

CONTRIBUCION DE BIOMASA FITOPLANCTONICA DEL RIO BIOBIO EN EL GOLFO DE ARAUCO (36°42' - 37°00' S Y 73°10' - 73°25' W) VIII REGION, CHILE

Trabajo presentado en las XII Jornadas de Ciencias del Mar, Santiago, mayo 1992.

SILVIA BASUALTO¹, ADOLFO ACUÑA¹ Y OSCAR PARRA¹

Silvia Basualto¹, Adolfo Acuña¹ y Oscar Parra¹. Phytoplankton biomass contribution of the Biobío river to the Gulf of Arauco (36°42' - 37°00' S and 73°10' - 73°25' W) VIII Region, Chile.

The significance of the summer and winter input of freshwater and mixohaline phytoplankton species into the Gulf of Arauco as carried by the Biobío river was studied in two oceanographic cruises (March-summer and August-winter, 1991). This input was considered hypothetically favorable for the development and growth of the marine biota associated with the river outlet which is located in the northern portion of the gulf. The high concentration of *Rhodomonas lacustris* (Pascher & Ruttner) Javornicky, which together with four others, made up about 20% of the total of both numbers and biomass, support our previous views. Moreover, most of the freshwater and mixohaline species found in this study had not been previously reported for the Gulf of Arauco.

Key words: river, marine, phytoplankton, biomass, Cryptophyceae.

1) Centro EULA-Chile, Universidad de Concepción. Casilla 156-C Concepción.

INTRODUCCION

La mayor parte de los estudios sobre taxonomía de fitoplancton realizados en aguas costeras de Chile, han centrado su atención en especies pertenecientes a los grupos de diatomeas y dinoflagelados (Rivera & Arcos, 1975; Rivera & Valdebenito, 1979; Alvial & Avaria, 1982; González *et al.*, 1987; Iriarte & Bernal, 1990). Este comportamiento se explica fundamentalmente, porque estos grupos son los constituyentes más abundantes en aguas típicamente marinas.

No obstante, el incremento de estudios de áreas marinas bajo influencia fluvial ha hecho posible contar con nue-

vos antecedentes que gradualmente han evidenciado la importancia de estas áreas, en cuanto a la presencia y desarrollo de especies de agua dulce o adaptadas a ambientes salobres, que han sido aportadas por el río o dependen de su accionar.

La condición antes descrita adquiere especial relevancia en el caso del Golfo de Arauco, donde confluyen varios ríos, entre los que destaca el río Biobío con un flujo promedio anual de 900 m³/s. El aporte de agua dulce a la parte norte del Golfo de Arauco modifica en forma importante las propiedades de las aguas marinas del sector (Acuña & Sobarzo, 1993). Esto se refleja en una alte-

ración de la composición de especies, de los niveles de abundancia y de la distribución espacial del fitoplancton, entre otros factores.

Los cambios provocados por la intrusión de las aguas del río, adquieren un significado especial en el Golfo de Arauco, por ser éste un importante centro de extracción pesquera, tanto en el ámbito artesanal como industrial y además, constituye una de las áreas de desove más importantes de especies de peces demersales y pelágicos (i.e., *Sardinops sagax*, *Engraulis ringens*, *Merluccius gayi*, etc.). Asimismo, se le reconoce como un área de alta concentración de especies de moluscos, crustáceos y algas de importancia ecológica y económica (Arrizaga *et al.*, 1991).

Consecuente con lo anterior, la presente contribución ha sido orientada a determinar la gravitancia o influencia de las especies mixohalinas y dulceacuícolas en los niveles de abundancia y biomasa del fitoplancton presente en el área adyacente a la desembocadura del río Biobío.

MATERIALES Y METODOS

Para la realización de este estudio se seleccionó una zona de una superficie aproximada a 490 km², centrada en el sector de la desembocadura del río Biobío y que corresponde al sector nororiental del Golfo de Arauco (Fig. 1). Esta área queda delimitada por las latitudes 36°42' y 37°00' S y las longitudes 73°10' y 73°25' W.

En el área seleccionada se dispusieron, sobre transectas radiales, 19 estaciones las que fueron muestreadas du-

rante los días 25 al 27 de marzo (primer período) y 20 al 22 de agosto (segundo período).

En cada uno de los períodos de muestreo y en forma paralela al estudio en el ambiente marino, se realizaron mediciones de caudal en el río Biobío, a la altura de la localidad de Santa Juana, distante aproximadamente 20 km de la desembocadura.

La determinación taxonómica del fitoplancton se realizó haciendo uso de microscopía fotónica (Zeiss, Axioplan) y microscopía electrónica de barrido (ETEC AUTOSCAN). A través de ambas metodologías se logró identificar la mayor parte de las células a nivel de especie y sólo en algunos casos se asignó a nivel de género.

Como apoyo a la identificación taxonómica, se utilizó, fundamentalmente, la literatura especializada que a continuación se indica: Cupp (1943), Hendey (1976), Brunel (1962), Pascher (1976), Rivera (1968, 1981, 1985, 1986), Muñoz (1985), Parra *et al.*, (1983) y Basualto (1992).

Para el análisis cuantitativo del fitoplancton las muestras fueron colectadas con botellas oceanográficas de tipo Universal (Hydro-bios), desde tres profundidades en la columna de agua (i.e., 0, 10 y 30 m), fijadas con solución de Lugol y analizadas en laboratorio siguiendo la técnica de Utermöhl (Utermöhl, 1958). El recuento del fitoplancton se realizó con microscopio invertido (Zeiss, Mod. Axiovert 35), utilizando cámaras de sedimentación de 25 y 50 cc.

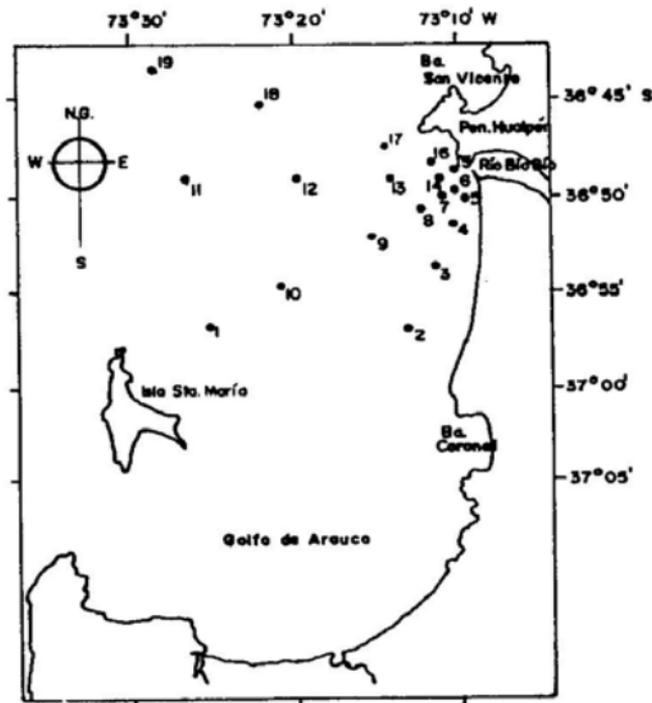


Figura 1. Situación geográfica del área de estudio (Golfo de Arauco) y red de estaciones de muestreo.

El cálculo de los biovolúmenes para cada especie se realizó utilizando fórmulas geométricas relacionadas con la forma de la célula y las medidas obtenidas desde el análisis microscópico. Se realizaron un mínimo de 10 medidas para cada especie, a partir de las cuales se

obtuvo el valor de volumen medio, el que fue usado para calcular la biomasa.

RESULTADOS

Los resultados que se detallan consideran prioritariamente aquellas especies más

abundantes y que, además, durante los períodos de muestreo constituyeron importantes aportes en biomasa. La información completa que integra la composición taxonómica de los diferentes grupos de fitoplancton encontrados en el sector estudiado, se detalla en Basualto *et al.*, (1993). En todo caso, a continuación se entrega una síntesis de los hallazgos más importantes, a éstos se agrega los resultados del presente estudio.

El análisis taxonómico reveló la presencia en la zona de estudio de 160 taxa. De éstos 130 correspondieron a diatomeas, 16 a dinoflagelados, 12 a algas verdes, 1 a criptofíceas y 1 a silicoflagelados. Las máximas concentraciones celulares fueron de 1500×10^3 cél/l en el período de marzo y 600×10^3 cél/l durante el período de agosto.

Tal como se indica más arriba el grupo con mayor representación de especies para ambos períodos de muestreo correspondió a las diatomeas con 130 taxa. En la Tabla 1 se presenta un listado de las principales especies de diatomeas encontradas durante los muestreos de

marzo y agosto y su aporte respectivo a la abundancia total. En esta tabla destaca en el mes de marzo el significativo aporte de la especie *Thalassiosira minima* Gaarder emend. Hasle, el que alcanza un 35,2%, seguido por *Thalassiosira* spp. cuyos aportes alcanzan un 13,8%. Para este mismo mes las demás especies citadas en esta tabla presentan porcentajes que no superan el 0,7%.

Las especies de diatomeas más abundantes durante el muestreo de agosto resultaron ser *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve, con un 14,6%, seguida por *Nitzschia seriata* Cleve, con 13,8% y *Thalassiosira* spp. con 13,3%. El resto de las especies encontradas durante este período presentan valores que no superan el 5% (ver Tabla 1).

El grupo de las dinofíceas (Figs. 2 y 3) con sus 16 taxa, en ambos períodos de muestreo estuvo presente fundamentalmente a través de especies del género *Protoperidinium* y la especie *Diplopsalis minor* (Paulsen) Silva. Cabe hacer notar que la distribución de este grupo estuvo ligada de preferencia a las estaciones

Tabla 1. Especies de diatomeas, período de muestreo y aporte porcentual a la abundancia.

ESPECIE	ABUNDANCIA %	
	marzo	agosto
<i>Thalassiosira minima</i> Gaarder emend. Hasle	35,2	< 0,5
<i>Thalassiosira</i> spp.	13,8	13,3
<i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cleve	0,7	14,6
<i>Nitzschia seriata</i> Cleve	< 0,5	13,8
<i>Navicula</i> sp.	< 0,5	4,5
<i>Chaetoceros</i> spp.	< 0,5	4,4
<i>Leptocylindrus danicus</i> Cleve	< 0,5	4,0
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehr.) Reimann & Lewin	< 0,5	2,4
<i>Rhizosolenia setigera</i> Brightw.	< 0,5	1,8

más alejadas de la desembocadura.

Las algas verdes con 12 taxa, estuvieron representadas principalmente por el género *Tetraselmis* sp. y algunas especies del género *Scenedesmus*. Este grupo (Clorofíceas) fue particularmente conspicuo en el período de bajo caudal del río (marzo, Fig. 2), contrastando su comportamiento en el segundo período de muestreo, donde su abundancia declinó en forma importante (Fig. 3). Además, a diferencia de la distribución espacial que presentaron las diatomeas, se ubicó de preferencia en aquellas estaciones cercanas a la desembocadura.

De particular interés son los resultados alcanzados para el grupo de las Cryptophyceae (Figs. 2 y 3), con su único representante *Rhodomonas lacustris* (Pascher & Ruttner) Javornicky, especie que se constituyó en una de las más abundantes en la mayoría de las estaciones para ambos períodos de muestreo y en especial para el de marzo (ver Fig. 2).

Los resultados respecto al aporte en biomasa total por estación, presentan una alta correspondencia con los valores de abundancia, es así, que el grupo del fitoplancton con mayor aporte a la biomasa total correspondió a las diatomeas, que también resultaron ser el grupo más abundante. En segundo lugar se ubican los dinoflagelados y finalmente las criptófitas y clorófitas.

Al ordenar temporalmente, los aportes correspondientes al muestreo de marzo, las especies con mayor contribución a la biomasa total fueron: *T. minima* con un 38,15%, *Thalassiosira* sp. con un

20,8%, *R. lacustris* con un 12%, *Protoperdinium* spp. un 7,2 % y *Tetraselmis* sp. con un 5,7 %. Para el mes de agosto, especies con aportes importantes fueron: *Thalassiosira* sp. con un 33%, *Chaetoceros* spp. con 15%, *Rhizosolenia setigera* Brightwell con 8,05%, *N. seriata* con 6,5%, *Leptocylindrus danicus* Cleve con 4,3%, las diferentes especies de *Protoperdinium* con un 4%, *Ceratoneis arcus* (Ehr.) Kuetz. con 3,1%, *S. costatum* con 1% y *R. lacustris* con 0,7%.

Por otra parte, al hacer un ordenamiento de los aportes a la biomasa total por parte de las especies dulceacuícolas y mixohalinas (lo que se considerará como biomasa de origen fluvial), el primer lugar lo ocupa *R. lacustris*, único representante del grupo de las criptófitas, seguido por el grupo de las diatomeas con *C. arcus*, *Melosira varians* Agardh, *Cocconeis placentula* v. *euglypta* (Ehr.) Grunow, *Synedra ulna* (Nitzs.) Ehr., *Diatoma vulgare* Bory, y *Gomphonopsis minuta* (Stone) Kociolek & Stoermer. Dentro del grupo de las algas verdes los principales aportes están dados por *Scenedesmus quadricauda* (Turpin) Breb., *Scenedesmus ecornis* (Ralfs) Chodat, y *Pediastrum duplex* Meyen. Todas estas especies se encuentran comúnmente en el río Biobío según lo informado por Rivera & Arcos (1975) y Parra *et al.* (1992).

La contribución de biomasa integrada de fitoplancton total (0-30 m), aportada por cada una de las estaciones durante ambos períodos de muestreo se presenta en la Tabla 2. En esta tabla se puede apreciar la notoria diferencia en biomasa entre los dos períodos de muestreo, siendo el de marzo prácticamente

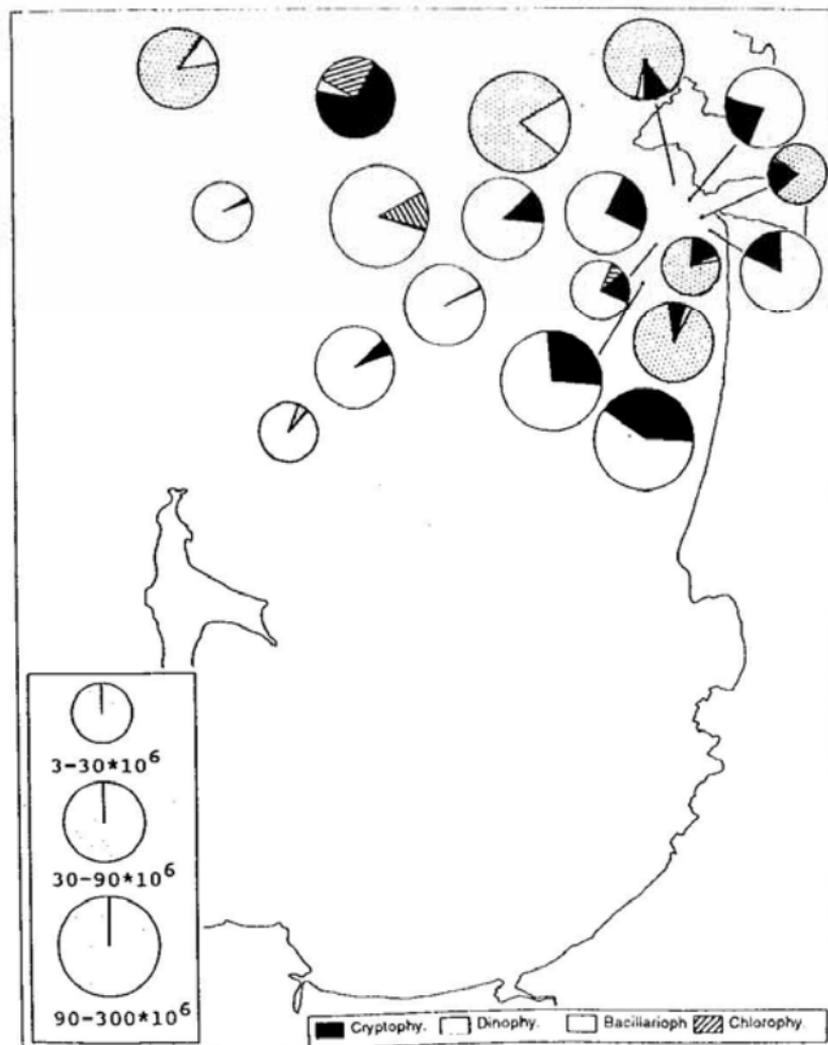


Figura 2. Distribución, aporte porcentual de biomasa por grupo taxonómico y abundancia integrada (cél/m³), durante marzo de 1991.

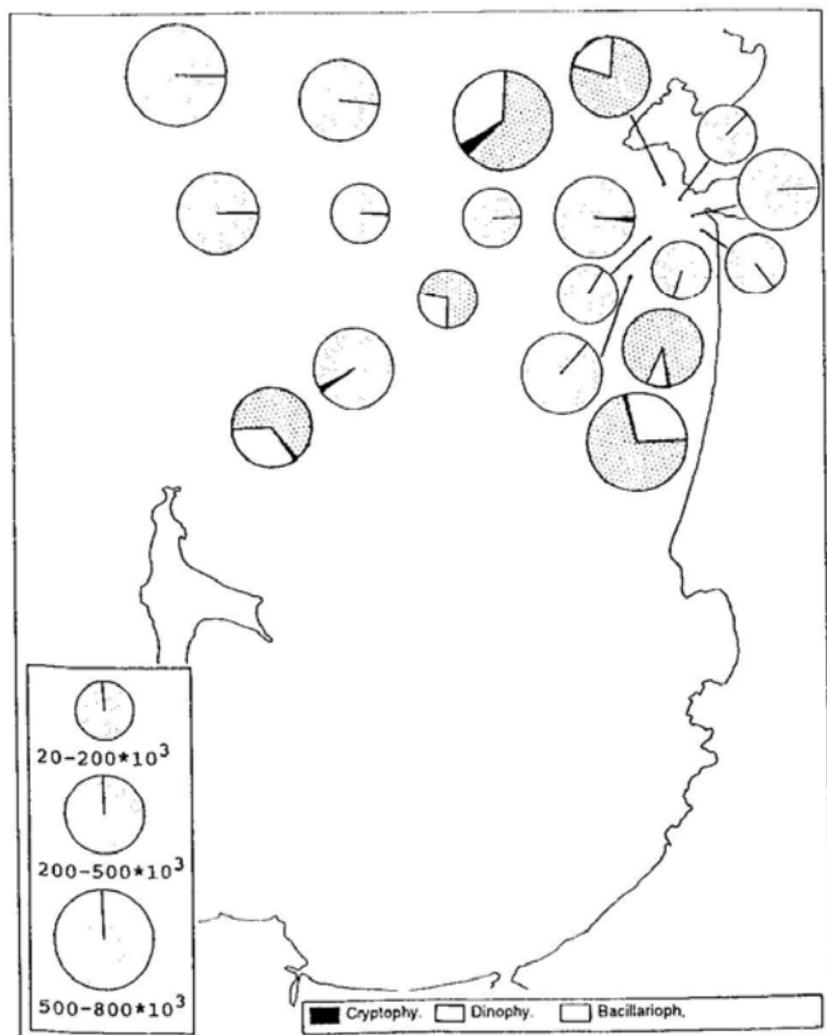


Figura 3. Distribución, aporte porcentual de biomasa por grupo taxonómico y abundancia integrada (cél/m²), durante agosto de 1991.

dos órdenes de magnitud superior, en el cual destacan las estaciones 2, 9, 10, 12, 17 y 19. Por otra parte, para el muestreo de agosto las mayores contribuciones se asocian a las estaciones 2, 6, 10, 11, 16 y 19.

La distribución espacial del aporte de biomasa (%) de las especies dulceacuícolas-mixohalinas y marinas durante los muestreos de marzo y agosto, se entrega en las figuras 4 y 5, respectivamente.

Tabla 2. Biomasa integrada de fitoplancton (0 - 30 m) en ambos periodos de muestreo (mg/m²)

ESTACION	Primer periodo (25-27 marzo)	Segundo periodo (20-22 agosto)
1	41700	766
2	1100000	2758
3	191480	284
4	10000	691
5	35800	193
6	38900	1740
7	3920	194
8	32700	815
9	519000	257
10	298000	1330
11	58600	1780
12	370000	556
13	43600	78
14	21400	305
15	17300	840
16	38500	1500
17	977000	133
18	4230	950
19	145000	3000

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Es común que la mayor parte de los trabajos científicos sobre estuarios centren su atención en la importancia de éstos como lugares de desove, crianza y reproducción de muchas especies. En gran parte de los casos la explicación fundamental reside en el reconocimiento de la gran capacidad frontogénica de estas zonas. Es así, que en estas áreas el contacto entre los aportes marinos y terrestres genera, entre otros mecanismos dinámicos, una diversidad de frentes de masas de agua que determinan la formación de

zonas de acumulación de partículas u organismos.

Estas zonas favorecen, directa o indirectamente, el desarrollo de algunas especies a través de un subsidio constante de nutrientes y/o materia orgánica que allí se acumula producto de la advección o de un crecimiento *in situ* (Le Févre, 1986; Smith *et al.*, 1983).

A pesar del reconocimiento anterior, muy poca importancia se ha brindado al hecho que la mantención de estos sistemas no sólo depende de la cantidad

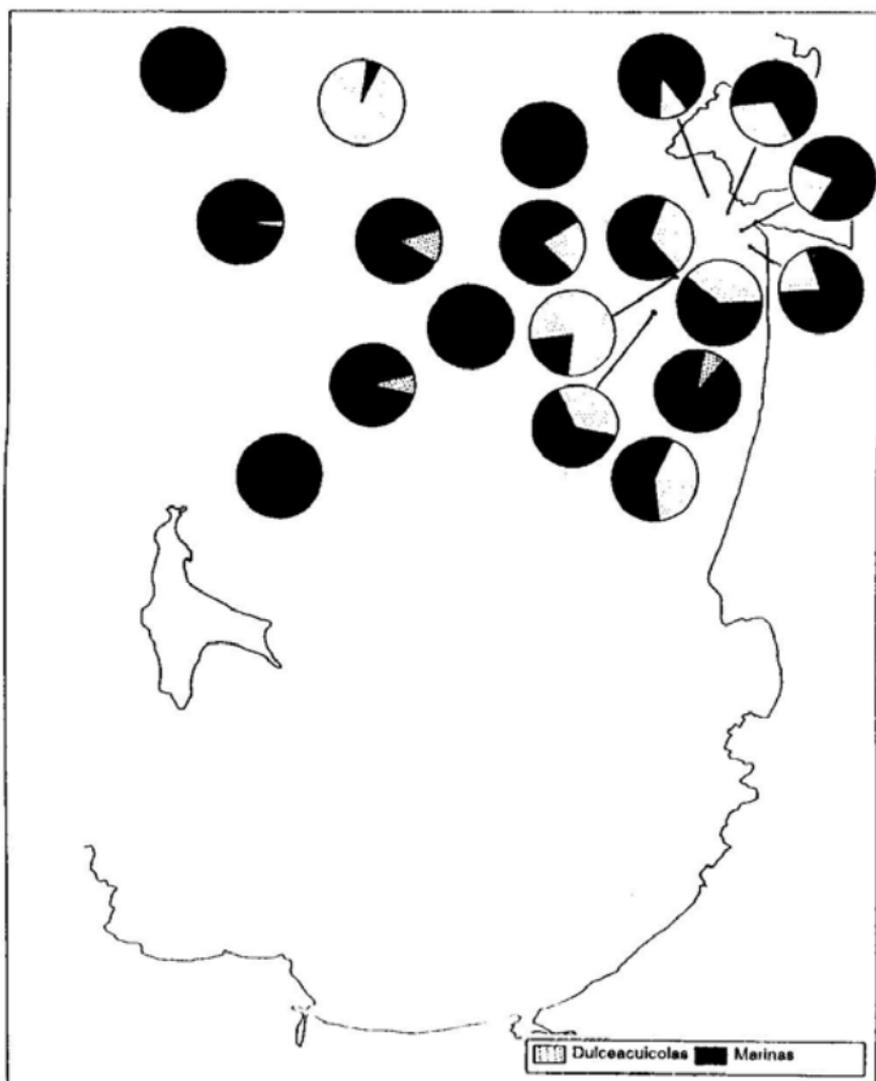


Figura 4. Distribución porcentual de biomasa de las especies Dulceacuicolas-Mixohalinas y Marinas, ordenadas por estación, durante marzo de 1991.

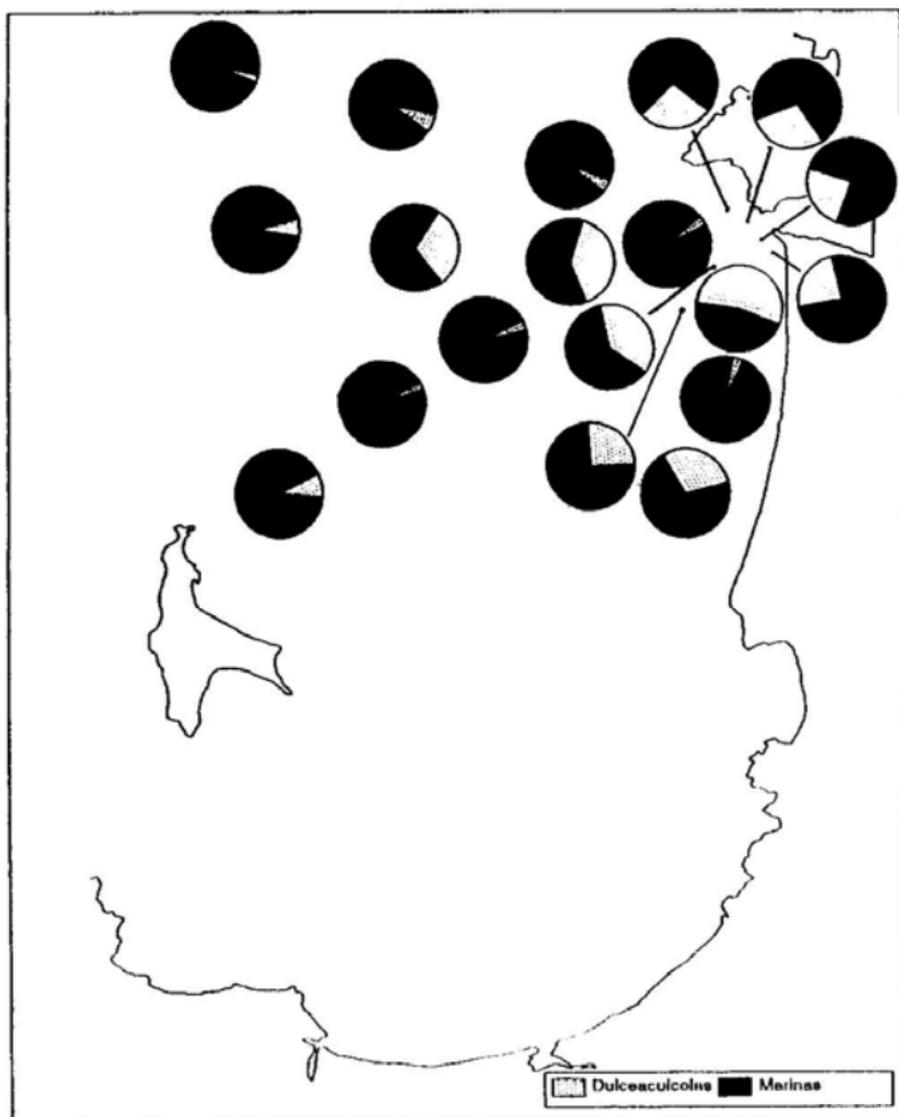


Figura 5. Distribución porcentual de biomasa de las especies Dulceaculcolis-Mixohalinas y Marinas, ordenadas por estación, durante agosto de 1991.

del aporte de agua dulce y materiales a la zona costera, sino también y fundamentalmente de la calidad del material que está siendo aportado tanto desde el río como desde el mar.

En general, producto del excelente sistema tampón que poseen los mares, los cambios más notorios y significativos se expresan en las aguas de los ríos, lo que en muchos casos se ve magnificado por la acción antrópica. Como resultado, entonces se deduce que es el componente fluvial el que constituye el mecanismo básico de control del comportamiento de un estuario.

En el presente estudio ha sido posible identificar un gran número de especies fitoplanctónicas cuya presencia en el área sólo se explica por un aporte a través del río Biobío o por una marcada influencia de éste. Es así, que para el período de muestreo del mes de marzo, cuando el río Biobío presenta sus mínimos caudales, el aporte de biomasa fluvial explica un 25% de la biomasa total presente en el área y durante el segundo período de muestreo, aunque las concentraciones totales fueron sólo 1/3 de las de marzo, igualmente el aporte por especies con directa relación al río no fue inferior a un 20%.

La disminución en biomasa durante el período de agosto contrastó con la presencia de una mayor variedad de especies, situación que coincide con resultados de estudios realizados en áreas más templadas como es el caso de la bahía San Jorge en Antofagasta (Rodríguez, 1987).

La presencia de una distribución

espacial en la cual las mayores concentraciones de fitoplancton del período de marzo estaban en estrecha relación con la zona límite de influencia del río, la cual en este período no superó un radio de 8 mn desde la desembocadura, al parecer es producto de la formación de zonas frontales entre la pluma superficial del río y la masa de agua marina (Acuña & Sobarzo, 1993). En este lugar, además se detectó altas concentraciones de partículas (incluso fibras de celulosa), que adquieren una mayor flotabilidad en presencia de aguas más densas como lo son aquellas de origen oceánico.

En agosto en contraste, derivado posiblemente del alto caudal del río, no se detectó zonas frontales, puesto que la mayor parte del área de estudio se encontraba bajo influencia de la pluma del río. Por otra parte, las concentraciones de fitoplancton fueron significativamente menores, pero su distribución fue más homogénea.

El hecho que *R. lacustris*, cuyo origen puede ser asociado al río Biobío, sea una de las especies más abundantes del área, que en conjunto con el resto de las especies dulceacuícolas y mixohalinas, aporte gran parte de la biomasa (en algunas estaciones da cuenta del 80% de la biomasa total), y que las mayores concentraciones de fitoplancton y zooplankton (Gaete y Acuña, 1992) estén asociadas con los bordes de la influencia fluvial, son antecedentes que demuestran que el río Biobío está cumpliendo importantes roles en el área.

Estos roles se traducen en la generación de ambientes propicios para el desarrollo y crecimiento de la biota marina

y en el subsidio con biomasa fitoplanctónica susceptible de ser utilizada como alimento. Asimismo, los ambientes generados se evidencian a través de frentes ricos en materia orgánica y altas concentraciones de especies como la anteriormente nombrada.

La alta concentración de *R. lacustris* encontrada en la zona de estudio, especie no informada anteriormente para el Golfo de Arauco, sumado a las características de ser carente de una pared celular rígida y de poseer un alto valor nutritivo, signan a esta especie como un importante ítem alimentario para microcrustáceos residentes del lugar (Schindler, 1971) y es posible que constituya un buen ítem alimenticio, ya sea directa o indirectamente, para larvas de peces y otros crustáceos en estado de primera alimentación. Esto último es apoyado por la estrecha concordancia que encuentran Gaete y Acuña (1992) entre las distribuciones espaciales de esta especie y aquellas de las larvas de peces

y crustáceos.

Considerando los resultados del presente estudio y el análisis anterior, es posible concluir que las especies fitoplanctónicas aportadas por el río Biobío al Golfo de Arauco o cuyo desarrollo depende de las condiciones generadas por la mezcla de aguas dulces y salinas, constituyen en abundancia y biomasa una fracción muy importante del presupuesto del sector. En sentido estricto, la importancia se expresa en aportes de biomasa fitoplanctónica de tipo mixohalina y dulceacuñola que alcanzan valores superiores al 20% del total presente en la zona y niveles de abundancia promedio no inferiores al 24%.

En estudios futuros será de gran importancia determinar los destinos de estos aportes, de tal manera de conocer el significado que éstos tienen para las poblaciones y comunidades que residen temporal o permanentemente en el lugar.

LITERATURA CITADA

- Acuña, A. & M. Sobarzo. 1993. Caracterización Oceanográfica del Area Adyacente a la Desembocadura del Río Biobío: Golfo de Arauco. En: Volumen 10 Serie Monografías Científicas Proyecto EULA-Chile (en prensa).
- Arrizaga, A., Chong J. & C. Oyarzún. 1991. Evolución de las principales pesquerías de la VIII Región, la pesquería del Golfo de Arauco. Seminario Internacional "Gestión Ambiental de Los Recursos Hídricos Continentales y Marinos y Planificación Territorial", 25-27 de septiembre, Proyecto EULA-Chile, Talcahuano. V. A. Gallardo (Ed.). Resúmenes de Ponencias 27-29.
- Avaria, S. 1975. Estudios de ecología fitoplanctónica en la bahía de Valparaíso. II. Fitoplancton 1970-1971. Revista de Biología Marina, Valparaíso, 15 (2): 131-148.
- Alvial, A. M. & S. Avaria. 1982. Proliferación de primavera del fitoplancton en la Bahía de Valparaíso. II. Dinámica de las comunidades. Revista de Biología Marina, Valparaíso, 18 (1): 1-56.

- Basualto, S. 1992. Cryptophyceae de Chile. I. Microscopía Electrónica de Barrido de algunas Cryptophyceae de Laguna Grande De San Pedro. *Gayana Bot.* **49** (1-4): 25-30.
- Basualto, S., Acuña, A. & O. Parra. 1993. Composición taxonómica del fitoplancton del Golfo de Arauco en la región adyacente a la desembocadura del río Biobío. En: Volumen 10 Serie Monografías Científicas Proyecto EULA-Chile (en prensa).
- Brunel, J. 1962. Le Phytoplancton de la Baie des Chaleurs. Contributions du ministère de la chasse et des pêcheries N. 91 Province de Québec, Montréal, 365 pp.
- Cupp, E. E. 1943. Marine plankton diatoms of the West Coast of North America. *Bulletin Scripps* **5**(1): 1-273.
- Gaete, H., & A. Acuña. 1992. Efecto del Río Biobío en la distribución espacial del zooplancton del Golfo de Arauco. Presentado a las XII Jornadas de Ciencias del Mar. Santiago, Chile.
- González, H., Bernal, P. & R. Ahumada. 1987. Desarrollo de dominancia local en la taxocenosis de fitoplancton de Bahía de Concepción, Chile, durante un evento de surgencia. *Revista Chilena de Historia Natural*, **60**: 19-35.
- Hendey, N.I. 1964. An Introductory Account of the Smaller Algae of British Coastal Waters. Part V: Bacillariophyceae (Diatoms). Otto Koeltz Science Publishers, London 1964. 317 pp.
- Hermosilla, J.G. 1973. Contribución al conocimiento sistemático de los dinoflagelados de la Bahía de Concepción, Chile. *Gayana Zoológica*, **24**: 3-149.
- Iriarte, J. & P. Bernal. 1990. Vertical distribution of and thecate dinoflagellates in the Gulf of Arauco: species composition, relative abundance, and the chlorophyll maximum layer. *Science marine*, **54**(4): 389-399.
- Le Fèvre, J. 1986. Aspects of the Biology of Frontal Systems. *Advances in Marine Biology*. Vol. **23**: 163-299.
- Muñoz, P. 1985. Revisión taxonómica de los dinoflagelados de Chile. *Revista de Biología Marina, Valparaíso*, **21** (1): 31-60.
- Parra, O., González, M. & V. Dellarossa. 1983. Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales. V.- Chlorophyceae. Editorial Universidad de Concepción, 1-353.
- Parra, O., Basualto, S., Avilés, D., Urrutia, R. & P. Rivera 1993. Composición taxonómica del fitobentos del río Biobío. En: Ecología del sistema limnético y fluvial del río Biobío. Volumen 12, Serie Monografía Científica Proyecto EULA-Chile (en prensa).
- Pascher, A. 1925. Die Süßwasser-Flora Deutschlan Österreichs und der Schweiz. Heft 12: Cyanophyceae. Gustav Fischer- Jena. 481 pp.
- Rivera, P. 1968. Sinopsis de las diatomeas de la Bahía de Concepción, Chile. *Gayana, Botánica*, **18**: 1-112.
- Rivera, P. & D. Arcos. 1975. Diatomeas más comunes en la desembocadura del río Biobío. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, Tomo XLIX, 223-230.
- Rivera, P. & H. Valdebenito. 1979. Diatomeas recolectadas en las desembocaduras de los ríos Chivilingo, Laraquete, y Carampangue, Chile. *Gayana Botánica*. **35**: 3-97.

- Rivera, P. 1981. Beiträge zur Taxonomie und Verbreitung der Gattung *Thalassiosira* Cleve (Bacillariophyceae) in den Küstengewässern Chiles. *Bibliotheca Phycologica*, Band 56, J. Cramer, Vaduz, 386 pp.
- Rivera, P. 1985. Las especies del Género *Nitzschia* Hassall, sección *Pseudonitzschia* (Bacillariophyceae) en las aguas marinas chilenas. *Gayana Botánica*, 42(3/4): 9-40.
- Rivera, P., González, H. & H. Barrales. 1986. Cingulum and valve morphology of *Pseudohimantidium* Hustedt & Krasske (Bacillariophyceae). *Phycologia*, 25(1):19-27.
- Rodríguez, L. 1987. Observaciones sobre fitoplancton y temperatura superficial en la Bahía San Jorge, Antofagasta, Chile. *Revista de Biología Marina, Valparaíso*, 23 (1): 1-29.
- Schindler, J. 1971. Food quality and zooplankton nutrition. *Journal Animal Ecology*, 40: 589-595.
- Smith, W. O., Heburn, G. W., Barber R. T. & J.J. O'Brien. 1983. Regulation of Phytoplankton Communities by Physical Processes in Upwelling Ecosystems. *Journal of Marine Research*, 41:539-556.
- Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-methodik. *Verhandlungen der internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*. 9: 1-38.

Manuscrito recibido en julio de 1992 y aceptado en septiembre de 1992.