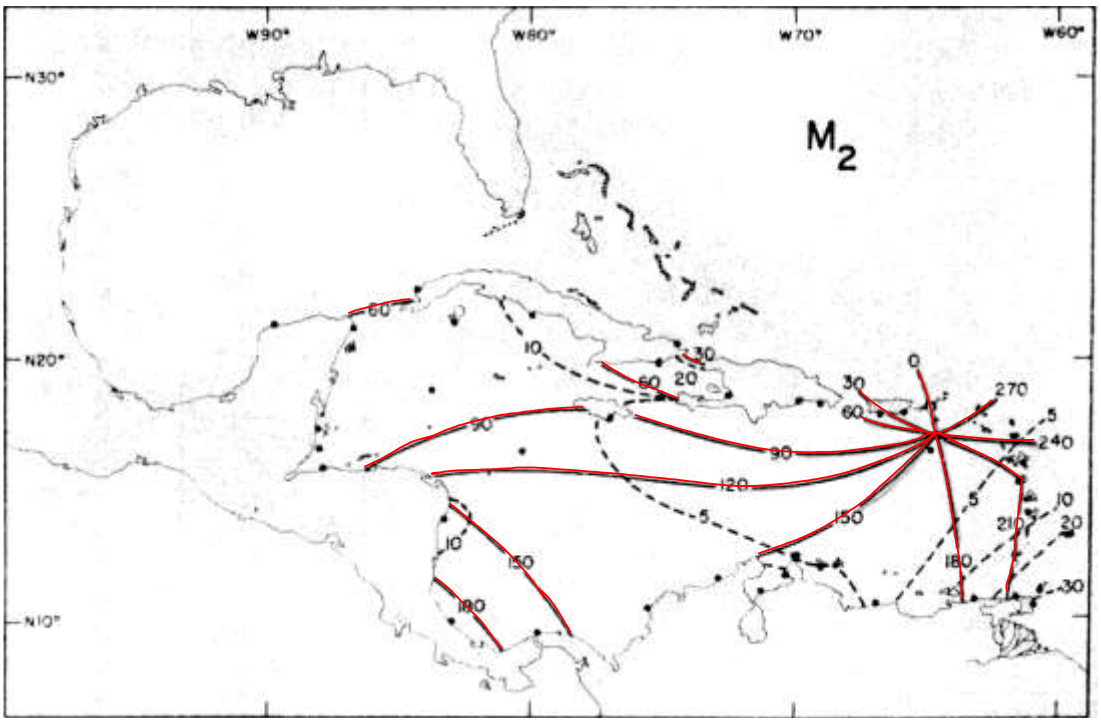


Figura 14. Carta de marea del componente semidiurno (M_2). Las líneas continuas representan la fase co-mareal e indican la presencia de un punto anfidrómico al sur de Santa Cruz y oeste de Dominica. Las líneas de co-fase indican una rotación en contra de las manecillas del reloj y por tanto la marea semidiurna debe propagarse en dirección este-oeste al norte de Puerto Rico y en dirección norte-sur a lo largo del Canal de Mona. Las líneas continuas indican lugares donde la fase Greenwich es la misma y se expresa en grados. Las líneas entrecortadas conectan lugares con la misma amplitud de marea y se expresa en cm. La Figura fue extraída del artículo titulado: *Tides of the Caribbean* (Kjerve, 1981).

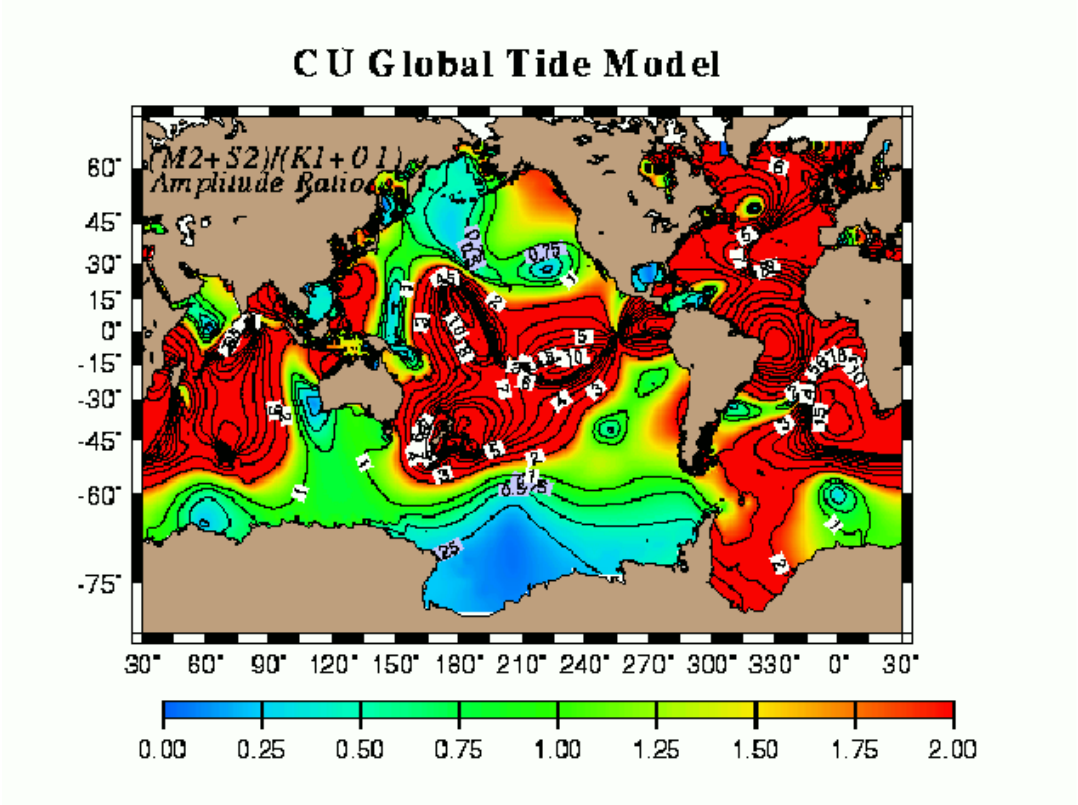


Figura 15. Mapa global de los valores del recíproco del número de forma (1/F). El rojo representa que la marea es semidiurna y el azul diurna, colores intermedios representan marea mixta con diferente grados de dominio de uno u otro componente. El Caribe Oriental presenta una marea principalmente diurna y difiere del resto del Atlántico, donde domina el componente semidiurno. Figura proviene del CD-ROM, *A collection of Global Ocean Tide Model*, desarrollado por PODAAC, JPL y CSR. Los valores generados por el modelo CU Kantha sirvieron para generar la figura.

Capítulo 4

Metodología

Desde el 1995 hasta 1999 se tomaron muestras mensuales de agua de profundidades nominales en la estación del programa CaTS *(Caribbean Time-Series Station, 17°36'N, 67°00'O)*. Las muestras se incubaron con NaH $^{14}CO_3$ en un fotosintetrón (Babin et al., 1994). Graficamos la tasa de fotosíntesis como función del gradiente de irradianza a la cual fueron sometidas las doce alícuotas de cada muestra. Este tipo de gráfico se conoce como curva P-E. Se ajustó la función definida por la ecuación 9 a los datos de la curva, para obtener los parámetros fotosintéticos: α^B, β^B, y P^Bs. Determinamos el valor de la constante de atenuación vertical, K_d (z,PAR), y la profundidad de la capa fótica mediante perfiles de irradianza descendente en la banda de los 400-700 nm, E_d (z, PAR), utilizando un radiómetro sumergible PRR-600 (*Bio-spherical Instruments Inc., San Diego*). Se registró la fluorescencia de la clorofila-a *in situ* usando un fluorómetro *SeaTech* (montado en una roseta SBE 33 con botellas de muestreo que cierran electrónicamente) para generar un perfil vertical de la biomasa de fitoplancton distribuida en la columna de agua. El fluorómetro es calibrado periódicamente usando hasta 16 L de agua de mar, se hace una extracción en acetona al 90% y análisis espectrométrico del extracto.

Para modelar la irradianza extraterrestre y su transmisión a través de la atmósfera seguimos el modelo que presenta Trevor Platt y colaboradores en su artículo del 1990. La irradianza PAR en la superficie del mar, E_d (0,PAR), fue modelada mediante estimados de la cubierta de nubes teledetectada por satélites *(International Satellite Cloud Cover Project)*. Modelamos la propagación vertical de la irradianza incidente en superficie hasta 200 m de profundidad utilizando el coeficiente de atenuación vertical, K_d(z,PAR). Integramos numéricamente el perfil

de la tasa de fotosíntesis hasta una profundidad de 200 m, limitando la integración a las horas de luz disponibles para fotosíntesis.

El procedimiento a seguir para calcular producción primaria se resume en la Figura 16. Para medir los cambios en productividad durante el paso de la ola interna utilizamos medidas de la fluorescencia estimulada por el Sol. La técnica es más rápida y eficiente que las incubaciones con radiocarbono.

4.1 Incubación con radiocarbono (^{14}C)

Se tomaron muestras de agua con botellas Go-Flo y posteriormente con una roseta **SBE 33** de botellas Niskin que pueden cerrarse electrónicamente. Las botellas tienen los resortes recubiertos con material de Teflon y no poseen sellos de goma. Las botellas Go-Flo se sumergían usando un cable de Kevlar y se disparaba el mecanismo de cierre con un mensajero recubierto de Teflon. Todas éstas son medidas de precaución para minimizar la posibilidad de contaminación con metales.

Las botellas de incubación de 50 ml (poliestireno) y las botellas de recolección de la muestra se lavan previo al muestreo con una solución de 0.5 N HCL para eliminar la contaminación por metales (Fitzwater et al., 1982) y se enjuagan con agua destilada y agua de mar de la profundidad a la que se toma la muestra, para neutralizar el HCL. Un perfil vertical de CTD / irradianza / fluorescencia natural *in vivo* se hace justo antes del lanzamiento de botellas. Se tomaron muestras en dos o cuatro profundidades diferentes y su selección estaban basadas en los registros de fluorescencia previos del SeaTech. Se inocula la muestra sin filtrar con carbono radioactivo, ^{14}C, en forma de bicarbonato de sodio, $NaH^{14}CO_3$ y se reparte en 12 botellas de incubación de 50 ml. La inoculación se hace en luz baja. Las muestras de cada profundidad, contenidas en botellas oscuras de 850 ml, fueron inoculadas con 0.750 ml de una solución de 167 μCi . De cada botella oscura de 850 ml, se tomó una alícuota de 0.020 ml para contabilizar su actividad inicial.

Para preparar la solución se diluyó una ampolleta de 2.5 ml que tiene una concentración radioactiva de 5 mCi/ml en 27.5 ml de agua mili-Q, resultando en un volumen total de 30 ml. Esta dilución fue la que se usó con más frecuencia, sólo en enero del 2000 se diluyó hasta 50 ml. Para corroborar la concentración radioactiva de la solución se tomaron alícuotas para contabilizar su actividad.

Las muestras se incuban en un fotosintetrón radial modificado (Babin et al., 1994) por 40 minutos. Cada cámara del fotosintetrón contiene 12 botellas colocadas en filas y correspondientes a una profundidad particular. Por cada una de las cámaras circula agua que mantiene su temperatura uniforme mediante una unidad de control termal. La fuente de luz consiste de una lámpara de 400 W, capaz de reproducir el espectro de PAR. Se mide la irradianza escalar que recibe la tercera botella de incubación en cada cámara usando un radiómetro escalar (QSL-Biospherical Instruments Inc.); la primera botella es la más cercana a la lámpara. Para conocer la irradianza a la que eran sometidas el resto de las botellas, se modeló el campo de luz usando un polinomio de caída exponencial. El tiempo de incubación es suficiente para comenzar a fotoinhibir la mayoría de las muestras. Todas las incubaciones se realizaron en el laboratorio del barco (R/V Isla Magueyes ó R/V Chapman). Una vez termina la incubación se filtra (filtro Whatman GF/F de 25 mm) el contenido de cada botella de incubación en niveles de luz baja y se acidifica el filtro con HCL al 10 % para volatilizar cualquier traza de carbono inorgánico que no haya sido incorporado por el fitoplancton. Al día siguiente se llena el vial donde está el filtro con líquido de centelleo bio-degradable (Amhersham) y se contabiliza las desintegraciones en un contador Beckman LS6000. Para convertir los cpm (cuentas por minuto) en tasas de fijación de carbono por unidad de tiempo por unidad de clorofila-a se siguen los pasos que indica el libro *Carbon Isotope Techniques* (Pregnall, 1991):

1. Determinar la actividad específica del isótopo incorporado durante la incubación, corregida por contenido de carbono inorgánico disuelto (CID) y el volumen de la botella de incubación.

2. Aplicar correcciones debido al amortiguamiento, para obtener las desintegraciones por minuto (DPM).
3. Corregir por la fracción de muestra.
4. Convertir la actividad incorporada por la actividad especifica para obtener las unidades de carbono incorporadas.
5. Calcular la liberación de carbono orgánico disuelto (COD).
6. Corregir por la discriminación del isótopo pesado de ^{14}C durante la asimilación y añadir la cantidad correspondiente de COD al carbono fijado que es retenido en el filtro para obtener la fijación total de carbono.
7. Corregir por contenido de clorofila-a y tiempo de incubación.

Pasos para calcular la productividad primaria

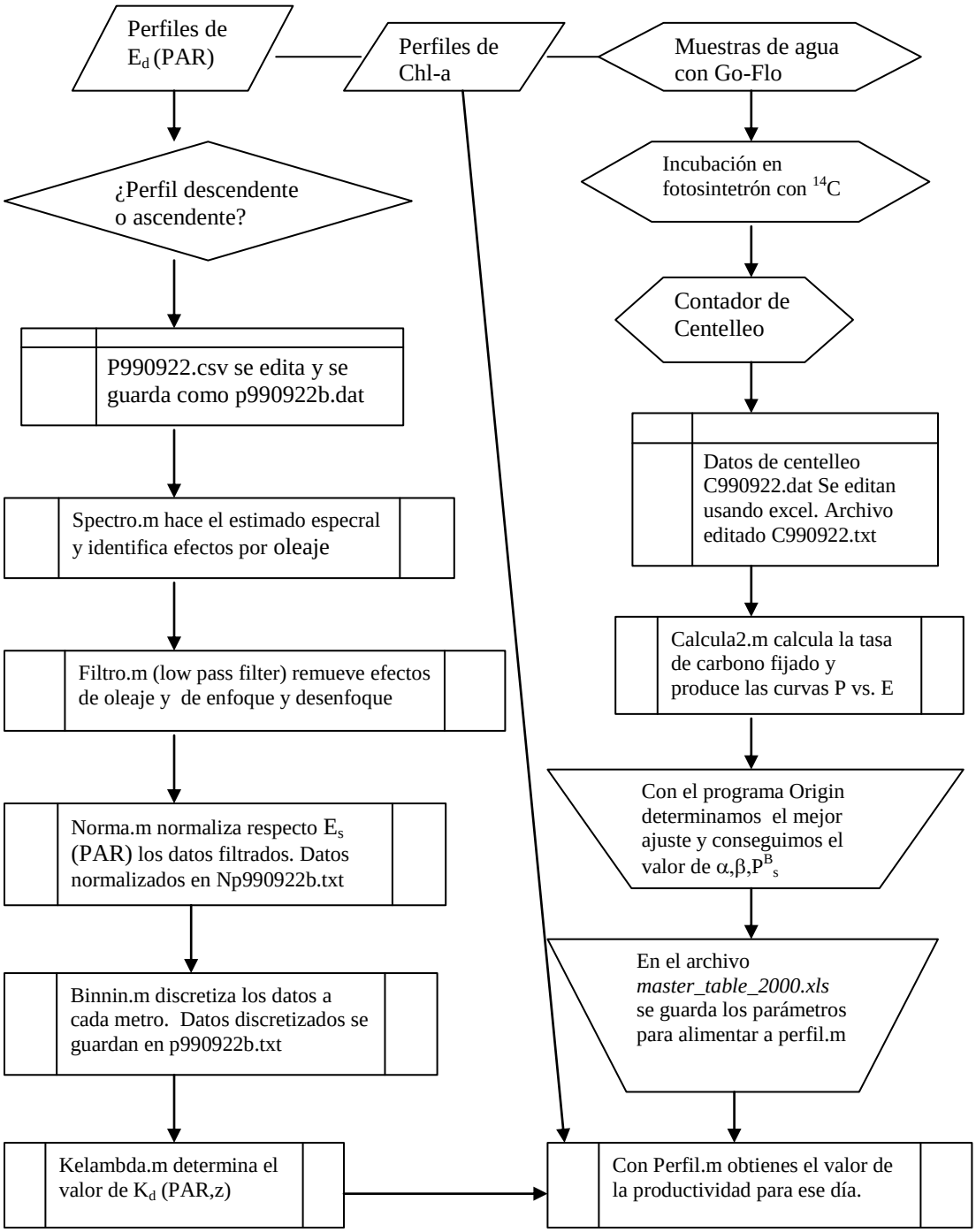


Figura 16. Esquema que resume los pasos mas importantes necesarios para estimar la productividad primaria. Se indica la secuencia de archivos-m necesarios para el procesamiento. Descripción general de los materiales y métodos para medir la tasa de fijación de carbono.

4.2 Curvas P-E

Graficando las curvas: Las tasas de fijación del carbono se expresan en mg C (mg Clorofila-a)$^{-1}$ h^{-1} y se grafican contra PAR (μEinst m^{-2} s^{-1}) para cada cámara de incubación. De la inspección visual se puede determinar la porción lineal, la parte saturada y la parte con inhibición. Los valores iniciales de P^B_s o P^B_m, E_k se pueden determinar también por inspección visual.

Ajuste de las curvas P-E: La ecuación matemática de la curva de luz-fotosíntesis para fitoplancton es una función exponencial que se deriva de la distribución de Poisson y que incluye la porción de la curva donde ocurre inhibición (Platt et al., 1980; Platt et al., 1990):

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

El procedimiento de ajuste utiliza una rutina Marquardt-Levenberg. Esta rutina es parte de la sección de ajuste del programa *Origin™*. Alimentamos la rutina con un valor inicial del parámetro alfa (α) determinado mediante la regresión lineal de la porción lineal de la curva P-E, también se alimenta con el valor de la tasa fotosintética máxima (P^B_s o P^B_m) que se determina por inspección visual de la curva P-E. Si los datos muestran inhibición entonces imponemos el valor inicial para el parámetro beta (β). El ajuste termina después de varias iteraciones, hasta que la norma de χ^2 es menor que un valor predeterminado. Luego, anotamos los valores finales de los parámetros fotosintéticos: α, β, P^B_s ó P^B_m y sus desviaciones estándar. Con estos parámetros determinamos el valor de E_k y el valor P^B_m se puede conseguir a partir de P^B_S.

4.3 Procedimiento para conseguir la tasa diaria de producción primaria fitoplanctónica

Cálculo del coeficiente de atenuación vertical: Los perfiles de irradianza disponible para fotosíntesis (PAR) se obtienen con el radiómetro de reflectancia **PRR-600** de *Biospherical Instruments Inc (San Diego, California)*. El instrumento registra medidas de luz con una frecuencia de 3 Hz. Se utiliza un malacate para lograr un descenso controlado a unos 0.5 m/s, o sea que en condiciones normales se puede alcanzar una profundidad de 140 m en 5 minutos. Los datos de cada misión se pre-procesan, se filtran de efectos asociados a oleaje, se normalizan y se promedian a cada metro mediante una serie de archivos-M en el Programa *MATLAB™*. La meta del procesamiento es obtener el mejor perfil de irradianza descendente PAR que se pueda obtener. El primer archivo-M (filtro.m) remueve las frecuencias de 0.07 Hz hasta 1 Hz (frecuencia Nyquist), este procedimiento substrae el movimiento del instrumento y el efecto de enfoque-desenfoque que provoca señales erráticas debido a la interferencia de las olas (Kirk, 1994). El filtro digital es de respuesta de impulso infinito (***I****nfinite* ***I****mpulse* ***R****esponse, IIR*) y es diseñado por la función *yulewalk* de *MATLAB™*. Esta función diseña el filtro digital IIR en el dominio discreto aproximando una respuesta lineal escalonada (ó función partida). El filtro se aplica usando la función *filtfilt*, que elimina la distorsión de fase del filtro *IIR* . Se normalizan las medidas de irradianza bajo el agua con las que se registran en el colector coseno de irradianza, PRR-610, que se encuentra en la parte más alta de la cubierta del barco (popa), utilizando el archivo-m, norma.m. De esta forma reducimos la interferencia de las nubes durante los perfiles. Los datos normalizados se promedian a cada metro mediante el archivo-m, binnin.m, para luego calcular el coeficiente de atenuación vertical en cada metro de la columna de agua. El perfil de K(PAR,z) se importa al programa *Origin™* donde se suaviza haciendo promedios cada 5 puntos (cada 5 metros de profundidad). Se calcula el promedio del perfil

suavizado y se aplica éste valor de atenuación vertical desde 1 m hasta los 200 m de profundidad.

Determinar la Biomasa fitoplanctónica: Perfiles de fluorescencia del fluorómetro SeaTech se convierten en perfiles de concentración de clorofila-a usando una curva de calibración que se generó con muestras discretas tomadas en todos los viajes a la estación CaTS. La calibración se describió arriba. El Dr. Jorge Corredor y el Prof. Julio Morell (Departamento de Ciencias Marinas, UPR) proveen los perfiles de biomasa de cada visita a la estación serial del programa CaTS.

Determinar la tasa diaria de producción primaria mediante método numérico: El archivo-M, perfil.m, generado en el programa *Matlab™* presenta perfiles de producción cada hora durante las horas de luz, usando el modelo de fotosíntesis-luz definido por la ecuación 1. Los valores de entrada que se usan son: día juliano, cubierta de nubes, latitud de la estación, perfil de K(PAR,z), perfil de biomasa, y parámetros fotosintéticos (α, β, P^B_s). Estos se desglosan en el Apéndice A y B. Una vez el perfil de producción es calculado, se integra numéricamente usando el método trapezoidal. El resultado de la integración es la producción primaria por unidad de área, P_z. La curva generada por todos los valores P_z (que es función del tiempo) se integra numéricamente para obtener la producción primaria por unidad de por día, P_{zt}.

4.4 Método para medir la marea interna y su impacto sobre la productividad primaria

Perfiles de irradianza descendente PAR y radianza nadir en 683 nm (fluorescencia natural) registrados en serie en la estación CaTS, ADCP1 e InWaPE permitieron generar series de tiempo de producción primaria instantánea y producción diaria usando las ecuaciones desarrolladas en trabajos previos (Stegmann y Lewis, 1997; Stegmann et al., 1992; Chamberlin y Marra, 1992; Kiefer et al., 1989). La ecuación que estima el perfil de fluorescencia natural, **F*f*(z)**, en función del perfil de radianza nadir en 683 nm , $\mathbf{L_u(683,z)}$ es,

$$Ff(z) = 4\pi 27 L_u(683,z) \times \left[k(PAR,z) + a(683,z)\right] \qquad (72)$$

Tal que **a(683,z)** es el perfil del coeficiente de absorción en 683 nm y **k(PAR,z)** es el perfil del coeficiente de atenuación de la irradianza escalar, $\mathbf{E_0(PAR,z)}$. El número 27, en la ecuación 2, se debe a que la fluorescencia total que se emite en el rojo lejano es 27 veces mayor a la que se emite en la banda de 683 nm. Esta banda es sólo una pequeña parte del rojo lejano. La producción puede estimarse si conocemos el flujo de fluorescencia:

$$Fc(z,t) = \left(\frac{\Phi_c}{\Phi_f}\right)_{\max} \times \frac{k_E}{k_E + E_0(PAR,z,t)} \times Ff(z,t) \qquad (73)$$

Donde la razón $(\Phi_c(z)/\Phi_f(z))_{max}$ es una constante empírica que representa el valor máximo de la razón entre el rendimiento cuántico de la fotosíntesis y el rendimiento cuántico de la fluorescencia , $\Phi_c(z)/\Phi_f(z)$; $\mathbf{k_e}$ es una constante empírica que representa el valor de la irradianza escalar entre 400-700 nm, E_0(PAR), cuando la

razón $(\Phi_c(z)/\Phi_f(z))_{max}$ alcanza la mitad de su valor máximo posible. Utilizamos cada una de las constantes empíricas reportadas y también determinamos las constantes empíricas para nuestras aguas.

Las medidas se hicieron con un radiómetro de reflectancia, modelo PRR-600 (Bio-Spherical Instruments Inc.) capaz de hacer medidas instantáneas con una frecuencia aproximada de 0.5 Hz hasta 3 Hz. La integración numérica (trapezoidal) de cada perfil de producción primaria (mg C m^{-3} h^{-1}) resultó en la producción por unidad de área por hora (mg C m^{-2} h^{-1}), la curva generada por éstos valores se integró numéricamente para obtener la tasa de producción primaria diaria. El método de radiocarbono puede estimar la producción diaria pero no es lo suficientemente flexible para poder estimar la producción instantánea *in situ* en intervalos de una hora. Utilizando fluorescencia natural es posible medir los cambios en productividad a medida que pasa la ola interna que desplaza, empaqueta y distribuye el fitoplancton.

Perfiles de temperatura y de densidad registrados en serie en la estación CaTS, ADCP1 e InWaPE nos revelan la estructura de las ondas internas generadas localmente . Estos perfiles se realizaron en intervalos de una hora por un periodo de 12 horas hasta una profundidad de 200 m, con un CTD (*Conductivity, Temperature, Depth*) SBE 19-01 de *SeaBird Electronics*. Los perfiles se alternaban con los perfiles del PRR-600 para determinar la productividad primaria en la columna durante diferentes fases de la onda interna. De esta manera podemos cuantificar la contribución de las ondas internas a los estimados de productividad. Se hicieron perfiles de XBT (*e**X**pendable **B**athy**T**hermograph*) para complementar las medidas del CTD.

Se tomaron medidas de corriente utilizando un corrientómetro acústico que estuvo instalado por 4 meses y medio (mayo 24-Octubre 11, 2000) en la estación ADCP1. En esa estación se registraron 5035 lecturas (de 40 minutos) de la velocidad de las corrientes presentes entre 44 a 444 m de profundidad. Los corrientómetros ADCP no pueden hacer medidas confiables por encima de los 44 m

de profundidad debido a la contaminación provocada por la señal de superficie y por eso no se utilizan los datos correspondientes a esas profundidades. El 24 de mayo del 2000, durante el comienzo del registro se hicieron perfiles de CTD. Las últimas 36 lecturas (Octubre10-11) se realizaron simultáneamente con perfiles de CTD y XBT. Además se utilizó otro registro de corrientes de ADCP1 correspondiente a un periodo de 3 meses (septiembre 3-diciembre 3 1997) y para el que había perfiles de CTD disponibles. Éstas medidas se hacían cada 20 minutos pero mantenían la misma resolución vertical. La configuración del ADCP se detalla en la tabla 8.

Tabla 8. Configuración del ADCP.

Corrientómetro acústico doppler (ADCP)	
1. CONFIGURACIÓN ADCP.	
Frecuencia del sistema	75 kHz
Angulo del Haz	30 grados
Profundidad del emisor	460.0 m
Número de Pings por conjunto	15
Tamaño de la celda	10.00 m
Número de celdas	44
Tiempo para cada grupo de pings	3.00 s
Tiempo para cada conjunto	00:40:00.00
Tiempo desplegado	140 dias
2. PREDICCIONES	
Prof. Primera celda	44 m
Prof. Última celda	444 m
Rango	400 m
Desv. Estandar de vel.	0.51 cm/s

Las medidas de corriente se descomponían en componentes U y V, en dirección perpendicular y paralela del eje principal del Canal de Mona. Para cada componente calculamos el gradiente vertical de la velocidad horizontal cada 20

metros ($S^2 = S^2_x + S^2_y$). Donde S^2_x y S^2_y son el gradiente vertical de U y V, respectivamente. Los perfiles de CTD nos permitieron calcular la frecuencia Brunt-Väisälä, $N(z)=(gE)^{1/2}$, donde E es la estabilidad, hasta una profundidad común a todos los perfiles (144 m). Con éstos datos encontramos el número de Richardson, $Ri_g \equiv N^2/S^2$. La difusividad vertical se obtiene a partir del número de Richardson (Pacanowsky y Philander, 1981).

La altura de marea es registrada por un mareógrafo en la estación oficial de NOAA localizada en Isla Magueyes, con número de referencia 9759110 (Latitud: 17° 58.3' N Longitud: 67° 2.8' W). El mareógrafo consiste de un teledetector acústico de aire que registra la altura del nivel de agua cada 6 minutos. Cada medida de nivel del agua consiste de un promedio de 181 registros de un segundo de duración. Tiene una resolución de 3.05 mm (0.01 pies). Los datos son procesados por NOAA y están disponible para uso público en: http://co-ops.nos.noaa.gov/. Se tomaron los datos de marea correspondientes al mismo periodo en que los ADCP estaban instalados en la estación ADCP1. Para describir la actividad de seiches filtramos las alturas de marea con un filtro de banda que permitía sólo el paso de oscilaciones de periodo de 50 minutos. Los datos filtrados sirvieron para generar un espectrograma. El espectrograma revela la distribución de energía en la banda de frecuencia correspondiente a los seiches (1.2 CPH) a lo largo de todo el periodo de muestreo. El uso de espectrogramas para estudiar el registro de altura de marea en La Parguera ha permitido discernir eventos extremos de seiches con facilidad (Teixeira, 1999).

4.5 Simulación de la productividad primaria durante el paso de la marea interna

El método discutido arriba fue para detectar los cambios en productividad primaria en el océano durante el paso de la marea interna, pero otra forma de estudiar este aspecto es mediante modelaje. Si utilizamos la ecuación 1 (Platt et al., 1980) con los parámetros fotosintéticos adecuados (que se obtienen de de la curva P-E usando la técnica del radiocarbono) y con la fluctuaciones en irradianza que experimenta el fitoplancton por la presencia de la marea interna, podemos simular diferentes escenarios posibles en el Mar Caribe y el Canal de la Mona. Incluso podemos conocer los valores extremos en producción debido al paso de mareas internas de gran amplitud (> 50 m) que ocurren en la base de la capa eufótica. Estos modelos se han desarrollado para otras localidades (Kamykowski 1979, Fahnenstiel et al 1988, Holloway y Denmam 1989) pero podemos aplicarlo a las condiciones presentes en el Mar Caribe: aguas claras, capa eufótica profunda, pico de biomasa cerca del picnoclino y ondas internas con amplitudes entre 20-45 m en la base de la capa eufótica y cercanas a el pico de clorofila-a. Todas son condiciones favorables para que el impacto de las ondas internas sobre la producción sea significativo. Otro aspecto importante es que tenemos medidas de campo durante el paso de la marea interna que pueden validar el modelo.

En esta Tesis utilizamos un modelo semi-empírico (1-D) donde el máximo de clorofila-a (MPC) fue desplazado verticalmente por la marea interna que se propagó a lo largo del picnoclino y lo expuso a un régimen variable de luz. La simulación comprende sólo el periodo de luz (~12 horas) del día 15 para un mes dado y se alimenta con la climatología de la estación CaTS de ese mes. La simulación se repitió para cada mes del año. Los valores de entrada del modelo se detallan en el Apéndice C. Los valores de entrada del modelo son el ancho (sigma), la amplitud (A) y la profundidad del MPC (Zm), la concentración de clorofila-a

(valor de fondo, B_0), los parámetros fotosintéticos de la curva P-E (α^B, β^B, P^B_s), la latitud de la estación, el día del año, la cubierta de nubes, la amplitud de la marea interna y la fase de la marea relativo al ciclo de luz. Los parámetros sigma, A, Zm y B_0 se usaron para generar una curva gausiana que representa el perfil de clorofila-a (0-200 m) de ese día (Sathyendranath y Platt, 1993b). El perfil de clorofila-a define la atenuación vertical de la irradianza descendente PAR en la columna de agua. Se utilizó un coeficiente de atenuación específica igual a 0.0028 (m^2 mg Chl-a). Este valor es bajo pero permite generar perfiles de luz similares a los registrados por el radiómetro PRR-600. Una vez generamos el perfil de clorofila-a e irradianza descendente PAR, E_d(PAR) podemos calcular el perfil de productividad primaria utilizando la ecuación 9, con los parámetros fotosintéticos de ese mes presentes en la climatología de CaTS. La marea interna simulada tiene 20 m de amplitud y desplaza verticalmente el MPC unos 40 m. Desplazamientos de ese orden se ha reportado en el Canal de Mona (Bejarano, 1997), en CaTS se han observado desplazamientos de 20 m en el pico de clorofila-a y es probable que desplazamientos de 40 m ocurran muy pocas veces. No obstante, seleccionamos este valor ya que nos puede indicar hasta que punto la marea interna puede alterar los estimados de productividad primaria (PP). Se usaron dos configuraciones en la simulación. Primero, cuando la cresta de la marea interna ocurre al mediodía local y segundo, cuando el valle ocurre al mediodía. Estas son las dos configuraciones extremas para obtener el incremento y reducción máxima posible en la PP, respectivamente. Los resultados de la simulación con las dos configuraciones anteriores se compararon con los resultados de la simulación en ausencia de la marea interna.

Capítulo 5

Resultados y Discusión

El objetivo principal de esta investigación es analizar la variabilidad de la producción primaria fitoplanctónica en la estación CaTS (*Caribbean Time Series*) y cuantificar el impacto que tiene la marea interna sobre los estimados de producción primaria. Los resultados de esta investigación y su discusión se presentan en varias secciones que corresponden a cada uno de los objetivos estipulados en el Capítulo 1. Cada sección presenta y discute resultados que fueron claves para completar el objetivo principal de esta investigación. A continuación indico las secciones.

7.1. Sensitividad de los estimados de productividad primaria

- 7.1.1. Sensitividad a cambios en los parámetros fotosintéticos
- 7.1.2. Sensitividad a cambios en la distribución vertical de la clorofila-a.

7.2. Patrón anual de la producción primaria en CaTS y de la concentración de clorofila-a en el Mar Caribe Nororiental.

- 7.2.1. Patrón anual de la producción primaria en CaTS
- 7.2.2. Patrón anual de la clorofila-a en el Noreste del Mar Caribe
- 7.2.3. Patrón anual de los parámetros fotosintéticos de la curva P-E
- 7.2.4. Patrón anual de cambio en propiedades ópticas aparentes
- 7.2.5. Comparación de medidas de producción en CaTS con medidas similares realizadas en el pasado y en otras estaciones seriales: BATS y HOT.
- 7.2.6. Simulación de la producción primaria en CaTS utilizando una curva Gausiana para representar el perfil de clorofila-a
- 7.2.7. Discusión

7.3. Determinar la importancia de la marea interna en modular la producción primaria.

- 7.3.1. Crucero InWaPE
- 7.3.2. Crucero de 24 horas en la estación CaTS

7.3.3. Crucero *Mona Challenge* (Estación ADCP1)

7.3.4. Discusión de los hallazgos en los Cruceros: InWaPE, *Mona Challenge*, CaTS 24-horas y las implicaciones de esos hallazgos.

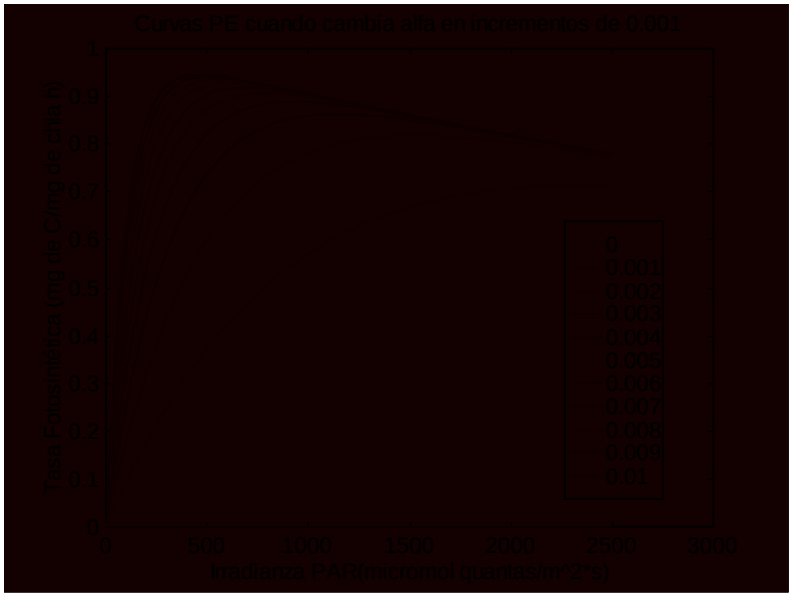


Figura 17 (Superior) Curva P-E cuando cambiamos sólo el parámetro alfa y dejamos beta y P^B_S constantes. El valor alfa controla la pendiente inicial en la porción lineal de la curva P-E. (Inferior) Curva P-E cuando aumenta beta y permanecen alfa y P^B_S constantes. El aumento en beta incrementa la fotoinhibición y la tasa de fotosíntesis disminuye rápidamente con mayor irradianza. P^B_M es el valor máximo de cada curva.

5.1 Sensitividad de los estimados de productividad primaria

Los estimados de producción primaria se obtuvieron mediante la aplicación de un modelo semi-empírico para representar la relación luz-fotosíntesis, mejor conocida como curva P-E. El modelo utilizado, dado por la ecuación 9 ó 71, se expresó en términos del número de asimilación, P^B_m, la pendiente inicial de la curva P-E, α^B, y el parámetro de foto-inhibición, β^B. El superíndice indica que los parámetros fueron normalizados por la biomasa de fitoplancton la cual generalmente deriva de la concentración de clorofila-a. La forma de la curva P-E esta condicionada al valor de los parámetros fotosintéticos (Figura 17).

En la sección 5.1.1 mostramos los cambios que sufre el perfil de productividad primaria provocado por cambios en un parámetro fotosintético, mientras se mantienen los otros dos en un valor fijo. Se incrementan los parámetros dentro del rango de valores observados en el fitoplancton del Mar Caribe. En la sección 5.1.2 simulamos cambios en el perfil de clorofila-a para determinar el efecto sobre la irradianza descendente, Ed(PAR) y la producción primaria. Para esto cambiamos paulatinamente el ancho, la amplitud y la profundidad del máximo de clorofila.

5.1.1 Sensitividad a cambios en los parámetros fotosintéticos

Para demostrar como cambia el perfil de producción primaria generado con la ecuación 9, aumentamos uno de los parámetros fotosintéticos en incrementos iguales, mientras los otros dos se mantienen constantes. Valores constantes de 0.2, 0.005 y 3 se le asignaron a α^B, β^B y a P^B_S, respectivamente. Las unidades de P^B_S son mg C m^{-2} h^{-1}, las de α^B y β^B son ([mg C mg chl^{-1} m^{-3} h^{-1}] [μEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$).

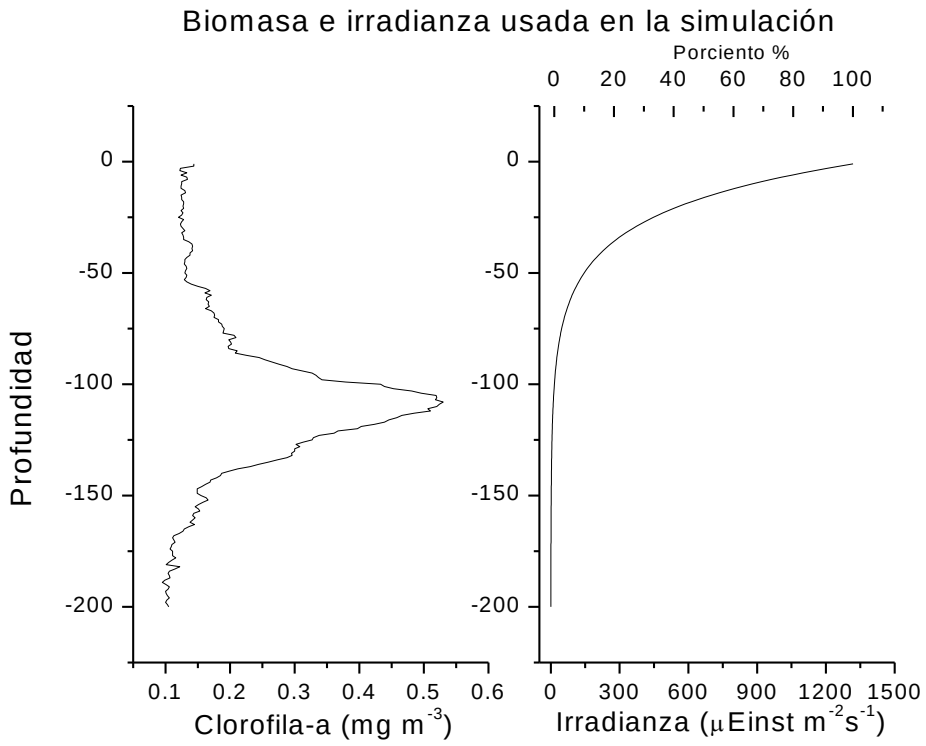


Figura 28. Distribución del fitoplancton y de la irradianza al mediodía. Estos perfiles fueron utilizados para calcular todos los perfiles de productividad primaria durante el análisis de sensitividad. El perfil de biomasa corresponde al 19 de marzo del 1999. El máximo de clorofila-a se encuentra en 108 m de profundidad. El perfil de irradianza teórico es exponencial y fue generado con una atenuación vertical difusa, K (PAR), típica de CaTS en marzo igual a 0.045 m^{-1}. El 10 %, 1% y el 0.1% de la irradianza en superficie ocurre a los 52 m, 102 m y 154 metros de profundidad, respectivamente.

De esta manera se determina cuál parámetro es responsable de generar mayores cambios en el perfil de productividad y se identifica a que profundidad los cambios en magnitud del parámetro resultan en cambios significativos en la tasa de fotosíntesis. Para la simulación se utilizó el perfil de biomasa registrado el 15 de marzo del 1999, en la estación CaTS (Figura 18). El perfil de irradianza teórico es exponencial y fue generado con una atenuación vertical difusa, K (PAR), típica de CaTS en marzo igual a 0.045 m^{-1}. A un metro de profundidad tenemos 1319 µEinstein m^{-2} s^{-1} que equivale al 100 % de la irradianza. El 10 %, 1% y el 0.1% de la irradianza en superficie ocurre a los 52 m, 102 m y 154 metros de profundidad, respectivamente.

Cuando cambiamos el valor de alfa y mantenemos los otros dos parámetros fijos (β^B y $P^B{}_S$) obtenemos los perfiles que se muestran en la Figura 19. Lo primero que observamos es que los perfiles se asemejan en los primeros y últimos 50 metros del perfil. O sea que los perfiles difieren poco por encima del nivel del 10 % de la luz y por debajo del nivel de 0.1%. La zona de mayor cambio esta localizada en el máximo de biomasa donde llega el 1% de la luz que penetra la superficie del mar. A medida que el valor de alfa se acerca a 1.0 ([mg C mg chl^{-1} m^{-3} h^{-1}] [µEinstein m^{-2} $s^{-1}]^{-1}$) las diferencias entre los perfiles en la región del máximo de clorofila disminuyen. Esta gráfica manifiesta la importancia de conocer el valor de alfa en las poblaciones localizadas en el máximo de clorofila, donde la irradianza es cerca del 1% de su valor en sub-superficie. La profundidad del 1% se ha utilizado frecuentemente para definir el fondo de la capa eufótica en la mayoría de los trabajos previos. En este trabajo nos apartamos de esta convención y definimos el fondo de la capa eufótica a base del 0.1% de la luz que penetra la superficie del mar. En aguas claras como las del Noreste del Mar Caribe, es imperativo integrar el perfil de PP más allá del 1% para incluir la productividad asociada al máximo de clorofila-a. Lo ideal sería integrar hasta infinito ya que debido al decaimiento exponencial de la luz, los valores profundos contribuyen progresivamente menos en el valor final del integral. Integrando hasta la profundidad donde llega el 0.1% de la luz de sub-

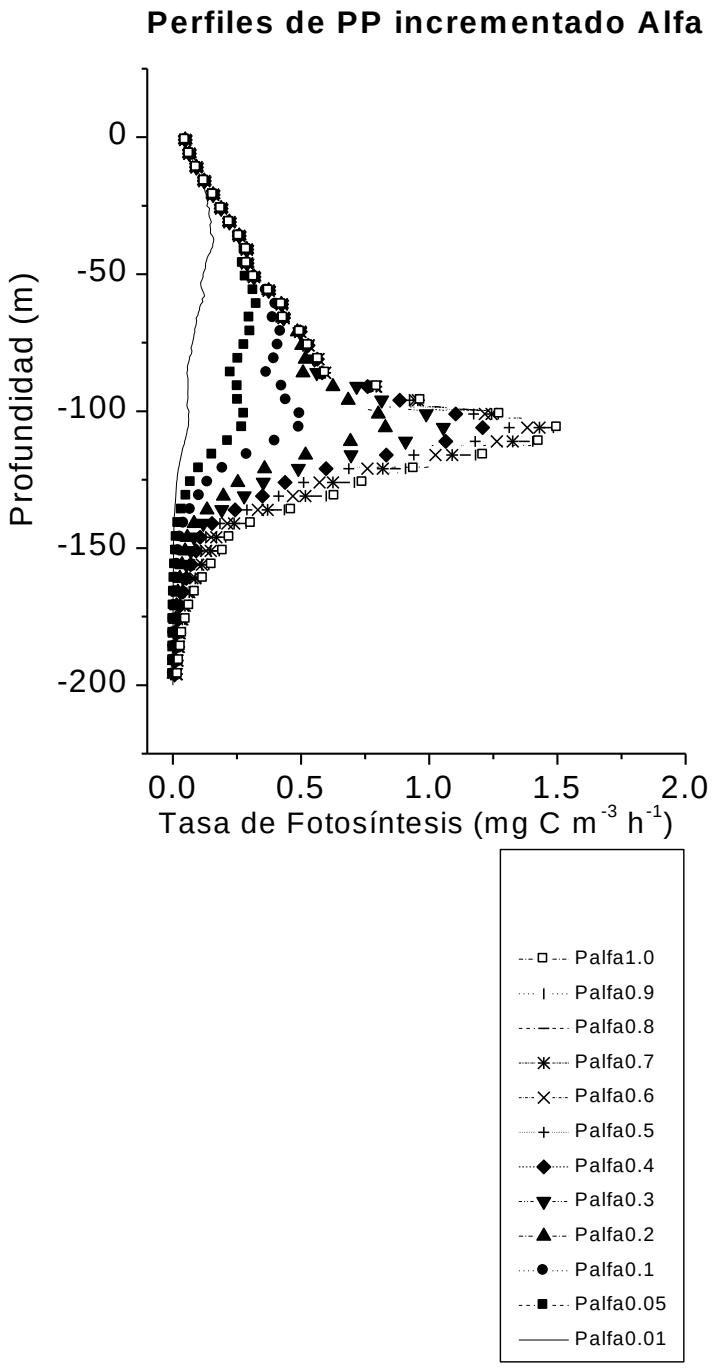


Figura 19 Simulación de cambios en el perfil de productividad primaria a medida que incrementamos primero alfa por 0.05 y luego por 0.1 unidades. En los primeros y últimos 50 metros los perfiles son similares. Los perfiles se diferencian en gran medida cerca de los 108 metros. A esta profundidad se encuentra el máximo de clorofila-a. A medida que el valor de alfa se acerca a 1.0 ([mg C m^{-3} h^{-1} chl^{-1}] [µEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$) las diferencias entre cada perfil disminuyen.

superficie consideramos que representa el 99.9% de la producción primaria total. La gráfica 19 demuestra que cambios en alfa asociados a cambios en poblaciones u aspectos fisiológicos del fitoplancton repercuten en cambios substanciales en los estimados de productividad primaria. Dado que el máximo de biomasa esta justo sobre el picnoclino, cualquier fenómeno físico (tales como ondas internas) que altere la posición vertical del picnoclino podría provocar cambios en los parámetros fotosintéticos y alterar el perfil de PP. El obviar esta zona es un grave error.

Cuando cambiamos beta y mantenemos fijos los valores de α^B y P^B_S tenemos los perfiles de PP que se muestran en la Figura 20. En contraste con la figura anterior los perfiles convergen en y por debajo del máximo de clorofila-a, o sea, en las regiones donde recibimos el 1% o menos de la irradianza en sub-superficie. Los perfiles divergen en profundidades menores de 50 metros, donde el fitoplancton recibe el 10% o más de la luz. En las comunidades cerca de la superficie el parámetro de fotoinhibición, β^B, ejerce su mayor influencia sobre el perfil de PP.

En contraste con los dos casos antes expuestos, los cambios en P^B_S cuando mantenemos fijos los valores de α^B y β^B, repercuten en cambios en el perfil en toda la capa eufótica (1-154 m), (Figura 21). Mientras que aumentos de hasta 1.5 mg C m^{-3} h^{-1} son posibles con el incremento de alfa, estos se limitan a las zonas cerca del 1% de la luz. En cambio, el aumento de P^B_S resulta en aumentos similares, pero en toda la capa eufótica. Si integramos verticalmente el perfil, esto se traduce en un aumento considerable en la productividad por unidad de área. En los dos casos anteriores los perfiles se diferenciaban menos a medida que aumentaba el valor del parámetro, mientras que los cambios en PP son aproximadamente lineales con cambios en P^B_s.

En resumen, es necesario obtener los mejores parámetros fotosintéticos a partir de las incubaciones de cada población. El parámetro que más puede alterar el perfil de PP es P^B_S. A medida que nos acercamos a la región del máximo de clorofila profundo aumenta la sensitividad del modelo con respecto al valor de α^B. Mientras que la fotoinhibición, β^B , es relevante cerca de la superficie.

Hasta ahora nos hemos limitado a mostrar la sensitividad de PP a cambios en los parámetros fotosintéticos. En otras palabras, se ha considerado solamente la distribución espacial (dimensión z) de la productividad primaria. El próximo grupo de resultados muestra como los cambios en los parámetros fotosintéticos alteran la evolución de la productividad primaria a lo largo del día.

La Figura 22 muestra la trayectoria de la productividad primaria durante el día para diversos valores de alfa. Cada valor de la curva representa la integración (trapezoidal) vertical del perfil de PP desde 0 hasta 200 m de profundidad durante una hora del día. El integrar hasta 200 m garantiza que se incluya la profundidad donde recibimos el 0.1% de la luz. En cada curva se asignó un mismo valor de alfa durante todo el día. Las subsiguientes curvas se generaron por un incremento progresivo del valor de alfa. Aumentos en el valor de alfa resultan en la migración vertical (aumento) de las curvas. Si calculamos el integral en tiempo de cada curva desde las 0700 hasta las 1700 horas se obtiene la producción primaria diaria en unidades de mg C m^{-2} d^{-1}. Se observa que los incrementos en alfa son más importantes cuando el valor de alfa es pequeño (< 0.01 ([mg C mg chl^{-1} m^{-3} h^{-1}] [μEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$)). Esto quedó demostrado por el apiñado de las curvas superiores. Al aumentar el valor de alfa notamos que cada valor de la curva aumenta su valor por aproximadamente la misma cantidad, sin importar la hora del día.

La Figura 23 es similar a la figura anterior, pero en esta ocasión el valor beta es el que cambia en incrementos de 0.001 unidades. Los valores estimados cerca del amanecer y anochecer son menos sensitivos (están más apiñados) que los que están cerca del mediodía. En este aspecto se diferencia de las curvas de la figura anterior. Esto explica porque la curva es más convexa. Cambios en el valor de beta son más pronunciados a las horas de mayor irradianza. El parámetro de fotoinhibición (beta) regula mejor la tasa de fijación de carbono cerca del mediodía. Aumentos en beta reducen progresivamente la producción primaria, pero cuando nos acercamos paulatinamente al valor 0.01 ([mg C mg chl^{-1} m^{-3} h^{-1}] [μEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$) este efecto se reduce.

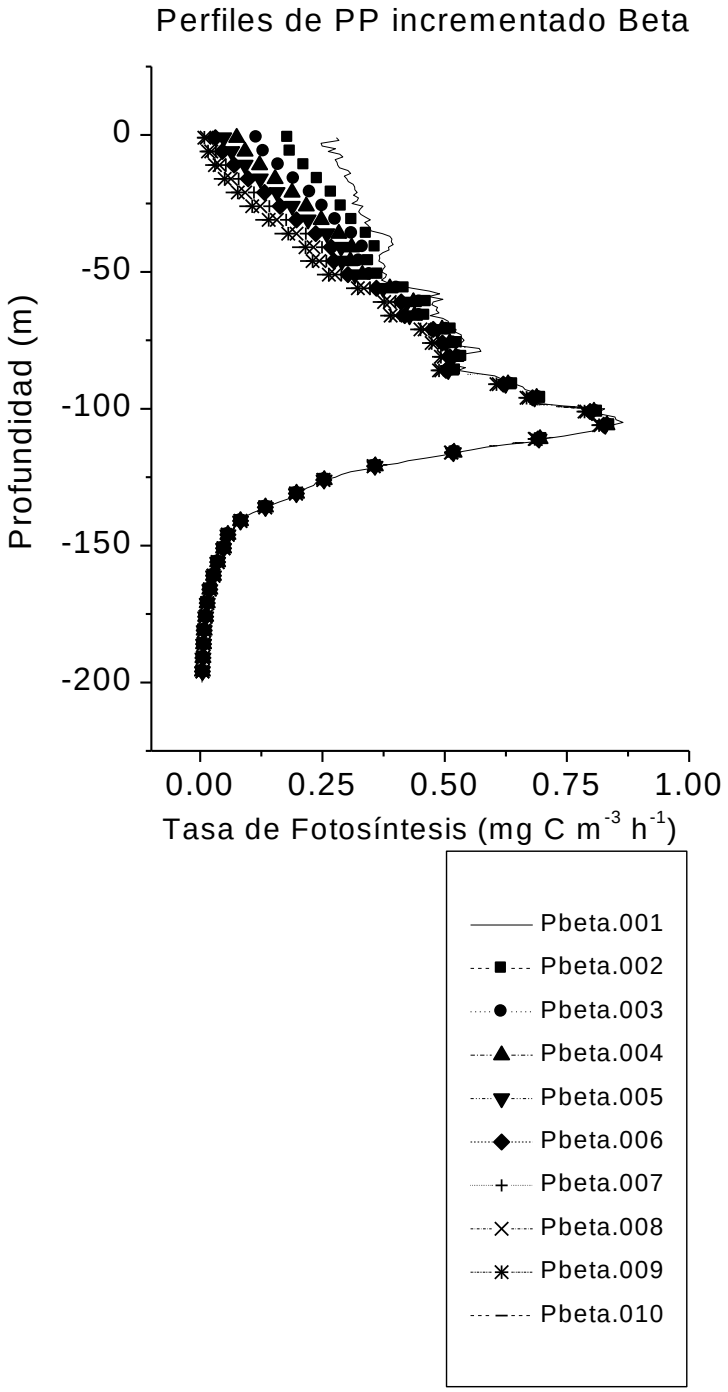


Figura 20 Simulación de cambios en el perfil de productividad primaria a medida que incrementamos beta por 0.001 unidades. Las diferencias entre perfiles se acentúan en los primeros 50 m. A la profundidad en la que se encuentra el máximo de clorofila (108 m) no hay diferencia en las tasas de fotosíntesis.

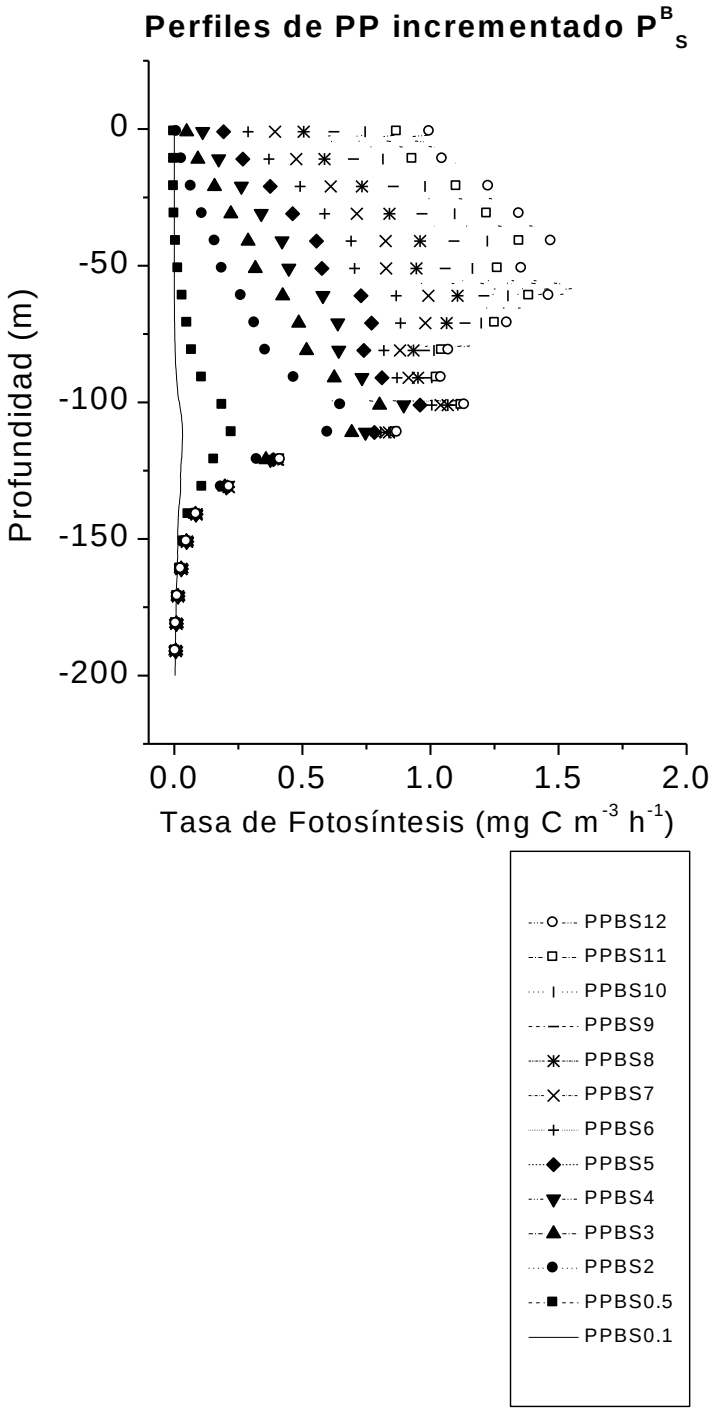


Figura 21 Simulación de cambios en el perfil de productividad primaria a medida que incrementamos P^B_S por 0.5 y 1.0 unidades. Las diferencias entre los perfiles son significativas hasta los 150 metros de profundidad.

Las Figura 24 muestra la trayectoria de la PP cuando sólo incrementamos el valor del parámetro P^B_S. Se observa una evolución progresiva en la forma de la curva. Las primeras curvas, con valores pequeños de P^B_S, son planas pero si se incrementa el parámetro comienzan a flexionarse, para finalizar de forma convexa como las que se examinaron en la figura anterior. Si comparamos esta figura con la Figura 22, nos damos cuenta de que incrementos en P^B_S de 1 mg C m^{-3} h^{-1} chl^{-1} provocan una migración vertical más acelerada de las curvas. Esto demuestra que el parámetro P^B_S es más importante en determinar la trayectoria diaria de la productividad primaria y el valor final de la producción primaria. El parámetro alfa sigue en jerarquía como el valor que debemos determinar con mayor cuidado para tener un estimado certero de la producción primaria.

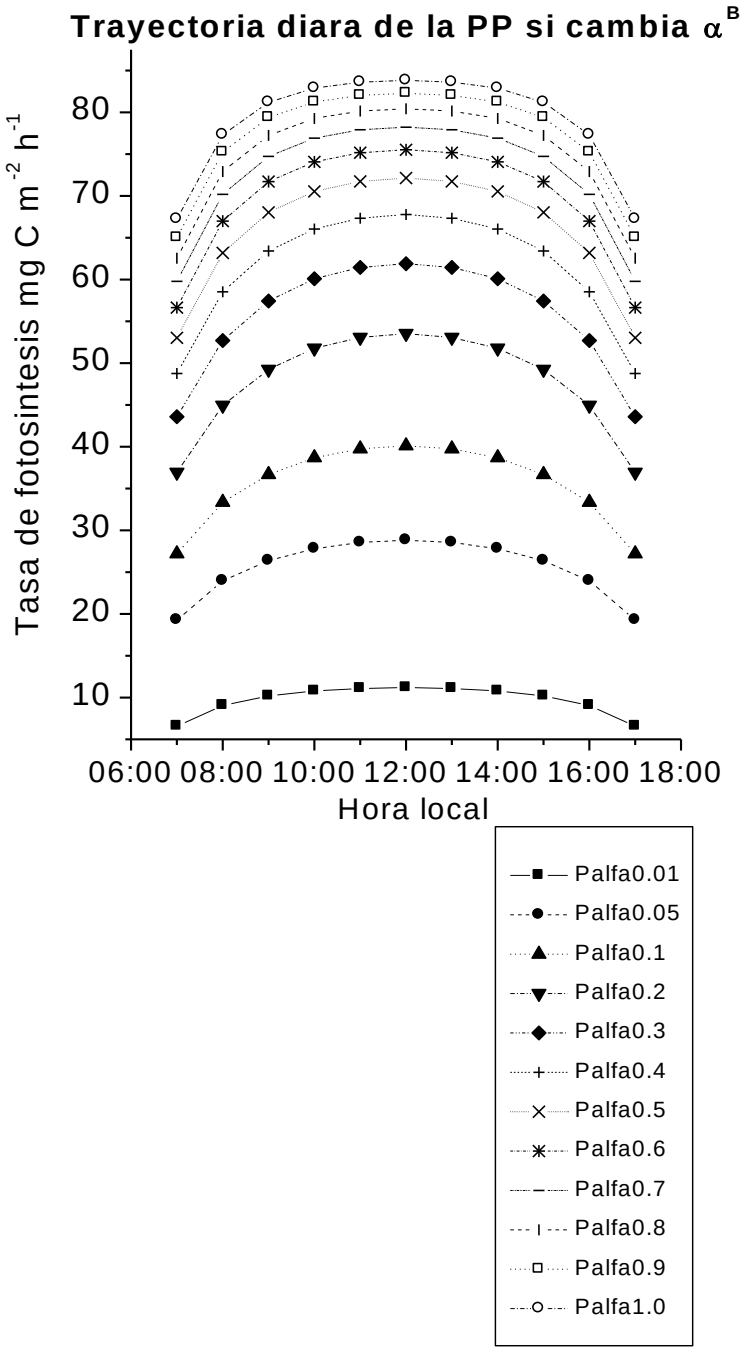


Figura 22 Trayectoria de la productividad primaria entre 0-200 m a lo largo del día. Cada punto en la curva representa la integración del perfil de la tasa de fotosíntesis a una hora en particular. Cada curva se generó con el mismo modelo y donde sólo se cambió el valor de alfa. En la leyenda se indica el valor de alfa en unidades de ([mg C mg chl-a^{-1} m^{-3} h^{-1}] [µEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$). Aumentos en el valor de alfa resultan en la migración vertical de las curvas. El desplazamiento vertical es similar, sin importar la hora del día. Incrementos en alfa de 0.1 unidades progresivamente pierden importancia en alterar los estimados de producción primaria.

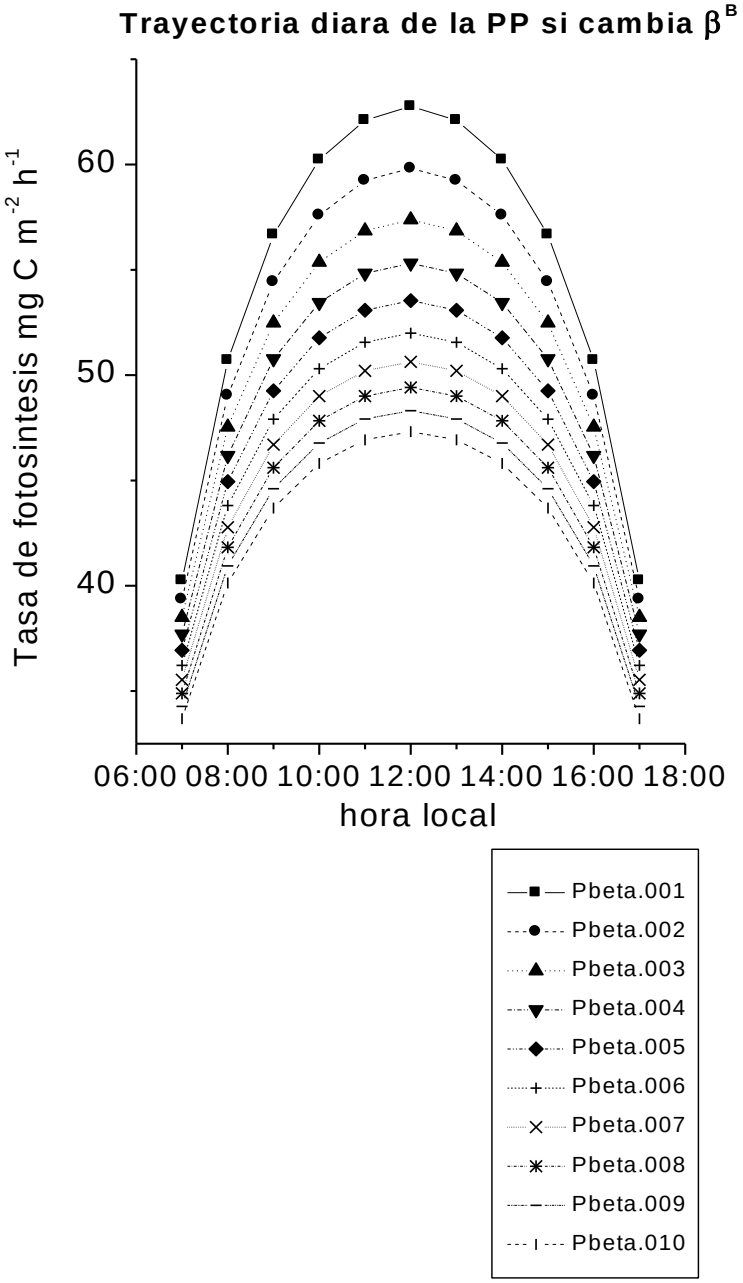


Figura 23 Curva de productividad primaria entre 0-200 m a lo largo del día. Cada punto en la curva representa la integración del perfil de la tasa de fotosíntesis a una hora en particular. Cada curva se generó con el mismo modelo donde sólo se cambió el valor de beta. En la leyenda se indica el valor de beta en unidades de ([mg C m^{-3} h^{-1} chl^{-1}] [µEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$). Cambios en el parámetro de foto-inhibición beta cobran importancia cerca del mediodía. En contraste, en horas de poca luz las diferencias son menores. Al igual que sucedió con alfa, los incrementos en beta progresivamente impactan menos los estimados de productividad primaria.

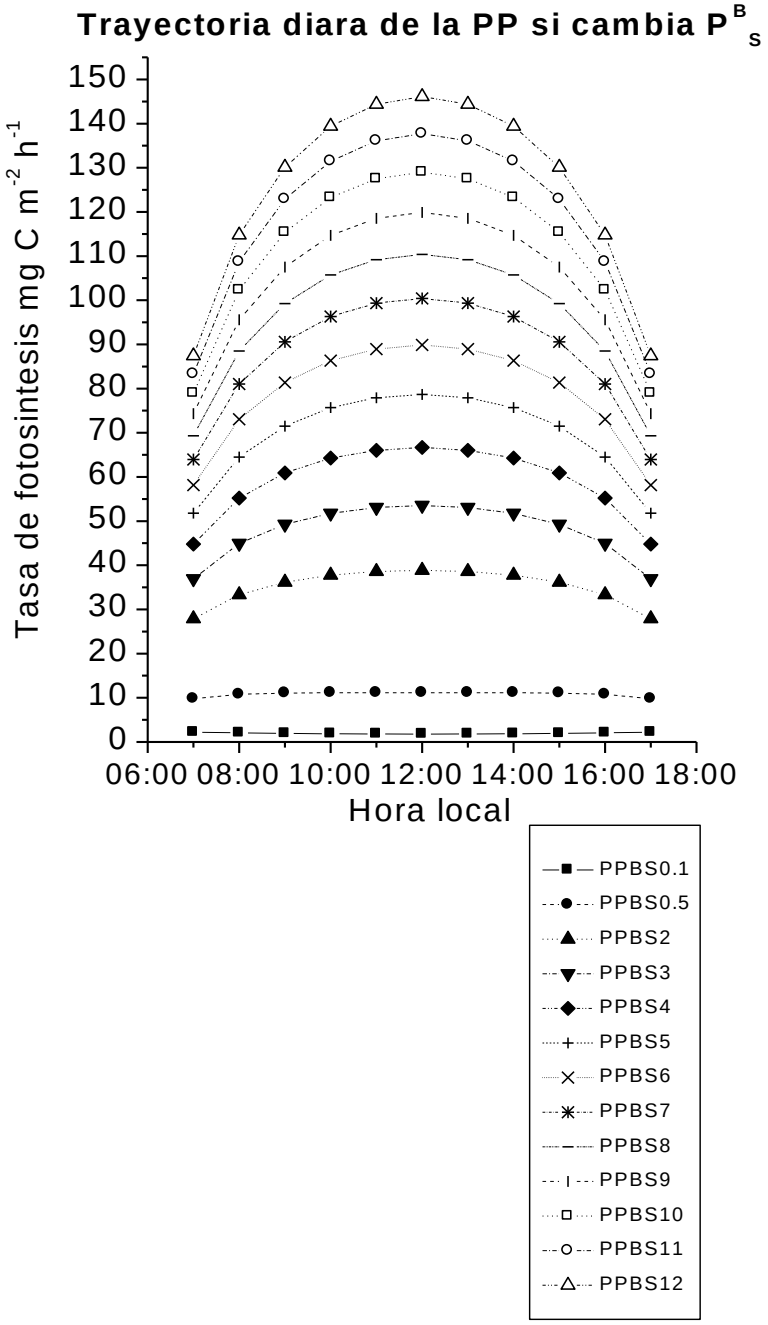


Figura 24 Gráfico similar a los dos anteriores, pero esta vez se mantuvo el valor de alfa y beta constantes. El valor de P^B_S se fue incrementando paulatinamente por 1 mg C m^{-3} h^{-1} chl^{-1}. A diferencia de la Figura 22 y Figura 23, el incremento en P^B_S es igualmente importante a todas horas del día. Aumentos en el valor del parámetro resultaron en incrementos progresivos que no parecen estar acotados.

Partiendo desde otra perspectiva más matemática, que nos ayuda a entender la sensitividad del modelo (ecuación 9) a cambios en los parámetros fotosintéticos completamos el siguiente ejercicio. Éste consiste en incrementar en la misma medida uno de los parámetros mientras los otros dos permanecen constantes. En los casos que describimos anteriormente los incrementos de cada parámetro fueron seleccionados para cubrir todo el rango de valores observados en la naturaleza. Para desalojar cualquier duda que pueda estar asociado a la desigualdad en incrementos, decidimos en esta ocasión limitarnos a un incremento de 0.001 unidades para todos los parámetros. En la Figura 17, se mostraron los cambios en la forma de la curva P-E debido a esos incrementos. Luego, integramos el área bajo cada una de las curvas P-E y graficamos el valor del parámetro incrementado contra el valor del integral. Estas gráficas se muestran en la Figura 25. Al aumentar alfa, el valor del integral aumenta rápidamente y comienza a estabilizarse, aproximándose a la asíntota localizada cerca de los 2000 ([mg C mg chl-a^{-1} m^{-3} h^{-1}] [μEinstein m^{-2} s^{-1}]) (Figura 25, superior). Lo contrario ocurre con beta, desciende rápidamente hasta acercarse a 0 (Figura 25, centro). Cuando aumentamos el valor de P^B_S, el valor del integral de la curva P-E aumenta de forma monotónica (Figura 25, inferior). Para comparar directamente cada una de las curvas en la Figura 25, las normalizamos relativo a su valor máximo y calculamos la derivada de cada curva normalizada. Luego normalizamos las derivadas y las graficamos juntas (Figura 26). Esta figura muestra que cambios considerables en el integral de la curva P-E se obtienen con pequeños cambios en el parámetro alfa y beta, cuando estos son pequeños, pero aumentos subsiguientes contribuyen cada vez menos en aumentar su valor. Es muy diferente la situación en el caso de aumentos en P^B_S, que mantienen una influencia uniforme en el valor del integral de la curva P-E. Desde esta nueva perspectiva volvemos a ver que el parámetro P^B_S es el que debe ser conocido con la mayor exactitud posible.

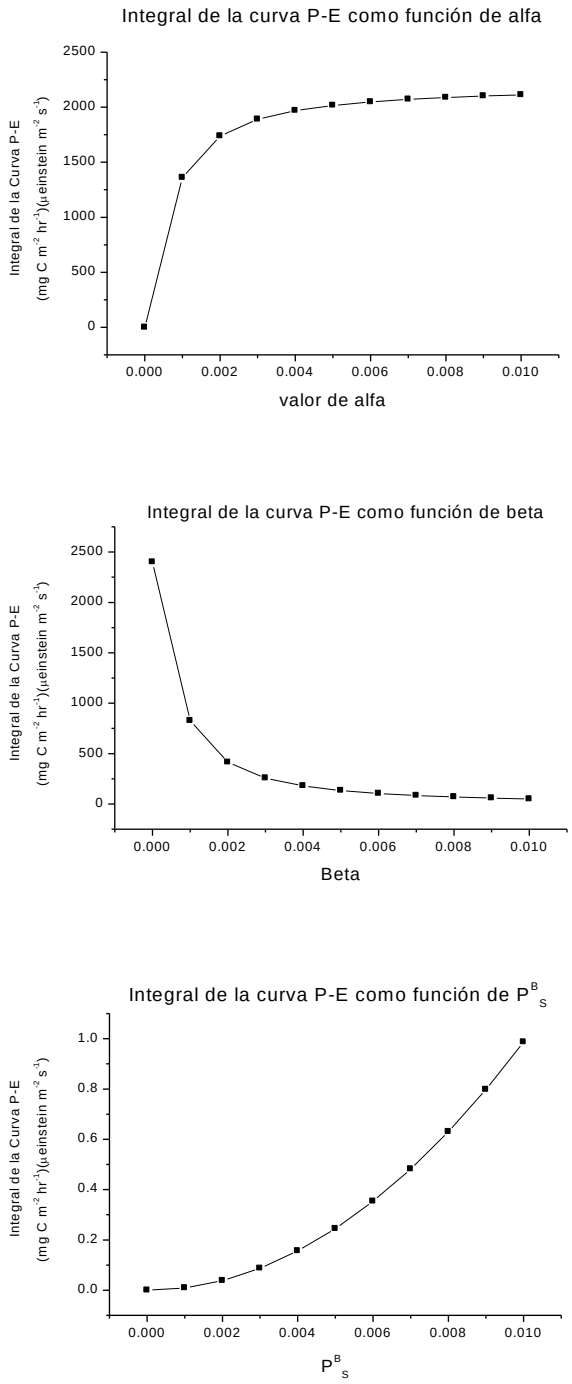


Figura 25 Integral de la curva P-E (ecuación 9) cuando aumentamos el valor de alfa (superior), de beta (centro) y del parámetro P^B_S (inferior) por 0.001 unidades. Aumentos en el parámetro alfa y beta provocan un máximo y mínimo asintótico, respectivamente. El último integral crece de forma monotónica.

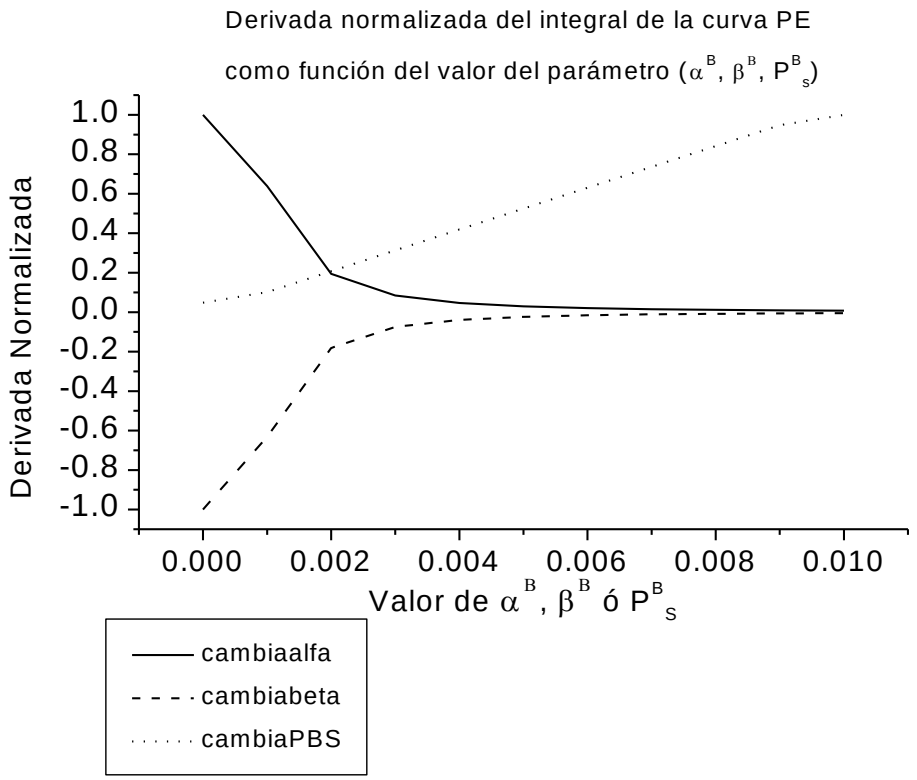


Figura 26 Derivadas normalizadas de las curvas que se presentaron en la figura anterior. La derivada de la curva (Figura 25, superior) cuando sólo aumenta alfa (línea continua) se acerca a cero progresivamente. La derivada de la curva (Figura 25, centro) cuando sólo aumenta beta (línea segmentada) se hace menos negativa hasta llegar a cero. En ambos casos, aumentos en alfa o beta por encima de 0.004 ([mg C mg chl^{-1} m^{-3} h^{-1}] [µEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$) no repercuten en cambios drásticos en el valor del integral. La derivada de la curva (Figura 25, inferior) cuando sólo aumenta P^B_S (línea punteada) sigue creciendo de manera uniforme. En la estación CaTS el rango del valor alfa es entre 0.0018 hasta 0.3 unidades, el valor beta puede ir desde 0 hasta 0.006 unidades. El rango de P^B_s es de 0.26 hasta 6 unidades.

5.1.2 Sensitividad a cambios en la distribución vertical de la clorofila-a

Los parámetros fotosintéticos de la curva de la luz-fotosíntesis (ecuación 9) están expresados por unidad de clorofila-a. Al normalizarlos se generaliza la ecuación, permitiéndole ser aplicada a aguas con diferentes concentraciones del pigmento. La clorofila-a sirve de indicador de la biomasa fotosintética presente en la columna de agua. Sin embargo el efecto de paquete y la variabilidad en el contenido de diversos pigmentos fotosintéticos entre los diferentes grupos de fitoplancton debilita la capacidad de la clorofila-a como indicador de biomasa. A groso modo la concentración de clorofila-a nos permite conocer la distribución vertical del fitoplancton.

La distribución vertical de la clorofila-a controla la productividad primaria de dos formas. Primero, la irradianza a la que es expuesta cada población dependerá de la profundidad a la que ésta se encuentre. Para una población con unos parámetros fotosintéticos específicos existe una profundidad en la cual la irradianza es óptima para incrementar la tasa de fijación de carbono. Segundo, la posición del máximo de clorofila controla la distribución vertical de la irradianza descendente, Ed(PAR), que recibe el fitoplancton. Por ejemplo, el fitoplancton localizado por debajo del máximo de biomasa recibe menos irradianza por efecto de sombreado. Para estudiar estos dos aspectos decidimos expresar la distribución de clorofila mediante una curva gausiana definida por Sathyendranath y Platt (1993b).

$$B(z) = B_0 + \frac{h}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left[\frac{(z - z_m)^2}{2\sigma^2}\right] \qquad (74)$$

Cambiando cada uno de los parámetros de la curva Gausiana (Zm, h, σ) fácilmente desplazamos verticalmente el fitoplancton y modificamos la amplitud y el ancho del máximo de clorofila-a. Modificamos un parámetro del perfil de clorofila-a a la vez, mientras a los otros parámetros se le asignó un valor

constante. Así pudimos discriminar cual parámetro era más importante en alterar los valores de producción primaria y la profundidad de la capa eufótica.

En nuestra simulación usamos para los parámetros fotosintéticos α^B, β^B y P^B_S valores de 0.2, 0.005 y 3, respectivamente (las constantes de la sección anterior), utilizamos una cobertura de nubes igual a 39% y un valor de clorofila-a de fondo de 0.1 mg m^{-3}, todos son valores típicos observados en CaTS durante el mes de marzo. El perfil de atenuación vertical, Kd(PAR,z), se derivó de la concentración de clorofila del perfil. Se usó un valor del coeficiente de atenuación vertical específico, k_c(PAR), igual a 0.0028 (m^2 mg chl-a^{-1}). Una vez obtuvimos el perfil de atenuación vertical, pudimos propagar la irradianza de superficie hasta 200 metros de profundidad. El perfil de irradianza simulado que obtuvimos cuando tenemos un perfil de clorofila similar al de la Figura 18 es parecido al que se presenta en la misma figura (lado derecho). O sea que la simulación puede hacer una buena reproducción del campo de luz basado en el perfil de clorofila-a. Para el análisis de sensitividad sólo se cambió un parámetro del perfil de clorofila-a a la vez. Por ejemplo, fijamos la profundidad del máximo de clorofila-a en 100 metros de profundidad durante todo el día y obtuvimos a cada hora un perfil de Ed(PAR) y PP que nos permitió calcular la producción primaria en el día. Luego repetimos la simulación para una nueva profundidad del máximo de clorofila-a y así sucesivamente.

La profundidad del máximo de clorofila-a, Zm, la incrementamos desde superficie hasta 120 metros de profundidad a intervalos de 10 metros. El ancho del máximo de clorofila, sigma, se ajusto desde 10 m hasta 100 m en incrementos de 10 metros. La amplitud del máximo de clorofila-a , A, cambió desde 0.2 hasta 2 mg m^{-3}, en incrementos de 0.2 mg m^{-3}. Aunque el rango que escogimos puede producir algunos perfiles atípicos, tiene la ventaja que nos permitió discernir con claridad el comportamiento de la PP por causa de los cambios en la distribución vertical de la clorofila-a.

En la figura 27 resumimos los resultados para la simulación donde se cambio sólo la posición del máximo de clorofila-a. El ancho (sigma), se mantuvo en 30 metros y la amplitud (A) en 0.4 mg m^{-3}. Si nos ubicamos en el

recuadro superior observamos que el máximo de clorofila se encuentra en la superficie. Los perfiles de irradianza corresponden a las primeras 6 horas de luz. La profundidad de la capa eufótica se localiza en los 198 m . Los perfiles de productividad primaria muestran que a las 0700 horas es cuando tuvimos una mayor tasa de fijación de carbono en los primeros 60 m. A medida que transcurre el día, los valores se reducen debido a la foto-inhibición, siendo al mediodía local cuando la tasa es menor. La producción primaria es de 443 mg C m^{-2} d^{-1}. En la Figura 27 (centro) el máximo de clorofila-a se localiza en 40 metros de profundidad. Esto redujo el espesor de la capa eufótica por 43 metros, o sea que el fondo se encontraba a 155 metros. Los perfiles de productividad muestran un máximo entre los 50 y 60 metros de profundidad. O sea entre 10 a 20 metros por debajo del máximo de clorofila-a. La producción de ese día fue 609 mg C m^{-2} d^{-1}, reflejó un aumento de 166 mg C m^{-2} d^{-1} relativo al caso anterior. El ultimo recuadro (Figura 27, inferior) coloca el máximo de clorofila-a en 110 m de profundidad. Esta es la profundidad típica de marzo. La capa eufótica se reduce a 122 metros, una diferencia de 76 metros si la comparamos cuando el máximo se localiza en la superficie. El máximo de PP esta localizado entre los 90 y 100 m de profundidad. La producción del día se redujo a 451 mg C m^{-2} d^{-1}, o sea 158 mg C m^{-2} d^{-1} menos relativo al valor esperado cuando el máximo se localiza en 40 m. Es interesante que el máximo de PP se localice entre 10 a 20 metros por encima del máximo de clorofila-a. Cuando el máximo de clorofila se localizaba en 40 metros, el máximo de clorofila estaba entre 10 a 20 metros por debajo. La fotoinhibición es la responsable de ese cambio. Valores por encima del máximo de clorofila están sometidos a mayor irradianza y por lo tanto el máximo de PP se mantiene por debajo de éste. En cambio cuando el máximo esta lo suficientemente profundo, la fotoinhibición deja de ser el factor importante y la disponibilidad de luz es más apremiante para el fitoplancton. Esto se traduce en que el máximo de PP se encuentre por encima del de clorofila-a, región en donde hay una mayor disponibilidad de luz. Otra manera de distinguir el efecto de la fotoinhibición sobre los perfiles de PP, es identificando la profundidad donde los perfiles se intersecan.

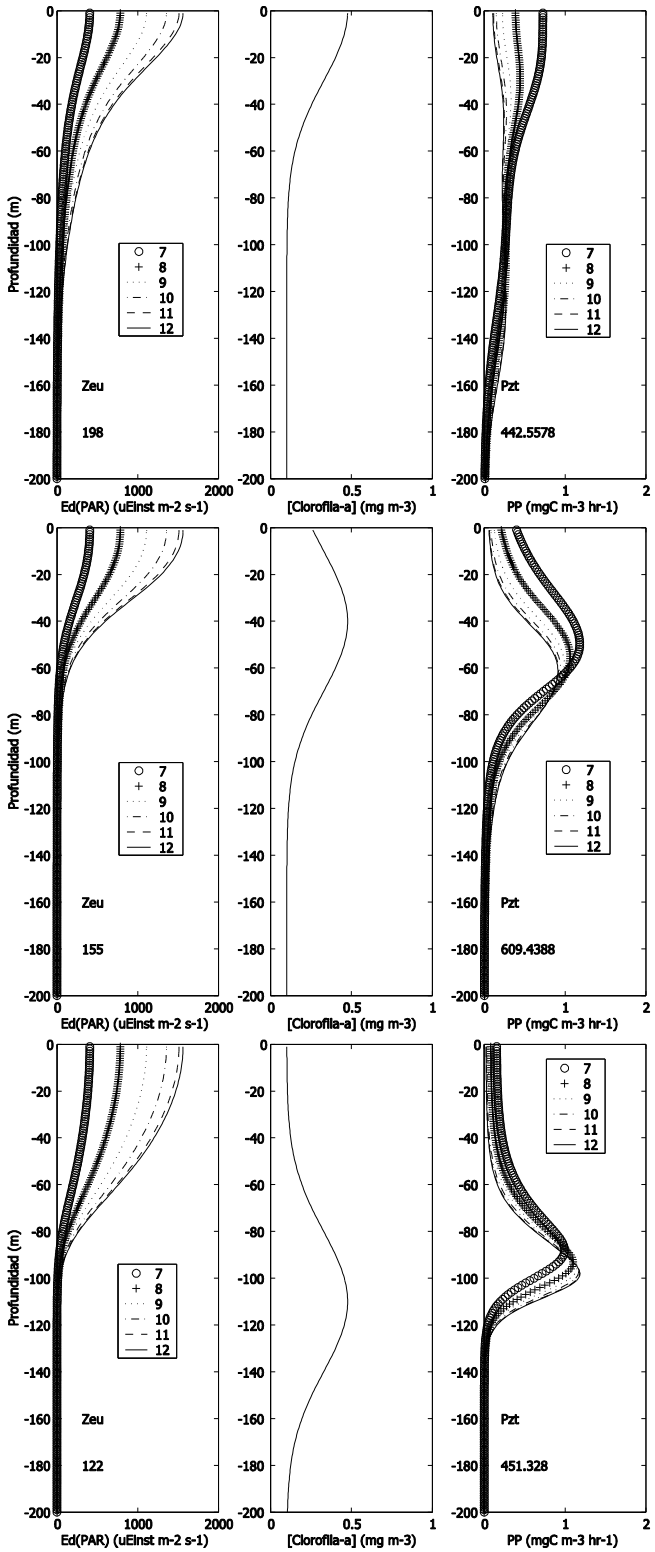
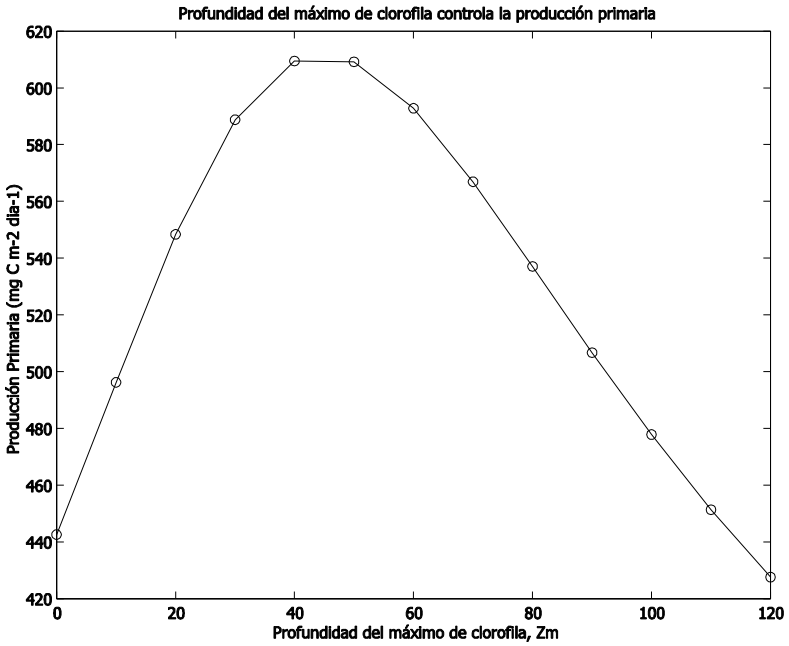


Figura 27 E_d(PAR) y PP para varias posiciones del máximo de clorofila-a: 0, 40 y 110 metros.

Más allá de esa profundidad, una mayor irradianza resulta en mayor productividad primaria. En el primer recuadro ese punto ocurre cerca de los 90 metros de profundidad. En el segundo, cerca de los 70 metros, 30 metros por debajo del máximo de clorofila-a. En el tercero, se localiza en 90 metros, 20 metros por encima del máximo de clorofila-a.

La Figura 28 (superior) muestra que cuando el máximo de clorofila-a se encuentra entre 40 y 50 metros de profundidad , la producción primaria es óptima. A profundidades mayores de 50 metros o menores de 40 metros la producción primaria se reduce rápidamente. A primera vista este resultado parece contradictorio, pero tenemos que tener en cuenta que el fitoplancton más cerca de la superficie se fotoinhibe en mayor grado. Otro aspecto importante es que la profundidad del máximo de clorofila-a controla el espesor de la capa eufótica. Nosotros la definimos hasta la profundidad donde llega el 0.1% de la luz en sub-superficie, *Zeu*. La Figura 28 muestra que a medida que el máximo de biomasa desciende la profundidad de la capa eufótica se reduce. Cuando el máximo de clorofila-a se encuentra en 80 metros de profundidad la capa eufótica se reduce a 115 metros de profundidad. Para luego aumentar su espesor a medida que el máximo pasa los 90 metros de profundidad. Parece muy interesante que exista un valor de Zm óptimo que reduzca el valor de Zeu a un mínimo.

La Figura 29 muestra los resultados de la simulación cuando sólo cambiamos el ancho del máximo de clorofila-a, sigma, a 10, 40 y 100 metros. El máximo se mantiene centrado en 100 m de profundidad. Cuando hacemos más ancho el máximo resulta en una reducción de la amplitud pero el integral del perfil permanece invariable. El primer recuadro muestra un máximo con un ancho de 10 m. La capa eufótica tiene una profundidad de 106 metros. El máximo de PP es agudo con un valor máximo de 3 mg C m^{-3} hr^{-1} y aparece cerca de los 98 metros. La producción primaria es de 455 mg C m^{-2} d^{-1}. En el segundo recuadro el máximo de clorofila-a tiene 40 metros y la profundidad de la capa eufótica aumenta hasta 124 metros. El máximo de los perfiles de PP de las 0700 y 0800 horas comienzan a migrar hacia los 80 metros. La productividad primaria



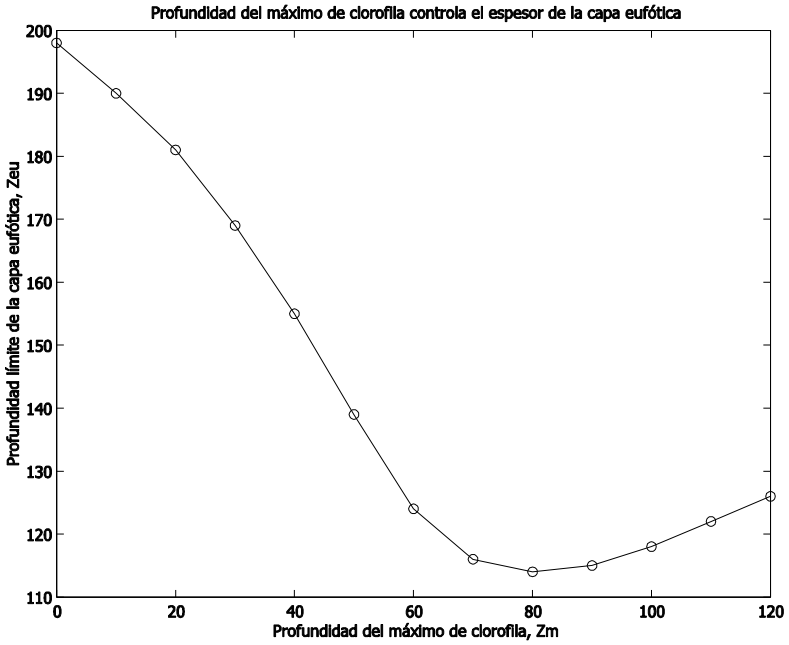


Figura 28 (Superior) La producción primaria (mg C m^{-2} d^{-1}) en los primeros 200 m, es modulada por la profundidad del máximo de clorofila (Zm). Cuando el máximo de clorofila-a se situó entre 40 y 50 m de profundidad obtuvimos los valores máximos de producción primaria. (Inferior) La profundidad del máximo también controla la profundidad de la capa eufótica. Cuando el máximo se localiza en superficie y a 80 metros, la capa eufótica tiene mayor y menor espesor, respectivamente. Si el máximo se localiza a profundidades mayores de 80 metros, aumenta el espesor.

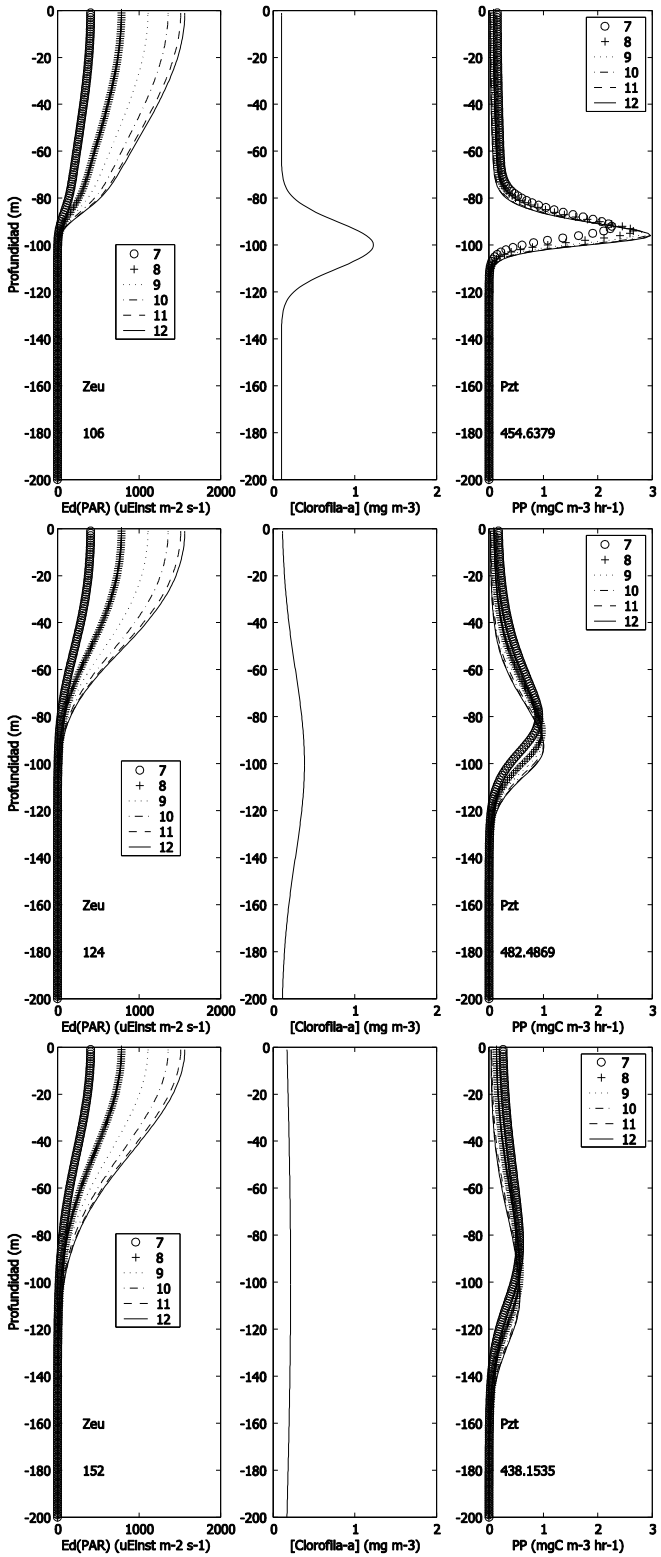


Figura 29 E_d(PAR) y PP para anchos variados del máximo de clorofila-a: 10, 40 y 100 metros.

aumenta a 482 mg C m^{-2} d^{-1}. En el tercer recuadro el máximo tiene un ancho de 100 metros y los picos de producción primaria cerca del mediodía se encuentran 10 metros por debajo del máximo de clorofila-a. La profundidad de la capa eufótica alcanza los 152 metros de profundidad. En la Figura 30 se resume el resultado de la simulación. Observamos que cuando aumenta el ancho del máximo de clorofila-a, sigma, la producción primaria aumenta. Este patrón se mantiene hasta alcanzar un valor de 482 mg C m^{-2} d^{-1}, cuando sigma tiene un valor de 40 metros. Luego se va reduciendo paulatinamente. El espesor de la capa eufótica, Zeu, aumentó linealmente con sigma.

La Figura 31 muestra los resultados de la simulación cuando sólo cambiamos la amplitud del máximo de clorofila-a por 0.2, 1 y 2 mg m^{-3}. En el recuadro superior la zona eufótica tiene una profundidad de 148 metros y los picos de PP se encuentran 10 metros por encima y por debajo de la profundidad del máximo de clorofila-a. En el segundo recuadro la amplitud del máximo de clorofila aumento a 1 mg m^{-3}. La capa eufótica se redujo hasta 93 metros de profundidad. Los picos de producción ascienden entre 20 y 30 metros de profundidad por encima del máximo de clorofila-a. La producción primaria aumento por 152 mg C m^{-2} d^{-1} relativo al valor anterior. En el tercer recuadro se muestra un aumento de 2 mg m^{-3} en la amplitud del máximo. Este aumento reduce aun más la profundidad de la capa eufótica hasta unos 80 metros de profundidad. También la producción primaria alcanzó los 653 mg C m^{-2} d^{-1}, un aumento considerable relativo al valor inicial de 417 mg C m^{-2} d^{-1}. Los perfiles de productividad primaria alcanzan su valor máximo entre los 60 a 70 metros de profundidad. Están localizados unos 30 a 40 metros por encima del máximo de clorofila-a. La figura 32 (superior) muestra un aumento súbito en la producción primaria y una reducción en la profundidad de la capa eufótica cuando aumenta la amplitud del máximo de clorofila-a.

Si comparamos las Figuras 28, 30 y 32 nos damos cuenta que la producción primaria es más sensitiva a cambios en la amplitud del máximo de clorofila. Le sigue en importancia la profundidad y por último el ancho del

máximo. En cambio la profundidad del máximo de clorofila es más importante en controlar la profundidad de la capa eufótica.

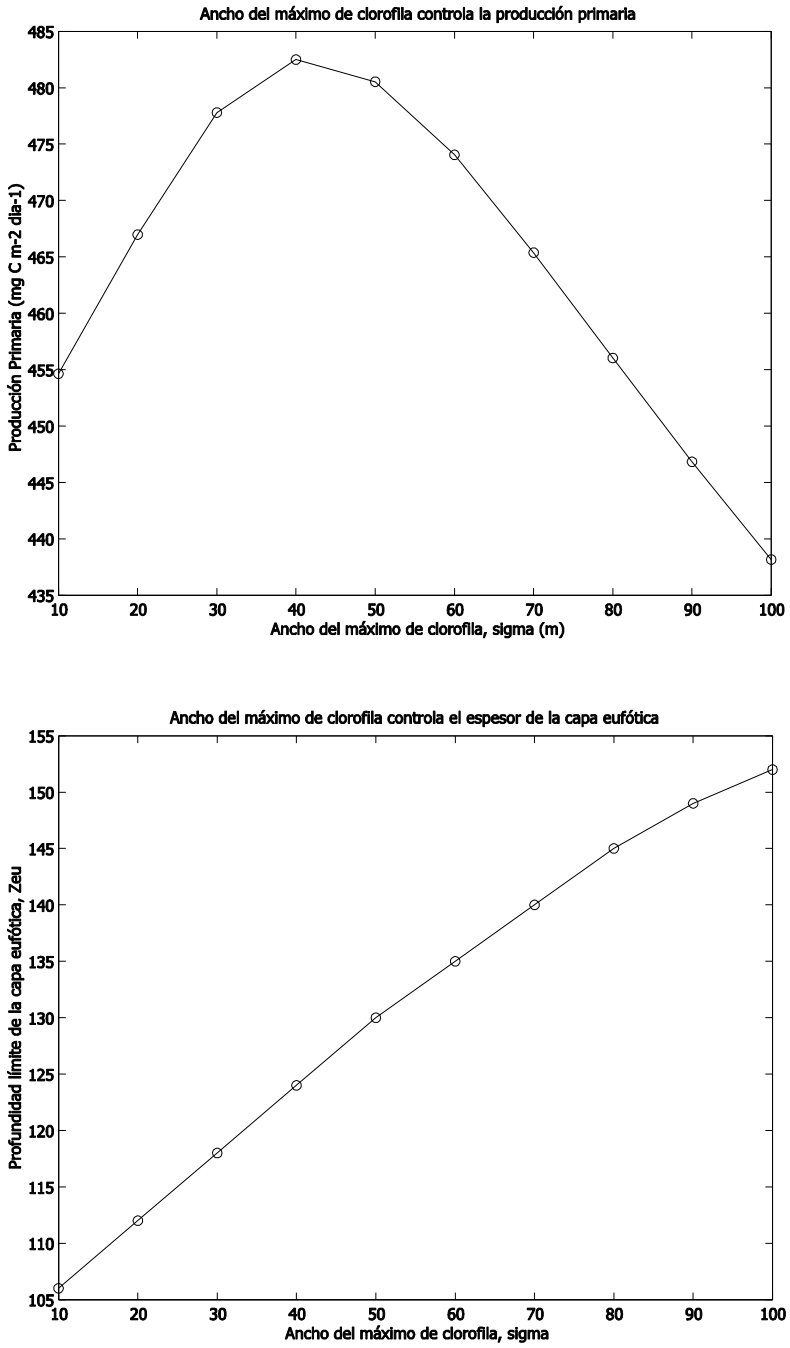


Figura 30 (Superior) La producción primaria (mg C m^{-2} d^{-1}) en los primeros 200 m, es modulada por el ancho del máximo de clorofila (sigma). Cuando el máximo de clorofila-a alcanzó una anchura de 40 m obtuvimos los valores máximos de producción primaria. Valores superiores de 40 m reducen el valor de la producción primaria. (Inferior) Aumentos en anchura trajeron como resultado un aumento progresivo en la profundidad de la capa eufótica, Zeu.

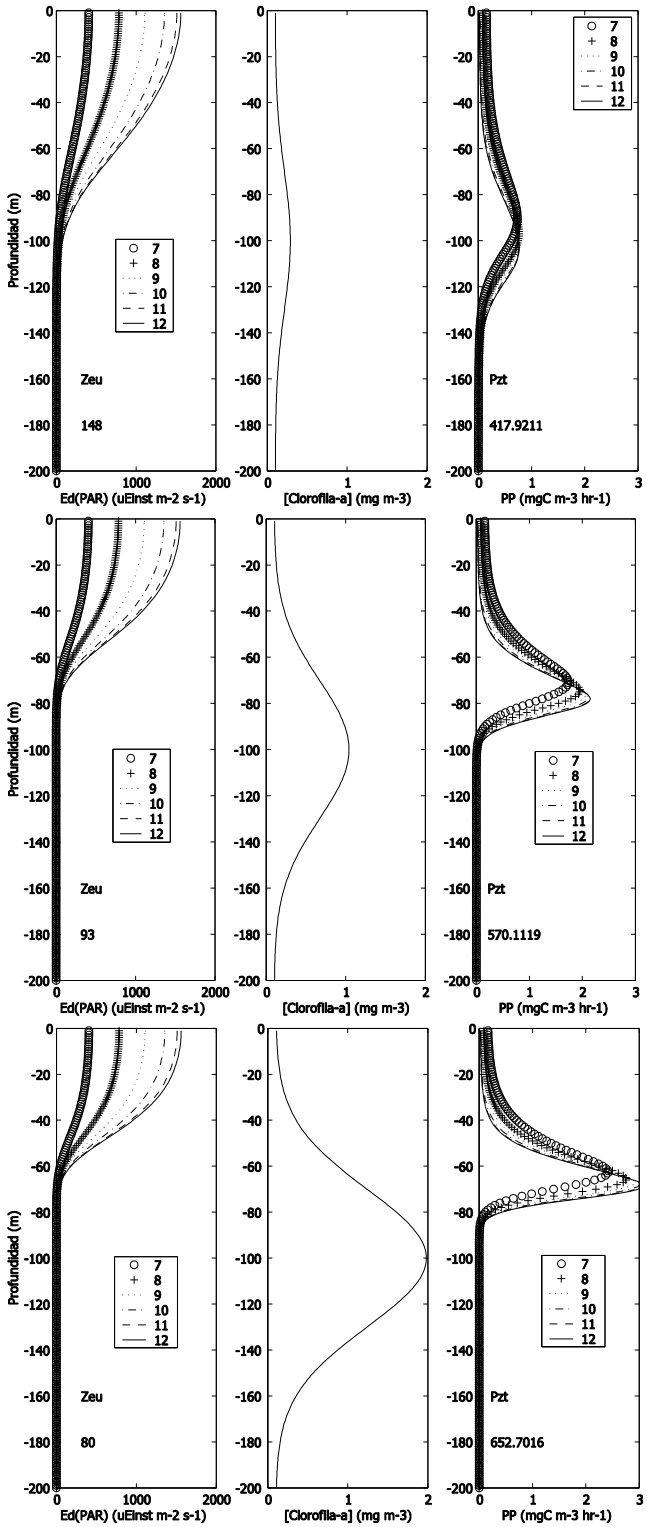


Figura 31 Ed(PAR) y PP para varias amplitudes del máximo de clorofila-a: 0.2, 1 y 2 mg m^{-3}.

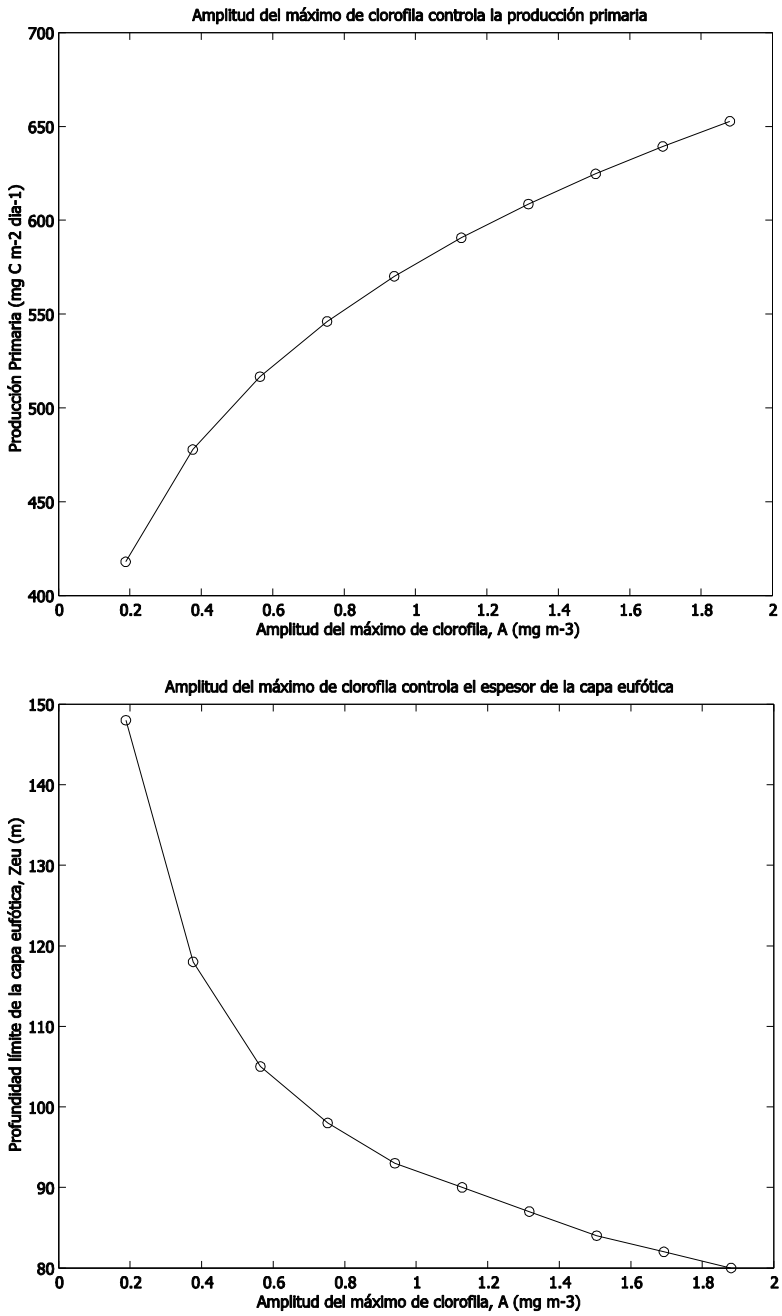


Figura 32 (Superior) La producción primaria (mg C m^{-2} d^{-1}) en los primeros 200 m, es modulada por la amplitud del máximo de clorofila (A). Se observó un aumento progresivo de la producción primaria con el aumento de amplitud. (Inferior) Aumentos en la amplitud del máximo de clorofila-a redujeron progresivamente la profundidad de la capa eufótica, Zeu.

Le sigue en importancia la amplitud y por ultimo el ancho del máximo. Conociendo esto podemos decir que un máximo de clorofila en 80 metros con una amplitud de 2 mg m^{-3} y con un ancho de 40 metros puede reducir drásticamente la profundidad de la capa eufótica. En cambio un máximo en 20 metros de profundidad con una amplitud de 0.5 mg m^{-3} y ancho de 10 metros permitiría una capa eufótica profunda. Estos dos casos extremos se presentan en la Figura 33. En el primer recuadro la profundidad de la capa eufótica es de 200 m y en el segundo recuadro se reduce hasta 80 m. En cambio la producción primaria aumentó de 445 hasta 865 mg C m^{-2} d^{-1}. Esta figura demuestra claramente que aunque tengamos una capa eufótica menos profunda la productividad primaria puede presentar valores elevados.

Los resultados que presentamos anteriormente están basados en fitoplancton que se foto-inhibe. Veamos que sucede cuando beta es igual a cero. La Figura 34 muestra los resultados de la simulación cuando no hay foto-inhibición. El perfil de clorofila-a es igual al de la figura 27 (centro), pero el fitoplancton no se foto-inhibe. La profundidad de la capa eufótica permanece en 155 m. En este caso los perfiles de PP son similares y sólo difieren más allá del máximo de clorofila-a. El máximo de producción primaria se obtiene cuando el máximo de clorofila-a se localiza a una profundidad de 30 m, o sea que ascendió 10 metros. La producción primaria es 1051 mg C m^{-2} d^{-1}, esto representa un aumento de 442 mg C m^{-2} d^{-1} por encima del caso con foto-inhibición. Este caso revela que no ocurre un máximo en PP en la superficie ya que cuando colocamos el máximo de clorofila-a en superficie estamos dejando fuera todo el hemisferio superior de la gausiana. Pero el ascenso del máximo de PP por 10 metros, si está asociado a cambios en foto-inhibición ya que los restantes parámetros son idénticos.

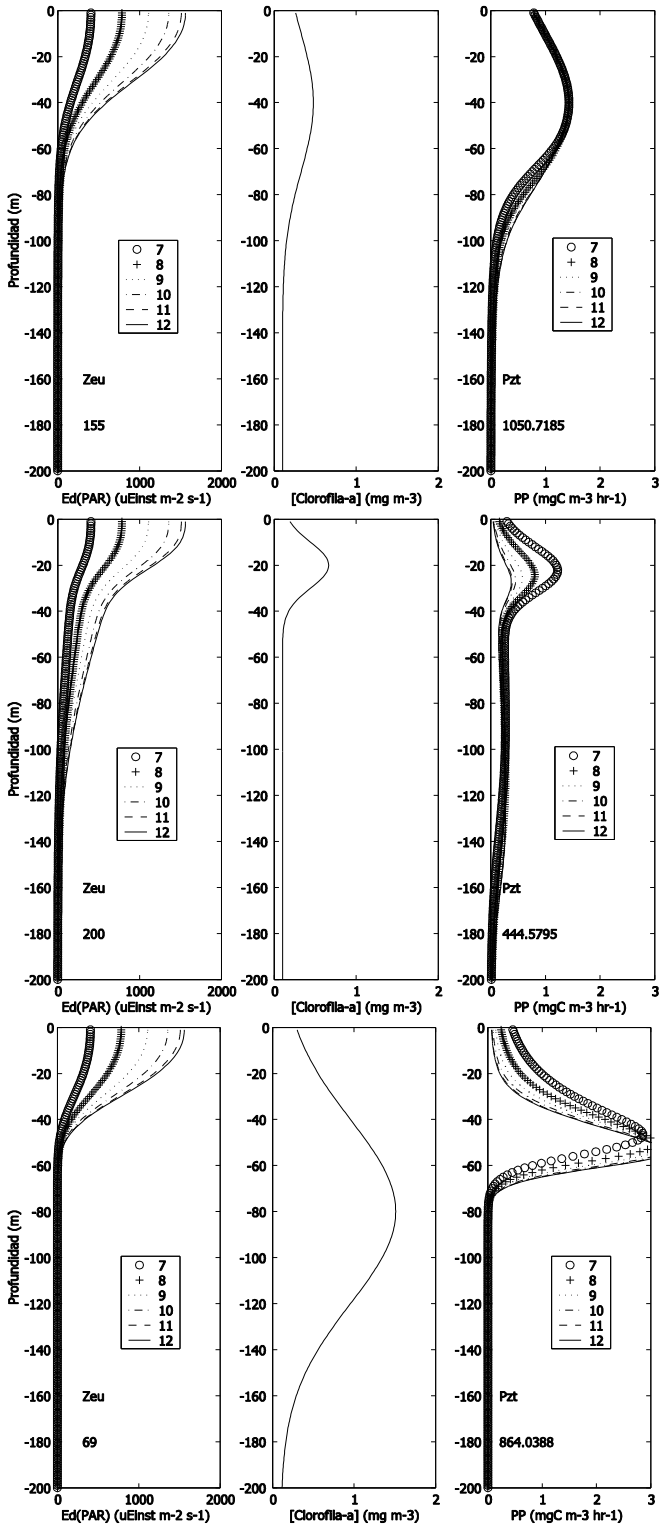


Figura 33 (Superior) Un perfil de clorofila-a a una profundidad de 20 metros, con una anchura de 10 metros y con una amplitud de 0.5 mg m^{-3}, posee las propiedades idóneas para que se forme una capa eufótica profunda. (Inferior) En cambio un perfil localizado a una profundidad de 80 m, con anchura de 40 metros y una amplitud de 2 mg m^{-3} reduce la

capa eufótica hasta 80 metros de profundidad, pero la productividad aumentó por 420 mg C m^{-2} d^{-1}. Pico de clorofila-a a 40 m de profundidad, con un ancho de 30 m y una amplitud de 0.4 mg m^{-3}. El perfil de clorofila-a es igual al de la figura 27 (centro), pero el fitoplancton esta vez no se foto-inhibe. En este caso los perfiles de PP son similares entre sí y sólo difieren más allá del máximo de clorofila-a.

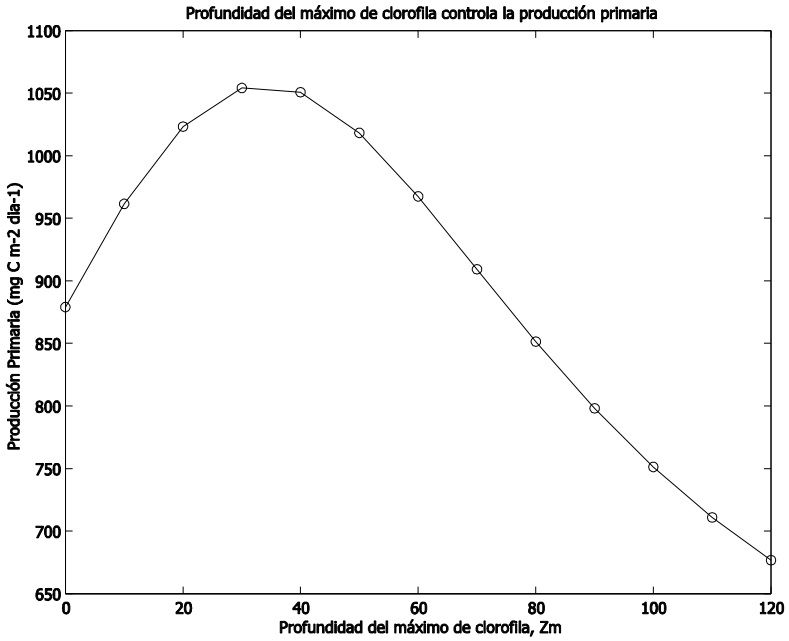


Figura 34. Esta vez el máximo de producción primaria se obtuvo cuando el máximo de clorofila-a se encontraba a una profundidad de 30 m. La producción primaria aumentó hasta 1051 mg C m^{-2} d^{-1}.

5.2 Patrón anual de la producción primaria en CaTS y de la concentración de clorofila-a en el Mar Caribe Nororiental

En las secciones 5.1.1 y 5.1.2 se estableció la importancia que tienen la concentración de clorofila-a y los parámetros fotosintéticos en el valor final de la producción primaria, también demostramos que la concentración en el máximo de clorofila-a, su profundidad y su ancho controlan el valor final de la productividad primaria integrada. A la luz de esos hallazgos podemos comprender mejor la relación entre los cambios temporales en la concentración de clorofila-a en el Caribe Nororiental y la producción primaria en la estación CaTS. Toda la sección 5.2 está dedicada a describir el patrón estacional de la productividad primaria y de los factores físicos y biológicos que la controlan durante todo el año. En la sección 5.2.1 se presentan los estimados de producción primaria recopilados entre 1995 y 2000 en la estación CaTS, con el fin de determinar el patrón de variabilidad anual de la producción primaria, además presentamos el mejor estimado de productividad primaria anual. En la sección 5.2.2 describimos el patrón anual de la clorofila-a en CaTS. También mostramos la serie de tiempo de clorofila-a teledetectada por SeaWiFS en el Noreste del Mar Caribe. La sección 5.2.3 revela la variabilidad existente en los parámetros fotosintéticos de las poblaciones de fitoplancton durante el transcurso del año. Los cambios en las propiedades ópticas aparentes se describen en la sección 5.2.4. Luego examinaremos los cambios a través del año en irradianza descendente PAR sobre la superficie del mar y en la sección 5.2.4 se describen los cambios en propiedades ópticas aparentes que controlan el campo de luz que incide sobre el fitoplancton. En la sección 5.2.5 comparamos la serie de tiempo de productividad primaria con otras realizadas en el pasado en el Mar Caribe y con las dos más extensas y reconocidas: BaTS y HOT. En la sección 5.2.6 simulamos la producción primaria utilizando un perfil de clorofila-a definido por una función Gausiana. Por último, en la sección 5.2.7 discutimos los resultados presentados en la sección 5.2 y damos algunas posibles explicaciones a los cambios en producción primaria observados en CaTS.

5.2.1 Patrón anual de la producción primaria en CaTS

La Figura 35 muestra un total de 45 estimados de la producción primaria en CaTS entre el año 1995 y el 2000. Representan una selección de las medidas más confiables de un total aproximado de 120 incubaciones. Aquellas medidas que cumplieron con un estricto criterio matemático fueron aceptadas. El criterio matemático fue definido por la razón entre el parámetro alfa y su error estándar (ES), parámetros que se determinaron durante el ajuste del modelo a los valores de la curva P-E. La razón tenía que ser menor o igual a 36 para que el valor de producción primaria pudiera ser aceptado. Estos valores oscilan entre 62 y 1936 mg C m^{-2} d^{-1} (Apéndice A). Hay un máximo de 4 valores de producción primaria por mes. Cada valor representa la producción primaria (integrada) estimada con un conjunto de parámetros fotosintéticos que se obtuvieron de la incubación de una muestra de fitoplancton colectada a una profundidad nominal. Este proceso se repitió con las restantes tres profundidades, y así logramos obtener cuatro estimados de producción primaria integrada independientes entre sí. Los estimados se aglutinan en algunos meses y en otros están más dispersos. Los estimados estarán más dispersos cuando difieran entre sí los parámetros fotosintéticos de la comunidad de fitoplancton de una profundidad respecto a los de otra profundidad. Si los estimados se aglutinan significa que los parámetros fotosintéticos son similares en toda la columna de agua muestreada.

La Tabla 9 desglosa la climatología mensual de los estimados presentados en la Figura 35. El valor máximo de producción primaria corresponde al mes de abril con 750 mg C m^{-2} d^{-1}, seguido por julio con 698 mg C m^{-2} d^{-1}. El valor mínimo corresponde a agosto con 132 mg C m^{-2} d^{-1}. En la Figura 36 destacan los tres meses de mayor producción primaria: abril, julio y noviembre, aunque entre octubre y noviembre tan sólo hay una diferencia de 35 mg C m^{-2} $día^{-1}$. Menor producción primaria ocurrió en enero y agosto. Cuando integramos los valores de la Figura 36 obtuvimos una producción anual de unos 149 g C m^{-2} $año^{-1}$. Octubre es el mes donde la desviación estándar (DE) de la productividad es mayor, con un valor de 703 mg C m^{-2} d^{-1}.

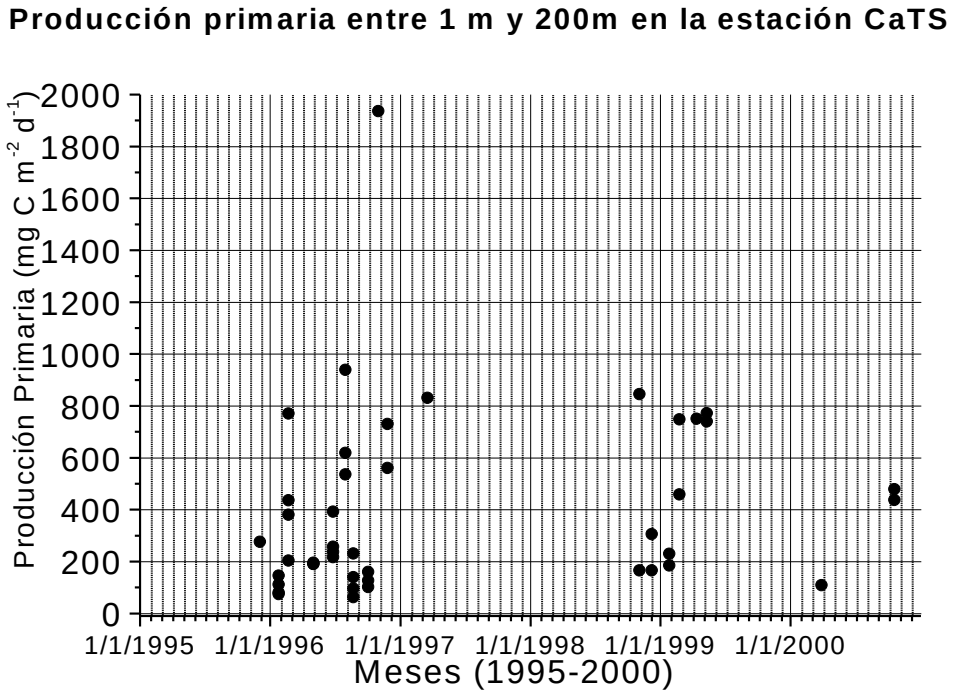


Figura 35. Valores de producción primaria en la estación CaTS registrados entre los años 1995 hasta el 2000. Los incubaciones fueron realizadas en el laboratorio del R/V Magueyes (posteriormente R/V Chapman) usando el fotosintetrón. Hay un máximo de 4 valores de producción primaria por cada mes. Cada valor representa la producción primaria estimada con los parámetros fotosintéticos que se obtuvieron de la incubación de muestras de fitoplancton de una profundidad nominal. Así logramos obtener cuatro estimados de producción primaria integrada independientes entre sí. Las 4 muestras se recolectaron e incubaron el mismo día.

Tabla 9. Producción primaria promedio con su desviación estándar (DE) para cada mes del año en la estación CaTS. Se indica el número estimados con los que se calculó el promedio. Valor máximo y mínimo del año se indican en las dos últimas líneas de la Tabla.

MES	Producción primaria promedio (mg C m^{-2} d^{-1})	Desviación estándar DE (mg C m^{-2} d^{-1})	N
ENE	137	61	6
FEB	499	220	6
MAR	469	511	3
ABR	750	-	1
MAY	417	309	5
JUN	275	80	4
JUL	698	213	3
AGO	132	73	4
SEP	-	-	-
OCT	540	703	6
NOV	575	297	4
DIC	250	74	3
-	-	-	-
MIN	132	61	1
MAX	750	703	6

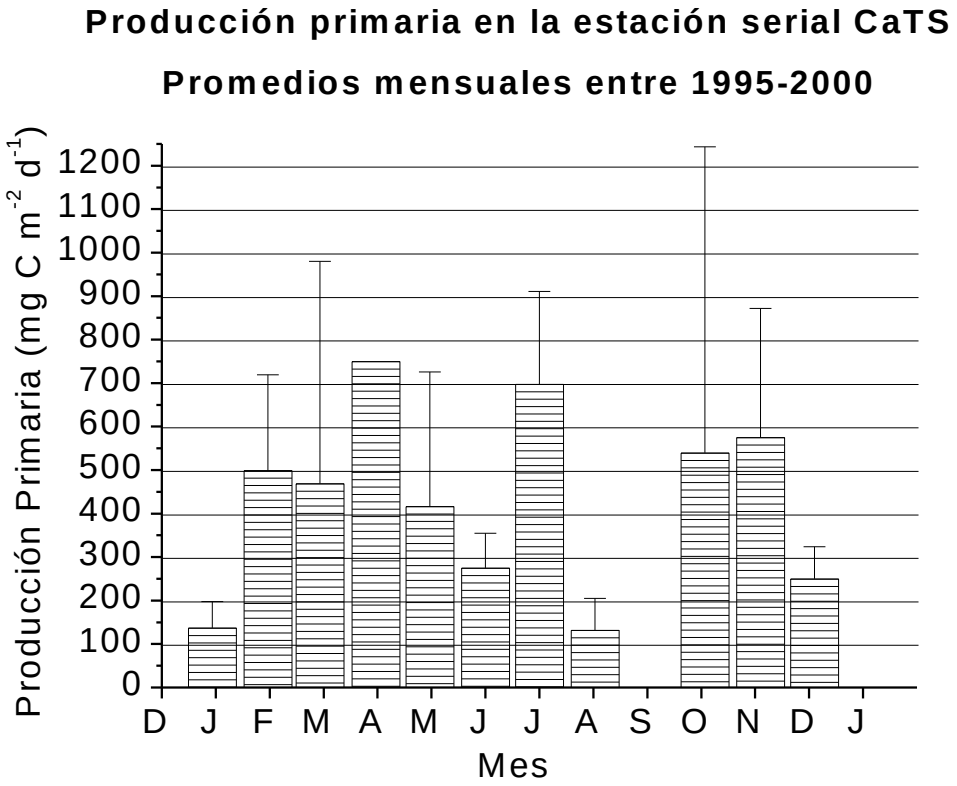


Figura 36. Climatología anual de la productividad primaria en la estación serial del programa CaTS. Cada valor mensual representa el promedio de los valores de la figura 1. Se observan valores mayores en abril, julio y en octubre-noviembre, menores en enero y agosto. No tenemos medidas durante el mes de septiembre. En abril tenemos una sola medida. Octubre es el mes de mayor variabilidad interanual.

En octubre de 1996 tuvimos la oportunidad de visitar la estación CaTS en dos ocasiones, el día 3 y el día 31. En un periodo de 28 días la productividad aumentó de 126 hasta 1936 mg C m^{-2} d^{-1}. Este último valor es el más alto registrado en todas nuestras visitas (Apéndice A). La rápida transición apunta a eventos que son capaces de aumentar o disminuir dramáticamente el valor de los parámetros fotosintéticos. En la Figura 37 se muestra la curva P-E correspondiente al 31 de octubre de 1996. La muestra de agua se recolectó en 25 m de profundidad. La curva P-E muestra una pendiente empinada (α^B=0.23 [mg C mg chl^{-1} m^{-3} h^{-1}] [µEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$) e irradianzas menores de 300 µEinstein m^{-2} s^{-1} fueron suficientes para alcanzar la saturación del fitoplancton. En la curva P-E de abril (Figura 38) se observó la misma inmediata saturación, pero el valor de la pendiente es menor (α^B=0.19 [mg C mg chl^{-1} m^{-3} h^{-1}] [µEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$). Estos valores son altos pero están por debajo del límite teórico del valor alfa. El valor teórico de alfa puede ser estimado mediante el producto de la absorción especifica del fitoplancton promediada espectralmente, $\bar{a}_{ph}^*$(400-700), contra el rendimiento cuántico máximo de la fotosíntesis, φ_m. En CaTS para abril el valor de $\bar{a}_{ph}^*$ es 0.07 m^2 mg Chl-a^{-1} (Figura 57A). El valor máximo que φ_m puede alcanzar es 0.1 mol C mol $fotones^{-1}$ según Bannister y Weidemann (1984). Según esto el límite teórico de alfa es 0.30 [mg C mg chl^{-1} m^{-3} h^{-1}] [µEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$. Si usamos un valor más conservador como 0.08 mol C mol $fotones^{-1}$ entonces el producto resulta en un valor alfa igual a 5.6 x 10^{-3} mol C m^2 mol $fotones^{-1}$ mg Chl-a^{-1} que es igual a 0.24 [mg C mg chl^{-1} m^{-3} h^{-1}] [µEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$. Esto significa que el fitoplancton en abril y en octubre es muy eficiente en fijar carbono. Lohrenz et al. (1994) establece que el valor teórico máximo de alfa es 0.11 [mg C mg chl^{-1} m^{-3} h^{-1}] [µEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$, pero esto esta basado en un límite superior de $\bar{a}_{ph}^*$ igual a 0.025 m^2 mg Chl-a^{-1}, que nos parece un valor muy bajo ya que en la estación CaTS hemos registrados valores de hasta 0.075 m^2 mg Chl-a^{-1}. Es necesario hacer más medidas de $\bar{a}_{ph}^*$ en CaTS para asegurarnos que los valores altos no son artefactos de la metodología utilizada. En la próxima sección examinaremos si el patrón anual de la producción primaria corresponde con el patrón anual de la clorofila-a.

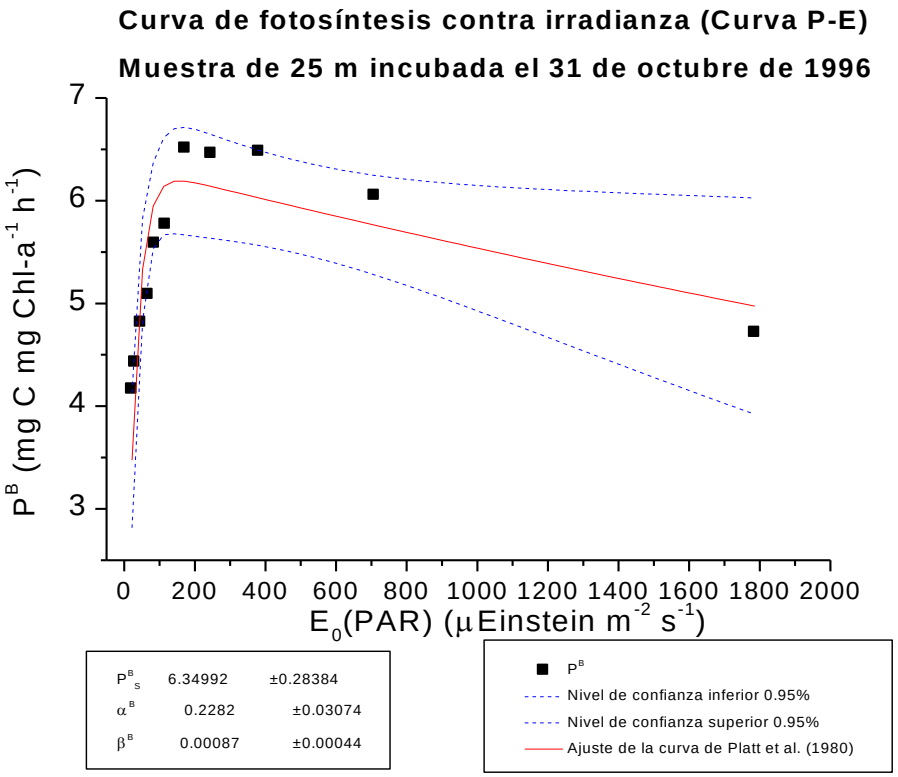


Figura 37. Curva P-E correspondiente a una muestra de 25 m incubada a finales de octubre. Los valores de los parámetros fotosintéticos de la curva P-E: alfa, beta y P^B_s se aplicaron al modelo y se obtuvo el estimado máximo de producción primaria en CaTS, 1936 mg C m^{-2} d^{-1}. Las líneas punteadas definen la frontera del nivel de confianza de 0.95%.

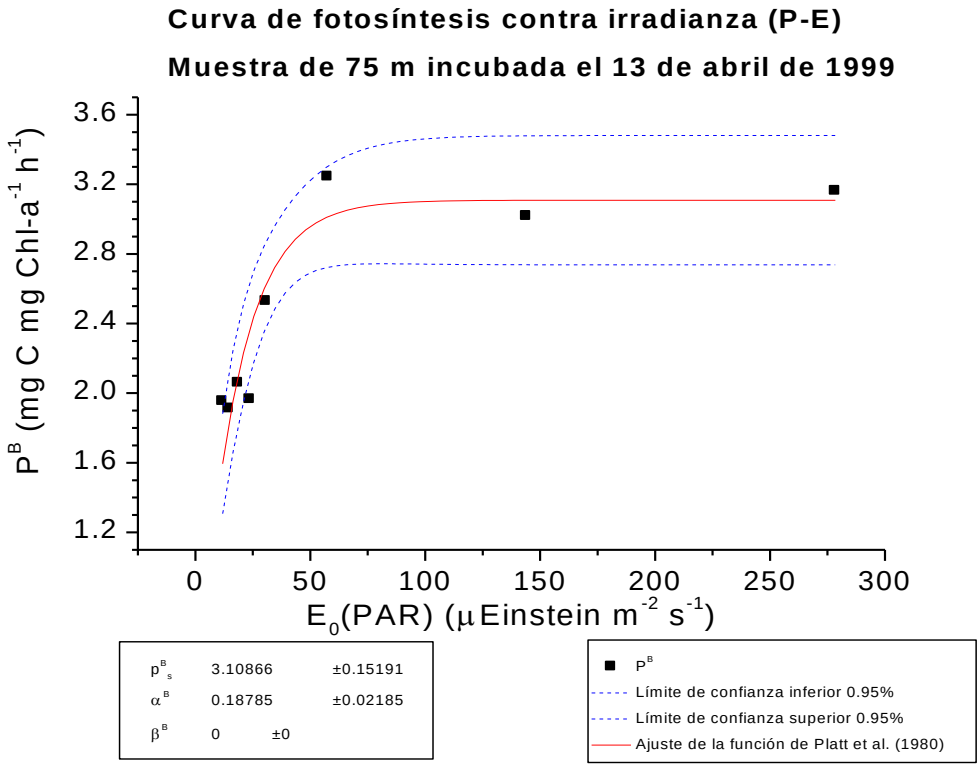


Figura 38 Curva P-E correspondiente al mes de abril. Nótese que la escala de irradianza alcanza sólo hasta 300 µEinstein m^{-2} s^{-1}. Esta baja irradianza no permitió fotoinhibir la muestra. Los valores de irradianza bajos no pueden adjudicarse a desperfectos de la lámpara. Es probable que el fitoplancton tenga una alta capacidad de absorción de luz. El valor de los parámetros fotosintéticos de la curva P-E, alfa y P^B_s son de los más altos registrados en CaTS. Las líneas punteadas definen la frontera del nivel de confianza de 0.95%.

5.2.2 Patrón anual de la clorofila-a en el Noreste del Mar Caribe

En esta sección vamos a presentar series de tiempo de clorofila-a que obtuvimos con tres métodos diferentes. Primero usando datos teledetectados por SeaWiFS (**Sea**-viewing **Wi**de **F**ield-of-view **S**ensor), segundo mediante la integración vertical de perfiles de clorofila-a derivados de la fluorescencia activa que registró el fluorómetro SeaTech y por último de muestras discretas recolectadas en superficie. Las imágenes de SeaWiFS del Mar Caribe son cortesía del Dr. Fernando Gilbes del *Space Information Laboratory (SIL)* del *Tropical Center for Earth ans Space Studies (TCESS)* del Recinto Universitario de Mayagüez. Los perfiles de clorofila-a los proveyeron el Dr. Jorge Corredor y el Profesor Julio Morell (DCM, UPRM) a base de las visitas mensuales a la estación CaTS. Los datos de clorofila-a en superficie fueron provistos por el Dr. Fernando Gilbes (SIL, UPRM) y eran concurrentes con los perfiles del fluorómetro SeaTech.

Medidas de color del océano registradas por SeaWiFS muestran como aumenta la biomasa de clorofila-a (fitoplancton) en el Caribe Oriental en respuesta a la influencia de masas de aguas provenientes de la descarga del Río Orinoco y Río Amazonas (Figuras 39-40). La Figura 40 muestra que su influencia puede alcanzar hasta las aguas oceánicas al sur de Puerto Rico. La Figura 41 muestra la concentración de clorofila-a teledetectada por SeaWiFS (1998-1999) en las inmediaciones de CaTS (16 km x 16 km). Hay un máximo en concentración durante el mes de julio, pero tenemos valores altos en septiembre, junio, octubre y abril. Sastre (2000) utilizando imágenes de SeaWiFS reporta máximos para la estación CaTS durante julio y septiembre del 1998 y en junio del 1999. En los datos de Sastre (2000) no destacan el mes de abril y octubre como meses de alta concentración de clorofila-a. Es probable que no haya podido detectar

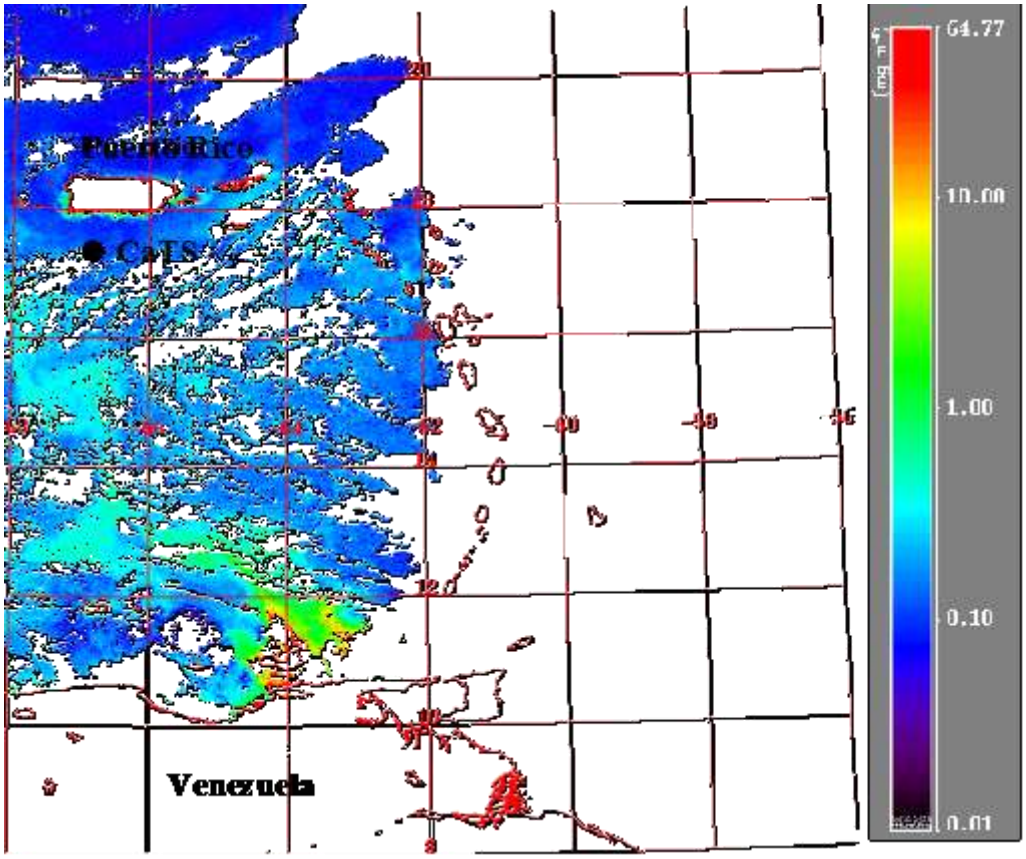


Figura 39. Mapa de clorofila-a del Mar Caribe Oriental del 13 de abril de 1999 es representativo de la época cuando la influencia del Rió Orinoco sobre el Mar Caribe es menor. La influencia de las aguas del Río Amazonas es mayor durante este mismo periodo. La escala comprende concentraciones desde 0.01 mg m^{-3} hasta 64 mg m^{-3}. Las concentraciones cerca de CaTS oscilan entre 0.1 hasta 0.3 mg m^{-3}. Imagen de SeaWiFS recibida por SIL (TCESS).

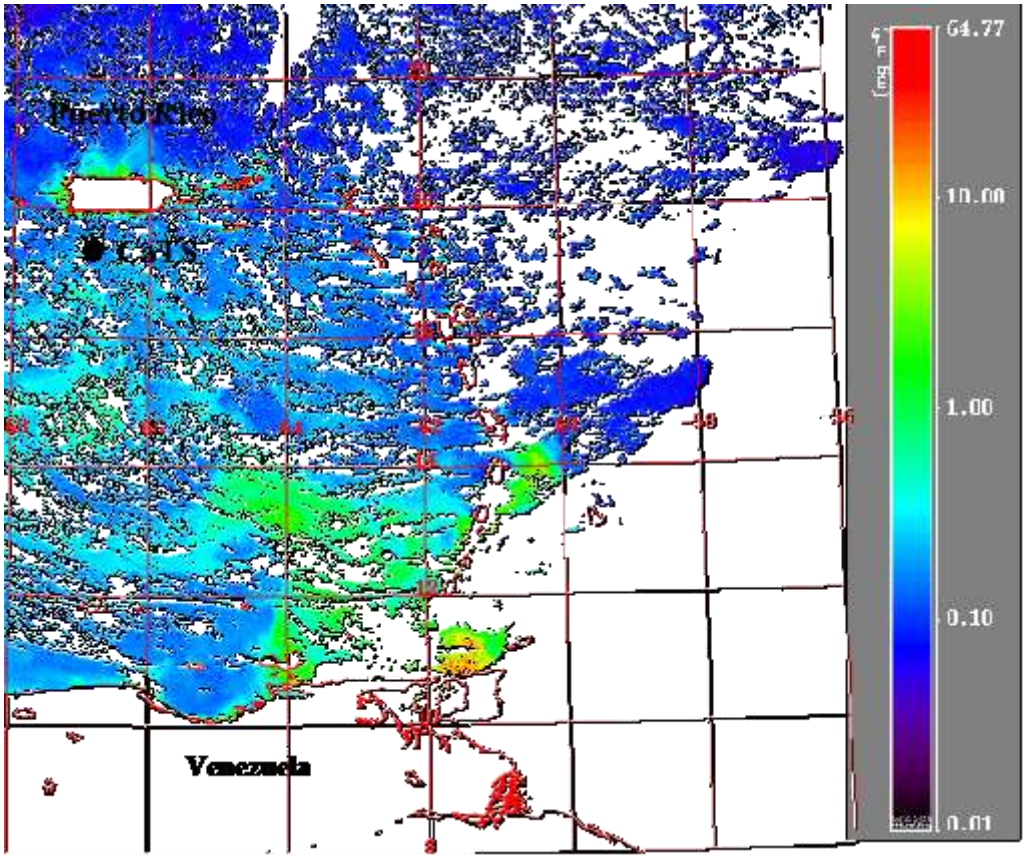


Figura 40. Mapa de clorofila-a del Mar Caribe Oriental del 31 de octubre de 1998 durante el periodo de mayor influencia del Río Orinoco sobre el Mar Caribe. La escala de colores va desde 0.01 hasta 64.77 mg m^{-3}. Imagen de SeaWiFS recibida por SIL (TCESS).

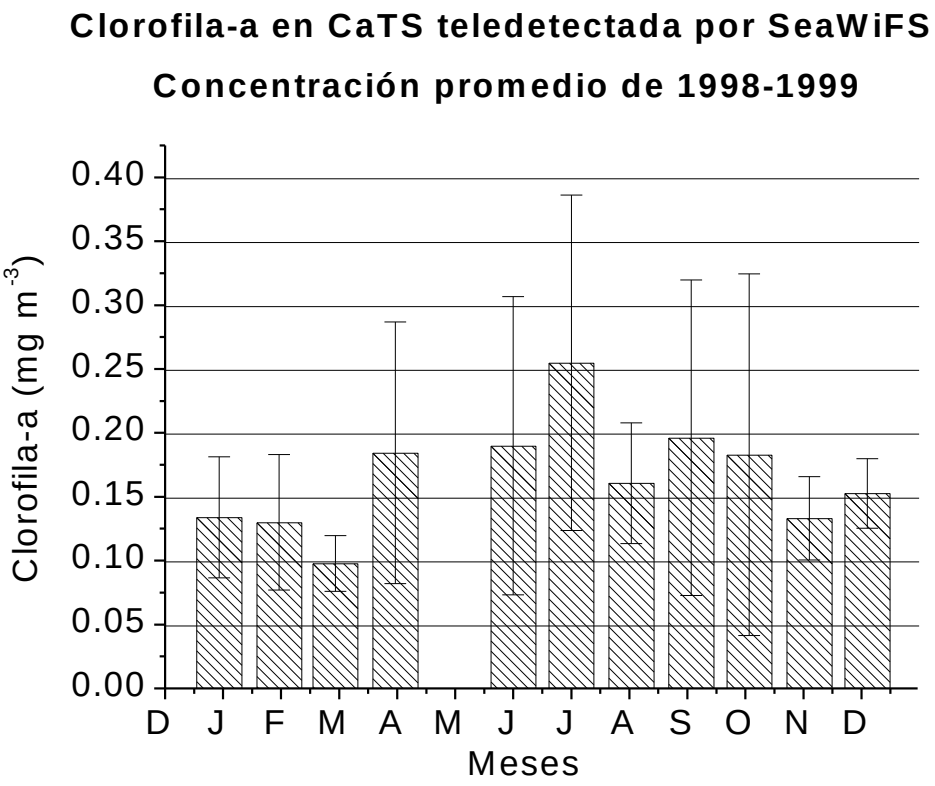


Figura 41. Concentración de clorofila-a (mg m^{-3}) alrededor de CaTS (16 km x 16 km) teledetectada por SeaWiFS. Los valores son promedios de muchos pases del teledetector SeaWiFS sobre CaTS dentro del correspondiente mes durante el periodo 1998 y 1999. Observamos que las concentraciones son similares y no hay un máximo significativo. Las barras de desviación estándar son mayores en octubre.

los eventos de alta concentración presentes en abril y octubre debido al procesamiento de muy pocas imágenes (38), tan sólo cuenta con 3-4 imágenes en abril y una imágen en octubre. Esto se complica cuando evaluamos un area pequeña alrededor de la estación CaTS. A medida que la región que vamos a estudiar es más pequeña, se requiere procesar un mayor número de imágenes para aumentar la confiabilidad de los resultados.

Si comparamos la Figura 36 y la Figura 41 observamos que la concentración de clorofila-a teledetectada por SeaWiFS no es un reflejo exacto del patrón anual que presenta la producción primaria. No obstante, el valor máximo de la concentración de clorofila-a en julio corresponde con un valor alto de productividad primaria. Los valores correspondientes a noviembre, diciembre, enero y febrero están cerca de los 0.13 mg m^{-3} (Tabla 10). En marzo tenemos la concentración más baja, 0.10 mg m^{-3}. En abril casi se duplica (0.18 mg m^{-3}) y es igual a la concentración presente en octubre. El mes de julio presenta un valor máximo de 0.26 mg m^{-3}, pero no es significativo. Nuestros estimados basados en imágenes de SeaWiFS comparan bien con los estimados de concentraciones de pigmentos en el Mar Caribe Central que se obtuvieron mediante imágenes del CZCS (*Coastal Zone Color Scanner*), los cuales oscilan entre los 0.07-0.12 mg m^{-3} y con valores extremos que pueden alcanzar los 0.29 mg m^{-3} (Melo et al., 2000).

Un compendio de imágenes del Mar Caribe Oriental tomadas por SeaWiFS (15.6° N -17.6° N; 64°-67° O) muestran en abril un aumento considerable en la presencia de clorofila-a, al igual que en los meses de julio y octubre (Figura 42). Esto demuestra que durante el mes de abril podemos tener valores elevados de clorofila-a a pesar que la descarga del Río Orinoco es menor. Lentes de agua asociadas al Río Amazonas podrían ser responsables de estos aumentos. En abril, julio y octubre los valores de producción primaria en CaTS son elevados, como ya se mostró en la Figura 36. Por lo tanto, aumentos en la señal de pigmentos en el Mar Caribe Oriental

Distribución Espacio-Temporal de clorofila-a teledetectada por SeaWiFS entre las latidudes 15.6 N y 17.6 N

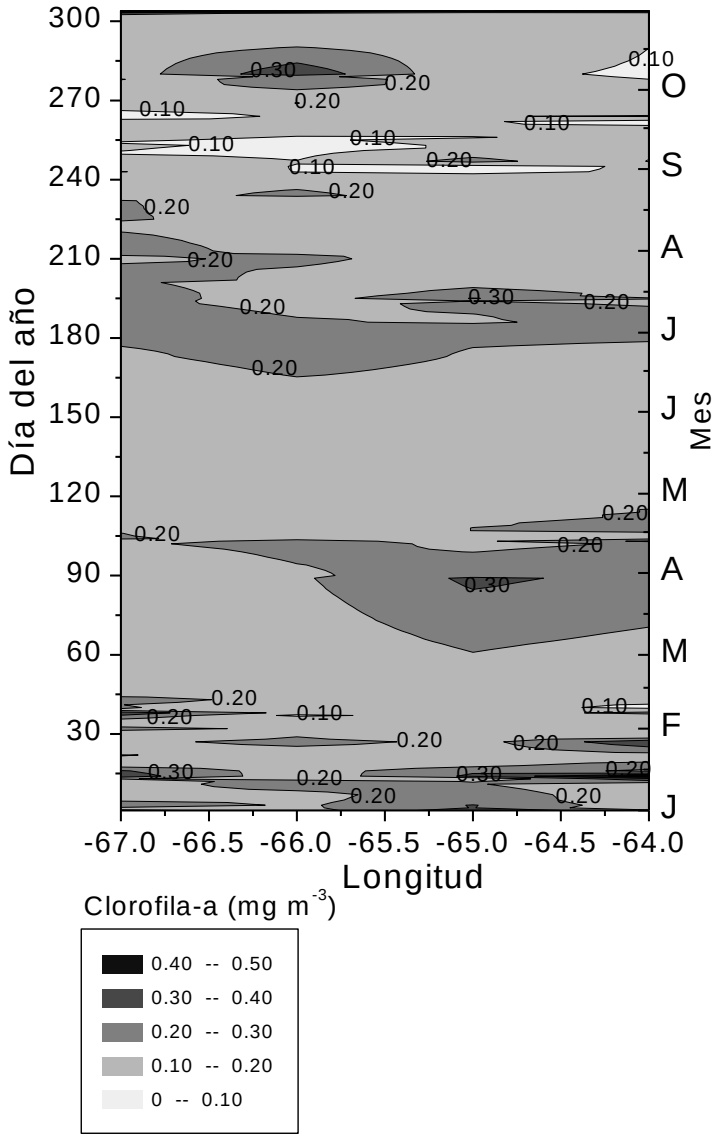


Figura 42. Distribución espacio-temporal de la concentración de clorofila-a (mg m^{-3}) en el Caribe oriental. Las concentraciones son mayores en enero, abril, julio y octubre. Hay valores menores en febrero, mayo, junio y septiembre. Se observa que los valores de mayor concentración se encuentran al este del meridiano 65.5 O en la primera mitad del año para luego mantenerse al oeste durante la segunda mitad. La gráfica resume el procesamiento de más de 300 imágenes de SeaWiFS del Mar Caribe Oriental entre enero a octubre del 1999. Las imágenes son cortesía del Dr. Fernando Gilbes del Space Information Laboratory (SIL) del Tropical Center for Earth ans Space Studies (TCESS) del Recinto Universitario de Mayagüez.

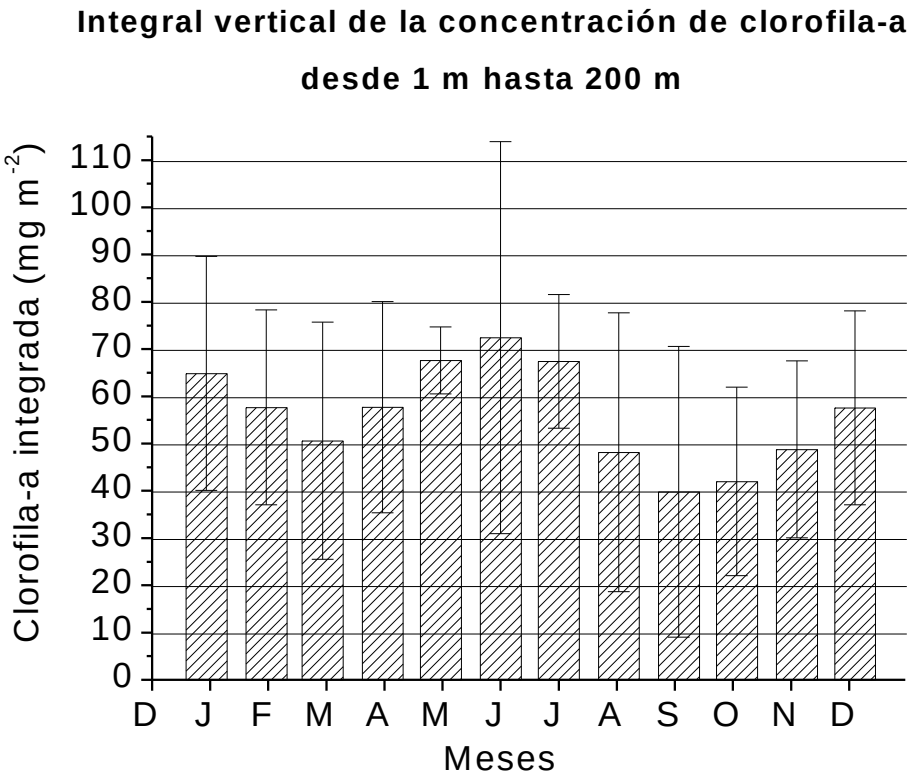


Figura 43. Integración vertical de la concentración de clorofila-a desde 1 m hasta los 200 m (expresado en mg m^{-2}). Los valores representan los promedios de medidas hechas una vez al mes en CaTS entre 1995 hasta 2000. Es máxima en junio y mínima en septiembre pero no son significativos debido a la mucha variabilidad interanual. A partir de marzo la concentración aumenta hasta junio cuando desciende paulatinamente hasta alcanzar su valor menor en septiembre.

Tabla 10. Concentración de la clorofila-a promedio para cada mes del año en CaTS. En la primera columna los valores representan el integral de la concentración de la clorofila-a en los primeros 200 m En la segunda columna se muestra la concentración promedio de la clorofila-a teledetectada por SeaWiFS en un área de 16 km x 16 km alrededor de CaTS. En mayo no tuvimos medidas. También se indica la desviación estándar (DE). En las últimas dos líneas se indica el valor máximo y mínimo.

MES	Clorofila-a integrada desde 1 m hasta 200m ($mg\ m^{-2}$)	DE	Clorofila-a teledetectada por SeaWiFS ($mg\ m^{-3}$)	DE
ENE	64.9	24.7	0.13	0.05
FEB	57.7	20.6	0.13	0.05
MAR	60.0	16.0	0.10	0.02
ABR	57.7	22.4	0.18	0.10
MAY	67.6	7.1	--	--
JUN	92.5	13.2	0.19	0.12
JUL	67.4	14.2	0.25	0.13
AGO	57.5	24.1	0.16	0.05
SEP	46.2	31.4	0.20	0.12
OCT	43.5	21.0	0.18	0.14
NOV	48.8	18.7	0.13	0.03
DIC	64.5	15.5	0.15	0.03
--	--	--	--	--
MIN	43.5	7.1	0.10	0.02
MAX	92.5	31.4	0.25	0.14

coinciden con los cambios en producción primaria observados en CaTS. El parcho de clorofila-a correspondiente al mes de abril se concentró por más tiempo al este del meridiano 65.5° O. En cambio, el parcho de octubre se concentró al oeste de ese mismo meridiano. El parcho correspondiente al mes de julio se distribuyó a lo largo de toda la región pero permaneció por más tiempo en el meridiano de la estación CaTS (67.0° O). Sin embargo, cuando nos limitamos a escoger un área pequeña alrededor de CaTS (16 km x 16 km) en la imágen de SeaWiFS, se observó un máximo en julio pero la variabilidad fue tan alta en abril y octubre que no se pudo discernir máximos significativos (Figura 41). Nuestros resultados son consonantes con los máximos reportados en julio en el Mar Caribe Nororiental por Sastre (2000). El problema de la variabilidad en las medidas puede ser explicado en terminos de la distribución horizontal de los parches de mayor productividad. Sastre (2000) demostró que los histogramas de productividad primaria del Mar Caribe Nororiental presentan una distribución bi-modal durante algunos meses del año. Esto quiere decir que podemos distinguir fácilmente zonas de alta y baja productividad en un mismo mes (aumenta el contraste). La naturaleza del fenómeno que provoca el aumento en productividad junto con procesos advectivos generan esta hetereogenidad El que no tengamos una distribución espacial homógenea de la productividad primaria en el Mar Caribe Nororiental reduce la utilidad de una sola estación para explicar la variabilidad temporal de la región, ya que el valor que obtenemos en nuestra visita a la estación dependerá si el parcho (lente, frente, vórtice, etc.) con alta producción llega o no llega. Por esto es necesario complementar las medidas *in situ* con teledetección satelital. Así podemos asegurarnos que nuestras medidas sean fieles y representativas de lo que está pasando en la región. La otra opción sería extender la serie de tiempo un sinnúmero de años para desarrollar una climatología certera de la región.

La Figura 43 muestra los cambios en la concentración de clorofila-a integrada en los primeros 200 m. Los valores son promedios de medidas realizadas mensualmente en la estación CaTS entre 1995-2000 (Tabla 10). Se observa un

máximo en el mes de junio pero no es significativo. No obstante entre mayo y julio resultó ser un periodo de mayor concentración de clorofila-a. Después del máximo de junio los valores se redujeron paulatinamente hasta alcanzar su valor menor en septiembre. La Figura 43 demuestra que la clorofila-a integrada hasta 200 m **no** es un buen indicador de cambios en producción primaria. Las concentraciones en superficie estimadas por el Dr. Gilbes presentan el mismo máximo en junio y añaden otro en noviembre pero la variabilidad interanual es muy alta (Figura 44). Valores mínimos se observaron en marzo y abril, aunque sólo tenemos una medida para cada uno de esos meses.

Podemos resumir todo lo expuesto hasta ahora de la siguiente manera. Los cambios en clorofila-a observados con SeaWiFS en la región nororiental del Mar Caribe (~ 74,085 km^2) corresponden con el patrón de producción primaria de CaTS, pero cuando tratamos de usar datos de una región mucho más limitada (256 km^2) ó datos integrados verticalmente, no obtenemos la misma correspondencia. Las series de tiempo generadas por imágenes remotas de una región extensa parecen ser más efectivas en identificar los patrones de variabilidad temporal. No obstante, la serie de tiempo generada *in-situ* es fundamental para obtener valores exactos de la producción primaria y clorofila-a.

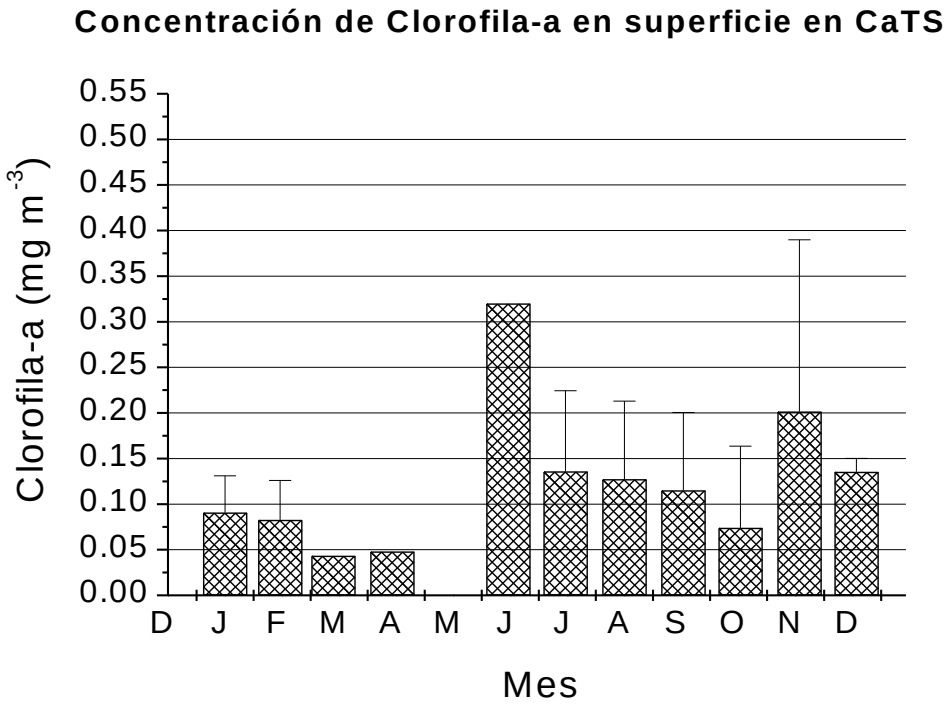


Figura 44. Patrón anual de la concentración de clorofila-a en superficie en CaTS. Resaltan junio y noviembre sobre el resto de los meses. Estos promedios mensuales se calcularon con datos recolectados y medidos por el Dr. Fernando Gilbes entre 1997 y 1999.

5.2.3 Patrón anual de los parámetros fotosintéticos de la curva P-E

En la sección 5.1.1 demostramos que el estimado final de la producción primaria dependerá en gran medida del valor de los parámetros fotosintéticos de la curva P-E, α^B, β^B y P^B_S. Sabemos que cambios pequeños en el valor de alfa y beta provocan mayor cambio en el perfil de productividad primaria en el máximo y cerca de la superficie, respectivamente. Cambios en el parámetro P^B_s pueden alterar considerablemente todo el perfil. El fitoplancton a profundidades mayores muestra parámetros fotosintéticos más altos, lo cual podría estar relacionado a la foto-adaptación. Si el fitoplancton adaptado a condiciones de menos luz recibe más luz en marzo y abril, tendría la capacidad de aumentar sus tasas de fotosíntesis y contribuir a una mayor producción primaria en la columna de agua (Kana y Glibert, 1987). En cambio, si es expuesto a regímenes de luz muy altos podría foto-inhibirse y reducir la productividad. Es por esto que en esta sección vamos a describir el patrón anual de los parámetros fotosintéticos promedios.

La relación directa entre los parámetros fotosintéticos promedios y la producción primaria se muestra en la figura 45. Todas la curvas presentan picos entre marzo y abril, en julio y en octubre-noviembre. Los valores de alfa oscilan entre 0.01 y 0.42 ([mg C mg Chl-a^{-1} m^{-3} h^{-1}] [µEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$). Valores elevados de alfa en marzo, abril, octubre y noviembre (Tabla 11) podrían estar asociados a la presencia de nuevas especies durante los meses de mayor influencia de los Ríos Amazonas y Orinoco, respectivamente. El parámetro de fotoinhibición beta oscila entre 0 y 1.32 x 10^{-3}. Las muestras cercanas a la superficie generalmente mostraron menos inhibición a la luz aunque este hecho no se debe tomar como una regla infalible. En abril sólo tenemos una medida de los parámetros fotosintéticos y por eso no se observan barras de error en esos puntos de la gráfica. No tenemos medidas en septiembre. El parámetro P^B_S oscila entre 0.56 y 3.49 mg C mg Chl-a^{-1}

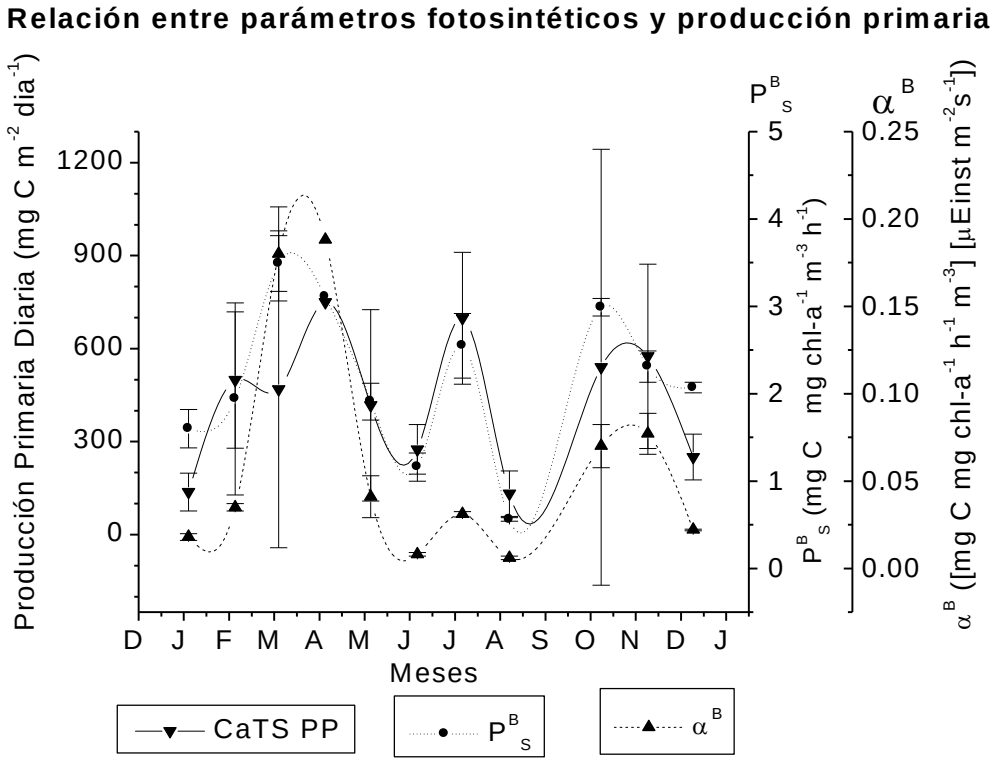


Figura 45. Los parámetros fotosintéticos: α^B, β^B y P^B_S cambian durante el año provocando a su vez cambios en el estimado de producción primaria (PP). El parámetro P^B_S (o más bien el número de asimilación, P^B_m) modula en gran medida el estimado de la producción.

m^{-3} h^{-1}. Los valores más altos son en marzo, le sigue abril, luego julio y octubre (Tabla 11).

Si comparamos las figuras 42 y 45, podemos observar que los meses donde tenemos una mayor concentración de clorofila-a en el Mar Caribe Nororiental coincide con los mismos meses en donde los parámetros fotosintéticos son más elevados. Estos meses son abril, julio y octubre. Estos meses son de alta producción primaria según se indicó en la figura 36. Todo apunta a que estos parches de mayor clorofila están asociados a fitoplancton con valores elevados de alfa y $P^{B}_{s.}$ El parámetro beta es cero en abril o sea que el fitoplancton no sufre fotoinhibición, pero beta no muestra la estacionalidad que se observó en los otros dos parámetros. Para obtener el parámetro beta es necesario aumentar la irradianza en la cámara de incubación hasta alcanzar la foto-inhibición de la muestra. Pero esto no es trivial ya que dependerá de la cantidad de clorofila que tengan las muestras, de la eficiencia de los fotosistemas, y de la calidad de la lámpara. Por lo tanto en algunas incubaciones no logramos fotoinhibir las muestras (Figura 38). Esta situación hace muy difícil que el parámetro beta se pueda utilizar para hacer comparaciones entre los meses.

Tabla 11. Promedios de los parámetros fotosintéticos de la curva P-E (alfa, beta y P^B_S) para cada mes del año y con sus respectivas desviaciones estándar (DE). Valor máximo y mínimo del año se indican en las dos últimas líneas de la Tabla.

MES	Irradianza donde comienza la saturación E_K (µEinstein $m^{-2}s^{-1}$)	Irradianza donde comienza la saturación E_K (W m^{-2})	Número de Asimilación P^B_M (mgC mg Chl-a^{-1} m^{-3} h^{-1})
ENE	83.1	19.8	1.6
FEB	55.5	13.2	1.7
MAR	35.4	8.4	3.1
ABR	15.1	3.6	3.11
MAY	79.4	18.9	1.8
JUN	118.8	28.3	1.0
JUL	72.3	17.2	2.3
AGO	112.5	26.7	0.5
SEP	-	-	-
OCT	60.65	14.42	2.90
NOV	34.3	8.2	2.3
DIC	137.9	32.8	2.1
-	-	-	-
MIN	15.1	3.6	0.5
MAX	137.9	32.78	3.11

Tabla 12. Valores de irradianza PAR donde comienza a saturarse la curva P-E, E_K(PAR) y el número de asimilación, P^B_M. Ambos se derivan de los parámetros fotosintéticos expuestos en la Tabla 11. Valor máximo y mínimo del año se indican en las dos últimas líneas de la Tabla.

MES	P^B_S (mgC mgChl-a^{-1} m^{-3} h^{-1})	DE	Alfa (α^B) ([mgC mg Chl-a^{-1} m^{-3} h^{-1}] [µEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$)	DE	Beta (β^B) ([mgC mg Chl-a^{-1} m^{-3} h^{-1}] [µEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$)	DE
ENE	1.60	0.22	0.02	0.002	2.93E-04	2.16E-04
FEB	1.94	1.10	0.03	0.002	9.97E-04	4.52E-03
MAR	3.49	0.32	0.18	0.027	1.32E-03	1.20E-03
ABR	3.11	--	0.19	--	0.00000	--
MAY	1.91	0.21	0.04	0.012	2.08E-04	3.00E-04
JUN	1.16	0.16	0.01	0.001	3.70E-04	1.92E-04
JUL	2.55	0.37	0.03	0.002	7.30E-04	5.72E-04
AGO	0.56	0.02	0.01	0.001	3.13E-04	5.35E-05
SEP	-	-	-	-	-	-
OCT	2.99	0.10	0.07	0.0124	3.70E-04	2.20E-04
NOV	2.31	0.18	0.08	0.012	3.50E-05	1.15E-04
DIC	2.07	0.06	0.02	0.001	0.00E+00	0.00E+00
-	-	-	-	-	-	-
MIN	0.56	0.02	0.07	0.001	0.00E+00	0.00E+00
MAX	3.49	1.10	0.19	0.048	1.32E-03	4.52E-03

5.2.4 Patrón anual de cambio en propiedades ópticas aparentes

En la latitud de CaTS (17.6° N) recibimos mayor irradianza PAR durante la primera semana de mayo y de agosto. No obstante, la cubierta de nubes reduce la irradianza que llega a la superficie durante ese periodo. Las nubes provocan una asimetría en la irradianza que se recibe y desplazan por alrededor de una semana los picos de mayor irradianza (Figura 46). En marzo y abril la irradianza solar sobre la superficie oceánica en CaTS es mayor y podría explicar el aumento en producción fitoplanctónica. A esto se suma que el coeficiente de atenuación vertical de la irradianza descendente, K_d(PAR) tiene un valor de 0.043 m^{-1} (Tabla 13) lo que permite que el 99.9% de la luz que penetra la superficie del mar pueda llegar hasta una profundidad de 160 m. En junio encontramos un valor de K_d(PAR) igual a 0.060 m^{-1}, esto redujo la profundidad de la capa eufótica hasta una profundidad de 116 m. En la Figura 43 de la sección 5.2.2 se mostró que en junio la concentración de clorofila-a en CaTS es la más alta de todo el año. Por esta razón no nos sorprende que el valor máximo de la atenuación vertical ocurra durante ese mes. Esto significa una reducción de 44 m en el espesor de la capa eufótica relativo al valor de abril.

Encontramos que cuando la profundidad de la capa eufótica es mayor la producción aumenta (Figura 47). La productividad primaria es modulada (pero no controlada) por la cantidad de luz que penetra la columna de agua. Si la profundidad a la que llega el 99.9 % de la luz incidente es mayor, entonces la cantidad de biomasa expuesta a la luz será mayor (Figura 47). Por consiguiente, a mayor transparencia en el agua, mayor la tasa de productividad primaria. En abril el máximo de clorofila-a se encuentra cerca de los 105 m y allí recibe cerca del 1.1% de la irradianza en sub-superficie. En este mes el valor promedio de alfa es máximo (0.19 [mgC mg Chl-a^{-1} m^{-3} h^{-1}] [µEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$) y por lo tanto esa irradianza es suficiente para generar valores altos de productividad primaria en el máximo

profundo de clorofila-a. Los parámetros fotosintéticos y los nutrientes pueden controlar en un mayor grado la productividad primaria. Pero si la cantidad de luz que recibe el fitoplancton es máxima y los parametros fotosintéticos son óptimos entonces tendremos tasas de productividad elevadas. Esta coincidencia parece explicar porque en abril la productividad primaria es muy alta.

Patrón anual de irradianza máxima sobre la superficie del mar en CaTS

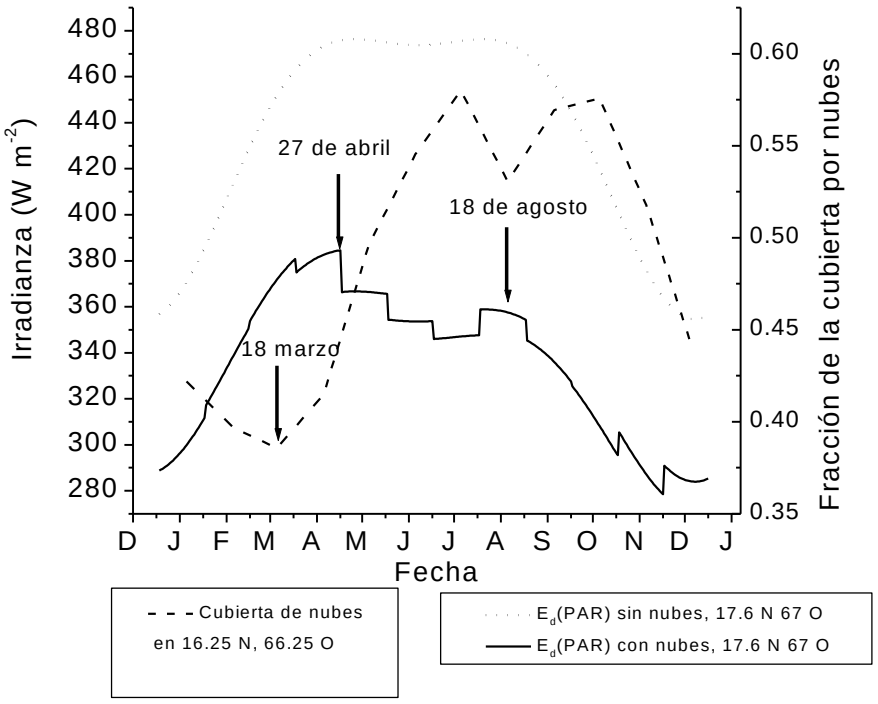


Figura 46. Irradianza incidente sobre la superficie del mar (modelada) en CaTS para un cielo sin nubes (línea punteada) y con nubes (línea continua). Los datos de la cubierta por nubes (línea entrecortada) muestran que durante la segunda mitad del año, la irradianza se reduce debido a el aumento en nubosidad (línea azul). En marzo y abril hay mayor irradianza que en el resto del año.

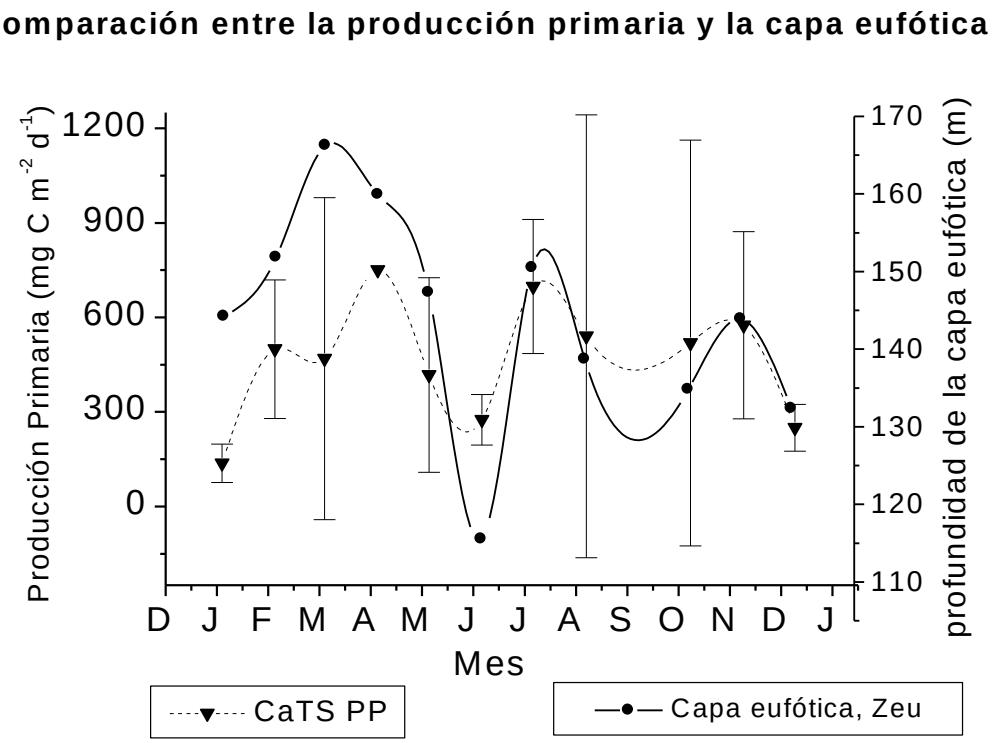


Figura 47. Profundidad de la capa eufótica (Zeu) definida como el límite inferior de la capa donde está contenido el 99.9% de la irradianza que penetra la superficie del mar. Cuando la profundidad de la capa eufótica es mayor, la producción primaria integrada del fitoplancton es máxima. Entre marzo y abril las aguas son más claras y la productividad primaria es mayor.

Tabla 13. El promedio del coeficiente de atenuación vertical de la irradianza descendente PAR, K_d(PAR), el límite de una profundidad óptica (Zopt) y el fondo de la capa eufótica (Zeu) registrados en la estación CaTS. La capa eufótica se define como la capa que contiene en su interior el 99.9 % de la luz que penetra la superficie del mar. Las letras DE son la desviación estándar del valor en la columna previa. Los valores máximos y mínimos se indican en las últimas dos líneas.

MES	Atenuación vertical K_d (PAR) (m^{-1})	DE	1ra profundidad óptica Zopt (m)	Prof. de la capa eufótica Zeu (m)
ENE	0.048	0.006	20.9	144.2
FEB	0.046	0.002	22.0	151.8
MAR	0.042		24.1	166.3
ABR	0.043	--	23.1	159.9
MAY	0.047	0.006	21.3	147.3
JUN	0.060	--	16.7	115.5
JUL	0.046	--	21.8	150.5
AGO	0.050	0.005	20.1	138.7
SEP	--	--	--	--
OCT	0.051	--	19.5	134.8
NOV	0.048	0.001	20.8	143.9
DIC	0.052	0.006	19.2	132.3
-	--	--	--	--
MIN	0.042	0.001	16.7	115.5
MAX	0.060	0.006	24.1	166.3

5.2.5 Comparación de medidas de producción primaria en CaTS con medidas similares realizadas en el pasado y en otras estaciones seriales: BaTS y HOT

En la sección 2.2.2 habíamos revisamos las medidas de productividad realizadas en el giro subtropical del Pacífico Norte, al norte de Hawaii (HOT) y en el Mar de los Sargasos, a unos 85 km del sureste de Bermuda (BATS). Estas series de productividad primaria muestran una tasa anual similar a la obtenida en CaTS, pero patrones estaciónales diferentes (Figura 48). Las medidas en CaTS difieren en estacionalidad debido a que los procesos que la modulan son particulares a nuestra región. Los valores elevados de producción primaria coinciden con aumentos en la influencia de masas de agua de río. La combinación de este efecto con cambios en la disponibilidad de luz para el fitoplancton puede explicar los cambios drásticos en producción primaria que observamos en CaTS.

En HOT la producción primaria es máxima en agosto y le sigue mayo. La serie de BaTS presenta un máximo en julio seguido por marzo. En CaTS el patrón es tri-modal con alta productividad en abril, julio y el periodo octubre-noviembre. Esta figura demuestra que los patrones anuales de productividad primaria entre aguas oligotróficas son muy diferentes entre sí.

En la Tablas 5 y 6 reportamos los valores de producción primaria realizados en el Mar Caribe. Nuestras estimados de producción primaria en CaTS son similares a los estimados realizados para el Mar Caribe por otros investigadores mediante incubaciones *in-situ* o sobre cubierta (*on-deck*) (Agard, Hubbard y Griffith 1996; Bhattathiri et al., 1991; Taguchi et al., 1988; Bishop y Marra, 1984; Lopez et al., 1981; Sellner, 1981; Beers et al., 1968; González, 1966; Steemann-Nielsen, 1952), pero son mucho más altos que los reportados por otro grupo de investigadores (Bonilla et al., 1993; Chow y Bhattathiri, 1991). Nuestro estimado anual de 149 g C m^{-2} $año^{-1}$ es un poco más alto que el reportado por Beers et al. (1968) en las aguas oceánicas de Barbados, 139 g C m^{-2} $año^{-1}$.

En la Figura 5a del capitulo 2 se mostró la primera serie de productividad primaria realizada por González (1966). La estación se localizaba a 13 km al sur de La Parguera, Puerto Rico. El valor máximo fue en noviembre, le sigue junio y finalmente marzo. No se reportó valor correspondiente al mes de abril. Los valores reportados por González son por lo general muy bajos si los comparamos con los de la Figura 36. En ambas figuras el mes de noviembre aparece como un mes de alta producción primaria pero en julio discrepan. La productividad anual es muy baja con tan sólo 3.9 g C m^{-2} $año^{-1}$. Si embargo, si usamos el valor promedio de PP que reportó González (1966), 0.38 g C m^{-2} d^{-1}, y lo multiplicamos por 365 días, obtendremos un valor de 139 g C m^{-2} $año^{-1}$. Este valor es idéntico al que reportó Beers et al. (1968) y está más cerca de nuestro estimado anual.

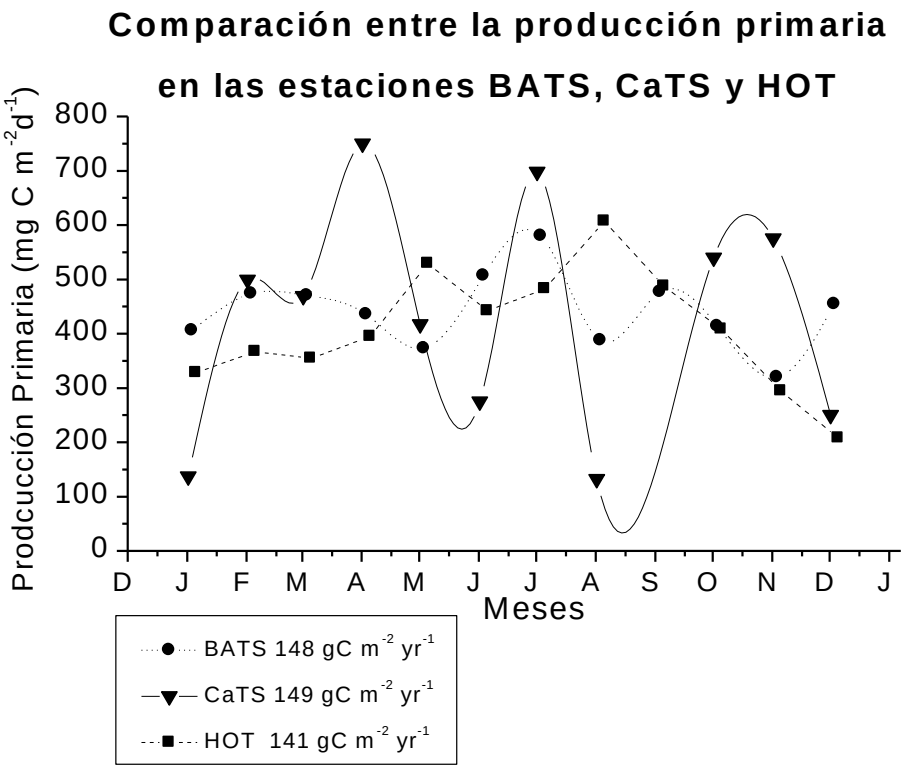


Figura 48. Comparación de medidas de productividad primaria (g C m^{-2} $año^{-1}$) tomadas en Bermuda (BATS), Hawaii (HOT) y CaTS (Caribe). La figura muestra claramente que el Mar Caribe es más productivo y presenta oscilaciones de mayor amplitud.

5.2.6 Simulación de la producción primaria en CaTS utilizando una curva Gausiana para representar el perfil de clorofila-a

En las secciones previas describimos el patrón anual de los parámetros fotosintéticos, de la irradianza PAR y de la concentración de clorofila-a en la estación CaTS. Ahora podemos usar esa información para simular la trayectoria anual de la producción primaria utilizando el modelo para calcular producción primaria definido por la ecuación 9 y el cual utiliza como valores de entrada: el perfil de irradianza, $E_d(PAR,z)$, los parámetros fotosintéticos α^B, β^B y P^B_S, y el perfil de clorofila-a. En esta sección modelamos el perfil de clorofila-a con una curva gausiana definida por la ecuación 74 y que ya se utilizó en la sección 5.1.2 para determinar la sensitividad del estimado de producción primaria a cambios en el perfil de clorofila-a. La ventaja de usar la curva gausiana es que tan sólo necesitamos la profundidad del máximo, Zm, el ancho del máximo, σ, y la amplitud que es controlada por el parámetro h, para definir el perfil de clorofila-a.

Para aplicar el modelo necesitamos información de cómo cambian los parámetros h, σ y Zm. Por eso decidimos ajustar la curva gausiana a cada uno de los 50 perfiles de clorofila-a registrados en CaTS. La curva gausiana se ajusta bastante bien a la mayoría de los perfiles, pero cuando el máximo es estrecho y pronunciado tiende a subestimar su amplitud (Figuras 49 y 50). El valor χ^2 (*Chi-square*) es una métrica que permite cuantificar que tan bien se ajustó la curva gausiana a los perfiles reales de clorofila-a. En la figura 51 se aprecia que en la mayoría de los meses la curva Gausiana puede usarse para representar el perfil de clorofila-a pero en los meses de verano (junio, julio y agosto) se hace más difícil. En el mes de mayo la curva gausiana representa extremadamente bien el perfil real de clorofila-a. La curva Gausiana sirve para representar bastante bien los cambios en el perfil a lo largo del año pero creemos que durante algunos días es posible que ocurran cambios

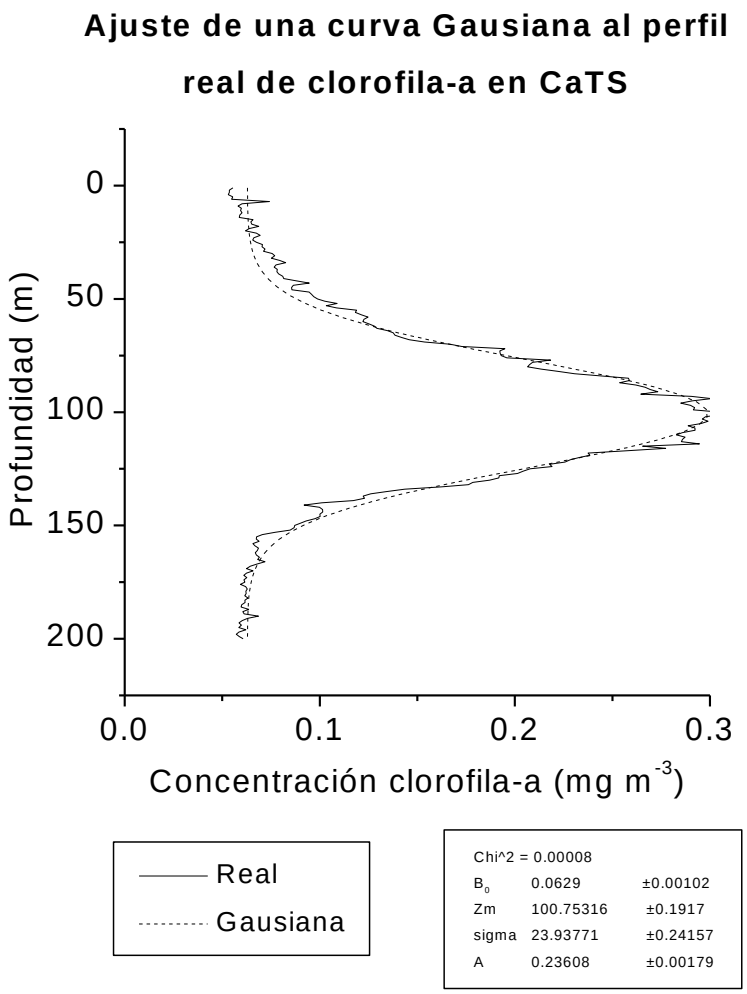


Figura 49. Ajuste de una curva Gausiana al perfil de clorofila-a registrado en CaTS a finales de septiembre del 1994. En el extremo inferior derecho se muestran los parámetros que definen la Gausiana: clorofila de fondo (B_0), profundidad del máximo máximo (Zm), ancho del máximo (sigma) y la amplitud (A).

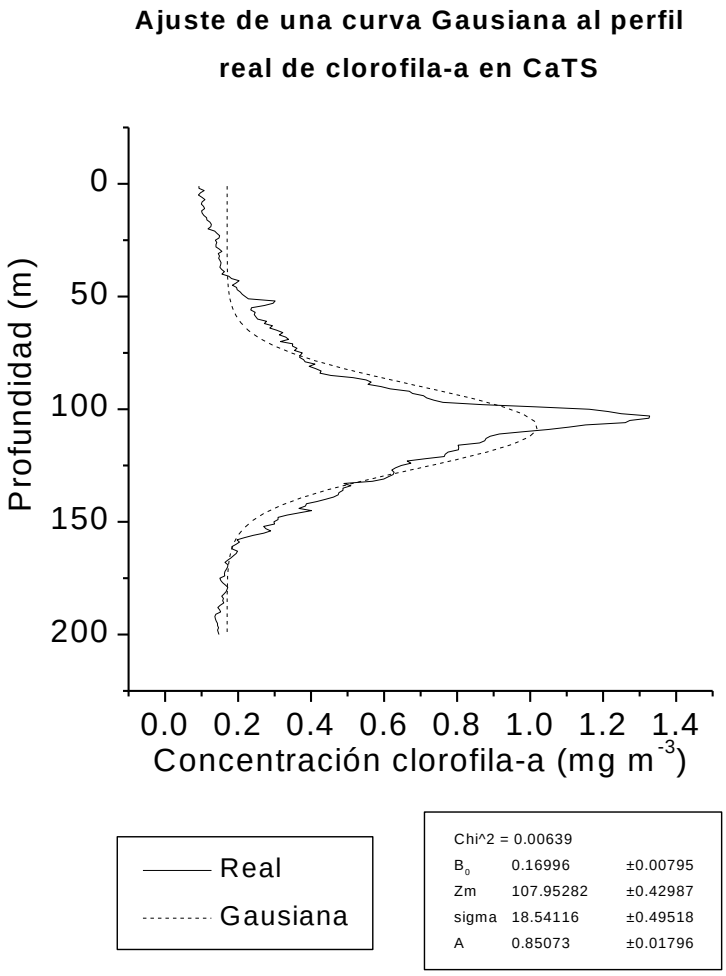


Figura 50. Ajuste de una curva Gausiana al perfil de clorofila-a registrado en CaTS y correspondiente a abril de 1995. En el extremo inferior derecho se muestran los parámetros que definen la Gausiana: clorofila de fondo (B_0), profundidad del máximo máximo (Zm), ancho del máximo (sigma) y la amplitud (A).

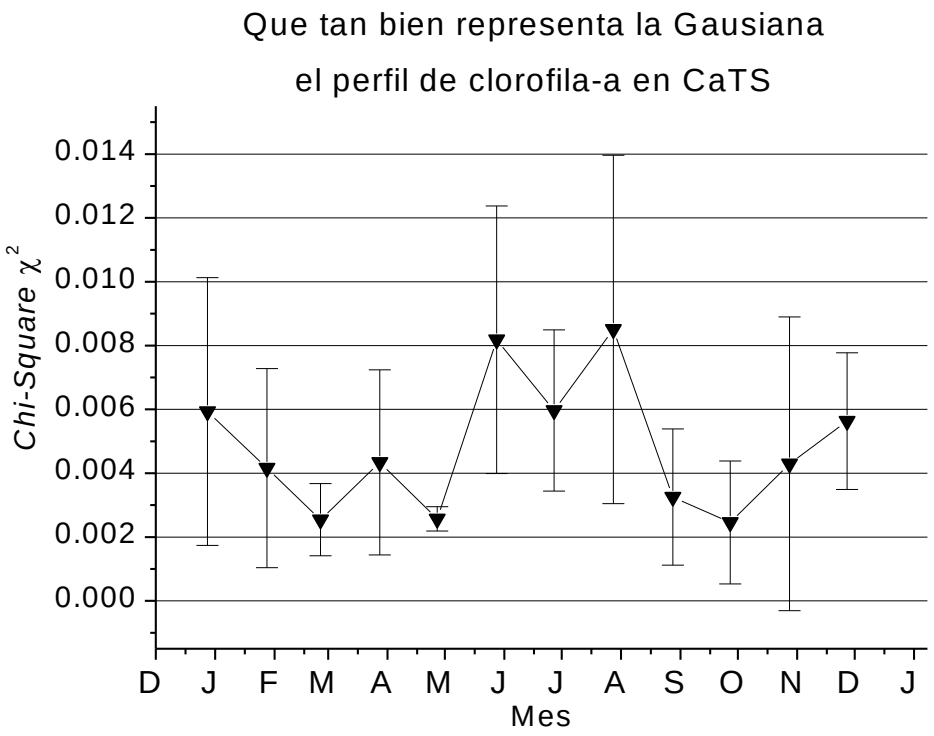


Figura 51. Patrón anual del parámetro de ajuste, ji-cuadrado (*Chi-Square*, χ^2). Se determina que tan bueno es el ajuste de la Gausiana al perfil medido durante ese mes. Un valor menor de χ^2 significa un mejor ajuste.

considerables en la forma del perfil debido al paso de ondas internas, en particular la marea interna. Por eso en ciertas épocas del año y en localidades donde la actividad de ondas internas sea más severa no se debe usar una distribución estática de la clorofila-a. Para este caso es necesario modular continuamente la curva gausiana para que se reflejen los cambios inducidos en el perfil debido al paso de estas ondas internas. Estos aspectos se discutirán con más detalle en las próximas secciones.

Otra ventaja de ajustar una curva gausiana al perfil real de clorofila es que nos permite determinar de una manera objetiva y sistemática los cambios en las propiedades del perfil de clorofila-a durante todo el año. Por ejemplo, en lugar de determinar el ancho del máximo de clorofila-a mediante inspección ocular de la grafica (algo bastante difícil) sólo ajustamos la curva gausiana al perfil y anotamos el valor del parámetro sigma, σ. Esto nos libera de errores visuales para determinar la extensión superior e inferior del perfil. Aprovechando esta técnica podemos describir el patrón anual de cambio en la forma del perfil de clorofila-a. Las Figuras 52, 53 y 54 muestran respectivamente el cambio en los tres parámetros que describen el perfil: profundidad, ancho y amplitud del máximo de clorofila-a.

La Figura 52 muestra el patrón anual de la profundidad del máximo de clorofila-a en CaTS. Se observa claramente que entre febrero y mayo la profundidad del máximo, Zm, se mantiene cerca de los 105 metros. En abril esta profundidad es bien consistente entre años como así lo demuestran las barras de error. Entre junio y agosto se mantiene cerca de los 75 m, pero a partir de septiembre se observa un progresivo ascenso de 90 m hasta 70 m de profundidad. El máximo de clorofila-a usualmente esta por encima del picnoclino y cualquier cambio en su profundidad va alterar la profundidad del máximo. Es común que se propaguen ondas internas con una altura cresta-valle de 25 m a lo largo del picnoclino. Por lo tanto es posible desplazamientos verticales de 25 m en el máximo de clorofila-a. La Figura 52 muestra cambios del orden de 30 m y barras de error del orden de 20 m, por lo que el patrón anual podría estar viciado por la presencia de la marea interna.

La Figura 53 muestra que no existe un claro patrón anual en el ancho del máximo de clorofila-a en CaTS. Pero podemos decir que un ancho entre 15 y 25 m puede describir bastante bien el perfil durante todo el año. Cambios interanuales extremos en el mes de julio se manifiestan en el ancho de las barras de error. Barras de error pequeñas en enero demuestran que el ancho del máximo se mantiene año tras año cerca de los 15 metros. No hay un patrón anual claro en la amplitud del máximo (Figura 54). Las barras de error indican que hubo mucha variabilidad interanual. No obstante, se observa que en mayo y en junio los valores son consistentes año tras año.

Ahora que conocemos el patrón anual de cambio en los parámetros del perfil de clorofila-a y de todas las demás variables discutidas en las secciones anteriores, podemos hacer una simulación de la producción primaria usando esos patrones como valores de entrada. El resultado de la simulación se presenta en la Figura 55. Se observa que la productividad oscila entre los 100 y 800 mg C m^{-2} d^{-1}. La productividad anual fue de 156 mg C m^{-2} $año^{-1}$, esto representa tan sólo una diferencia de 7 mg C m^{-2} $año^{-1}$ respecto al valor que se obtuvo utilizando los perfiles de clorofila-a e irradianza PAR en CaTS. El mes de abril resulta más productivo, le sigue el mes de marzo y finalmente el mes de octubre. En junio y agosto se observa una baja productividad. Esta simulación compara muy bien con los valores de productividad primaria reportados en la Figura 36. Hay valores altos de PP en octubre y noviembre. La principal diferencia es que en la simulación marzo resultó ser un mes de mayor producción que julio. Algo que no se ha observado en CaTS hasta el momento. La simulación también nos provee el patrón anual de la profundidad de la capa eufótica (Figura 56).

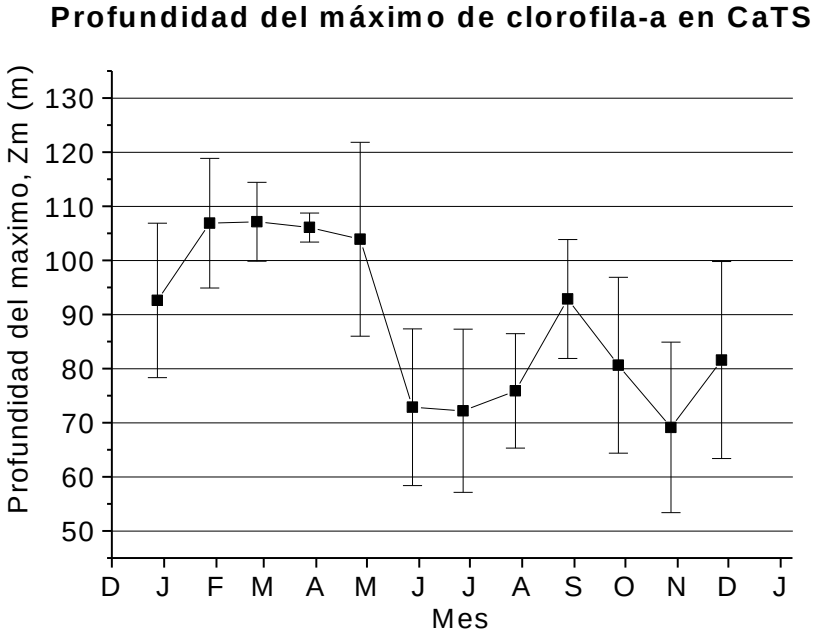


Figura 52. Patrón anual de la profundidad del máximo de clorofila (Zm) en CaTS.

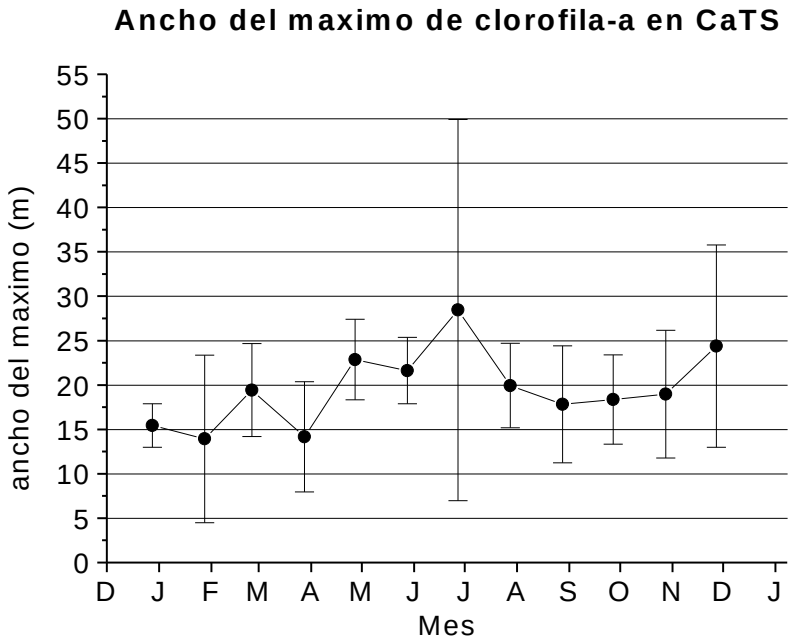


Figura 53. Patrón anual del ancho del máximo de clorofila-a (sigma , σ) en CaTS.

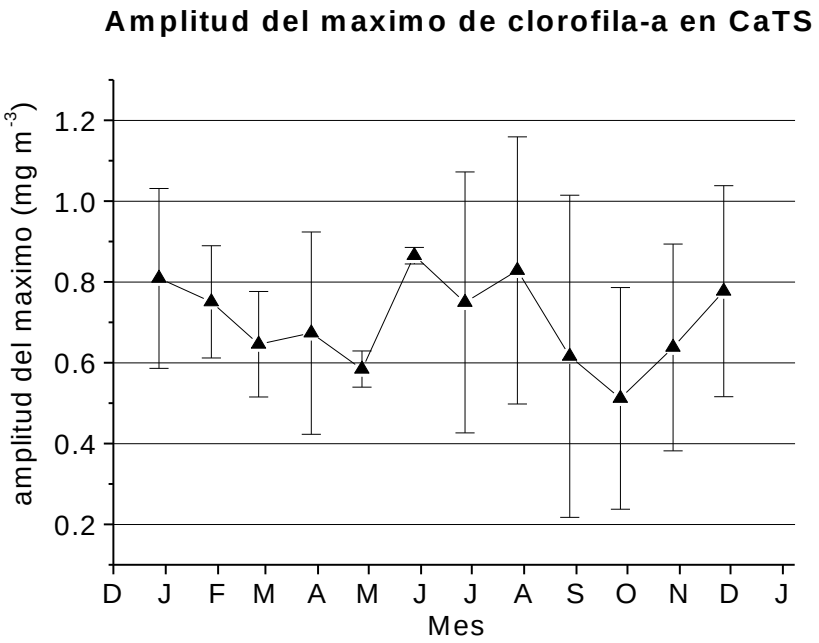


Figura 54. Patrón anual de la amplitud del máximo de clorofila-a (A) en CaTS.

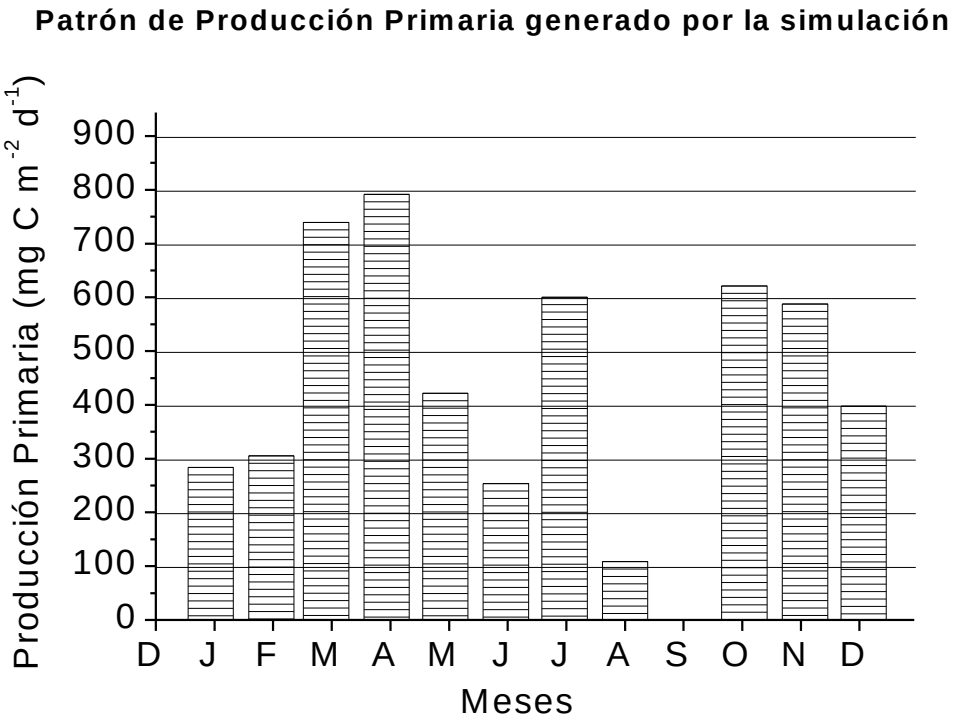


Figura 55. Patrón anual de la producción primaria en CaTS generado por la simulación.

La profundidad de la capa eufótica resultó menor en junio y julio con profundidades menores de 86 metros. La mayor penetración de la luz ocurre en octubre y en abril, donde alcanzó hasta los 111 m. Si comparamos ésta figura con la Figura 47, se aprecia que el patrón es similar, con sólo una marcada diferencia en el mes de julio. Los valores de profundidad en la Figura 56 por lo general reducen la profundidad de la capa eufótica por 35 a 45 m de profundidad. Es posible que esto se deba a que estamos usando un mismo valor de atenuación específica, k_c(PAR) de la clorofila-a para simular los perfiles de irradianza. Se usó un valor de k_c(PAR) igual a 0.0028 (m^2 mg chl-a^{-1}). Para mejorar la simulación es necesario conocer el valor promedio mensual de la atenuación vertical específica o mejor aún de la absorción especifica de la clorofila-a. Esto se hace muy difícil ya que la sucesión de especies y los efectos de empaque pueden alterar estos valores considerablemente.

Esta simulación demuestra que ni la amplitud, ni el ancho del máximo de clorofila-a por sí sólos son responsables de los cambios en producción primaria. No obstante, la estacionalidad en la profundidad del máximo podría estar controlando la profundidad de la capa eufótica (compare Figura 15 y Figura 19). Este mecanismo podría explicar porqué en abril cuando tenemos el máximo profundo, es aún posible recibir suficiente luz para mantener una tasa de fijación de carbono significativa. En octubre la capa eufótica tiene la misma profundidad que en abril pero la producción primaria fue menor por 170 mg C m^{-2} d^{-1} (Tabla 14). Por lo tanto, la disponibilidad de luz es capaz de explicar sólo parcialmente el patrón anual de la producción primaria.

Tabla 14. Valores de producción primaria y de la profundidad de la capa eufótica en CaTS generados por la simulación.

MES	Producción primaria (mg C m^{-2} d^{-1})	Prof. de la capa eufótica Zeu (m)
ENE	284	98
FEB	306	110
MAR	740	110
ABR	792	111
MAY	422	106
JUN	254	80
JUL	601	85
AGO	109	90
SEP	--	--
OCT	622	111
NOV	588	101
DIC	398	90
--	--	--
MIN	109	80
MAX	792	111

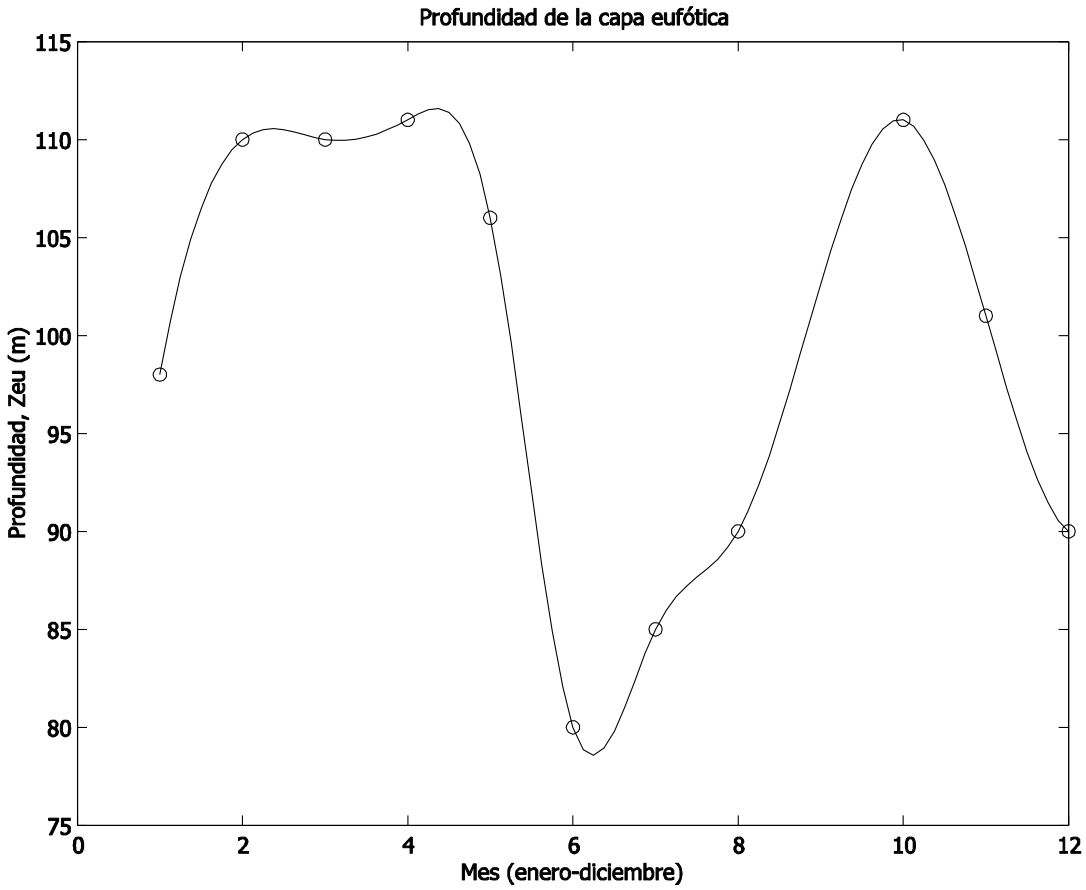


Figura 56. Profundidad de la capa eufótica (Zeu) generada por la simulación.

5.2.7 Discusión

En la sección 5.1.1 analizamos como la forma del perfil de productividad primaria responde a los valores fotosintéticos que definen la comunidad fitoplanctónica. El parámetro P^B_S es el más importante y al que se le debe prestar más atención al momento de ajustar el modelo a los valores de la curva P-E. El grado de importancia de alfa y beta dependerán de la posición del máximo de clorofila profundo. Esto quiere decir que el parámetro alfa tiene que ser estimado con la mayor exactitud posible cuando el máximo de clorofila-a se encuentra más profundo. Estas condiciones se cumplen entre febrero y mayo, durante estos meses aumentos pequeños en el valor de alfa pueden alterar el perfil significativamente y el valor de la integración vertical, como ya se demostró en la Figura 56 y en la Figura 25. Bajo condiciones de poca luz un valor de alfa alto puede mantener una tasa de fijación de carbono significativamente alta. Por esta razón la integración vertical del perfil de productividad primaria debe hacerse hasta donde alcanza el 0.1% de la luz que penetra la superficie del océano. El valor de beta tiene más peso en el perfil cuando el máximo de clorofila-a se desplaza a profundidades menores. La fotoinhibición controla la forma del perfil en los primeros 50 metros (Figura 20). A partir de julio hasta noviembre es necesario tener un buen estimado del valor de beta ya que durante estos meses el máximo de clorofila se encuentran a una profundidad menor. Quiero establecer que esto no es una regla absoluta, podemos tener situaciones donde el máximo de clorofila se encuentre cerca de 75 m de profundidad, pero la concentración de clorofila pueda ser lo suficientemente alta (>0.8 mg m^{-3}) para atenuar la luz significativamente (K_d(PAR)=0.06 m^{-1}, condiciones típicas de junio) y por tanto la fotoinhibición no sería un factor tan importante en el estimado final de la producción primaria. Las Figuras 22-24 demuestran que el parámetro P^B_S controla la trayectoria diaria de la productividad primaria seguido por el parámetro alfa. No obstante el parámetro beta controla la

productividad durante las horas de mayor irradianza cuando la penetración de la luz es mayor.

En la sección 5.1.2 demostramos que la forma del perfil de clorofila controla el valor de la producción primaria de dos formas. Primero, si tenemos mayor clorofila-a disponible a una profundidad óptima entonces la capacidad de fijar carbono aumenta. Segundo, la profundidad del máximo de clorofila-a controla la disponibilidad de luz. A medida que el máximo se encuentra a mayor profundidad, la disponibilidad en las capas inferiores se reduce, acortando la profundidad de la capa eufótica. A 80 m de profundidad el máximo puede minimizar la profundidad de la capa. Resulta sorprendente que cuando el máximo pasa de los 80 m entonces comienza a aumentar su espesor nuevamente.

Los resultados que se presentaron en la sección 5.2.1 demostraron que la producción primaria muestra un patrón anual tri-modal. Se identificaron tres picos de mayor productividad: en abril, julio y el periodo de octubre-noviembre. Cada uno de estos picos esta separado por un periodo de dos meses de menor producción primaria. Este tipo de estructura en la serie de tiempo sugiere que hay eventos en el Mar Caribe que provocan un aumento en la producción primaria. La variabilidad alta en octubre podría adjudicarse a la influencia que tiene la descarga del Río Orinoco sobre la estación CaTS, ya que entre agosto y noviembre se observan aumentos dramáticos en la concentración de pigmentos clorofílicos y *Gelbstoffe* en el Caribe Oriental (Del Castillo et al., 1999; Müller-Karger y Varela, 1990; Müller-Karger et al., 1989; Müller-Karger y Castro, 1994; Armstrong, 1994). Medidas de pigmentos fotosintéticos han demostrado que el Río Orinoco puede cambiar la distribución vertical de los principales grupos fitoplanctonicos (Bidigare, Odrunsek y Brooks, 1993). Froelich describió la influencia del Río Orinoco sobre la salinidad y la concentración de silicatos de una estación al sur de Puerto Rico (Froelich, Atwood y Giese, 1978). En septiembre 1995, Dieppa (1996) observó en la estación CaTS valores bajos de salinidad y temperatura además de valores altos en el coeficiente de atenuación vertical de la irradianza descendente en 412 nm, lo cual

puede ser indicativo de la presencia de material orgánico disuelto proveniente del Río Orinoco. La salinidad, silicatos, CDOM (*Color Dissolved Organic Matter*) y profundidad del máximo de clorofila muestran claramente la influencia del Río Orinoco sobre la estación serial CaTS (Del Castillo et al., 1999; Corredor y Morell, 2001). Corredor y Morell indican que la concentración de nitrato, nitrito y amonio durante el periodo de influencia del Río siguen siendo muy bajas. Por lo tanto los nutrientes que trae el Río son utilizados inmediatamente por el fitoplancton. El río provee nutrientes, utilizados por el fitoplancton y substancias orgánicas que son capaces de cambiar el color del Mar Caribe Oriental, fenómeno que puede ser registrado por éstos sensores remotos. Morell y Corredor (2001) han demostrado que la foto-mineralización del material húmico disuelto en la pluma del Río Orinoco libera amonio disponible para el fitoplancton. Este mecanismo puede sostener la biomasa de fitoplancton por una distancia de varios cientos de kilómetros de su delta.

En la sección 5.2.2 demostramos con imágenes de SeaWiFS que el Caribe Nororiental se caracteriza por una estructura tri-modal con picos en abril, julio y en octubre. Estos picos coinciden con los valores mayores de producción primaria que se presentaron en la Figura 36. Estimados de producción primaria derivados de imágenes de SeaWiFS del Mar Caribe Nororiental revelan máximos en abril 1999 y julio 1998 con valores de 607 mg C m^{-2} d^{-1} y de 685 mg C m^{-2} d^{-1}, respectivamente (Sastre 2000) El valor correspondiente a julio se acerca a nuestro estimado de 698 mg C m^{-2} d^{-1}. Sastre (2000) afirma que la productividad promedio en el Noreste del Caribe es alrededor de 178 g C m^{-2} d^{-1}, un valor un poco más alto que nuestro estimado de 149 g C m^{-2} d^{-1}. Además nuestros datos demuestran que la producción primaria en abril puede superar la de julio.

Los cambios en la concentración de pigmentos en el Mar Caribe en abril y octubre están asociados a la influencia de la pluma del Río Amazonas y Orinoco, respectivamente (Muller-Karger y Varela, 1990; Muller-Karger et al., 1989; Armstrong 1994). Según Muller-Karger y Varela (1990) de febrero a mayo, la

contra-corriente Ecuatorial del Norte (CCNE) se desvanece mientras que la Corriente de Guyana (CG) y la Corriente Ecuatorial del Norte (CEN) se intensifican. Estos factores facilitan que la influencia del Río Amazonas sobre el Mar Caribe Oriental sea máxima. Las aguas amazónicas (generadas el año previo) dispersas en el Atlántico son transportadas hacia el este y entran al Mar Caribe atravesando los pasajes entre las Antillas Menores. Muller-Karger y Varela (1990) también nos indican que la influencia del Río Orinoco es máxima entre julio-noviembre, tiempo en que el impacto del Río Amazonas es mínimo. Corredor y Morell (2001) han detectado en octubre la máxima influencia de aguas procedentes del Río Orinoco en CaTS, pero indican que hay un nivel elevado de silicatos todo el año relativo a las concentraciones típicas del Agua Superficial del Atlántico Tropical. La Figura 42 muestra que la mayor concentración de clorofila-a, tele-detectada por SeaWiFS en abril, se mantiene al este del meridiano 65.5^{o} O y en octubre al oeste del meridiano. Esta asimetría en la distribución de clorofila responde a que en abril las mayores concentraciones de clorofila-a se deben a la influencia del Río Amazonas y en octubre a las del Río Orinoco. En julio la distribución de clorofila es similar al este y oeste del meridiano 65.5^{o} O. No está claro lo que podría explicar el aumento, sabemos que en julio aumenta la descarga del Río Orinoco pero es probable que le tome varias semanas para llegar a la latitud 16° N. Es difícil explicar el aumento en producción en términos de la influencia de aguas de río, pero la extensión en el tiempo y espacio del parcho de clorofila-a que se observa en la Figura 42 sugieren un proceso de gran extensión. Un posible mecanismo es la llegada de gran cantidad de polvo del África entre junio y julio que podría estar fertilizando el Mar Caribe. La fertilización por el hierro presente en el polvo del Sahara puede eliminar la limitación por hierro en el crecimiento del *Trichodesmium* (Oscillatoriaceae) en el Mar Caribe Nororiental. Este mecanismo ha explicado los aumentos en *Trichodesmium* (erythraeum) en el Golfo de Mexico Oriental durante los meses de verano, cuando la deposición del polvo del Sahara es mayor (Walsh y Steidinger, 2001). Entre junio y julio, el *Trichodesmium* (Oscillatoriaceae) es abundante en el

Mar Caribe Nororiental (Navarro et al., 2000), cuando la influencia del Río Orinoco no ha alcanzado aún estas aguas. Durante condiciones de influencia del Río Orinoco (baja salinidad, alta concentración de silicatos) la abundancia decrece. Es posible que el *Trichodesmium* no pueda competir con diatomeas u otras especies de fitoplancton que arrivan con la pluma del Río. El aumento en hierro en junio permite que el *Trichodesmium* forme la enzima nitrogenasa para fijación de N_2. Luego se excreta el nitrogeno orgánico disuelto (NOD) que puede ser utilizado por otras especies de fitoplancton. Esto significa que aumentos en *Trichodesmium* en el mes de junio pueden provocar aumentos en productividad primaria en el mes de julio debido al aumento en nitrógeno inorgánico disuelto (NID) producto de la degradación del NOD.

Cambios en la concentración de clorofila-a y de su distribución vertical controlan la disponibilidad de luz. En la Figura 47 se observa claramente que los valores de mayor producción primaria corresponden a periodos donde la profundidad de la capa eufótica es mayor. En abril, el máximo de clorofila-a se encuentra alrededor de 105 m de profundidad. La mayor transparencia del agua (K_d(PAR)=0.43 m^{-1}) permite que la capa eufótica alcance los 160 m de profundidad (Tabla 13). En la Figura 46 de la sección 5.2.4, se mostró que a finales de abril es cuando llega mayor luz a la superficie del océano. Por lo tanto hay luz suficiente para iluminar el máximo máximo de clorofila-a y mantener una producción significativa. Además, el valor de alfa en abril fue el más alto. De la discusión anterior sabemos que el valor de alfa controla el valor de la producción cuando el máximo de clorofila-a se encuentra profundo. Seria un error pensar que una mayor transparencia en el agua sea el único mecanismo para explicar una mayor producción en abril. Todo apunta a que una combinación de una mayor concentración de biomasa fitoplanctónica con parámetros fotosintéticos elevados en condiciones óptimas de irradianza es responsable de las alzas en productividad. En la sección 5.2.3 determinamos que la producción primaria sigue el patrón anual de los parámetros fotosintéticos. El parámetro P^B_S y alfa son más elevados en marzo,

abril, octubre y noviembre. Durante estos meses es que tenemos una mayor influencia de los Ríos Amazonas y Orinoco en CaTS. Por lo tanto estos eventos pudieran ser los responsables en incrementar los parámetros, ya sea mediante la entrada de nutrientes o por que esta aguas vienen acompañadas de fitoplancton con capacidades fotosintéticas superiores. Otros investigadores han determinado que dentro de las intrusiones de agua del Río Amazonas en el Caribe Oriental se obtiene la mayor diversidad posible de diatomeas (Agard, Hubbard y Griffith 1996). La pluma del Río Orinoco puede sustituir una comunidad dominada por algas verdes-azules (*Trichodesmium sp*.) por una donde dominan las diatomeas (Bidigare et al., 1993). Si la concentración de silicatos se reduce rápidamente entonces se reduce la posibilidad que las diatomeas puedan extenderse a las aguas al sur de Puerto Rico.

La variación intra-anual en la producción primaria puede explicarse no sólo en función de cambios en el régimen de luz o nutrientes sino en cambios en la composición taxonómica. Nuestra metodología tiene la ventaja de que los parámetros fotosintéticos de la curva P-I reflejan los parámetros fisiológicos que caracterizan a la comunidad y sus cambios en taxonomía también son reflejo del régimen de iluminación y de la concentración de nutrientes. Cada población se caracteriza por parámetros fisiológicos que son función de la historia de luz y nutrientes de la muestra. La mayor abundancia de una especie sobre otra o la sucesión de poblaciones controlará el valor final de los parámetros fisiológicos de la comunidad. Este último punto es muy importante. En nuestro trabajo obtenemos los parámetros fotosintéticos de la comunidad pero no podemos discriminar los parámetros fotosintéticos de cada una de las poblaciones que componen la comunidad. La distribución vertical taxonómica del fitoplancton se puede reducir a dos capas en las aguas del Mar Caribe (Bidigare et al., 1993). Bidigare reporta que la capa superior ($Z < 60$ m) se caracteriza por fitoplancton procariótico incluyendo al *Trichodesmium spp.,* en cambio la inferior (60-200 m) es dominada por las cromofitas (primnesiofitas, crisófitas) y las algas verdes. Esta distribución vertical es típica fuera de la pluma del Río Orinoco. En esas condiciones las

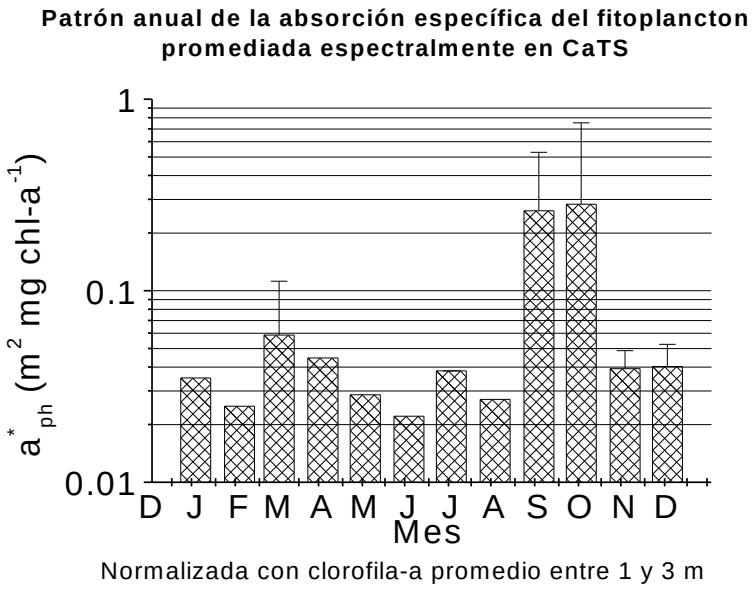
concentraciones de nutrientes son bajas, la atenuación difusa es baja y la absorción por materia coloreada disuelta (CDOM) es poca. Esto le permite a la luz azul llegar hasta profundidades mayores y mantener un máximo profundo de biomasa dominado por las cromofitas. En cambio, bajo la influencia directa de la pluma del Río Orinoco, estas condiciones no se cumplen y la estructura de la población cambia. Una mayor atenuación de la luz y absorción de la luz azul provoca una migración vertical del máximo de biomasa (Dieppa, 1996; Corredor y Morell, 2001). Se establece una comunidad diversa de fitoplancton en la capa mixta dominado por las diatomeas (Agard et al., 1996). Esto es así ya que se hace disponible una mayor concentración de silicatos que pueden ser aprovechados por las diatomeas. Otro aspecto importante es que la distribución vertical de los pigmentos accesorios revela que las comunidades profundas están adaptadas a la sombra, mientras que las someras están adaptadas a la luz. En las poblaciones someras predomina la zexantina que es un pigmento foto-protector pero con poca capacidad-fotosintética, mientras que en las poblaciones profundas predomina otras xantofilas fotosintéticamente activas (Bidigare et al., 1993). En resumen, esta estructura y dinámica poblacional se refleja en los parámetros fotosintéticos que modulan la serie de tiempo de productividad primaria.

A pesar de que la producción anual en BaTS y CaTS son similares, sus respectivos patrones anuales son muy diferentes entre sí. Es claro que esto es producto de los diferentes eventos que controlan la producción primaria. En el caso del Mar Caribe la influencia del Río Amazonas y el Río Orinoco dominan en abril y octubre-noviembre, respectivamente. En julio en ambas estaciones hay valores elevados de producción primaria. Habría que examinar si esto es coincidencia o que ambas estaciones responden al mismo fenómeno. En la sección 5.2.6 demostramos que es posible reproducir la serie de producción primaria utilizando una gausiana para simular el perfil de clorofila-a. Sólo tenemos que conocer los parámetros fotosintéticos de la curva P-E, la profundidad, ancho y amplitud del máximo de clorofila. El estimado de PP dependerá de la exactitud de los parámetros.

5.3 Determinar la importancia de la marea interna como mecanismo capaz de modular la producción primaria del fitoplancton

En las sección 5.2.2 y 5.2.6 demostramos que los meses de mayor producción primaria en el Mar Caribe Nororiental son: abril, julio y el periodo que comprende finales de octubre y comienzos de noviembre. El mes de abril y finales de octubre se caracterizan por ser las épocas del año cuando el Río Amazonas y el Río Orinoco afectan las aguas oceánicas contiguas a Puerto Rico, respectivamente (Muller-Karger y Varela, 1990; Corredor y Morel, 2001). Durante estos periodos el fitoplancton es muy eficiente y sus tasas de fijación de carbono son máximas. Los parámetros fotosintéticos α^B y P^B_S alcanzan valores máximos como ya se demostró en la sección 5.2.4. Si el rendimiento cuántico máximo de la fotosíntesis (φ_m) entre especies es relativamente constante (Kirk, 1994) entonces serán los cambios de la absorción específica del fitoplancton promediada espectralmente ($\bar{a}_{ph}^*$(PAR)), los que explicarán la variabilidad de alfa ($\alpha^B = \varphi_m \bar{a}_{ph}^*$) y de la producción primaria en CaTS (Figura 57A). En la figura se aprecia que durante los periodos de marzo-abril y de septiembre-octubre la absorción específica puede ser muy alta. Una forma de explicar estos resultados es a base de la heterogeneidad en tiempo de las comunidades de fitoplancton en CaTS. Dado que la absorción es normalizada por la concentración de clorofila-a, quiere decir que diferentes especies de fitoplancton tienen diferentes concentraciones de pigmentos accesorios y por lo tanto difieren en el valor $\bar{a}_{ph}^*$. O sea que durante estos periodos grupos de fitoplancton con valores de $\bar{a}_{ph}^*$ óptimos podrían incrementar la producción primaria.

Otra forma de explicar los cambios en parámetros fotosintéticos es debido a la disponibilidad de una mayor cantidad de nutrientes por las aguas dispersas del Amazonas y Orinoco. Un aumento en nutrientes podría explicar los aumentos observados en el valor de φ_m (Figura 57B) y consecuentemente en el valor de α^B y P^B_M. Pero la realidad es que la pluma del Río Orinoco que se extiende hacia el noroeste tiene muy pocos nutrientes libres, ya que son utilizados de



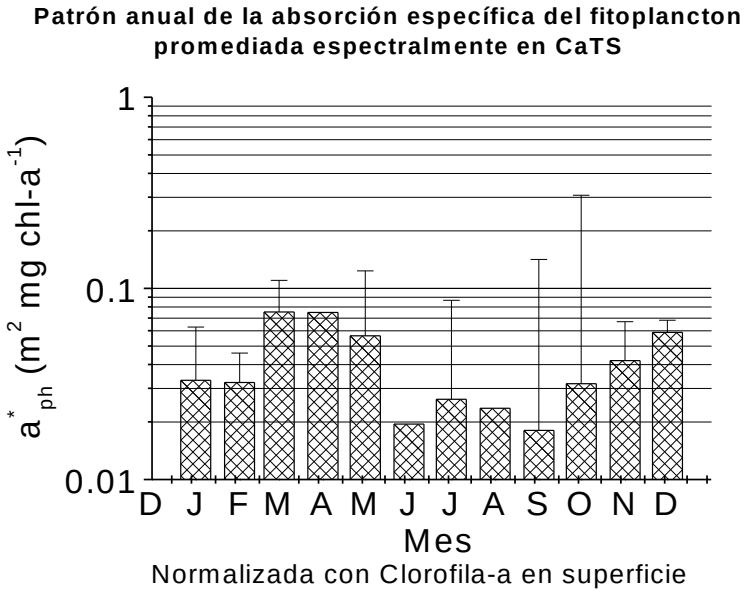
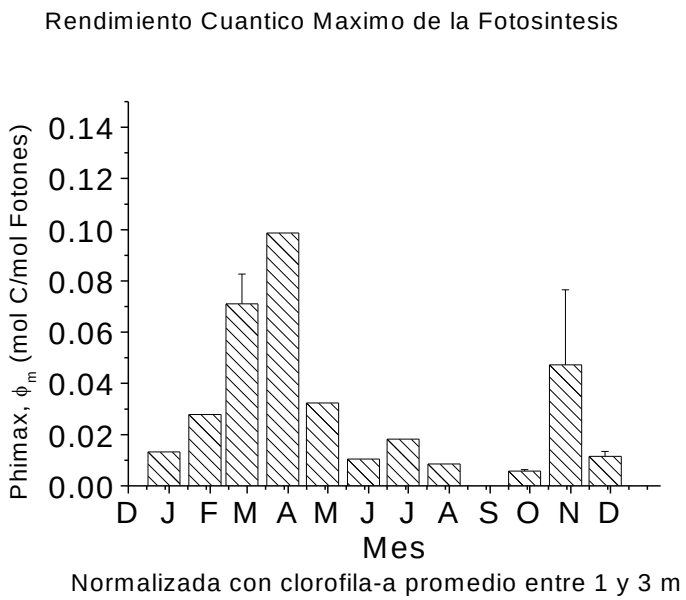


Figura 57A. Patrón anual de la absorción específica del fitoplancton en CaTS. En el recuadro superior se normalizó la absorción por la clorofila promedio medida por el fluorómetro en los primeros tres metros. En el recuadro inferior la absorción se normalizó por la extracción de clorofila-a de la muestra de superficie.



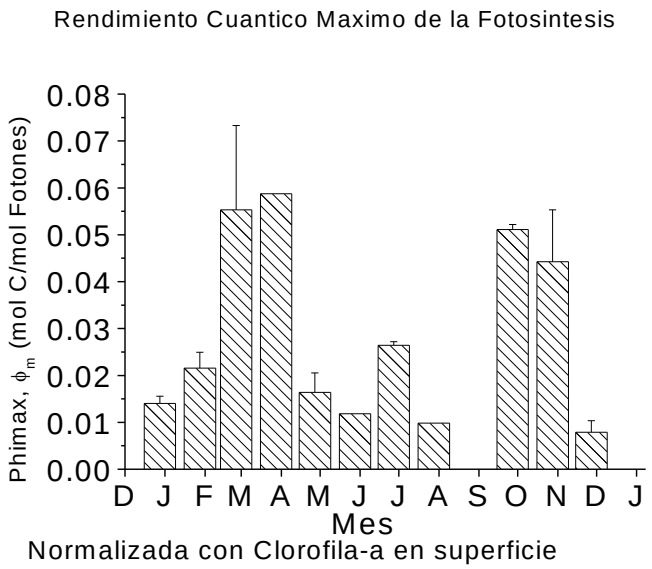


Figura 57B. Patrón anual del rendimiento cuántico de la fotosíntesis en CaTS. Este valor se calcula dividiendo el valor de alfa expresado en unidades de mol C m^2 (mol Foton)$^{-1}$ mg chl-a^{-1} por el valor de $\bar{a}_{ph}^*$ que se presentó en las figuras anteriores. Cada recuadro corresponde a los de la figura anterior. En marzo, abril, octubre y noviembre los valores superan los 0.05 mol C mol fotón^{-1} durante el resto de los meses los valores están por debajo de los 0.03 mol C mol foton^{-1}.

inmediato por el fitoplancton. Las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) en superficie son del orden nano-molar o bajo micro-molar, ya que es un nutriente limitante. Se han tenido que considerar otros mecanismos para poder explicar las concentraciones más altas de clorofila-a en la pluma del Río Orinoco. Morell y Corredor (2001) han demostrado que la foto-mineralización (*photomineralization*) de la materia orgánica disuelta (material húmico) libera el ión amonio (NH_4) en concentraciones suficientes para fertilizar el fitoplancton. Este mecanismo es importante por debajo de la latitud 15° N pero no en CaTS (17.6° N) (comunicación personal con el Prof. Julio Morel). En octubre 19 del 2000 (temporada de influencia del Orinoco) en CaTS se observó un picnoclino cerca de los 31 m pero las cantidades de nitrato aumentan con profundidad (Tabla 15). Esto apunta a que los nutrientes que pueden aumentar la producción primaria ascienden por la difusión turbulenta de las capas más ricas y no se originan en la superficie.

La marea interna es un mecanismo que puede explicar mejor el gradiente vertical de los nutrientes, producto del ascenso de nutrientes de las capas más ricas hacia las capas superiores más pobres. Contrario a lo que indican Morell y Corredor (2001), los meses de mayor difusividad vertical turbulenta pueden ser aquellos meses de mayor estratificación, cuando existe un campo de ondas internas intenso. La mayor estratificación aumenta la frecuencia de Brunt-Väisällä y reduce la pendiente crítica de la característica (rayo de energía), esto hace posible que la generación de la marea interna en el veril se facilite (Apéndice D). El picnoclino en 30 m permite que la marea interna se desplace en la zona eufótica y aumente la difusividad vertical turbulenta. Esto permite que los nutrientes se puedan mover a capas superiores con facilidad. Creemos que el mecanismo propuesto por Morell y Corredor (2001) es propio para las aguas superficiales, pero no para los aumentos en productividad observados entre 30 y 200 m durante el periodo de mayor estratificación. La marea interna es un mecanismo alterno que puede explicar los cambios en producción, en especial cerca del picnoclino y en el máximo profundo de clorofila-a.

Tabla 15. Concentración de NO_3 en CaTS (19/OCT/2000). Datos provistos por el Dr. Jorge Corredor (19/JUL/2001).

Profundidad (m)	$[NO_3]$ (mmol m^{-3})
0	0.028
10	0.052
25	0.030
50	0.042
75	1.034
100	3.163
125	3.209
150	2.083
200	4.731

En esta sección vamos a presentar tres casos en donde medimos las propiedades físicas de la marea interna y la productividad primaria simultáneamente. Vamos a probar que bajo condiciones de un campo intenso de marea interna la productividad puede aumentar significativamente. Es de esperarse que en CaTS esto ocurra cuando la marea interna generada al suroeste de Puerto Rico alcanza la estación y desplaza el picnoclino. En que medida afecta a CaTS dependerá del grado de disipación de la energía de la marea interna.

En el apéndice D se explica en detalle como se genera localmente la marea interna y su relación con los aumentos en difusividad diapicnal en las aguas oceánicas contiguas a Puerto Rico. También se describe la correspondencia entre los eventos extremos de seiches en la costa suroeste de Puerto Rico y aumentos dramáticos en la difusividad diapicnal en el Canal de Mona. En el apéndice E se describen los cambios en propiedades ópticas y en la producción primaria asociados al paso de la marea interna. Ambos apéndices son los borradores revisados de los artículos que se van a someter a publicación el año entrante (2002). A pesar de que los artículos se escribieron en el idioma inglés, se incluyen porque aportan información importante sobre los componentes óptico y físico que son necesarios para tener una perspectiva más completa sobre el fenómeno de la marea interna alrededor de Puerto Rico. Sólo queremos usar este espacio para presentar y discutir resultados que apoyan nuestro objetivo principal: Entender cómo la marea interna afecta la productividad primaria (PP). Examinaremos como la marea interna puede cambiar la productividad primaria a través del desplazamiento vertical del fitoplancton y mediante el influjo de nutrientes hacia las capas superiores con menor disponibilidad de nutrientes.

En esta sección vamos a concentrar nuestra atención en tres cruceros que se llevaron a cabo para medir el impacto de la marea interna sobre los estimados de productividad primaria: InWaPE, *Mona Challenge*, y la visita a CaTS de 24 horas. Vamos a presentar los resultados y discusión de cada crucero por separado y luego un corto resumen.

5.3.1 Crucero InWaPE (Internal Wave Production Estimates)

La fecha de este crucero se seleccionó buscando condiciones astronómicas óptimas para la generación de la marea interna. Buscamos una fecha de declinación máxima de la Luna, a 7 días del *Syzygy* (o sea un cuarto de fase lunar) y cercano al perigeo (Figura 58). La fecha más cercana que cumplió esas condiciones fue el 22 de septiembre del 2000. Cuando la declinación es extrema, el componente harmónico diurno domina la marea barotrópica (superficie) en la Bahía de Añasco-Mayagüez (Alfonso, 1995).

La Figura 59, revela una depresión de las isotermas con una forma cuadrada, en particular en la isoterma de 29° C. Estas temperaturas fueron registradas con el detector de temperatura del radiómetro sumergible del PRR-600. La forma no-lineal se debe a la cercanía de nuestra estación al veril. En el noroeste de Australia se han observado ondas internas con la misma forma en 80 metros de profundidad (Holloway et al. 1999). La marea predicha para el Puerto de Mayagüez se superpone a los contornos de temperatura. El hundimiento de las isotermas comienza aproximadamente 1 hora después de la marea baja y se mantienen así hasta una hora previos a la marea alta. Alfonso (1995) reportó que cuando el componente diurno domina en la Bahía de Añasco-Mayagüez las corrientes rotan en contra de las manecillas del reloj. Según Alfonso (1995) las corrientes una hora después de la marea baja son máximas y apuntan hacia el norte, rápidamente van rotando hacia el oeste y una hora previa a la marea alta apuntan hacia el suroeste Esto podría explicar el hundimiento de las isotermas, ya que se ha visto en modelos y en medidas de campo que esto ocurre cuando hay una corriente o componente dominante perpendicular al veril (Holloway, 1987; Smith y Holloway, 1988). Entre las 0800 y las 0930 la isoterma se mantiene a una profundidad entre 32-34 m. Durante ese periodo la deriva del R/V Sultana era fuerte hacia el NNO, pero su magnitud se reduce un poco a eso de las 0948. A pesar de que el oleaje era menor

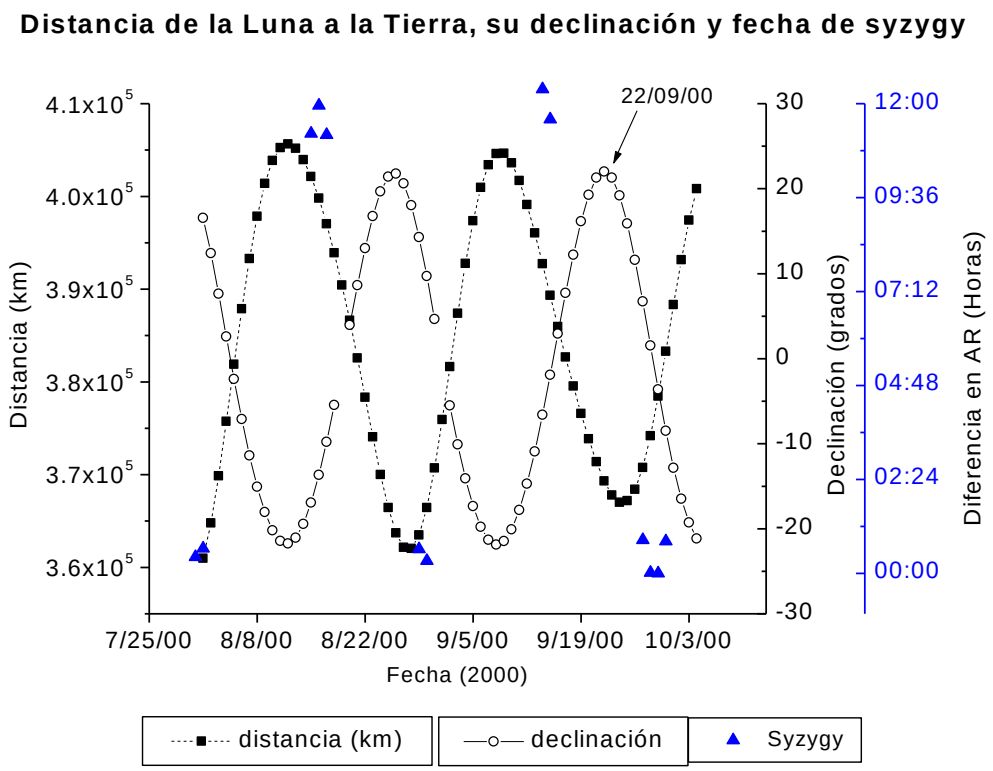


Figura 58. Condiciones astronómicas óptimas para la detección de la marea interna. Se muestra la distancia de la Tierra a la Luna (cuadrado con línea segmentada), la declinación (circulo con línea continua) de la Luna (número de grados al norte (+) o al sur (-) del ecuador celeste) y la diferencias en ascensión recta (AR) entre la Luna y el Sol (triángulo). Cuando el valor de AR es cero la fase es luna nueva, cuando es 12 horas la fase es luna llena.

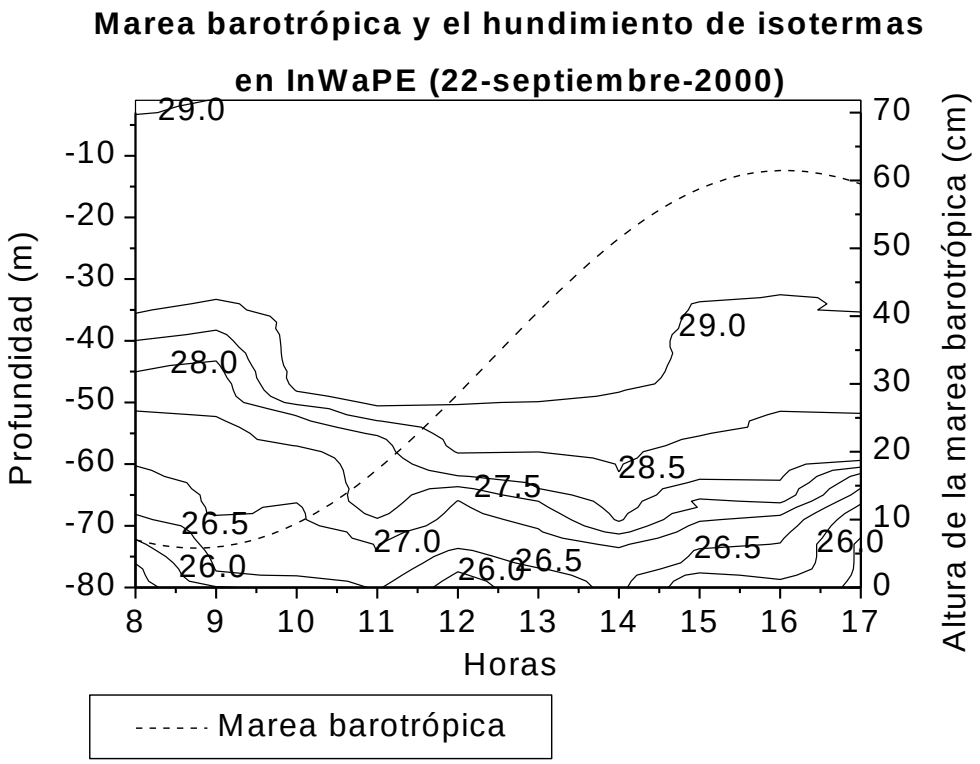


Figura 59. Hundimiento de las isotermas en InWaPE y la predicción de la marea de superficie para el Puerto de Mayagüez. El hundimiento de las isotermas comienza aproximadamente 1 hora después de la marea baja y se mantienen así hasta una hora previa a la marea alta. A las 1200 las corrientes por la marea barotrópica son hacia el oeste.

de medio metro (~ 1pie) y había poco viento, se sentía bastante turbulencia en la embarcación. A partir de las 0930 la isoterma desciende bruscamente hasta alcanzar a las 1000 una profundidad de 48 m. En 30 minutos descendió entre 14-16 m. Poco después de las 1000 la turbulencia termina, no hay viento y sólo hay ondas capilares en la superficie. No obstante para las 1012 la deriva nos aleja de la estación unas 0.20 millas náuticas hacia el NNE. A las 1013 la proa de la embarcación apunta al N y de repente rota hacia el NNE, mientras hacemos un perfil. Desde las 1000 hasta las 1400 la isoterma de 29.06 C se mantiene entre los 47 a 49 metros de profundidad, siendo al mediodía cuando alcanza la profundidad de 47 m. A partir de las 1430 comienza el súbito ascenso y a las 1500 está a una profundidad de 24 m. Entre las 1530 y las 1700 se mantiene alrededor de los 28 m. En resumen la onda tiene una altura máxima (cresta-valle) de 25 m durante la tarde.

La Figura 60 muestra los cambios en la distribución vertical de la biomasa de fitoplancton en InWaPE durante todo el periodo de luz. En la figura se observa que el pico profundo de clorofila-a se mantiene por encima de la isoterma de 29° C. La distribución vertical cambia mucho. Se observan cambios en la concentración y distribución vertical de la clorofila-a al transcurrir el día. La tasa $L_u(683)/E_0(PAR)$ es un indicador de la biomasa presente en la columna. Ambos parámetros revelan el desplazamiento vertical de la biomasa durante el paso de la onda interna. Se observa que el máximo profundo de clorofila está entre 1 a 7 metros por encima de la isoterma de 29° C. El desplazamiento vertical del máximo de clorofila responde al ascenso y descenso de la isoterma provocado por el paso de la onda interna. Se observan dos picos de clorofila pero el inferior responde en mayor grado a los desplazamientos verticales de la isoterma. Durante la mañana mientras desciende la isopicnal, observamos un sólo pico profundo de clorofila-a. Cuando estamos en el valle de la ola y donde la profundidad de la isopicnal se mantiene cerca de los 48 m, comenzó a formarse un segundo pico, centralizado en unos 24 m de profundidad. Ya para las 1343 aparece otro pico a unos 33 m de profundidad y el que estaba en 24 m

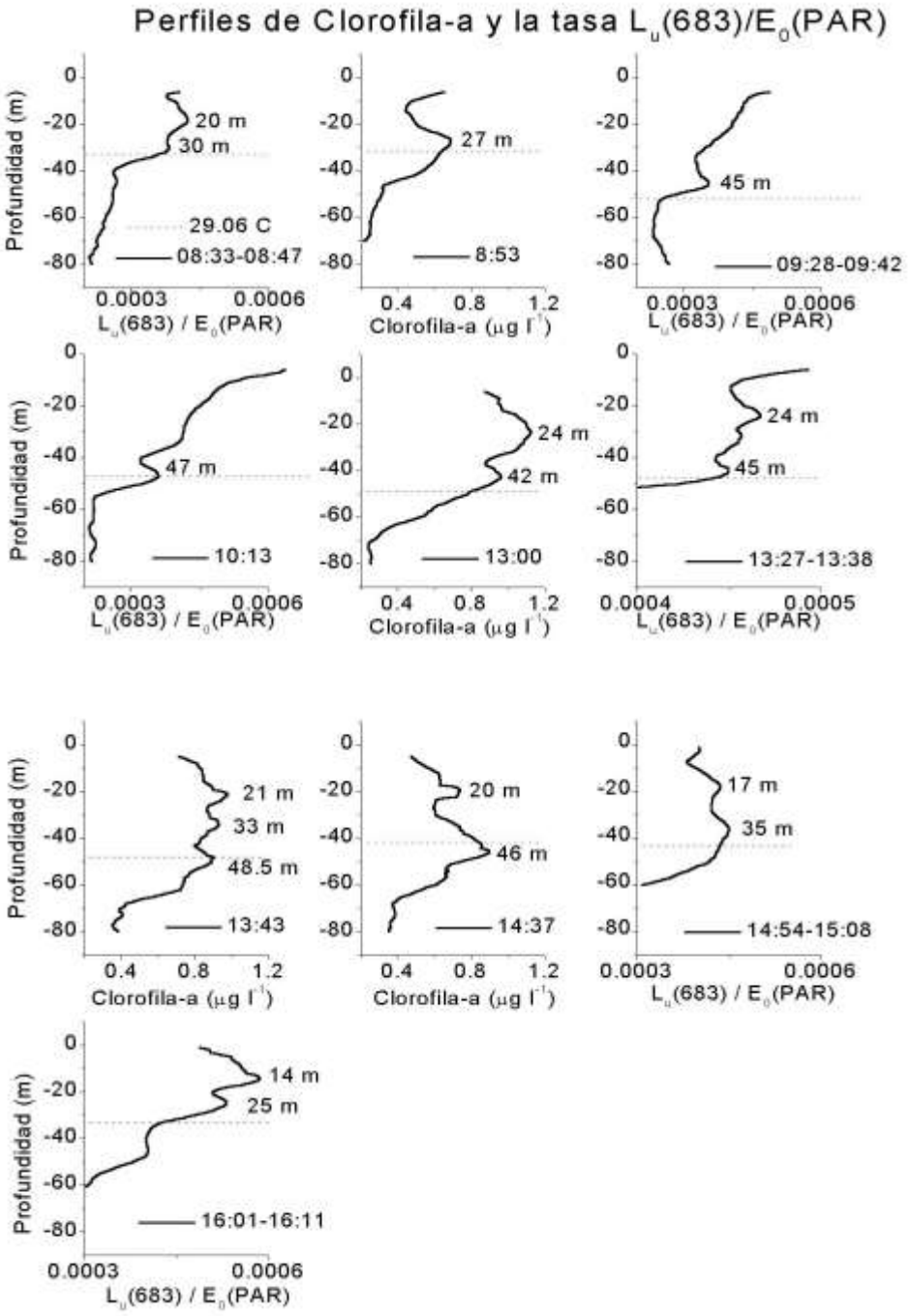


Figura 60. Cambios en la distribución vertical del fitoplancton. La profundidad de la isoterma de 29.06° C se indica con una línea entrecortada. Se observa un pico profundo de biomasa que sigue el movimiento vertical de la isoterma.

asciende a 21 m. Cuando comienza el ascenso de las isotermas a las 1437 el pico de 48 m y el de 33 m se confunden en un pico a 46 m mientras que el superior asciende a 20 m. Ya a las 1500 la estructura es un pico a 35 m y otro a 17 m. A las 1600 el pico superior esta en 14 m y el inferior en 25 m. La onda desplazó el fitoplancton a una profundidad de 25 m en horas de la tarde (1601-1611) y a pesar de que hay menor irradianza que al mediodía se obtienen estimados de producción altos. A pesar que el campo de irradianza es menor, el ascenso de la comunidad por la onda les permite recibir más luz.

Las Figuras 61 y 62 muestran la distribución espacio-temporal de la clorofila-a y la tasa entre Lu(683) y E_o(PAR). Ambas medidas sirven para identificar la acumulación de biomasa fitoplanctónica. La mayor concentración de biomasa se localiza entre las 1100 y 1300 a una profundidad menor de 50 m. Alrededor de las 1430 a 1500 se reduce la biomasa. A partir de las 1600 aumenta nuevamente.

La Figura 63 muestra la distribución espacio-temporal de la productividad primaria en InWaPE. Estimada mediante el registro de la fluorescencia natural del fitoplancton. Los valores por debajo de 5 m son confiables ya que no son alterados por la luz directa del sol. Se observa un patrón con forma-V. Ese patrón responde a la mayor penetración de la irradianza descendente disponible para fotosíntesis, E_d(PAR), a medida que nos acercamos al mediodía. Ese patrón fue interrumpido por nubes y lluvias dispersas a partir de las 1300 que redujeron la cantidad de luz disponible para fotosíntesis (Figura 64). Por eso a esa hora, se observó el ascenso repentino a una profundidad menor de la zona de mayor producción (PP > 1.5 mg C m^{-3} h^{-1}). Luego de las 1600 horas, comienza a incrementar la productividad en los primeros 10 m debido a huecos en las nubes que permitieron un leve aumento en la irradianza A esto se suma que el pico máximo de fitoplancton ascendió a 14 m de profundidad, levantado por la cresta de la onda interna. Ambos factores facilitaron

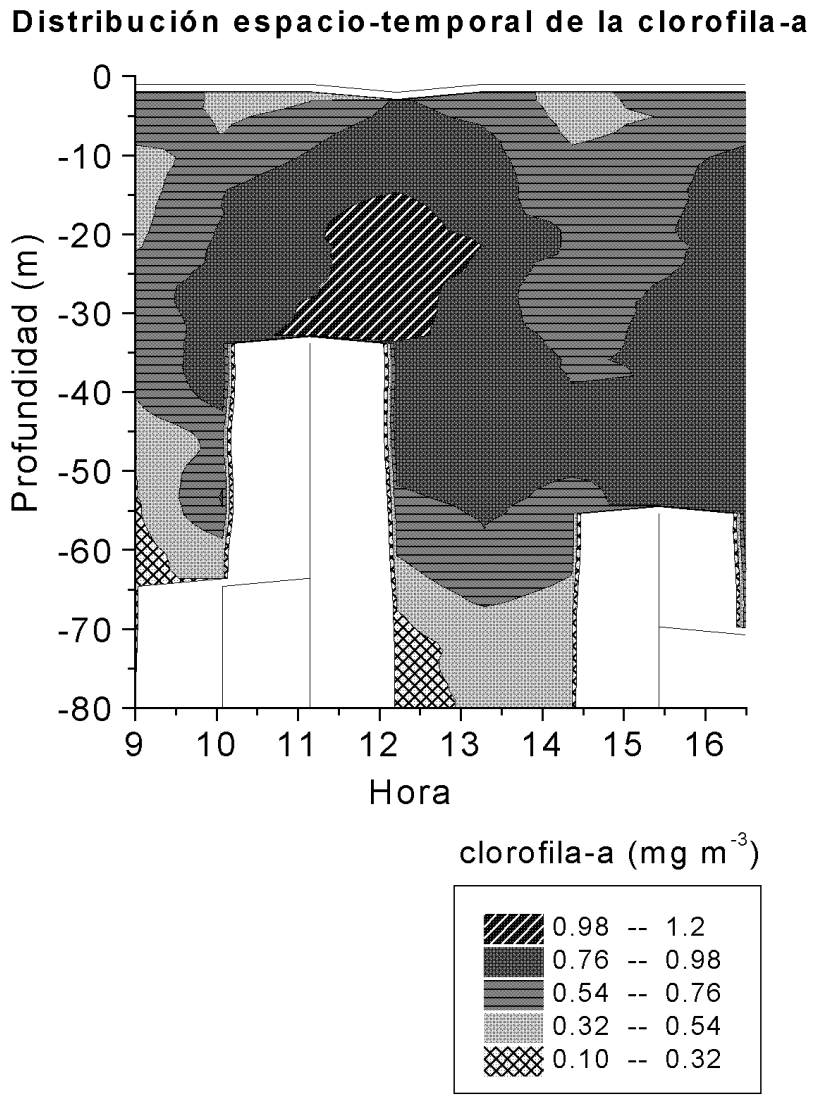


Figura 61. La distribución espacio-temporal de la clorofila-a en InWaPE. Antes de las 0930 observamos concentraciones menores de 0.75 mg m^{-3}. La mayor concentración de clorofila-a (~ 1 mg m^{-3}) ocurre entre las 1100 y 1300. A partir de las 1400 se reduce la clorofila-a. A las 1600 aumenta nuevamente. Los contornos verticales son por ausencia de datos a esa profundidad.

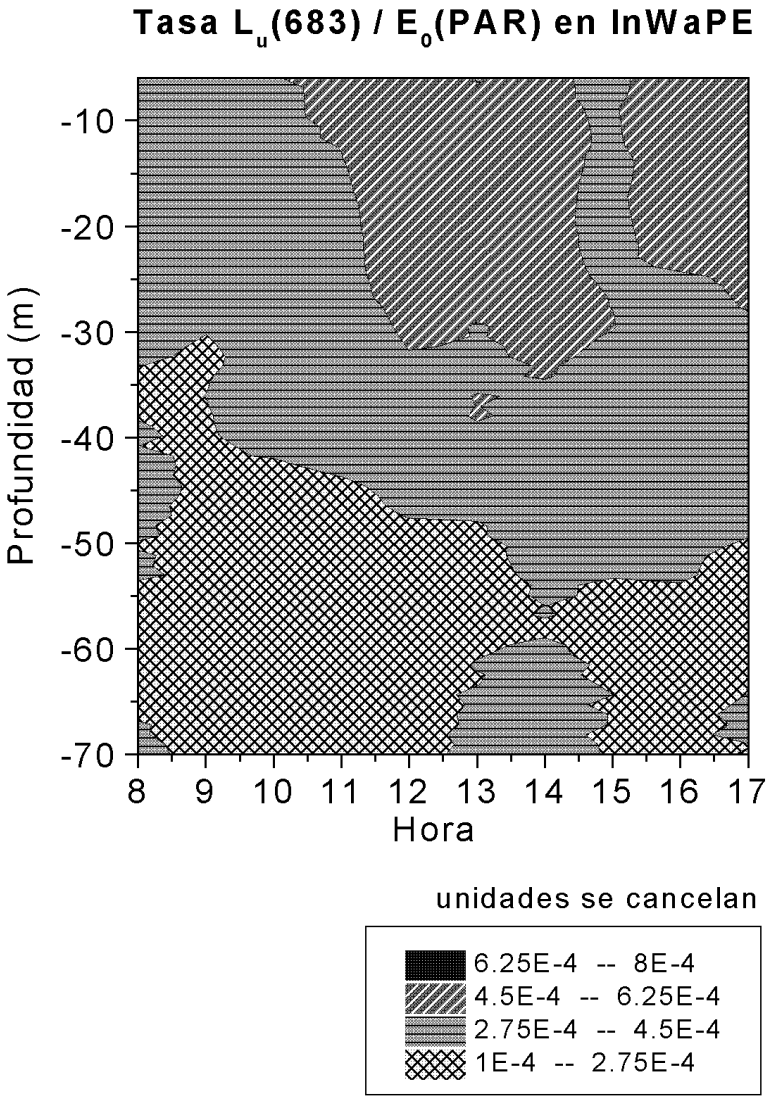


Figura 62. Distribución espacio-temporal de la razón Lu(683)/E_0(PAR) en InWaPE. La biomasa fitoplanctónica es mayor entre las 1100 y 1400. A las 1500 se reduce y a las 1600 retorna a la concentración previa.

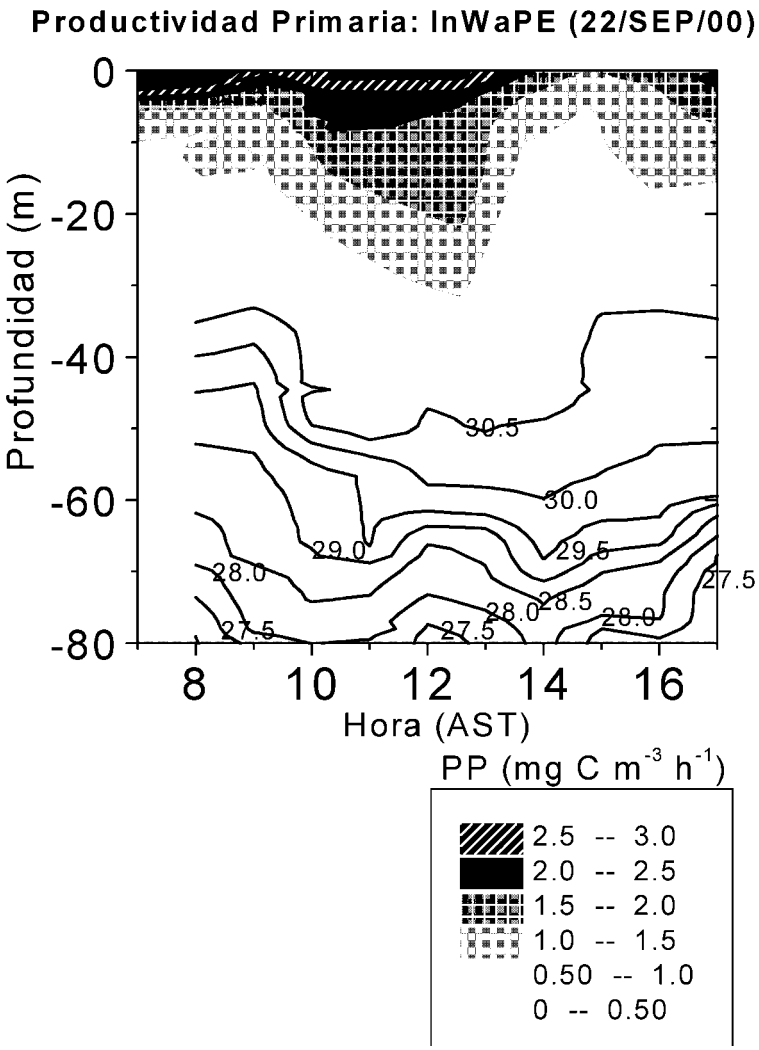


Figura 63. Distribución espacio-temporal de la productividad primaria en InWaPE superpuesta sobre los contornos de temperatura. Los contornos muestran una onda cuadrada y sobre esta la distribución de la PP mantiene una forma de V excepto entre las 1300 y 1600 cuando nubes y lluvias repentinas reducen la irradianza disponible para fotosíntesis.

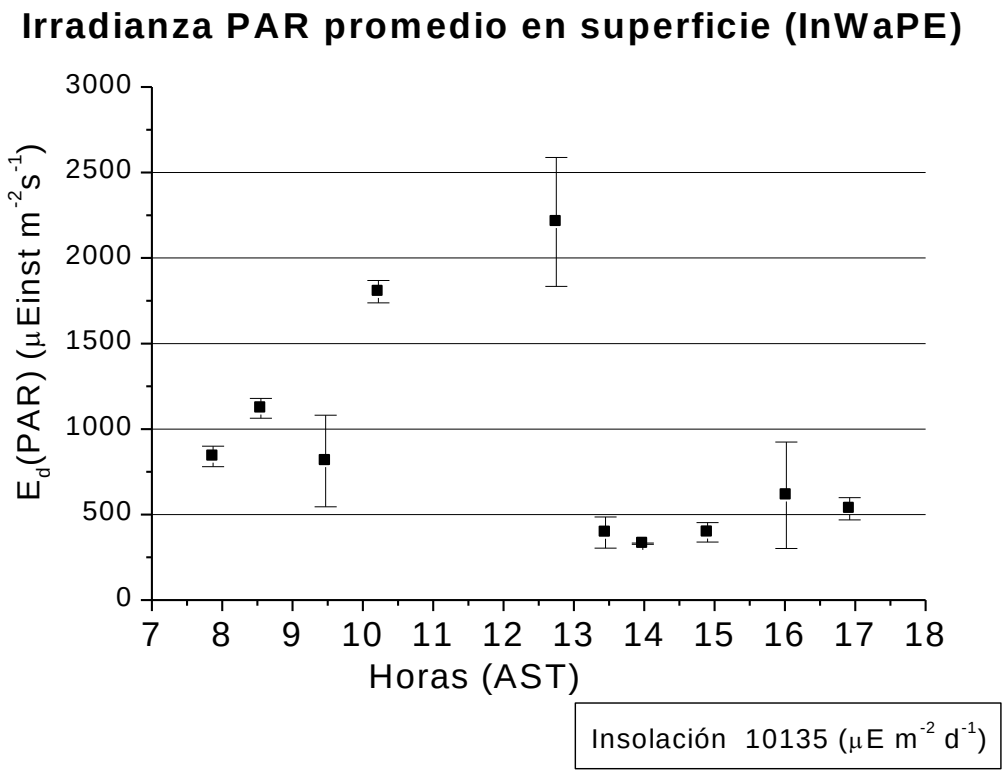


Figura 64. Irradianza PAR, E_d(PAR) sobre la superficie del mar en la estación InWaPE, el 22 de septiembre del 2000. A partir de las 1300 hay un descenso abrupto en la cantidad de luz disponible para fotosíntesis. A las 1400 es el mínimo de irradianza.

un aumento de la productividad primaria. Pero no superaron los valores de PP durante la cresta en horas de la mañana, cuando mayor irradianza iluminó el fitoplancton.

Si comparamos las Figuras 61, 62 y 63 observamos que la mayor productividad primaria ocurre cerca del mediodía, cuando tenemos una mayor acumulación de biomasa fitoplanctónica y mayor irradianza disponible. En ese momento estamos centrados en el valle de la onda interna. Estamos conscientes que no podemos adjudicar el aumento en PP sólo a la acumulación de biomasa por la onda interna, ya que no podemos separarla del aumento en irradianza que también contribuye a la PP. Otro aspecto que captó nuestra atención, fue la reducción de la biomasa a las 0900 y a las 1500. Muy cerca de esas horas fue cuando ocurrieron cambios abruptos en la profundidad de las isotermas. Es posible que durante esos momentos la turbulencia sea mayor y desintegre los parches de clorofila-a, pero es muy difícil adjudicar sólo a la onda interna la distribución de biomasa observada. La localización de nuestra estación fuera de la plataforma, no excluye que el aumento en biomasa lo haya provocado la advección de agua de la plataforma con mayor contenido de clorofila-a. El Río Añasco aporta una gran cantidad de nutrientes a finales de septiembre y puede aumentar considerablemente la concentración de clorofila-a. La misma corriente hacia el oeste que causa el hundimiento de las isotermas, es la misma que puede estar trayendo agua con mayor clorofila-a de la plataforma.

El principal hallazgo del crucero InWaPE fue el descubrimiento de una onda interna no-lineal de 25 m de amplitud generada por la interacción de la marea interna con el veril o generada en el propio veril por corrientes perpendiculares a éste. El desplazamiento vertical de las isotermas provocado por la onda, es capaz de desplazar verticalmente el pico de clorofila y alterar su forma. Demostramos que el perfil de clorofila-a cerca del veril en aguas profundas (~ 400 m) puede cambiar mucho en pocas horas y que asumir un perfil constante en aguas oceánicas cerca de la isla puede ser desastroso. Este crucero no pudo determinar con certeza que los

cambios en productividad primaria fueron provocados por la onda interna, pero tampoco descartan esa posibilidad.

La presencia de ondas internas en el oeste de Puerto Rico parece bastante común y no puede ser descartada su posible interacción con procesos biológicos en el veril y en la plataforma. En el 1975, perfiles con batitermógrafos en las afueras de Punta Higüero, Rincón, ya muestran cambios en la profundidad del termoclino entre 25 y 50 metros (Wood et al., 1975). En aquel momento se comenzaba a conocer la existencia de olas internas en los océanos y los autores no le prestaron atención a este aspecto.

5.3.2 Crucero 24 horas en la estación CaTS

El éxito que tuvimos en InWaPE de encontrar actividad de ondas internas sustentado sólo en la predicción astronómica nos llevó a seleccionar otra fecha donde se cumplieran condiciones similares. Por esto, la serial CaTS de enero 12 del 2000 se extendió por 12 horas (0700-1400 AST) con el propósito de observar la respuesta de la biomasa del fitoplancton, producción primaria, nutrientes y propiedades ópticas al paso de la marea interna semidiurna. Dos días antes (10 enero 2001) la marea barotrópica presentaba un rango extremo, ya que coincidían el *Syzygy*, perigeo y declinación lunar extrema (Figura 65). Estas condiciones provocarían corrientes más fuertes que al interaccionar con la plataforma serían capaces de generar una marea interna de gran amplitud. Siete días más tarde (17 enero 2001) se esperaba una actividad acrecentada de seiches en La Parguera. Pero esto no sucedió, la actividad de seiches de mayor energía se registró el 11 de enero (Figura 66), día en que visitamos la estación CaTS.

Los perfiles de XBT hasta 400 m de profundidad revelan oscilaciones en las isotermas debido al paso de la marea interna en profundidades mayores de 120 m. Las isotermas entre los 75 hasta 100 m de profundidad (24 C-26 C) que marcan la región del termoclino oscilan muy poco si las comparamos con las registradas en la estación ADCP1 en el Canal de la Mona (Figura 67). Si combinamos los datos de XBT con los de CTD podemos aumentar la resolución temporal pero encontramos lo mismo (Figura 68), el termoclino oscila tan sólo 8 metros. La isoterma de 24.5 C muestra una oscilación con una altura pico a valle entre 18-20 m. Las isotermas entre 22° C y 25° C contenidas dentro de los 140 m y 200 m de profundidad se encuentran a una profundidad mayor a las 1100 y alcanzan su menor profundidad a las 1730. Entre cresta y valle hay un periodo aproximado de 6.5 horas. Se observan oscilaciones con una altura aproximada de 25 m.

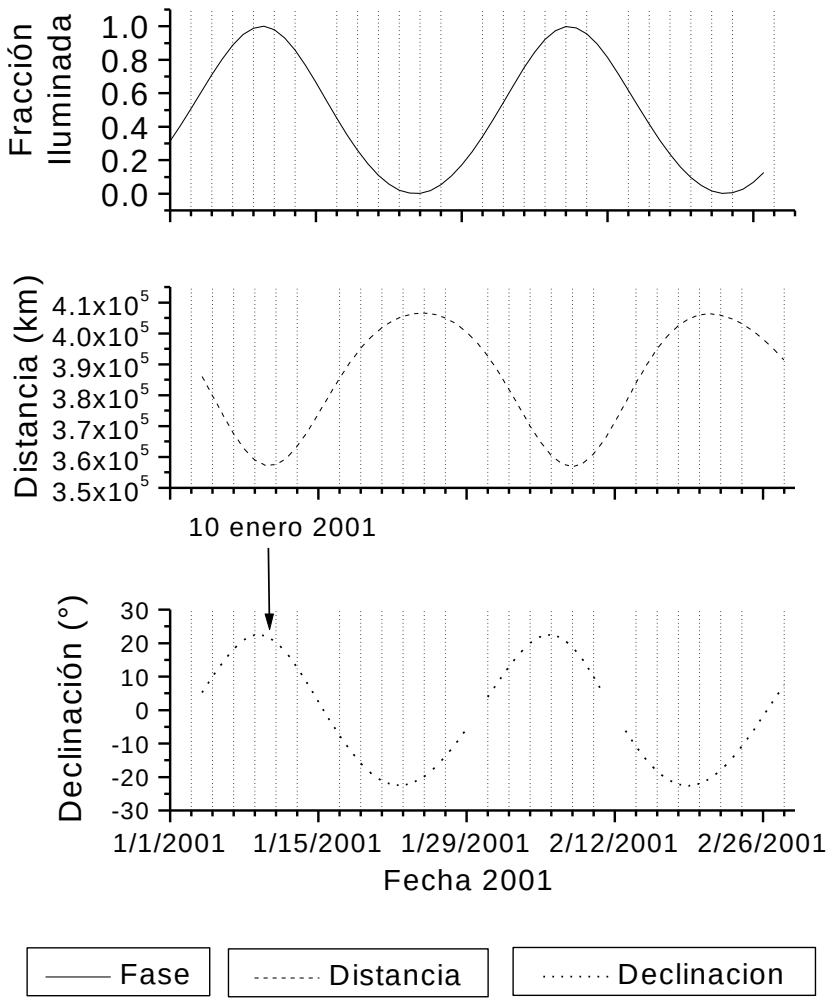


Figura 65. Condiciones astronómicas favorables durante la visita a la estación CaTS, el 11 de enero del 2001. El 10 de enero coincide la luna llena (línea continua), perigeo (línea entrecortada) y la declinación extrema (línea punteada).

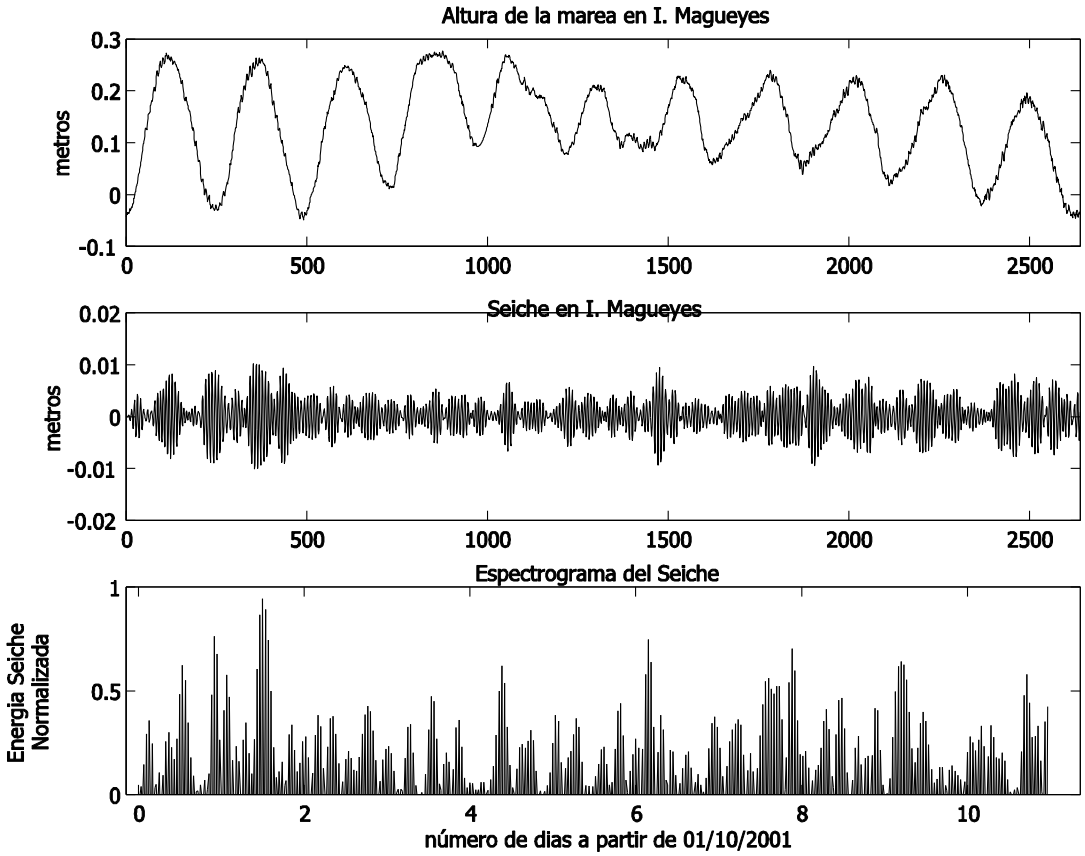


Figura 66. Altura de la marea, altura del seiche y el espectrograma del seiche. El día 11 de enero cerca del mediodía (1.5 días después del 10 de enero) la actividad de seiches fue más alta que la del 17 de enero del 2001 (7 días después del 10 de enero). La gráfica consiste de 2640 medidas del nivel de agua en la estación de mareas en Isla Magueyes. La altura se registró cada 6 minutos.

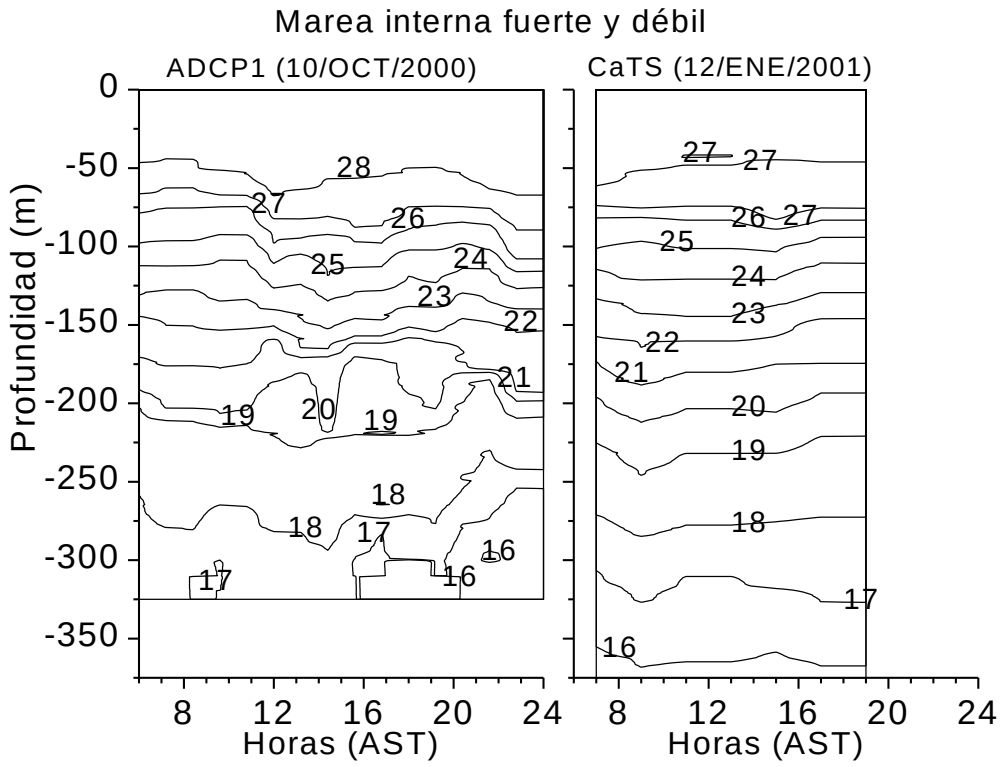


Figura 67. Marea interna fuerte en ADCP1 versus la marea interna en CaTS. Los dos recuadros tienen escalas idénticas. Los contornos representan las isotermas (°C) y su desplazamiento vertical provocados por el paso de la marea interna.

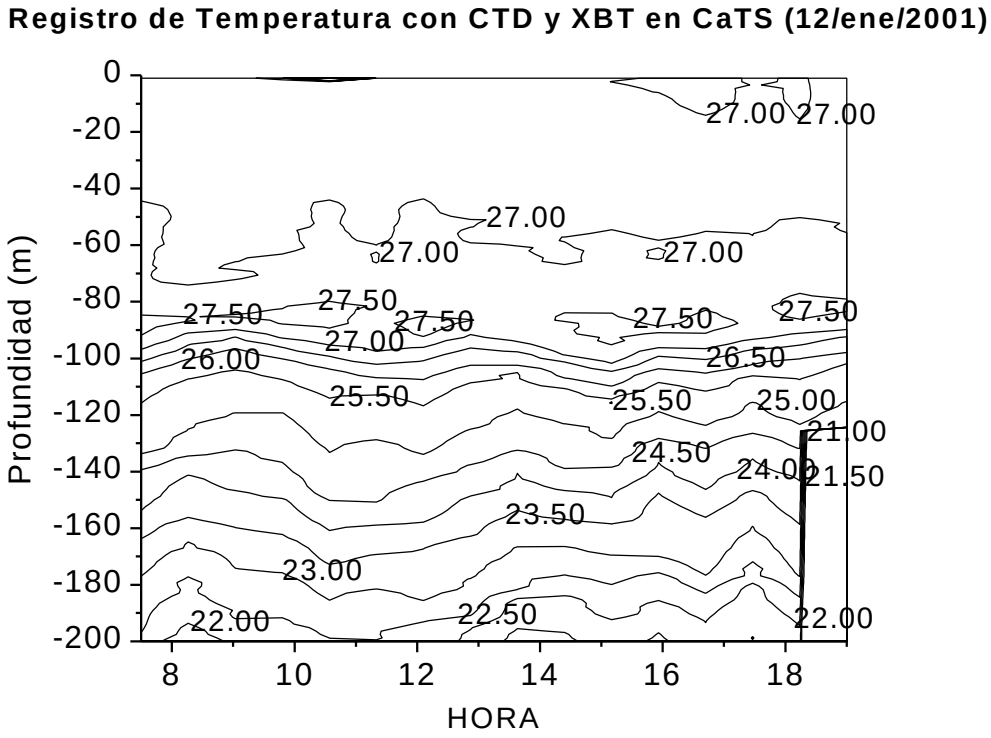


Figura 68. Contornos de temperatura generados con los perfiles del CTD y XBT hasta 200 m de profundidad en la estación serial CaTS el 12 de enero del 2001. El termoclino se localiza alrededor de los 100 m de profundidad. Se observa una inversión en temperatura debido al mayor enfriamiento de la capa mixta (0-60 m). El termoclino se desplaza verticalmente muy poco. Las isotermas de 26.5 C muestran un desplazamiento de sólo 8 metros. La isoterma de 24.5 C muestra una oscilación con una altura pico a valle entre 18-20 m. Las isotermas entre 22 y 25 C contenidas dentro de los 140 y 200 m de profundidad se encuentran a una profundidad mayor a las 11:00 y alcanzan su menor profundidad a las 17:30. Se observan oscilaciones con una altura aproximada de 25 m. La Figura presenta un artefacto (contornos se apiñan) en el extremo inferior derecho, cerca de las 1800, por la ausencia de datos entre 130 y 200 m de profundidad.

El picnoclino está entre los 90-100 m de profundidad y se desplaza bien poco verticalmente (Figura 69). Las isopicnas a profundidades mayores de 120 m muestran un valle a las 1150 y un pico a las 1715 y su altura cresta-valle fluctúa entre los 25 a 30 m. La marea interna es de carácter semidiurno (T=12 h) mientras que el registro de altura de la marea barotrópica en Isla Magueyes es diurno (T=24 h) y no está en fase con ésta (Figura 70).

La distribución de biomasa se aprecia usando los datos de fluorescencia (Figura 71). Hay mayor concentración de fitoplancton entre los 70 y 90 m de profundidad. La distribución de biomasa sobre el picnoclino permanece constante durante todo el día y no se desplaza verticalmente aunque alrededor de los 120 m de profundidad se observan parches. Registrando la fluorescencia natural durante el día podemos determinar los cambios en producción primaria (Figura 72). Se mantiene el patrón-V similar al que observamos en InWaPE. Un parche de alta producción esta localizado entre 40 m y 80 m de profundidad. Los cambios en producción se deben al ciclo diurno de la luz y no al paso de la marea interna.

Este crucero revela que el mayor efecto de la marea interna ocurrió por debajo de los 120 m de profundidad y por tanto no desplazó verticalmente el máximo profundo de clorofila que se encontraba a 80 m de profundidad. Tampoco agregó el fitoplancton en parches horizontales como se había observado en otros cruceros (InWaPE y ADCP1). La poca oscilación del picnoclino no fue suficiente para impactar la distribución de biomasa y alterar la producción primaria. Dado que las oscilaciones de altura mayor de 20 m ocurrieron en el fondo de la capa fótica no tuvieron el impacto necesario para estimular la producción primaria.

Otro aspecto importante es que a pesar de que la marea barotrópica presentaba un rango extremo en altura y corrientes más fuertes, no generó ondas internas en el picnoclino.

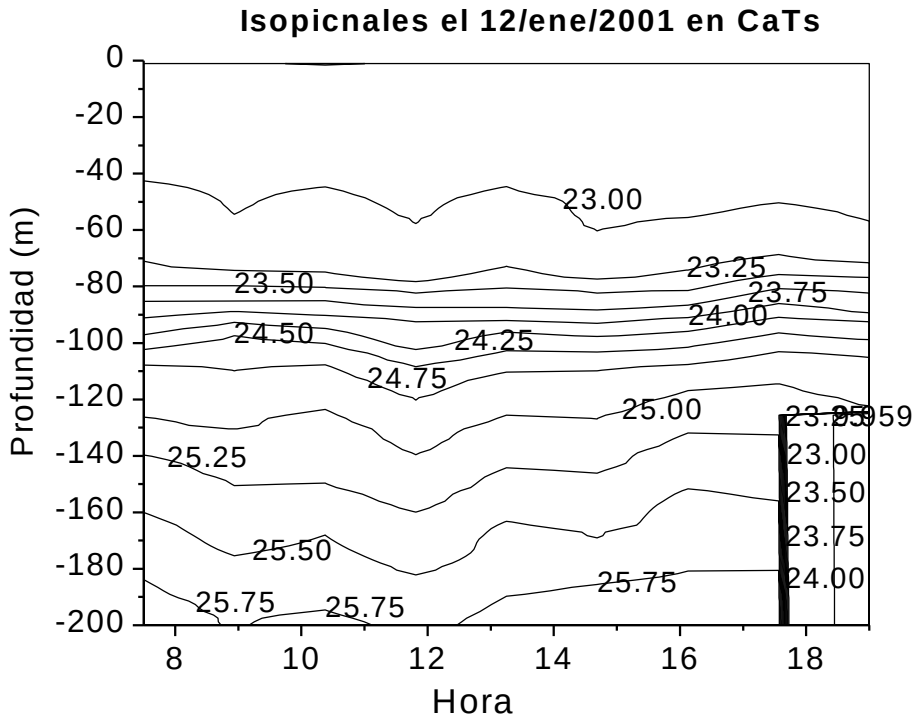


Figura 69. Valores de sigma-t en la estación CaTS. El picnoclino está entre los 90-100 m de profundidad. Las isopicnas en profundidades mayores de 120 m muestran un valle a las 1150 y un pico a las 1715 y su altura cresta-valle fluctúa entre los 25 a 30 m. La Figura presenta un artefacto (contornos se apiñan) en el extremo inferior derecho, cerca de las 1800, por la ausencia de datos entre 130 y 200 m de profundidad.

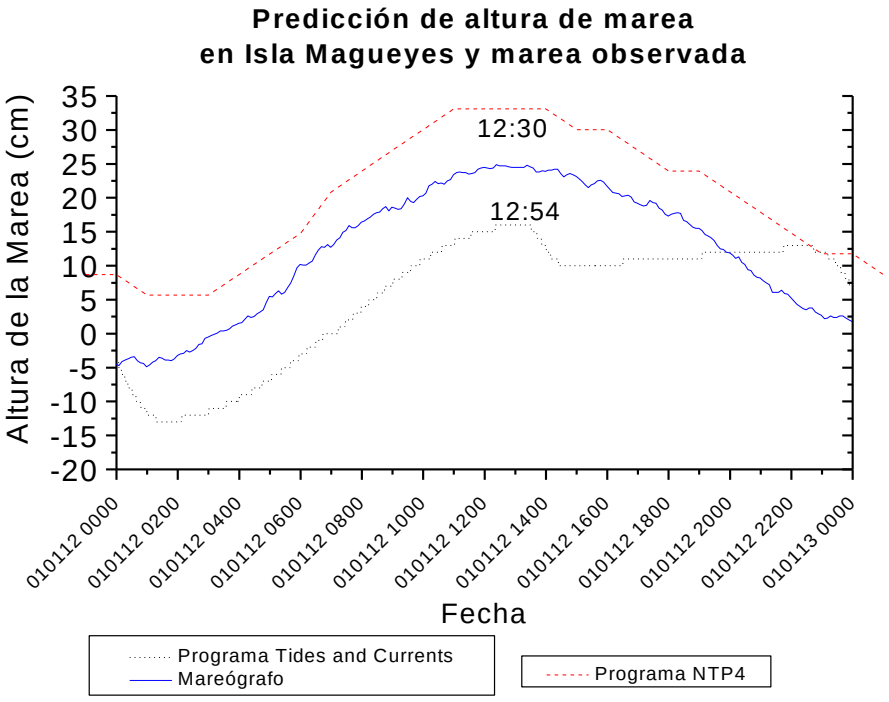


Figura 70. La predicción de altura de la marea en Isla Magueyes y la registrada por el mareógrafo cada 6 minutos. La actividad de seiches (T=50 min.) es mínima.

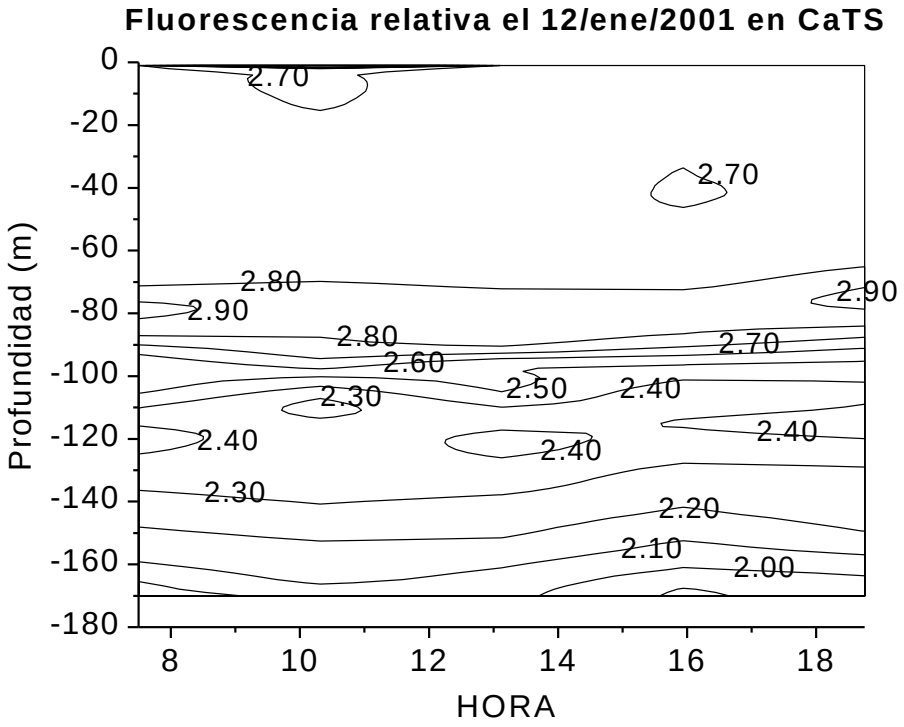


Figura 71. La distribución del fitoplancton en CaTS. Hay mayor concentración de fitoplancton entre los 70 y 90 m de profundidad. La distribución de biomasa sobre el picnoclino permanece constante durante todo el día pero a partir de los 120 m de profundidad se observan cambios.

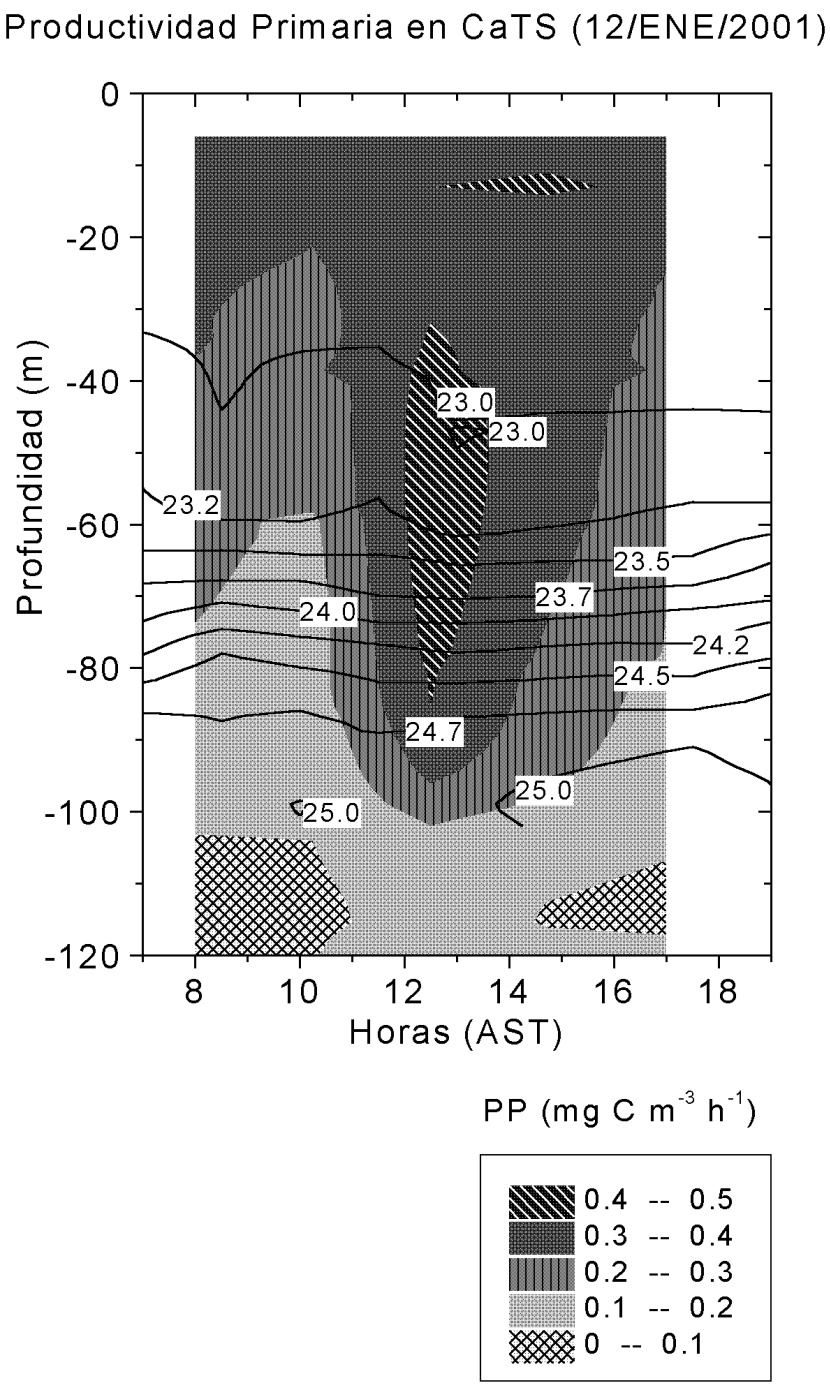


Figura 72. Productividad primaria medida en diferentes fases de la marea interna. Un parche de alta producción esta localizado entre los 40 m y 80 m de profundidad. Los cambios en producción se deben al ciclo diurno de la luz y no al paso de la marea interna.

mayores de 30 m como se han observado en el Canal de la Mona. Este crucero demostró que las condiciones astronómicas favorables no garantizan una actividad extrema de ondas internas en la capa eufótica. La profundidad del picnoclino tiene mucho peso en determinar si la marea interna va a impactar los estimados de producción primaria.

5.3.3 Crucero Mona Challenge (Estación ADCP1)

Este crucero fue de sólo dos días, del día 10 al 11 de octubre del 2000. Las fechas no corresponden a condiciones astronómicas favorables, el objetivo principal de este crucero era estudiar la distribución de zooplancton y recobrar el corrientómetro acústico que había sido desplegado en la estación ADCP1 desde finales de mayo del 2000. Aprovechamos la oportunidad y permanecimos en la estación cerca de 24 horas. Las condiciones del mar fueron excelentes, muy poco oleaje (olas < 1 m) y cielos despejados prevalecieron (nubosidad < 10%).

Las Figuras 73, 74 y 75 muestran el desplazamiento vertical de las isotermas por el paso de la marea interna junto con los componentes verticales y horizontales de la velocidad. Los vectores representan la corriente total (barotrópico + baroclínico). La marea interna es principalmente semidiurna, en la cual se superpone otra harmónica con periodo de 6 horas. Picos pronunciados en los estimados espectrales de las corrientes barotrópicas registradas en ADCP1 y en la Bahía de Añasco-Mayagüez corresponden a esas mismas frecuencias (Alfonso 1995, Rosario 2000). Las isopicnales que se apiñan alrededor de los 40 m de profundidad definen el picnoclino. Las isopicnales de 23.0 y 23.5 kg m^{-3} muestran una cresta a las 0718 y a las 1400 AST. El valle de la onda ocurre a las 1118 y a las 1636 AST. El intervalo de tiempo entre cada cresta fue de 6 horas y 42 minutos y entre los valles fue de 5 horas y 18 minutos. La isopicna de 24.5 kg m^{-3} muestra una altura cresta-valle de 25 metros. La cresta más alta ocurrió a las 0718 y el valle más profundo a las 1636 AST. El intervalo de tiempo entre la cresta y el valle fue de 9 horas y 18 minutos, pero se observa una pequeña depresión a las 1118 AST. La isopicna por encima y debajo de ésta (la de 24.0 y 25.0 kg m^{-3}) muestran más definido una depresión y joroba a las 1118 y 1400 AST, respectivamente. La superposición de la marea interna semidiurna y una harmónica con un periodo de 6

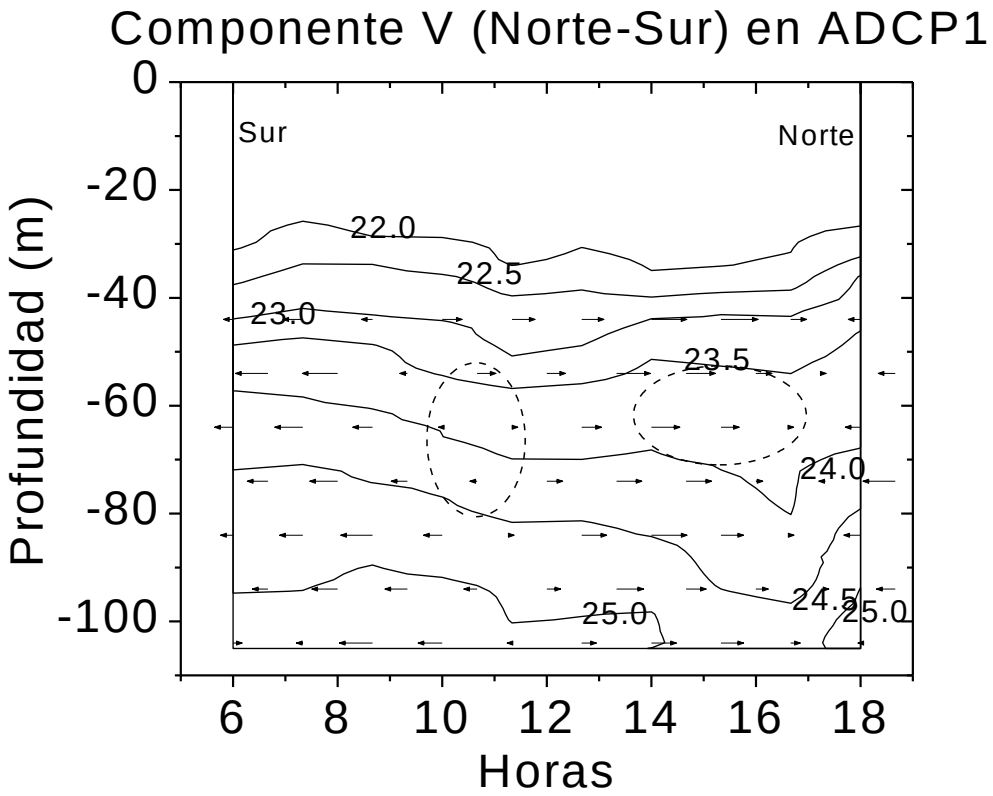


Figura 73. Desplazamientos verticales de las isopicnales provocado por el paso de la marea interna superpuesto sobre el componente V (norte-sur) de la velocidad horizontal. El picnoclino se localiza alrededor de los 40 m de profundidad. Norte es al lado derecho de la figura. La velocidad alcanzó una magnitud de 26 cm s^{-1}, a una profundidad de 44 m (1520 AST). Las elipses marcan las regiones donde el gradiente vertical de las velocidades (*vertical shear*) es mayor. La isopicnal de 24.5 kg m^{-3}, muestra una altura desde la cresta al valle de 26 metros. La cresta ocurrió a las 0718 y el valle más pronunciado ocurrió a las 1636 AST.

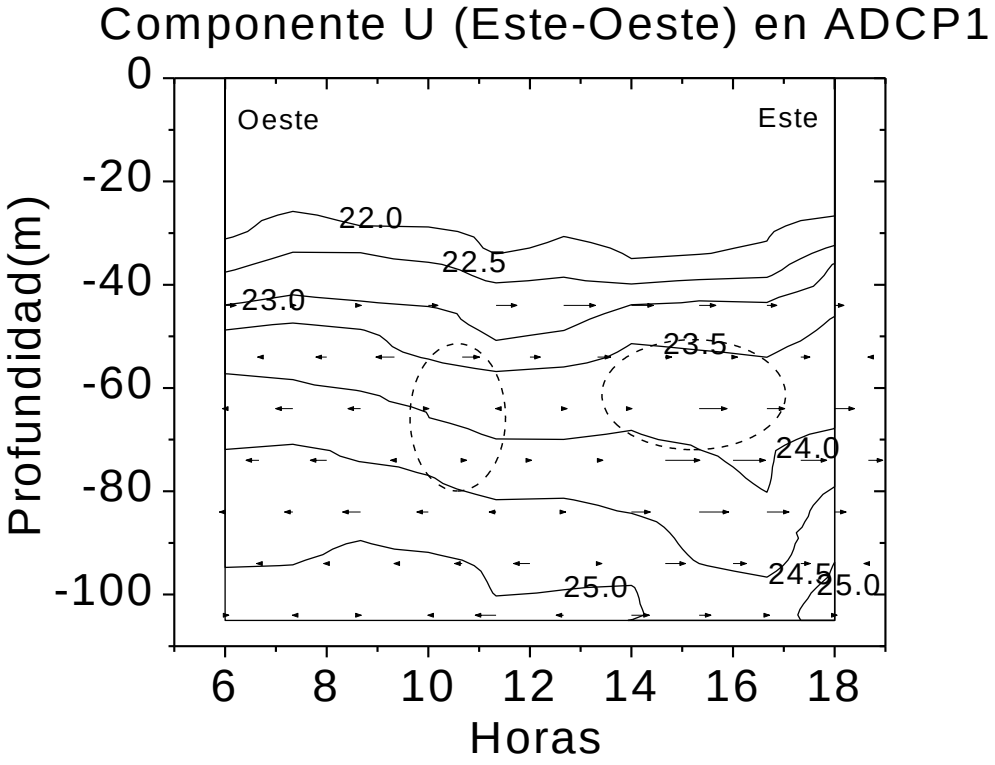


Figura 74. Desplazamientos verticales de las isopicnales superpuesto sobre el componente U (este-oeste) de la velocidad horizontal. El Este es al lado derecho de la figura. La magnitud máxima de la velocidad fue de 26 cm s^{-1} a una profundidad de 74 m (1520 AST). Las elipses delimitan la región de mayor gradiente vertical de la velocidad horizontal.

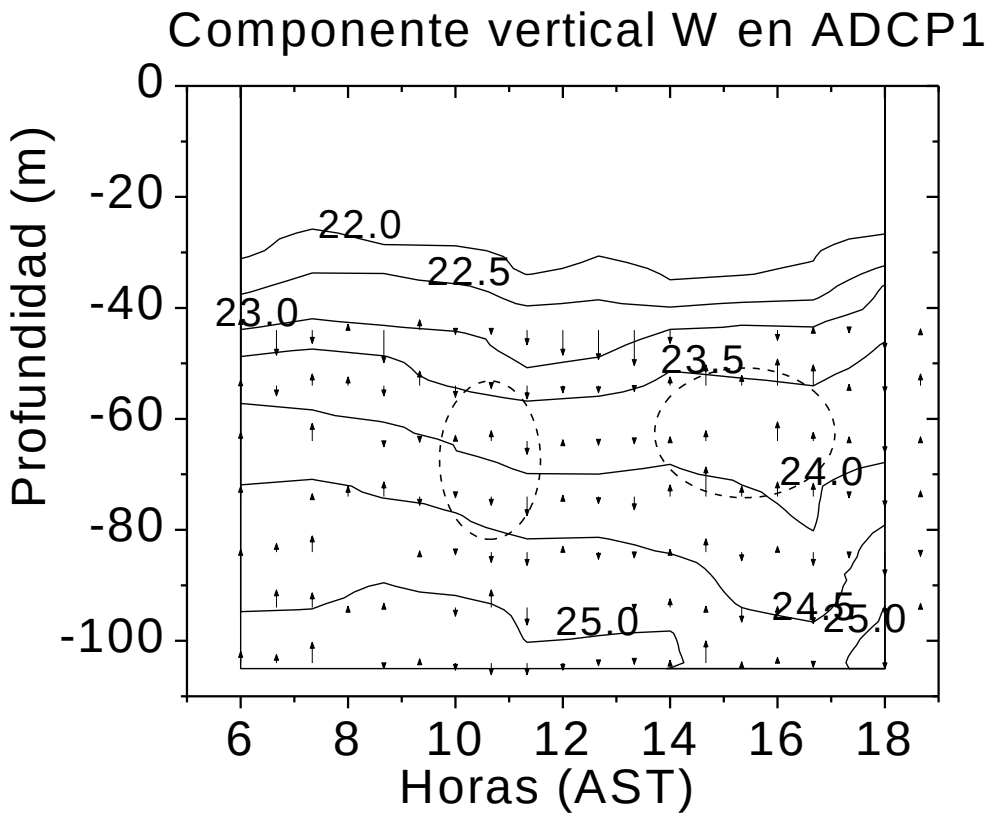


Figura 75. Desplazamiento vertical de las isopicnales superpuesto sobre el componente vertical de la velocidad. Las corrientes más fuertes fueron entre las 1400 y 1600 AST. La velocidad máxima fue de 2 cm s^{-1} (72 m h^{-1}) a una profundidad de 74 m (1440 AST).

horas puede explicar porque el valle de la isopicnal de 24.0 y 24.5 kg m^{-3} aparece 3 horas más tarde de lo esperado.

Los vectores de velocidad relativos a la fase de la onda son consistentes con una propagación de la marea interna desde el noreste hacia el suroeste a lo largo del Canal de Mona (Figuras 73 y 74) y con observaciones previas de la marea interna en el Pichincho (Bejarano, 1997) y de la marea barotrópica en ADCP1 (Rosario, 2000). Muy cerca del picnoclino, entre los 44 y 54 metros de profundidad, las velocidades verticales son más fuertes y consistentes (Figura 75).

El paso de la marea interna genera parches con mayor difusividad vertical turbulenta (Figura 76). Un parche de alta difusividad (> 4 x 10^{-3} m^2 s^{-1}) apareció a 67 m, entre las isopicnales de 23.0 y 25.0 kg m^{-3}. Un parche similar entre las 1400 y 1800 AST estaba localizado entre las isopicnales de 23.5 y 24.0 kg m^{-3}. El coeficiente más alto ocurrió a las 1518 AST (> 5 x 10^{-3} m^2 s^{-1}). Aparecieron valores altos de difusividad a las 1636 AST entre 90 y 100 m de profundidad. Los parches de alta difusividad preceden los valles profundos de la onda por 42 minutos y hasta por 78 minutos.

La concentración de clorofila-a por lo general mostró valores mas elevados por debajo de la profundidad del picnoclino (Figura 77). En toda la columna las concentraciones fueron menores en horas de la mañana. A las 1400 AST se formó un parche de alta concentración de clorofila-a. El parche cruza la región del picnoclino a las 1400 y a las 1730 AST. Concentraciones altas de clorofila-a precedieron el valle de la onda entre una a dos horas y permanecieron durante esa fase de la marea interna. Los parches de clorofila-a coinciden con las velocidades verticales máximas que se muestran en la Figura 78.

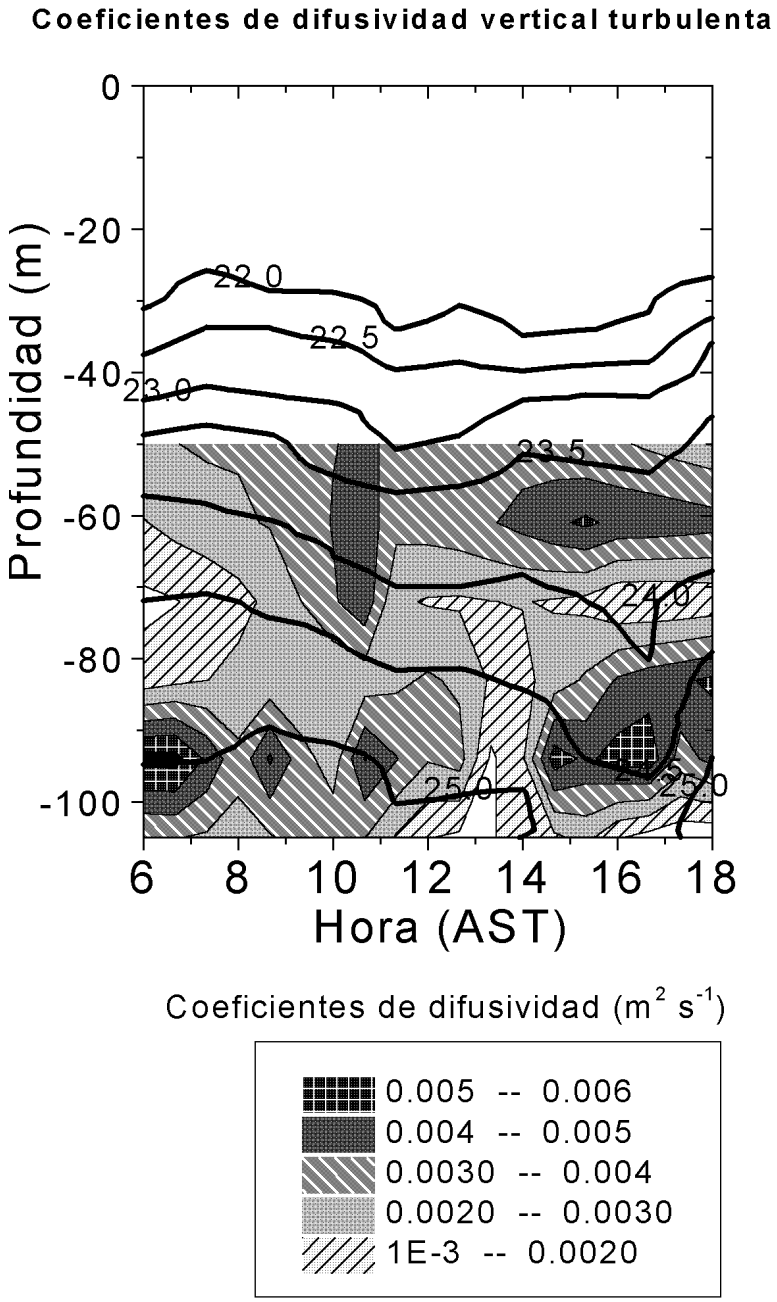


Figura 76. Coeficientes de difusividad turbulenta superpuestos sobre las líneas isopicnales. Entre la isopicnal de 23.0 y 25.0 kg m^{-3}, a una profundidad de 67 m, aparece un parche con valores altos del coeficiente (mayores de 4 x 10^{-3} m^{2} s^{-1}) a las 1036 AST. Un parche similar localizado entre la isopicnal de 23.5 y 24.0 kg m^{-3} se observó entre las 1400 y 1800 AST. El coeficiente más alto en 61 m ocurrió a las 1518 AST. Entre 90 y 100 m de profundidad los valores mas altos se observaron a las 1636 AST. Parches de alta difusividad preceden los valles más profundos de la onda por 42 minutos y hasta por 72 minutos.

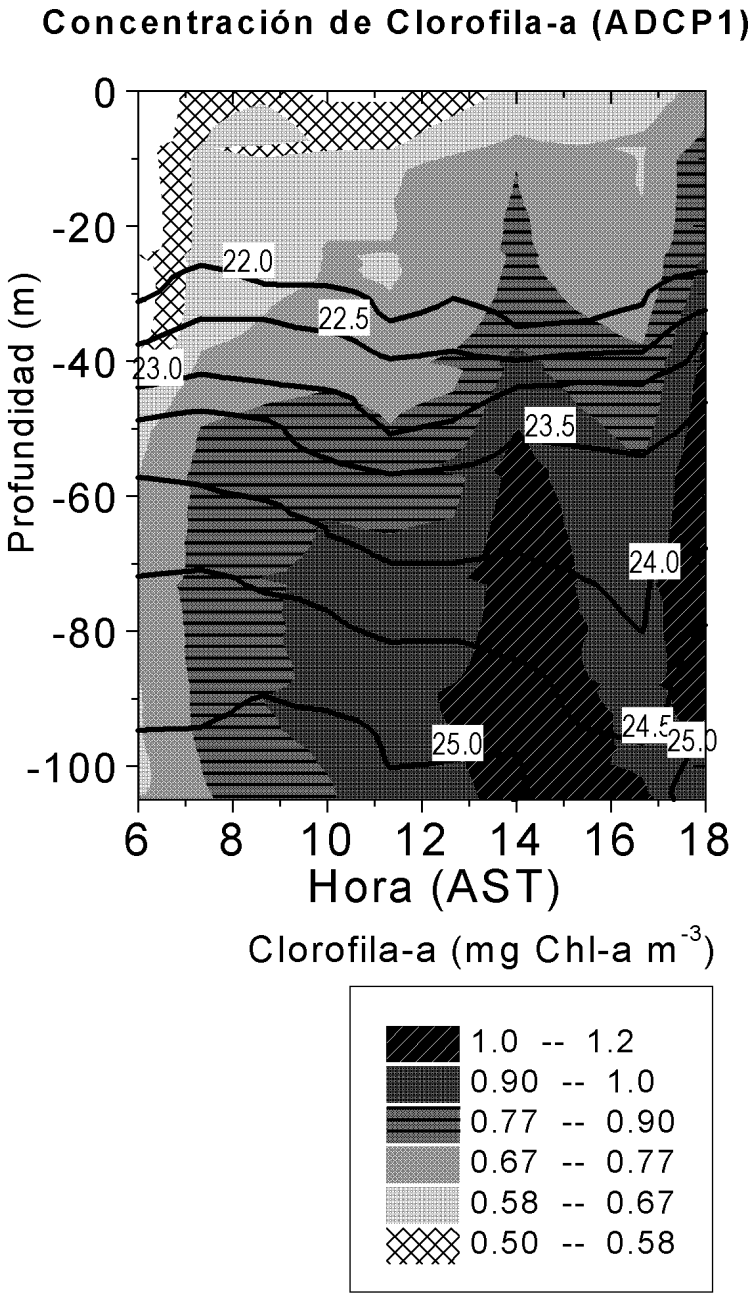


Figura 77. Concentración de clorofila-a registrada por el fluorómetro perfilador superpuesta sobre las isopicnales. Valores más altos fueron detectados por debajo del picnoclino (40 m). Durante la mañana los valores eran menores. A las 1400 AST se formó un parche de clorofila-a. El parche cruzó el picnoclino a las 1400 y a las 1730 AST. Valores altos de clorofila-a se observaron entre una hora a dos horas antes y durante el paso del valle de la marea interna.

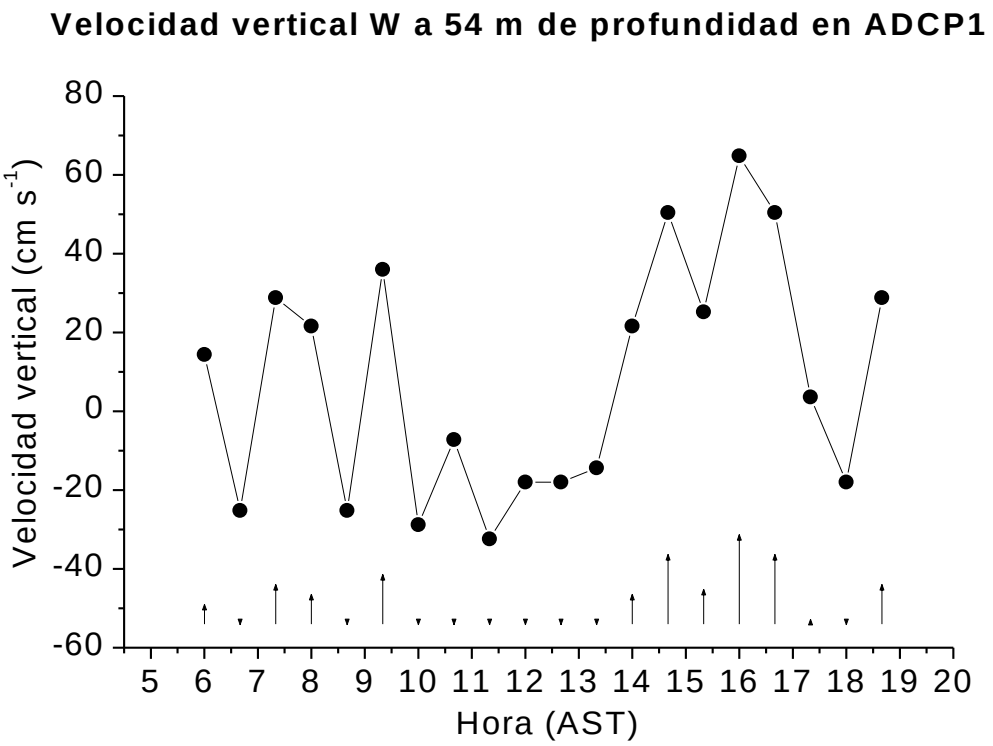


Figura 78. Velocidad vertical a 54 metros de profundidad. Las velocidades ascendentes más altas se registraron entre las 1400 y 1600 AST. La velocidad máxima de 65.4 m h^{-1} fue registrada a las 1600. La velocidad promedio fue de 40.5±20.7 m h^{-1}. Los vectores indican la dirección y magnitud relativa de la velocidad.

En la Figura 79 se muestra la productividad primaria (mg C m^{-3} h^{-1}) superpuesta sobre las isopicnales para observar el impacto de la marea interna sobre los estimados. La distribución espacio-temporal de la producción primaria no sigue el patrón-V que habíamos observado en el crucero InWaPE y CaTS 24-h. Valores altos de productividad no se observaron cerca del mediodía cuando la irradianza PAR era mayor sino que fueron desplazados hasta las 1533 AST. Parches de mayor producción estaban limitados a los primeros 20 m y a profundidades justo arriba y abajo del picnoclino (40 m). Los parches representan zonas donde la productividad primaria aumenta alrededor de unos 0.23 mg C m^{-3} h^{-1} por encima de los valores de fondo. Un parche estaba centrado a 42 m de profundidad a las 1050 AST. Un segundo parche más profundo, en 54 m, ocurrió a las 1102 AST. La productividad más alta cerca del picnoclino ocurrió a las 1533 AST, a una profundidad de 42 m. El parche más somero ocurrió a las 1542 AST, a una profundidad de 11 m. Todos los parches preceden el valle de la onda por menos de una hora y permanecen durante esa fase. Estamos seguros que los cambios en productividad no se deben a la reducción de la luz solar ya que cielos claros imperaron en todo momento y no hubo cambios dramáticos en la irradianza PAR (Figura 80).

Las medidas de fluorescencia natural en los primeros 5 metros están contaminadas por la luz directa del Sol o por fotones dispersados elásticamente procedentes de la banda de 683 nm y por lo tanto estimados de productividad a esa profundidad sobrestiman el valor real. El efecto del sombreado por el casco del barco se redujo al máximo ya que usamos una grúa que separaba al instrumento más de 5 metros del costado (estribor) del barco. El instrumento se lanzaba por estribor y el barco se orientaba para que el Sol siempre iluminara por ese costado.

Si comparamos la Figura 77 y la Figura 79, notamos que el parche de productividad aparece una hora después del parche de clorofila-a que se observó a las 1400 AST. Por lo tanto el aumento en producción no ocurre cuando aumenta la

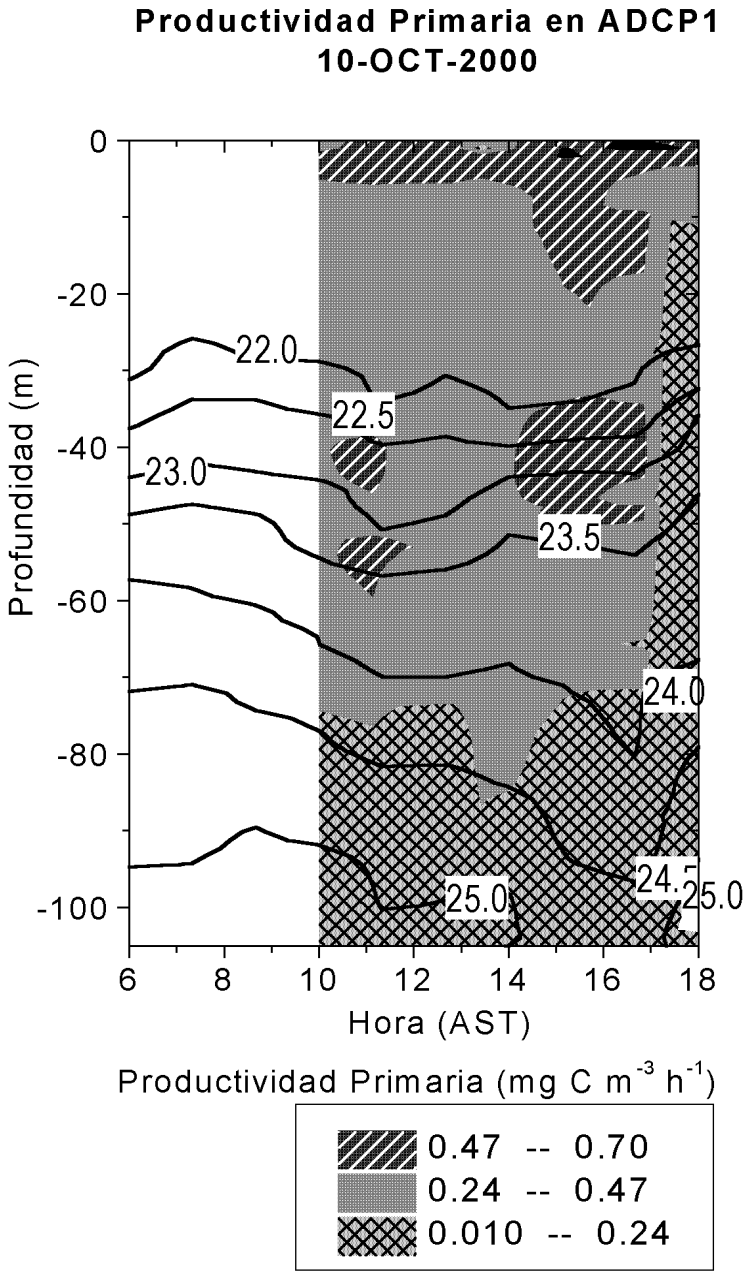


Figura 79. Productividad Primaria (mg C m^{-3} h^{-1}) superpuesta sobre las isopicnales. Parches de mayor producción estaban limitados a los primeros 20 m y a profundidades justo arriba y abajo del picnoclino (40 m). Un parche esta centrado en 42 m de profundidad a las 1050 AST. Un segundo parche mas profundo, 54 m, ocurrió a las 1102 AST. La productividad mas alta cerca del picnoclino ocurrió a las 1533 AST en una profundidad de 42 m. El parche más somero ocurrió a las 1542 AST a una profundidad de 11 m. Todos los parches preceden el valle de la onda por menos de 1 hora y permanecen durante esa fase.

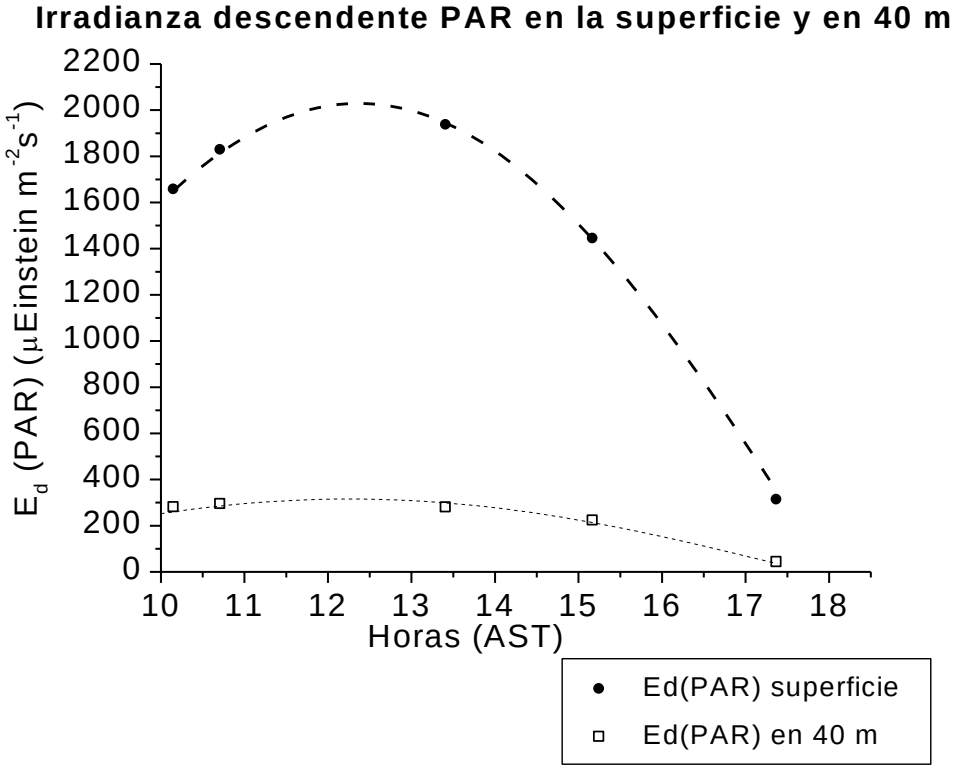


Figura 80. Irradianza descendente promedio medida en la cubierta del barco y a 40 m de profundidad. Una curva seno (línea punteada) se ajustó a las medidas (círculos y cuadrados). Durante el experimento la cubierta de nubes era menor del 10%.

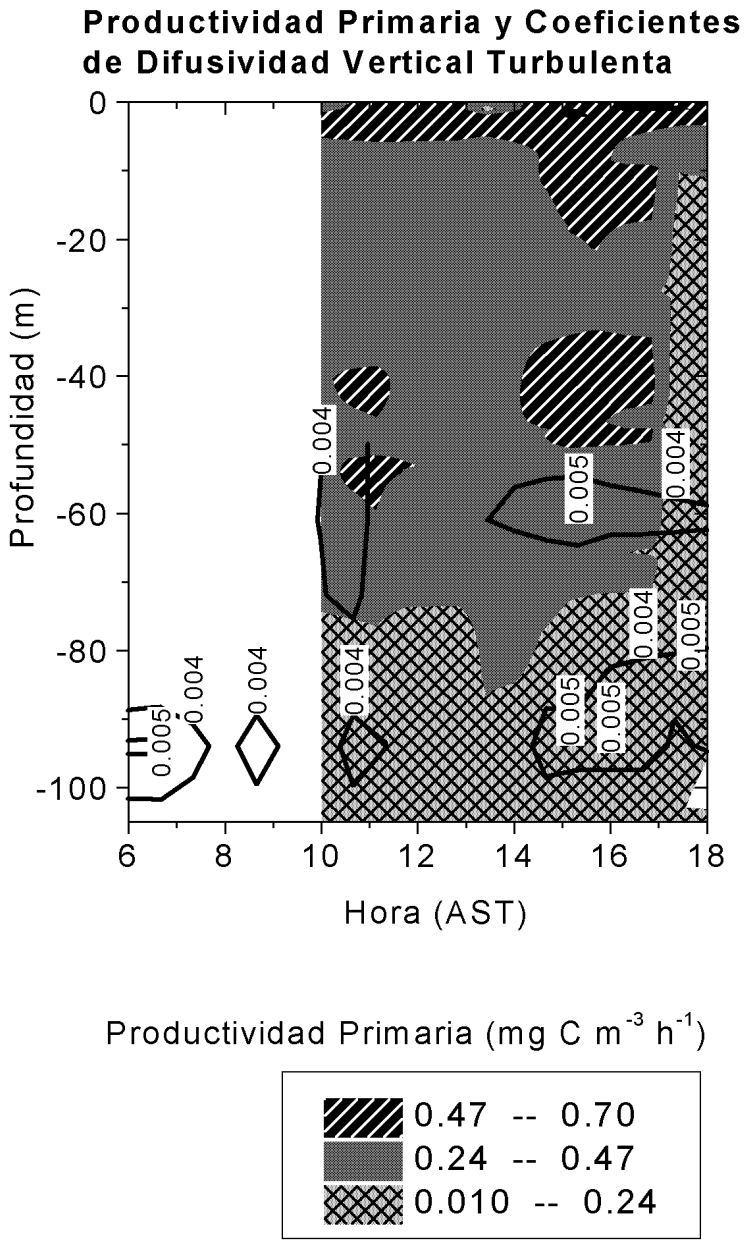


Figura 81. Productividad primaria superpuesta sobre los contornos del coeficiente de difusividad vertical turbulenta. Valores altos de productividad en 40 m corresponden a los parches con valores de difusividad mayores de 0.004 m^2 s^{-1} que están localizados en 60 m. Los parches representan zonas donde la PP aumenta unos 0.23 mg C m^{-3} h^{-1} por encima de los valores de fondo.

biomasa, sino más tarde. Por lo tanto debe responder a otro factor. En la Figura 81, la productividad primaria se superpuso sobre contornos del coeficiente de difusividad vertical. Los contornos identifican zonas donde el coeficiente es mayor de 0.004 m^2 s^{-1}. Los parches de mayor productividad se observaron justo cuando aparecen estas zonas de mayor difusividad vertical. Los parches de PP en 40 m aparecieron sobre las zonas de mayor difusividad que estaban localizadas en 60 m de profundidad. La relación entre PP y difusividad vertical se aprecia mejor en la Figura 82. Solo cuando el coeficiente de difusividad vertical supera el valor de 0.004 m^{-2} s^{-1}, es que notamos los aumentos en PP. Un incremento de $1x10^{-3}$ hasta $6.5x10^{-3}$ m^2s^{-1} en el coeficiente de difusividad provocó un incremento en productividad primaria de 0.05 mg C m^{-3} h^{-1}.

En resumen, nuestros resultados apuntan a que la productividad primaria sobre el picnoclino requiere dos condiciones. Primero, que el fitoplancton sea desplazado verticalmente a una región de mayor luz. Segundo, que haya un influjo de nutrientes. La segunda es más importante, ya que el fitoplancton en aguas claras (K_d(PAR)=0.04 m^{-1}) no está limitado por la luz, pero si lo está por nutrientes. La marea interna en ADCP1 demostró ser un mecanismo capaz de cumplir con las dos condiciones anteriores. Previo a la llegada de la cresta, el fuerte componente vertical desplazó el fitoplancton a las capas superiores donde había más luz disponible. Un poco más tarde, las altas velocidades horizontales en la cresta y el desarrollo de un gradiente vertical pronunciado generan la inestabilidad K-H y la reducción del número de Richardson. Esto provoca el aumento en difusividad vertical y el influjo de nutrientes por encima del picnoclino. Si la inestabilidad es suficientemente grande, la cresta se derrumba y se erosiona el picnoclino. Facilitando el paso de los nutrientes. La Figura 83 presenta una recreación de lo que pudo haber sucedido en ADCP1.

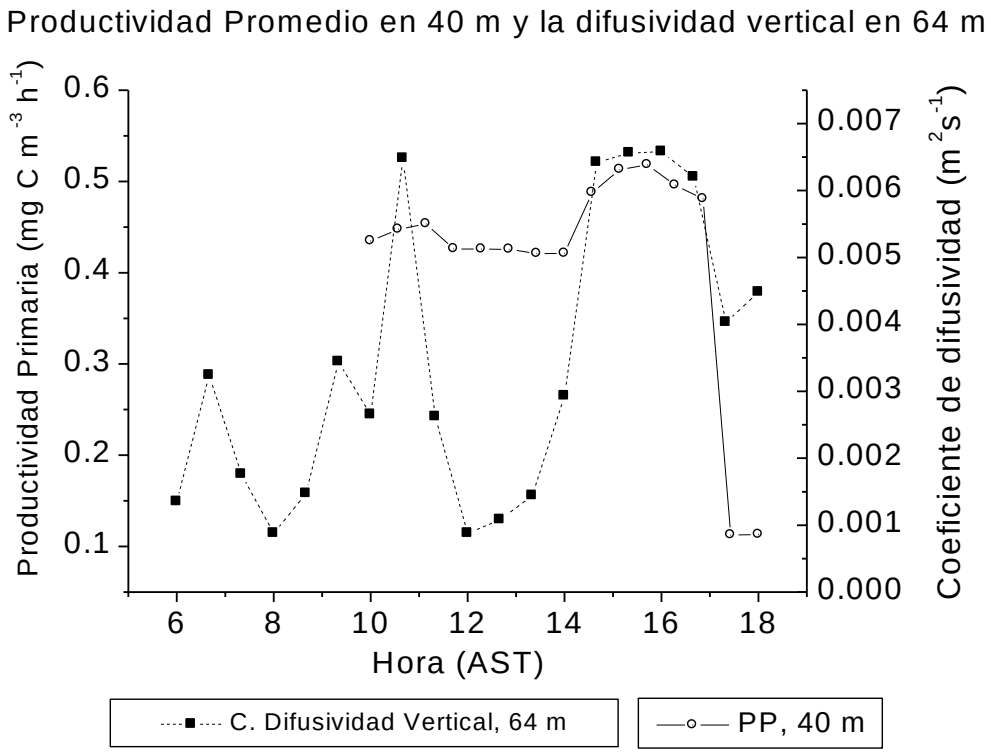


Figura 82. Productividad primaria en 40 m y el coeficiente de difusividad vertical turbulenta en 64 m de profundidad. Un incremento de $1x10^{-3}$ hasta $6.5x10^{-3}$ m^2s^{-1} en el coeficiente de difusividad provocó un incremento en producción primaria de 0.05 mg C m^{-3} h^{-1}.

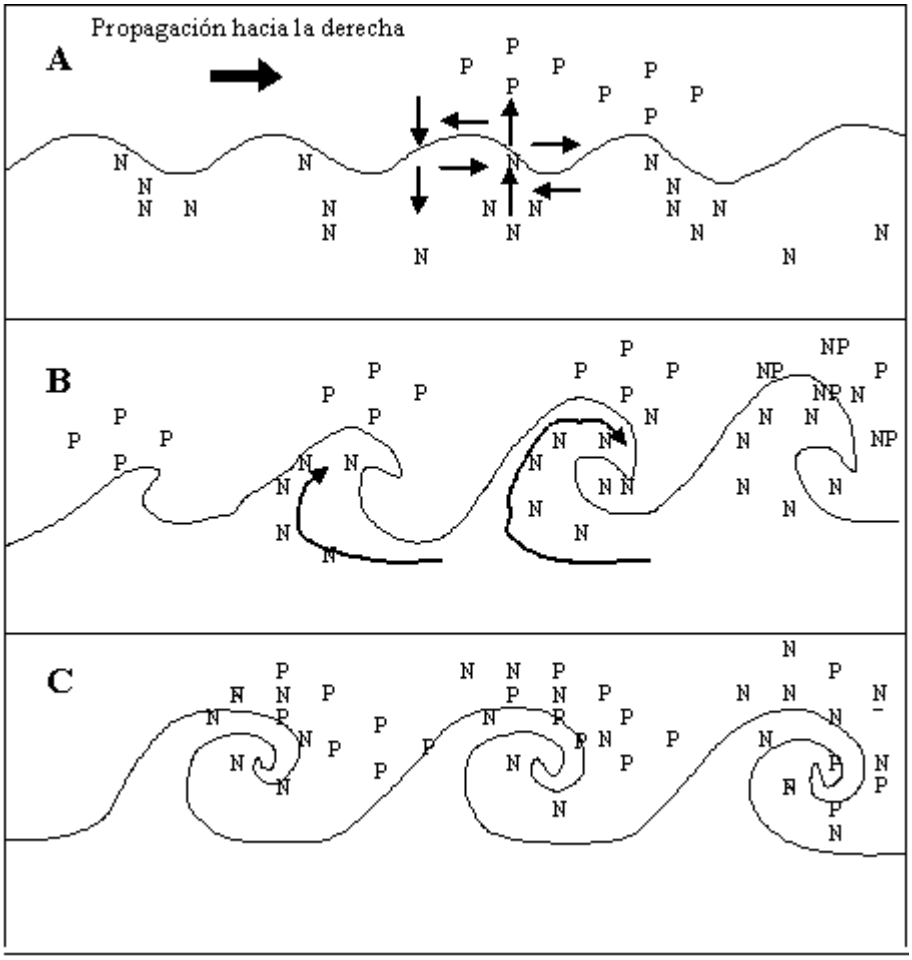


Figura 83. Desarrollo de la inestabilidad Kelvin-Helmholtz y la difusividad de nutrientes. (Cuadro A) Marea interna se propaga hacia la derecha a lo largo del picnoclino. Capa superior contiene mayor concentración de fitoplancton (P) muy cerca de la cresta donde la velocidad es ascendente. Capa inferior es rica en nutrientes (N). (Cuadro B) Justo después de la cresta comienza el desarrollo de la inestabilidad K-H y comienza el influjo de nutrientes y fitoplancton hacia la capa superior. (Cuadro C) Al momento de mayor turbulencia la concentración de nutrientes es lo suficientemente alta para fertilizar el fitoplancton y aumentar la producción primaria.

5.3.4 Discusión de los hallazgos de los cruceros: InWaPE, Mona Challenge, CaTS 24-horas y sus implicaciones

Los cruceros demostraron que son necesarias las condiciones astronómicas junto con una estratificación favorable para la generación de la marea interna. Corrientes barotrópicas fuertes no son suficientes para generar la marea interna. La estratificación en el Mar Caribe responde a la influencia de las descargas del Río Orinoco y el Rió Amazonas. Alrededor de Puerto Rico los cambios en densidad más importantes asociados a estos ríos ocurren cerca de abril y de octubre. Esto provoca que aumente la frecuencia B-V y el picnoclino ascienda al medio de la capa eufótica (Figura 84). El apéndice D explica en detalle como controlan los cambios en B-V la generación de la marea interna. Abril y octubre son los únicos dos meses cuando los valores altos de la frecuencia B-V alcanzan los 20 m de profundidad. Eso explica porque en el crucero InWaPE (22-septiembre-2000) y Mona Challenge (ADCP1, 10-octubre-2000) encontramos a poca profundidad ondas internas con alturas de 25 m que fueron capaces de cambiar la distribución vertical y horizontal del fitoplancton. Por esa misma razón cuando fuimos a la estación CaTS encontramos poca actividad de la marea interna en la capa eufótica. El único crucero que pudo detectar cambios en producción primaria debido al paso de la marea interna fue *Mona Challenge*. La pregunta que debemos hacernos es porque sólo pudimos verlo en ADCP1 y que condiciones imperaron allí, que no se cumplieron en las otras dos estaciones.

La estación ADCP1 esta localizada en el medio del Canal de la Mona en aguas oceánicas muy claras, con poco contenido de clorofila-a. Por lo tanto la mayor concentración de clorofila-a en ADCP1 estaba confinada al máximo profundo de clorofila-a (MPC) (Figura 85). En ADCP1 el MPC estaba situado por debajo del picnoclino pero esto no es común. En las aguas tropicales el MPC por lo general se sitúa por encima del picnoclino. Este no fue el caso de InWaPE, el aporte de nutrientes por el Río Añasco en septiembre aumentan la concentraciones de clorofila-a en las aguas cercanas a la costa.

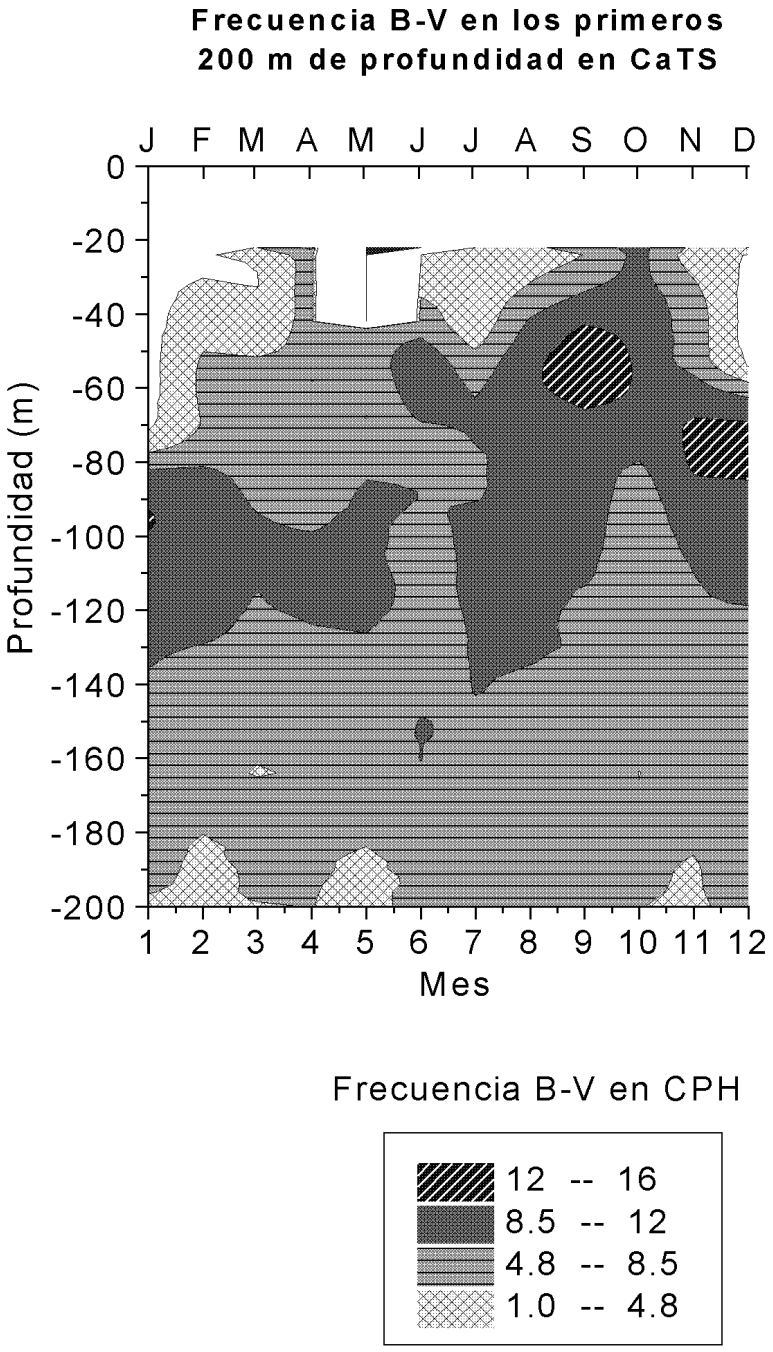


Figura 84. Frecuencias Brunt-Väisällä entre 10 m y 200 m de profundidad en la estación CaTS. De agosto a noviembre los valores de B-V superan los 8 CPH en los primeros 60 m de profundidad. En abril y octubre los valores altos de B-V alcanzan los 20 m de profundidad. En enero es cuando más profundo se encuentran.

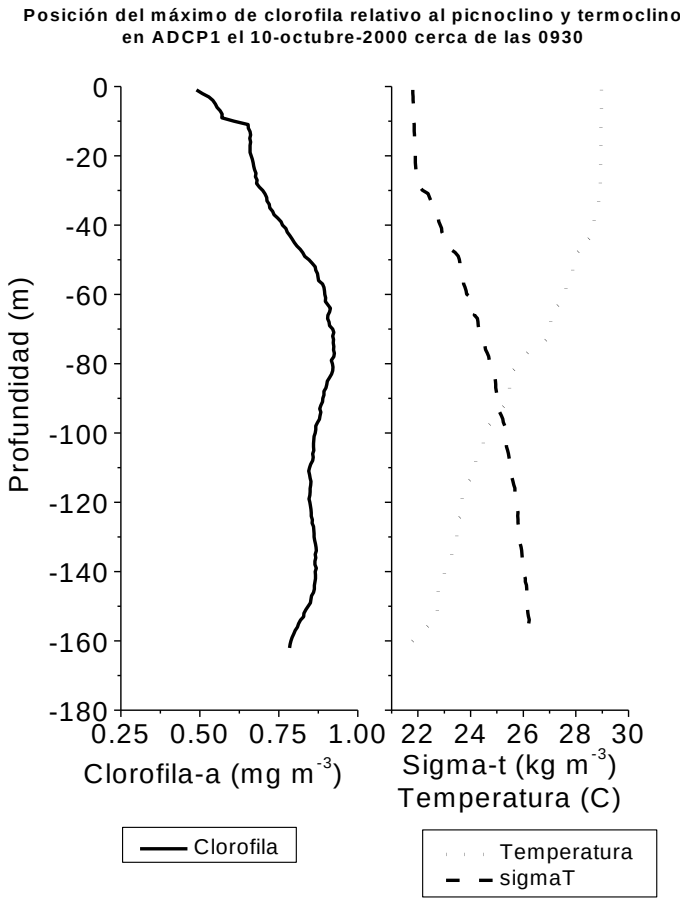


Figura 85. Posición del máximo profundo de clorofila-a (MPC) en ADCP1 relativo a la posición del picnoclino. El picnoclino se localiza cerca de 30 m de profundidad y el pico máximo de clorofila-a cerca de los 80 m. Esto no es lo que comúnmente se observa en los mares tropicales.

Por eso en InWaPE las concentraciones de clorofila-a eran muy altas a tan sólo 20 m de profundidad.

En ADCP1 la posición del picnoclino relativo al DCM favorece el desarrollo de una capa superior que contiene poca clorofila-a y nutrientes, pero donde abunda la luz. Esta capa será poco productiva. También se desarrolla una capa inferior con mucha clorofila-a, mayor cantidad de nutrientes y poca luz. Las condiciones presentes en la capa superior facilitan que pequeños cambios en productividad puedan ser detectados fácilmente mediante cambios en fluorescencia natural. Esto es similar a una señal que puede ser detectada fácilmente porque el ruido se reduce. La erosión del picnoclino por la turbulencia generada por la marea interna puede exportar clorofila-a y nutrientes a la capa superior con mayor iluminación. Este proceso puede alterar la productividad primaria significativamente y aumentar la fluorescencia natural. Pero tenemos que preguntarnos: ¿Por qué no observamos lo mismo en InWaPE? La turbulencia generada por la interacción de la marea interna con el veril tiene que ser mayor en InWaPE. Hay varios factores que pudieron contribuir a que no detectáramos allí cambios en productividad primaria inducidos por la onda interna. Es probable que el factor principal sea la alta concentración de clorofila-a por encima del picnoclino (Figura 86). Esa biomasa bien iluminada por el Sol estaba irradiando mucha fluorescencia natural. El aporte de nutrientes por la marea interna fue utilizado inmediatamente por el fitoplancton y cambios pequeños en fluorescencia natural no podían ser detectados tan fácilmente como ocurrió en ADCP1. Otra posibilidad es que el fitoplancton en InWaPE no estuviera tan limitado de nutrientes ya que en septiembre el Río Añasco y Yagüez aportan gran cantidad de éstos a las aguas costeras (Gilbes et al., 1996).

Pero otra pregunta que tenemos que hacernos es: ¿Cómo pudo mantenerse el máximo de clorofila por debajo del picnoclino en ADCP1? Esto es difícil de contestar pero algo que puede darnos luz al respecto es lo que se muestra en la

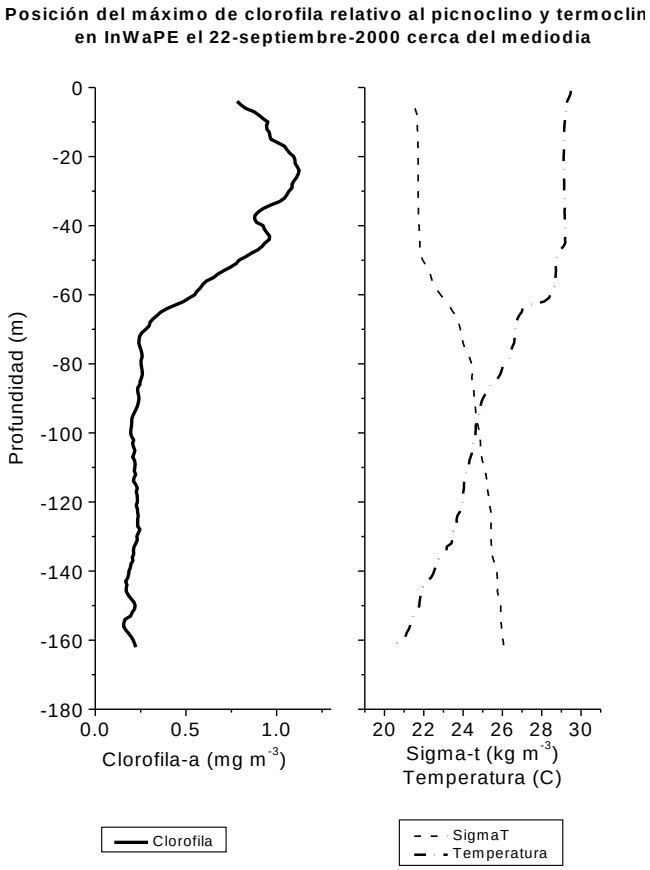


Figura 86. Posición del máximo profundo de clorofila-a (MPC) en InWaPE relativo a la posición del picnoclino. El picnoclino se localiza cerca de 50 m de profundidad y el pico máximo de clorofila-a cerca de los 24 m. Un pico secundario de clorofila-a aparece en 42 m.

Figura 87. En la Figura 87 se muestra la distribución espacio-temporal del coeficiente de difusividad vertical turbulenta. En general los coeficientes son altos en ADCP1 (> 1 X 10^{-3} m^2 s^{-1}), pero a partir del 22 de septiembre del 2001 comienza un evento de valores extremadamente altos en toda la columna de agua (de 54 m hasta 144 m). Durante ese periodo los coeficientes superan el valor de 5 X 10^{-3} m^2 s^{-1}. Este evento de muchísima turbulencia permanece por dos semanas y termina 3 días antes de arribar el R/V Chapman a ADCP1. O sea que las condiciones hidrográficas de la estación tuvieron que ser alteradas por ese evento y es probable que nuestros perfiles reflejen el comienzo de un proceso de re-ajuste a condiciones normales. Esto puede explicar porque el pico de clorofila estaba localizado por debajo del picnoclino.

Ahora quiero discutir las implicaciones que tienen los aumentos en difusividad provocados por la onda interna sobre el flujo de nitratos en ADCP1. Para este ejercicio vamos a utilizar las cantidades de NO_3 reportados en la Tabla 15. Estas medidas se hicieron con muestras recolectadas en CaTS unos 9 días después de visitar ADCP1. Tenemos que indicar que son los datos de nitratos más cercanos en tiempo y espacio a nuestra visita a ADCP1, por eso los vamos a utilizar. La Figura 88 muestra la pendiente del perfil de NO_3, o sea d(NO_3)/dz. Tiene un valor de 0.02645 μM de NO_3 m^{-1} (que es lo mismo que mmol de NO_3 m^{-4}). Si las ondas internas son capaces de aumentar el coeficiente de difusividad, κ_d, hasta 0.004 m^2 s^{-1} entonces el flujo de nitrato dado por la siguiente expresión

$$F_{NO3} = \kappa_d \left(\frac{d(NO_3)}{dz} \right) \tag{75}$$

es igual a 1.058 x10^{-4} mmol NO_3 m^{-2} s^{-1}.

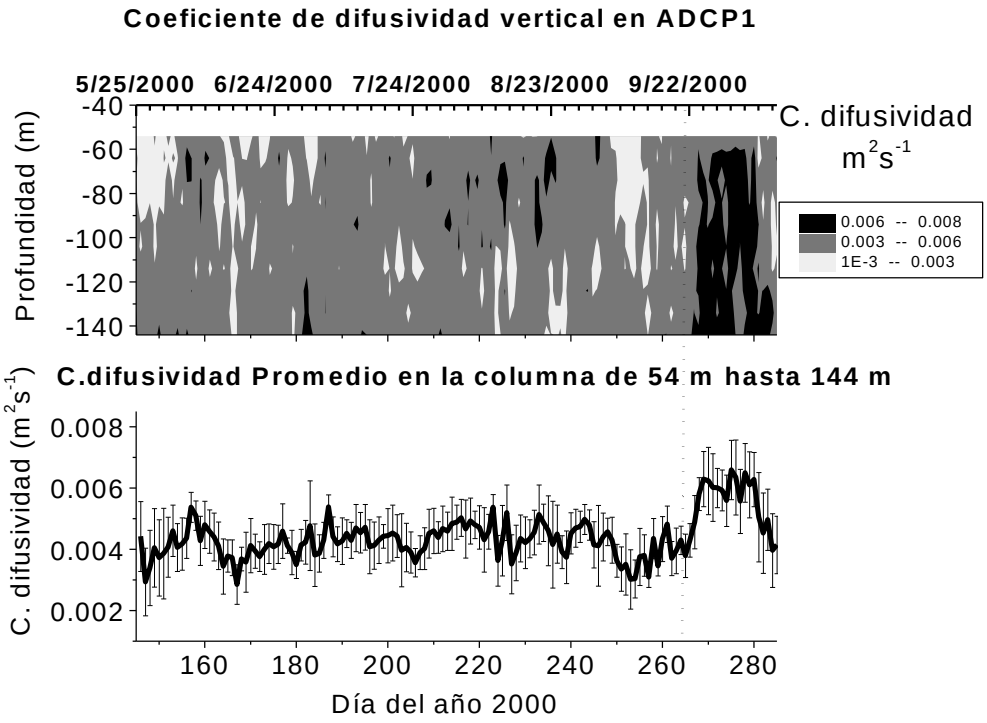
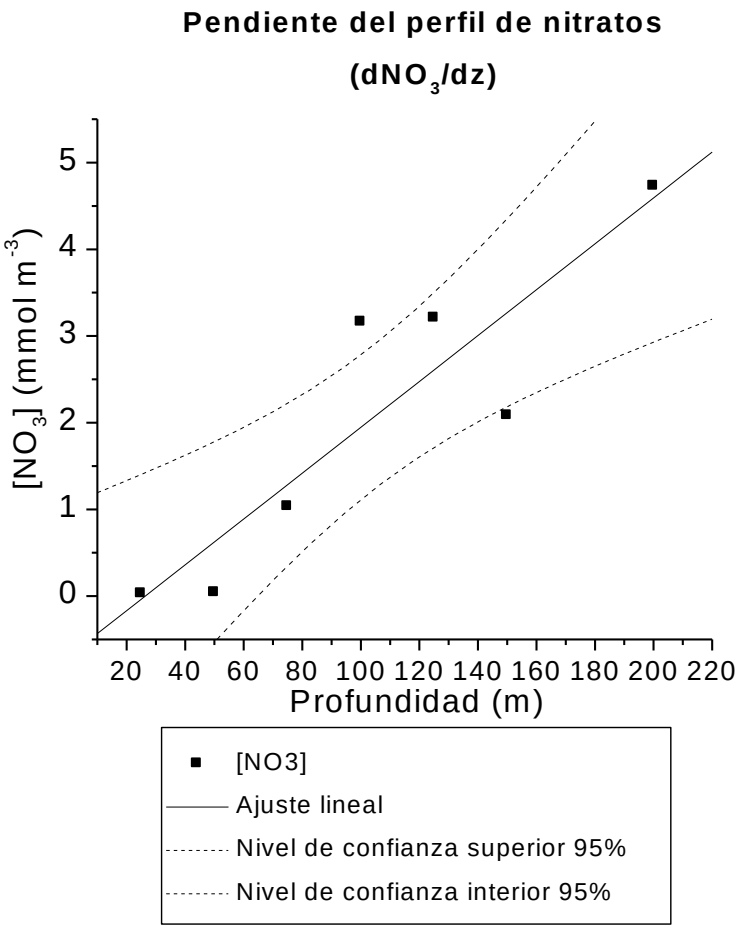


Figura 87. Coeficiente de difusividad vertical antes y durante la visita a InWaPE y a ADCP1. Después del 22 de septiembre ocurre un aumento dramático en los valores del coeficiente y permanecen así durante dos semanas y el evento termina tres días antes de arribar a ADCP1.



Y = A + B * X

Parametro	Valor	Error
A	-0.69775	0.68319
B	0.02645	0.00581

R	SD	N	P
0.89765	0.85718	7	0.00609

Figura 88. Pendiente del perfil de nitratos, *d(NO_3)/dz*, en la estación CaTS el 19 de octubre del 2000. Tiene un valor de 0.02645 mmol de NO_3 m^{-4}.

La Figura 87 muestra que en la estación ADCP1 abundan los valores del coeficiente de difusividad igual a 0.004 m^2 s^{-1} durante varios meses y donde se presentan episodios cortos donde el valor puede alcanzar hasta 0.007 m^2 s^{-1}. Este valor extremo de κ_d implicaría flujos de 1.85 $x10^{-4}$ mmol de NO_3 m^{-2} s^{-1}. En el Canal de la Mona la marea interna produce un flujo de nitrato que oscila entre 3.34 mol m^{-2} $año^{-1}$ y que puede llegar hasta 5.83 mol m^{-2} $año^{-1}$. Este valor supera por mucho las tasas asociados a el paso de vortices en el Mar de Sargasos que oscilan entre 0.19 ± 0.10 hasta 0.35±0.10 mol N m^{-2} $año^{-1}$ (McGillicuddy et al., 1998).

De la discusión anterior ya sabemos que la marea interna puede aportar nutrientes a las capas superiores mediante el aumento en las difusividades verticales. Pero ese no es el único mecanismo que tiene la marea interna para aumentar la productividad primaria. La marea interna también puede alterar los valores de productividad primaria debido al desplazamiento vertical de las isopicnas que a su vez desplazan el máximo profundo de la clorofila-a. En las secciones 1.2 y 2.6 demostramos la importancia que tiene el perfil de clorofila-a y la posición del máximo profundo de clorofila-a (MPC) sobre el valor final de la producción primaria. En la siguiente sección discutimos el impacto de estos dos mecanismos sobre los estimados de producción primaria en CaTS y ADCP1.

5.3.5 Cambios en productividad primaria en ADCP1 y CaTS inducidos por el paso de una marea interna simulada y su comparación con los hallazgos de los cruceros

A continuación vamos a simular la marea interna que se observó en ADCP1. También vamos a simular el perfil de clorofila-a usando una curva gausiana. La marea interna va a desplazar verticalmente el máximo de clorofila-a y veremos que impacto tiene la redistribución del perfil, sobre la productividad primaria. Luego compararemos los resultados de nuestra simulación con la productividad medida en ADCP1. Este ejercicio nos permitirá identificar si los cambios que observamos en ADCP1 se pueden explicar por este mecanismo, o si al contrario sólo pueden ser explicados por el aporte de nutrientes, producto de los aumentos en difusividad vertical.

En nuestra visita a ADCP1 los perfiles de clorofila-a mostraron ser bastante uniformes con profundidad (Figura 89). El máximo profundo de clorofila-a (MPC) no sobresale mucho del resto de los valores. Estos perfiles difieren de los perfiles típicos de octubre que se han observado en CaTS y del perfil de InWaPE que ya se mostró en la Figura 86. La curva gausiana se solapó sobre los perfiles. El pico se encuentra a 98 m de profundidad, tiene una amplitud de 0.83 mg m^{-3} y el ancho es de 93 m. Esto contrasta con un perfil típico de octubre en CaTS, que se encuentra a 80 m de profundidad, tiene una amplitud de 0.51 mg m^{-3} y el ancho es de 18 m. Creemos que la homogenización del perfil de clorofila-a en ADCP1 responde a los eventos de alta turbulencia durante las dos semanas previas.

Para simular el perfil de productividad primaria utilizamos los parámetros fotosintéticos alfa, beta y P^B_S típicos de CaTS durante el mes de octubre (ver tabla 11). También simulamos la irradianza solar que alcanza la superficie del mar en

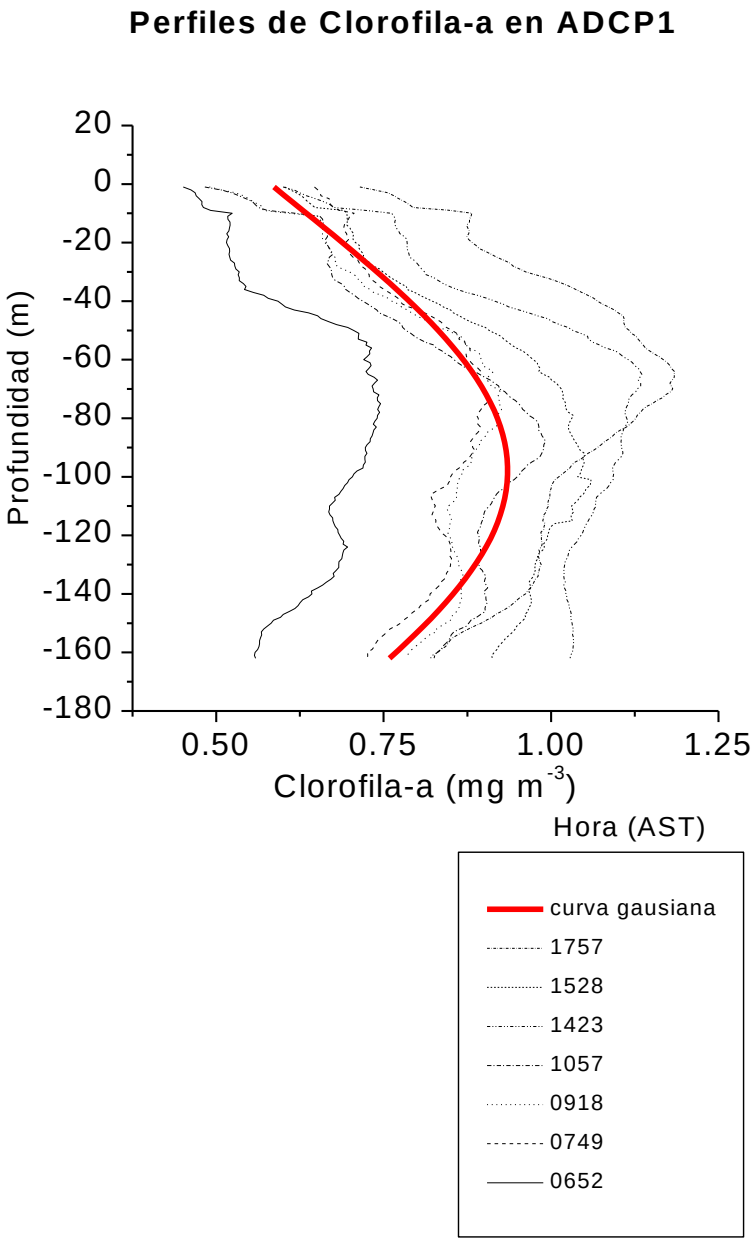


Figura 89. Perfiles de clorofila-a en ADCP1 observados durante el 10 de octubre del 2001. Los perfiles muestran un máximo cerca de los 90 m de profundidad. La línea gruesa continua es la gausiana que representa el perfil genérico.

ADCP1 durante el mes de octubre. La atenuación vertical de la luz es controlada por el perfil de clorofila-a y su desplazamiento vertical.

El modelo de la marea interna simuló el desplazamiento vertical de la isopicnal de 24.5 kg m^{-3}, localizada en 81 m de profundidad y que está muy cerca del MPC. La marea interna se generó mediante la suma de dos ondas internas. La primera con periodo de 6 horas y amplitud de 9.16 m. La segunda con periodo de doce horas y una amplitud de 5.75 m. La marea interna simulada tiene una cresta a las 0800, un valle secundario a las 1100, una cresta secundaria a la 1300 y el valle más profundo a las 1600. La altura entre pico y valle es de unos 23 m. Estas propiedades lo hacen muy similar a la observada a esa profundidad en ADCP1 (Figura 90).

Ahora podemos hacer que la marea interna simulada desplace verticalmente el perfil de clorofila-a (que antes fue definido por la gausiana) durante todas las horas de luz. El MPC es desplazado verticalmente como se muestra en la Figura 91. La marea interna mueve el pico a una profundidad de 69 m a las 0800 y a las 1600 lo mantiene en 94 m. A las 1300 se localiza en 80 m de profundidad. A partir de las 1300 comienza descender y a las 1400 se encuentra en 84 m.

En la Figura 92 se muestran la distribución espacio-temporal de la productividad primaria (PP) en ADCP1 cuando el MPC es desplazado por la marea interna. En la Figura 93 se muestra cual sería la distribución bajo la ausencia del campo de la marea interna. En ADCP1 la producción primaria simulada durante el día es 1132 mg C m^{-2} d^{-1} y aumenta hasta 1134 mg C m^{-2} d^{-1} en ausencia de la marea interna. Por lo tanto, la marea interna en ADCP1 tiene el efecto neto de reducir la producción primaria diaria por 2 mg C m^{-2} d^{-1}. La producción primaria determinada por fluorescencia natural fue de 290 mg C m^{-2} d^{-1}, cuando usamos las constantes empíricas k_E y $(\varphi_c/\varphi_f)_{max}$ de la ecuación 73 definidas por Chamberlin y Marra

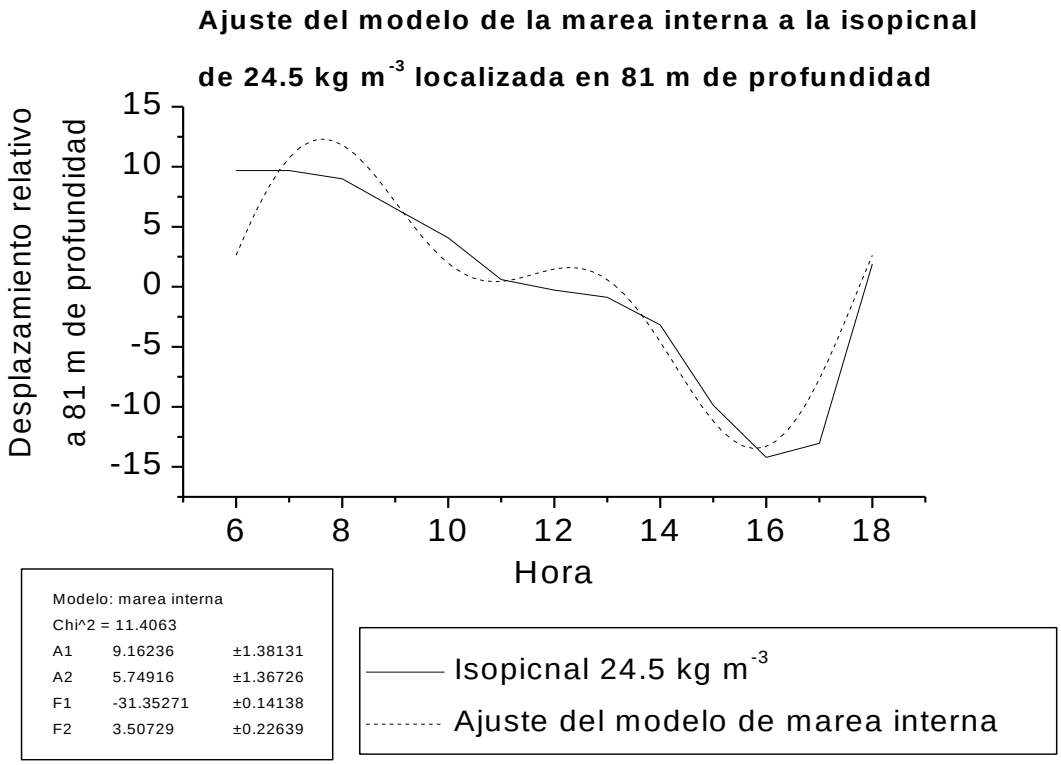


Figura 90. Ajuste del modelo de la marea interna al desplazamiento vertical de la isopicnal de 24.5 kg m^{-3}, localizada en 81 m de profundidad. La marea interna simulada tiene una cresta a las 0800, un valle secundario a las 1100, una cresta secundaria a la 1300 y el valle mas profundo a las 1600. La marea interna se genero mediante la suma de dos ondas internas. La primera con periodo de 6 horas y amplitud de 9.16 m. La segunda con periodo de doce horas y una amplitud de 5.75 m. En la parte inferior izquierda de la figura se muestran los valores de los parámetros del modelo (A = amplitud; F = fase).

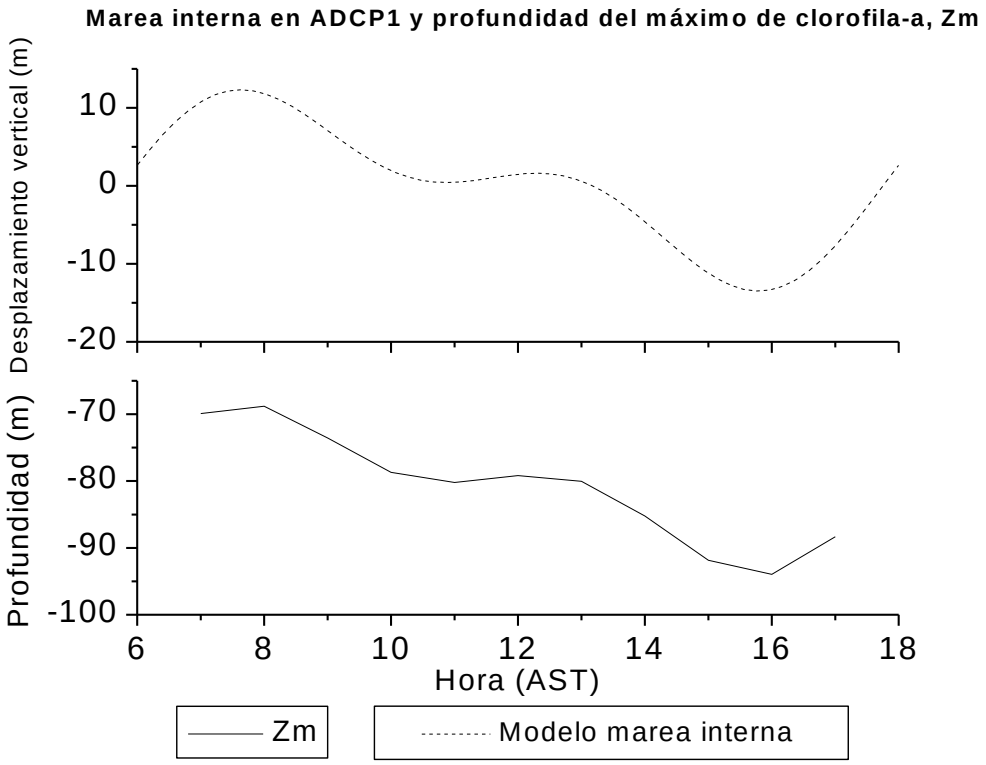


Figura 91. Desplazamiento vertical de la marea interna (simulada) hace que cambie la profundidad del máximo de clorofila-a (Zm).

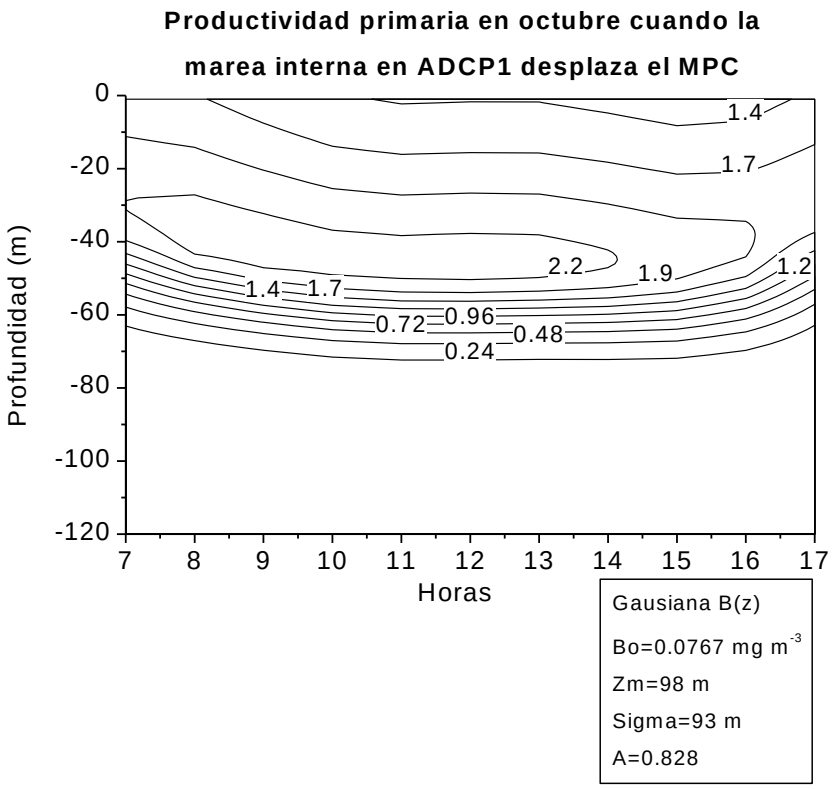


Figura 92. Simulación de la productividad primaria (PP) cuando la marea interna desplaza el máximo profundo de clorofila-a (MPC) en la estación ADCP1. Los valores de mayor productividad primaria se corren hacia horas más tempranas y a profundidades menores. Abajo se indican los parámetros de la curva gausiana que define el perfil de clorofila-a.

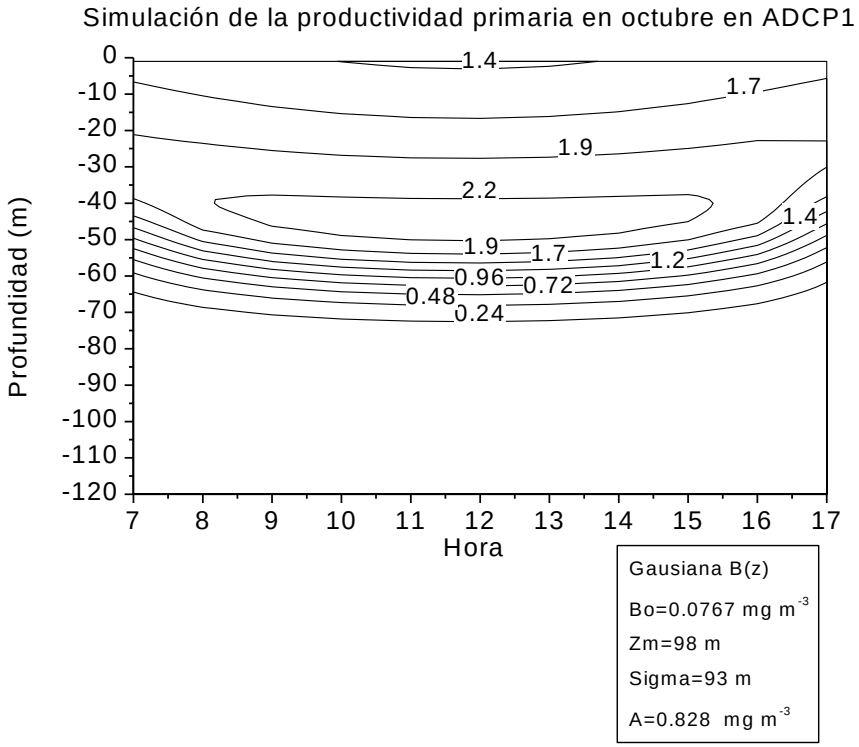


Figura 93. Simulación de la productividad primaria en ADCP1 en ausencia de la marea interna. Los valores mas altos se centran alrededor del mediodía y a una profundidad de 40 m.

(1992). Si usamos los constantes empíricas reportadas por García y Maske (1996) este valor asciende a 459 mg C m^{-2} d^{-1}. La diferencia sigue siendo considerable entre los valores medidos por fluorescencia natural y los simulados, pero creemos que la discrepancia se debe a que necesitamos constantes empíricas validadas para el fitoplancton del Mar Caribe. Hasta que no se consigan, no podremos ver convergencia entre los valores medidos y simulados. Otra fuente de error es que los parámetros fotosintéticos que se utilizaron en la simulación son típicos de octubre en CaTS pero no necesariamente deben ser típicos del fitoplancton en ADCP1. Los utilizamos porque es nuestro mejor estimado.

Si comparamos las Figuras 92 y 93 notamos de inmediato que los valores de mayor PP se corren hacia horas de la mañana y se desplazan verticalmente hacia arriba. La cresta de la marea interna a las 0800 es la que provoca este corrimiento en espacio y tiempo. Cuando no tenemos marea interna se observan valores más altos de PP alrededor del mediodía y centrados en 40 m de profundidad. La Figura 94 muestra el cambio neto en PP debido al paso de la marea interna. El mayor impacto es cerca de las 0800 y 1600 cuando tenemos la cresta y valle de la onda, respectivamente. Durante la cresta, la PP aumenta sólo sobre los 40 m de profundidad. El aumento es entre 0.03 y 0.16 mg C m^{-3} h^{-1}. Más allá de los 40 m de profundidad el efecto de la cresta es de reducir los estimados entre 0.05 hasta 0.012 mg C m^{-3} h^{-1}. Durante el valle (1600) tenemos el efecto contrario, por encima de 50 m de profundidad la PP se reduce hasta por 0.18 mg C m^{-3} h^{-1}. Entre 60 y 80 m de profundidad tenemos aumentos en PP.

La simulación indica que a las 1600 AST la productividad primaria se reduce en los primeros 50 m entre 0.012 mg C m^{-3} h^{-1} hasta 0.18 mg C m^{-3} h^{-1}, este resultado contradice el aumento en PP de hasta 0.23 mg C m^{-3} h^{-1} registrado por nuestros instrumentos en ADCP1, alrededor de los 40 m de profundidad a esa misma hora. Esto significa que el parche de productividad alta localizado entre 30 y

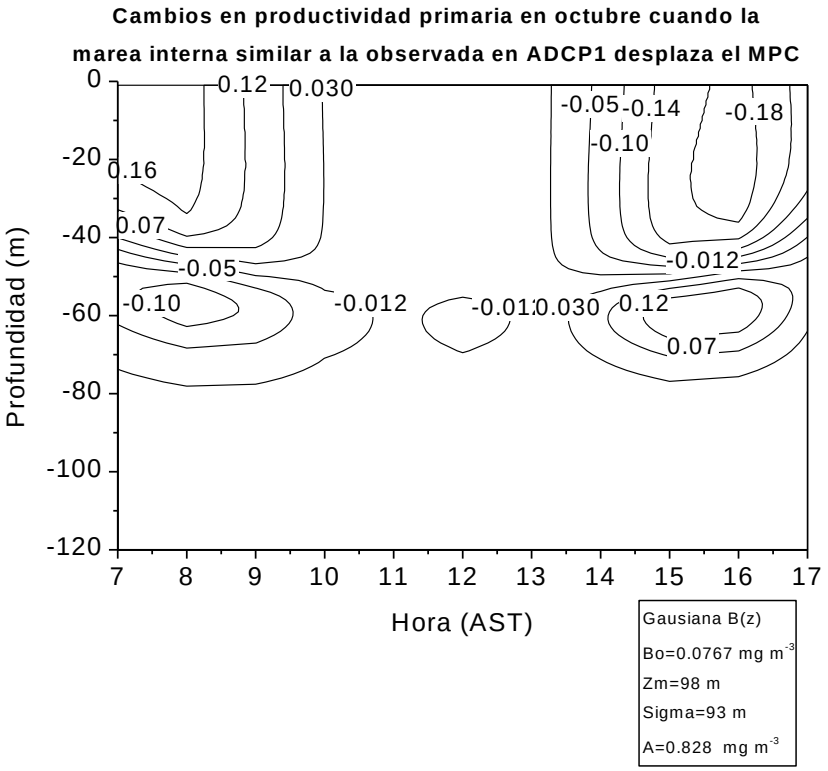


Figura 94. Cambios en productividad primaria (PP) inducidos por el paso de la marea interna en ADCP1. Nótese que el mayor impacto es cerca de las 0800 y 1600 cuando tenemos la cresta y valle de la onda, respectivamente. Durante la cresta la PP aumenta sólo sobre los 40 m de profundidad. El aumento es entre 0.03 y 0.16 mg C m^{-3} h^{-1}. Más allá de los 40 m de profundidad el efecto de la cresta es de reducir los estimados entre 0.05 hasta 0.012 mg C m^{-3} h^{-1}. Durante el valle (1600) tenemos el efecto contrario, por encima de 50 m de profundidad la PP se reduce hasta por 0.18 mg C m^{-3} h^{-1}. Entre 60 y 80 m de profundidad tenemos aumentos en PP.

50 m de profundidad no fue provocado por el desplazamiento vertical del fitoplancton. Durante esta fase de la marea, la simulación muestra aumentos en productividad entre los 60 y 80 metros. En ADCP1 los valores medidos a esa profundidad no mostraron aumento.

A pesar de que la simulación es capaz de recrear valores altos de productividad primaria centrados en 40 m de profundidad, no logra explicar los aumentos en PP que se observaron en ADCP1, el 10 de octubre del 2001. Estos aumentos parecen responder a otro mecanismo que no es el simple desplazamiento vertical del perfil de clorofila-a. Incluso cuando esperábamos reducciones, ocurrieron aumentos. Este ejercicio demostró que necesitamos otro mecanismo para explicar la discrepancia. El influjo de nutrientes por aumentos en difusividad provocado por la marea interna parece ser hasta el momento el único mecanismo capaz de explicar las observaciones. Nuestra evidencia no es contundente e incluso no entendemos como los nutrientes pueden alterar tan significativamente la PP, pero en el futuro el uso de nuevas técnicas y metodologías podrían describir con mejor detalle este recién descubierto mecanismo.

Quisiera finalizar este capítulo presentando los resultados de una simulación donde propagamos una marea interna semidiurna con una amplitud de 20 metros y que desplaza verticalmente el perfil de biomasa en CaTS. Esta simulación es posible ya que tenemos una “climatología” adecuada de los cambios en clorofila-a, productividad primaria, irradianza solar incidente, atenuación vertical de la irradianza descendente y profundidad de la capa eufótica durante todo el año en CaTS. Alimentamos nuestro modelo con los datos que reportamos en las secciones previas. Decidimos utilizar una onda interna con una altura cresta-valle de 40 m (amplitud 20 m) porque está cerca de la altura máxima reportada en el Canal de Mona por Bejarano (1997). También es una oportunidad de cuantificar la desviación máxima posible de los estimados de producción primaria en CaTS. Estos resultados los vamos a comparar con los resultados de la simulación cuando no hay marea interna, y que ya fueron presentados en la sección 5.2.6.

Debido a que el valor final de la producción primaria diaria va a ser función de la fase de la marea interna respecto al ciclo diurno de luz, decidimos limitarnos a dos condiciones extremas (Figura 95). La primera es cuando el valle de la onda está centrado al mediodía, con una cresta a las 0600 y la otra a las 1800. Bajo estas condiciones, esperamos que los valores de producción primaria sean los más bajos. El segundo caso es cuando la cresta está centrada al mediodía, con un valle a las 0600 y el otro a las 1800. En estas condiciones, los valores de producción deben ser los más altos.

La Tabla 16 resume los resultados de la simulación. Cuando la cresta llega a CaTS al mediodía, los valores de producción primaria son más altos, relativo a los valores que obtuvimos cuando no hay marea interna. Cuando el valle llega a CaTS en horas del mediodía, la producción primaria es menor que cuando no tenemos la marea interna. Este resultado implica que la marea interna puede incrementar o reducir los estimados de producción primaria en función de la fase de la onda relativa al ciclo de luz. Esto contradice nuestras observaciones en InWaPE y ADCP1, donde observamos que en el valle de la onda se registra mayor productividad. Es probable que la inyección de nutrientes por la onda sea más importante en aumentar la producción que la disponibilidad de luz. En nuestras aguas claras la luz no es un factor limitante en las capas superiores (profundidades < 60 m). La disponibilidad de nutrientes debe jugar un papel más importante.

La Figura 96 muestra la diferencia entre la producción primaria en CaTS cuando tenemos y no tenemos marea interna. En marzo, julio y el periodo entre octubre y diciembre es cuando las diferencias se acentúan. Cuando integramos ambas curvas encontramos que las ondas internas son capaces de reducir la

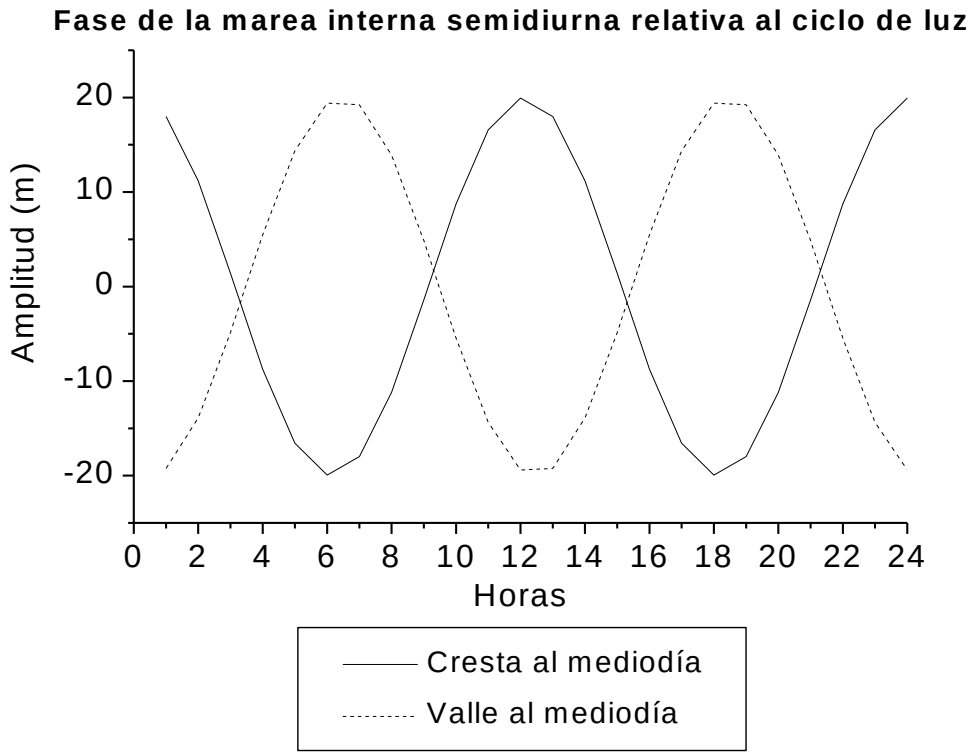


Figura 95. Para representar la marea interna semidiurna en CaTS se utilizó una función sinusoidal con periodo de 12 horas. En el primer caso el valle llega a CaTS al mediodía y en el segundo llega la cresta al mediodía.

Tabla 16. Valores de producción primaria (PP) en CaTS generados por la simulación en ausencia y presencia de la marea interna semidiurna de 20 m de amplitud (40 m de altura cresta-valle). La segunda columna representa los valores de PP cuando el valle de la onda pasa a las 1200, momento cuando hay mayor irradianza disponible. La tercera columna muestra los valores de PP cuando la cresta pasa a las 1200. En septiembre no tenemos estimados de los parámetros fotosintéticos.

MES	Producción primaria sin marea interna (mg C m^{-2} d^{-1})	PP con marea interna semidiurna (valle al mediodía) (mg C m^{-2} d^{-1})	PP con marea interna semidiurna (cresta al mediodía) (mg C m^{-2} d^{-1})
ENE	284	279	297
FEB	306	302	315
MAR	740	730	764
ABR	792	784	813
MAY	422	417	435
JUN	254	250	269
JUL	601	584	631
AGO	109	107	115
SEP	--	--	--
OCT	622	609	649
NOV	588	571	622
DIC	398	384	428
--	--		--
MIN	109	107	115
MAX	792	784	813

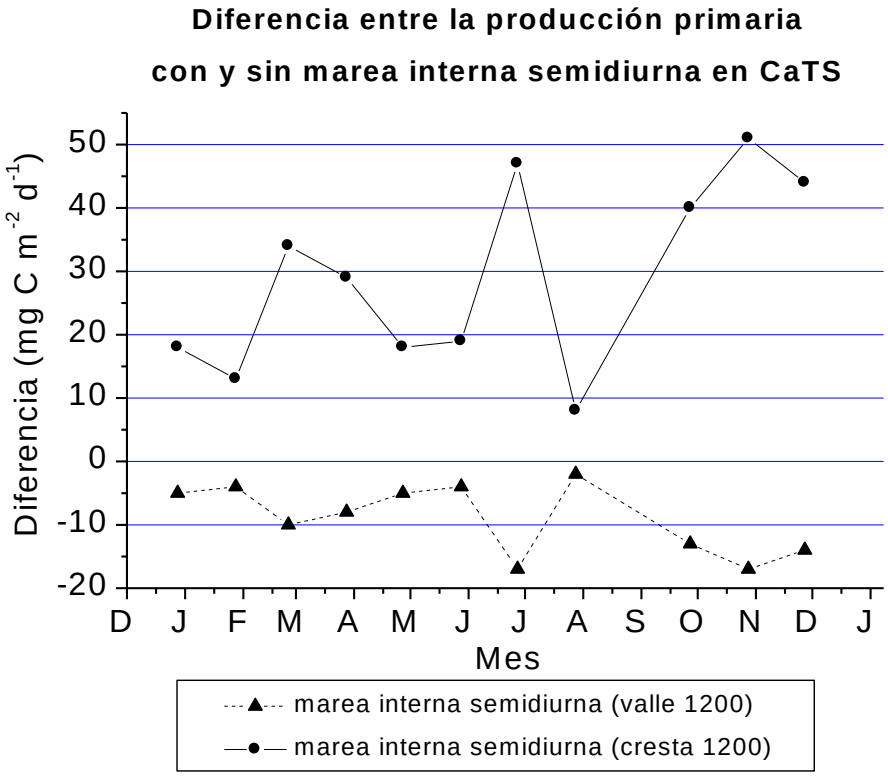


Figura 96. Diferencia entre la producción primaria en CaTS con y sin marea semidiurna. En el primer caso, el valle de la marea interna semidiurna pasa al mediodía por CaTS. En el segundo caso, la cresta pasa al mediodía por CaTS. La presencia de la marea interna reduce los estimados de producción primaria en el primer caso (valores negativos) y en el segundo caso los aumenta (valores positivos).

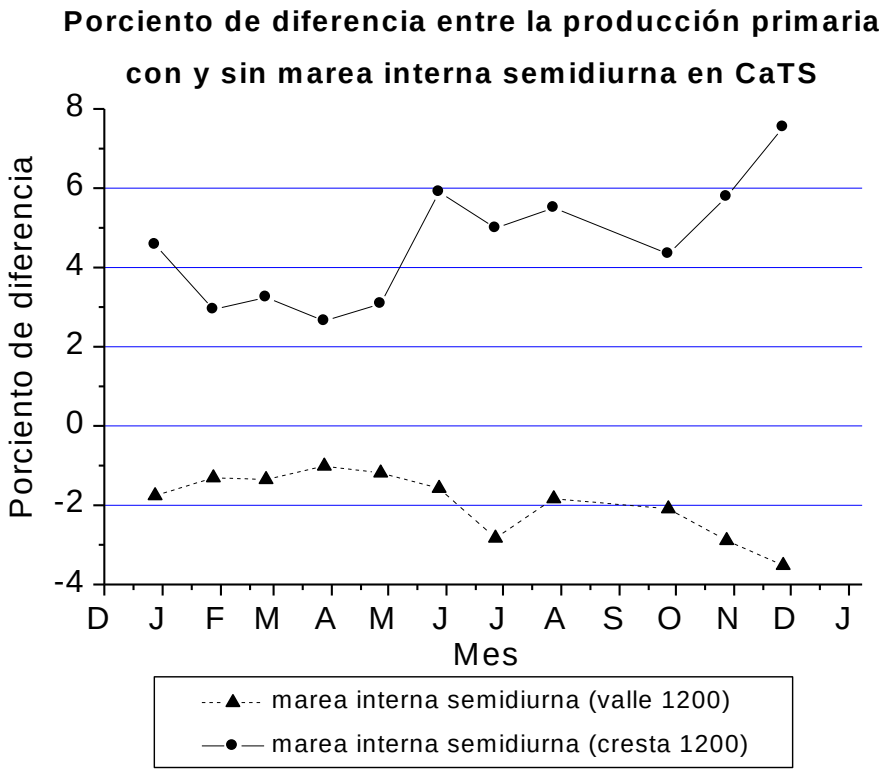


Figura 97. Porcentaje de diferencia en la producción primaria por el impacto de la marea interna en CaTS. La marea interna puede inducir cambios en producción primaria entre 1% hasta 8%. Los cambios están asociados sólo al desplazamiento vertical del fitoplancton y no se incluye el efecto que pueda tener una posible inyección de nutrientes por los aumentos en difusividad asociados al paso de la marea interna.

producción anual por sólo 3 g C m^{-2} $año^{-1}$ y aumentarla hasta 10 g C m^{-2} $año^{-1}$. Dado que el valor de la productividad anual simulada (en ausencia de marea interna) fue 156 mg C m^{-2} $año^{-1}$, entonces la onda interna puede cambiar los estimados desde un 2% hasta 6%. En la Figura 97 se desglosa el porcentaje de diferencia para cada mes. Este estimado no incluye el efecto de inyección de nutrientes, sólo es producto del desplazamiento vertical del fitoplancton. La simulación tampoco incluye el efecto que pueda tener el apiñado del fitoplancton por corrientes horizontales.

Tenemos que tener en cuenta que la marea interna es capaz de incrementar el flujo de nitratos por encima de los 1.7 x 10^{-4} mmol de NO_3 m^{-2} s^{-1} (Figura 98) que equivale a 14.7 mmol m^{-2} d^{-1}. Este valor se deriva del producto entre la difusividad vertical registrada en ADCP1 (10/OCT/2000) por la pendiente de nitratos de CaTS (19/OCT/2000). Si asumimos que todo el nitrato se usa para nueva producción y si tomamos una razón C:N para el fitoplancton igual a 6.6, entonces la producción potencial nueva supera los 48.5 mg C m^{-2} h^{-1} (Figura 99). Esto implica que la inyección de nutrientes podría aumentar el flujo de carbono por 1.16 g C m^{-2} d^{-1} ó sea hasta 423 g m^{-2} $año^{-1}$. Esto representa el 400 % de la productividad diaria en ADCP1 estimada por fluorescencia natural y el 102% de la calculada por la simulación. Además representa el 271% y el 284% de la producción anual en CaTS estimada por la simulación (sin onda) y por las incubaciones con radiocarbono, respectivamente. Podemos extender este análisis al resto de los días que registramos la difusividad vertical en ADCP1, si asumimos una pendiente de nitratos constante igual a 0.03 mmol NO_3 m^{-4}. Este valor se encuentra dentro del rango de valores observados en CaTS (0.02-0.06 mmol m^{-4}) por el Profesor Julio Morell y el Dr. Jorge Corredor. La Figura 100 muestra los cambios en el flujo de NO_3 y de Carbono en ADCP1. El flujo de NO_3 puede oscilar entre 8 y 18 mmol m^{-2} d^{-1}. El flujo de Carbono o nueva producción puede ir desde 600 mg C m^{-2} d^{-1} hasta 1400 mg C m^{-2} d^{-1}. Estos cambios dependen estrictamente de la intensidad de la marea interna que responde a las condiciones astronómicas y de estratificación que persistan en el Canal de Mona.

Resumiendo, cuando una marea interna con una altura de 40 m desplaza verticalmente el fitoplancton puede alterar el estimado de productividad hasta un 8%. En CaTS se han registrado desplazamientos del pico de clorofila-a del orden de 20 m y a la luz de nuestros resultados es probable que se generen cambios menores del 5% en el estimado de productividad. Para la producción promedio en CaTS que es alrededor de 465 mg C m^{-2} d^{-1}, el 5% es 23.2 mg C m^{-2} d^{-1}. Cambios en producción del orden de decenas no son significativos, si los comparamos con cambios del orden de centenas que pueden provocar los cambios en los parámetros fotosintéticos y que ya discutimos en la sección 5.1.1. Por lo tanto, el principal efecto que la marea interna pueda tener sobre los estimados de producción primaria no es mediante el mecanismo de desplazamiento vertical del fitoplancton. Esta interpretación es consonante con el estudio que hizo Fahnenstiel et al. (1988) de ondas internas inerciales en el Lago Michigan. En estos momentos los mecanismos que pueden explicar los aumentos en productividad primaria observados en ADCP1 son, la inyección de nutrientes provocados por los aumentos en difusividad vertical (Sharples y Moore, 2001) o el desplazamiento vertical pasivo de los nutrientes como lo ha reportado Sander (1981) en la isla de Barbados Futuras investigaciones deberán centrarse en como operan estos mecanismos. Nuestros estimados indican que la inyección de nutrientes implica aumentos mayores del 200% en la producción primaria, pero este porcentaje puede aumentar si la magnitud y distribución vertical de los nutrientes incrementan la pendiente de nitratos. En Nueva Zelanda un gradiente de nitratos de 0.2 mmol m^{-4} (un gradiente 7 veces mayor que el observado en CaTS) con una difusividad vertical de 7×10^{-4} m^2 s^{-1} (10 veces menor que la observada en ADCP1) equivale a un flujo de nitrato igual a 12 mmol m^{-2} d^{-1} (1.3 veces mayor que el estimado de ADCP1) y genera un flujo de carbono igual a 0.95 g C m^{-2} d^{-1} (1.3 veces mayor que el estimado para ADCP1) (Tabla 17).

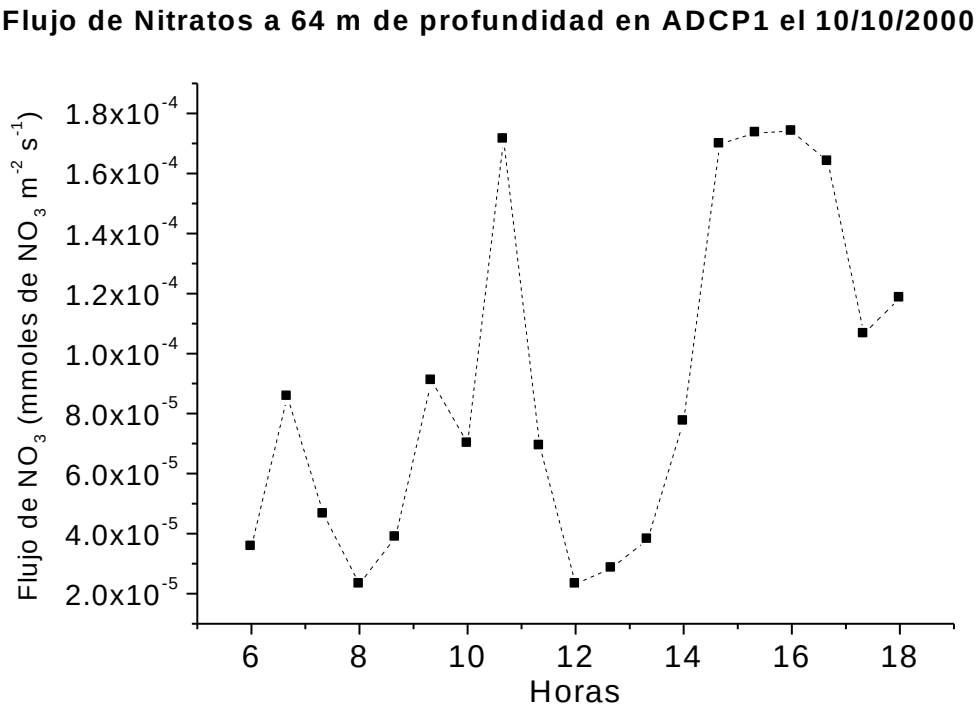


Figura 98. Flujo de NO_3 a 64 m de profundidad durante el paso de la marea interna por ADCP1 el 10/10/2001. Para el cálculo se utilizó la ecuación 75 y un valor de la pendiente de NO_3 igual a 0.02645 mmol de NO_3 m^{-4} (valor medido el 19/10/2001 en CaTS). La misma que se muestra en la Figura 88.

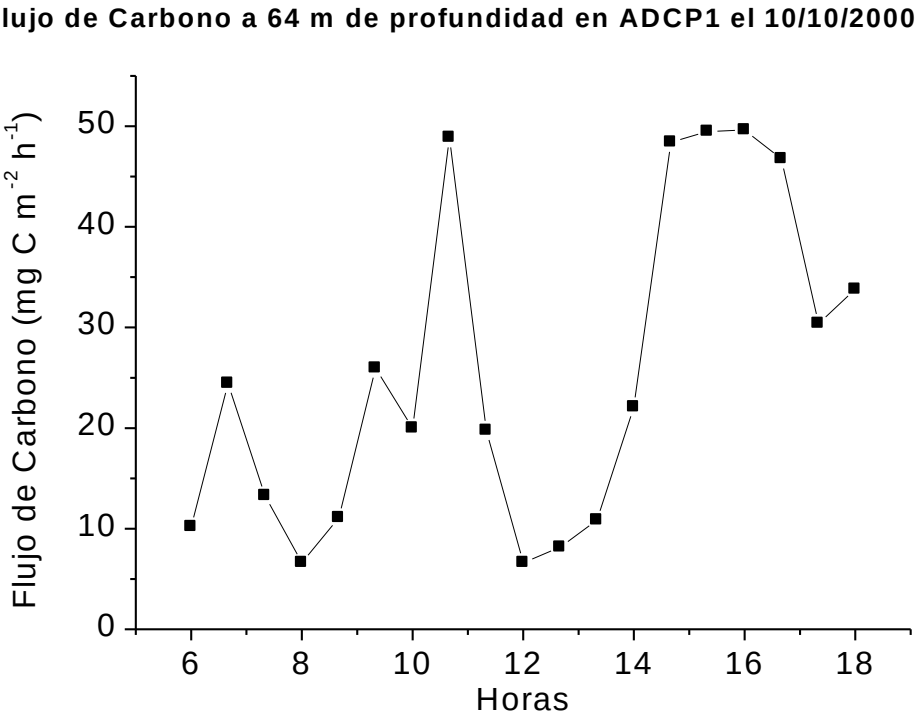
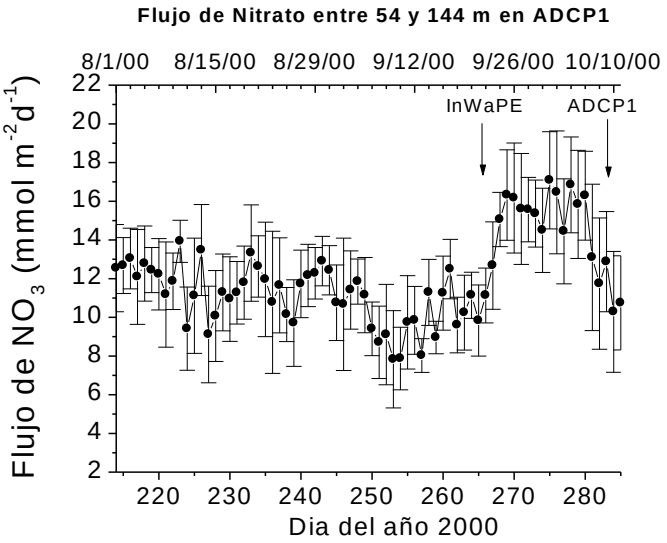


Figura 99. Flujo de Carbono a 64 m de profundidad durante el paso de la marea interna por ADCP1 el 10/10/2001. Para el cálculo se asume que todo el nitrato se utiliza para producción nueva y una razón C:N igual a 6.6.



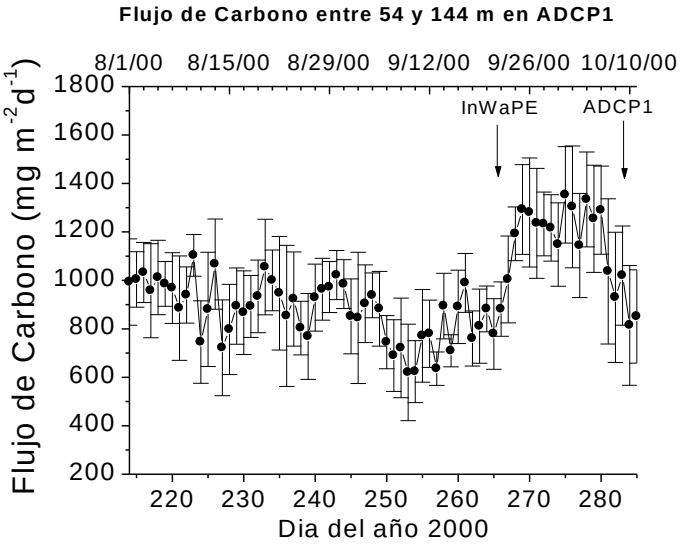


Figura 100. (Superior) Estimado del flujo de Nitrato en ADCP1. El flujo de NO_3 surge del producto de la difusividad vertical promedio entre 54 y 144 m de profundidad (Figura 87) por el valor de la pendiente de NO_3. Usamos un valor constante de 0.03 mmol m^{-4}. (Inferior) Estimado del Flujo de Carbono en ADCP1. Se calculó asumiendo que todo el nitrato era utilizado para nueva producción y usando una razón C:N igual a 6.6.

Tabla 17. Cambios en producción primaria (PP) provocados por el desplazamiento vertical del fitoplancton y por el flujo de nutrientes durante el paso de la marea interna. El porcentaje de cambio relativo al valor de PP en ausencia de marea interna se indica con un paréntesis. Números positivos y negativos indican aumento y descenso en PP, respectivamente. Los datos de Nueva Zelanda fueron extraídos de Sharples y Moore (2001).

Localización y mes	**Producción Primaria (PP) (mg C m^{-2} d^{-1})**	**Cambio en PP sólo por el desplazamiento vertical (mg C m^{-2} d^{-1})**	**Cambio en PP sólo por flujo de nutrientes (mg C m^{-2} d^{-1})**	**Flujo de nutrientes (mmol m^{-2} d^{-1})**
Canal de Mona (ADCP1) (OCT)	1134 (simulada)	-2 (-0.18%)	+1164 (+103%)	14.7
	290 (F. Natural)	-2 (-0.69%)	+1164 (+401%)	14.7
Caribe Nororiental (CaTS) (OCT)	622 (simulada)	(valle a las 1200) -13 (-2.09%)	+1164 (+187%)	14.7
		(cresta a las 1200) +27 (+4.34%)		
	540 (incubada)	(valle a las 1200) -13 (-2.41%)	+1164 (+215%)	14.7
		(cresta a las 1200) +27 (+5.00%)		
Plataforma NE Nueva Zelanda (DIC)	700	ND	+950 (+136%)	12.0

Capítulo 6

Conclusión

A continuación vamos a esbozar las conclusiones más importantes y que completan los objetivos de este trabajo:

1. La producción primaria en CaTS presenta un patrón anual tri-modal. Se identifican máximos en los meses de abril, julio y el periodo que comprende finales del mes de octubre y principios de noviembre. El valor promedio mensual es máximo en abril (750 mg C m^{-2} d^{-1}) y mínimo en agosto (132 mg C m^{-2} d^{-1}). El patrón anual de productividad primaria responde principalmente al patrón anual de los parámetros fotosintéticos α^B y P^B_S, no obstante la clorofila-a teledetectada por SeaWiFS en el Mar Caribe Nororiental y el espesor de la capa eufótica se caracterizan por similar estructura tri-modal. Los máximos en producción primaria en abril y octubre están asociados a un aumento en la cantidad de fitoplancton con parámetros fotosintéticos muy altos durante la mayor influencia del Río Amazonas y Orinoco, respectivamente. Es necesario definir los cambios en la composición taxonómica de la comunidad durante todo el año, pero con énfasis en estos dos meses de mayor productividad. La absorción específica del fitoplancton es alta en marzo-abril y en septiembre-octubre. Si los aumentos en absorción específica asociados a nuevos grupos taxonómicos son los responsables de los aumentos en alfa, entonces aumentos en el rendimiento cuántico por nutrientes pasarían a segundo lugar. El máximo de producción primaria de julio podemos adjudicarlo a la gran cantidad de biomasa fitoplanctónica disponible en junio y julio. Este aumento parece estar asociado a la deposición de hierro por el polvo del Sahara y al aumento en las poblaciones de *Trichodesmium* (Oscillatoriceae).
2. La trayectoria anual de la productividad primaria en la estación CaTS presenta oscilaciones más abruptas si las comparamos con las estaciónes BaTS y HOT,

pero la productividad anual en las tres estaciones seriales es entre 140 a 150 g C m^{-2} $año^{-1}$ (CaTS, 149 g C m^{-2} $año^{-1}$). Por lo tanto a pesar que fenómenos de mesoescala como las aguas de la pluma del Río Amazonas y Orinoco son responsables en incrementar la productividad en abril y en octubre-noviembre, la productividad anual sigue representando el valor típico de una estación en aguas oligotróficas. La serie de tiempo realizada por González (1966) 13 km al sur de La Parguera revela una productividad anual igual a 139 g C m^{-2} $año^{-1}$ y este valor es idéntico al reportado por Beers et al. (1968) para las aguas oceánicas alrededor de Barbados. La productividad anual calculada por la simulación fue de 164 g C m^{-2} $año^{-1}$. Por lo tanto estamos convencidos de que la productividad anual en CaTS puede oscilar entre 140 hasta 170 g C m^{-2} $año^{-1}$.

3. La integración de la clorofila-a presente en la columna de agua no es un buen indicador de la productividad primaria. Durante altas concentraciones de clorofila-a podemos obtener productividades bajas. Esto es porque a pesar que la amplitud del máximo de clorofila-a controla principalmente el valor de producción primaria la profundidad del máximo de clorofila es más importante en controlar el espesor de la capa eufótica, o sea la disponibilidad de luz. La profundidad del máximo de clorofila-a controla el valor final de la producción primaria de dos maneras. Primero, controlando la profundidad de la capa eufótica. En general a medida que el máximo se hace más profundo la capa eufótica reduce su espesor, hasta alcanzar una profundidad donde consigue un espesor mínimo. Luego de pasar esa profundidad la capa puede aumentar su espesor nuevamente. Segundo, existe una profundidad óptima del máximo de clorofila donde la producción es máxima. En CaTS cuando el máximo se encuentra en 40 m la producción es máxima, pero la profundidad óptima es función de los parámetros fotosintéticos del fitoplancton y cambiará dependiendo de los valores que definan la comunidad fitoplanctónica en un mes dado.

4. La exactitud de los estimados de producción primaria en CaTS dependerá de la exactitud de los parámetros fotosintéticos que representan la comunidad fitoplanctónica. La producción primaria es más sensitiva al valor de P^Bs, luego le sigue el valor de α^B y por último β^B. El valor α^B cobra mayor importancia a medida que el máximo de clorofila-a esta localizado a una mayor profundidad (abril). El valor beta es más importante a medida que el máximo se acerca a superficie (noviembre) y las aguas son más claras (marzo).
5. Se necesita una combinación adecuada de condiciones astronómicas favorables (perigeo, Syzygy, declinación ±18°), un picnoclino a una profundidad similar a la del veril (30-40 m), valores elevados de la frecuencia B-V (> 8 CPH) y una batimetría con pendiente crítica (es decir igual a la del rayo de energía de la marea interna) para que se genere un campo de marea interna lo suficientemente intenso para aumentar las difusividades verticales y la inyección de nutrientes a través del picnoclino. Cuando tenemos un picnoclino profundo las condiciones astronómicas favorables no son suficientes para generar un marea interna fuerte en la capa eufótica. Es por esto que el campo de ondas internas puede cambiar la distribución vertical del fitoplancton e incrementar la productividad primaria principalmente durante el periodo entre octubre y noviembre cuando las condiciones de estratificación son favorables por la presencia de la pluma del Río Orinoco cerca de Puerto Rico.
6. Una marea interna fuerte propagándose dentro de la capa eufótica es capaz de aumentar la producción primaria mediante la inyección de nutrientes hacia las capas superiores durante eventos de alta difusividad vertical turbulenta. Esto explica porque es posible ver aumentos en productividad durante el hundimiento del fitoplancton provocado por el paso del valle de la marea interna, debido a que la disponibilidad de nutrientes cobra mayor importancia que la disponibilidad de luz. Justo después del paso de la cresta de la marea interna aumenta rápidamente la difusividad vertical, y entre unos 42 hasta 78 minutos

antes de llegar el valle de la marea interna la difusividad es máxima. Durante este periodo aumenta la difusión vertical de nutrientes provocando un aumento en la productividad primaria que se sostiene durante el paso del valle. Los eventos de alta difusividad vertical están asociados al desarrollo de inestabilidades K-H. La marea interna es responsable de aumentos en producción primaria mayores del 200% en ADCP1. El gradiente vertical de nitratos (~ 0.03 mmol m^{-4}) y las difusividades verticales son lo suficiente altas (> 3 x 10^{-3} m^2 s^{-1}) para mover nutrientes hacia las capas superiores e incrementar el flujo de nitratos por encima de 8 mmol m^{-2} d^{-1} y la producción nueva por arriba de los 600 mg C m^{-2} d^{-1}. Además este mecanismo genera parches de mayor producción que pueden ser detectados fácilmente en el registro de fluorescencia natural. Otro aspecto importante que se desprende de nuestro trabajo es que si la nueva producción es controlada por la marea interna, deberiamos de obtener una mayor producción en aquellos años cuando las condiciones astronómicas sean favorables para generar una marea interna más fuerte (Figura 101).

7. El desplazamiento vertical del fitoplancton **no** es el mecanismo principal para aumentar la productividad primaria en aguas oligotróficas muy claras. El desplazamiento vertical puede modular la producción primaria de dos maneras. La primera es por la exposición del fitoplancton a una mayor irradianza durante la cresta y a menor irradianza durante el paso del valle de la marea interna. El segundo es porque el desplazamiento vertical del máximo profundo de clorofila-a (MPC) es el principal parámetro que controla la profundidad de la capa eufótica. Además, el ancho y amplitud del máximo pueden ser alterados por la marea interna y ya demostramos que estos parámetros pueden alterar la profundidad de la capa eufótica, aunque en un menor grado. El desplazamiento vertical del fitoplancton en CaTS provocado por el paso de una marea interna extrema (40 m) puede reducir la producción anual por un 2% o aumentarla hasta un 6%. El porcentaje dependerá de la fase de la onda relativo al ciclo de luz.

Cambios en producción por el desplazamiento vertical no son tan importantes, pero es necesario cuantificar el efecto de una inyección de nutrientes por el paso de la marea interna sobre los estimados de producción primaria de CaTS.

Una importante aportación de este trabajo fue identificar el patrón estacional de la productividad primaria y de clorofila-a en el Mar Caribe Nororiental. También demostrar que la descarga de los ríos suramericanos impacta la producción primaria en estas aguas y que éstos controlan la intensificación de la marea interna que a su vez contribuye a alterar los estimados de PP. La mayor irradianza solar PAR en el mes de abril, y el patrón anual en la profundidad de la capa eufótica son otros factores importantes que explican parcialmente los aumentos en producción durante ciertos meses del año. Otra aportación importante de esta Tesis es que incluye evidencia sobre la relación en los aumentos en difusividad vertical en el Canal de Mona y los eventos extremos de seiches en La Parguera. Esta evidencia se incluye en los apéndices D y E y puede servir de punto de partida a los futuros trabajos.

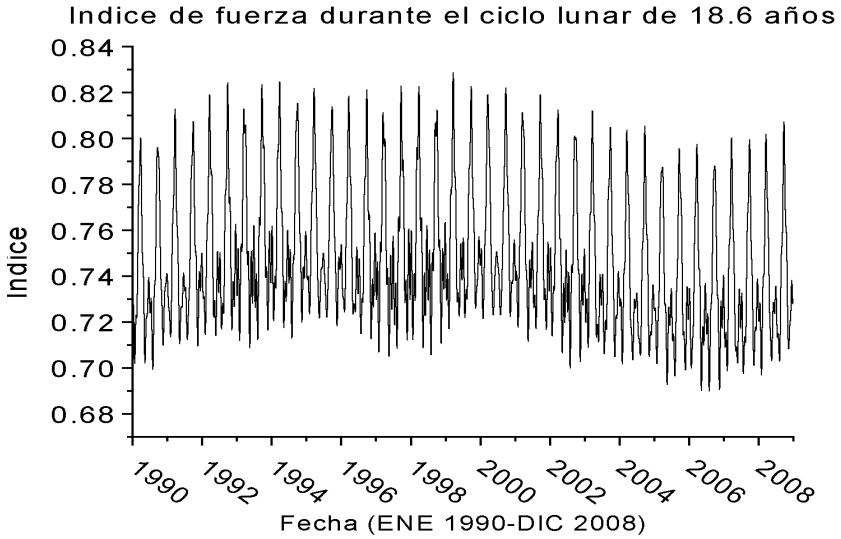


Figura 101. Indice de fuerza de la marea durante el ciclo lunar de 18.6 años. En ciertos años las condiciones astronomicas son favorables para generar una marea barotrópica mas fuerte que se traduce en una marea baroclínica mas intensa si coinciden con condiciones de estratificación favorables.

Capítulo 7

Recomendaciones

De esta Tesis se desprenden muchas preguntas aún sin contestar, que podrían ser temas centrales de futuros trabajos. ¿Por qué en abril y en octubre el valor del parámetro alfa y la absorción específica del fitoplancton son tan altos? ¿Es acaso que una nueva comunidad fitoplanctónica domina durante los meses de mayor influencia de los ríos suramericanos? ¿O el río intensifica la disponibilidad de nutrientes provocando el aumento del rendimiento cuántico de la fotosíntesis? ¿Cuál mecanismo es más importante en aumentar los nutrientes, la foto-mineralización o la marea interna?

Es necesario hacer medidas simultáneas de la productividad primaria y de la concentración de nutrientes. Perfiles simultáneos de CTD, fluorescencia natural (para calcular PP) y de nutrientes utilizando la nueva tecnología de analizadores químicos sumergibles, realizados cada 10-15 minutos podrían revelar con mayor detalle el mecanismo de inyección de nutrientes asociados al paso de la marea interna. También tenemos que estudiar este mecanismo cerca del veril, ahí la turbulencia es mayor y este proceso debe ser más intenso, pero en áreas fuera de la influencia de ríos que podrían enmascarar los aumentos en PP.

Esta disertación demostró que el Río Orinoco puede aumentar la estratificación, elevar el picnoclino a poca profundidad (30-40 m) y facilitar la generación de la marea interna en el veril (apéndice D). Hay otros mecanismos que pueden cambiar la estratificación alrededor de Puerto Rico y que podrían facilitar ó degradar la generación de la marea interna. Por ejemplo, las grandes descargas asociadas a eventos extremos de lluvia (> 50 cm) durante el paso de huracanes ó frentes de frío. Vórtices de mesoescala ó frentes en el veril pueden elevar el picnoclino y generar un efecto análogo al del Río Orinoco. El impacto de cualquiera de estos fenómenos sobre la generación de la marea interna debe ser estudiado.

También tenemos que estudiar los cambios en composición taxonómica en la estación CaTS y cuál es la absorción especifica de cada especie. También tenemos que entender como cambia la sucesión de especies y que las hace cambiar. Otro aspecto importante es determinar porque hay un máximo en productividad en julio y porque hay tanta biomasa en junio. Nutrientes limitantes como el hierro exportados por las tormentas de polvo del África podrían explicar estos máximos. Hay que estudiar el rol del florecimiento de *Trichodesmium* en los meses de verano y su aporte de nitrógeno para otras especies. En julio la irradianza solar es menor debido a una mayor cubierta por nubes. Por lo tanto la extensión del aumento en biomasa y en producción primaria debe estar asociado a estos eventos de polvo rico en nutrientes limitantes.

Este estudio demuestra que hay mucha variabilidad temporal en las medidas que hacemos en la estación CaTS. Es necesario establecer una estación con instrumentación desplegada durante todo el año y con registros de alta resolución para entender mejor cuales son los mecanismos responsables de esta variabilidad. Tenemos que mejorar la resolución espacial y temporal de las medidas de productividad primaria en el Mar Caribe. En lugar de hacer incubaciones con muestras discretas colectadas a profundidades nominales, es preferible el uso de instrumentación óptica. Es necesario que se calibren todos los perfiles de fluorescencia natural de la estación CaTS con los perfiles de productividad primaria que generamos para esta Tesis. Así obtendríamos los parámetros k_{cf} y $(\varphi_c/\varphi_f)_{max}$ propios del fitoplancton presente en CaTS durante todo el año. Una vez tenemos definidos estos parámetros, podemos desplegar instrumentación óptica durante varios meses y estimar los cambios en producción primaria sin tener que hacer incubaciones.

Los modelos y simulaciones que realizamos en este trabajo son prueba de que las medidas recolectadas en CaTS sirven para desarrollar modelos ecológicos 1-D. Si recolectamos mayor información sobre el comportamiento del zooplancton en

CaTS podemos integrarlo a lo que ya sabemos del fitoplancton para desarrollar modelos ecológicos 1-D de mucha confiabilidad.

En este trabajo nos limitamos a simulaciones numéricas de los cambios en producción provocados por el desplazamiento vertical del fitoplancton. Es necesario hacer simulaciones numéricas de los cambios en productividad inducidos por el aumento en el flujo de nutrientes durante el desarrollo de las inestabilidades K-H. Con la información que obtuvimos es posible validar un modelo numérico que integre ambos efectos provocados por el paso de la marea interna.

Biblografia

Alfonso, E., 1995. *The coastal currents regime in Añasco Bay during one-year period.* Tesis M.S., Universidad de Puerto Rico, Mayagüez, P.R., 116 pp.

Alfonso, E., J. E. Capella, J. M. Morell, J. M. López, J. E. Corredor, A. Dieppa y M. Teixeira. (*submitted*). *Coastal seiches, generation of the internal tide and diapycnal mixing off Puerto Rico. Deep-Sea Research.*

Alfonso, E., J. M. López, J. E. Capella, A. Dieppa y J. M. Morell. (*submitted*). *Internal tide-induced variations in primary productivity and optical properties in the Mona Passage, Puerto Rico. Deep-Sea Research.*

Agard, J. B. R., R. H. Hubbard y J. K. Griffith. 1996. *The relation between productivity, disturbance and the biodiversity of Caribbean phytoplankton: applicability of Huston's dynamic equilibrium model. J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 202(1996): 1-17.

Antonie, D. y A. Morel. 1996. *Oceanic Primary production. 1. Adaptation of a spectral light-photosynthesis model in view of application to satellite chlorophyll observations. Global Biogeochemical Cycles.* 10(1): 43-55.

Antonie, D. y A. Morel. 1996. *Oceanic Primary production. 2. Estimation at global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll. Global Biogeochemical Cycles.* 10(1): 57-69.

Apel, J. R., H. M. Byrne, J. R. Proni y R. L. Charnell. 1975. *Observations of oceanic internal and surface waves from the Earth Resources Technology Satellite. J. Geophys. Res.* 80(6): 865-881.

Armstrong, R.A. 1994. *Oceanic fronts in the northeastern Caribbean revealed by satellite ocean color imaging. Int. J. Remote Sensing.* 15(6): 1169-1171.

Arrigo, K. R. y D. L. Worthen. 1997. *Primary Production in Antartic Sea Ice. Science.* 276(5311): 394

Babin, M., A. Morel y R. Gagnon. 1994. *An incubator designed for extensive and sensitive measurements of phytoplankton photosynthetic parameters. Limnol. Oceanogr*. 39(3): 694-702.

Baines, P. G. 1986. *Internal tides, internal waves, and near-inertial motions.* En: C. Mooers (ed.). *Baroclinic Processes on Continental Shelves*, pp. 19-31. AGU, Washington D.C., USA.

Baker, K. S. y R. Frouin. 1987. *Relation between photosynthetically available radiation and total insolation at the ocean surface under cloudy skies. Limnol. Oceanogr.* 19: 1-12.

Baker, E. T. y R. C. Smith. 1979. *Quasi-inherent characteristics of the diffuse attenuation coefficient for irradiance. Proc. SPIE*., 208: 60-63.

Balch, W. M., M. R. Abbott y R. W. Eppley. 1989. *Remote sensing of primary production-I. A comparison of empirical and semi-analytical algortithms. Deep Sea Res.* 36(2): 281-295.

Balch, W. M., R. Evans, J. Brown, G. Feldman, C. McClain y W. Esaias. 1992. *The remote sensing of ocean primary productivity: Use of a new data compilation to test satellite algorithms. J. Geophys. Res.* 97(C2): 2279-2293.

Bannister, T. T. y A. D. Weidemann. 1984. *The maximum quantum yield of phytoplankton photosynthesis in situ. Journal of Plankton Research* 6(2): 275-294.

Banse, K. 1987. *Clouds, deep chlorophyll maxima and the nutrient supply to the mixed layer of stratified water bodies. J. Plank. Res.* 9 (5): 1031-1036.

Barber, R. T. 1992. *In Situ Primary Productivity Protocol: A Description of Actual Procedures Used on the 1992 EqPac Survey and Time Series Cruises.* http://www1.whoi.edu/eqpac-docs/proto-7.html Activo Junio 2000.

Barber, R. T. y F. P. Chavez. 1991. *What Controls Phytoplankton Production in Nutrient-Rich Areas of the Open Sea? Limnol. Oceanogr*. 36(8): 1803-1815.

Bhattathiri, P. M. A., A. B. Wagh, B. A. Chow, R. Hubbard y A. Mohammed. 1991. *Primary Production and phytoplankton biomass from the Caribbean Sea. Caribb. Mar. Stud.* 2(1&2): 45-53.

Beers, J. R., D. M. Steven y J. B. Lewis. 1968. *Primary productivity in the Caribbean Sea off Jamaica and the tropical north Atlantic off Barbados. Bull. Mar. Sci.* 18(1): 87-104.

Behrenfeld, M. J. y P. Falkowski. 1997a. *Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. Limnol. Oceanogr.* 42(1): 1-20.

Behrenfeld, M. J. y P. Falkowski. 1997b. *A consumer guide to phytoplankton primary productivity models. Limnol. Oceanogr.* 42(7): 1479-1491.

Bejarano, L. F. 1997. *Characterization of the internal tide north of Mona Passage*. Tesis M.S. Universidad de Puerto Rico, Mayagüez, P.R., 112 pp.

Berthon, J. y A. Morel. 1992. *Validation of a spectral light photosynthesis model and use of the model in conjuction with remotely sensed pigment observations. Limnol. Oceanogr.* 37(4): 781-796.

Bidigare, R. R., M. E. Ondrusek y J. M. Brooks. 1993. *Influence of the Orinoco River Outflow on Distributions of Algal Pigments in the Caribbean Sea. Journal of Geophysical Research* 98(C2): 2259-2269.

Bishop, J. K. B. y J. Marra. 1984. *Variations in primary production and particulate carbon flux through the base of the euphotic zone at the site of the Sediment Trap Intercomparison Experiment (Panama Basin). Journal of Marine Research* 42:189-206.

Blizard, M. A. 1986. *Ocean Optics: Introduction and Overview. SPIE*, 637: 1-17.

Blough, N. V., O. C. Zafiriou y J. Bonilla. 1993. *Optical absorption spectra of waters from the Orinococo river outflow: Terrestial input of colored organic matter to the Caribbean. J. Geophys. Res.* 98(c2): 2271-2278.

Bonilla, J., W. Senior, J. Bugden, O. Zafiriou y R. Jones. 1993. *Seasonal distribution of nutrients and primary productivity on the eastern continental shelf of Venezuela as influenced by the Orinoco River. J. Geophys. Res.* 98(c2): 2245-2257.

Borstad, G. A., E. J. Carpenter y F. R. Gower. 1992. *Development of algorithms for remote sensing of Trichodesmium blooms.* pp. 193-210. *Kluwer Academic Publishers*. Holanda.

Brzezinski, M. A., T. A. Villareal y F. Lipschultz. 1998. *Silica production and the contribution of diatoms to new and primary production in the central North Pacific. Mar. Ecol. Prog. Ser.* 167: 89-104.

Brown, C. W. y J. A. Yoder. 1994. *Coccolithophorid blooms in the global ocean. J. Geophys. Res.* 99(C4): 7467-7482.

Capella, J. 1983. *The generation of mesoscale hydrodynamic phenomena by the Grappler and Whiting Seamounts, southeast of Puerto Rico.* Tesis M.S. Universidad de Puerto Rico, Mayaguez, P. R., 112 pp.

Carder, K. L., R. G. Steward, G. R. Harvey y P. B. Ortner. 1989. *Marine Humic and fulvic acids: Their effects on remote sensing of ocean chlorophyll. Limnol. Oceanogr.* 34(1): 68-81.

Carder, K. L., F. R. Chen, Z. P. Lee, S. K. Hawes y D. Kamykowski. 1999. *Semianalytic Moderate-Resolution Imaging Spectrometer algorithms for chlorophyll a and absorption with bio-optical domains based on nitrate-depletion temperatures. J Geophys. Res.* 104(C3): 5403-5421.

Carlson, C. A., H. W. Ducklow y T. D. Sleeter. 1996. *Stocks and dynamics of bacterioplankton in the northwestern Sargasso Sea. Deep Sea Res. 2. Top. Stud. Oceanogr.* 43(2-3): 491-515.

Carton, J. A. y Yi Chao. 1999. *Caribbean Sea eddies inferred from TOPEX/POSEIDON altimetry and a 1/6° Atlantic Ocean model simulation. J. Geophys. Res.* 104(C4): 7743-7752.

Chamberlin, W. S., C. R. Booth, D. A. Kiefer, J. H. Morrow y R. C. Murphy. 1990. *Evidence for a simple relationship between natural fluorescence, photosynthesis, and chlorophyll in the sea. Deep-Sea Research*, 37:951-973.

Chamberlin, S. y J. Marra. 1992. *Estimation of photosynthetic rate from measurements of natural fluorescence: analysis of the effects of light and temperature. Deep-Sea Res.* 39(10): 1695:1706.

Chao, Y. 1998. *Mesoscale eddies in the Caribbean Sea. En: 1998 WOCE Report.*, pp. 8-11. *U. S. WOCE Implementation Report Number 10, U. S. WOCE Office, College Station, TX*. 56 pp.

Chow, B. A. y P. M. A. Bhattathiri. 1991. *Observations of primary productivity in the Caribbean Sea off Jamaica and Belize; April 1990. Carib. Mar. Stud.* 2(1-2): 61-68.

Clarke, G. L., G. C. Ewing y C. J. Lorenzen. 1970. *Spectra of backscattered light from the sea obtained from aircraft as a measure of chlorophyll concentration. Science,* 167: 1119-1121.

Cochlan, W. P. y J. Martinez. 1993. *Primary Production in the Gerlache Strait, Antartica, during Austral Winter. Antartic Journal of the United States.* 28(5): 172.

Corredor, J. E. 1979. *Phytoplankton response to low level nutrient enrichment through uipwelling in the Columbian Caribbean Basin. Deep-Sea Res.* 26A: 731-741.

Corredor, J. E. y J. M. Morell. 2001. *Seasonal variation of physical and biogeochemical features in eastern Caribbean Surface Water. Journal of Geophysical Research* 106 (C3): 4517-4525.

Cullen, J. J., E. Stewart, E. Renger, R. W. Eppley y C. D. Winant. 1983. *Vertical motion of the termocline, nitracline and chlorophyll maximun layers in relation to currents on the Southern California Shelf. J. Mar. Res*. 41: 239-262.

Cullen, J. J., X. Yang y H. L. MacIntyre. 1992. *Nutrient Limitation of Marine Photosynthesis.* En: *P. G. Falkowski y A. D. Woodhead (ed.). Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea, pp. 69-88. Plenum Press, New York, New York.*

Cushman-Roisin, B. 1994. *Introduction to geophysical fluid dynamics. Prentice-Hall, New Jersey,* 320 pp.

Dean, R. G. y R. Dalrymple. 1998. *Water Wave Mechanics for engineers and scientists, World Scientific, New Jersey,* 353 pp.

Del Castillo, C. E., P. G. Coble, J. M. Morell, J. M. López y J. E. Corredor. 1999. *Analysis of the optical properties of the Orinoco River plume by absorption and fluorescence spectroscopy. Marine Chemistry*. 66(1999): 35-51.

Denman, K. L. 1977. *Short term variability in vertical chlorophyll structure. Limno. Oceanogr*. 22: 434-441.

Denman, K. L. y A. E. Gargett. 1983. *Time and space scales of vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. Limnol. Oceanogr*. 28(5): 801-815.

Denman, K. L. y T. Platt. 1975. *Coherences in the horizontal distribution of phytoplankton and temperature in the upper ocean. Mem. Soc. R. Sci. Liege. 7: 19-30.*

Denman, K. L. y T. M. Powell. 1984. *Effects of physical processes on planktonic ecosystems in the coastal ocean. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 22: 125-168.

Dickey T. D. y D. A. Siegel. 1993. *U. S. Joint Global Ocean Flux Study: Bio-optics in U. S. JGOFS. U. S. JGOFS Planning Report.* Número 18. 180 pp.

Dieppa, A. 1996. *Bioptical Variability in Tropical Oceanic Waters*. Tesis M.S. Universidad de Puerto Rico, Mayaguez, P.R., 90 pp.

Dotsenko, S. F. 1997. *Generation of baroclinic wave signatures by moving atmospheric fronts. Physical Oceanography* 8(6), 369-379.

Dupouy, C., J. Neveux, A. Subramaniam, M. R. Mulholland, J. P. Montoya, L. Campbell, E. J. Carpenter y D. G. Capone. 2000. *Satellite captures Trichodesmium blooms un the southwesthern tropical pacific. EOS.* 81(2): 13-16

Eppley, R. W. 1982. EOS. 63: 522 pp

Eppley, R. W., E. Stewart, M. R. Abbott y U. Heyman 1985. *Estimating ocean primary production from satellite chlorophyll. Introduction to regional differences and statistics for the Southern California Bight. J. Plankton Res.* 7: 57-70.

Fasham, M. J. y P. R. Pugh 1976. *Observations on the horizontal coherence of chlorophyll a and temperature. Deep-Sea Res.* 23:539-550.

Fahnenstiel, G. L., D. Scavia, G. A. Lang, J. H. Saylor, G. S. Miller y D. J. Schwab 1988. *Impact of inertial period waves on fixed-depth primary production estimates. J. Plank. Res.* 10(1):77-87.

Falkowski, P.G. 1980. Prefacio de: *Primary Productivity in the Sea*. *Plenum Press, New York, N.Y.*, 531 pp.

Falkowski, P.G., y J. Raven. 1997. *Aquatic Photosynthesis*, Blackwell, Oxford 375 pp.

Falkowski, P. G., Greene R. y R. J. Geider. 1992. *Physiological limitations on phytoplankton productivity in the ocean. Oceanography* 5(2): 84-91.

Fitzwater, S. E., G. A. Knauer y J. H. Martin 1982. *Metal contamination and its effect on primary production measurements. Limnol. Oceanogr.* 27: 544-552

Fornshell, J. y J. E. Capella. 1983. *Internal wave variability in the northeast Caribbean Sea. Proc. Assoc. Is. Mar. Labs. Carib.* 17:16

Franks, P. J. S. 1995. *Thin layers of phytoplankton: a model of formation by near-inertial wave shear. Deep-Sea Res. I.* 42: 75-91

Frenette, J. J., S. Demers, L. Legendre y J. Dodson. 1993. *Lack of agreement among models for estimating the photosynthetic parameters. Limnol. Oceanogr.* 38(3): 679-687

Froelich, P. N., Jr., D. K. Atwood y G. S. Giese. 1978. *Influence of Amazon River discharge on surface salinity and dissolved silicate concentration in the Caribbean Sea. Deep-Sea Research* 25: 735-744.

Garcia-Mendoza E. y H. Maske 1996. *The Relationship of Solar-stimulated natural fluorescence and primary productivity in Mexican Pacific Waters*. *Limnol. Oceanogr.* 41(8): 1697-1710

Giese, G. S. 1983. *The relationship between coastal seiches in Puerto Rico and tide-generated internal solitary waves. Proc. Assoc. Is. Mar. Labs. Carib.* 17:17

Giese, G. S., D. C. Chapman, P. G. Black y J. A. Fornshell. 1990. *Causation of large-amplitude coastal seiches on the Caribbean coast of Puerto Rico. J. Phys. Oceanogr.* 20: 1449-1458

Gilbes, F., J. M. Lopez, y P. M. Yoshioka. 1996. *Spatial and Temporal Variations of Phytoplankton Chlorophyll-a and Suspended Particulate Matter in Mayaguez Bay, Puerto Rico. Journal of Plankton Research,* 18(1):29-43.

Gomez, F., F. Echevarría, C. M. García, L. Prieto, J. Ruiz, A. Reul, F. Jiménez-Gómez y M. Varela. 2000. *Microplankton distribution in the Strait of Gilbraltar: Coupling between organisms and hydrodynamic structures. J. Plankton Res.* 22(4): 603-617

González, J. G. 1966. *Primary productivity of the neritic and offshore waters of Western Puerto Rico. Final Report. U.S. Office of Naval Research Research Project* NONR-4318 (00)

González-Morales, A. T., G. Gaxiola-Castro y J. R. Lara-Lara 1993. *Daily photosynthetic parameters and biomass from size-fractionated phytoplankton off Baja California. Estuarine, Coastal and Shelf Science.* 36: 147-158

Goodin, D. G., L. Han, R. N. Fraser, D. C. Rundquist, W. A. Stebbins y J. F. Schalles 1993. *Analysis of Suspended Solids in Water Using Remotely Sensed High Resolution Derivative Spectra. Photogrammetric Eng. & Remote Sensing.* 59(4): 505-510.

Gordon, H. R. y A. Y. Morel. 1983. *Lecture Notes on Coastal Studies and Estuarine Studies. Springer-Verlag, New York, New York,* 429 pp.

Gordon, H. R., D. K. Clark, J. W. Brown, O. B. Brown, R. H. Evans y W. W. Broenkow 1983. *Phytoplankton pigment concentrations in the Middle Atlantic Bight: comparison of ship determinations and CZCS estimates. Applied Optics*. 22(1): 20-36

Granata, T., J. Wiggert y T. Dickey 1995. *Trapped, near-inertial waves and enhanced chlorophyll distributions. J. Geophys. Res.* 100(C10): 20,793-20,804

Greene, R. M., Z. S. Kolber, D. G. Swift, N. W. Tindale y P. G. Falkowski 1994. *Physiological limitation of phytoplankton photosynthesis in the eastern equatorial Pacific determined from variability in the quantum yield of fluorescence. Limnol. Oceanogr.* 39(5): 1061-1074

Hernández, J. L. 1995. Estudio de la capa mezclada en el Mar Caribe cerca a Puerto Rico. Tesis M. S. Universidad de Puerto Rico, Mayaguez, P.R., 72 pp.

Holloway, G. 1984. *Effects of velocity fluctuations on vertical distributions of phytoplankton. J. Mar. Res.* 42: 559-571

Holloway, P.E. 1987. *Internal hydraulic jumps and solitons at a shelf break region on the Australian Northwest Shelf. Journal of Geophysical Research* 92(C5): 5405-5416.

Holloway, G. y K. Denman 1989. *Influence of internal waves on primary production. J. Plankton Res.* 11(2): 409-413.

Holloway, P. E. y M. A. Merrifield 1999. *Internal tide generation by seamount, ridges, and islands. J. Geophys. Res.* 104(C11): 25,937-25,951.

Holm-Hansen, O. y V. E. Villafañe 1993. *AMLR program: Rates of primary production around Elephant Island, Antartica. Antartic Journal of the United States.* 28(5): 191

Hovis, W. A., D. K. Clark, F. Anderson, R. W. Austin, W. H. Wilson, E. T. Baker, D. Ball, H. R. Gordon, J. L. Mueller, S. Z. El-Sayed, B. Sturm, R. C. Wrigley y C. S. Yentsch. 1980. *Nimbus-7 Coastal Zone Color Scanner: system description and initial imagery. Science*, 210 (60-3): 179-211.

Hu C. y K. J. Voss. 1998. *Measurement of solar-stimulated fluorescence in natural waters*. *Limnol. Oceanogr.* 43(6): 1198-1206.

Iqbal, M. 1983. *Introduction to solar radiation. Toronto Academic Press*, Toronto, Canada, 390 pp.

Jassby, A. D. y T. Platt. 1976. *Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. Limnol. Oceanogr.* 21(4): 540-547.

Jenkins, W. J. y J. C. Goldman 1985. *Seasonal oxygen cycling and primary production in the Sargasso Sea. J. Mar. Res.* 43: 465-491

Jerlov, N. G. 1976. *Marine Optics. Elsevier Scientific Publishing Company, New York, New York*, 231 pp.

Jochem, F. J. y B. Zeitzschell. 1993. *Productivity regime and phytoplankton size structure in the tropical and subtropical north Atlantic in spring 1989. Deep Sea Res. II*. 40(1-2): 495-519

Johns, W. E., T. N. Lee, F. A. Schott, R. J. Zantopp y R. H. Evans. 1990. *The North Brazil Current retroflection: Seasonal structure and eddy variability. J. Geophys. Res.* 95(C12): 22,103-22,120

Johnson, D. R., A. Weidemann, y W. Scott Pegau. 2001. *Internal tidal bores and bottom nepheloid layers. Continental Shelf Research* 21(13-14): 1473-1484.

Johnson, Z. y P. Howd. 2000. *Marine Photosynthetic performance forcing and periodicity for the Bermuda Atlantic Time Series 1989-1995. Deep Sea Res. I.* 47: 1485-1512

Kahru, M. 1983. *Phytoplankton patchiness generated by long internal waves: A Model. Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 111-117

Kamykowski, D. 1974. *Possible interactions between phytoplankton and semidiurnal internal tides. J. Mar. Res*. 32: 67-89

Kamykowski, D. 1976. *Possible interactions between phytoplankton and semidiurnal internal tides. II. Deep thermoclines and trophics effects. J. Mar. Res.* 34(4): 499-509.

Kamykowski, D. 1979. *The growth response of a model Gymnodinium splendens in stationary and wavy water columns. Mar. Biol.* 50: 289-303

Kamykowski, D. y S.-J. Zentara. 1976. *The diurnal vertical migrations of motile phytoplankton through temperature gradients. Limnol. Oceanogr.* 22 : 148-151

Kana, T. M. y P. M. Glibert. 1987. *Effect of irradiances up to 2000 µE m^{-2} s^{-1} on marine Synechococcus WH7803-II. Photosynthetic responses and mechanisms. Deep-Sea Resarch* 34(4):497-516.

Karl, D. M., J. R. Christian, J. E. Dore, D. V. Hebel, R. M. Letelier, L. M. Tupas y C. D. Winn. 1996. *Seasonal and interannual variability in primary production and particle flux at Station ALOHA. Deep Sea Res. 2. Top. Stud. Oceanogr.* 43(2-3): 539-568.

Karl, D. M. y R. Lucas 1996. *The Hawaii Ocean Time Series (HOT) program: Background, rationale and field implementation. Deep Sea Res. 2. Top. Stud. Oceanogr.* 43(2-3): 129-156.

Kiefer, D. A., W. S. Chamberlin y C. R. Booth. 1989. *Natural fluorescence of chlorophyll a: Relationship to photosynthesis and chlorophyll concentration in the western South Pacific Gyre. Limnol. Oceanogr.* 34(5): 868-881.

Kirk, J. T. O. 1994. *Light & Photosynthesis in Aquatic Ecosystems. Cambridge University Press, New York, New York,* 509 pp.

Kjerve, B. 1981. *Tides of the Caribbean Sea. Journal of Geophysical Research* 86, 4243-4247.

Knap, A. H., A. F. Michaels, R. L. Dow, R. J. Johnson, K. Gundersen, J. C. Sorensen, A. R. Close, F. A. Howse, M. Hammer, N. Bates, A. Doyle y T. Waterhouse. 1993. *U. S. Joint Global Ocean Flux Study: Bermuda Atlantic-Time Series Study. BATS Method Manual.* Ver. 3. 108 pp.

Kolber, Z. y P. G. Falkowski. 1993. *Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis in situ. Limnol. Oceanogr.* 38(8): 1646-1665.

Laborde, P., J. Urrutia y V. Valencia. 1999. *Seasonal variability of primary production in the Cap-Ferret Canyon area (Bay of Biscay) during the ECOFER cruises. Deep Sea Res. II.* 46(10): 2057-2079.

Lande, R. y C. S. Yentsch. 1988. *Internal waves, primary production and the compensation depth of marine phytoplankton. J. Plankton. Res.* 10(3): 565-571.

Laws, E. A., G. R. DiTullio, K. L. Carder, P. R. Betzer y S. Hawes. 1990. *Primary production in the deep blue sea. Deep Sea Res. A. Oceanogr. Res. Pap.* 37(5A): 715-730.

LeBlond, P. H. y L. A. Mysak. 1989. *Waves in the ocean. Elsevier Scientific Publishing Company, New York.* 602 pp.

Lee, Z. P., K. L. Carder, T. G. Peacock, C. O. Davis y J. L. Mueller. 1996. *Method to derive ocean absorption coefficients from remote-sensing reflectance. Applied Optics.* 35(3) 453:462.

Lee, Z. P., K. L. Carder, J. Marra, R. G. Steward y M. J. Perry. 1996. *Estimating primary production at depth from remote sensing. Applied Optics.* 35(3) 463:474.

Lee, Z. P., K. L. Carder, R. G. Steward, T. G. Peacock, C. O. Davis y J. S. Patch. 1998. *An empirical algorithm for light absorption by ocean water based on color. J Geophys. Res.* 103(C12): 27,967-27,978.

LeBlond, P. H. y L. A. Mysak. 1989. *Waves in the ocean. Elsevier Science Publishers, New York, New York,* 602 pp.

Leming, T. D. 1967. *Eddies west of the southern Lesser Antilles. Contribution No. 91, Bureau of Commercial Fisheries Tropical Atlantic Biological Laboratory, Miami, Florida 33149.*

Lennert-Cody, C. E. y P. J. S. Franks. 1999. *Phytoplankton Patchiness and HF internal waves.* http://www.whoi.edu/science/AOPE/people/tduda/isww/text/lennert/clennert.html Activo Julio 2000.

Letelier, R. M., J. E. Dore, C. D. Winn y D. M. Karl. 1996. *Seasonal and interannual variations in photosynthetic carbon assimilation at Station ALOHA. Deep-Sea Research II.* 43(2-3): 467-489.

Letelier, R. M., M. R. Abbott y D. M. Karl. 1997. *Chlorophyll natural fluorescence response to upwelling events in the Southern Ocean. Geophysical Research Letters* 24(4): 24-27.

Lignel, R. 1992. *Problems in filtration fractionation of ^{14}C primary productivity samples. Limnol. Oceanogr.* 37(1): 172-178.

Lizotte, M. P. y J. C. Priscu. 1994. *Natural fluorescence and quantum yields in vertically stationary phytoplankton from perennially ice-covered lakes. Limnol. Oceanogr.* 39(6): 1399:1410.

Lohrenz, S. E., R. A. Arnone, D. A. Wiesenburg y I. P. DePalma. 1988. *Satellite detection of transient enhanced primary production in the western Mediterranean Sea. Nature*. 335: 245-247.

Lohrenz, S. E., G. A. Knauer, V. L. Asper, M. Tuel, A. F. Michaels y A. H. Knap. 1992. *Seasonal variability in primary production and particle flux in the northwestern Sargasso Sea: U. S. JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study. Deep-Sea Research.* 39(7-8): 1373-1391.

Lohrenz, S.E., Fahnenstiel, G. L. y D. G. Redalje. 1994. *Spatial and temporal variations of photosynthetic parameters in relation to environmental conditions in coastal waters of the Northern Gulf of Mexico. Estuaries* 17(4): 779-795.

López, J. M., P. M. Yoshioka, J. G. Gonzalez, J. E. Capella, J. A. Fornshell y J. R. Barbot 1981. *The structure of the ocean off Punta Tuna, Puerto Rico in relation to OTEC. 8th Ocean Energy Conference, Washington D.C.*

Lorenzen, C. J. 1967. *Determination of chlorophyll and pheo-pigments: Spectrophotometric equations. Limnology and Oceanography* 12: 343-346.

Mackey, D. J., J. Parslow, H. W. Higgins, F. B. Griffiths y J. E. O'sullivan. 1995. *Plankton productivity and biomass in the western equatorial Pacific: Biological and physical controls. Deep Sea Res.* 42(2-3): 499-533.

Maggard, L. y W. Krauss. 1967. *Internal waves at Diamond Stations ing the International Iceland-Färoe Ridge Expedition, May-June, 1960. Rapports et Procès-Verbaux, ICES (Copenhagen)* 157:173-183.

Mahadevan, A. y D. Archer. 2000. *Modeling the impact of fronts and mesoscale circulation on the nutrient supply and biogeochemistry of the upper ocean. J. Geophys. Res.* 105(C1): 1209-1225.

Marañon, E., P. M. Holligan, M. Varela, B. Mouriño y A. J. Bale. 2000. *Basin-scale variability of phytoplankton biomass, production and growth in the Atlantic Ocean. Deep Sea Res. I.* 47(2000): 825-857.

Marra J. 1995. *Primary Production in the North Atlantic: measurements, scaling, and optical determinants. Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 348: 153-160.

Marra, J. y K. R. Heinemann 1984. *A comparison between non-contaminating and conventional incubation procedures in primary production measurenments. Limnol. Oceanogr.* 29(2): 389-392

Marra, J. y K. R. Heinemann 1987. *Primary Production in the North Pacific Gyre: some new measurenments based on* ^{14}C. *Deep Sea Res.* 34(11): 1821-1829

Marra, J., T. Dickey, W. S. Chamberlin, C. Ho., T. Granata, D. A. Kiefer, C. Ho, T. Granata, D. A. Kiefer, C. Langdon, R. Smith, K. Baker, R. Bidigare y M. Hamilton 1992. *Estimation of Seasonal Primary Production from moored optical sensors in the Sargasso Sea. J. Geophys. Res.* 97(C5): 7399-7412

Marra, J., C. Langdon y C. A. Knudson 1995. *Primary production, water column changes, and the demise of a Phaeocystis bloom at the Marine Light-Mixed Layers site (59°N, 21°W) in the northeast Atlantic Ocean. J. Geophys. Res.* 100(C4): 6633-6643

Martinez-Santana, P. 1984. *Optical Classification of the Waters Off La Parguera in Southwestern Puerto Rico.* Disertación Ph.D. Universidad de Puerto Rico, Mayaguez, P.R.

McGillicuddy Jr., D. J., A. R. Robinson, D. A. Siegel, H. W. Jannasch, R. Johnson, T. D. Dickey, J. McNeil, A. F. Michaels y A. H. Knap 1998. *Influence of mesoscale eddies on new production in the Sargasso Sea. Letters to Nature.* 394: 263-265.

McNeil, J. D., H. W. Jannasch, T. Dickey, D. McGillicuddy, M. Brzezinski y C. M. Sakamoto. 1999. *New chemical, bio-optical and physical observations of upper ocean response to the passage of a mesoscale eddy off Bermuda. Journal of Geophysical Research* 104(C7):15,537-15,548.

Melo, N., F. E. Müller-Karger, S. Cerdeira, R. Pérez de los Reyes, I. Victoria del Rio, P. Cárdenas y I. Mitriani. 2000. *Near surface phytoplankton distribution in the western Intra-Americas Sea: The influence of El Nino and weather events. Journal of Geophysical Research* 105(C6): 14029-14043.

Mendoza, E. G. y H. Maske. 1996. *The relationship of solar-stimulated natural fluorescence and primary productivity in Mexican Pacific waters. Limnol. Oceanogr.* 41(8) 1697:1710

Michaels, A. F. y A. H. Knap. 1996. *Overview of the U. S. JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study and the Hydrostation S program. Deep-Sea Res. II.* 43(2-3): 157-198.

Mobley, C. D. 1994. *Light and Water: Radiative Transfer in Natural Waters*. *Academic Press*. 592 pp.

Molinari, R. L., M. Spillane, I. Brooks, D. Atwood, y C. Ducket. 1981. *Surface currents in the Caribbean Sea deduced from lagrangian observations. Journal of Geophysical Research* 86(C7): 6537-6542.

Monteith, J. L. 1973. *Principles of environmental physics*. *Arnold. London*. 241 pp.

Morel, A. 1991. *Light and marine photosynthesis: a spectral model with geochemical and climatological implications. Progress in Oceanography*, 26:263-306

Morel, A. y L. Prieur. 1977. *Analysis of variations in ocean color. Limnology and Oceanography* 22:709-722.

Morell, J. M. y J. E. Corredor. 2001. *Photomineralization of fluorescent dissolved organic matter in the Orinoco River plume: Estimation of ammonium release. Journal of Geophysical Research* 106(c8): 16807-16813.

Morell, J. M., J. E. Corredor, J. E. Capella y J. Lopez 1995. *Density Structure Oscillations at "El Pichincho": Possible implications on pelagic fisheries.* Conferenciante invitado a la coferencia de la AGU Chapman sobre circulación en el mar de las Intra-Americas, Enero 22-26, 1995, La Parguera, Puerto Rico.

Morozov, E. G., 1995. *Semidiurnal internal wave global field. Deep Sea Res. I.* 42(1): 135-148

Müller-Karger, F. E., R. Varela, R. Thunell, M. Scranton, R. Bohrer, G. Taylor, J. Capelo, Y. Astor, E. Tappa, T. Ho, M. Iabichella, J. J. Walsh y J. R. Díaz. 2000. *Sediment record linked to surface processes in the Cariaco Basin. EOS* 81(45):529-535.

Müller-Karger, F. E., y R. A. Castro 1994. *Mesoscale processes affecting phytoplankton abundante in the southern Caribbean Sea. Continental Shelf Research* 14 (2/3): 199-221.

Müller-Karger, F. E., y R. Varela 1990. Influjo del Río Orinoco en el Mar Caribe: Observaciones con el CZCS desde el espacio. Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle. 50:133-134

Müller-Karger, F. E., C. R. McClain, T. R. Fisher, W. E. Esaias y R. Varela 1989. *Pigment distribution in the Caribbean Sea: Observations from space. Prog. Oceanog.* 23: 23-64

Munk, W. y C. Wunsch. 1997. *The Moon, of Course… Oceanography* 10(3): 132-134.

Murphy, S. J., H. E. Hurlburt y J. J. O'Brien. 1999. *The connectivity of eddy variability in the Caribbean Sea, the Gulf of Mexico, and the Atlantic Ocean. J. Geophys. Res.* 104(C1): 1431:1453

Navarro, A., J. E. Corredor, J. M. Morell y R. A. Armstrong. 2000. *Distribution of the cyanophyte Trichodesmium (Oscillatoriaceae) in the eastern Caribbean Sea: influence of the Orinoco River.* Revista de Biologia Tropical 48(1): 115-124.

Neale, D. B. 1995. *Observations of solitary internal waves in the Boca de Monos, Dragon's Mouth, Trinidad (the remous phenomenon). Caribb. Mar. Stud.* 4: 11-19.

Nelson, D. M. y M. A. Brzezinski. 1997. *Diatom Growth and productivity in an oligotrophic midocean gyre: A 3-year record from the Sargasso Sea near Bermuda. Limnol. Oceanogr.* 42(3): 473-486.

Oschiles, A. y V. Garcon 1998. *Eddy-induced enhancement of primary production in a model of the North Atlantic Ocean. Nature.* 394: 266-269.

O'Reilly, J. E., S. Maritorena, B. G. Mitchell, D. A. Siegel, K. L. Carder, S. A. Garver, M. Kahru y C. McClain 1998. *Ocean color algorithms for SeaWiFS. J. Geophysical Res.* 103(c11): 24,937-24,953.

Pacanowski, R. C. y S. G. H. Philander. 1981. *Parameterization of vertical Mixing in Numerical Models of Tropical Oceans. Journal of Physical Oceanography* 11 (11), 1443-1451.

Paltridge, G. W. y C. M. R. Platt 1976. *Radiative Processes in in meteorology and climatology. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam*. 318 pp.

Platt, T. y S. Sathyendranath 1993. *Fundamental issues in measurement of primary production. ICES mar. Sci. Symp.* 197: 3-8.

Platt, T. y S. Sathyendranath 1999. *Modelling primary production XIII (in Japanese) Aquabiology*. 20:74-78.

Platt, T., S. Sathyendranath y A. Longhurst 1995. *Remote sensing of primary production in the ocean: promise and fulfilment. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 348: 191-202.

Platt, T., K. L. Denman y A. D. Jassby 1977. *Modeling the productivity of phytoplankton.* En: E. D. Golberg (ed.). *The Sea: Ideas and Observations on Progress in the Study of the Seas*, Vol. VI, pp. 807-856. John Wiley, New York, New York.

Platt, T., C. L. Gallegos y W. G. Harrison 1980. *Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. J. Mar. Res.* 38(4): 687-701

Platt, T., S. Sathyendranath y P. Ravindran 1990. *Primary production by phytoplankton: analytic solutions for daily rates per unit area of water surface. Proc. R. Soc. Lond. B.* 241: 101-111

Pond, S. y G. L. Pickard 1986. *Introductory Dynamical Oceanography, Pergamon Press, New York.* 329 pp.

Preisendorfer, R. W. 1976. *Hydrologic Optics. Vol. 1-6. U.S. Department of Commerce. National Oceanic and Atmospheric Administration*.

Pregnall, M. A. 1991. *Photosynthesis/Translocation: Aquatic. En: D. C. Coleman y B. Fry (ed). Carbon Isotope Techniques*, pp. 53-75. Academic Press, Inc. New York, New York

Prézelin, B. B. 1992. *Diel periodicity in phytoplankton productivity. Hydrobiologia* 238:1-35.

Redalje, D. G., S. E. Lohrenz y G. L. Fahnenstiel. 1994. *The relationship between primary production and the vertical export of particulate organic matter in a river-impacted coastal ecosystem. Estuaries.* 17(4): 829-838.

Richardson, L. L. 1996. *Remote sensing of algal bloom dynamics. BioScience.* 46(7): 492-501.

Richardson, P. L., G. E. Hufford, R. Limeburner y W. S. Brown. 1994. *North Brazil Current retroflection eddies. J. Geophys. Res.* 99(C3): 5081-5093.

Roberts, J. 1975. *Internal gravity waves in the ocean. Marcel Dekker, INC., New York*. 645 pp.

Robles-Jarero E. G. y J. R. Lara-Lara 1993. *Phytoplankton Biomass and primary productivity by size classes in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. Journal of Plankton Research.* 15(12): 1341-1358.

Rosario-Llantín, J. 2000. *Tidal Currents in Mona Passage.* Tesis M.S. Universidad de Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico, 82 pp.

Sastre, M. 2000. *Estimates of primary productivity for the eastern Caribbean Sea using satellite ocean-color observations.* Tesis M.S. Universidad de Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico, 107 pp.

Sathyendranath, S. y T. Platt 1992. *Remote Sensing of water-column primary production.* En: W. K. W. Li y S. Y. Maestrini (ed.). *Measurenment of primary production from the molecular to the global scale, pp. 1-15. International Council for the Exploration of the Sea,* Copenhagen, Dinamarca.

Sathyendranath, S. y T. Platt. 1993a. *Underwater light field and primary production: Application to remote sensing.* En: V. Barale y P. M. Schilittenhardt (ed.). *Ocean color: Theory and applications in a decade of CZCS experience, pp. 79-93. Kluver Academic Publishers,* Holanda.

Sathyendranath, S. y T. Platt. 1993b. *Remote Sensing of water-column primary production. ICES mar. Sci. Symp.* 197: 236-243.

Sathyendranath, S., A. Longhurst, C. M. Caverhill y T. Platt 1995. *Regionally and seasonally differentiated primary production in the North Atlantic. Deep-Sea Research I.* 42(10): 1773-1802.

Schott, F. 1971. *On horizontal coherence and internal wave propagation in the north sea. Deep-Sea Research* 18: 291-307.

Segura-Torres, W., 2000. *Low frequency transport components in Mona Passage.* Disertación Ph.D. Universidad de Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico, 317 pp.

Sellner, K. G. 1981. *Primary Productivity and the flux of dissolved organic matter in several marine environments. Mar. Biol.* 65(1): 101-112

Sharples J. y C. M. Moore. 2001. *Internal tide dissipation, mixing and vertical fluz at the shelf edge of NE New Zealand. Journal of Geophysical Research* 106(C7):14069-14081.

Smith, E. L. 1936. *Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide. Proc. Natl. Acad. Sci. Wash.,* 22: 504-11.

Smith, W. O. 1993. *Primary productivity of the Antartic Peninsula region during November 1992. Antartic Journal of the United States.* 28(5): 128.

Smith, N. F. y P. E. Holloway. 1988. *Hydraulic jump and undular bore formation on a shelf break. Journal of Physical Oceanography* 18: 947-962.

Smyth, W. D., J. N. Moun y D. R. Caldwell. 2001. *The efficiency of mixing in turbulent patches: Inferences from direct simulations and microstructure observations. Journal of Physical Oceanography* 31:1969-1992.

Sosa-Ávalos, R., R. Millán-Núñez y E. Santamaría-del Ángel. 1997. Productividad primaria del fitoplancton en el Estero de Punta Banda. Ciencias Marinas. 23(3): 361-375.

Steemann-Nielsen, E. 1952. *The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. J. Cons., Cons. Int. Explor. Mer.* 18: 117-140.

Stegmann, P. M., M. R. Lewis, C. O. Davis y J. J. Cullen. 1992. *Primary Production Estimates from Recordings of Solar-Stimulated Fluorescence in the Equatorial Pacific at 150° W.* 97(c1): 627:638

Stegmann, P. M. y M. R. Lewis. 1997. *Shipboard measurenments of phytoplankton production and solar-stimulated fluorescence rates in the northwest Atlantic. Cont. Shelf. Res. 17(7): 743-760*

Suárez-Caabro, J. A. 1967. La Ciencia moderna: Conceptos sobre productividad marina. Ciencia. XXV(5): 149:152.

Taguchi, S., G. R. DiTullio y E. A. Laws. 1988. *Physiological characteristics and production of mixed layer and chlorophyll maximun phytoplankton populations in the Caribbean Sea and western Atlantic Ocean. Deep Sea Res.* 35(8A): 1363:1377

Teixeira, M. 1999. *Characterization of coastal seiches along the Caribbean coast of the island of Puerto Rico*. Disertación Ph.D. Universidad de Puerto Rico, Mayagüez, P.R. 414 pp.

Valdez-Holguin, J. E., G. Gaxiola-Castro y R. Cervantes-Duarte. 1995. Productividad primaria en el Golfo de California, calculada a partir de la relación entre irradianza superficial y clorofila de la zona eufótica. Cienc. Mar. 21(3): 311-329.

Vargo, S., K. Fanning, T. Hopkins, H. Michele, G. Vargo, E. Hartwig y A. Jones. 1981. *Physical, Chemical and Biological Measurements Off Puerto Rico*. Reporte final DOE/NBM-1043 (Vol.1-2). Proyecto de investigación subvencionado por la Oficina de Investigacion Naval bajo el número de contrato W-7405-ENG-8.

Walsh, J. J. y K. A. Steidinger. 2001. *Saharan dust and Florida red tides: The cyanophyte connection. Journal of Geophysical Research* Vol 106(C6):11597-11612.

Webb, W. L., M. Newton y D. Starr. 1974. *Carbon dioxide exchange of Alnus rubra: A mathematical model. Oecologia* 17: 281-291.

Welschmeyer, N. A., S. Strom, R. Goericke, G. DiTullio, M. Belvin y W. Petersen. 1993. *Primary production in the subartic Pacific Ocean. Prog. Oceanogr.* 32(1-4): 101-135.

Wiggert J., T. Dickey y T. Granata. 1994. *The effect of temporal undersampling on primary production estimates. J. Geophys. Res.* 99(C2): 3361-3371.

Wiggert, J. D., T. C. Granata, T. D. Dickey y J. Marra. 1999. *A seasonal succesion of physical/biological interaction mechanisms in the Sargasso Sea. J. Mar. Res.* 57: 933-966.

Williams, P. J. le B. y D. Lefevre. 1996. *Algal ^{14}C and total carbon metabolisms. 1. Models to account for the physiological processes of respiration and recycling. Journal of Plankton Research* 18: 1941-1959.

Williams, P. J. le B., C. Robison, M. Sondergaard, A. Jespersen, T. Bentley, D. Lefevre, K. Richardson y B. Riemann. 1996. *Algal ^{14}C and total carbon metabolisms. 2. Experimental observations with the diatom Skeletonema costatum. Journal of Plankton Research* 18: 1961-1974.

Williams, P. J. le B., K. R. Heinemann, J. Marra y D. A. Purdie. 1983. *Comparison of ^{14}C and O_2 measurements of phytoplankton production in oligotrophic waters. Nature.* 305(5929): 49-50.

Williams, R. G. y M. J. Follows. 1998. *Eddies make ocean deserts bloom. Nature.* 394: 228-229.

Wood, E. D., M. J. Youngbluth, M. E. Nutt, M. N. Yeaman, P. Yoshioka y M. J. Canoy. 1975. *Puerto Rico Nuclear Center: Punta Higuero Environmental Studies. Report for PRWRA.* PRNC-183, pp 181.

Wunsch, C. 1975. *Internal tides in the ocean. Review of Geophysics and Space Physics* 13: 167-182.

Apéndice A

Producción primaria y parámetros fotosintéticos registrados durante todas las visitas a la estación CaTS a partir de 1995 hasta el 2000

Tabla 18. Productividad primaria y parámetros fotosintéticos con error estándar (ES) registrados en la estación CaTS, entre noviembre 1995 hasta octubre 2000. Los valores se agruparon por meses para facilitar la comparación entre los años cuando se visitó la estación. Las unidades se detallan a continuación: Profundidad, Z (m), P^B_S y P^B_m (mg C [mg Chl-a h]$^{-1}$, α^B (mg C [mg Chl-a h]$^{-1}$ [µEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$), β^B (mg C [mg Chl-a h]$^{-1}$ [µEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$), E_k (µEinstein m^{-2} s^{-1}).

Fecha	Prof. Z	P^B_s	ES	Alfa α^B	ES	Beta β^B	ES	E_k	P^B_m	PP
01/25/96	10	0.26	0.02	0.0080	0.0014	0.000000	0.000000	32.7	0.26	74
01/25/96	26	0.30	0.03	0.0079	0.0019	0.000000	0.000000	38.1	0.30	80
01/25/96	64	0.76	0.15	0.0103	0.0009	0.000090	0.000460	70.2	0.72	145
01/25/96	112	0.44	0.03	0.0206	0.0015	0.001670	0.000370	15.9	0.33	111
01/26/99	50	6.32	0.59	0.0207	0.0025	0.000000	0.000000	304.7	6.32	229
01/26/99	75	1.54	0.13	0.0419	0.0062	0.000000	0.000000	36.8	1.54	184
02/22/96	25	0.59	0.04	0.0237	0.0036	0.000000	0.000000	24.7	0.59	203
02/22/96	25	4.95	2.83	0.0528	0.0083	0.005980	0.011060	65.0	3.43	770
02/22/96	25	1.74	0.14	0.0453	0.0073	0.000000	0.000000	38.3	1.74	436
02/22/96	25	1.40	0.13	0.0313	0.0056	0.000000	0.000000	44.7	1.40	380
02/23/99	25	1.42	0.40	0.0114	0.0031	0.000000	0.000000	124.5	1.42	459
02/23/99	90	1.57	0.09	0.0436	0.0043	0.000000	0.000000	36.0	1.57	748
03/18/97	100	3.04	0.07	0.3097	0.0716	0.000080	0.000100	9.8	3.03	831
03/28/00	110	3.95	0.52	0.0534	0.0031	0.002560	0.001790	61.0	3.25	108
04/13/99	75	3.11	0.15	0.1879	0.0219	0.000000	0.000000	16.5	3.11	750
05/02/96	35	1.15	0.18	0.0115	0.0033	0.000270	0.000200	89.1	1.03	195
05/02/96	65	1.03	0.06	0.0117	0.0013	0.000120	0.000060	82.9	0.97	190
05/02/96	100	1.73	0.62	0.0082	0.0022	0.000650	0.000710	159.2	1.31	190

Cont. Tabla 18

Fecha	Prof. Z	P^B_s	ES	Alfa α^B	ES	Beta β^B	ES	E_k	P^B_m	PP
05/11/99	25	3.06	0.25	0.0807	0.0188	0.000000	0.000000	37.9	3.06	771
05/11/99	50	2.59	0.24	0.0928	0.0278	0.000000	0.000000	27.9	2.59	739
06/26/96	5	0.95	0.20	0.0072	0.0018	0.000230	0.000220	115.0	0.83	237
06/26/96	25	1.31	0.13	0.0127	0.0036	0.000000	0.000000	103.6	1.31	392
06/26/96	50	1.19	0.39	0.0072	0.0021	0.000390	0.000470	133.3	0.96	257
06/26/96	75	1.18	0.00	0.0063	0.0013	0.000860	0.000240	123.4	0.78	216
07/31/96	10	1.82	0.08	0.0331	0.0053	0.000000	0.000000	54.9	1.82	619
07/31/96	35	3.95	0.79	0.0340	0.0079	0.001520	0.001130	96.6	3.28	939
07/31/96	100	1.88	0.25	0.0255	0.0052	0.000670	0.000410	65.4	1.67	535
08/22/96	10	0.39	0.08	0.0018	0.0003	0.000050	0.000060	195.4	0.35	62
08/22/96	20	0.46	0.05	0.0034	0.0004	0.000120	0.000050	115.9	0.40	96
08/22/96	40	0.67	0.03	0.0054	0.0003	0.000340	0.000050	97.8	0.53	140
08/22/96	65	0.72	0.05	0.0143	0.0023	0.000740	0.000160	40.7	0.58	231
10/03/96	10	0.46	0.03	0.0080	0.0021	0.000000	0.000000	57.5	0.46	102
10/03/96	25	0.98	0.15	0.0056	0.0007	0.000350	0.000190	138.4	0.77	126
10/03/96	75	0.85	0.12	0.0154	0.0030	0.001000	0.000440	43.0	0.66	160
10/31/96	25	6.35	0.28	0.2282	0.0307	0.000870	0.000440	27.1	6.19	1936
10/31/96	50	6.21	0.45	0.1686	0.0415	0.000000	0.000000	36.8	6.21	1994
10/31/96	75	4.66	0.17	0.3013	0.0782	0.000000	0.000000	15.5	4.66	1852
10/19/00	43	4.47	0.28	0.1064	0.0224	0.000000	0.000000	42.0	4.47	479
10/19/00	55	4.82	0.24	0.0864	0.0095	0.000000	0.000000	55.8	4.82	437
11/26/96	25	1.80	0.05	0.1249	0.0323	0.000000	0.000000	14.4	1.80	560
11/26/96	50	3.03	0.20	0.0928	0.0179	0.000140	0.000230	32.3	3.00	730
11/03/98	25	3.72	0.46	0.0744	0.0153	0.000000	0.000000	50.0	3.72	845
11/03/98	83	0.66	0.09	0.0163	0.0039	0.000000	0.000000	40.5	0.66	166

Cont. Tabla 18										
Fecha	**Prof. Z**	**P^B_s**	**ES**	**Alfa α^B**	**ES**	**Beta β^B**	**ES**	**E_k**	**P^B_m**	**PP**
12/04/95	75	2.56	0.09	0.0421	0.0020	0.000000	0.000000	60.8	2.56	276
12/08/98	10	1.59	0.20	0.0070	0.0015	0.000000	0.000000	227.8	1.59	166
12/08/98	50	2.06	0.15	0.0165	0.0026	0.000000	0.000000	125.1	2.06	306

Apéndice B

Valores de entrada del modelo para calcular la producción primaria en la estación CaTS

Tabla 19. Los valores de esta tabla junto con los parámetros fotosintéticos de la tabla 1 en el Apéndice A son los valores de entrada que se aplicaron al modelo para calcular productividad primaria en CaTS. Aquí se muestra el día del año, la profundidad (Z), el tiempo de incubación (T), la irradianza escalar en la tercera botella de incubación, la atenuación vertical promedio de la irradianza descendente PAR (E_0), la clorofila-a, la cubierta de nubes y la actividad inicial de la muestra. Al final de la tabla se indica el valor máximo y mínimo.

Fecha Crucero	Día	Z m	T horas	E_0(PAR) µeinst m^{-2} s^{-1}	K_d m^{-1}	Chl-a ng l^{-1}	Nubes fracción	AI DPM
1/25/96	25	10	2.00	6.9E+15	0.0441	188	0.4219	6829
1/25/96	25	26	2.00	7.6E+15	0.0441	230	0.4219	8707
1/25/96	25	64	2.00	6.6E+15	0.0441	371	0.4219	8419
1/25/96	25	112	2.00	5.9E+15	0.0441	1088	0.4219	1955
1/26/99	26	50	0.70	1.80E+16	0.0518	135	0.4219	13720
1/26/99	26	75	0.70	5.00E+15	0.0518	496	0.4219	14299
2/22/96	53	25	2.00	7.5E+15	0.0443	177	0.3969	11871
2/22/96	53	25	4.00	6.5E+15	0.0443	177	0.3969	2843
2/22/96	53	25	3.50	7.5E+15	0.0443	177	0.3969	3580
2/22/96	53	25	3.00	8.5E+15	0.0443	177	0.3969	4972
2/23/99	54	25	0.67	4.50E+15	0.0466	710	0.3969	16324
2/23/99	54	90	0.67	4.40E+15	0.0466	563	0.3969	16324
3/18/97	77	100	0.67	2.4E+16	0.0426	687	0.3856	10703

Cont. Tabla 19

Fecha Crucero	Día	Z m	T horas	E_0(PAR) µeinst m^{-2} s^{-1}	K_d m^{-1}	Chl-a ng l^{-1}	Nubes fracción	AI DPM
3/28/00	88	110	1.53	7.2E+15	0.0405	260	0.3856	9904
4/13/99	103	75	0.78	4.80E+15	0.0432	214	0.4150	10882
5/2/96	123	35	0.67	5.0E+16	0.0428	205	0.4963	17803
5/2/96	123	65	0.67	4.2E+16	0.0428	245	0.4963	14940
5/2/96	123	100	0.67	4.1E+16	0.0428	540	0.4963	14685
5/11/99	131	25	0.70	1.56E+16	0.0510	177	0.4963	10882
5/11/99	131	50	0.70	1.38E+16	0.0510	233	0.4963	10882
6/26/96	178	5	0.67	3.8E+16	0.0598	344	0.5456	14054
6/26/96	178	25	0.67	4.4E+16	0.0598	462	0.5456	10647
6/26/96	178	50	0.67	3.6E+16	0.0598	943	0.5456	8171
6/26/96	178	75	0.67	2.8E+16	0.0598	1029	0.5456	8731
7/31/96	213	10	0.67	3.2E+16	0.0459	380	0.5800	12173
7/31/96	213	35	0.67	3.6E+16	0.0459	559	0.5800	14320
7/31/96	213	100	0.67	3.0E+16	0.0459	364	0.5800	13891
8/22/96	235	10	0.67	4.1E+16	0.0563	215	0.5306	18537
8/22/96	235	20	0.67	4.7E+16	0.0563	276	0.5306	18537
8/22/96	235	40	0.67	4.1E+16	0.0563	476	0.5306	18537
8/22/96	235	65	0.67	3.9E+16	0.0563	1874	0.5306	18537

Cont. Tabla 19								
Fecha Crucero	**Día**	**Z m**	**T horas**	**E_0(PAR) µeinst m^{-2} s^{-1}**	**K_d m^{-1}**	**Chl-a ng l^{-1}**	**Nubes fracción**	**AI DPM**
10/3/96	277	10	0.67	3.3E+16	0.0496	160	0.5756	16324
10/3/96	277	25	0.67	3.5E+16	0.0496	201	0.5756	16324
10/3/96	277	75	0.67	2.7E+16	0.0496	1139	0.5756	16324
10/19/00	293	43	0.67	1.3E+16	0.0518	381	0.5756	4212
10/19/00	293	55	0.67	1.0E+16	0.0518	233	0.5756	4937
10/31/96	305	25	0.67	2.3E+16	0.0507	308	0.5756	16324
11/26/96	331	25	0.67	2.8E+16	0.0489	190	0.5175	15231
11/26/96	331	50	0.67	2.6E+16	0.0489	515	0.5175	13911
11/3/98	307	25	0.65	5.7E+15	0.0470	135	0.5175	16324
11/3/98	307	83	0.65	5.0E+15	0.0470	1011	0.5175	16324
12/4/95	338	75	2.00	3.7E+15	0.0550	376	0.4412	12833
12/8/98	342	10	0.72	3.00E+16	0.0458	340	0.4412	16324
12/8/98	342	50	0.72	2.10E+16	0.0458	474	0.4412	16324
MIN		5	0.65	3.7E+15	0.0405	135	0.3856	1955
MAX		112	4.00	5.0E+16	0.0598	1874	0.5800	18537

Apéndice C

Valores de entrada de la simulación para calcular la producción primaria en la estación CaTS utilizando una curva Gausiana para representar el perfil de clorofila-a

Tabla 20. Valores de entrada que se utilizaron en la simulación para calcular la productividad primaria en CaTS y cuyos resultados se presentaron en la sección 5.2.6. Aquí se muestra el mes y día, valores de los parámetros fotosintéticos, la fracción de cubierta de nubes y los parámetros que describen la función Gausiana para representar el perfil de clorofila-a. Las unidades se detallan a continuación: P^B_S (mg C [mg Chl-a h]$^{-1}$, α^B (mg C [mg Chl-a h]$^{-1}$ [µEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$), β^B (mg C [mg Chl-a h]$^{-1}$ [µEinstein m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$), Bo y A (mg Chl-a m^{-3}), sigma y Zm (m)

Mes	Dia del año	Alfa α^B	Beta β^B	P^B_s	Fracción de Nubes	Bo	sigma	Zm	A	h
1	15	0.02	2.93E-04	1.6	0.4219	0.172	15.4	92.6	0.809	22.13
2	46	0.03	9.97E-04	1.94	0.3969	0.163	13.9	106.9	0.751	18.54
3	75	0.18	1.32E-03	3.49	0.3856	0.142	19.4	107.1	0.646	22.24
4	106	0.19	0	3.11	0.415	0.159	14.2	106.1	0.673	16.91
5	136	0.04	2.08E-04	1.91	0.4963	0.169	22.9	103.9	0.584	23.68
6	167	0.01	3.70E-04	1.16	0.5456	0.228	21.6	72.9	0.865	33.16
7	197	0.03	7.30E-04	2.55	0.58	0.129	28.4	72.2	0.749	37.77
8	228	0.01	3.13E-04	0.56	0.5306	0.094	19.9	75.9	0.828	29.27
10	289	0.07	0.00037	2.99	0.5756	0.108	18.4	80.6	0.512	16.67
11	320	0.08	3.50E-05	2.31	0.5175	0.100	19.0	69.1	0.638	21.45
12	350	0.02	0	2.07	0.4412	0.115	24.4	81.6	0.777	33.59

APÉNDICE D

COASTAL SEICHES, INTERNAL TIDE GENERATION, AND DIAPYCNAL MIXING OFF PUERTO RICO

COASTAL SEICHES, INTERNAL TIDE GENERATION, AND DIAPYCNAL MIXING OFF PUERTO RICO

Edwin Alfonso [a,*] , Jorge Capella [a], Julio M. Morell [a], José M. López [a], Jorge E. Corredor [a], Ángel Dieppa [a] and Marvi Teixeira[b]

[a] Department of Marine Sciences, University of Puerto Rico, Mayagüez 00681, Puerto Rico.
[b]Electrical Engineering Department, Polytechnic University of Puerto Rico, Hato Rey, Puerto Rico.

Abstract

High vertical diffusivity values, $\kappa_d > 6 \text{ X } 10^{-3}$ $m^{-2}s^{-1}$, were measured between SEP-DEC 1997 and MAY-OCT 2000 in oceanic waters of the Mona Passage. These elevated diffusivities are associated with the presence of locally generated internal waves of semidiurnal frequency, with a reduction of the Richardson number at the base of the pycnocline, and with increased seiching activity over the southwest coast of Puerto Rico. The patterns of activity are strictly correlated with the lunar cycle and with changes in the stratification of the Caribbean Surface Water (CSW). Increases in the stratification of the water column are due to the influence of the Amazon and Orinoco Rivers. The development of a shallow pycnocline (thin mixed layer) increases the Brunt-Väisällä frequency and reduces the tidal beam slope. Under the proper astronomical forcing and vertical stratification conditions energy from the barotropic tide at or near the shelf break is transferred offshore towards the generation of internal tides and shoreward into the platform waters consequently increasing the coastal seiche activity. This work links a remote continental process such as the discharge of the Orinoco River to a coastal dynamic process in the northeastern Caribbean, such as the coastal seiches.

Keywords: Eddy diffusivity; Internal waves; Internal tides; Seiches; Solitons; CaTS; Caribbean Sea; Orinoco River; Puerto Rico; Mona Passage.

---

[*] Corresponding author. Tel.: + 1-787-832-4040, Ext. 3838; fax: + 1-787-265-5408.
E-mail addresses: ealfonso@rmocfis.uprm.edu (E. Alfonso), jcapella@rmocfis.uprm.edu (J. Capella), oceano@coqui.net (J. Morell), jo_lopez@rumac.uprm.edu (J. M. López), quimocea@caribe.net (J. Corredor), adieppa@rmocfis.uprm.edu (A. Dieppa) and mteixeir@caribe.net (M. Teixeira) .

Introduction

Internal waves of semidiurnal period, also known as the internal tide or baroclinic tide, are present in all oceans, including the Caribbean Sea (Roberts, 1975; Morozov, 1995; Giese, 1993; Giese et al., 1990). The internal tide is generated by the interaction of the barotropic tide (surface tide) with submarine topography. Barotropic tidal currents deflected by the submarine slopes cause a vertical displacement of the density interface that later is propagated along the interface.

The strength of the internal tide is a function of topographic conditions. A considerable vertical displacement of the stratified waters is required for the generation of the internal tide when the surface tide impinges on the submarine topography. For symmetric submarine mountains (Gaussian shaped), the internal tide is small because barotropic flow goes around it. In contrast, when the barotropic tide goes over a ridge, the barotropic flow is forced to cross the isobaths and generates an energetic internal tide (Holloway and Merrifiled, 1999). Other important aspects are how closely aligned is the slope of the tidal beam ray relative to the topographic slope (Prinsenberg and Rattray, 1975; Prinsenberg et al., 1974; Baines, 1982), and the incidence angle of the barotropic tide (Guizien and Barthélemy, 1999).

The Caribbean Island Arc in the Atlantic and the Hawaiian Ridge in the Pacific are both ideal physical settings for the generation of internal waves (Morell et al., 1995; Bejarano, 1997; Giese et al., 1990; Neale, 1995). Passages between islands, submarine ridges, sudden changes in bottom depth and complex bathymetry normal to the barotropic flow characterize the offshore island chains. The HOME project (Hawaii Ocean Mixing Experiments) in the Hawaiian Archipelago is currently pursuing this line of research (Müller and Briscoe, 2000). The internal wave / internal tide field in the Eastern Caribbean is only known from sparse local observations and a coherent picture of the various generation foci is lacking. López

et al. (1981), Fornshell and Capella (1987); Neale (1995); and Bejarano (1997) have described the passage of internal waves through the Caribbean Sea. Morell et al., (1995) describes their impact over fish abundance, Sander (1981) looks at their potential as source of nutrient enrichment around the Caribbean Islands, while Giese et al. (1982); Giese (1983); Giese et al. (1990); and Teixeira (1999) focus on coastal seiche dynamics.

High frequency internal waves and solitary internal waves (~200m length) have been detected in the Southern Caribbean from airborne observations (Apel et al., 1975; Neale, 1995). Profiles of temperature, salinity and dissolved oxygen from waters south of Puerto Rico show a persistent internal wave field. Diurnal and semi-diurnal oscillations with amplitudes ranging between 10-100 m have been often observed through the use of BT/XBT and Hydro/CTD profiles and thermistor chain data (López et al., 1981; Fornshell and Capella, 1987).

During the late 1970's Graham Giese found for the first time a direct relationship between coastal seiches and the astronomical tide using the water level record from Guanica Harbor, located on the southwest coast of Puerto Rico. Coastal seiches at Magueyes Island and Guanica Harbor with cause nearshore waters to rise and fall with a periodicity of 50 minutes and 45 minutes, respectively (Giese et al., 1990; Teixeira, 1999). Interest in this subject arose when based upon Palawan Island studies Giese (1983) suggested a strong tide impinging over the Aves Ridge as the probable generation mechanism for solitons arriving at the south coast of Puerto Rico. Giese et al. (1982) and Giese et al. (1990) further investigated the internal tide – soliton – coastal seiche relationship in the northeaster Caribbean.

A cause-effect relationship between coastal seiches and internal waves has been established for the Sulu Sea (Giese and Hollander ,1987; Giese et al., 1982) but the evidence is still inconclusive for the Puerto Rico seiches. Recent studies point to a local seiche generation mechanism (Teixeira and Capella, 2000). Seiche activity increases every 14 days and maximum activity occurs 6 to 7 days after syzygy (Giese et al., 1990; Giese et al., 1982; Teixeira, 1999). Teixeira and Capella (2000)

argue that increments in activity correspond to the lunar phase, lunar declination and lunar perigee cycles. Large internal tidal bores (breaking internal tidal waves) off the west coast of the United States generate nearshore upwelling at specific days in the lunar cycle (Pineda, 1995). These events produce surface temperature anomalies near moon quarters. It is striking the similitude with the seiches cycle reported by Giese et al. (1990) and Texeira and Capella (2000). Seiches and nearshore upwelling are both related to high internal tide activity and favorable astronomical conditions. This work could help to better understand the link between oceanic internal wave activity and coastal physical phenomena.

CTD profiles from the northern Mona Passage in a region locally known as El Pichincho (escarpment rising to a depth of 250 meters) revealed 45 meter oscillations in the isopycnal surface corresponding to σ_t= 24 kg m^{-3} (Bejarano, 1997). This area is recognized as a region of high biological activity (Morell et al., 1995). Bejarano (1997) describes the wave as semidiurnal with a wavelength of 40 kilometers, the phase velocity was 0.89 m s^{-1} and maximum speeds of 64 cm s^{-1} and 23 cm s^{-1}, over and under the thermocline, respectively. Surface stress associated with the internal wave currents can modify the spectrum of the short waves generated by the wind and cause distinctive surface roughness patterns (Alpers, 1985) visible to remote sensors in the space. The changes in roughness cause Bragg scattering of microwave signals allowing an active sensor such as SAR (Synthetic Aperture Radar) to easily detect them. But visual photography of internal waves is possible from space if the satellite is located at position that sun glint can reveal their presence. Photos of Mona Passage taken by an astronaut (space shuttle mission STS-7, June 21 1983) shows the surface tracks associated with internal waves (Figure D. 1).

A strong correspondence between internal waves and vertical turbulent eddy diffusion has been established in previous studies. High values of the coefficient of vertical eddy diffusion and small local gradient Richardson numbers are associated with the generation and breaking of internal waves near the shelf break (Müller and

Briscoe, 1999; Müller and Briscoe, 2000). High diapycnal diffusivities (κ_ρ) have been observed along a turbulence band centered in the baroclinic energy beam ray coming from the shelf break (Lien and Gregg, 2001). The authors argue that the internal band had a width of 50 m and was formed by the breaking of internal waves in the shelf break. This mechanism has been proposed as the explanation for the apparent discrepancy between the observed vertical structure of the world oceans and measured values of vertical diffusivity (Müller and Briscoe, 2000).

In this paper we present evidence of a cause-effect relationship between turbulent vertical eddy diffusion, coastal seiches and internal tide generation off the south coast of Puerto Rico. Using CTD profiles and ADCP and tide data we obtained simultaneous measurements of the coefficient of vertical eddy diffusivity in offshore waters and of coastal seiche energy. These observations suggest a direct link between events of high vertical diffusivities in the Mona Passage and strong coastal seiching in the southwest of Puerto Rico. Also we provide evidence that this link is found in the local generation of internal waves along the insular slope. These processes are strongly modulated by astronomical conditions and by the degree of stratification of the offshore waters. A very particular scenario that distinguishes the northeastern Caribbean from the Hawaiian Ridge occurs from the modulation of local stratification, and of internal tide generation, off the south coast of Puerto Rico by a remote mesoscale phenomenon such as the discharge of the Orinoco River into the Caribbean Sea.

1. Study Site

This work is based upon data collected in Mona Passage and in oceanic waters off southwest Puerto Rico. Station **ADCP1** (*Acoustic Doppler Current Profiler 1*) was located about 10 nautical miles to the NNE of Mona Island (18° 17.478’ N, 67° 48.155’ W) in oceanic waters with a depth of 481 meters. The station is located in the central axis of the Mona Passage (Figure D. 2), in an area of low bottom relief. An RD Instruments 75 kH acoustic Doppler current meter was

deployed for four and a half months at this location. The station is located about six nautical miles to the SW of EL Pichincho (source of internal waves) and 32 nautical miles to the west of station InWaPE. Mona Passage allows the exchange of water masses between the Atlantic and the Caribbean. Vertical profiles of low frequency meridional transport show a two-layer baroclinic structure (Segura, 2000). The upper layer reaches a depth of 300 meters and consists of the following water masses: Caribbean Surface Water, Subtropical Underwater and the Sargasso Sea Water. These water masses generally cross the Mona Passage from the Atlantic Ocean to the Caribbean Sea. The lower layer consists of the upper reaches of the Tropical Atlantic Central Water moving from south to north across the Mona Passage. In Mona Passage the semidiurnal component (M2) of the barotropic tide propagates from north to south (Kjërve 1982) around an amphidromic system centered south of the island of St. Croix. The M2 component current ellipses in the Mona Passage showed anti-clockwise rotation and the principal axes are aligned along the channel axis (Rosario, 2000).

InWaPE (Internal Wave Productivity Estimates) station is located 2.4 nautical miles to the southwest of Punta Cadena (18° 16.6’ N, 67° 16.0’ W), in off shelf waters with an estimated depth of 223 fathoms (401.4 m). The station is less than ¼ mile from the shelf break at a location where internal wave signatures have been observed from space (Figure D. 1). Spectra of current measurements of the shelf waters near InWaPE revealed coastal seiches with periods near 20 and 31 minutes (Alfonso, 1995).

CaTS (*Caribbean Time Series*) serial station is located in the north Caribbean Sea 22 nautical miles from the SW coast of Puerto Rico (17° 36.00’ N, 67° 00.00’ W), at a depth of 2880 m. Monthly measurements of biological, chemical, physical and bio-optical parameters have been conducted since 1995 while older occupations extend back to the early ‘70s. The station can be impacted by mesoscale phenomena such as eddies and by the discharge of the Orinoco River (Corredor and Morell, 2001). Internal waves with amplitudes of 20 m have been

detected at this location. The halocline oscillates throughout the year between 11 meters in the fall down to 106 meters in the spring (Corredor and Morell, 2001).

Water level records are from an Official NOAA tide station located at Magueyes Island. Station reference number is 9759110 (Latitude: 17° 58.3' N Longitude: 67° 2.8' W).

2. Methodology

An RD Instruments 75kHz Acoustic Doppler Current Profiler (ADCP) current meter was deployed four and half months (May 24- October 11, 2000) at station ADCP1. A total of 5035 records at 40 minutes intervals were taken with a 10 meter vertical bin resolution between 44 meters down to 444 meters. Measurements shallower than 44 meters were discarded due to contamination with the surface signal. At the beginning and end of the deployment CTD and XBT profiles were completed. The last 36 records of the ADCP (October 10, 2000) were simultaneous with a CTD-XBT cast time series. An SBE19 CTD was lowered down to 200 meters every hour for 12 hours and XBTs were launched between casts. Contours of temperature and density (sigma-t) were generated from these data. Another ADCP data set from a previous deployment (September 3- December 3 1997) for which concurrent CTD profiles were available was also used in our study. These measurements were made at a shorter time interval (dt=20 min) but preserved the 10-meter vertical resolution. The ADCP configuration is detailed below (Table D. 1).

Current measurements were expressed as horizontal components U and V, which is naturally, aligned perpendicular and parallel to the principal axis of Mona Passage. From the ADCP and CTD data we calculated the velocity shear squared, $S^2= (\partial U/\partial z)^2+ (\partial V/\partial z)^2$, the buoyancy frequency squared, $N^2= -(g/\rho_0)(\partial\sigma_t /\partial z)$, and the local gradient Richardson number $Ri_G=N^2/S^2$. CTD data allow us to calculate the Brunt-Väisälä frequency profile down to 144 meters. Vertical diffusivities were parameterized in terms of the Richardson number using the equations and parameters for tropical waters reported by Pacanowsky and Philander (1981).

The NOAA primary water level sensor is an air acoustic measurement device that registers water level every 6-minute with an accuracy of 3.05 mm. Water level data is continuously processed by NOAA and can be downloaded from http://co-ops.nos.noaa.gov/. Only water level data concurrent with the ADCP deployment

periods were processed. A digital band pass filter centered at 1.2 CPH was applied to isolate the 50-minute coastal seiche signal. A spectrogram was applied to the filtered data to show the distribution of the seiche energy during the sampling period.

3. Results and Discussion

Vertical mixing by shear instabilities occurs locally when the shear is larger than the stabilizing effect of the buoyancy gradient. Tendency for development of shear instability can be expressed in terms of the local gradient Richardson Number, $Ri_{G,}$

$$Ri_g = \frac{N^2}{S^2} = \frac{N^2}{\left(\frac{\partial U}{\partial Z}\right)^2 + \left(\frac{\partial V}{\partial Z}\right)^2} \qquad (1)$$

where *U* and *V* are the components of horizontal velocity perpendicular and parallel to the central axis of Mona Passage, respectively. *N* is the buoyancy frequency or Brunt-Väisällä frequency. For small values of the Richardson number vertical mixing is enhanced. A small Richardson number occurs when the value of the Brunt-Väisällä frequency is small or for high values of vertical velocity shear. For Richardson numbers, Ri, smaller than the critical value of ¼, a stable stratified flow can become unstable by any small perturbation resulting in the development of Kelvin-Helmholtz instabilities (Thorpe, 1971; Thorpe, 1973). Internal waves can increase the vertical shear and reduce the Richardson number below the typical oceanic values (0.4-1.0) and below the critical value of ¼ (New, 1988; New and Pingree, 1990).

The time evolution of the *Ri* field at ADCP1, to a depth of 150 m, is presented in Figure D. 3. Even though values of the Richardson number smaller than ¼ are observed throughout the monitoring period, these become more common in August and October. At the end of September and during the first week of October the values are critical (Ri < ¼) at all depths.

The vertical eddy coefficient (κ_d) can be parameterized in terms of the Richardson number (Pacanowsky and Philander, 1981) by

$$\nu = \frac{\nu_0}{(1+\alpha Ri)^n} + \nu_b \qquad (2)$$

$$\kappa_d = \frac{\nu}{(1+\alpha Ri)} + \kappa_b$$

where ν, is the eddy viscosity and ν_b and κ_b are the background values. For tropical waters Pacanowsky and Philander (1981) applied the following values: n=2, α=5, ν_0=100 cm^2 s^{-1}, ν_b=1.0 cm^2 s^{-1} and κ_b=0.1 cm^2 s^{-1}. Using these parameters and the values of *Ri* shown on figure 3 we estimated the vertical eddy coefficients for the water column in Mona Passage between May and October 2000 (Figure D. 4). The computed coefficients ranged between 30 x 10^{-4} and 50 x 10^{-4} m^{2}s^{-1}. This last value is inside the range of high values observed for the seasonal thermocline (Peters et al., 1988). Recently, Morel et al. (2001) reported high vertical diffusivities up to 27 x 10^{-3} m^2 s^{-1} (a mean of 5.3 x 10^{-4}) at several offshore locations around PR utilizing different data sources and a different parameterization for κ_d These high vertical diffusivities suggest that intense vertical mixing occurs in the waters around Puerto Rico, including the Mona Passage. Between the last week of September and first two weeks of October the vertical eddy diffusivity is above 60 X 10^{-4} m^{2}s^{-1}.

We visited station InWaPE and ADCP1, September 22 and October 10 2000, respectively and found a strong internal tide signal at both sites (Figure D. 5 and Figure D. 6). In ADCP1 the isopycnals form a sinusoidal pattern with peak to

valley heights of 25 m. Since on October 10 the vertical diffusivities (κ_d) reached values of 35 x 10^{-4} m^2s^{-1}, we can assume that the internal wave field was a typical one on that date. A few days' earlier values of over 70 x 10^{-4} m^2s^{-1} were observed which leads us to speculate that the internal wave activity was higher during that period. The relationship between elevated vertical diffusivities and internal tides has been extensively reported in the literature (Stigebrandt, 1979; Stigebrandt, 1999; New, 1988; New and Pingee, 1990; Gregg et al., 1999; Alford and Pinkel, 1999). Müller and Briscoe (1999, 2000) discuss the global impact of high vertical diffusivity values (low Richardson numbers) resulting from the generation and breaking of internal waves in the margin of islands or continents, a process often referred to as mixing along oceanic boundaries.

We visited station InWaPE on the first day of increased vertical mixing and found an internal tide with a maximum height of 25 m. In contrast to the ADCP1 observations, the temperature contours showed a square, rather than sinusoidal, waveform. The change in shape corresponds to its short distance from the shelf break, less than 0.5 km. Holloway et al. (1999) report on a similar internal waveform in waters of the Australian North West Shelf.

Figure D. 7 shows the correspondence between high vertical mixing in the Mona Passage and extreme coastal seiche activity on the southwestern PR shelf. Beginning in August and until the first week of October the more energetic seiches correspond in time to high values of the coefficient of vertical eddy diffusivity in the water column. The simultaneous occurrence of enhanced vertical mixing, of the internal tide, and of energetic seiches suggests a common denominator for these processes.

A strong barotropic current re-directed by the submarine slope can apply a strong push to the isopycnals and generate internal waves of larger amplitude. These large amplitude baroclinic waves increase the vertical shear, reduce the Richardson number over the critical value of ¼, and increase the vertical eddy diffusivity. In other words, barotropic energy is transformed into baroclinic internal

wave modes and is dissipated as turbulence. Our observations point to extreme seiche activity during specific astronomical conditions so the barotropic tide must be involved in the excitation of these oscillations. Being the normal mode of response of costal waters seiches will feed on many types of forcing energy. Whether extreme coastal seiches on the southwestern PR shelf are excited directly by the barotropic tide, by the same mechanism involved in the generation of internal tides, or due to the arrival of internal waves at the shelf break is not clear.

Giese (Giese et al., 1982) first observed that extreme seiches occur over the southwestern PR shelf six days after the coincidence of syzygy and lunar perigee. This observation links maxima in the gravitational pull of shelf waters to the seiche excitation mechanism. Extending this idea we would expect that more energy to be available for seiche activity during the overlap of the following astronomical conditions: Syzygy, perigee, 18° lunar declination (Moon just over our zenith), perihelion and near equinoxes. We have defined a relative index of tidal force as a function of the overlap of all this events. This tidal force index (TDI) is defined it as:

$$TDI = \frac{\left[(FL + PL + DL) + \frac{1}{2.5}(PS + DS) \right]}{3.8} \qquad (3)$$

$$such\ \ that$$

$$0 < FL < 1 \quad 0 < PL < 1 \quad 0 < DL < 1 \quad 0 < PS < 1 \quad 0 < DS < 1$$

where FL is the Lunar Phase, PL is the lunar perigee, DL is the lunar declination, PS represents the perihelion and DS is the solar declination. Each index goes from 0 (not favorable) to 1 (most favorable). For example, during perigee the value of PL equals 1 and during apogee the value of PL equals 0. The Sun's indexes (PS and DS) are normalized by 2.5 as the tidal force exerted by the Sun is 2.5 times weaker than the Moon's tidal force. All indexes are normalized by the maximum value of

their sum, 3.8. The final index *I*, is a relative index of the astronomical factors that result in greater tidal forces.

Figure D. 8 shows the tidal force index (TDI) oscillating with a fortnightly period that is modulated by lower frequency components. When TDI remained above a threshold value of 0.7 over a full fortnightly cycle the column average diffusivity reached over 70 x 10^{-4} m^2s^{-1} and the seiche activity was extreme and lasting. The TDI may be higher during any particular day but it is the local fortnightly minimum which must exceed the threshold criterion. So, an elevated low-range in the tidal force index sometimes results in the enhanced transfer of energy from the barotropic tide to coastal seiches and to the offshore internal tide field. However a high value of the index is necessary but not sufficient to explain the increases in vertical diffusivity, the local bathymetric slope and open-ocean stratification conditions must also be considered.

Figure D. 9 (top) shows periods during which large eddy diffusivites were calculated below a depth of 100 meters and that do not correspond to stronger seiche activity. We can see more energy in the seiche only if higher diffusivities occur above a depth of 80 meters. Figure D. 9 (bottom) shows the column-averaged diffusivities and now the significant peaks do coincide with seiche energy. Figure D. 10 provides a closer look at the events of enhanced seiche activity and intense mixing. During 1997 the eddy dffusivity peaks and the peaks of seiche energy coincided while during the same period of the year in 2000 we observed an elevated plateau in the diffusivites between the two peaks of seiche activity in September and October. Previous work in the Norwegian fjords by Stigebrandt (1976; 1979; 1999) has established a direct relationship between increases in baroclinic wave drag and the damping of seiches. Taking the same approach as these previous works we can interpret Figure D. 10b as follows: during the right astronomical forcing and stratification conditions energy from a common source either feeds coastal seiche activity or is dissipated as turbulence, therefore resulting in the inverse seiche-turbulence relationship shown in this figure. An initial increase in seiche activity is

followed several days later by 7-8 days of enhanced turbulent mixing, and a final seiching event.

Changes in the offshore stratification of the top 150 meters are the key to explaining why both the seiche and vertical mixing increase markedly between the end of August and first weeks of November. Giese et al. (1982), Giese et al. (1990), and Teixeira (1999) have reported increases in seiche activity on the south coast of Puerto Rico between September and November. Giese et al. (1990) and Gordon (1967) suggested that the depth of the mixed layer and/or the inclination of the Sea surface due to Ekman transport caused by westward wind stress are capable of seasonally modulating seiche activity. Brunt-Väisällä time series contours from the CaTS station reveal pronounced seasonal changes in the magnitude and in the vertical structure of the stratification (Figure D. 11). This marked seasonality reflects the influence of the discharge of the Orinoco and Amazon Rivers and the variability in the wind regime near Puerto Rico. The influence of the Orinoco River over the waters of the Northeast Caribbean peaks between September and November (Corredor and Morell, 2001) and the stratification is stronger. High B-V values in April and May could be associated to the influence of old Amazon River water lenses that enter the Caribbean Sea from the Tropical Atlantic (Muller-Karger and Varela, 1990). These Amazon waters were dispersed to the east in the previous semester by the retroflection of the North Brazil Current (NBC) and now return west due to a stronger North Equatorial Current (NEC).

Under the influence of low-salinity, warm, waters and of weaker winds the mixed layer depth (MLD) south of Puerto Rico reaches its yearly minimum of ca. 30 meters in the fall. During this time of the year the MLD lies at approximately the same depth as the southern and western PR shelf break thus allowing the shallow pycnocline to act as a waveguide for internal waves generated in the Island margins. The shelf break is located at a depth of around 30 m and internal waves generated over it can propagate along the shallow pycnocline. The mechanisms that have been proposed for the generation of internal waves over abrupt topography (Prinsenberg

1974,1975; Baines, 1986) exhibit a certain degree of symmetry in the cross-slope direction so a certain amount of the radiated energy is expected to travel towards the insular shelf where it can feed the large-amplitude coastal seiches. The "favorable" stratification window is rather short as the shallow MLD may soon be destroyed by tropical cyclones. As winter approaches we observe a decrease in ML temperature an increase in salinity, stronger wind stress and the arrival of large northern swell, all of which contribute to a deepening of the MLD. In February and March the mixed layer is deeper in the Eastern Caribbean reaching depths of around 90 meters in the vicinity of PR (Corredor and Morell, 2001; Hernandez, 1999).

Morozov (1995), Muller and Bricoe (1999, 2000), and others have investigated the relationship between bottom slope, and the generation of internal tides from the barotropic tide. It is now widely recognized that this latitude-dependent process occurs worldwide and regional, as well as global, estimates of barotropic to baroclinic energy conversion have been produced. Because Puerto Rico is located in a relatively low latitude (18°N), small bathymetric slopes are conducent to the generation of the internal tide.

The slope of the tidal beam (the path along which the internal tide energy propagates) relative to the slope of topography is a critical parameter for the generation of the internal tide with most efficient generation resulting for near critical slopes (where characteristics are parallel to the topography). The equation for the characteristics is,

$$\frac{dz}{dx} = \pm\left(\frac{\sigma^2 - f^2}{N^2(z) - \sigma^2}\right)^{1/2} \qquad (4)$$

where N is the Brunt-Väisälä frequency, σ is the frequency of the wave and f is the Coriolis parameter. For our latitude (18°N) and semidiurnal internal waves (T=12.4 h), σ and f have the following values 1.405 x 10^{-4} Rad s^{-1} and 4.505 x 10^{-5} Rad. s^{-1}, respectively. Because the Coriolis Parameter has such a low value, the slope is

small. For high BV frequencies the value of the slope is further reduced. Figure12 shows the slope of the characteristics using the BV values from Figure D. 10. For example, under normal stratification conditions near Puerto Rico (N= 2.78 x 10^{-4} Rad. s^{-1}) the energy of the semidiurnal internal tide (σ=1.405 x 10^{-4} Rad. s^{-1}) will propagate as a tidal beam ray with a slope of 2.74°. For similar stratification conditions in the Bay of Biscay (40°N), the slope of the beam would be 21°. Submarine topographic slopes similar in magnitude to the tidal beam slope are potential sources of the internal tide. Gently sloping topography is easier to find than abrupt topography which leads us to speculate that the generation of the internal tide in low latitudes is a rather common phenomenon. Figure D. 12 shows that as we approach the month of October the tidal ray slope decreases therefore allowing the generation of the internal tide within the depth range of the seasonal pycnocline. In April and May the slopes are small but larger than ½ a degree. In December and February we need slopes larger than 5 degrees (white areas) and up to 40 degrees. Figure D. 13 (top) presents the average ray slope between depths of 22 and 62 meters for each month. It shows that the minimum critical slopes required for the generation of the internal tide are in April-May and in September-October. Giese (1990) found that the seasonal variation in seiche variance has a bi-modal distribution that shows maxima in May-June and September-November. This fact supports that maximum internal wave activity and maximum seiche activity are correlated. Critical slopes in April and May could be associated to the influence of old Amazon River water lenses that enter the Caribbean Sea from the Tropical Atlantic (Muller-Karger and Varela, 1990).

In October 2000 the slopes were at a minimum during our occupation of station ADCP1. Twelve CTD casts taken at this station allow us to average 12 profiles of the tidal beam ray slope (Figure D. 13, bottom) which ranged between 0.5 and 0.8 degrees. These slopes are critical for the generation of the internal tide. Figure D. 14 shows the distribution of bathymetric slopes with values equal to the tidal ray slopes. These areas represent possible generation zones of the internal tide

at depths less than 200 m. The slopes that are normal to the barotropic flow can generate a stronger internal tide.

Kjërve (1981) describes the semidiurnal (M_2) amphidromic system centered south of St. Croix and west of Martinica. The co-phase lines rotate anti-clockwise around the amphidrome and as such the phase of the semidiurnal tide is expected to propagate from north to south around Puerto Rico and the Mona Passage. Current measurements in the Mona Passage confirm this statement (Rosario, 2000). In Figure D. 14 the critical slopes, red and blue areas, are numerous across the Mona Passage. Most are located at the shelf break of the Puerto Rico and Mona platforms but there are other scattered critical areas that could act as generation foci. Multiple generation areas could explain the complex patterns observed in Figure D. 1.

A larger number of areas with slopes smaller than one degree relative to slopes larger than 13° (Figure D. 14, bottom) facilitate the generation and dispersion of the internal tides. That fact could explain the increases in diapycnal mixing and in seiche energy between September and November. Ray slopes smaller than one degree in the first 60 m restrict the generation of the internal tide to areas near the shelf break. A transect along meridian 67° W shows that the shelf break is the more probable generation area (Figure D. 15). Summarizing in a few sentences, more stratification reduces the slope of the tidal beam allowing the internal tide to be generated near the shelf break in many areas. This condition increases the baroclinic wave energy and the vertical eddy mixing. At the same time more baroclinic energy is returned to barotropic energy in the form of coastal seiches.

We want to emphasize that during the period of stronger stratification (September-November) the tidal force index is higher too (Figure D. 16). For the last week of September and the first two weeks of October both the astronomical and stratification conditions are favorable. So it may be expect that during that part of the year the barotropic tide can dissipate more of its energy to the baroclinic modes. Figure D. 17 summarizes most of our above describe scenario; it represents

a conceptual model of how the energy available for turbulent mixing and coastal seiches can increase.

4. Conclusion

The combination of favorable astronomical and stratification conditions can increase the internal wave field. The stronger internal tides can increase diapycnal mixing and at the same time the energy transfer to barotropic coastal seiches is more effective. The right conditions match between September-November and in a lesser degree between April-May. This could explain the observed seasonal pattern of large seiche events in Magueyes Island reported in previous works. The degree of stratification around Puerto Rico is a direct function of the Orinoco River discharge into the Caribbean waters. The extreme seiche activity and stronger diapycnal mixing will occur only when strong stratification and astronomical conditions coincide.

This work reveals the fine interconnection between continental processes such as the Orinoco River discharge and the coastal dynamics processes around islands such as the coastal seiches. The strong stratification created by the Orinoco River prepare the best possible scenario for an increase of turbulent mixing and seiche activity.

The implications of these findings over the biological processes in the ocean and in the coast cannot be discarded. The internal waves by increasing turbulence can input more nutrients to the euphotic zone and increase the primary production. In other words is a source of new production. Also the internal wave currents can advect and compact the phytoplankton, forcing it to a variable light regime. In the south coast the seiche amplitude can be equal or greater than the diurnal tides. This could imply that the seiche could have a stronger influence over the local biology than the tide itself.

Acknowledgments:

We acknowledge support from NASA EPSCoR Tropical and Atmospheric Science Center (TASC) grant No. NAGW-3926, NCC5-252, ONR xx-xxxx and Title V program. The Manuscript was written while E. Alfonso was supported by NASA EPSCOR Preparatory Grant No. NCC5-407 and NASA EPSCOR TASC Grant No. NCC5-215. We thank the Captain and Crew of the R/V Chapman and R/V Sultana. We thank Capt. Dennis Corales for his assistance during the CTD casts.

References

Alfonso,E., 1995. The coastal currents regime in Añasco Bay during one-year period. M.S. Thesis, University of Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico, unpublished.

Alford,M., Pinkel, R., 1999. Observations of fine-scale Richardson number, strain and effective strain rate conditions accompanying overturning events in the thermocline. Proceedings Hawaiian Winter Workshop, University of Hawaii at Manoa, Jan 18-22 1999, p 253.

Apel, J.R., Byrne, H.M., Proni, J.R., Charnell, R.L., 1975. Observations of oceanic internal and surface waves from the Earth Resources Technology Satellite. Journal Geophysical Research 80(6), 865-881

Baines, P. G. 1986. Internal tides, internal waves, and near inertial motions. In: C. Mooers (ed.). Baroclinic processes on Continental shelves, pp. 19-31. AGU, Washington D. C.

Bejarano, L. F., 1997. Characterization of the internal tide north of Mona Passage. M.S. Thesis, University of Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico, unpublished.

Corredor, J.E., Morell J.M., 2001. Seasonal variation of physical and biogeochemical features in eastern Caribbean Surface Water. Journal of Geophysical Research 106(C3), 4517-4525.

Cushman-Roisin, B., 1994. Introduction to Geophysical Fluid Dynamics. Prentice-Hall, New Jersey, 320 pp.

Farmer, D.M. Armi, L., 1999. Stratified flow over topography and the generation of solitary internal waves. Proceedings Hawaiian Winter Workshop, University of Hawaii at Manoa, Jan 18-22, 1999.

Fornshell, J., Capella, J., 1983. Internal wave variability in the northeast Caribbean Sea. Proceedings of the Association of Island Marine Laboratories of the Caribbean 17:16

Giese, G.S., 1983. The relationship between coastal seiches in Puerto Rico and tide-generated internal solitary waves. Proceedings of the Association of Island Marine Laboratories of the Caribbean 17:17

Giese, G.S., Hollander, R.B., 1987. The relationship between coastal seiches at Palawan Island and Tide-Generated Internal Waves in the Sulu Sea. Journal of Geophysical Research 92(C5), 5151-5156

Giese, G. S., Hollander, R.B., Francher, J.E., Giese, B.S., 1982. Evidence of coastal seiche excitation by tide-generated internal solitary waves, Geophysical Research Letters 9, 1305-1308

Giese, G.S., Chapman, D.C., Black, P.G., Fornshell, J.A., 1990. Causation of large-amplitude coastal seiches on the Caribbean coast of Puerto Rico. Journal of Physical Oceanography 20, 1449-1458

Gordon, A.L., 1967. Circulation in the Caribbean Sea. Journal of Geophysical Research 72(24), 6207-6223.

Gregg, M.C., Winkel, D.W., MacKinnon, J. A., Lien, R.C., 1999. Mixing over shelf and slopes. Proceedings Hawaiian Winter Workshop, University of Hawaii at Manoa, Jan 18-22, 1999

Hernández, J.L., 1995. *Estudio de la capa mezclada en el Mar Caribe cerca a Puerto Rico.* M.S. Thesis, University of Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico, unpublished.

Holloway, P.E., Merrifield, M.A., 1999. Internal tide generation by seamount, ridges, and islands. Journal of Geophysical Research 104(C11), 25,937-

Holloway, P.E., Pelinovsky, E., Talipova, T., 1999. Modeling internal tide generation and evolution in internal solitary waves on the Australian North West Shelf. Proceedings Hawaiian Winter Workshop, University of Hawaii at Manoa, Jan 18-22, 1999

Kjerve, B. 1981. Tides of the Caribbean Sea. Journal of Geophysical Research 86, 4243-4247

Lien R.C., Gregg, M.C., 2001. Observations of turbulence in a tidal beam and across a coastal ridge. Journal of Geophysical Research 106(C3), 4575-4591.

López, J.M., Yoshioka, P.M., Gonzalez, J.G., Capella, J.E., Fornshell, J. A., Barbot, J.R., 1981. The structure of the ocean off Punta Tuna, Puerto Rico in relation to OTEC. 8th Ocean Energy Conference, Washington D.C.

Morell, J.M., Corredor, J.E., Capella, J.E., Lopez, J., 1995. Density Structure Oscillations at “El Pichincho”: Possible implications on pelagic fisheries.

Invited speaker to the AGU Chapman Series Conferences: Circulation in the Intra-Americas Sea, *January 22-26, 1995, La Parguera, Puerto Rico.*

Morozov, E.G., 1995. Semidiurnal internal wave global field. Deep-Sea Research Part I 42(1), 135-148

Müller, P., Briscoe, M., 2000. Diapicnal Mixing and Internal Waves. Oceanography 13(2), 98-103

Müller, P., Briscoe, M., 1999. Diapicnal Mixing and Internal Waves. Proceedings Hawaiian Winter Workshop, University of Hawaii at Manoa, Jan 18-22, 1999: p 289.

Neale, D.B., 1995. Observations of solitary internal waves in the Boca de Monos, Dragon's Mouth, Trinidad (the remous phenomenon). Caribbean Marine Studies 4, 11-19

New, A.L., 1988. Internal Tidal Mixing in the Bay of Biscay. Deep-Sea Research 35(5), 691-709

New, A.L., Pingree, R.D., 1990. Evidence for internal tidal mixing near the shelf break in the Bay of Biscay. Deep-Sea Research 37(12), 1783-1803

Pacanowski, R.C., Philander, S.G.H., 1981. Parameterization of vertical Mixing in Numerical Models of Tropical Oceans. Journal of Physical Oceanography 11(11), 1443-1451

Pelinovsky, E., Holloway, P.E., Talipova, T., 1995. A statistical analysis of extreme events in current variations due to internal waves from the Australian North West Shelf. Journal of Geophysical Research 100(C12), 24831-24839

Peters, H., Gregg, M.C., Toole, J.M., 1988. On the parameterization of equatorial turbulence. Journal of Geophysical Research 93,1199-1218

Pond, S., Pickard, G.L., 1986. Introductory Dynamical Oceanography, Pergamon Press, New York. 329 pp.

Prinsenberg, S.J., Wilmot, W.L., Rattray, M. JR., 1974. Generation and dissipation of coastal internal tides. Deep-Sea Research 21, 263-281

Prinsenberg, S. J., Rattray, M. JR., 1975. Effects of continental slope and variable Brunt-Vaisalla frequency on the coastal generation of internal tides. Deep-Sea Research 22, 251-263

Roberts, J. 1975. Internal gravity waves in the ocean. Marcel Dekker, INC., New York. 645 pp.

Sander, F., 1981. A Preliminary Assessment of the Main Causative Mechanisms of the "Island Mass" Effect of Barbados. Marine Biology 64, 199-205

Segura-Torres, W., 2000. Low frequency transport components in Mona Passage. Ph.D. Thesis. University of Puerto Rico, University of Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico, unpublished.

Stigebrandt, A., 1999. Baroclinic wave drag and Barotropic to baroclinic energy transfer at sills as evidenced by tidal retardation, seiche damping, and

diapynal mixing in Fjords. Proceedings Hawaiian Winter Workshop, University of Hawaii at Manoa, Jan 18-22, 1999: p 73.

Stigebrandt, A.,1979. Observational Evidence for vertical diffusion driven by internal waves of tidal origin in the Oslofjord. Notes and Correspondence. Journal Physical Oceanography 9, 435-441

Teixeira, M., 1999. Characterization of coastal seiches along the Caribbean coast of the island of Puerto Rico. Ph.D. Thesis. University of Puerto Rico, University of Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico, unpublished.

Teixeira, M., Capella, J., 2000. A Long-Lead Forecast Model for the Prediction of Shelf Water Oscillations along the Caribbean Coast of the Island of Puerto Rico. Oceans 2000 MTS/IEEE Conference. September 12-14, Providence, RI

Thorpe, S. A., 1971. Experiments on the instability of stratified shear flows:miscible fluids. Journal of Fluid Mechanics 46,299-319

Thorpe, S. A. 1973. Experiments on instability and turbulence in a stratified shear flow. Journal of Fluid Mechanics 61,731-751

List of Captions

Figure D. 1. Photo taken by the 7th shuttle mission (STS-7) in june 21 1983 near 1030 AM. It shows the Mona Passage (to the east is Puerto Rico west coast and in the center is Mona Island). From the east side of Mona Island up to Rincon's peninsula is present a long bright strip that could be a surface signal of the internal tide. Inside this zone some brighter narrow strips cross each other. This wavelike fronts could be the surface signal of solitons locally generated. Photo cortesy of NASA.

Figure D. 2. Station ADCP1 is located 10 nautical miles to the NNE of Mona Island (18° 17.478' N, 67° 48.155' O), about 6 nautical miles SW of El Pichincho (generation area of internal waves) and 32 miles to the west of station InWaPE. This off shelf station is near the central axis of Mona Passage in a zone of low bottom relief with an estimated depth of 267 fathoms (481 m). CaTS (*Caribbean Time Series*) serial station is located about 22 nautical miles from the SW coast of Puerto Rico (17° 36.00' N, 67° 00.00' W), with a maximum depth of 2880 m. The map is a courtesy of Aurelio Mercado and Harry Justiniano.

Figure D. 3. Values of the Richardson Number from May 24th to October 11th 2000 in ADCP1 station. The shaded regions represent critical values of the Richardson Number, (Ri < ¼), a necessary conditions for the development of Kelvin-Helmholtz instabilities. On August critical values show more frequently and at the end of September and first week of October they are present in the whole water column.

Figure D. 4. We can see that the coefficient of vertical diffusivity, κ_d, keeps between 30 x 10^{-4} and 50 x 10^{-4} $m^{-2}s^{-1}$. This last value is inside the range of highest observed open ocean diffusivites in the seasonal termocline. This implies

that the Mona Passage is an intense mixing zone. Between October and September values are over 60 X 10^{-4} $m^{-2}s^{-1}$.

Figure D. 5. Sigma-t contours in ADCP1. The pycnocline is located around 40 m depth. The isopicnals over 60 m show a crest at 0845 and a trough at 1245. The crest-trough height is 10 m. The 24.6 and 24.3 kg m^{-3} isopycnals show a crest at 0845 but the trough occurs later around 1600. The crest-trough height is 23-25 m. The isopycnals between 80 and 110 m depth show a crest at 1030 and a trough at 1600. The crest-trough height is 21-23 m.

Figure D. 6. Displacement of the isotherms (in particular the 29.0 C isotherm) showed a squared form internal wave. The wave differs from the one showed in figure 5 due to its interaction with the shelf. Between 0800 and 0930 the isotherm is around 32-34 m. After 0930 the isotherm descended abruptly down to 48 m. In 30 minutes descended about 14-16 m. The 29.0 C isotherm keeps between 47-49 m depth from 1000 until 1400. After 1430 the isotherm was abruptly displaced up to 24 meters (1500). Between 1530 and 1700 stayed in 28 m. To summarize the internal wave had a maximum height of 25 m.

Figure D. 7. This figure shows the simultaneous increase in the coastal seiche activity and in the vertical diffusivity. Vertical dashed lines delimit periods of more activity. Reduction in the Richardson number due to increase shear by internal waves facilitates the diapycnal diffusion. Extreme seiches coincided with increases in the vertical eddy coefficient and as consequence more turbulent mixing. The connection between both processes is that both are generated by internal waves.

Figure D. 8. Tidal force index, normalized seiche energy, vertical eddy diffusivity in the water column between 54 and 144 meters depth and its

average. At each side are the Brunt-Väisälä frequency profiles for the start and end of the sampling period. The time series starts on May 25th and ends on October 11th of 2000. The tidal force index shows a fortnightly cycle and starting in the year day 260 is above 0.7 and keeps over this value until year day 288. During this period the net tidal force is larger, the column averaged vertical diffusivies and the coastal seiches are extreme and persistent.

Figure D. 9. Tidal force index, normalized seiche energy, vertical eddy diffusivity in the water column between 54 and 144 meters depth and its average. At each side are the Brunt-Väisälä frequency profiles for the start and end of the sampling period. The time series starts on September 3rd and ends on October 11th of 2000. The figure shows periods of higher diffusivites below the 100 m depth that do not coincide with higher seiche activity but when the increase in vertical mixing is above 80 m both events coincide. The average column diffusivity is higher during major seiche activity.

Figure D. 10. A closer looks to the relationship between seiche activity and eddy diffusivity. Figure D. on top shows that the peaks in vertical diffusivity and seiche activity coincided. The other figure shows a plateau in vertical diffusivity delimited by the two peaks in seiche activity.

Figure D. 11. (Top) BV frequency contours between 0-1000 m in the CaTS station. (Bottom) Zoom of the First 200 meters. From August to November the BV values kept over 8 CPH in the top 60 meters.

Figure D. 12. Internal tide characteristics slope in CaTS station. Values less than 1° are common in the top 200 m. Between August and October slopes smaller than 1° can reach 20 m depth. Between April and May slopes smaller the 1° can reach over the top 40 meters. White areas represent slopes higher than 5 degrees.

Figure D. 13. (Top) Average slope of the internal tides energy beam between 22 and 62 meters depth. May and April show the smaller slopes. (Bottom) Average slope profiles constructed from 12 individual profiles from ADCP1 station on the 10th October 2000.

Figure D. 14. (Top and middle) In the red and blue areas the topographic slope match the slope of the internal tides energy beam shown in the previous figures. They represent possible generation areas of the internal tide. If the barotropic flow is perpendicular to these areas the internal tide can be easily generated. (Bottom) Red and blue identify slopes between 13-15° in depths of 200 m and less. These regions are scarce.

Figure D. 15. A transect along meridian 67° W (between 17-18° N) shows that slopes smaller than 1 degree are confined to the platform and abyssal bottom. Very near the shelf break (lat. 17.9 N) the slope is adequate for the internal tide generation.

Figure D. 16. Tidal force index throughout the year. This index determines the degree of overlap in astronomical factors necessary to increment the tidal energy available for the barotropic and baroclinic tides.

Figure D. 17. The left frame shows typical conditions between January and March. During this time of the year the influence of the discharge of the Orinoco River (dark green area) in the northeastern Caribbean is minimum or non-existent. The seasonal pycnocline (continuos black line) is deepest than in any other time of the year, the BV frequency values are small and the characteristic slopes are the steepest (> 15°). All this factors limited the generation of internal tides to steeper slopes at deeper depths. Vertical diffusivity (red scattered zones) is higher along the tidal beam (dotted black line) but the energy is not effectively transferred to the shelf and the seiches are small. The right frame shows typical conditions present between August and November. Strong influence of the Orinoco River discharge over the stratification conditions, high values of BV frequency, and ray slopes smaller than 1°. In these favorable conditions the internal tides can be generated near the shelf break and dramatically increase the vertical eddy mixing in the top 60 meters. The internal tide energy can be transferred easily to the shelf waters and increase dramatically the seiche activity. In both frames the astronomical conditions (Moon in quarters) are favorable to increment the internal wave activity but the Orinoco River makes the difference.

Figure D. 1

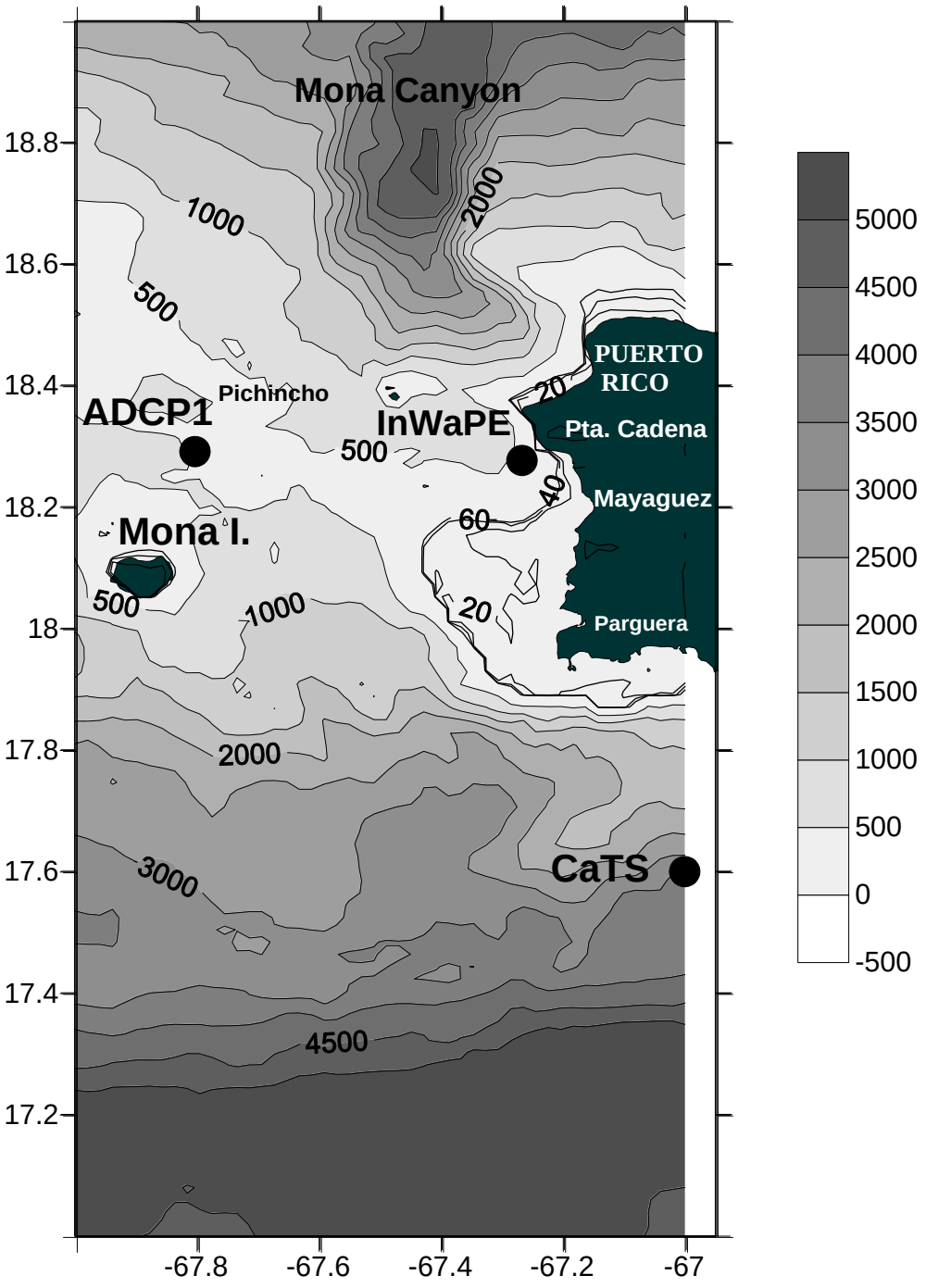

Mona Canyon
2000
1000
500
PUERTO
RICO
Pichincho
ADCP1
InWaPE
20
Pta. Cadena
500
40
Mayaguez
60
Mona I.
500
1000
20
Parguera
2000
3000
CaTS
4500
18.8
18.6
18.4
18.2
18
17.8
17.6
17.4
17.2
-67.8
-67.6
-67.4
-67.2
-67
5000
4500
4000
3500
3000
2500
2000
1500
1000
500
0
-500

Figure D.2

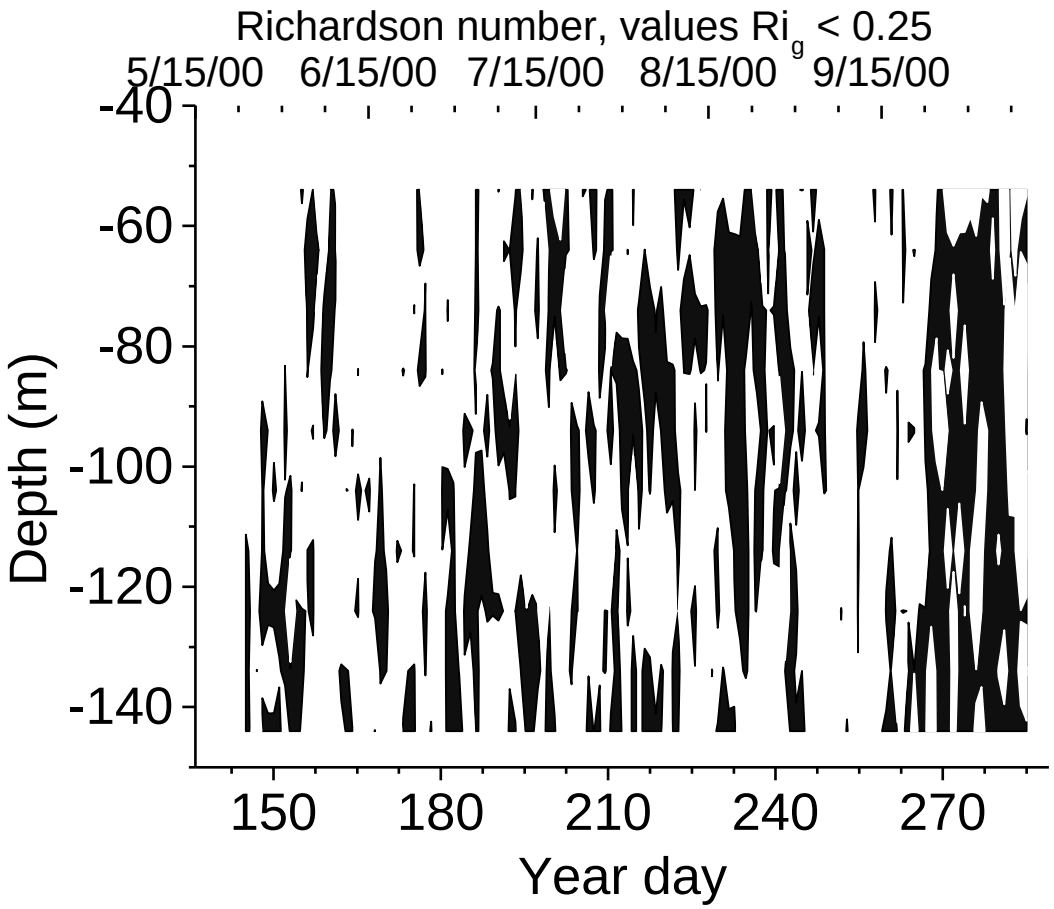

Richardson number, values Ri$_g$ < 0.25
5/15/00
6/15/00
7/15/00
8/15/00
9/15/00
-40
-60
-80
-100
-120
-140
Depth (m)
150
180
210
240
270
Year day

Figure D. 3

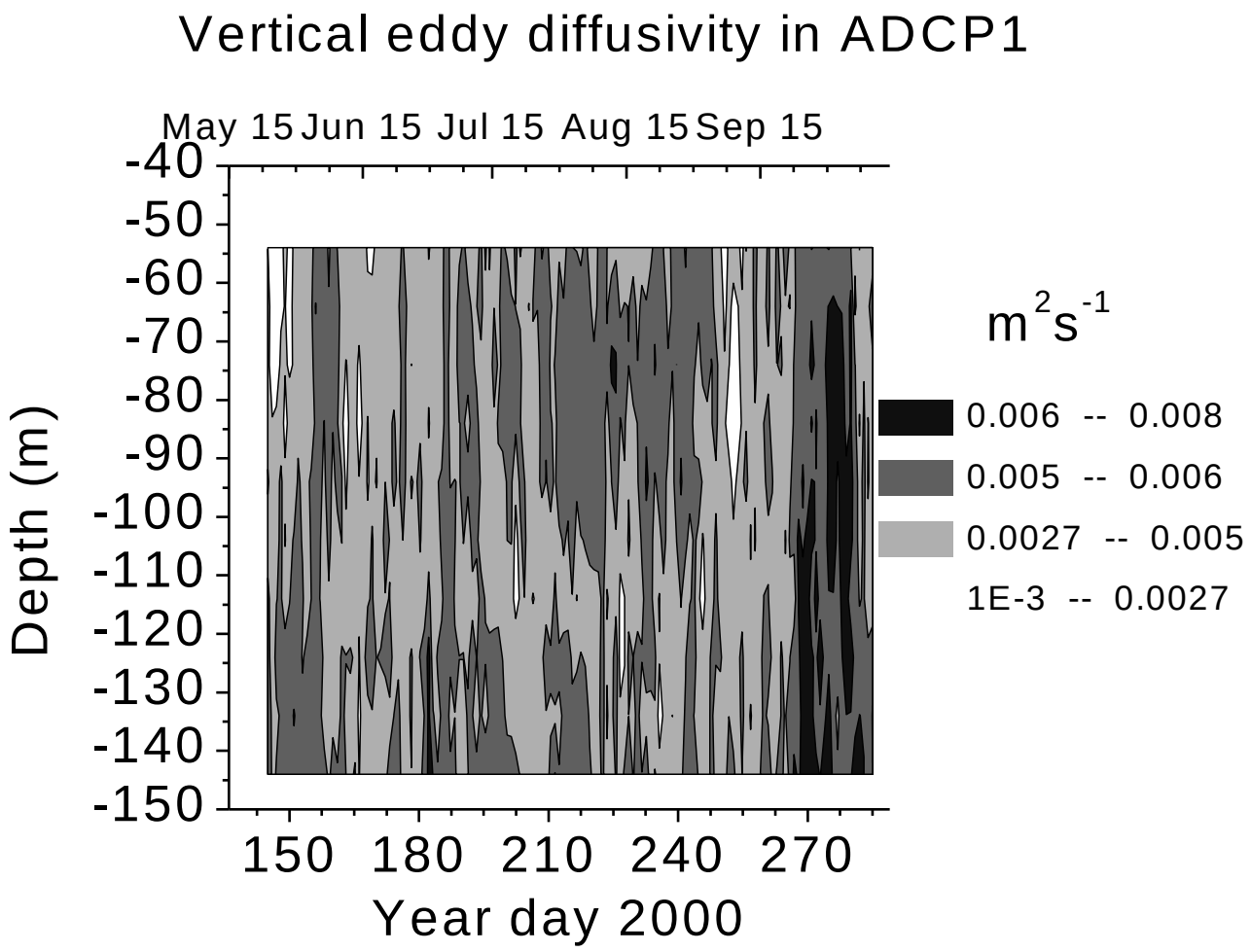

Vertical eddy diffusivity in ADCP1
May 15
Jun 15
Jul 15
Aug 15
Sep 15
-40
-50
-60
-70
-80
-90
-100
-110
-120
-130
-140
-150
Depth (m)
150
180
210
240
270
Year day 2000
m2s-1
0.006 -- 0.008
0.005 -- 0.006
0.0027 -- 0.005
1E-3 -- 0.0027

Figure D. 4

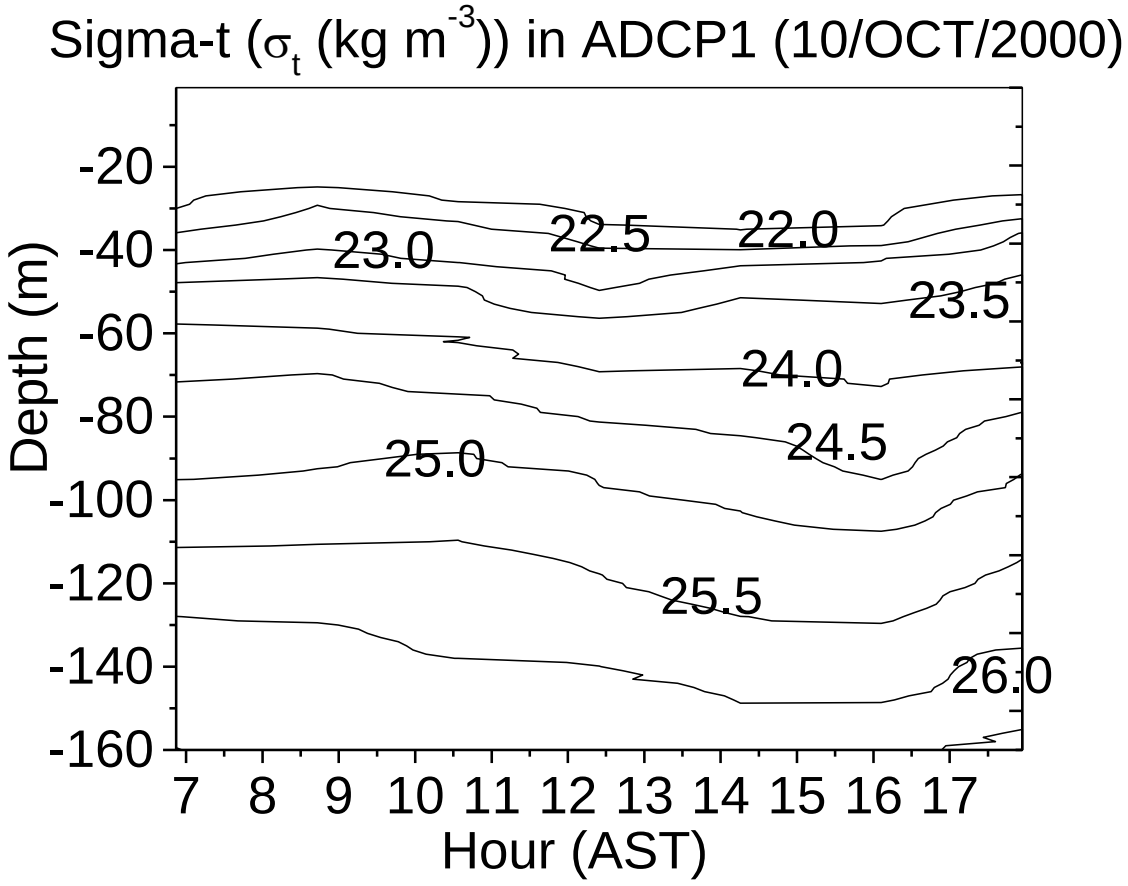

Sigma-t (σ_t (kg m^{-3})) in ADCP1 (10/OCT/2000)
Depth (m)
-20
-40
-60
-80
-100
-120
-140
-160
7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17
Hour (AST)
23.0
22.5
22.0
23.5
24.0
24.5
25.0
25.5
26.0

Figure D. 5

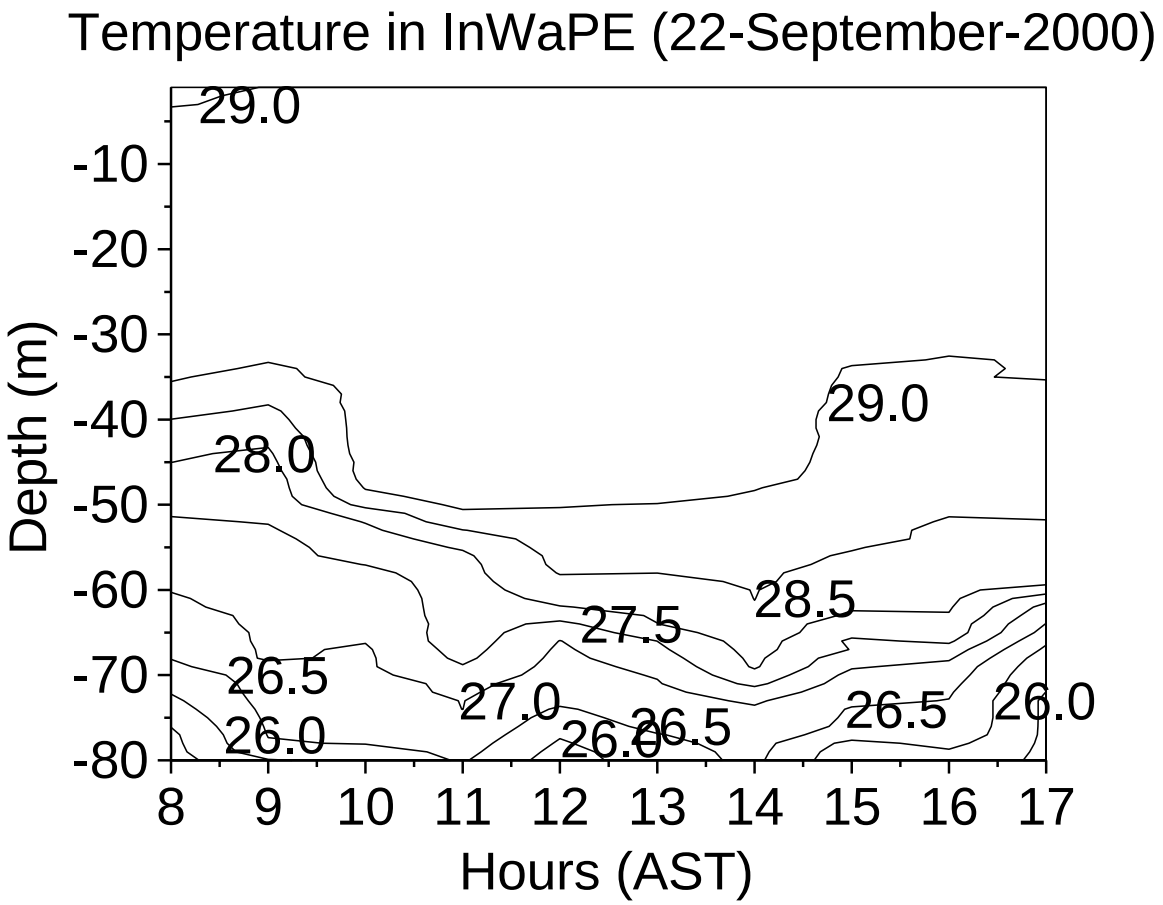

Temperature in InWaPE (22-September-2000)
29.0
29.0
28.0
28.5
27.5
26.5
27.0
26.0
26.5
26.0
26.5
26.0
Depth (m)
-10
-20
-30
-40
-50
-60
-70
-80
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
Hours (AST)

Figure D. 6

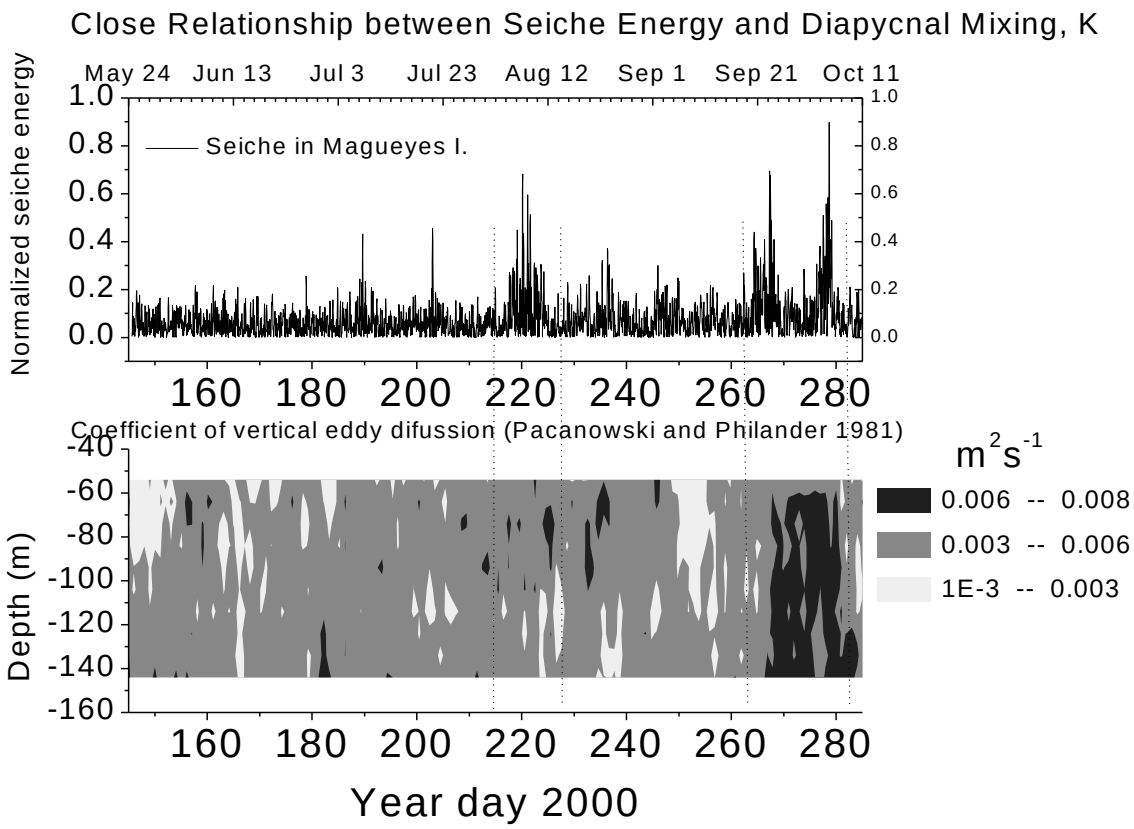

Close Relationship between Seiche Energy and Diapycnal Mixing, K
May 24
Jun 13
Jul 3
Jul 23
Aug 12
Sep 1
Sep 21
Oct 11
Normalized seiche energy
Seiche in Magueyes I.
1.0
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
160
180
200
220
240
260
280
Coefficient of vertical eddy difussion (Pacanowski and Philander 1981)
Depth (m)
-40
-60
-80
-100
-120
-140
-160
m2s-1
0.006 -- 0.008
0.003 -- 0.006
1E-3 -- 0.003
Year day 2000

Figure D. 7

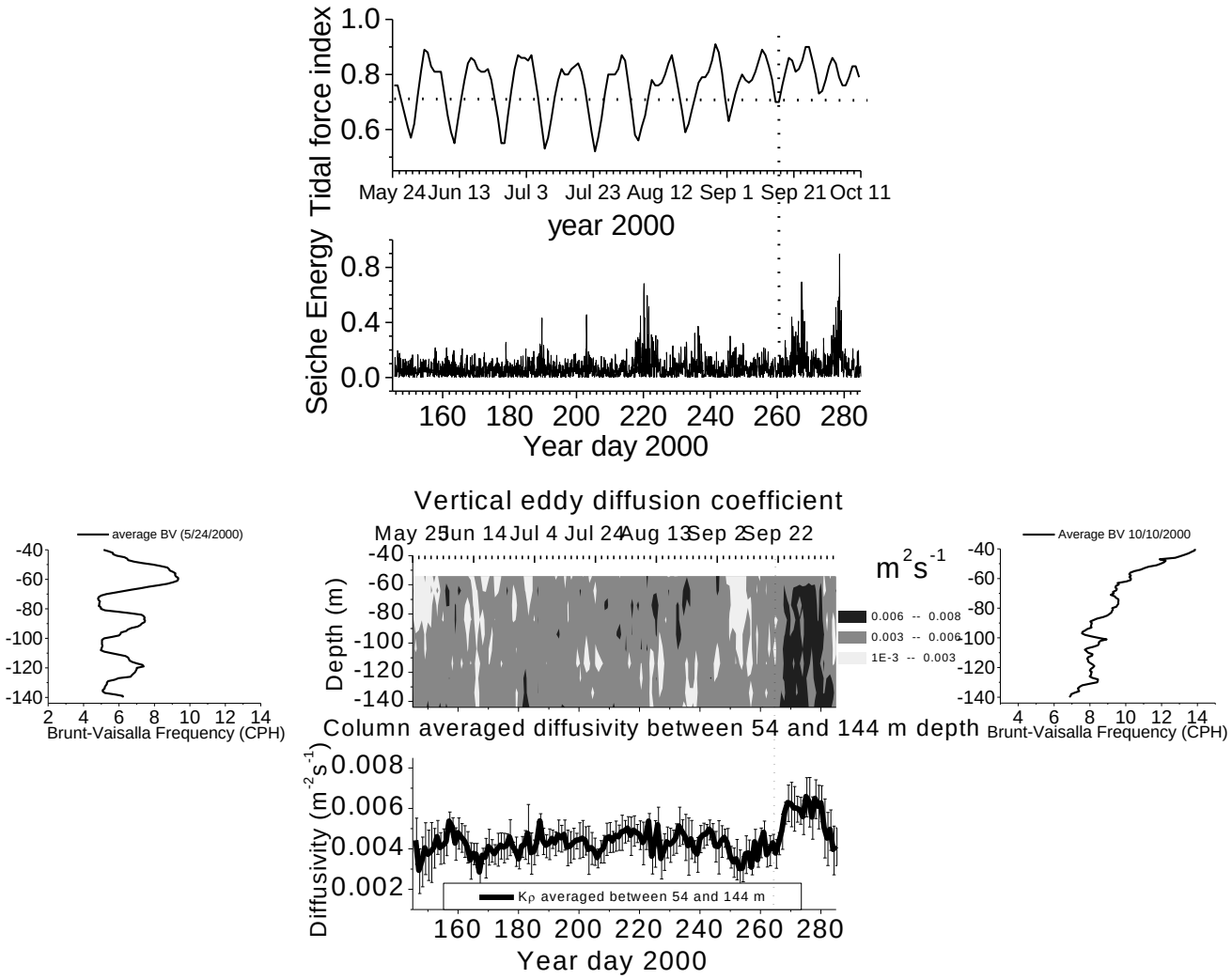

Tidal force index
1.0
0.8
0.6
May 24 Jun 13 Jul 3 Jul 23 Aug 12 Sep 1 Sep 21 Oct 11
year 2000
Seiche Energy
0.8
0.4
0.0
160 180 200 220 240 260 280
Year day 2000
Vertical eddy diffusion coefficient
May 25 Jun 14 Jul 4 Jul 24 Aug 13 Sep 2 Sep 22
Depth (m)
-40
-60
-80
-100
-120
-140
m2s-1
0.006 -- 0.008
0.003 -- 0.006
1E-3 -- 0.003
average BV (5/24/2000)
Brunt-Vaisalla Frequency (CPH)
Average BV 10/10/2000
Column averaged diffusivity between 54 and 144 m depth
Diffusivity (m-2s-1)
0.008
0.006
0.004
0.002
Kρ averaged between 54 and 144 m
160 180 200 220 240 260 280
Year day 2000

Figure D. 8

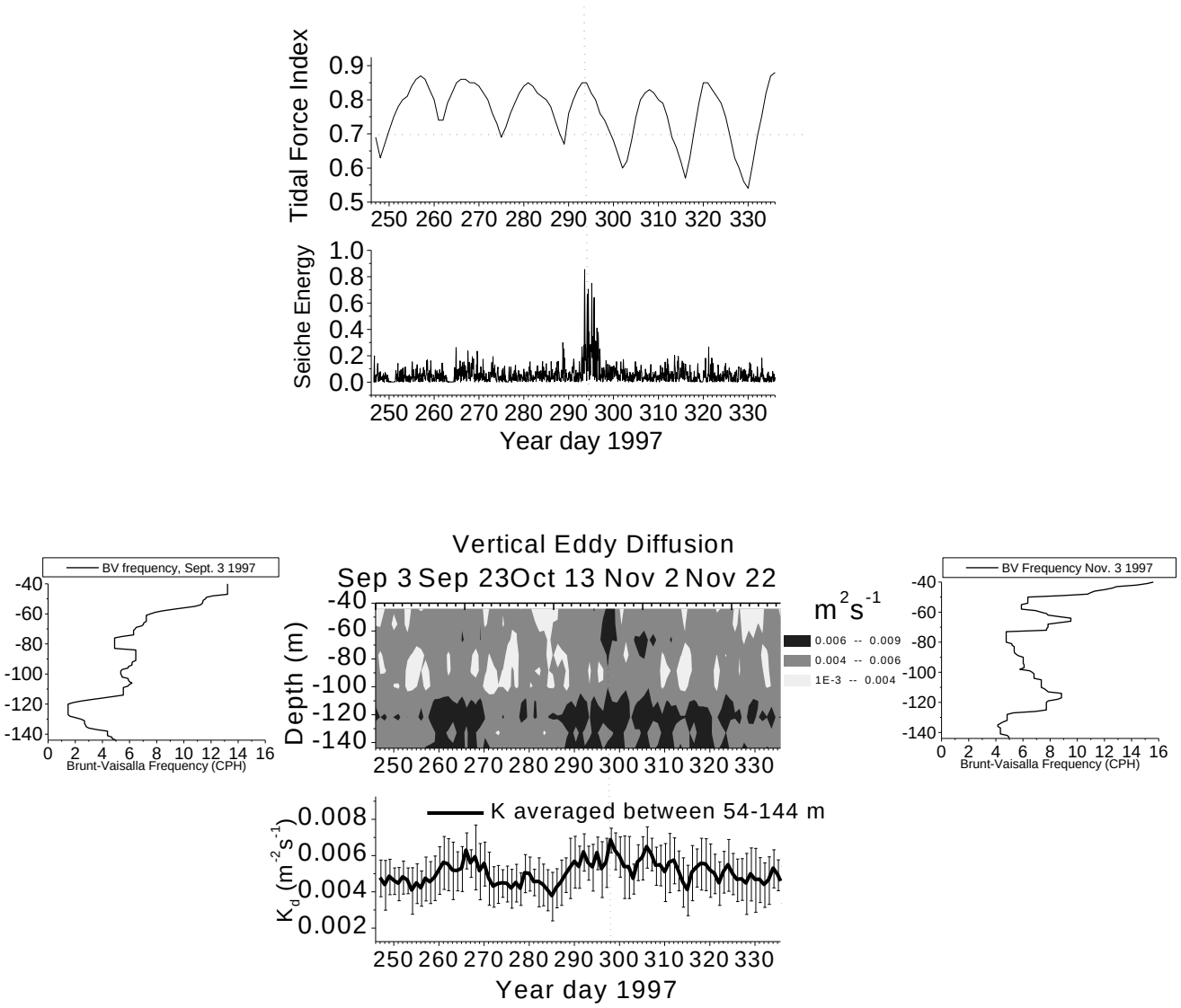
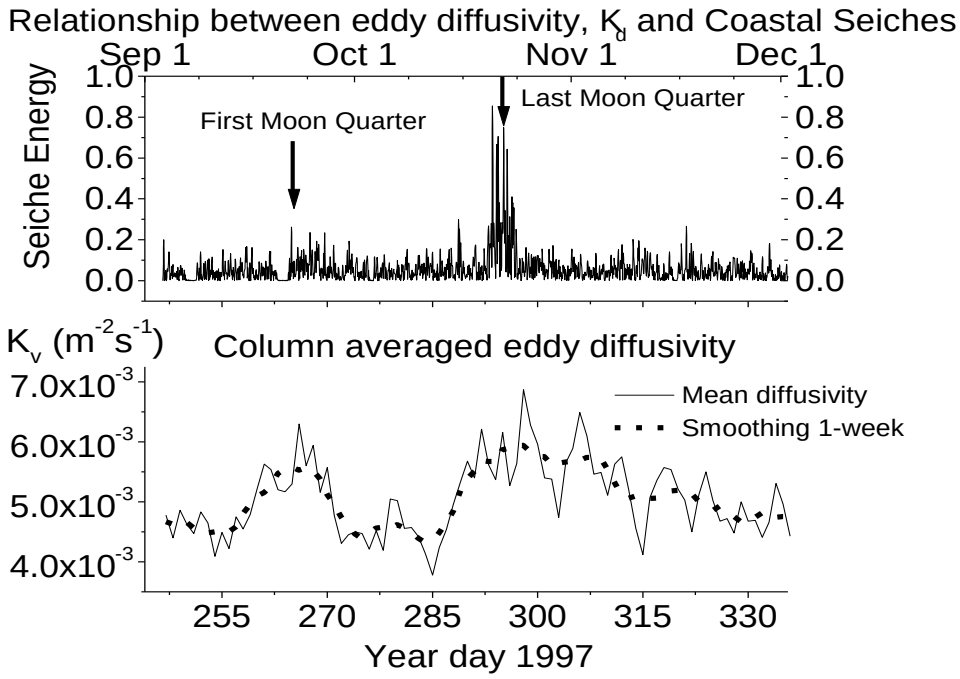

Tidal Force Index
Seiche Energy
Year day 1997
Vertical Eddy Diffusion
Sep 3 Sep 23 Oct 13 Nov 2 Nov 22
Depth (m)
m2s-1
0.006 -- 0.009
0.004 -- 0.006
1E-3 -- 0.004
BV frequency, Sept. 3 1997
Brunt-Vaisalla Frequency (CPH)
BV Frequency Nov. 3 1997
K averaged between 54-144 m
Kd (m-2s-1)
Year day 1997

Figure D. 9


Relationship between eddy diffusivity, K_d and Coastal Seiches
Sep 1
Oct 1
Nov 1
Dec 1
Seiche Energy
First Moon Quarter
Last Moon Quarter
K_v ($m^{-2}s^{-1}$)
Column averaged eddy diffusivity
Mean diffusivity
Smoothing 1-week
Year day 1997

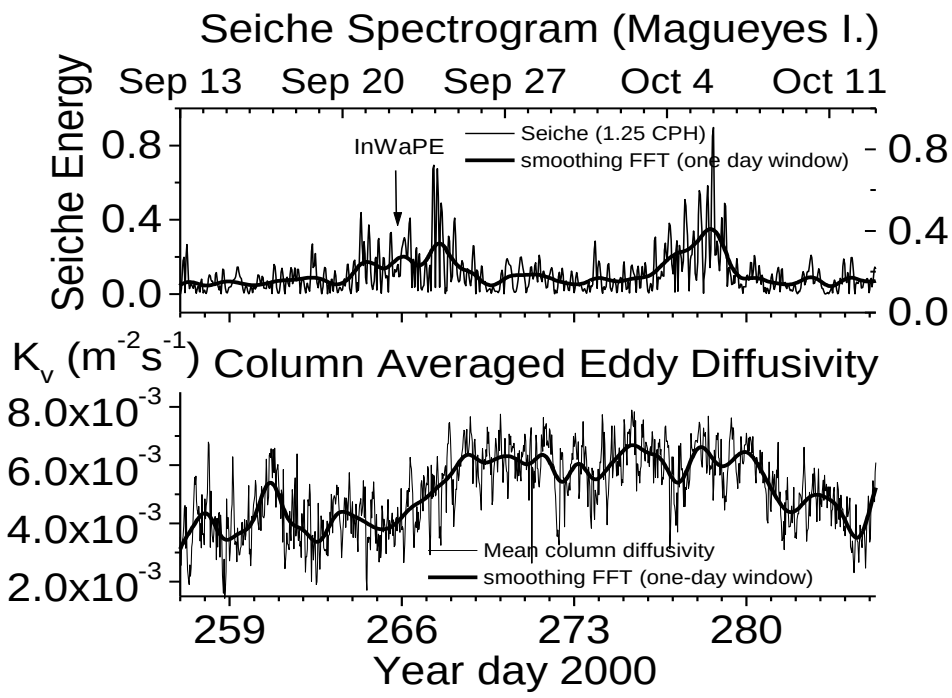
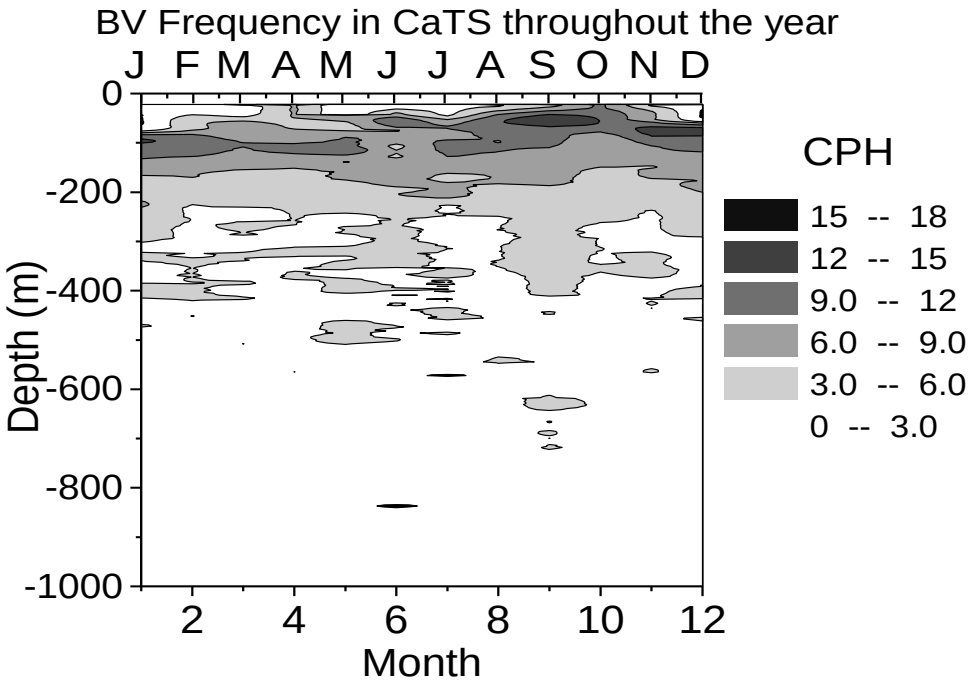

Seiche Spectrogram (Magueyes I.)
Sep 13
Sep 20
Sep 27
Oct 4
Oct 11
Seiche Energy
InWaPE
Seiche (1.25 CPH)
smoothing FFT (one day window)
K_v ($m^{-2}s^{-1}$)
Column Averaged Eddy Diffusivity
Mean column diffusivity
smoothing FFT (one-day window)
Year day 2000

Figure D. 10


BV Frequency in CaTS throughout the year
J F M A M J J A S O N D
0
-200
-400
-600
-800
-1000
Depth (m)
2
4
6
8
10
12
Month
CPH
15 -- 18
12 -- 15
9.0 -- 12
6.0 -- 9.0
3.0 -- 6.0
0 -- 3.0

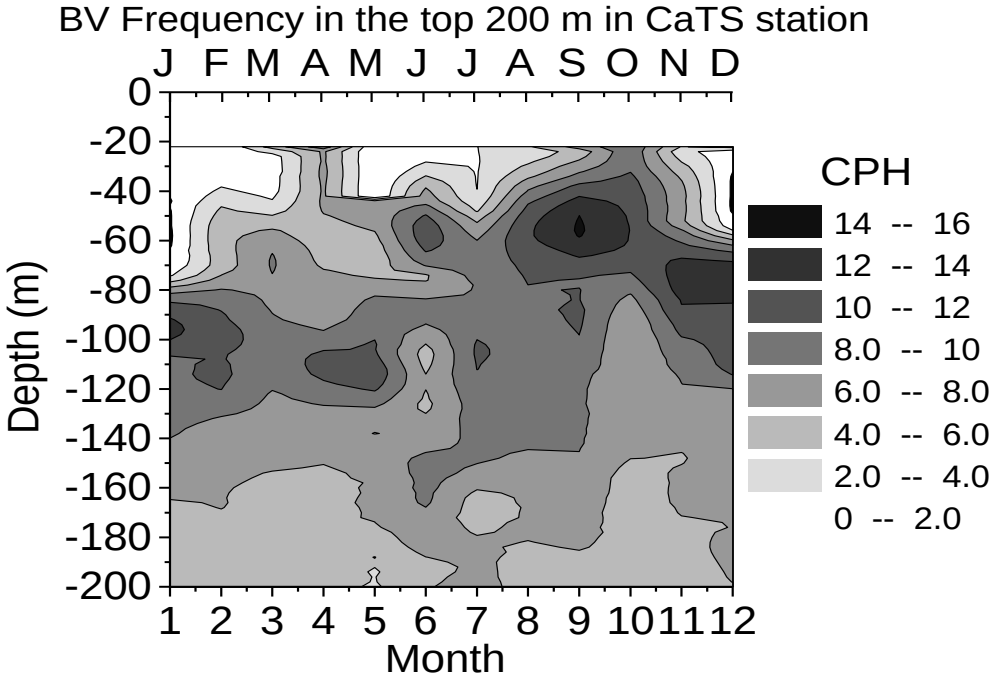

BV Frequency in the top 200 m in CaTS station
J F M A M J J A S O N D
0
-20
-40
-60
-80
-100
-120
-140
-160
-180
-200
Depth (m)
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12
Month
CPH
14 -- 16
12 -- 14
10 -- 12
8.0 -- 10
6.0 -- 8.0
4.0 -- 6.0
2.0 -- 4.0
0 -- 2.0

Figure D. 11

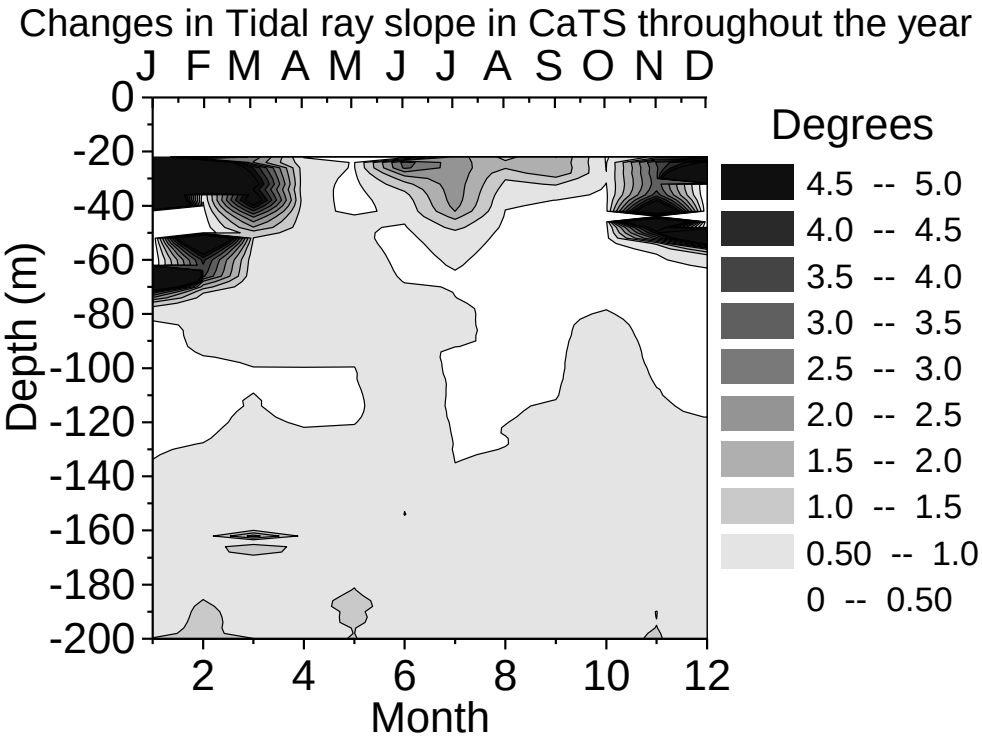
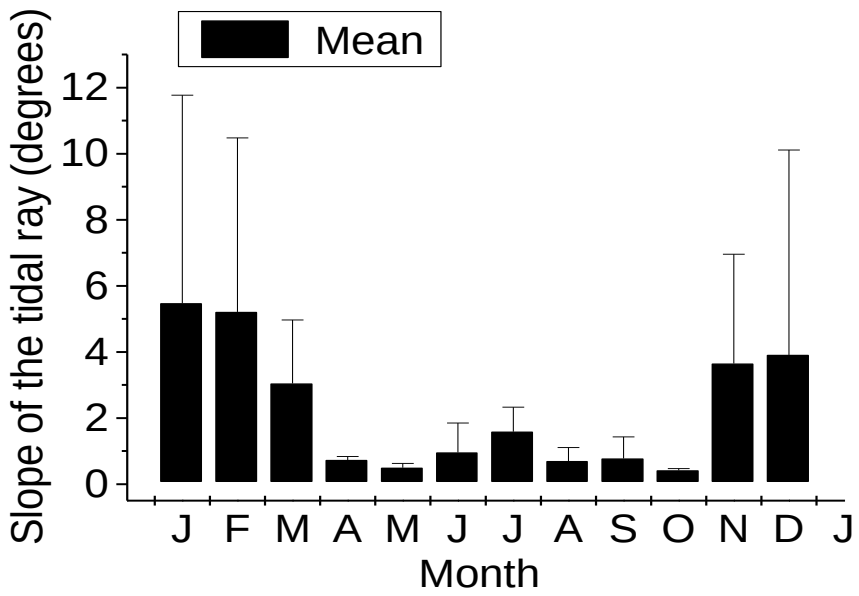

Changes in Tidal ray slope in CaTS throughout the year
J F M A M J J A S O N D
0
-20
-40
-60
-80
-100
-120
-140
-160
-180
-200
Depth (m)
2
4
6
8
10
12
Month
Degrees
4.5 -- 5.0
4.0 -- 4.5
3.5 -- 4.0
3.0 -- 3.5
2.5 -- 3.0
2.0 -- 2.5
1.5 -- 2.0
1.0 -- 1.5
0.50 -- 1.0
0 -- 0.50

Figure D. 12


Mean
Slope of the tidal ray (degrees)
0
2
4
6
8
10
12
J F M A M J J A S O N D J
Month

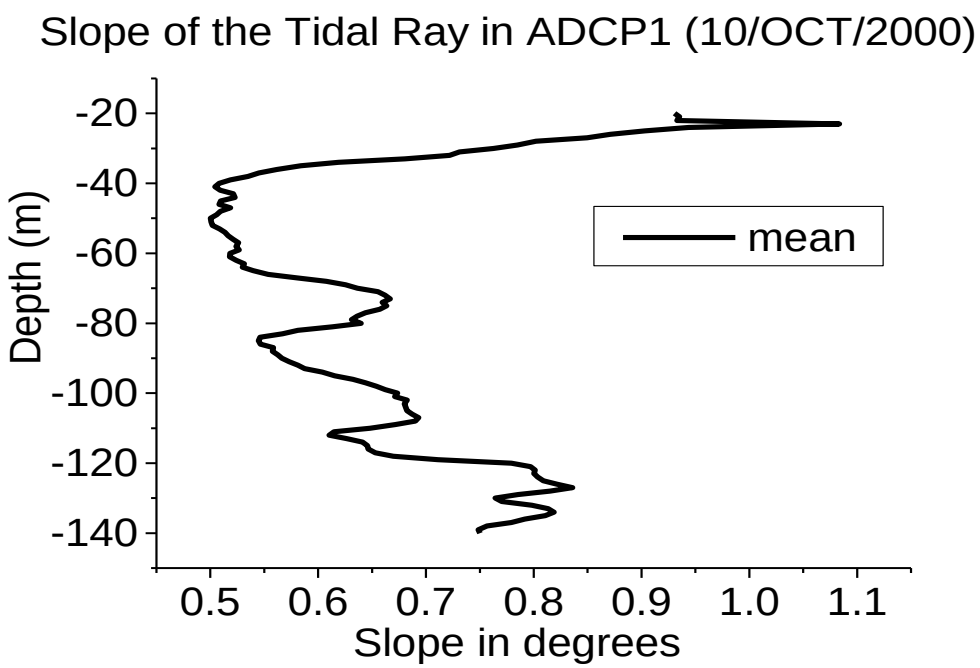

Slope of the Tidal Ray in ADCP1 (10/OCT/2000)
mean
Depth (m)
-20
-40
-60
-80
-100
-120
-140
0.5 0.6 0.7 0.8 0.9 1.0 1.1
Slope in degrees

Figure D. 3

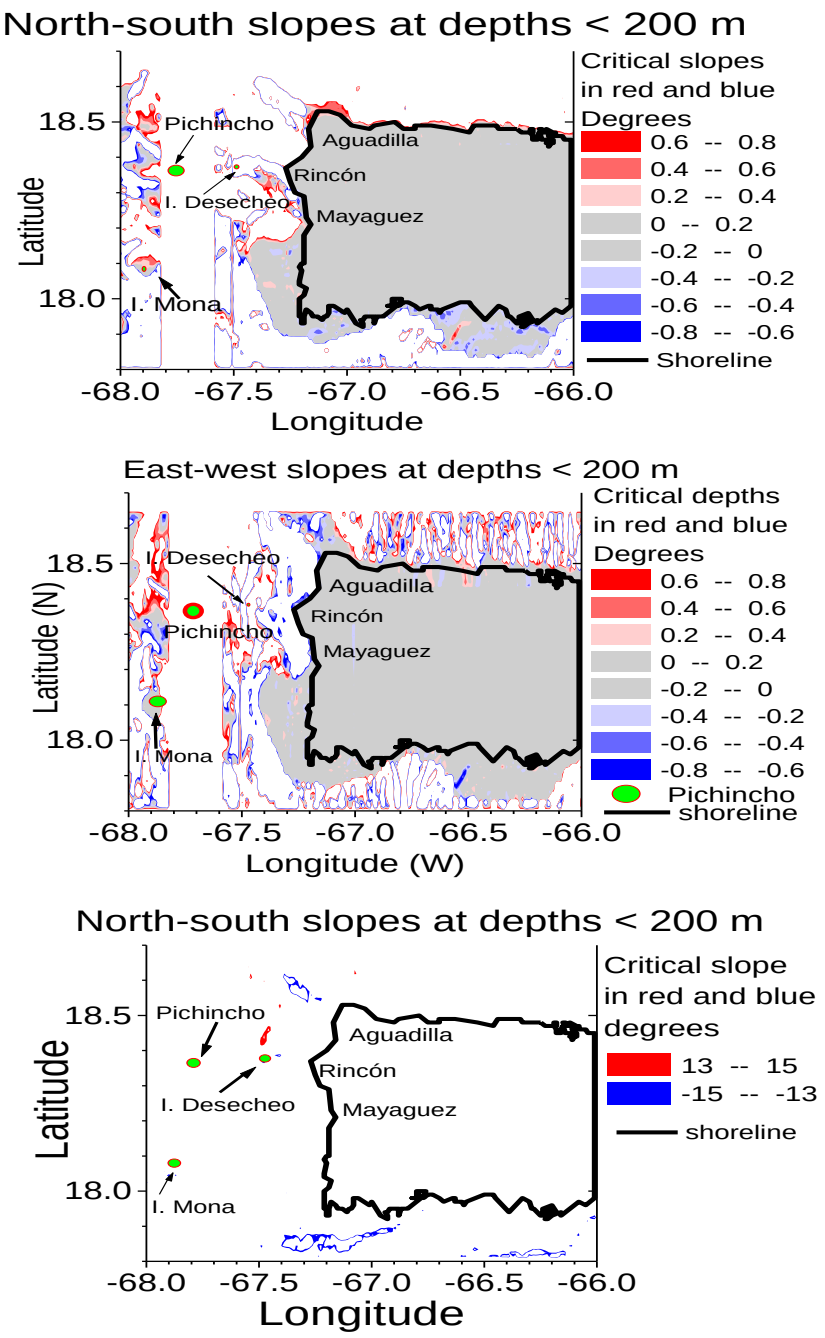
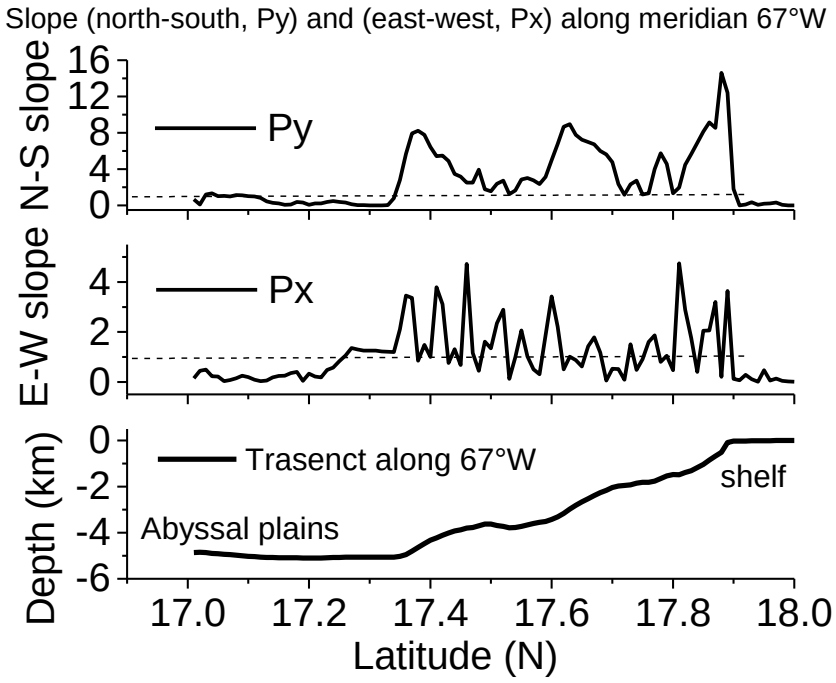

North-south slopes at depths < 200 m
Critical slopes
in red and blue
Degrees
0.6 -- 0.8
0.4 -- 0.6
0.2 -- 0.4
0 -- 0.2
-0.2 -- 0
-0.4 -- -0.2
-0.6 -- -0.4
-0.8 -- -0.6
Shoreline
Pichincho
I. Desecheo
I. Mona
Aguadilla
Rincón
Mayaguez
Latitude
Longitude
18.5
18.0
-68.0
-67.5
-67.0
-66.5
-66.0
East-west slopes at depths < 200 m
Critical depths
in red and blue
Degrees
0.6 -- 0.8
0.4 -- 0.6
0.2 -- 0.4
0 -- 0.2
-0.2 -- 0
-0.4 -- -0.2
-0.6 -- -0.4
-0.8 -- -0.6
Pichincho
shoreline
Latitude (N)
Longitude (W)
North-south slopes at depths < 200 m
Critical slope
in red and blue
degrees
13 -- 15
-15 -- -13
shoreline

Figure D. 14


Slope (north-south, Py) and (east-west, Px) along meridian 67°W
N-S slope
16
12
8
4
0
Py
E-W slope
4
2
0
Px
Depth (km)
0
-2
-4
-6
Trasenct along 67°W
shelf
Abyssal plains
17.0
17.2
17.4
17.6
17.8
18.0
Latitude (N)

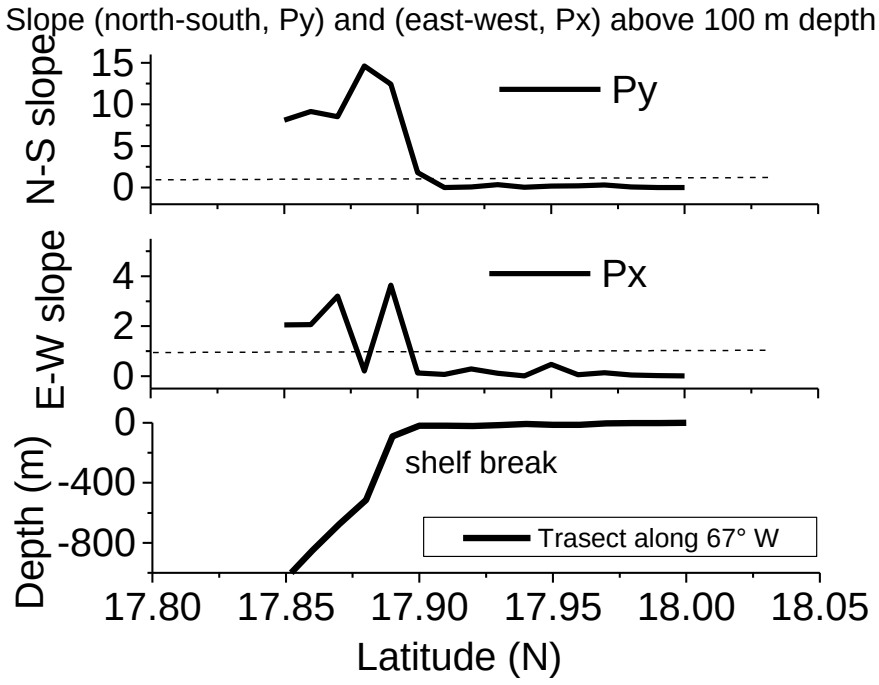

Slope (north-south, Py) and (east-west, Px) above 100 m depth
N-S slope
15
10
5
0
Py
E-W slope
4
2
0
Px
Depth (m)
0
-400
-800
shelf break
Trasect along 67° W
17.80
17.85
17.90
17.95
18.00
18.05
Latitude (N)

Figure D. 45

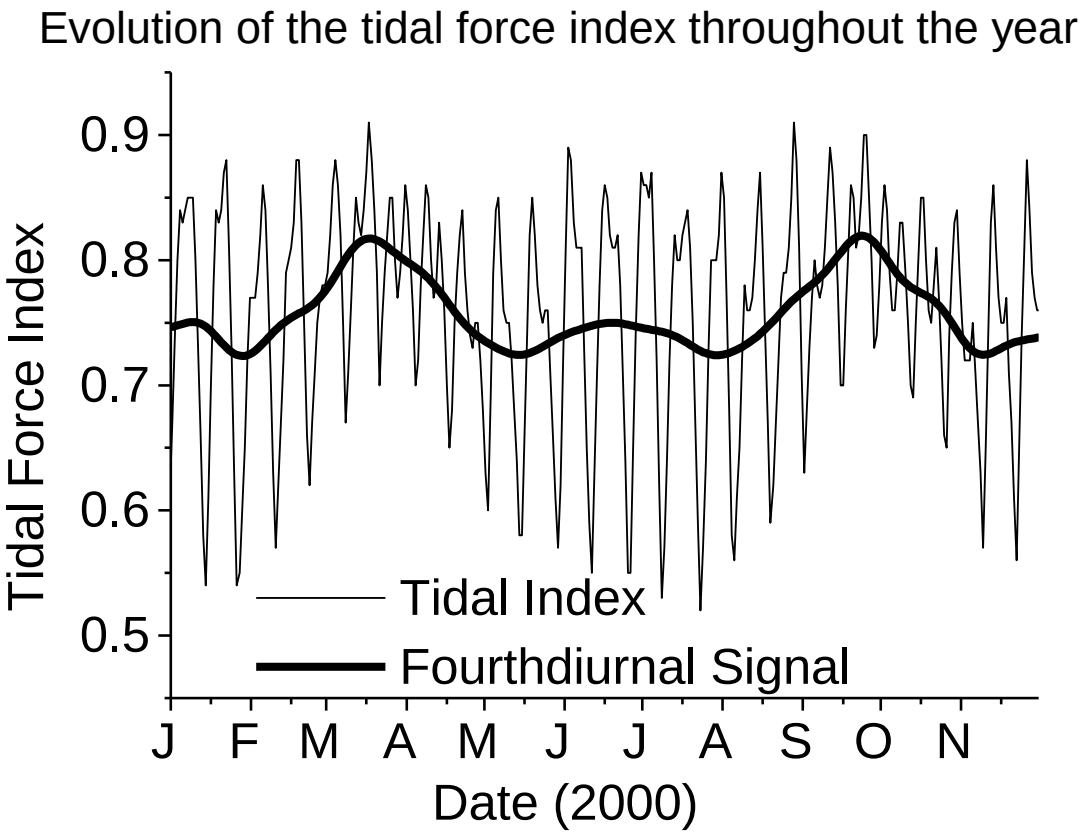

Evolution of the tidal force index throughout the year
Tidal Force Index
0.9
0.8
0.7
0.6
0.5
Tidal Index
Fourthdiurnal Signal
J F M A M J J A S O N
Date (2000)

Figure D. 16

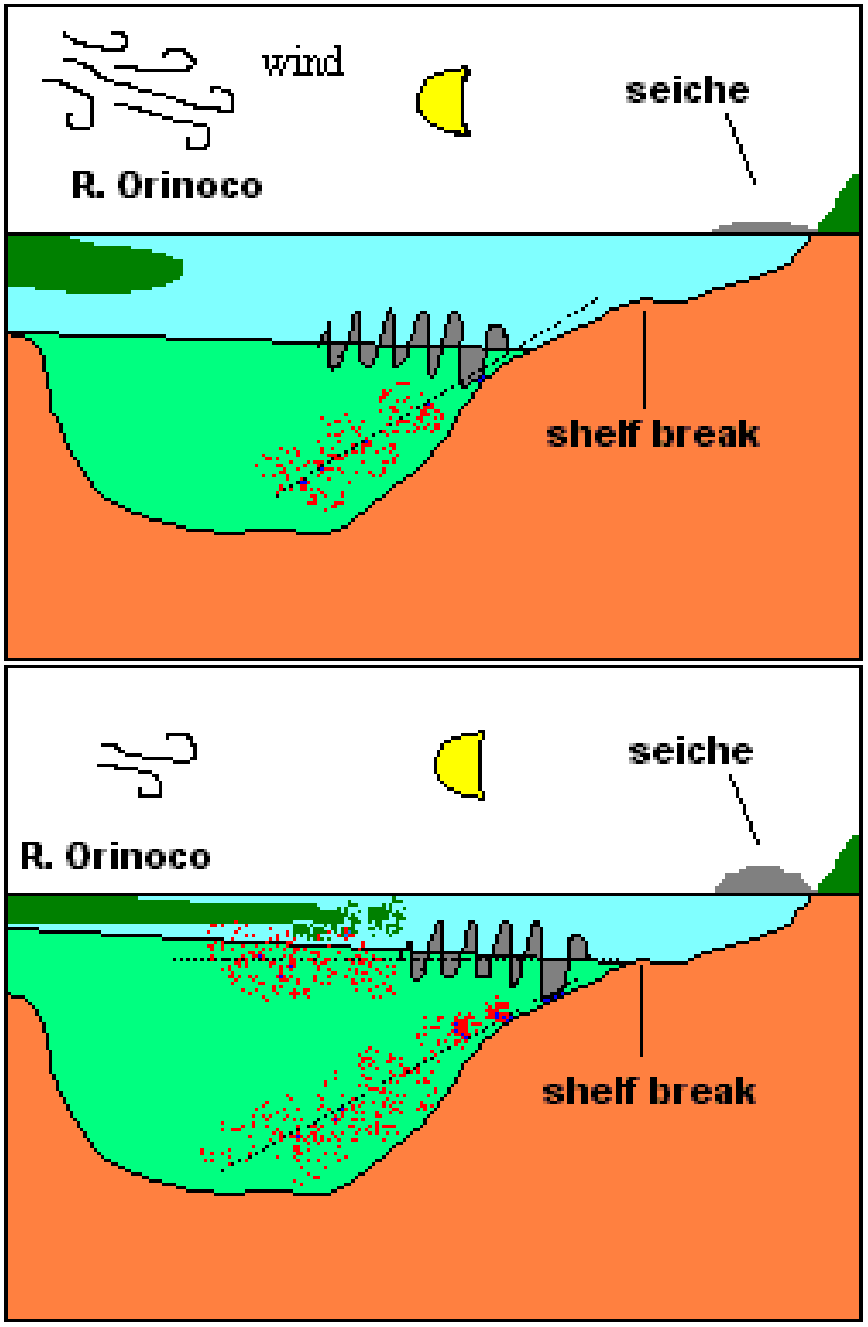

wind
seiche
R. Orinoco
shelf break
seiche
R. Orinoco
shelf break

Figure D. 57

Table 6. Acoustic Current Doppler Profiler (ADCP) configuration.

Parameter	**Value**
1. ADCP CONFIGURATION.	
FREQUENCY	75 KHz.
BEAM ANGLE	30 degrees
DEPTH OF TRANSDUCER	460.0 m
PINGS PER ESEMBLE	15
DEPTH CELL SIZE	10.00 m
NUMBER OF CELLS	44
TIME FOR EACH PING GROUP	3.00 s
ESEMBLE INTERVAL	00:40:00.00
DEPLOYMENT DURATION	140 days
2. PREDICTIONS	
DEPTH OF FIRST CELL	44 m
DEPTH OF LAST CELL	444 m
PROFILING RANGE	400 m
STANDARD DEVIATION OF VELOCITY	0.51 cm/s

APÉNDICE E

INTERNAL TIDE-INDUCED VARIATIONS IN PRIMARY PRODUCTIVITY AND OPTICAL PROPERTIES IN THE MONA PASSAGE, PUERTO RICO

INTERNAL TIDE-INDUCED VARIATIONS IN PRIMARY PRODUCTIVITY AND OPTICAL PROPERTIES IN THE MONA PASSAGE, PUERTO RICO

Edwin Alfonso [a,*], José M. López [a], Jorge Capella [a], Ángel Dieppa [a] and Julio Morell [a]

[a] Department of Marine Sciences, University of Puerto Rico, Mayagüez 00681, Puerto Rico.

Abstract

Internal tides of near-semidiurnal frequencies were observed in October 2000 at the ADCP1 station located in oceanic waters (18° 17.478' N, 67° 48.155' W), about 10 nautical miles to the NNE of Mona Island with a depth of 481 m. The maximum observed height (crest to trough) in the euphotic zone was 26 m. The presence of a shallow pycnocline (40 m) and high Brunt-Väisälä frequencies were due to maximum influence of the Orinoco River on the Mona Passage waters at this time of the year. These conditions facilitated the propagation of the internal tide throughout the middle of the euphotic zone. Maximum concentrations of chlorophyll-a (1.2 mg Chl-a m^{-3}) occurred during high upward velocities (> 40 m h^{-1}). Phytoplankton was displaced upward to a zone above the pycnocline receiving higher light intensities. Additionally, increases in vertical eddy diffusivity above 6 x 10^{-3} m^{-2} s^{-1} were observed one hour before the arrival of the internal tide trough. Soon after that, increments in primary productivity of the order of 0.05 mg C m^{-3} h^{-1} were measured. The advection of phytoplankton by strong upward currents into a layer of higher irradiance, and increments in vertical eddy diffusivity, were responsible for distorting the typical V-shaped spatial-temporal pattern of primary productivity. Higher values of primary productivity were observed near the wave trough, than those observed during periods of maximum solar irradiance at noon. Significant changes in the attenuation coefficient (from 0.03 m^{-1} to 0.05 m^{-1}) for the following SeaWiFS bands: 412, 443, 490 and 512 nm corresponded to events of maximum upward velocities and higher diffusivity. These processes seem to be easy to detect in oceanic waters, out of the influence from high nutrient load waters due to rivers.

Keywords: Primary Production; Eddy diffusivity; Internal waves; Internal tides; phytoplankton; CaTS; Caribbean Sea; Orinoco River; Puerto Rico; Mona Passage.

[*] Corresponding author. Tel.: + 1-787-832-4040, Ext. 3838; fax: + 1-787-265-5408.
E-mail addresses: ealfonso@rmocfis.uprm.edu (E. Alfonso), jo_lopez@rumac.uprm.edu (J. M. López), jcapella@rmocfis.uprm.edu (J. Capella), adieppa@rmocfis.uprm.edu (A. Dieppa), oceano@coqui.net (J. Morell)

1. Introduction

Internal waves of semidiurnal period are present in all oceans (Roberts, 1975; Morozov, 1995). They are also known as internal or baroclinic tides. The internal tide is generated by the interaction of the barotropic tide (surface tide) with submarine topography. The barotropic currents, deflected by the submarine slopes cause a displacement of the density interface. During slack currents, the surface rebounds and the energy is propagated along the interface. The strength of the internal tide is a function of topographic conditions, stratifications and astronomical conditions.

The Caribbean Sea provides an ideal physical setting for the generation of internal waves such as: passages between islands, submarine ridges, sudden changes in bottom depths and complex bathymetry normal to the barotropic flow (Morell et al., 1995; Bejarano, 1997; Giese et al., 1990; Neale, 1995). Barotropic flow tends to edge along continental platforms. For this reason, islands are preferred over continents for programs that study the impact of the internal tides on the oceanic environment, as in the case of the HOME project (Hawaii Ocean Mixing Experiments) in the Hawaiian Archipelago (Müller and Briscoe, 2000).

There are several publications that describe the passage of the internal tide through the Caribbean Sea (López et al., 1981; Fornshell and Capella, 1987; Bejarano, 1997). Some describe their impact over fish abundance (Morell et al., 1995), as a potential source of nutrient enrichment around the Caribbean Islands and main causative mechanism of the “island mass” effect off Barbados (Sander, 1973; Sander, 1981).

Profiles of temperature, salinities and dissolved oxygen from the waters south of Puerto Rico show a persistent internal tide field. Diurnal and semi-diurnal oscillations with amplitudes ranging between 10-100 m, have often been observed (López et al., 1981; Fornshell and Capella, 1987). Previous work in Mona Passage,

off the west coast of Puerto Rico, (Bejarano, 1997; Morell and Capella, 1995), describe the local generation of an internal tide of semidiurnal frequency at El Pichincho (18.37° N, 67.75° W). They concluded that the internal tide propagates towards the southwestward along the pycnocline with a phase velocity near 89 cm s^{-1} and a wavelength near 40 km. A more recent work (Alfonso et al., in this issue) demonstrates that changes in the stratification of local waters caused by the Orinoco River and Amazon River in combination with specific astronomical conditions can facilitate the generation of the internal tide at the shelf break, which propagates in the upper 60 m increasing dramatically the oceanic turbulence and coastal seiches.

A strong correspondence between internal waves and turbulent eddy diffusion has been established in previous work (Stigebrandt, 1979; Stigebrandt, 1999; New, 1988; New and Pingree, 1990; Gregg et al., 1999; Alford and Pinkel, 1999). High values of the coefficient of vertical eddy diffusion and small local gradient in Richardson numbers are associated with the generation and breaking of internal waves near the shelf break (Müller and Briscoe, 2000). High diapycnal diffusivities values (κ_ρ) have been observed along a turbulence band centered in the baroclinic energy beam coming from the shelf break (Lien and Gregg, 2001). Mixing events due to the breaking of internal waves with semidiurnal and inertial periods have been responsible for stimulating phytoplankton growth in the Sargasso Sea (Wiggert et al. 1999; Granata et al. 1995). High-energy waves that reach the nitracline can mix and inject nutrients into the photic zone and fertilize the phytoplankton in the mixed layer. In deep water (4,000 m) in the Bay of Biscay, solitons-like internal waves are responsible for nutrient mixing (Holligan et al. 1985)

Another fertilization mechanism is wave pumping of nutrients. As the wave disturbance, as it propagates, it lifts upward the isopycnals within or below the nitracline and extends rich nutrient waters into the euphotic zone. Nutrients are then made available for the phytoplankton to increment growth. The relationship between nutrients and internal waves has been noticed long ago (Armstrong and LaFond, 1966). Sander (1973, 1981) reports this mechanism was the cause of enriched

waters around the island of Barbados. It was recently postulated to explain why Rossby waves could deliver nutrients to the euphotic zone and increment phytoplankton growth (Uz et al. 2001; Siegel et al. 2001). Long internal waves (periods ~ 13 d) can generate vertical nutrient fluxes without any vertical mixing. Kahru (1983) demonstrated using a computer model, that a fluctuating velocity field in combination with non-conservative biological processes could give rise to apparent vertical diffuse fluxes without any vertical turbulent mixing. Kelvin and tropical instability waves (TIWs) are associated with variations in primary productivity in the equatorial Pacific at 0°, 140° W (Foley et al., 1997). The TIWs are capable of exposing phytoplankton to higher light, nutrients and trace metal levels (such as iron).

Last, but not less relevant, is the impact of a fluctuating light regime for phytoplankton exposed to the internal tide vertical oscillations. The vertical transport of phytoplankton in the upper ocean is dominated by internal waves and to a lesser degree by turbulent eddy diffusion, Langmuir cell circulations and double diffusion (Denman and Gargett, 1983). Reports of vertical displacements of phytoplankton by internal waves are numerous in the literature (Denman, 1977; Cullen et al., 1983; Holloway, 1984; Laborde et al., 1995; Letelier et al., 1996; Gómez et al., 2000). Kamykowski (1974) modeled the changes in irradiance experienced by phytoplankton caused by semidiurnal tides. In a later model (Kamykowski, 1979), he found that phytoplankton patchiness could be generated along the waveform by the exposure of a population to differential light intensities. Computer models for long internal waves have shown that primary productivity measurements could differ by ~50% between crests and troughs (Kahru, 1983). Near-inertial period internal waves in station ALOHA with amplitudes of 18 m could change the daily-integrated irradiance by a factor of three (Letelier et al. 1996).

Fluctuations in the phytoplankton concentration and optical properties of seawater due to long internal waves are the combination of two processes (Burenkov and Vasil'kov, 1984). The first is the purely mechanical displacement of suspended

matter, which can change its vertical distribution. The second is the increase of primary production by the upward movement to a more illuminated layer resulting in a higher phytoplankton concentration (i.e. non-conservative character). The dominance of one process or the other will depend on the generation time of the biological process (τ) and the wave period (T). With long period waves it is expected that non-conservative processes dominate and higher concentrations of phytoplankton should be in near-phase with the wave crest (20° for T= 25 days). This means that at times of crest phase the concentrations should be higher. As the period is decreased to 3 days the phase shift is near 90°. So we expect higher concentrations near the wave troughs. High fluorescence values and beam attenuation coefficients near the wave troughs of short period waves (T < 30 min) have been reported in the literature (Haury et al., 1983; Karabashev, 1984; Lennert-cody and Franks, 1999). Recent work point to the importance of internal solitary waves as a possible source of optical variability on oceanic coastal waters (Chang and Dickey, 2001, Weidemann et al. 2000). In addition, tidal bores associated with the trailing edges of solitary waves are responsible of large spikes in optical attenuation in shallow water (Johnson et al., In Press).

Most of the studies that relate internal waves to changes in primary productivity are based on models (Kamykowski 1974, 1976, 1979; Lande and Yentsch, 1988; Fahnenstiel et al. 1988; Holloway and Denman, 1989). This is understandable because fast sampling techniques to measure changes in primary productivity in the order of minutes were not available at the time of those studies. Radiocarbon techniques are sensitive but, too laborious. These are difficult to implement for the study of changes in production with timescales of less than a day. Underwater radiometers, however, can now measure upwelling radiance coming from the phytoplankton's chlorophyll-a natural fluorescence (Lu (683)) stimulated by the Sun. The natural fluorescence signal can be calibrated against the standard ^{14}C technique in order to derive primary production rates (mg C $m^{-3}hr^{-1}$) from radiance measurements. These radiance measurements are made at a rate of 2-3 Hz

and sub-meter depth intervals. These provide adequate temporal and spatial resolution for the study of dynamics of primary production at scales relevant to the passage of internal waves.

The first spectral radiometer capable of measuring nadir radiance at 683 nm with the main purpose of estimating gross primary productivity (P_g) was tested in the Western South Pacific (Kiefer et al 1989). Kiefer derived several equations that allowed him:

- To relate the nadir radiance at 683 nm to the total fluorescence emitted by the phytoplankton inside the field of view of the sensor.
- To relate natural fluorescence to chlorophyll-a concentration.
- To relate natural fluorescence to gross photosynthesis.

The accuracy of the productivity estimate based on the fluorescence profile will depend on the constancy or predictability of the quantum yield ratio. In later investigations, it was found that the quantum yields are a function of light intensity (Chamberlin and Marra 1992, Stegmann et al. 1992, Garcia-Mendoza and Maske 1996) and temperature (Chamberlin and Marra 1992, Lizotte and Priscu 1994). In ice-covered lakes, the ratio was depended on the availability of nutrients and the distance from the nutricline (Lizotte and Priscu 1994). Another group of investigators does not sustain these relationships. A later report establishes that the quantum yields are not dependable on nutrient levels or temperature but on irradiance levels exclusively (García-Mendoza and Maske 1996).

The natural fluorescence technique to estimate primary production requires that the $L_u(683)$ signal must come mainly from natural fluorescence. This fact constrains the useful profile to depths where the sunlight component and the elastic backscattered light are negligible relative to the natural fluorescence component (Kiefer et al. 1989, Hu and Voss 1998). In practice, this limits the measurements to depths below 6 m. Development of new techniques based on the apparent reduction in the size of Fraunhofer emission lines (contained in the chlorophyll-a emission spectrum) due to inelastic backscattered light (natural fluorescence + Raman

backscatter) allows for the first time to measure natural fluorescence near the surface (Hu and Voss 1998).

This investigation took advantage of the natural fluorescensce radiometer to measure the instantaneous (proxy) change in primary productivity induced by the internal tide. In conjunction with optical spectroradiometer casts to measure spatial-temporal changes in the diffuse vertical attenuation coefficient in the SeaWiFS bands. All these data will be interpreted in terms of the physical environment generated by the internal tide.

First we examined the physical characteristics of the internal tide at the Mona Passage. Then we described the spatial-temporal changes in chlorophyll-a distribution using two different techniques: natural fluorescence, active fluorescence. We discuss how the changes in the diffuse attenuation coefficients were related to the chlorophyll-a biomass distribution. Finally, we estimated the changes in primary productivity induced by the internal tide in Mona Passage and the chronology of events necessary for its occurrence.

1) Study site

This work is based upon data collected in Mona Passage and in oceanic waters offshore southwest Puerto Rico. Station ADCP1 (Acoustic Doppler Profiler 1) was located about 10 nautical miles to the NNE of Mona Island (18° 17.478’ N, 67° 48.155’ W) in oceanic waters with a depth of 481 m. The station is located in the central axis of the Mona Passage (see Fig. 2, Alfonso et al. 2002), in an area of low bottom relief. A Doppler current meter was deployed for four and a half months. The station is located about six nautical miles to the SW of EL Pichincho (source of internal waves) and 32 nautical miles to the west of station InWaPE (Internal Wave Productivity Estimates). Mona Passage allows the advection of water masses from the Atlantic to the Caribbean and vice-versa. The vertical profiles of low frequency horizontal transport show a two-layer baroclinic structure

(Segura-Torres, 2000). The upper layer can reach 300 meters and consists of the following water masses: Caribbean Surface Water, Subtropical Underwater, and the Sargasso Sea Water. These water masses generally cross the Mona Passage from the Atlantic Ocean to the Caribbean Sea. The lower layer consists of Tropical Atlantic Central Water moving from south to north along the Mona Passage. In Mona Passage, the semidiurnal component (M2) of the barotropic tide propagates from north to south (Kjerve 1982). The M2 component current ellipses in the Mona Passage showed anti-clockwise rotation and the principal axes are aligned along the channel axis (Rosario-Llantín, 2000).

CaTS (Caribbean Time Series) serial station is located about 22 nautical miles from the SW coast of Puerto Rico (17° 36.00’ N, 67° 00.00’ W), with a maximum depth of 2880 m. Monthly measurements of biological, chemical, physical, and bio-optical variables are conducted since 1995 to observe long-term changes in the Caribbean Sea. The station can be impacted by mesoscale phenomena such as eddies and the discharge of the Orinoco River (Corredor and Morell, 2001). Internal waves of 20 m amplitude have been detected. The halocline oscillates throughout the year between 11 m down to 106 m (Corredor and Morell, 2001).

2) Methodology

a) Current and hydrographic measurements

An ADCP current meter was deployed from May 24-October 11, 2000 at station ADCP1. A total of 5035 records at 40 minutes intervals were taken every 10 m between 44 m down to 444 m. Measurements shallower than 44 m were discarded due to contamination with the surface signal. The ADCP configuration is detailed in Table 1. We visited ADCP1 in the R/V Chapman at the beginning and end of the deployment period. On station, CTD and XBT hourly casts were completed. The last 36 records of the ADCP (October 10, 2000) were simultaneous with the CTD-XBT casts. An SBE19 CTD was lowered down to 200 m every hour for 12 hours and XBTs were launched between casts. Contours of temperature and density (sigma-t) were generated from the data.

Current measurements were expressed as horizontal components U and V, aligned perpendicular and parallel respect to the principal axis of Mona Passage. We calculated the velocity shear squared, $S^2= (\partial U/\partial z)^2+ (\partial V/\partial z)^2$, the buoyancy frequency squared, $N^2= -(g/\rho_0)(\partial\sigma_t /\partial z)$, and the local gradient Richardson number $Ri_G=N^2/S^2$. CTD data allowed us to calculate the Brunt-Väisälä frequency profile down to 144 meters. Vertical diffusivities were parameterized in terms of the Richardson number using the equations and parameters for tropical waters reported by Pacanowsky and Philander (1981).

b) Optical Casts

Optical data were acquired by a PRR-600 profiler spectroradiometer (Biospherical Instruments Inc., San Diego) which can collect data at a maximum rate of 3 Hz. The instrument can measure downwelling irradiance, $E_d(\lambda,z)$, and upwelling radiance, $L_u(\lambda,z)$, at six SeaWiFS bands: 412, 443, 490, 510, 555, and 665 nm. In addition, it measures the downwelling photosynthetically available radiation,

E_d(PAR,z) and the upwelling radiance at 683 nm, L_u(683,z). The instrument was equipped with temperature, pressure and tilt-roll sensors. A similar radiometer with identical irradiance bands, the PRR-610, was located ~ 8 m above sea surface at the highest point at the vessels aft, to avoid shadows.

The instrument was lowered away from the starboard side by extending the boom at least 5 meters. The ship starboard side was always oriented to the Sun in order to eliminate any effects due to the ship shadow. The instrument was lowered with a winch at a constant rate, ~ 0.5 m/s, to depths between 75-200 m by using its own electromechanical cable and a slip ring in order to receive real time data stream. Irradiance data were low-passed filtered with a zero-phase recursive (IIR) digital filter with a cut-off at 15 seconds to filter out the high frequency variations associated to the ship tilt-roll motion and the focusing-defocusing effects due to the passage of the waves. The downwelling irradiance measurements were normalized to the surface irradiance measurements on deck taken by a PRR-610 radiometer. This reduces the effect of cloud interference during a cast. The data was binned to 1 m intervals. From these data we obtain the PAR diffuse attenuation coefficient profile, K_d(PAR,z).

Natural Fluorescence

The same processing discussed above was applied to the L_u(683,z) to eliminate any variation due to the rolling motion of the ship. The upwelling radiance measurements centered at 683 nm (10 nm bandwith), L_u(683,z), were used to estimate the natural fluorescence flux, $Ff(z)$. The PAR downwelling irradiance were converted to scalar irradiance multiplying it for a factor g= 1.3 (Morel, 1991). The L_u(683,z) readings above the 6 m depth level were discarded due to a contribution by direct light and elastic backscattering light.

The equation used to estimate the natural fluorescence profile, F*f*(z), from the nadir radiance at 683 nm, $L_u(683,z)$ and PAR comes from (Kiefer and Chamberlin, 1989)

$$Ff(z) = 4\pi 27 L_u(683,z) \times \left[k(PAR,z) + a(683,z)\right] \quad (1)$$

where a(683,z) is the 683 nm absorption coefficient profile and k(PAR,z) is the attenuation coefficient profile of the scalar irradiance, E_0(PAR,z). The absorption coefficient for clear water is 0.47 m^{-1} (Pope and Fry, 1997). Total absorption measurements ($a_T=a_w+a_p+a_g$) between 670 and 695 nm from surface samples at CaTS station present a steady value of 0.48 m^{-1} throughout the whole year (Gilbes and Armstrong, 2000). So we decided to apply this value to a(683,z). The factor 27 in equation 1 comes from the fact the total fluorescence in the far red is 27 times the emitted at the 683 nm band.

To obtain the photosynthetic rate from natural fluorescence we use the equation developed by Chamberlin et al. (1990),

$$Fc(z,daily) = \left(\frac{\Phi_c}{\Phi_f}\right)_{\max} \times \frac{k_{cf}}{k_{cf} + E_0(PAR,z,t)} \times Ff(z,t) \quad (2)$$

where $(\Phi_c(z)/\Phi_f(z))_{max}$, is an empirical constant for the maximum value of the ratio of the quantum yields, $\Phi_c(z)/\Phi_f(z)$; k_{cf} is an empirical constant for the value of scalar PAR irradiance, E_0(PAR) when the ratio $(\Phi_c(z)/\Phi_f(z))_{max}$ reaches half-maximum value.

We used a maximum ratio of the quantum yields equal to 1.5 carbon atoms fixed per photon emitted and a half-saturation constant, k_{cf}, equal to 116 mM photons m^{-2} s^{-1}. These values come from Chamberlin and Marra (1992) and were

determined using data from Friday Harbor, South Pacific Ocean, the Sargasso Sea, the Weddell-Scotia Seas, and the North Atlantic Ocean. Other sets of values has been reported in the literature (Kiefer and Chamberlin, 1989; Chamberlin and Marra, 1992; Stegmann et al., 1992; Stegmann and Lewis 1997; Garcia-Mendoza and Maske, 1996) but we believe the values obtained by Chamberlin and Marra (1992) are more representative of oceanic waters due to its large and diverse data set.

3) Results

Our results will be presented in the following order. First, the physical characteristics of the internal tide observed at ADCP1. Second, the biomass distribution and changes induced on it by the internal tide. Finally, the impact of the internal tide on the primary productivity and on optical properties.

The pycnocline was localized around 40 m depth and the deep chlorophyll-a maximum was located under the pycnocline (Figure E. 1). The isopycnals displacements revealed the propagation of a long internal wave with near-semidiurnal frequency on which a fourth-diurnal component is superimposed. The 23.0 and 23.5 kg m^{-3} isopycnals show a crest at 0718 and 1400 AST (Figure E. 2). The trough occurs at 1118 and 1636 AST. The time interval between crests is 6 hours 42 minutes and between troughs is 5 hours 18 minutes. The 24.5 kg m^{-3} isopycnal shows a crest to trough displacement of 26 m. The shallowest crest of the internal wave was observed at 0718 and the deepest trough at 1636 AST. The time interval between crest and trough was 9 hours 18 minutes. A slight depression was observed at 1118 AST. The 24.0 and 25.0 kg m^{-3} isopycnals showed a depression and bump at 1118 and 1400 AST, respectively. The maximum magnitude current vectors point to the south and west at the time of the crest (0718 AST). The maximum currents to the east correspond to the time of the deeper wave trough (1636 AST) (Figure E. 3). Maximum currents to the north occurred 1-hour before it. This pattern of currents is consistent with the propagation of the internal tide from the northeast to the southeast. It is consistent with previous observations of the internal tide at El Pichincho (Bejarano, 1997) and from previous studies of the barotropic tidal currents in ADCP1 (Rosario, 2000). Maximum upward velocities were observed between 1400 and 1600 AST (Figure E. 4). Strong downward velocities at 44 m occurred between 1130 and 1400 AST. The current regime generated by the internal tide was responsible of controlling the distribution of chlorophyll-a in the water column.

Chlorophyll-a concentrations measured by the profiler fluorometer showed higher values below the pycnocline (40 m) (Figure E. 5). High values were observed during the afternoon hours. At 1400 AST, a chlorophyll-a patch was formed. The patch crossed the pycnocline at 1400 and 1730 hours. High chlorophyll-a values appeared from one to two hours before, and during the passage of the trough of the internal tide. Another way to describe the phytoplankton biomass distribution in ADCP1 is by means of the ratio between radiance at 683 nm and the downwelling PAR irradiance, Lu(683)/Ed(PAR), (Figure E. 6). High values of this ratio were confined to the afternoon hours after 1400 AST. The high values shoal and reach their minimum depth around 1600 AST. The distribution of Lu(683)/Ed(PAR), shows a two hour shift relative to the chlorophyll-a distribution shown in Figure E. 5. The two figures demonstrate that the chlorophyll-a concentration presented a sudden increase after 1400 AST. High chlorophyll-a patches above the pycnocline corresponded with times of maximum upward velocity measured at 54 m. Figure E. 7 shows the chlorophyll-a concentration at the pycnocline and the vertical velocities. Upward currents forced the phytoplankton adapted to lower light levels into depths with greater availability of PAR irradiance. Chlorophyll-a concentrations stayed above 0.9 mg m^{-3} during the stronger upward velocities. In the second wave crest the chlorophyll-a reached maximum concentration in the whole water column (1400 AST). At this precise time high chlorophyll-a concentrations were observed for the first time above the pycnocline. Maximum upward velocities were recorded between 1400 and 1600 AST (Figure E. 7, bottom). The maximum upward speed at 54 meters was 65.4 m h^{-1} and was registered at 1600 AST. The mean upward speed between 1400 AST and 1600 AST was 40.5± 20.7 m h^{-1}. This velocity was enough to move the phytoplankton from 54 m to 14 m in just one hour.

Radiometric casts (PRR-600) were completed under excellent weather conditions. During morning hours the waves were less than 1 m and southeasterly winds were from 22 up to 28 km h^{-1}. After 10:30 AST winds became weaker,

during the afternoon prevailed calmer seas (less than ½ m) and wind speeds of less than 9 km h^{-1}. Cloud cover remained below 20% and low cumulus clouds appeared for just brief periods. Open blue skies prevailed during most of the sampling period. Under these conditions, the above-surface light field remained steady. The mean downwelling PAR irradiance measured on-deck is shown in Figure E. 8. A sine dashed curve was fitted to the measured values (circles). A maximum PAR irradiance of 2000 μEinst m^{-2} s^{-1} reached the sea surface at 12:30 AST. From these measurements and the mean vertical attenuation coefficient of downwelling irradiance, we calculated the downwelling PAR irradiance at 40 m. The figure shows that during most of the sampling period irradiance remains steady. These favorable conditions allow us to easily estimate primary productivity from measurements of the upwelling natural fluorescence signal.

Primary Productivity, PP (mg C m^{-3} h^{-1}), values were superposed over the isopycnal lines to observe changes relative to the internal tide phase (Figure E. 9). Higher productivity values were not observed near noon hours when PAR irradiance was higher (see previous Figure). Higher values were shifted to afternoon hours, around 1533 AST. Patches of higher productivity were limited to the top 20 m and depths just above and below the pycnocline (40 m). High PP values appeared 30 minutes before the trough observed at 1118 AST in the pycnocline. A patch is centered at 1050 AST in 42 m depth. A second deeper patch is centered at 1102 AST in 54 m depth. The highest productivity near the pycnocline was observed at 1533 AST in 42 m depth. The shallowest patch was observed at 1542 AST in an 11m depth. All the patches precede the wave trough by less than one hour and remain during that wave phase. Increases in productivity lag by one hour the increase in chlorophyll-a above the pycnocline.

Figure E. 10 shows Vertical eddy diffusivity coefficients superposed over the isopycnal lines. A patch of strong diffusivity (> 4 x 10^{-3} m^2s^{-1}) appeared at 67 m, between the 23.0 and the 24.5 kg m^{-3} isopycnals. A similar patch, localized between the 23.5 and the 24.0 kg m^{-3} isopycnals was observed from 1400 to 1800 AST. The

highest value of the eddy diffusivity coefficient occurred at 1518 AST (> 5 x 10^{-3} m^2s^{-1}) at 61 m. Between 90 and 100 m depth higher diffusivity values occur near 1636 AST. Strong diffusivity patches can precede the deep troughs by 42 minutes and up to 78 minutes. The values remained high during the trough phase and rapidly decreased during the wave crest phase. Forty-two minutes previous the first trough in the 25 kg m^{-3} isopycnal (1118 AST) the vertical diffusivities increased and high values continued until a second increase in vertical diffusivity occurred 72 minutes before the trough of the 24 kg m^{-3} isopycnal.

In Figure E. 11, primary productivity (mg C m^{-3} h^{-1}) was superposed over the vertical eddy diffusivity contours. High productivity values (> 0.5 mg C m^{-3} h^{-1}) corresponded to events of increased vertical diffusivity. Large eddy diffusivity coefficients (> 4 x 10^{-3} m^2 s^{-1}) at 64 meters coincided with the increases in productivity at 40 m (Figure E. 12). High eddy diffusivities in combination with strong vertical advection can easily move phytoplankton and nutrients throughout the pycnocline. Soon after the increase in eddy diffusivity, the phytoplankton above the pycnocline experienced increments in the rate of photosynthesis. At 1518 the large eddy diffusivities incremented the nutrient concentration above the pycnocline to produce the highest productivity estimates of the day at 1536 (Figure E. 13). If the internal tide can increase eddy diffusivities up to 0.007 m^2 s^{-1} and the nitrate slope is 0.02645 mmol NO_3 m^{-4}, we can expect a NO_3 flux of 1.85 x 10^{-4} mmol NO_3 m^{-2} s^{-1} or 16 mmol NO_3 m^{-2} d^{-1}. This can explain why the advection of phytoplankton to a more illuminated zone was not enough to increment PP. Strong eddy diffusivities were necessary to inject more nutrients into the euphotic zone above the pycnocline.

Our observations show that the increments in vertical diffusivity occurred just after the crest when the isopycnals were falling. We believe K-H instabilities (shear instabilities) were responsible for increasing the vertical eddy coefficients just after the crest of the internal tide. This mechanism can inject nutrients to the top layer. Figure E. 14 summarizes the above discussion.

To have an idea of the increases in PP that we can expect due to the vertical displacement of phytoplankton caused by the internal tide, we decided to model it. The results are shown in Figure E. 15. Increases in primary productivity above the pycnocline occurred at the morning hours during the crest phase. During the afternoon primary productivity was reduced due to the passage of the wave trough. This last result contradicts our measurements in ADCP1, because primary productivity increased when the wave trough passed ADCP1. The mechanism of vertical displacement can only explain the morning increments in PP. The influx of nutrients must be the mechanism controlling the afternoon increases. We can estimate the new production associated with the nutrient influx (Figure E. 16, Top) if we assume all its consumed by phytoplankton and a C:N ratio of 6.6. The results are shown in Figure E. 16 (Bottom).

The internal tide increased primary productivity but also was responsible of changing the apparent optical properties. Mean diffuse attenuation coefficients at the pycnocline are shown in Figure E. 17. Maximum attenuations in PAR, 412 nm and 443 nm were observed after 1500. Increments of 0.008, 0.006 and 0.005 m^{-1} were detected in each band, respectively. The increase in attenuation responds to the increases in phytoplankton biomass or color dissolved organic matter (CDOM) displaced by the strong vertical currents associated with the internal tide. Attenuations in 490 and 510 nm increased after 1300 AST but kept steady through the rest of the afternoon.

Our results proved that the internal tide in ADCP1 changed the spatial-temporal distribution of the phytoplankton and primary productivity. But we have to compare our results with measurements under the influence of a weaker or absent internal tide field. We visited station CaTS under such conditions. Figure E. 18 demonstrates that the internal tide was weaker in CaTS than in ADCP1. Figure E. 19 shows the typical distribution of PP in the water column during low internal tide activity at the CaTS station. In January a deep pycnocline (80 m) and low BV frequencies (< 2 CPH) on the top 70 m kept the internal tide activity below 100 m

depth. The PP distribution shows an expected V- pattern with large values centered on the period of maximum irradiance at noon. In ADCP1 this pattern was greatly distorted by the internal tide.

4) Discussion

Our measurements in the ADCP1 station revealed the Mona Passage as a place with a strong semidiurnal internal (baroclinic) tide and a fourthdiurnal harmonic. The spectral estimates of the barotropic current speeds in ADCP1 and in Añasco-Mayagüez Bay have revealed a strong peak in the fourth-diurnal and semi-diurnal frequency (Alfonso 1995, Rosario 2000). These same frequencies appear to dominate the displacements of the isopycnal in ADCP1. Previous works (Bejarano, 1997; Morell and Capella, 1995), described the local generation at El Pichincho of an internal tide of semidiurnal frequency. But Bejarano (1997) also found on November 1996 a non-semidiurnal complex internal wave field. In ADCP1 the maximum height (crest-trough) of the internal tide was 26 m. In contrast Bejarano (1997) reported maximum heights over 40 m at El Pichincho on August 2 1994 and in April 1 1997. We consider the internal wave heights observed in ADCP1 on October 10 2000 as common and probably 40 m heights are possible. Our observations indicate that in October the pycnocline was shallower (40 m) and the internal tide can have a greater impact on primary productivity. The internal tide observations by Bejarano (1997) revealed that during January and April the oscillations are confined to a deeper pycnocline (between 80-90 m) and on August and November to a shallower one, between 60 and 40 m, respectively. These facts point to a greater impact of the internal tide over primary productivity between August and November. Changes in the depth of the pycnocline and increases in the Brunt-Väisälä frequency can be attributed to the influence of the Orinoco River over the oceanic waters near Puerto Rico (Alfonso et al., this issue). Strong stratification in October, a shallower pycnocline and the complex bathymetry in Mona Passage can increment substantially the internal wave field in the euphotic zone relative to other oceanic stations like CaTS (Figure E. 18).

We consider the Mona Passage a high diffusivity zone. The narrow passage is characterized by a two-layer baroclinic structure on which the top layer consists of Caribbean Surface Water, Subtropical Underwater and Sargasso Sea Water entering

the Caribbean from the Atlantic and the lower layer consists of Tropical Central Water entering the Atlantic from the Caribbean Sea (Segura, 2000). These interactions of water masses could enhance the vertical eddy diffusivity in the water column and in addition the local generation of the internal tide can increase the vertical shear and reduce the Richardson Number below the critical value of 0.25. These conditions are favorable for high diapycnal mixing. Figure E. 19 shows the mean vertical eddy diffusivity at ADCP1 from August 1 to October 10 of 2000, this last day was when we visited station ADCP1 and recovered the instruments. On that day the mean diffusivity was 0.004 m^{-2} s^{-1} representing normal conditions for the Mona Passage. During the previous two weeks the values remain above normal probably due to the presence of a stronger internal wave field. In contrast, the data gathered on this cruise corresponded to quieter and normal conditions in Mona Passage.

The increase in primary productivity above the pycnocline requires both the vertical displacement of phytoplankton into a more illuminated layer and an influx of nutrients. The phytoplankton is not light-limited in clear oligotrophic oceanic waters, it is nutrient-limited. The vertical displacement of the isopycnals to more illuminated depths is not enough to increase primary productivity. It is necessary a mechanism that could inject nutrients above the pycnocline. Kelvin-Helmholtz instabilities can be such mechanism (Osborn, 1980). Internal waves break by shear instabilities (Thorpe, 1971; 1973; De Silva et al., 1999). Breaking of internal waves has been recognized as the energy source for incrementing diapycnal mixing (Stigebrandt, 1979; 1999; Gargett and Holloway, 1984; Muller and Briscoe, 1999; 2000; Druon et al., 2001). Typical diapycnal diffusivities values in the Mona Passage (~ 0.004 m^2 s^{-1}) and a nitrate vertical gradient of 0.0265 mmol m^{-4} will imply a nitrate flux of 3.34 mol NO_3 m^{-2} yr^{-1}. This value is much larger than the estimated nitrate flux (new production) for mesoscale eddies (0.19±10 mol m^{-2} yr^{-1} in the Sargasso Sea (McGillicuddy et al., 1998).

Another important point is the position of the deep chlorophyll-a maximum (DCM) relative to the pycnocline. In ADCP1, the DCM was below the pycnocline but at CaTS it was above it. If a high chlorophyll-a, high nutrient layer is separated by the pycnocline from one with low chlorophyll-a and low nutrients, the impact of the internal tides over PP can be easily measured because the signal to noise ratio is reduced. The erosion of the pycnocline by turbulence can export chlorophyll-a and nutrients into the well-illuminated layer and change primary productivity dramatically. In contrast if higher biomass is over the pycnocline, the input of nutrients into the top layer must be large enough to allow any measurable change in PP. Any minor injection of nutrients will be consumed really fast by the large number of phytoplankton cells and the small increase in natural fluorescence will not be detected by the radiometer.

5) Conclusion

Our experiments revealed the close relationship between changes in the distribution of phytoplankton chlorophyll-a biomass, primary productivity, apparent optical properties, and the phase of the internal tide along the Mona Passage. Our waters are characterized by a shallower pycnocline between September and October associated with the influence of the Orinoco River. A shallow pycnocline increments the internal wave activity in the photic layer and disrupts the typical spatial-temporal distribution of primary productivity. Advections of phytoplankton into a more illuminated layer by strong upward currents plus increments in eddy diffusivity were responsible for distorting the typical primary productivity V-shaped pattern. These processes seem to be quite easy to detect in oceanic waters out of the influence from high nutrient load waters due to rivers.

Most of the studies about the impact of internal waves over PP had been focus on the periodical upward displacement of phytoplankton cells or nutrients into the euphotic zone with a higher light regime. Many of the conclusions of those studies were based on modeling and direct measurements were scarce. Diffusion of

nutrients across isopycnal boundaries, enhanced by strong turbulence associated with large shears due to the passage of the internal tide seems to be an important mechanism to change primary productivity, and probably it is more important in oceanic, clear oligotrophic waters where light is not limiting. Fertilization episodes during a specific phase of the internal tide stimulated primary productivity. High PP values were observed just before and during the wave trough phase of the internal tide. In our waters, high turbulence due to increase internal wave shear in the photic zone is responsible of generating episodes of high PP. The impact of the internal tide over PP will fluctuate according to the stratification conditions of the Caribbean Waters influenced by the discharge of the Orinoco River and Amazon River waters (Alfonso et al, 2002), and also will depend on favorable astronomical and bathymetric conditions for the generation of a strong internal tide capable of increasing the vertical diffusion of nutrients. Increases in PP of 0.05 mg C m^{-3} h^{-1} were observed but larger values should have prevailed during the previous two weeks. Also, if the wave trough of a large amplitude wave is near noon we should expect maximum impact over PP and not less as indicated by models just based on the vertical transport of phytoplankton. The internal tide generated around islands could be an important mechanism for increasing the flux of nutrients into the euphotic zone and increasing primary productivity in all the oceanic waters. Another important implication of these findings is that the carbon cycle in the oceans could be modulated by the degree of overlap between favorable astronomical and stratification conditions. We should expect maximum primary production when both conditions match perfectly.

Acknowledgments

We acknowledge support from NASA EPSCoR Tropical and Atmospheric Science Center (TASC) grant No. NAGW-3926, NCC5-252, ONR xx-xxxx and Title V program. The Manuscript was written while E. Alfonso was supported by NASA EPSCOR Preparatory Grant No. NCC5-407 and NASA EPSCOR TASC Grant No. NCC5-215. We thank the Captain and Crew of the R/V Chapman and R/V Sultana. We thank Capt. Dennis Corales for his assistance during the CTD and PRR-600 casts.

References

Alfonso, E., Capella, J., Morell, J.M., López, J.M., Corredor, J.E., Dieppa, A., Teixeira, M., 2002. Coastal seiches, generation of the internal tide and diapycnal mixing off Puerto Rico. Deep-Sea Research 0, 0000-0000.

Alfonso, E., 1995. The coastal currents regime in Añasco Bay during one-year period. M.S. Thesis, University of Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico, unpublished.

Alford, M., Pinkel, R., 1999. Observations of fine-scale Richardson number, strain and effective strain rate conditions accompanying overturning events in the thermocline. Proceedings Hawaiian Winter Workshop, University of Hawaii at Manoa, Jan 18-22 1999, p 253.

Armstrong, F.A.J., LaFond E.C., 1966. Chemical Nutrient concentrations and their relationship to internal waves and turbidity off Southern California. Limnology and Oceanography 11 (4), 538-547.

Bejarano, L.F., 1997. Characterization of the internal tide north of Mona Passage. M.S. Thesis, University of Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico, unpublished.

Burenkov, V. I., Vasil'kov A. P., 1984. Statistical characteristics of fluctuactions in the phytoplankton concentration of sea water in the field of long-periodic internal waves. Oceanology 24 (6), 675-679.

Chamberlin, W. S., Booth C.R., Kiefer D. A., Morrow J. H., Murphy, R.C. 1990. Evidence for a simple relationship between natural fluorescence, photosynthesis, and chlorophyll-a in the sea. Deep-Sea Research 37, 951-973.

Chamberlin, S., Marra, J., 1992. Estimation of photosynthetic rate from measurements of natural fluorescence: analysis of the effects of light and temperature. Deep-Sea Research. 39 (10), 1695-1706.

Chang, G.C., Dickey T.D., 2001. Optical and physical variability on timescales from minutes to the seasonal cycle on the New England shelf: July 1996 to June 1997. Journal of Geophysical Research 106 (C5), 9435-9453.

Corredor, J.E., Morell J.M., 2001. Seasonal variation of physical and biogeochemical features in eastern Caribbean Surface Water. Journal of Geophysical Research 106 (C3), 4517-4525.

Cullen, J.J., Stewart, E., Renger, E., Eppley, R.W., Winant, C. D., 1983. Vertical motion of the thermocline, nitracline and chlorophyll-a maximum layers in relation to currents on the Southern California Shelf. Journal of Marine Research 41, 239-262.

De Silva, I. P. D., Brandt, A., Montenegro, L.J., Fernando, H. J. S., 1999. Gradient Richardson number measurements in a stratified shear layer. Dynamics of Atmospheres and Oceans 30, 47-63.

Denman, K. L., 1977. Short-term variability in vertical chlorophyll-a structure. Limnology and Oceanography 22, 434-441.

Denman, K. L., Gargett, A. E., 1983. Time and space scales of vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. Limnology and Oceanography 28 (5), 801-815.

Druon, J.N., Langlois, G., Le Fevre J., 2001. Simulating vertical mixing in a shelf-break region: addition of a shear instability model, accounting for the overall effect of internal tides, on top of a one-dimensional turbulence closure mixed layer model. Continental Shelf Research 21, 423-454

Fahnenstiel, G. L., Scavia, D., Lang, G. A., Saylor, J. H., Miller, G. S., Schwab, D. J., 1988. Impact of inertial period waves on fixed-depth primary production estimates. Journal of Plankton Research 10 (1), 77-87.

Farmer, D.M. Armi, L., 1999. Stratified flow over topography and the generation of solitary internal waves. Proceedings Hawaiian Winter Workshop, University of Hawaii at Manoa, Jan 18-22, 1999.

Foley, D.G., Dickey, T.D., McPhaden, M.J., Bidigare, R.R., Lewis, M.R., Barber, R.T., Lindley, S.T., Garside, C., Manov, D.V., McNeil, J. D., 1997. Longwaves and primary productivity variations in the equatorial pacific at 0°, 140°W. Deep-Sea Research II. 44 (9-10), 1801-1826.

Fornshell, J., Capella, J., 1983. Internal wave variability in the Northeast Caribbean Sea. Proceedings of the Association of Island Marine Laboratories of the Caribbean 17, 16.

Garcia-Mendoza E., Maske H., 1996. The Relationship of solar-stimulated natural fluorescence and primary productivity in Mexican Pacific Waters. Limnology and Oceanography 41 (8), 1697-1710.

Gargett, A.E., Holloway G., 1984. Dissipation and diffusion by internal wave breaking. Journal of Marine Research 42, 15-27.

Giese, G.S., 1983. The relationship between coastal seiches in Puerto Rico and tide-generated internal solitary waves. Proceedings of the Association of Island Marine Laboratories of the Caribbean 17:17.

Giese, G.S., Hollander, R.B., 1987. The relationship between coastal seiches at Palawan Island and tide-generated internal waves in the Sulu Sea. Journal of Geophysical Research 92 (C5), 5151-5156.

Giese, G. S., Hollander, R.B., Francher, J.E., Giese, B.S., 1982. Evidence of coastal seiche excitation by tide-generated internal solitary waves, Geophysical Research Letters 9, 1305-1308.

Giese, G.S., Chapman, D.C., Black, P.G., Fornshell, J.A., 1990. Causation of large-amplitude coastal seiches on the Caribbean coast of Puerto Rico. Journal of Physical Oceanography 20, 1449-1458.

Gilbes, F., Armstrong, R.A., 2000. Inherent water optical properties at the Caribbean Time Series Station (CaTS). Proceedings Ocean Optics XV, October 16-20, Monaco.

Gomez, F., Echevarría, F., García, C. M., Prieto, L., Ruiz, J., Reul, A., Jiménez-Gómez, F., Varela, M. 2000. Microplankton distribution in the Strait of Gilbraltar: Coupling between organisms and hydrodynamic structures. Journal of Plankton Research 22 (4), 603-617.

Granata, T., Wiggert, J., Dickey, T., 1995. Trapped, near-inertial waves and enhanced chlorophyll-a distributions. Journal of Geophysical Research, 100 (c10), 20793-20804.

Gregg, M.C., Winkel, D.W., MacKinnon, J. A., Lien, R.C., 1999. Mixing over shelf and slopes. Proceedings Hawaiian Winter Workshop, University of Hawaii at Manoa, Jan 18-22, 1999.

Haury, L.R., Wiebe P.H., Orr, M.H., Briscoe, M.G., 1983. Tidally generated high-frequency internal wave packets and their effects on plankton in Massachusetts Bay. Journal of Marine Research 41, 65-112.

Hernández, J.L., 1995. *Estudio de la capa mezclada en el Mar Caribe cerca a Puerto Rico.* M.S. Thesis, University of Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico, unpublished.

Holligan, P.M., Pingree, R.D., Mardell, G.T., 1985. Oceanic solitons, nutrient pulses and phytoplankton growth. Nature 314, 348-350.

Holloway, G., 1984. Effects of velocity fluctuations on vertical distributions of phytoplankton. Journal of Marine Research 42, 559-571.

Holloway, G., Denman, K., 1989. Influence of internal waves on primary production. Journal of Plankton Research 11 (2), 409-413.

Holloway, P.E., Merrifield, M.A., 1999. Internal tide generation by seamounts, ridges, and islands. Journal of Geophysical Research 104 (C11), 25,937-25961.

Holloway, P.E., Pelinovsky, E., Talipova, T., 1999. Modeling internal tide generation and evolution in internal solitary waves on the Australian North West Shelf. Proceedings Hawaiian Winter Workshop, University of Hawaii at Manoa, Jan 18-22, 1999.

Hu, C., Voss, K.J., 1998. Measurement of solar-stimulated fluorescence in natural waters. Limnology and Oceanography 43 (6), 1198-1206.

Jonhson, D.R., Weidemann A., Scott Pegau W., In Press. Internal tidal bores and bottom nepheloid layers. Continental Shelf Research 0, 1-12.

Kahru, M., 1983. Phytoplankton patchiness generated by long internal waves: A Model. Marine Ecology Progress Series 10, 111-117.

Kamykowski, D., 1974. Possible interactions between phytoplankton and semidiurnal internal tides. Journal of Marine Research 32, 67-89.

Kamykowski, D., 1976. Possible interactions between phytoplankton and semidiurnal internal tides. II. Deep thermocline and trophics effects. Journal of Marine Research 34 (4), 499-509.

Kamykowski, D., 1979. The growth response of a model *Gymnodinium splendens* in stationary and wavy water columns. Marine Biology 50, 289-303.

Kamykowski, D., Zentara, S.J., 1976. The diurnal vertical migrations of motile phytoplankton through temperature gradients. Limnology and Oceanography 22, 148-151.

Karabashev, G.S., 1984. Comparison of surface manifestations of internal waves in the ocean with fluorescence variations in the water column. Oceanology 24 (3), 309-312.

Kiefer, D.A., Chamberlin, W.S., 1989. Natural fluorescence of chlorophyll-a: Relationship to photosynthesis and chlorophyll-a concentration in the western South Pacific Gyre. Limnology and Oceanography. 34 (5), 868-881.

Kjerve, B., 1981. Tides of the Caribbean Sea. Journal of Geophysical Research 86, 4243-4247.

Laborde, P., Urrutia, J., Valencia, V., 1999. Seasonal variability of primary production in the Cap-Ferret Canyon area (Bay of Biscay) during the ECOFER cruises. Deep-Sea Research Part II 46 (10), 2057-2079.

Lande, R., Yentsch, C. S., 1988. Internal waves, primary production and the compensation depth of marine phytoplankton. Journal of Plankton Research 10 (3), 565-571.

Lennert-Cody, C. E., Franks, P. J. S., 1999. Phytoplankton Patchiness and high-frequency internal waves.
http://www.whoi.edu/science/AOPE/people/tduda/isww/text/lennert/clennert.html
Active in July 2001.

Letelier, R. M., Dore, J. E., Winn, C. D. Karl, D. M., 1996. Seasonal and interannual variations in photosynthetic carbon assimilation at Station ALOHA. Deep-Sea Research Part II 43 (2-3), 467-489.

Lien R.C., Gregg, M.C., 2001. Observations of turbulence in a tidal beam and across a coastal ridge. Journal of Geophysical Research 106 (C3), 4575-4591.

López, J.M., Yoshioka, P.M., Gonzalez, J.G., Capella, J.E., Fornshell, J. A., Barbot, J.R., 1981. The structure of the ocean off Punta Tuna, Puerto Rico in relation to OTEC. 8th Ocean Energy Conference, Washington D.C.

McGillicuddy, D.J., Robinson, A.R., Siegel, D.A., Jannasch, H.W., Johnson, R., Dickey, T.D., McNeill, A.F., Knap, A.H. 1998. Influence of mesoscale eddies on new production in the Sargasso Sea. Nature 394:263-265.

Morel, A., 1991. Light and marine photosynthesis: a spectral model with geochemical and climatological implications. Progress in Oceanography, 26, 263-306.

Morell, J.M., Corredor, J.E., Capella, J.E., Lopez, J., 1995. Density Structure Oscillations at "El Pichincho": Possible implications on pelagic fisheries. Invited speaker to the AGU Chapman Series Conferences: Circulation in the Intra-Americas Sea, *January 22-26, 1995, La Parguera, Puerto Rico.*

Morozov, E.G., 1995. Semidiurnal internal wave global field. Deep-Sea Research Part I 42 (1), 135-148.

Müller, P., Briscoe, M., 2000. Diapycnal Mixing and Internal Waves. Oceanography 13 (2), 98-103.

Müller, P., Briscoe, M., 1999. Diapycnal Mixing and Internal Waves. Proceedings Hawaiian Winter Workshop, University of Hawaii at Manoa, Jan 18-22, 1999, p 289.

Neale, D.B., 1995. Observations of solitary internal waves in the Boca de Monos, Dragon's Mouth, Trinidad (the *Remous* phenomenon). Caribbean Marine Studies 4, 11-19.

New, A.L., 1988. Internal Tidal Mixing in the Bay of Biscay. Deep-Sea Research 35 (5), 691-709.

New, A.L., Pingree, R.D., 1990. Evidence for internal tidal mixing near the shelf break in the Bay of Biscay. Deep-Sea Research 37 (12), 1783-1803

Osborn, T.R., 1980. Estimates of the local rate of vertical diffusion from dissipation measurements. Journal of Physical Oceanography 10, 83-89.

Pacanowski, R.C., Philander, S.G.H., 1981. Parameterization of vertical Mixing in Numerical Models of Tropical Oceans. Journal of Physical Oceanography 11 (11), 1443-1451.

Pelinovsky, E., Holloway, P.E., Talipova, T., 1995. A statistical analysis of extreme events in current variations due to internal waves from the Australian North West Shelf. Journal of Geophysical Research 100 (C12), 24831-24839.

Peters, H., Gregg, M.C., Toole, J.M., 1988. On the parameterization of equatorial turbulence. Journal of Geophysical Research 93, 1199-1218.

Pond, S., Pickard, G.L., 1986. Introductory Dynamical Oceanography, Pergamon Press, New York. 329 pp.

Pope, R.M., Fry, E.S., 1997. Absorption spectrum (380-700 nm) of pure water, II, Integrating cavity measurements. Applied Optics 36, 8710-8723.

Prinsenberg, S.J., Wilmot, W.L., Rattray, M. JR., 1974. Generation and dissipation of coastal internal tides. Deep-Sea Research 21, 263-281.

Prinsenberg, S. J., Rattray, M. JR., 1975. Effects of continental slope and variable Brunt-Vaisalla frequency on the coastal generation of internal tides. Deep-Sea Research 22, 251-263.

Roberts, J. 1975. Internal gravity waves in the ocean. Marcel Dekker, Inc., New York. 645 pp.

Rosario-Llantín, J., 2000. Tidal Currents in Mona Passage. M.S. Thesis. University of Puerto Rico, University of Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico, unpublished.

Sander, F., 1981. A preliminary assessment of the main causative mechanisms of the "Island Mass" effect of Barbados. Marine Biology 64, 199-205.

Sander, F., 1973. Internal waves as causative mechanisms of island mass effects. Caribbean Journal of Science 13, 3-4.

Segura-Torres, W., 2000. Low frequency transport components in Mona Passage. Ph.D. Thesis. University of Puerto Rico, University of Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico, unpublished.

Siegel, D. A. 2001. The Rossby rototiller. Nature 409, 576-577.

Stegmann, P. M., Lewis, M. R., Davisand, C.O., Cullen, J. J., 1992. Primary Production Estimates from Recordings of Solar-Stimulated Fluorescence in the Equatorial Pacific at 150° W. Journal of Geophysical Research 97 (c1), 627:638.

Stegmann, P. M., Lewis, M. R., 1997. Shipboard measurements of phytoplankton production and solar-stimulated fluorescence rates in the northwest Atlantic. Continental Shelf-Research 17 (7), 743-760.

Stigebrandt, A., 1999. Baroclinic wave drag and Barotropic to baroclinic energy transfer at sills as evidenced by tidal retardation, seiche damping, and diapynal mixing in Fjords. Proceedings Hawaiian Winter Workshop, University of Hawaii at Manoa, Jan 18-22, 1999: p 73.

Stigebrandt, A.,1979. Observational Evidence for vertical diffusion driven by internal waves of tidal origin in the Oslofjord. Notes and Correspondence. Journal Physical Oceanography 9, 435-441.

Teixeira, M., 1999. Characterization of coastal seiches along the Caribbean coast of the island of Puerto Rico. Ph.D. Thesis. University of Puerto Rico, University of Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico, unpublished.

Teixeira, M., Capella, J., 2000. A Long-Lead Forecast Model for the Prediction of Shelf Water Oscillations along the Caribbean Coast of the Island of Puerto Rico. Oceans 2000 MTS/IEEE Conference. September 12-14, Providence, RI.

Thorpe, S. A., 1971. Experiments on the instability of stratified shear flows:miscible fluids. Journal of Fluid Mechanics 46, 299-319.

Thorpe, S. A. 1973. Experiments on instability and turbulence in a stratified shear flow. Journal of Fluid Mechanics 61, 731-751.

Uz, B. M., Yoder, J. A., Osychny V., 2001. Pumping of nutrients to ocean surface waters by the action of propagating planetary waves. Nature, 409, 597-600.

Weidemann, A.D., Johnson, D.J., Holyer, R.J., Pegau, W.S., Jugan, L.A., Sandidge, J.C., 2000. Remote imaging of internal solitons in the coastal ocean. Remote Sensing of Environment 76, 260-267.

Wiggert, J. D., Granata, T. C., Dickey, T. D., Marra, J., 1999. A seasonal succession of physical/biological interaction mechanisms in the Sargasso Sea. Journal of Marine Research, 57, 933-966.

Figure E. Captions

Figure E. 1 Profiles of chlorophyll-a, temperature and sigma-T in ADCP1. Pycnocline was localized around 40 meters depth. The deep chlorophyll-a maximum is below the pycnocline depth.

Figure E. 2 Vertical displacements of the isopycnals caused by the internal tide were superposed over the north-south component of the horizontal velocity. North is to the right side of the figure. The vectors represent the total tidal current (barotropic + baroclinic). Maximum current speed was 26 cm s^{-1} at a depth of 44 m (1520 AST). Dashed ellipses delimit the region of higher velocity shear. The 24.5 kg m^{-3} isopycnal shows a crest to trough displacement of 26 meters. The shallower crest of th e internal tide was observed at 0718 and the deeper trough at 1636 AST.

Figure E. 3 Vertical displacement of the isopycnals caused by the internal tide superposed over the east-west component of the horizontal velocity. East is to the right side of the figure. Maximum current speed was 26 cm s^{-1} at a depth of 74 m (1520 AST). Dashed ellipses delimit the region of higher velocity shear.

Figure E. 4 Vertical displacements of the isopycnal caused by the internal tide superposed over the vertical component of the velocity. Maximum upward velocities were recorded between 1400 and 1600 AST. Maximum upward current speed was 2 cm s^{-1} (72 m h^{-1}) at a depth of 74 m (1440 AST).

Figure E. 5 Chlorophyll concentration measured by the profiler fluorometer superposed over the isopycnal lines. Higher values were detected below the pycnocline (40 m). During morning hour's values were lower. At 1400 AST a high chlorophyll-a patch was formed. The patch crossed the pycnocline at 1400 and 1730 hours. High chlorophyll-a values were present from one to two hours before and during the passage of the trough of the internal tide. Regions of higher chlorophyll-a coincided with the regions of higher diffusivity show in the previous figure.

Figure E. 6 Ratio of the radiance at 683 nm and the downwelling PAR irradiance is a good indicator of the phytoplankton biomass distribution in the water column. High ratio values are confined to the afternoon hours. At 1600 AST the high values shoal and reach their minimum depth. The distribution is similar to the chlorophyll-a distribution shown in the previous figure.

Figure E. 7 (Bottom) Vertical speeds at 54 meters depth. The maximum upward speed recorded between 1400 and 1600 AST was 65.4 m h^{-1} and the mean speed was 40.5± 20.7 m h^{-1}. (Top) Chlorophyll-a concentration measured by the fluorometer in 40 m. Concentrations above 0.9 mg m^{-3} were first detected after 1400 AST and remain that way during the period of higher upward velocities.

Figure E. 8 Mean downwelling PAR irradiance measured on-deck. A sine (dashed) curve was fitted to the measured values (circles). During the experiment cloud cover kept under 10 %.

Figure E. 9 Primary Productivity (mg C m^{-3} h^{-1}) superposed over the isopycnal lines. Higher productivity values were not observed near noon hours when PAR irradiance was higher (see

previous figure). Higher values were shifted to afternoon hours, around 1533 AST. White areas represent values smaller than 0.40 mg C m^{-3} h^{-1}. Patches of higher productivity were limited to the top 20 meters and depths just above and below the pycnocline (40 m). A patch is centered at 1050 AST in 42 m depth. A second deeper patch is centered at 1102 AST in 54 m depth. The highest productivity near the pycnocline was observed at 1533 AST in 42 m depth. The shallower patch was observed at 1542 AST in an 11m depth. All the patches precede the wave trough by less than 1 hour and remain during that wave phase. Measurements of natural fluorescence for the top 5 meters are contaminated by direct sunlight or elastic scattered photons in the 683 nm band.

Figure E. 10 Vertical eddy diffusivity coefficients superposed over the isopycnal lines. Between the 23.0 and the 25.0 kg m^{-3} isopycnal at a depth of 67 m appears a patch of strong diffusivity (values larger than 4 x 10^{-3} m^2s^{-1}) at 1036 AST. A similar patch localized between the 23.5 and the 24.0 kg m^{-3} isopycnal was observed from 1400 to 1800 AST. The largest coefficient at 61 m occurred at 1518 AST. Between 90 and 100 m depth higher diffusivity values occur near 1636 AST. Strong diffusivity patches can precede the deep troughs by 42 minutes and up to 78 minutes.

Figure E. 11 Primary Productivity (mg C m^{-3} h^{-1}) superposed over the vertical eddy diffusivity contours. Higher productivity values match the times of higher vertical diffusivity. Large coefficients of eddy diffusivity at 60 meters coincided with the increases in productivity at 40 m.

Figure E. 12 Primary productivity at 40 m and the coefficient of eddy vertical diffusion at 64 m depth. An increment from 1x10^{-3} up to 6.5x10^{-3} $m^{-2}s^{-1}$ resulted in a primary productivity increment of 0.05 mg C m^{-3} h^{-1}.

Figure E. 13 Nitrate flux at 64 m induced by the increments in vertical diffusion. More nitrate was injected to the top layers during the afternoon hours.

Figure E. 14 Development of a Kelvin-Helmholtz instability and vertical diffusion of nutrients. (Frame A) The internal tide propagates to the right along the pycnocline. The top layer contains more phytoplankton biomass (P) just after the crest where vertical velocities are stronger. The lower layer is rich in nutrients (N). (Frame B) Soon after the crest phase, while the internal tide is falling development of K-H instabilities increment the flux of nutrients and phytoplankton into the top layer. (Frame C) At the moment of higher turbulence the amount of nutrients is large enough to fertilize the phytoplankton and increment primary productivity.

Figure E. 15 Results of the model. Change in primary productivity (mg C m^{-3} h^{-1}) caused by the vertical displacement of the isopycnals due to the passage of the internal tide. During the afternoon PP was reduced on top of the pycnocline. This mechanism can not explain the increases in PP observed in the afternoon at ADCP1.

Figure E. 16. Estimates of New Production in ADCP1 (OCT/10/2000) based on the nitrate flux induced by the internal tide.

Figure E. 17 Vertical diffuse attenuation coefficient of PAR and the following spectral bands centered at: 412, 443, 490 and 510 nm. The internal tide concentrates more phytoplankton and organic matter during the afternoon, this event reduces light penetration in each spectral band.

Figure E. 18 Isotherm displacements by the internal tide at the Mona Passage (ADCP1) on October 10th 2000 (left) during maximum influence of the Orinoco waters. The isotherm near 50 m depth shows clearly a semidiurnal periodicity. In contrast in January the CaTS station shows little internal wave activity on the top 125 meters.

Figure E. 19 Primary productivity and isopycnal contours in the Caribbean Time Series Station (CaTS) (January 12, 2001). Straight isopycnal contours indicate the lack of internal activity in the photic zone. Primary productivity shows a V-pattern distribution and larger values around noon hours.

Figure E. 20 (Top) Spatial-temporal distributions of vertical eddy diffusivity coefficients from May 25 until October 10, 2000. (Bottom) Mean eddy diffusivity in the water column.

Figure E. 21 (Top) Nitrate flux between 54 and 144 m in ADCP1. Values can reach 17 mmol m^{-2} d^{-1} during the stronger internal tide activity associated with favorable astronomical and stratification conditions. (Bottom). New production generated by the influx of nitrate. Primary productivity can increase up to 1300 mg C m^{-2} d^{-1}.

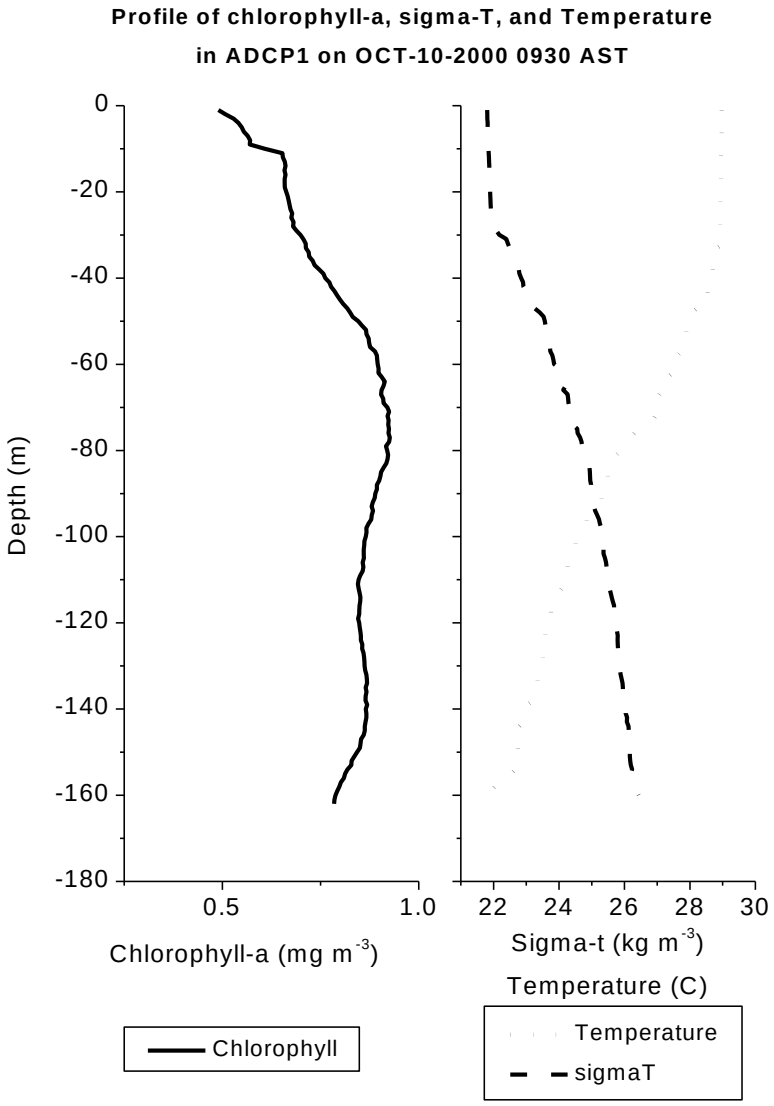

Profile of chlorophyll-a, sigma-T, and Temperature
in ADCP1 on OCT-10-2000 0930 AST
Depth (m)
0
-20
-40
-60
-80
-100
-120
-140
-160
-180
0.5
1.0
Chlorophyll-a (mg m-3)
22
24
26
28
30
Sigma-t (kg m-3)
Temperature (C)
Chlorophyll
Temperature
sigmaT

Figure E. 1

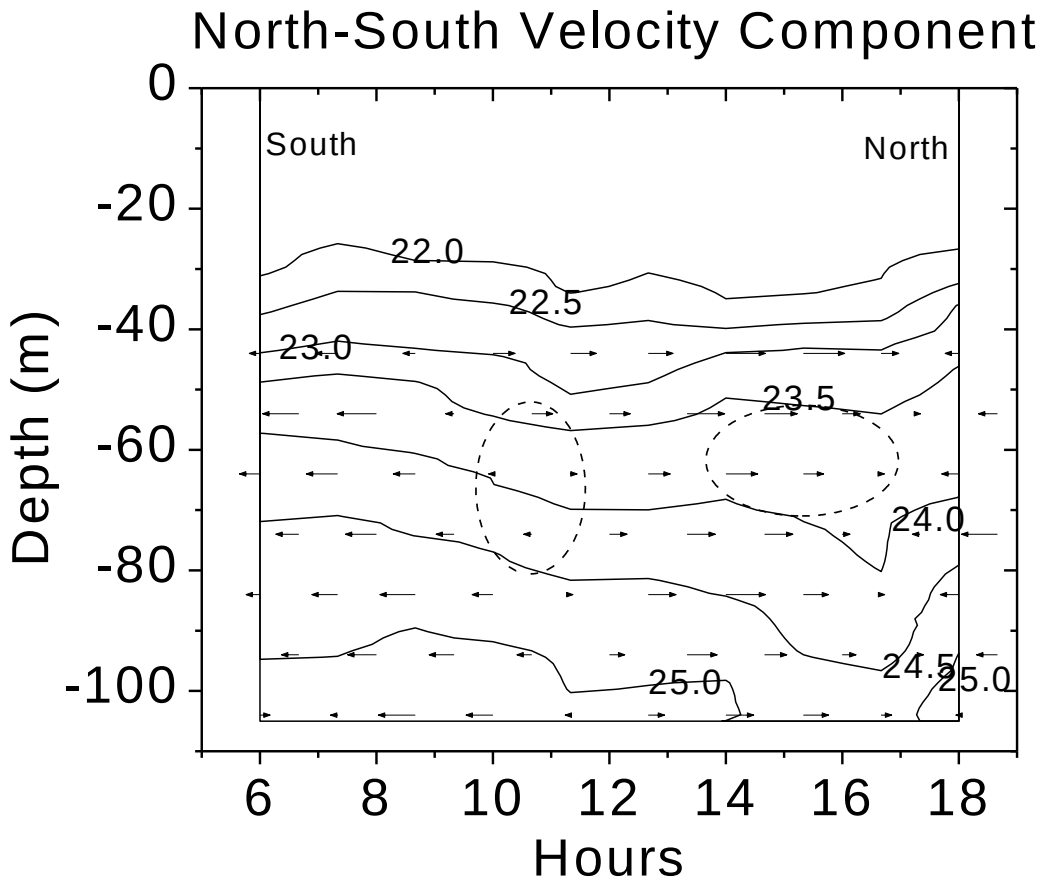

North-South Velocity Component
South
North
22.0
22.5
23.0
23.5
24.0
24.5
25.0
25.0
0
-20
-40
-60
-80
-100
Depth (m)
6
8
10
12
14
16
18
Hours

Figure E. 2

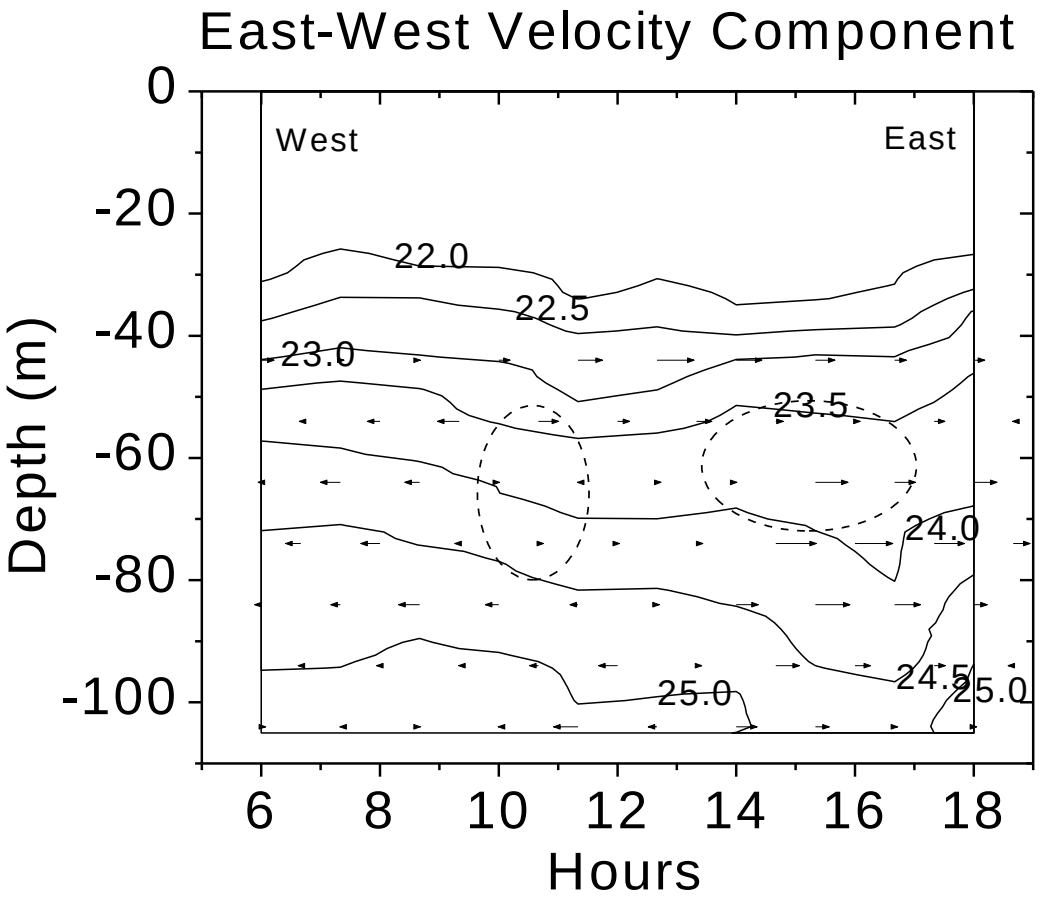

East-West Velocity Component
West
East
22.0
22.5
23.0
23.5
24.0
24.5
25.0
25.0
0
-20
-40
-60
-80
-100
Depth (m)
6
8
10
12
14
16
18
Hours

Figure E. 3

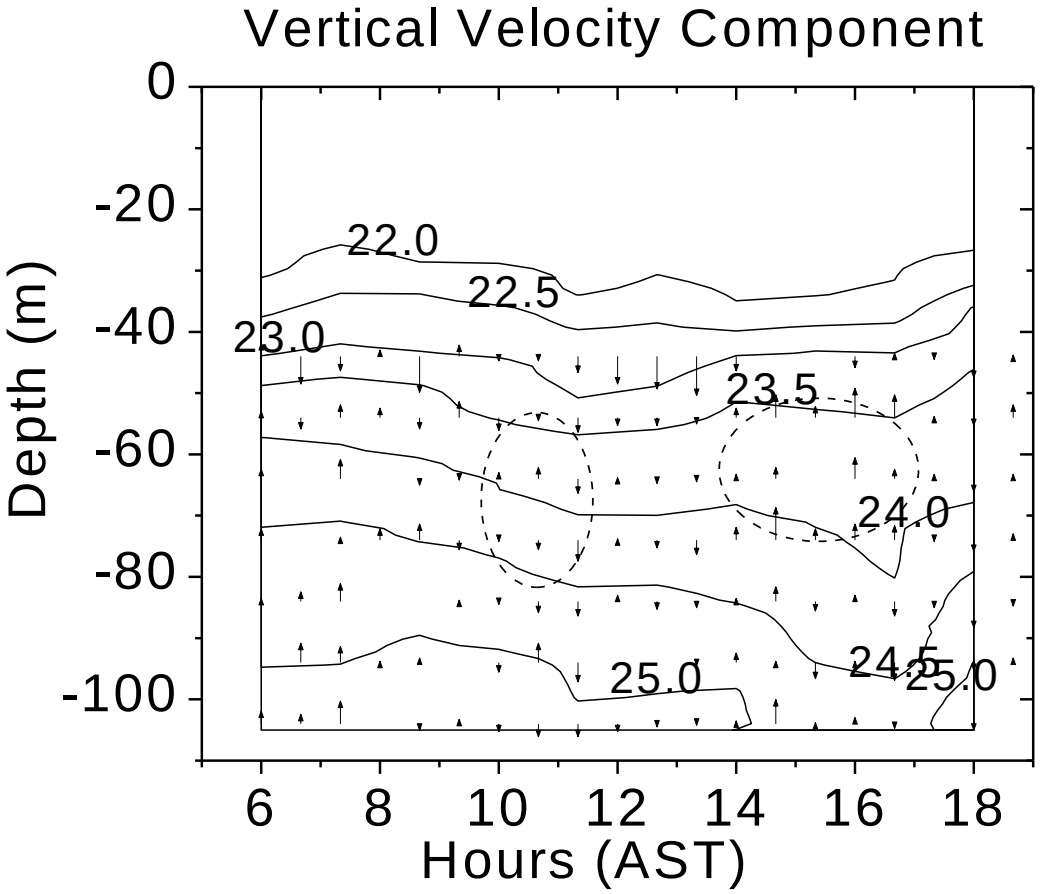

Vertical Velocity Component
Depth (m)
0
-20
-40
-60
-80
-100
22.0
22.5
23.0
23.5
24.0
24.5
25.0
25.0
6
8
10
12
14
16
18
Hours (AST)

Figure E. 4

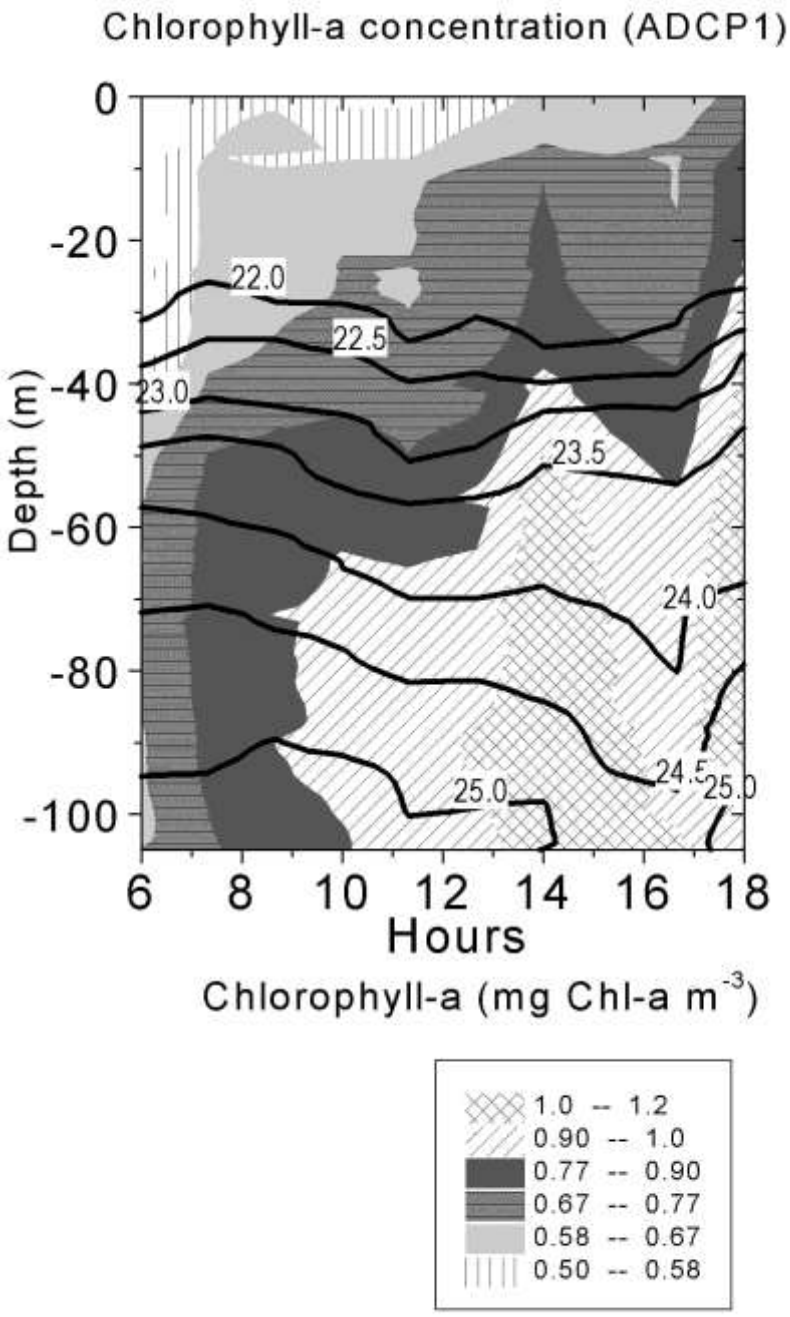

Chlorophyll-a concentration (ADCP1)
0
-20
-40
-60
-80
-100
Depth (m)
22.0
22.5
23.0
23.5
24.0
24.5
25.0
25.0
6
8
10
12
14
16
18
Hours
Chlorophyll-a (mg Chl-a m-3)
1.0 -- 1.2
0.90 -- 1.0
0.77 -- 0.90
0.67 -- 0.77
0.58 -- 0.67
0.50 -- 0.58

Figure E. 5

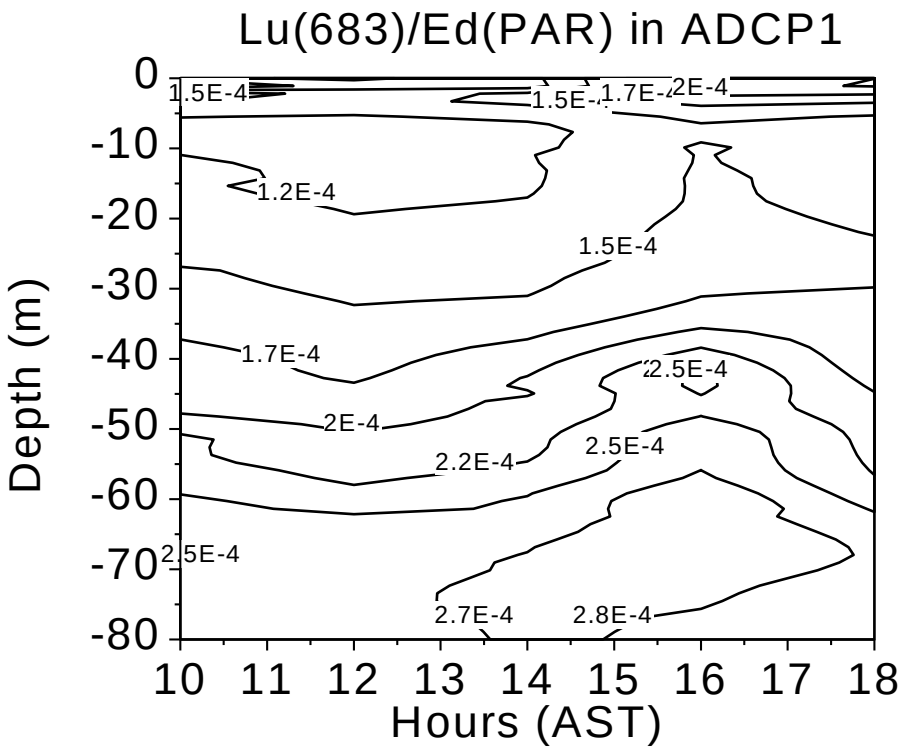

Lu(683)/Ed(PAR) in ADCP1
Depth (m)
Hours (AST)
0
-10
-20
-30
-40
-50
-60
-70
-80
10
11
12
13
14
15
16
17
18
1.5E-4
1.5E-4
1.7E-4
2E-4
1.2E-4
1.5E-4
1.7E-4
2.5E-4
2E-4
2.2E-4
2.5E-4
2.5E-4
2.7E-4
2.8E-4

Figure E. 6

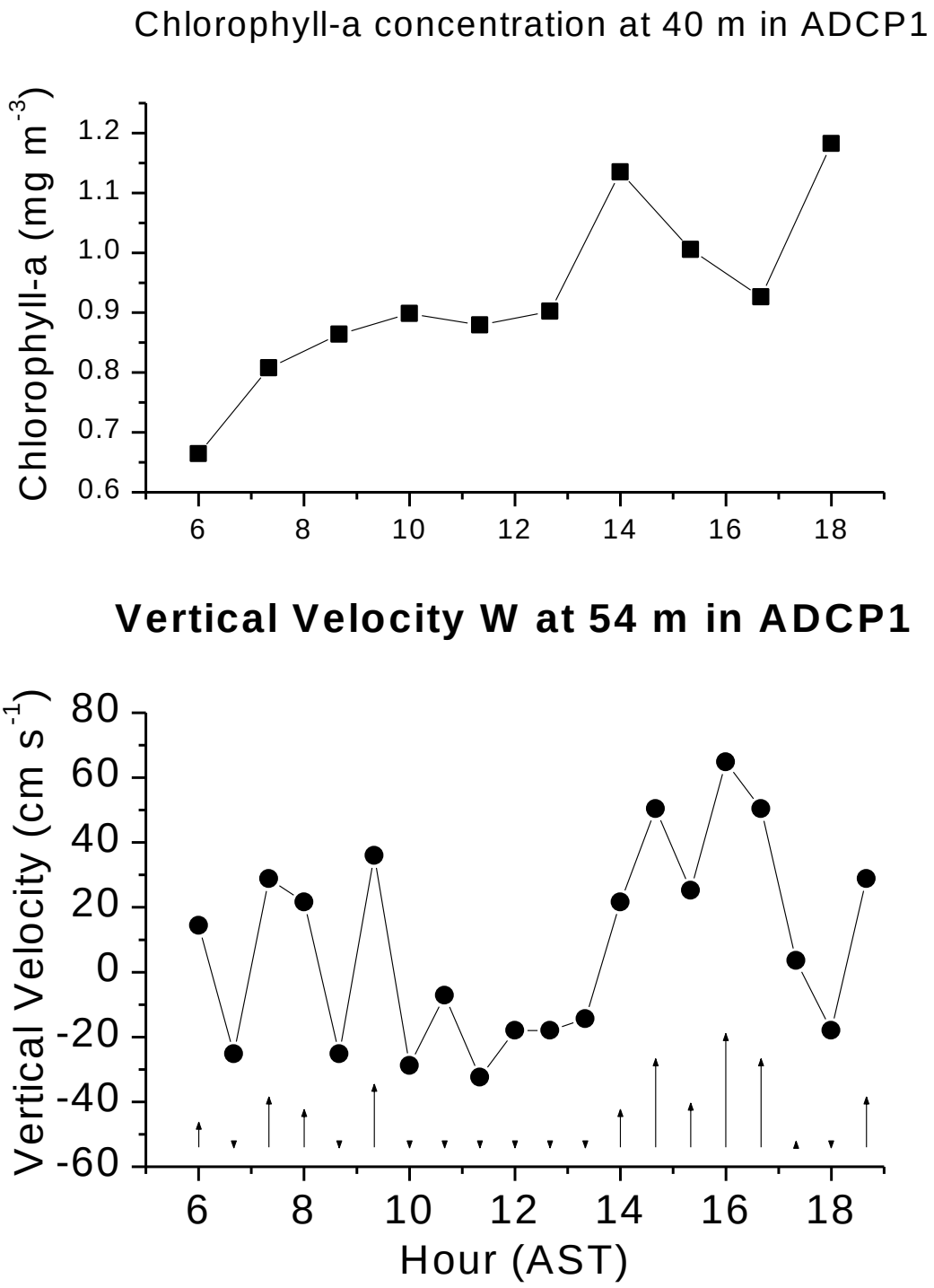

Chlorophyll-a concentration at 40 m in ADCP1
Chlorophyll-a (mg m-3)
1.2
1.1
1.0
0.9
0.8
0.7
0.6
6
8
10
12
14
16
18
Vertical Velocity W at 54 m in ADCP1
Vertical Velocity (cm s-1)
80
60
40
20
0
-20
-40
-60
6
8
10
12
14
16
18
Hour (AST)

Figure E. 7

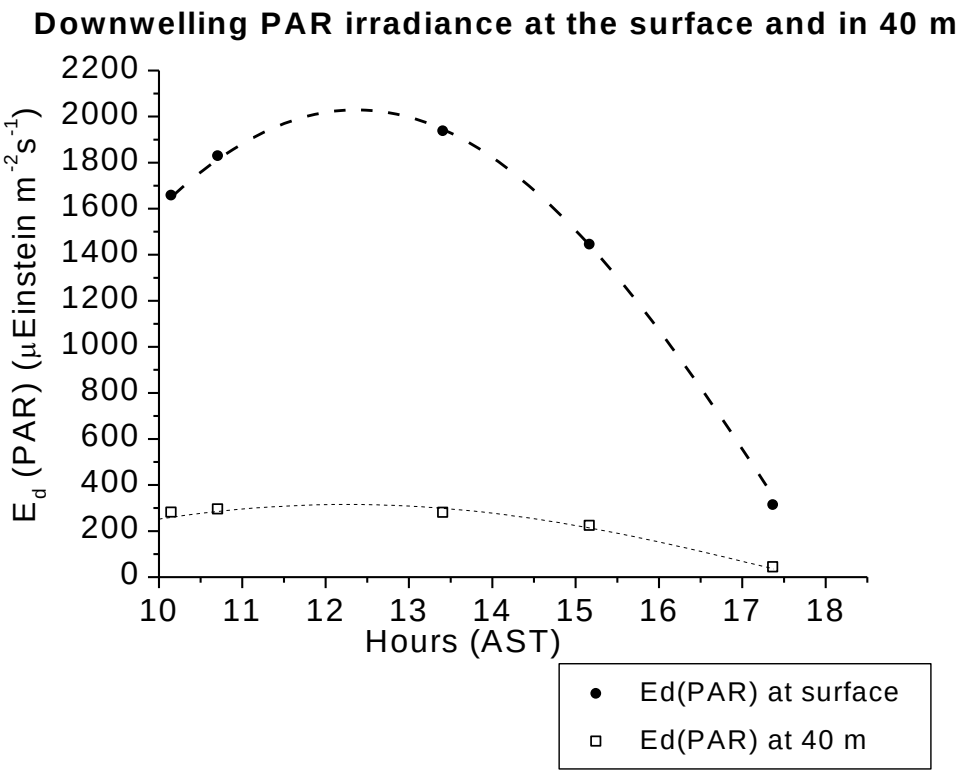

Downwelling PAR irradiance at the surface and in 40 m
2200
2000
1800
1600
1400
1200
1000
800
600
400
200
0
E_d (PAR) (μEinstein $m^{-2}s^{-1}$)
10
11
12
13
14
15
16
17
18
Hours (AST)
Ed(PAR) at surface
Ed(PAR) at 40 m

Figure E. 8

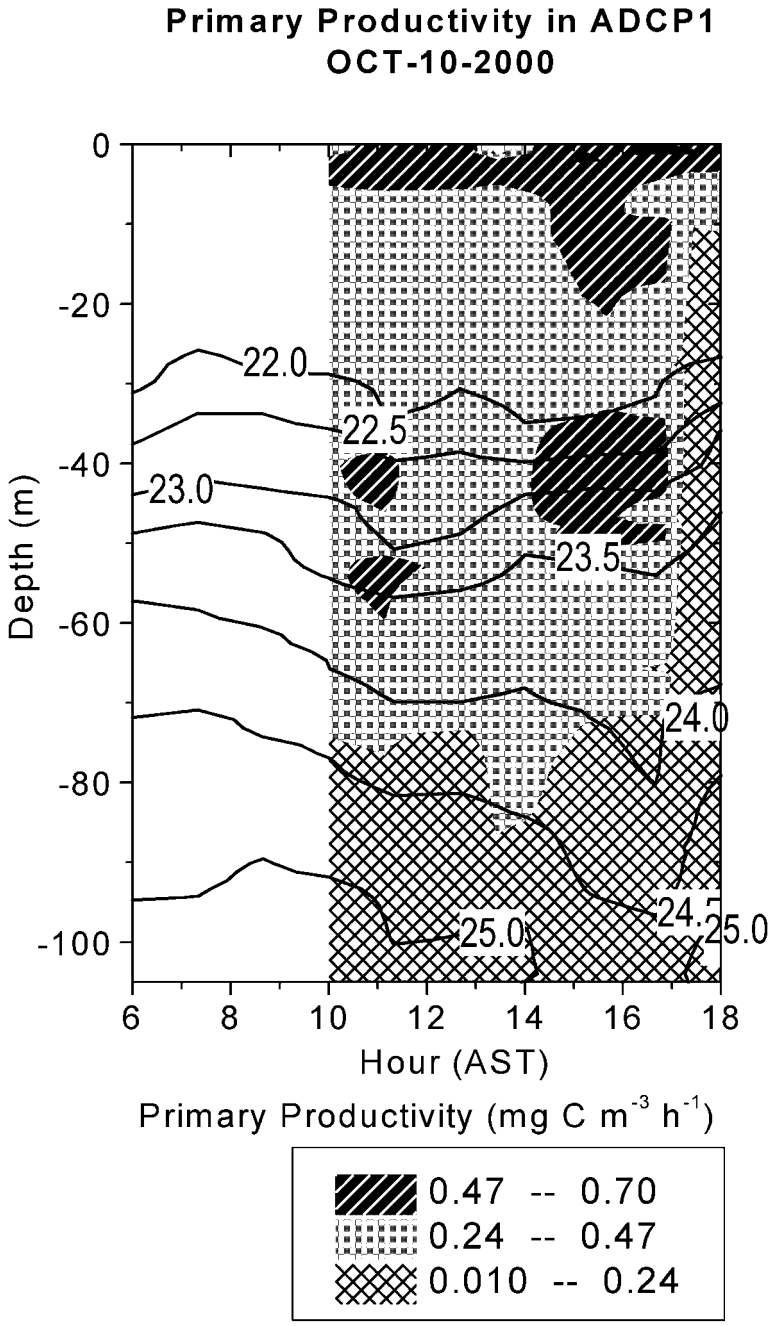

Primary Productivity in ADCP1
OCT-10-2000
Depth (m)
0
-20
-40
-60
-80
-100
22.0
22.5
23.0
23.5
24.0
24.5
25.0
25.0
6
8
10
12
14
16
18
Hour (AST)
Primary Productivity (mg C m-3 h-1)
0.47 -- 0.70
0.24 -- 0.47
0.010 -- 0.24

Figure E. 9

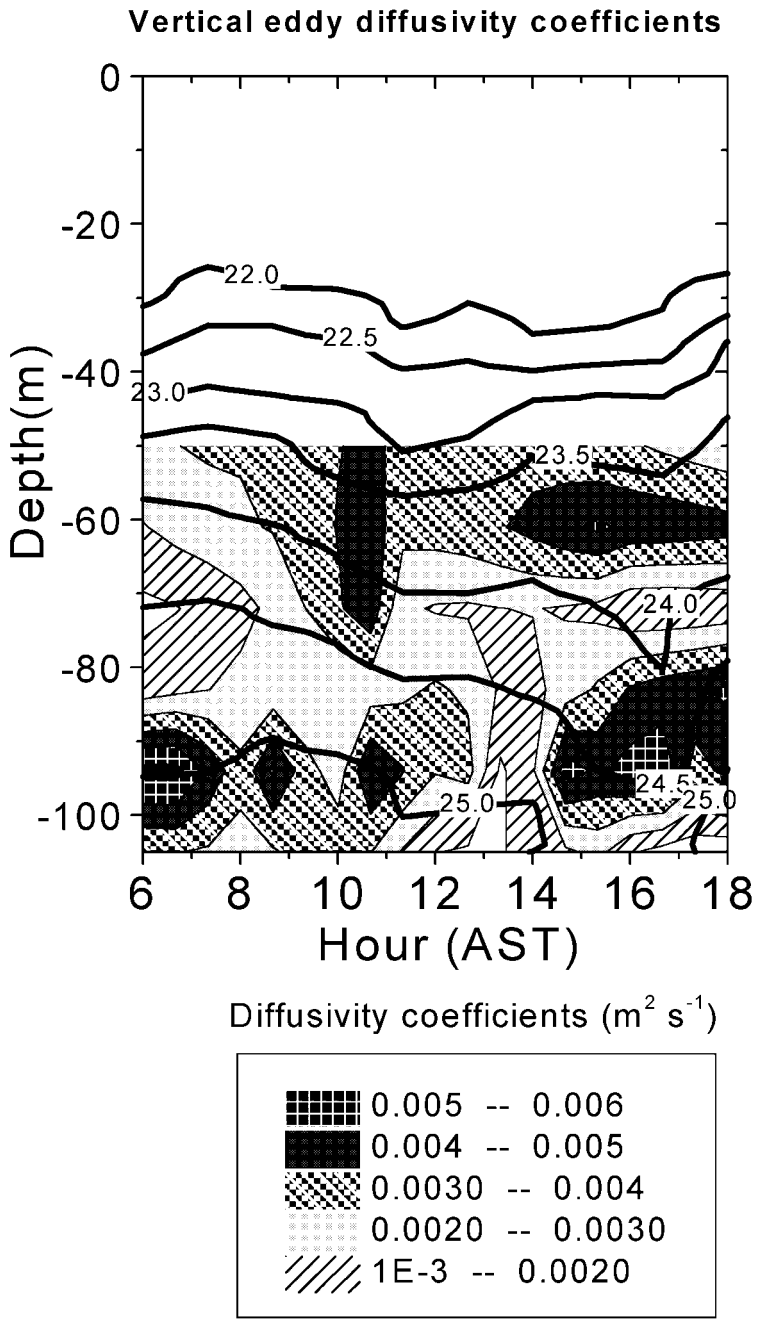

Vertical eddy diffusivity coefficients
0
-20
-40
-60
-80
-100
Depth(m)
22.0
22.5
23.0
23.5
24.0
24.5
25.0
25.0
6
8
10
12
14
16
18
Hour (AST)
Diffusivity coefficients (m2 s-1)
0.005 -- 0.006
0.004 -- 0.005
0.0030 -- 0.004
0.0020 -- 0.0030
1E-3 -- 0.0020

Figure E. 10

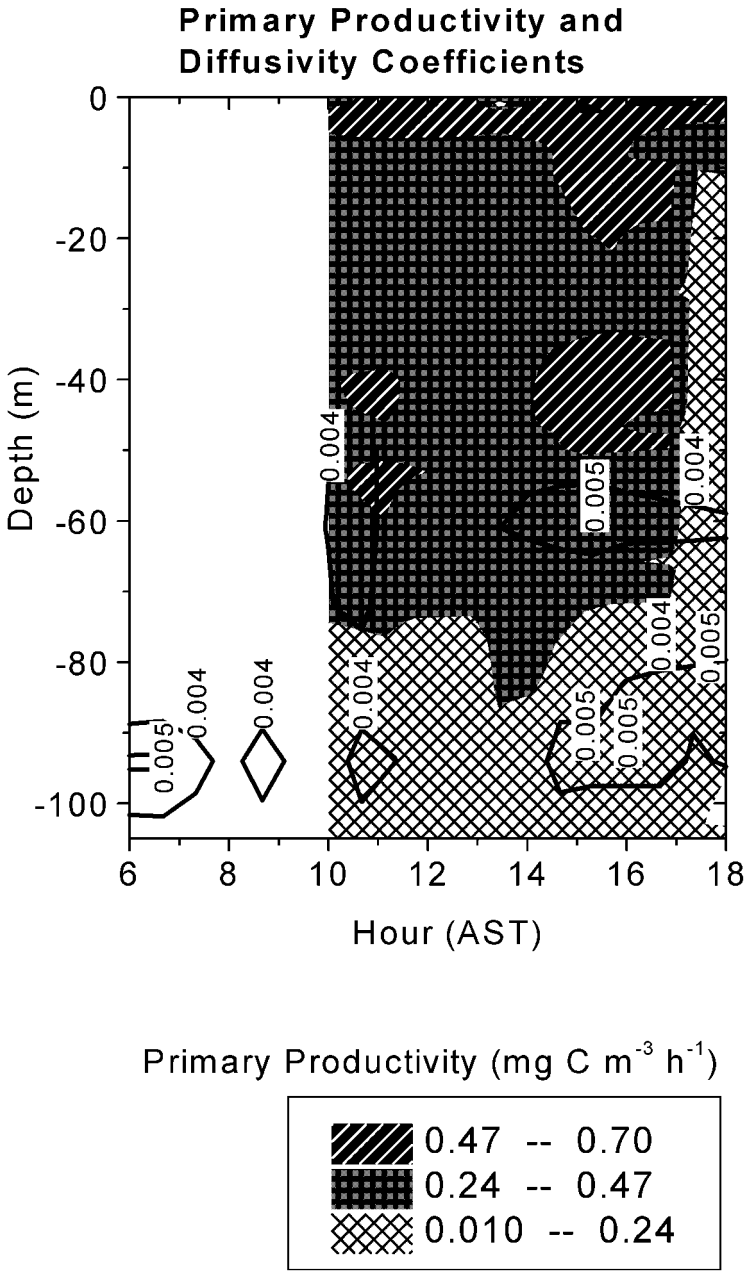

Primary Productivity and
Diffusivity Coefficients
Depth (m)
0
-20
-40
-60
-80
-100
6
8
10
12
14
16
18
Hour (AST)
0.004
0.005
Primary Productivity (mg C m-3 h-1)
0.47 -- 0.70
0.24 -- 0.47
0.010 -- 0.24

Figure E. 11

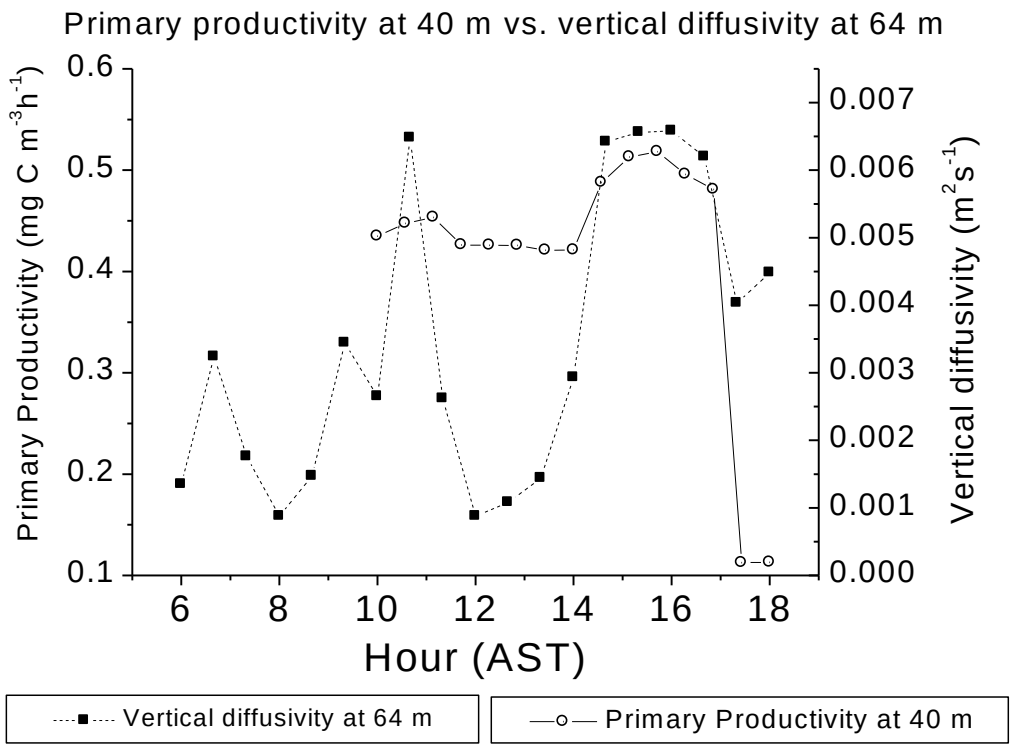

Primary productivity at 40 m vs. vertical diffusivity at 64 m
Primary Productivity (mg C m-3h-1)
0.6
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
Vertical diffusivity (m2s-1)
0.007
0.006
0.005
0.004
0.003
0.002
0.001
0.000
6
8
10
12
14
16
18
Hour (AST)
Vertical diffusivity at 64 m
Primary Productivity at 40 m

Figure E. 12

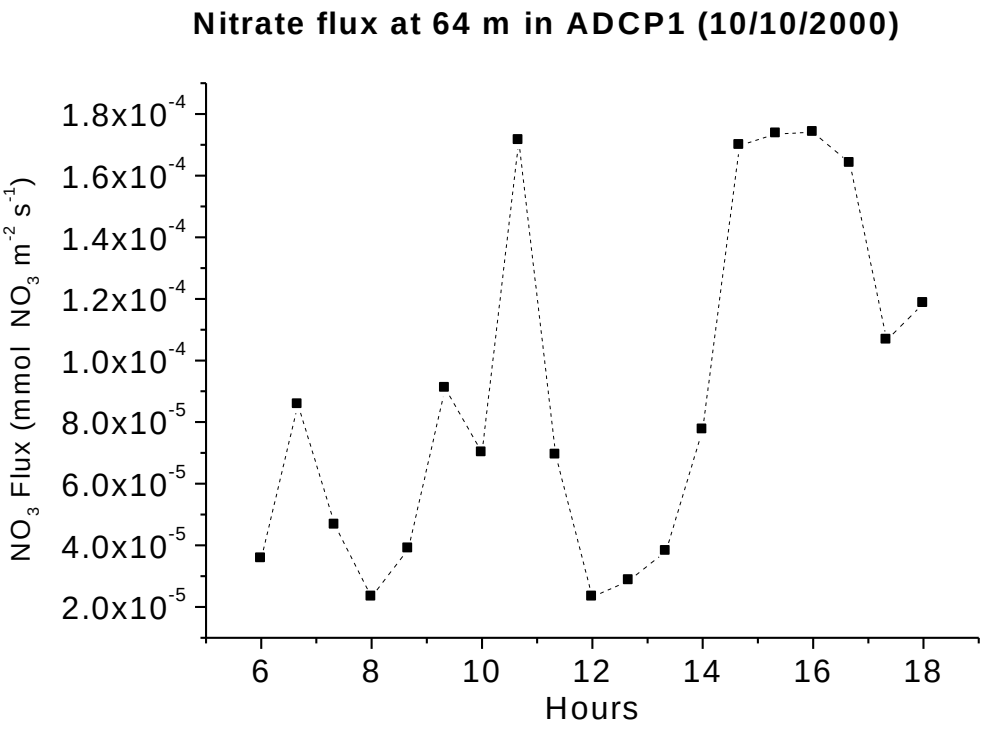

Nitrate flux at 64 m in ADCP1 (10/10/2000)
NO3 Flux (mmol NO3 m-2 s-1)
1.8x10-4
1.6x10-4
1.4x10-4
1.2x10-4
1.0x10-4
8.0x10-5
6.0x10-5
4.0x10-5
2.0x10-5
6
8
10
12
14
16
18
Hours

Figure E. 13

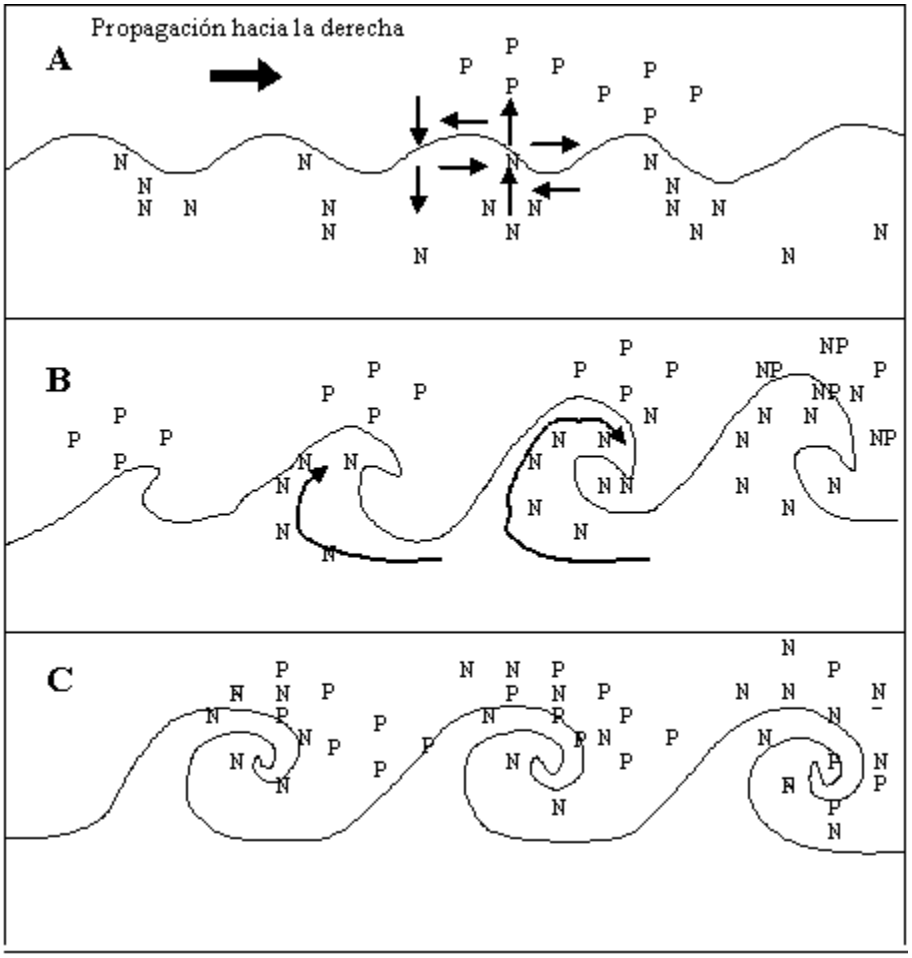


Figure E. 14

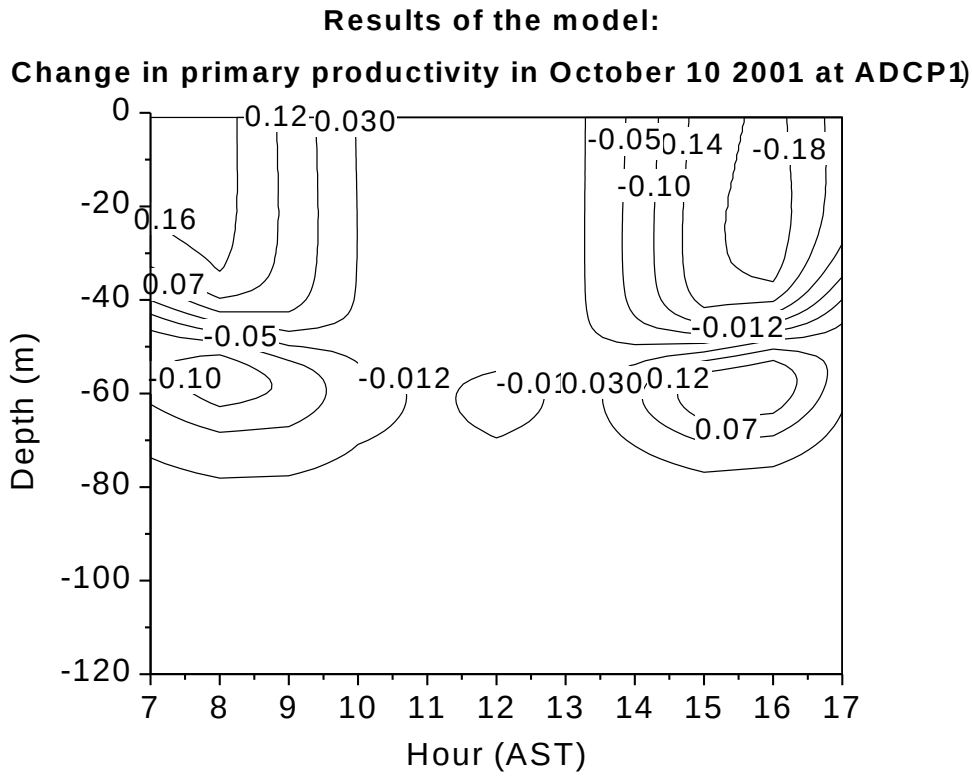

Results of the model:
Change in primary productivity in October 10 2001 at ADCP1
Depth (m)
Hour (AST)
0
-20
-40
-60
-80
-100
-120
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
0.12
0.030
0.16
0.07
-0.05
-0.10
-0.012
-0.05
0.14
-0.18
-0.10
-0.012
0.12
0.07

Figure E. 15

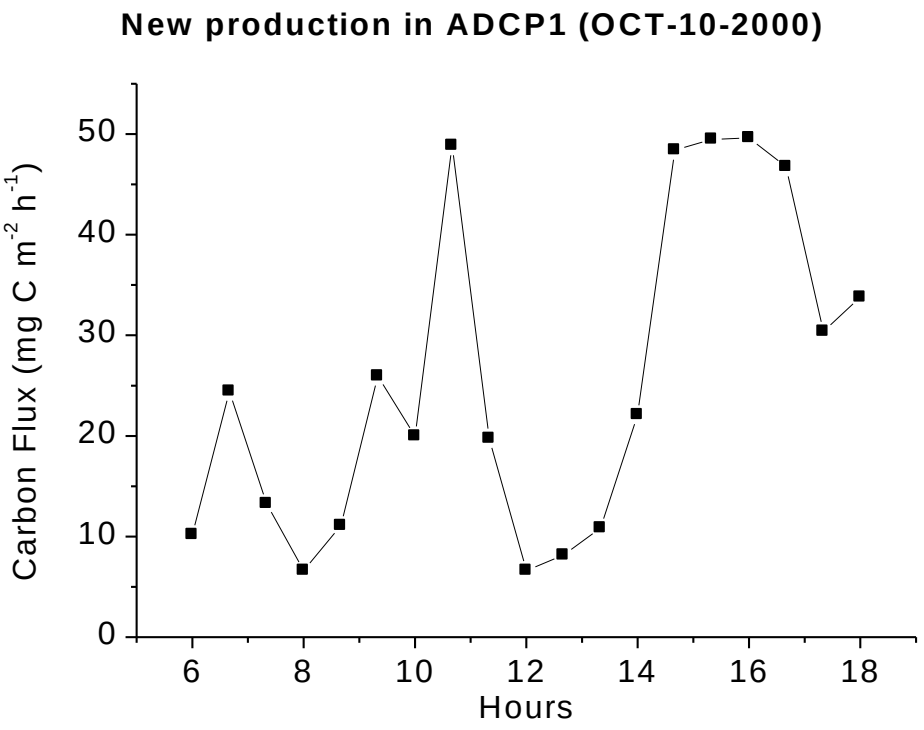

New production in ADCP1 (OCT-10-2000)
Carbon Flux (mg C m-2 h-1)
0
10
20
30
40
50
6
8
10
12
14
16
18
Hours

Figure E. 16

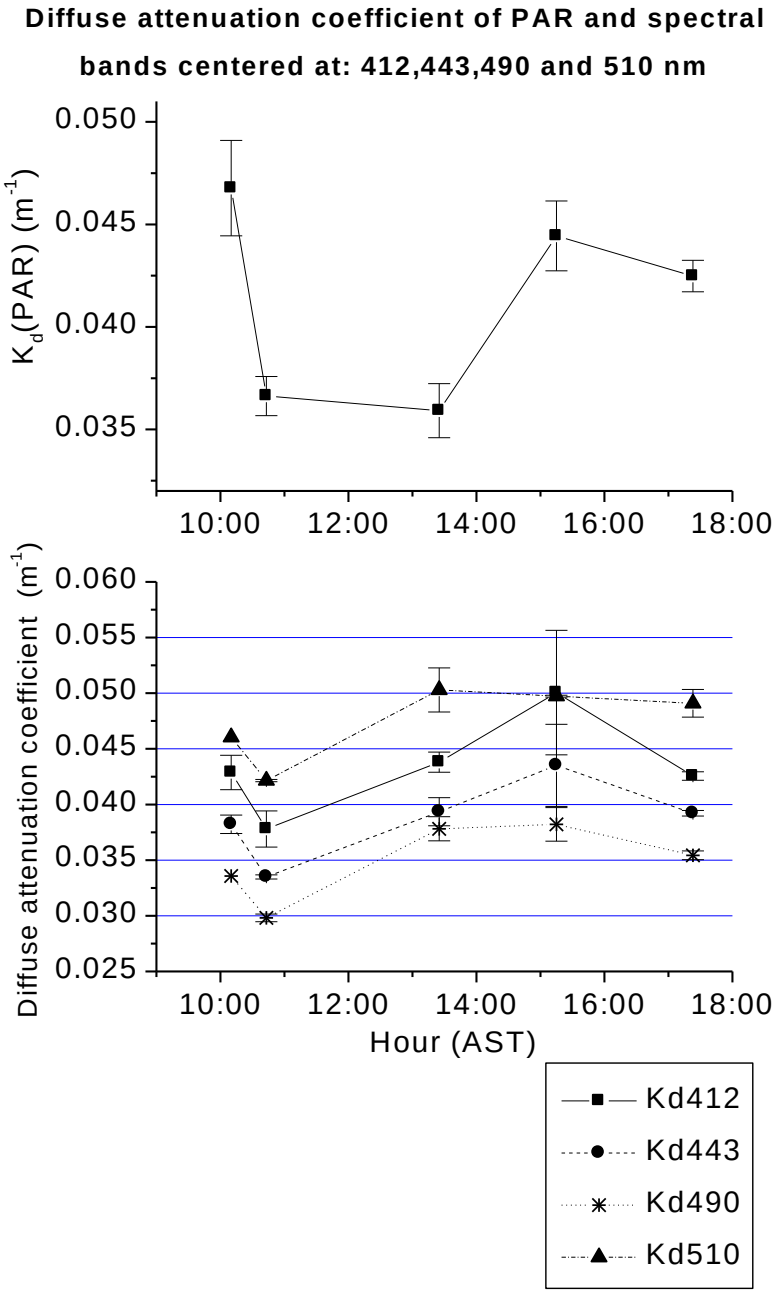

Diffuse attenuation coefficient of PAR and spectral bands centered at: 412,443,490 and 510 nm
K_d(PAR) (m^{-1})
0.050
0.045
0.040
0.035
10:00
12:00
14:00
16:00
18:00
Diffuse attenuation coefficient (m^{-1})
0.060
0.055
0.050
0.045
0.040
0.035
0.030
0.025
Hour (AST)
Kd412
Kd443
Kd490
Kd510

Figure E. 17

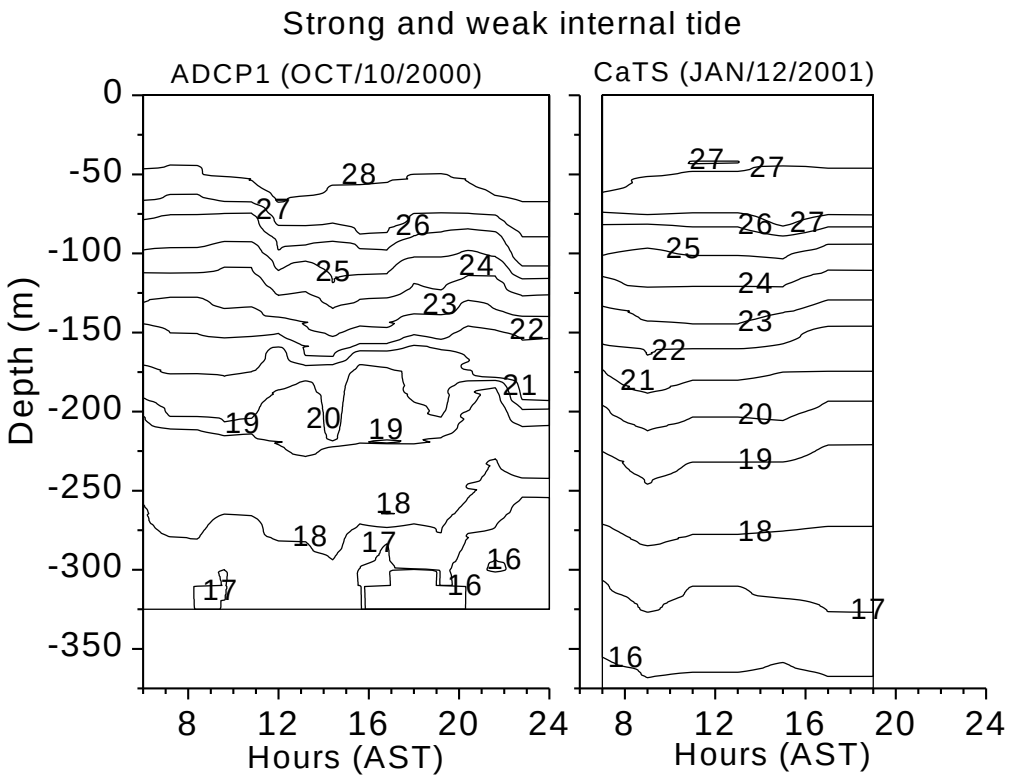

Strong and weak internal tide
ADCP1 (OCT/10/2000)
CaTS (JAN/12/2001)
Depth (m)
0
-50
-100
-150
-200
-250
-300
-350
8
12
16
20
24
Hours (AST)
28
27
26
25
24
23
22
21
20
19
18
17
16

Figure E. 18

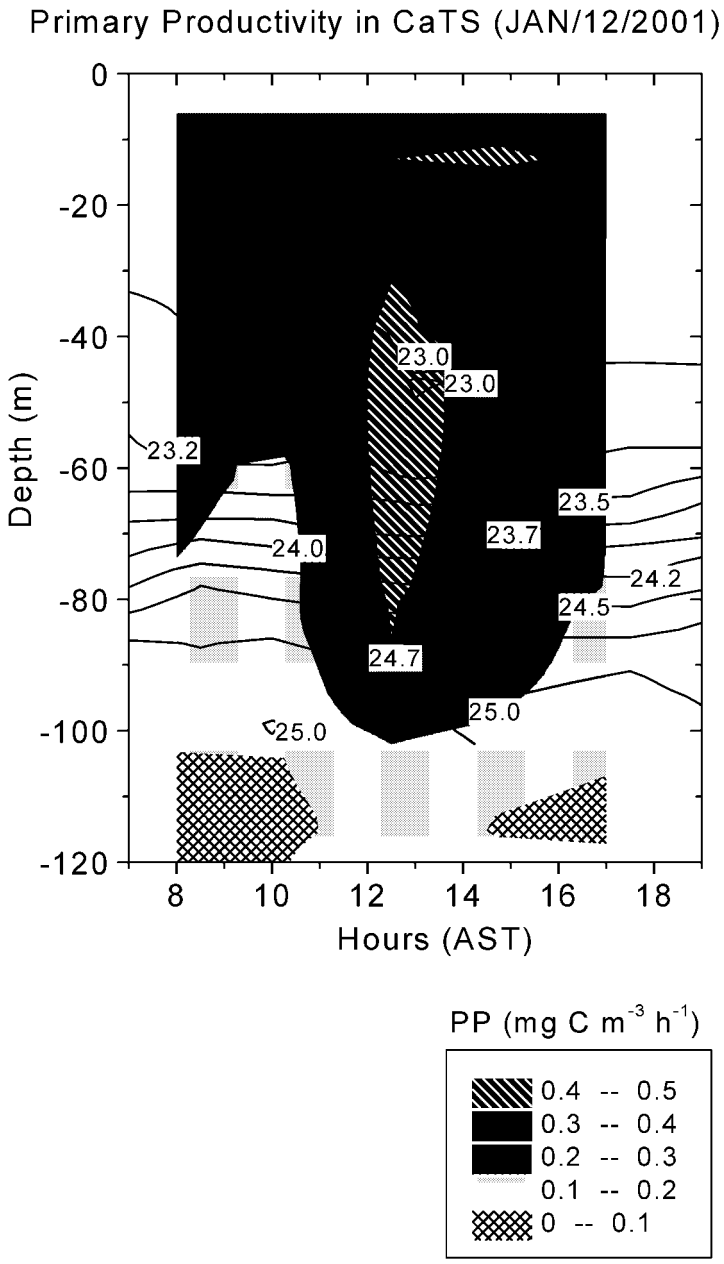

Primary Productivity in CaTS (JAN/12/2001)
Depth (m)
Hours (AST)
0
-20
-40
-60
-80
-100
-120
8
10
12
14
16
18
23.0
23.0
23.2
23.5
23.7
24.0
24.2
24.5
24.7
25.0
25.0
PP (mg C m-3 h-1)
0.4 -- 0.5
0.3 -- 0.4
0.2 -- 0.3
0.1 -- 0.2
0 -- 0.1

Figure E. 19

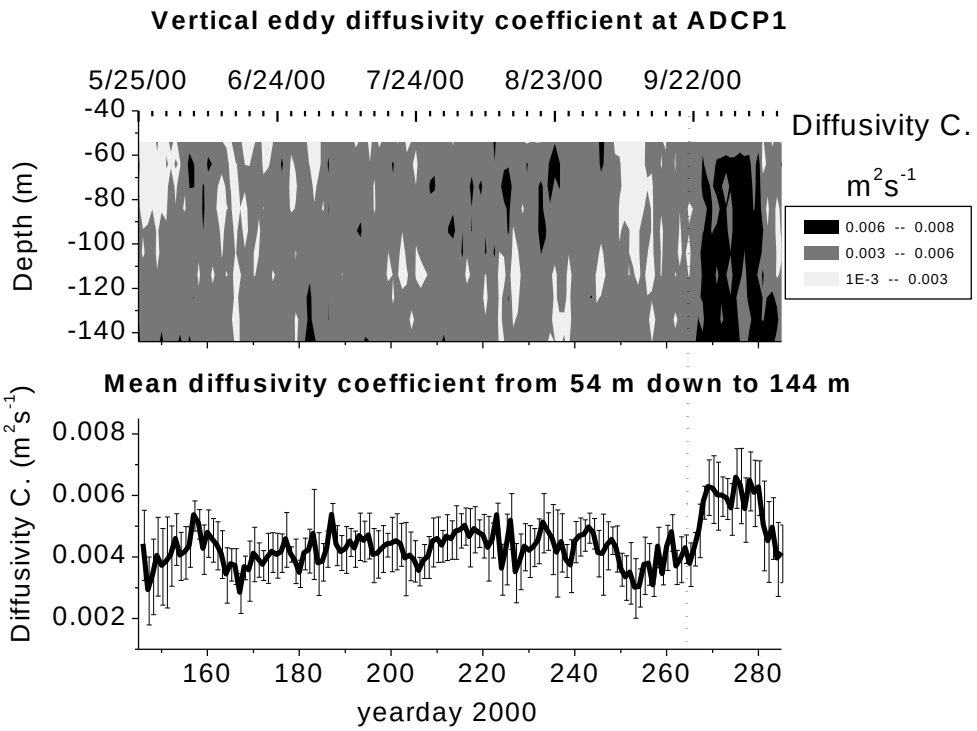
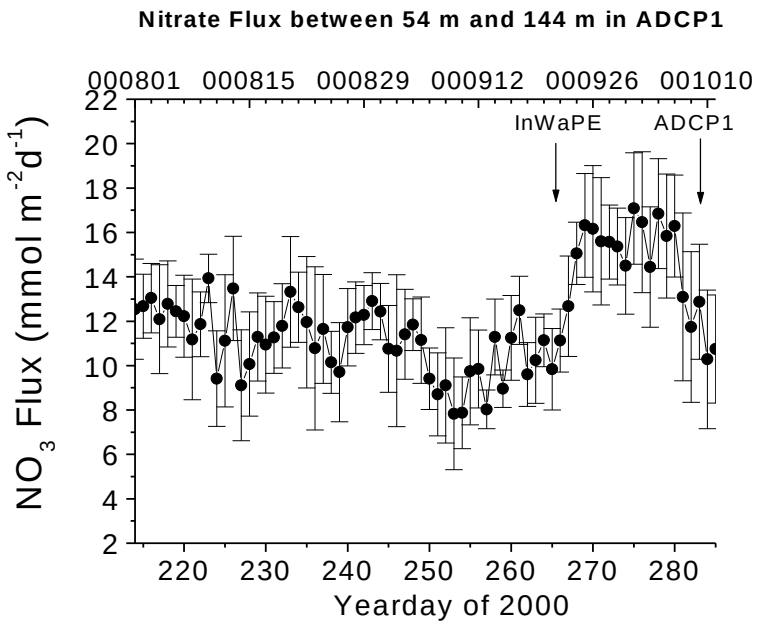

Vertical eddy diffusivity coefficient at ADCP1
5/25/00
6/24/00
7/24/00
8/23/00
9/22/00
Depth (m)
-40
-60
-80
-100
-120
-140
Diffusivity C.
m2s-1
0.006 -- 0.008
0.003 -- 0.006
1E-3 -- 0.003
Mean diffusivity coefficient from 54 m down to 144 m
Diffusivity C. (m2s-1)
0.008
0.006
0.004
0.002
160
180
200
220
240
260
280
yearday 2000

Figure E. 20


Nitrate Flux between 54 m and 144 m in ADCP1
000801 000815 000829 000912 000926 001010
InWaPE
ADCP1
NO3 Flux (mmol m-2d-1)
Yearday of 2000

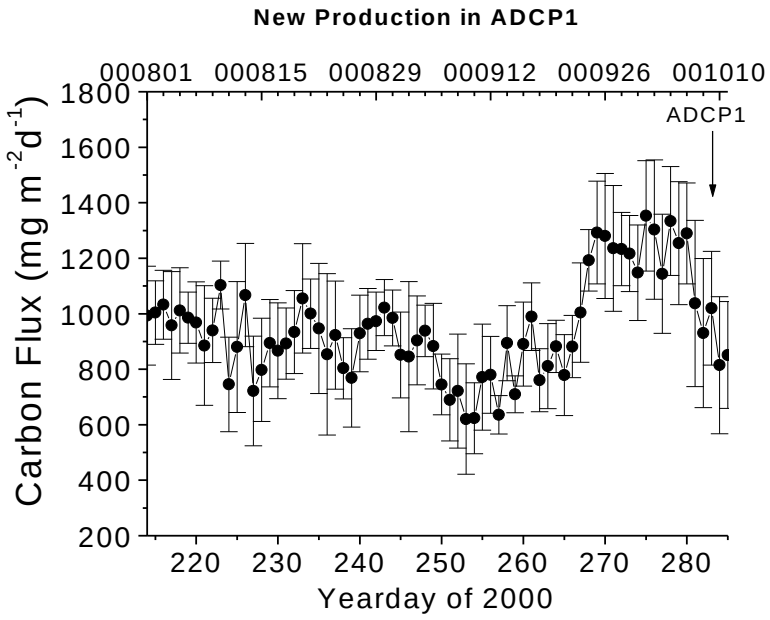

New Production in ADCP1
000801 000815 000829 000912 000926 001010
ADCP1
Carbon Flux (mg m-2d-1)
Yearday of 2000

Figure E. 21

Apéndice F

Glosario

A continuación presento las definiciones de los siguientes términos dentro del contexto de esta disertación.

Termino	**Definición**
Absorción específica del fitoplancton	La capacidad de absorber fotones por los pigmentos fotosintéticos por unidad de clorofila-a.
Atenuación vertical difusa	Gradiente vertical del logaritmo natural de la irradianza.
Biomasa	Masa disponible para fotosíntesis. Se representa mediante la concentración de clorofila-a.
Capa eufótica	Capa del océano delimitada por la superficie y la profundidad donde se recibe el 0.1% de la irradianza en superficie.
Capa mezclada	Capa superior del océano que es mezclada por los vientos. Existen condiciones de temperatura y densidad homogéneas. Su límite inferior es donde comienza el picnoclino.
Clorofila-a	El pigmento fotosintético predominante en el fitoplancton.
Corrientómetro Acústico Doppler	Aparato para hacer perfiles de corrientes en la columna de agua. Utiliza el efecto Doppler para estimar las velocidades.

Curva P-E	Grafica de la irradianza ha la que es expuesto el fitoplancton contra la tasa de fotosíntesis medida. A la curva se le ajusta un modelo biofisico.
Difusividad	Mezcla turbulenta del fluido. Se representa con el coeficiente de difusividad turbulenta.
Eficiencia fotosintética	Rendimiento cuántico máximo de la fotosíntesis. Cantidad máxima de moles de carbono que se pueden fijar por cantidad de fotones absorbidos.
Fitoplancton	Productor primario microscópico, a la deriva de las corrientes oceánicas.
Flujo radiante	Cantidad de energía por unidad de tiempo. Unidades ($J\ s^{-1}$ o en W).
Fluorescencia natural	Energía irradiada en la banda roja por el fitoplancton cuando es expuesto a la luz solar.
Fotosíntesis bruta	Tasa de flujo electrónico del agua hacia los receptores de electrones (CO_2) en ausencia de pérdidas por respiración.
Fotosíntesis neta	Es el resultado que nos queda al substraer la respiración durante las horas de luz de la fotosíntesis bruta.
Fotosintetrón	Incubadora radial capaz de irradiar el fitoplancton con una lámpara que imita el espectro solar visible. Las botellas de incubación son expuestas a un gradiente de luz para generar la curva P-E.

Frecuencia Brunt-Väisällä	Frecuencia Boyante. Representa la frecuencia máxima posible de oscilación de las ondas internas en el agua.
Gilvin	Materia disuelta en el agua de mar de color amarillo que está compuesta de sustancias húmicas.
Gelbstoff	Palabra alemana que significa sustancia amarilla.
Inestabilidad Kelvin-Helmholtz (K-H)	Una fuente común de turbulencia en los fluidos geofísicos. Para que se genere solo se requiere un gradiente vertical fuerte de las velocidades horizontales.
Irradianza	Flujo radiante por unidad de área.
Isopicnal	Isolínea que conecta los puntos con la misma densidad.
Marea interna ó baroclínica	Onda larga con periodo de 12 horas generada por la interacción de las corrientes de la marea barotrópica con el fondo marino provocando la deflexión de las líneas isopicnales.
Marea de superficie ó barotrópica	Marea de superficie. Nombre que se le da al descenso y ascenso alternado de la superficie del mar. Puede tener periodo semidiurno (12.4 h), diurno (24 h) ó constituyentes harmónicos.
Onda larga	Onda donde la velocidad de propagación depende estrictamente de la profundidad. El largo entre las crestas es mayor que 20 veces la profundidad.

Parámetros fotosintéticos	Son α^B, β^B y P^B_S. Son los parámetros que controlan la forma del modelo biofísico que se ajusta a los datos de la curva P-E.
Picnoclino	Gradiente vertical pronunciado de la densidad en el Mar. Separa la capa mixta de las capas mas profundas. La marea interna se propaga fácilmente a lo largo de éste.
Producción primaria	Es la productividad primaria integrada verticalmente a lo largo de todo el día.
Productividad primaria	Es la tasa de fotosíntesis por unidad de tiempo. Se expresa como la masa de carbono fijado por hora por unidad de volumen por unidad de clorofila. Unidades: mg C m^{-3} h^{-1} (mg Chl-a)$^{-1}$.
Producción nueva	La producción primaria asociada a la nueva disponibilidad de nutrientes que antes estaban atrapados debajo del picnoclino.
Profundidad óptica	Es igual al reciproco de la atenuación vertical difusa ($1/K_d$).
Propiedades aparentes	Aquellas propiedades que dependen tanto del campo de luz, así como de los constituyentes presentes en el agua.
Propiedades inherentes	Aquellas propiedades ópticas que estrictamente dependen de las sustancias que componen el medio acuático y no de la estructura geométrica del campo de

	luz que lo penetra. Los coeficientes de retrodispersión y atenuación del haz son los más utilizados.
Rendimiento cuántico de la fluorescencia	Razón entre los fotones emitidos en la banda 683 relativos a los fotones absorbidos entre 400-700 nm.
Rendimiento cuántico de la fotosíntesis	Razón entre la cantidad de carbono fijado por la cantidad de fotones absorbidos en el fotosistema.
Respiración	Tasa de flujo electrónico del carbono orgánico hacia el oxigeno.
Seiche (vocablo suizo)	Oscilación costera de la superficie del mar generada por una onda estacionaria que oscila con el periodo natural de la bahía o plataforma insular.
Solitón	Un disturbio solitario que tiene una velocidad de fase y de grupo mayor que el de una onda lineal.
Syzygy	Alineación de la Luna y el Sol que ocurre en luna nueva ó llena.
Tasa de Fotosíntesis	Cantidad de carbono fijado por unidad de tiempo por unidad de clorofila-a.
Termoclino	Zona con un gradiente vertical de temperatura extremo.
Veril	Región donde termina la plataforma insular y comienza la pendiente.
Vórtice	Movimiento no-laminar que ocurre en fluidos donde el flujo es turbulento.