

VARIACION MORFOLOGICA DE *Skeletonema costatum* (GREVILLE) CLEVE (BACILLARIOPHYCEAE) EN EL FIORDO AYSÉN, CHILE *OSCAR ROMERO¹

ABSTRACT: Romero, O. 1994. Morphological variation of *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve (Bacillariophyceae) in Aysén fiord, Chile. Revista de Biología Marina, Valparaíso 29(1):1-21.

Skeletonema costatum (Greville) Cleve (Bacillariophyceae) has been reported frequently from the Chilean coastal waters. This work describes the morphological variation and the relationships between the species and the physicochemical parameters of the Aysén fiord waters (73° W, 45°10' S), from September 1991 to December 1992.

The pervalvar axis of the frustules tend to decrease from zone I (the inner zone of the fiord) towards zone III (the outer). Frustule diameter, length and number of marginal processes increase towards the zone III. The marginal processes show greater morphological variation. Frustules tend to be more silicified from zone I to zone III. Water salinity would correspond with the modification of the length and shape of marginal processes. Water salinity would affect the length of external tubes of the labiate process in terminal valves. Both, Principal Components Analysis (PCA) and Cluster Analysis (CA) have grouped populations according to their seasonal distribution.

The occurrence of different morphologies in *S. costatum*, throughout the year, would explain the great ecological variation within this taxon. Perhaps these morphologies could behave as ecotypes, allowing the better survival to changing conditions.

Key words: Marginal processes, *Skeletonema costatum*, salinity, silicification, morphological variation.

RESUMEN: Romero, O. 1994. Variación morfológica de *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve (Bacillariophyceae) en el fiordo Aysén, Chile. Revista de Biología Marina, Valparaíso 29(1):1-21.

Skeletonema costatum (Bacillariophyceae) ha sido varias veces citada para la costa chilena. En este trabajo se describe su variación morfológica, desde septiembre de 1991 a diciembre de 1992, en fiordo Aysén (73° W, 45°10' S) y se relaciona esa variación con parámetros físico-químicos del agua.

El eje pervalvar de los frústulos tiende a disminuir desde la zona I (más interna) hacia la zona III (más externa) del fiordo. El diámetro, la longitud y el número de los procesos marginales aumenta hacia la zona III. Los procesos marginales presentan gran variación morfológica. La silicificación tiende a aumentar desde la zona I hacia la zona III. La salinidad sería el principal factor ambiental que modificaría la longitud y la forma de los procesos marginales. El mismo parámetro afectaría la longitud del tubo externo de la rimopórtula de las valvas terminales. El Análisis de Componentes Principales y el Análisis de Agrupamiento permiten el agrupamiento de las poblaciones de acuerdo al gradiente estacional.

La presencia de formas diferentes de *S. costatum*, en distintas épocas del año, puede reflejar la variación ecológica del taxón, las que actuarían como ecotipos que le permitan sobrevivir ante condiciones diversas a lo largo del año.

Palabras claves: Procesos marginales, *Skeletonema costatum*, salinidad, silicificación, variación morfológica.

¹ Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Casilla 2407, Concepción, Chile.

* Trabajo presentado en el V Symposium de Algas Marinas Chilenas y III Encuentro de Microalgólogos, Iquique, octubre 1993.

INTRODUCCION

Skeletonema costatum (Greville) Cleve (Bacillariophyceae) es una diatomea marina, planctónica, cosmopolita (Hasle 1973). Si bien varias veces citada y descrita para la costa chilena (Rivera 1983, Rivera & Koch 1984, Rivera *et al.* 1989), no se ha registrado su variación morfológica temporal y espacial.

La identificación de este taxón, bajo microscopio fotónico (MF), es relativamente sencilla por sus largos procesos marginales conectantes y caras valvares convexas (Hasle *op. cit.*, Rivera & Koch 1984). Teniendo en cuenta estas características no se confundiría con otro taxón asociado morfológicamente tal como *S. subsalsum* (A. Cleve) Bethge (Hasle & Evensen 1975).

La variación morfológica de *S. subsalsum* en condiciones de cultivo fue estudiada por Paasche *et al.* (1975). La morfología del frústulo y la longitud de los procesos marginales se modificaban progresivamente en función del aumento de la salinidad. Las células cultivadas en condiciones de salinidad más altas, adoptaban gradualmente formas semejantes a las de *S. costatum*. Los rangos de salinidad registrados en la naturaleza para estos dos taxa se superponen, pero por lo general no concurren en un mismo hábitat (Hasle *op. cit.*, Hasle & Evensen *op. cit.*).

La determinación de las especies de diatomeas se basa fundamentalmente en la morfología del frústulo, carácter que se considera bastante constante (Round *et al.* 1990). La variación morfológica ha sido registrada por Hasle (*op.*

cit.) para poblaciones naturales de *S. costatum*, pero la mayoría de los autores han estudiado este proceso en poblaciones cultivadas de *Skeletonema* y en otras Thalassiosiraceae (Hasle *et al.* 1971, Paasche 1973, Hasle & Evensen *op. cit.*, Geissler 1982, McMillan & Johansen 1988).

El objetivo del presente trabajo es describir la variación morfológica de *Skeletonema costatum*, desde septiembre de 1991 a diciembre de 1992, en el fiordo Aysén (73° W, 45°10' S) y su relación con parámetros físicoquímicos del agua.

MATERIALES Y METODOS

Las muestras para análisis cualitativos del fitoplancton fueron recolectadas por investigadores del Instituto de Oceanología de la Universidad de Valparaíso, en cinco cruceros oceanográficos, a bordo de la LEP "Halle" de la Armada de Chile. El muestreo se realizó desde septiembre de 1991 a diciembre de 1992, en el fiordo Aysén (73° W, 45°10' S) (Fig. 1). Las muestras fueron obtenidas con red de fitoplancton cónicas y bicónicas de 37, 62 y 71 μm de tamaño de malla, mediante arrastre horizontal. El material colectado se fijó con formalina al 5% neutralizada con ácido bórico.

Las 20 muestras seleccionadas para este estudio están depositadas en la colección de diatomeas del Departamento de Botánica de la Universidad de Concepción, bajo la sigla DIAT-CONC (Tabla 1). El número de la estación de muestreo en el presente estudio corresponde al asignado originalmente por el Instituto de Oceanología (Muñoz, *com. pers.*). Las muestras fueron agrupadas en

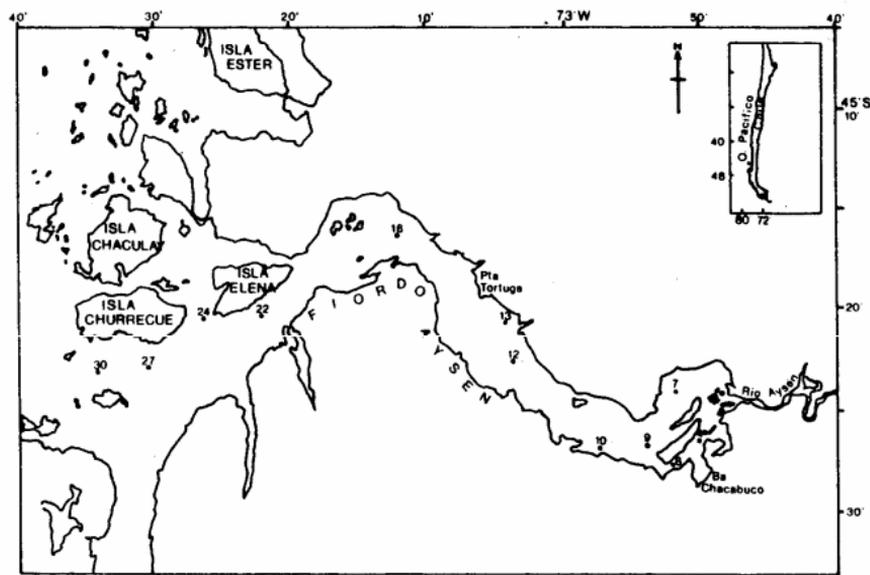


Fig. 1. Posición de las estaciones de muestreo durante los cruceros realizados en el fiordo Aysén, Chile (73°W , $45^{\circ}10'\text{S}$), entre septiembre de 1991 y diciembre de 1992.

tres zonas teniendo en cuenta el sitio de muestreo, la variación morfológica observada en análisis preliminar y la variabilidad de los parámetros físico-químicos registrados: I (zona interna del fiordo), II (zona media) y III (zona externa) (Tabla 1).

La salinidad se determinó mediante un salinómetro de inducción AU-

TOLAB, modelo 601, del Servicio Hidrográfico y Oceanográfico de la Armada, expresándose los resultados en Unidades de Salinidad Práctica (USP=ppm). La temperatura se registró con termómetros de inversión protegidos y los datos se expresan en grados centígrados ($^{\circ}\text{C}$) (Tabla 1).

Tabla 1. Cruceros oceanográficos efectuados en el fiordo Aysén, Chile. Se indica: estación de muestreo; fecha de la muestra; zona asignada en este estudio; número de la muestra en la colección de diatomeas de la Universidad de Concepción (DIAT-CONC); temperatura superficial del agua (°C); salinidad del agua superficial (USP=unidad de salinidad práctica).

Crucero	Nº estación	Fecha	Zona	DIAT-CONC	Temperatura °C	Salinidad USP
1	Est. 7	26/09/91	I	2916	6.60	2.071
	Est. 10	03/10/91	I	2926	7.88	3.407
	Est. 16	28/09/91	II	2919	7.77	10.389
	Est. 22	02/10/91	III	2924	8.31	16.031
	Est. 27	30/09/91	III	2920	8.96	22.672
2	Est. 4	14/01/92	I	2929	15.34	1.970
	Est. 9	15/01/92	I	2928	15.86	2.045
	Est. 12	16/01/92	II	2932	15.56	5.782
	Est. 24	20/01/92	III	2936	12.78	24.658
3	Est. 4	06/05/92	I	2942	9.74	22.730
	Est. 8	06/05/92	I	2939	9.79	21.444
	Est. 30	16/05/92	III	2945	10.69	28.252
4	Est. 4	18/08/92	I	2946	6.23	3.246
	Est. 13	20/08/92	II	2948	7.24	11.469
	Est. 16	21/08/92	II	2950	6.76	6.827
	Est. 24	22/08/92	III	2951	8.61	23.783
	Est. 30	25/08/92	III	2954	9.38	28.894
5	Est. 4	07/12/92	I	2956	10.95	1.970
	Est. 12	08/12/92	II	2959	13.00	3.914
	Est. 27	10/12/92	III	2964	12.89	23.508

Las mediciones realizadas en los ejemplares bajo MF fueron: número de células por filamento, eje perivalvar (EP), diámetro, número de procesos en 10 µm y longitud de los procesos (se consideraron la longitud total de los procesos que conectan ambos frústulos) (Tabla 2). La terminología utilizada para la descripción del taxón es la propuesta en Anonymous (1975), Stosch (1975) y Ross *et al.* (1979).

Los ejemplares se observaron con un microscopio fotónico (MF) Carl Zeiss y con un microscopio electrónico de barrido (MEB) ETEC Autoscan U-1 de la Universidad de Concepción. El material

se secó a punto crítico metalizándolo con oro, previo a la observación con MEB siguiendo la técnica descrita en Hasle & Fryxell (1970).

El Análisis de Componentes Principales (ACP) y el Análisis de Agrupamiento (AA) fueron utilizados para la agrupación de poblaciones. El AA fue obtenido por análisis ascendente jerárquico basado en la media de las distancias ponderadas con distancia Euclidiana. El ACP y el AA se realizaron con STAT-ITCF, el cual está basado en programas de distintos orígenes como el MICROSTAT (Versión 2.0, Ecosoft), corregido por el Servicio de Estudios

Tabla 2. Estadística descriptiva de las características (promedio) del frústulo medidas en 20 poblaciones de *Skeletonema costatum* del fiordo Aysén, Chile. Se indica: Cruc.: Crucero oceanográfico; DIAT-CONC: número de la muestra en la colección de diatomeas de la Universidad de Concepción; N: número de filamentos medidos; Cél./fil.: número de células por filamento; EP: eje perivalvar; D: diámetro; EP/D: relación eje perivalvar (promedio) y diámetro (promedio); Nº P/10 µm: número de procesos marginales en 10 µm; LP: longitud total de los procesos que unen dos frústulos.

Cruc.	DIAT-CONC	N	Cél./fil.	EP (µm)	D (µm)	EP/D	Nº P/10 µm	LP (µm)
1	2916	84	11	13.6	5.3	2.58	12	1.2
	2926	40	8.5	18.6	5.8	3.2	11	1.1
	2919	125	9.9	16.7	5.3	3.14	11	1.3
	2924	37	6.7	15.3	5.4	2.82	10	1.6
	2920	40	8.2	14	5.1	2.74	11	3.5
2	2929	48	3.7	22.5	5.3	4.27	12	2.2
	2928	129	6.4	30.1	4.7	6.39	12	1.3
	2932	68	6.8	26.6	4.9	5.43	11	1.5
	2936	99	5.1	20.7	8.9	2.33	9	6.8
3	2942	55	10.1	12.3	4.2	2.69	13	1.1
	2939	51	8.2	16	4.1	3.95	12	1.2
	2945	32	14	6.8	8.5	0.8	8	8.8
4	2946	18	9.2	10.8	4.1	2.63	12	2
	2948	71	14.9	6.3	5.8	1.10	11	4.7
	2950	67	14.2	6.2	5.7	1.10	11	4.3
	2951	60	14.7	8.9	6.3	1.42	10	4.9
	2954	47	9.9	8	6.6	1.23	10	6.2
5	2956	103	9.7	26.1	5.6	4.66	11	1.4
	2959	106	5.9	16.5	5.6	5.60	10	3.3
	2964	81	6.6	18.7	5.6	3.23	10	4.4

Estadísticos del I.T.C.F. (I.T.C.F. 1991). El análisis estadístico se realizó según Humphries *et al.* (1981). Los datos utilizados corresponden a los promedios de las caracteres poblacionales presentados en la Tabla 2. Los parámetros morfológicos usados en ACP y AA son: número de células por filamento, EP, diámetro, número y longitud de los procesos marginales (fultopórtulas o procesos reforzados).

RESULTADOS

Los ejemplares estudiados corresponden a *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve según Hasle (1973). Las principales ca-

racterísticas medidas están expresadas como promedios en la Tabla 2.

VARIACION MORFOLOGICA SEPTIEMBRE/OCTUBRE 1991

El EP de la población en estudio osciló entre 5.8 y 29.3 µm y el diámetro entre 2.7 y 9.4 µm. El EP promedio más alto se observó en la zona I pero disminuyó hacia la zona más externa del fiordo. Los rangos de diámetros en las distintas poblaciones son similares y el diámetro promedio varió levemente. Las caras valvares fueron planas, a veces con costillas silicificadas diferencialmente y mantos verticales poco profundos, con engrosamientos silícicos adicionales,

como también convexas y levemente puntiagudas (Fig. 2 a, b). El manto estaba separado de la valvocópula por un reborde silíceo (Fig. 2 a-d). La valvocópula presentó doble hilera de perforaciones separados por una costilla longitudinal. Las pleuras presentaron la misma estructura (Fig. 2 c). Los frústulos hallados en las estaciones de la zona I demostraron una silicificación más débil que las de la zona II y III.

La longitud de los procesos marginales varió entre 1 y 10 μm . El valor promedio más alto se observó en la zona III (3.5 μm). En el resto de las estaciones los promedios fluctuaron entre 1.1 hasta 1.6 μm . El patrón de variación fue inverso al del EP: las estaciones de la zona III presentaron los procesos más largos. El número de procesos en 10 μm osciló entre 10 y 12. La morfología de los procesos marginales fue variable. Se encontraron desde formas acanaladas, extendiéndose más allá del punto de unión, unidos en zig-zag o enfrentados unos con otros (Fig. 2 b, c), hasta procesos marginales reducidos a una prolongación silícea de contorno irregular (Fig. 2 a). Las fultopórtulas se ubicaron en la zona de transición entre la cara valvar y el manto o desplazados hacia el manto (Fig. 2 a-c). La rimopórtula (proceso labiado) de las valvas intercalares se ubicó en el manto (Fig. 2 c) y no pudo observarse en las valvas terminales.

ENERO 1992

El eje pervalvar osciló entre 5.8 y 45.1 μm . Las estaciones de la zona I presentaron frústulos con ejes pervalvares promedio más largos que los de la zona II y III, aunque el rango de variación fue ma-

yor en la última. Los frústulos fueron los más largos de todo el período muestreado, presentándose también los promedios más elevados: 30.1 y 26.6 μm en las poblaciones 2928 y 2932 respectivamente. Las caras valvares aparecieron algo cóncavas, planas o levemente convexas (Fig. 3 a-c). Algunas aréolas valvares presentaron rebordes silíceos gruesos, característica observada también en aréolas del manto. La pendiente del manto varió desde vertical a arqueada.

El diámetro de los frústulos varió entre 2.4 y 19.2, siendo éste el rango más amplio de todo el año. Se registró aquí también el diámetro promedio más alto de todo el período estudiado: 8.9 μm en la estación 24. Esta población estaba compuesta por ejemplares con gran variación morfológica donde el EP predominaba sobre el diámetro (EP/D: 6.39 a 2.33). Los frústulos fueron siempre rectangulares, aunque sus caras valvares variaron de planas a ligeramente convexas. La silicificación fue débil en los frústulos de la zona I y II pero aumentó hacia la zona III.

Los valvas presentaron entre 9 y 12 procesos marginales en 10 μm . El número de fultopórtulas fue mayor en la zona I que en las restantes: disminuyó gradualmente de 12 a 11 en la zona II y 9 en la zona III. En general, la longitud promedio se incrementó hacia la zona externa del fiordo, inversamente a lo ocurrido con el número. Los procesos marginales se presentaron unidos en zig-zag o enfrentados unos con otros (Fig. 3 c) y registraron la misma variación morfológica que en septiembre de 1991. La rimopórtula se desplazó hacia el

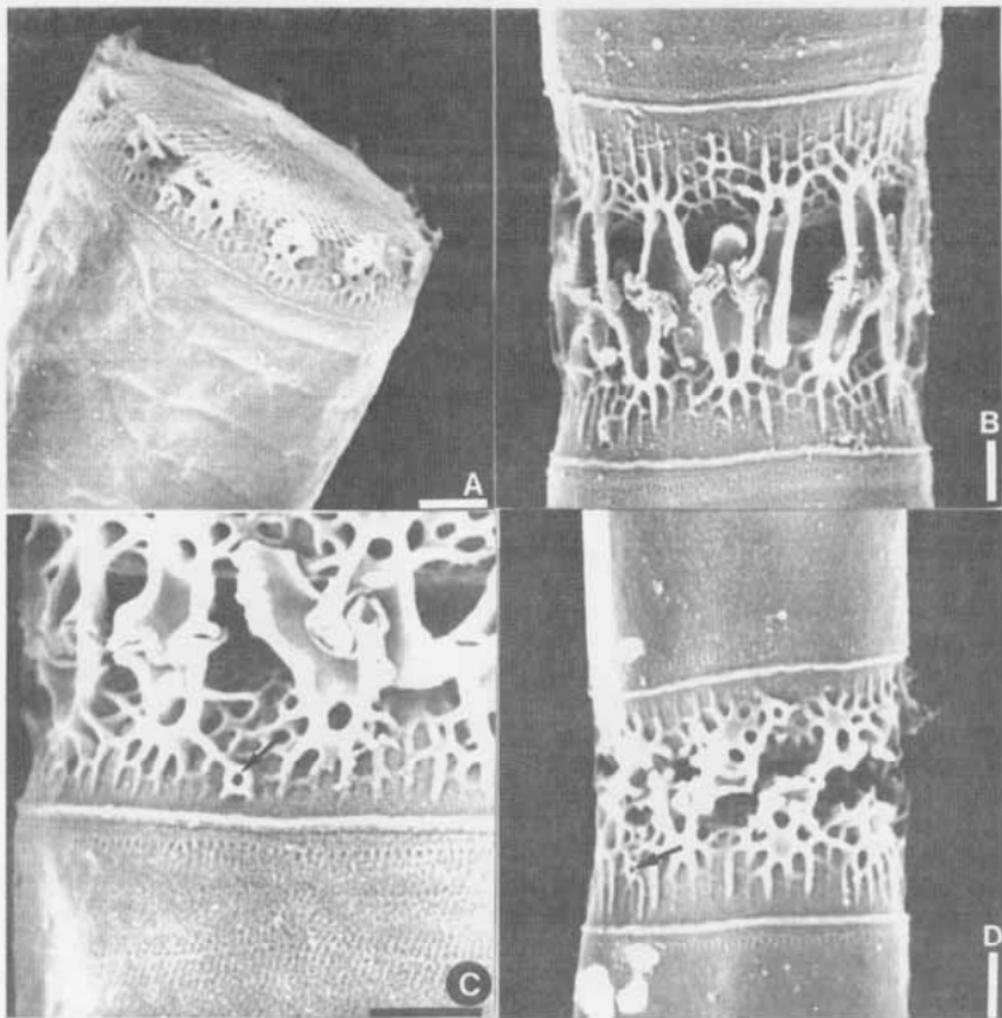


Fig. 2. *Skeletonema costatum* (MEB). Fiordo Aysén, estación 10, octubre 1991. A: Valva con procesos marginales reducidos. B: Valvas con procesos extendidos más allá del punto de unión. C: Procesos marginales enfrentados unos con otros o unidos en zig-zag, rimopórtula (flecha) y reborde silíceo entre el manto y la valvocúpula. D: Valvas débilmente silicificadas con procesos marginales de contorno irregular y rimopórtula cercana al anillo marginal de fultopórtulas (flecha). Escala: 1 μm .

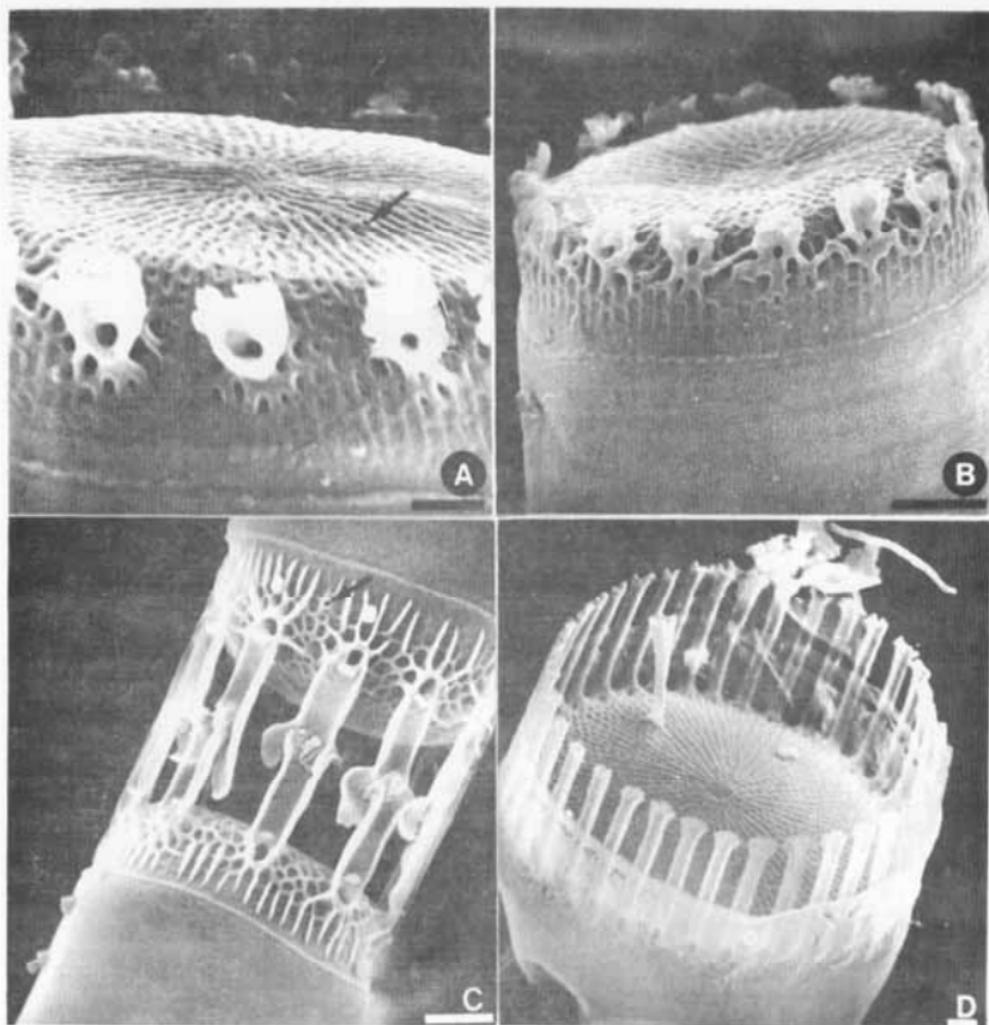


Fig. 3. *Skeletonema costatum* (MEB). Fiordo Aysén, estación 9 (a-c) y estación 24 (d), enero 1992. A: Valva plana con procesos marginales reducidos, aréolas del manto débilmente delimitadas y valvocópula con las mismas características que el resto de las pleuras. D: Valvas convexas con procesos marginales extendiéndose más allá del punto de unión y rimopórtula (flecha) desplazada hacia el manto. Costillas del manto diferencialmente silicificadas. C: Valva plana con tubo externo de la rimopórtula (¿reducido?) (flecha). D: Valva terminal con procesos marginales y con tubo externo de la rimopórtula bien desarrollados. Escala: 1 μ m

manto en las valvas intercalares (Fig. 3 c). El tubo externo en las valvas terminales se observó sólo en ejemplares de la zona III (Fig. 3 d) pero pudo haberse reducido al orificio basal externo en los frústulos de las zonas I y II del fiordo (Fig. 3 b).

MAYO 1992

Las muestras recolectadas en esta época muestran una ausencia casi absoluta de diatomeas, excepto por la presencia de pocos filamentos de *S. costatum*. Solo se encontraron ejemplares en las zonas I y III.

El EP varió entre 4.6 y 25.2 μm , duplicando los promedios de la zona I a los de la zona III. La tendencia inversa se reconoció en el diámetro ya que el promedio de la zona III fue de un orden de magnitud mayor que el de la zona I. El diámetro varió entre 2.4 y 12 μm . La población de la estación 30 registró la relación EP/D más baja de todo el año (0.8), adquiriendo los frústulos de esta zona formas típicamente lenticulares, con pocas bandas, superficies valvares convexas, casi nunca planas, y buen desarrollo de los procesos, tanto en longitud como en silicificación. El manto y las aréolas presentaron las mismas características que en épocas anteriores (Fig. 4 a, b).

Los procesos marginales disminuyeron de 13 en la zona I hasta 8 en 10 μm en la zona III. Tanto el número de procesos como la longitud promedio de las poblaciones de la zona I durante este mes, fueron los mayores de todas las estudiadas desde septiembre de 1991 a diciembre de 1992. Las fultopórtulas presentaron las características registradas en los meses previos (Fig. 4 a, b). La rimopórtula de las valvas intercalares apare-

ció ubicada entre los procesos marginales (Fig. 4 a, b). La rimopórtula de las valvas terminales no fue observada.

AGOSTO 1992

Los EP promedio fueron los más cortos de todas las poblaciones analizadas y ningún frústulo excedió de 19.2 μm de longitud. La variación en longitud del EP promedio presentó un patrón no observado en ninguno de los otros meses. Los frústulos de la zona I fueron más largos que los de la zona II y éstos, a su vez, más cortos que los de la zona III. El manto estaba separado de la valvocúpula por un reborde silíceo, engrosamiento adicional que también apareció entre las aréolas del manto (Fig. 4 c).

El diámetro de los frústulos osciló entre 2.3 y 12.9 μm , y presentaron un patrón de variación similar al de enero y mayo de 1992: aumentaron gradualmente desde la zona más interna hacia la zona más externa del fiordo. En general, las relaciones EP/D fueron bajas y los frústulos tendieron a ser levemente rectangulares, excepto en la estación 4.

La longitud de los procesos marginales varió entre 1 y 18 μm . Se reconoció el mismo patrón de variación que en los tres muestreos anteriores: la longitud aumentó desde la zona I hacia la III. El número de procesos disminuyó de 12 en la estación 4 a 10 en 10 μm en la estación 30. En algunos ejemplares, las costillas presentaron un engrosamiento diferencial entre las fultopórtulas, las que a su vez se prolongaban más allá del punto de unión (Fig. 4 c).

DICIEMBRE 1992

Los EP fluctuaron entre 3.6 y 45.6 μm . La

tendencia en la variación promedio fue similar a lo ocurrido en agosto de 1992: el EP de la zona I fue el más elevado (26.1 μm), disminuyó casi 10 μm en la zona II pero aumentó hacia la zona III (18.7 μm). Las caras valvares, el manto y las aréolas del manto presentaron los mismos caracteres que en los muestreos de los meses anteriores (Fig. 4 d).

El diámetro de los frústulos mostró un rango de variación similar a septiembre/octubre de 1991 con un mínimo de 3 μm y un máximo de 9.6 μm . Los rangos fueron muy similares en las tres zonas y los promedios fueron iguales. Esta uniformidad no se registró en ninguno de los meses previos. La relación EP/D se comportó inversamente a lo ocurrido con el EP: aumentó hacia la zona central y disminuyó hacia la zona más externa. En general, en diciembre de 1992 predominaron los frústulos rectangulares.

El número promedio de procesos varió entre 11 en la zona interna y 10 en 10 μm en las otras dos zonas. Los más cortos aparecieron en la población de la estación 4 y tanto la longitud promedio como el rango de variación se incrementaron hacia la parte externa del fiordo. La rimopórtula se ubicó en el anillo marginal de las fultopórtulas o estuvo desplazada hacia el manto.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Gran parte de la variación morfológica de las poblaciones de *S. costatum* en el fiordo Aysén, desde septiembre de 1991 a diciembre de 1992, pudo cuantificarse mediante el ACP (Fig. 5). Los primeros dos ejes contienen el 93% de la contribu-

ción a la varianza total (calidad de la representación). El primer eje (CP1) representa el EP y el número de células por filamento con correlación negativa ($r=-0.737$) mientras que el segundo eje (CP2) representa el diámetro y en menor grado el número y la longitud de los procesos marginales (Tabla 3). La correlación entre el diámetro y las características asociadas a los procesos marginales son significativamente positivas: $r=0.888$ y $r=0.842$ para número y longitud, respectivamente. Ninguno de los dos ejes principales es análogo a una definición rigurosa de tamaño basada en los parámetros medidos en los ejemplares de una población: el EP y el diámetro presentaron un factor de correlación $r=-0.205$.

Se reconocieron cinco grupos de poblaciones a partir del ACP (Fig. 5) y del AA (Fig. 6). En el extremo derecho de la figura 5 aparecen fundamentalmente las muestras de verano, asociadas al CP1. Las poblaciones 2928, 2956 y 2932 se agrupan según la mayor longitud de su EP, constituyendo el grupo A de la figura 6. La población 2929 corresponde al grupo C de la figura 6 y se diferencia del resto por el EP más corto (22.5 μm) y procesos marginales más extensos (prom=2.2 μm), siendo la población de la zona I que presentó los tubos externos de las fultopórtulas más largos.

La población 2936 (grupo B, Fig. 6) registró la variación más amplia de todos los caracteres medidos (Tabla 2). Sus frústulos fueron largos, el diámetro promedio el mayor de todas las poblaciones estudiadas y los procesos extensos, aunque aparecieron solo 9 en 10 μm . Las poblaciones 2936 y 2929 aparecen unidas a distancia mediana en el AA (Fig. 6)

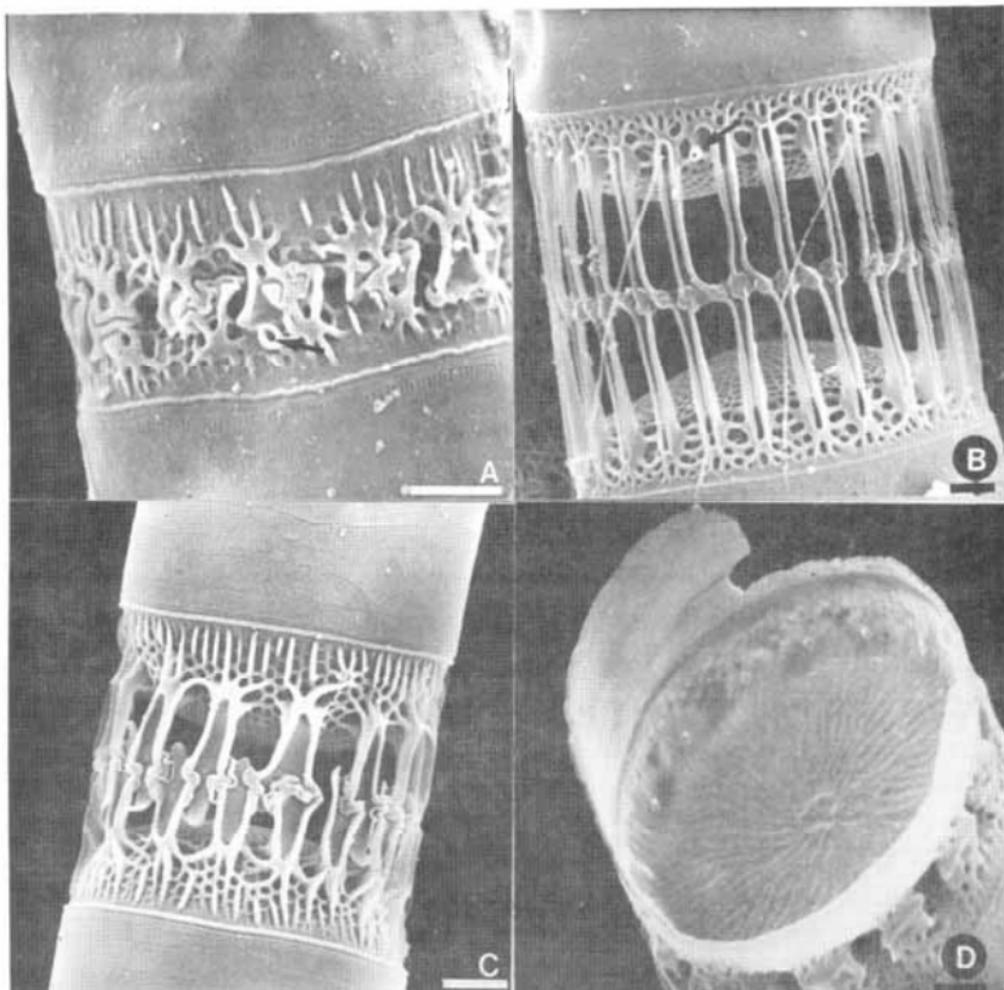


Fig. 4. *Skeletonema costatum* (MEB). Fiordo Aysén, estación 4, mayo 1992 (a-b), estación 13, agosto 1992 (c) y estación 4, diciembre 1992 (d). A: Valvas unidas por procesos marginales muy reducidos, de contornos irregulares, aréolas del manto separadas por costillas con silicificación diferencial, rimopórtula en anillo de fultopórtulas marginales (flecha). B: Valvas convexas, procesos extensos, unidos en zig-zag, con costillas muy silicificadas en la base y rimopórtula en el anillo marginal de fultopórtulas (flecha). C: Valvas convexas, procesos marginales reducidos, unidos en zig-zag, extendiéndose más allá del punto de unión. Costillas de las aréolas del manto con silicificación diferencial. D: Vista interna de la valva con el orificio de los procesos marginales, reducidos en longitud y de contornos irregulares (en vista externa). Escala: 1 μ m

mientras que en la figura 5 se ubican bastante separadas.

El grupo de poblaciones ubicadas en el centro del gráfico (Fig. 5) corresponde a diversas épocas del año y a diferentes zonas a lo largo del fiordo, predominando las muestras recolectadas entre septiembre y octubre de 1991. Este conjunto corresponde al grupo E de la figura 6. Las poblaciones 2924, 2920 y 2959 tienen una calidad de representación baja con los dos primeros ejes del ACP (0.089, 0.3714 y 0.4507, respectivamente). El resto de las poblaciones mostraron una

calidad de representación superior a 0.7632.

Las poblaciones de la izquierda asociadas al CP1 (Fig. 5) están definidas básicamente por el mayor número de células por filamento. Estas poblaciones corresponden principalmente a mayo (2945) y agosto de 1992 (2948, 2950, 2951 y 2954), constituyendo el grupo D del dendrograma (Fig. 6). Finalmente, el ACP no permitió separar las poblaciones atendiendo a su distribución espacial dentro del fiordo sino más bien al gradiente estacional.

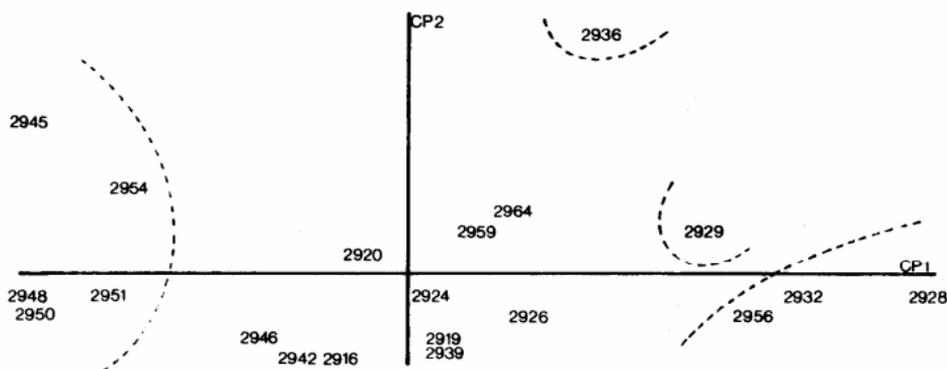


Fig. 5. Representación de veinte poblaciones de *Skeletonema costatum* en el fiordo Aysén según los dos primeros componentes principales (CP1, CP2).

Tabla 3. Resultados del análisis de componentes principales de los caracteres medidos bajo MF en 20 poblaciones de *Skeletonema costatum* del fiordo Aysén, Chile.

Componente:	CP1	CP2
Varianza:	85.0%	8.0%
Coeficientes		
Nº células/filamento	0.640	0.065
Eje pervalvar	0.988	0.001
Diámetro	0.061	0.729
Nº procesos marginales	0.015	0.507
Longitud de procesos	0.295	0.639

La longitud de los procesos marginales se relacionó con la variación de la salinidad. La figura 7 muestra la tendencia general que se observó entre la variación de la salinidad (línea completa) y la longitud de los procesos marginales (línea interrumpida) con un factor de correlación $r=0.65$ entre septiembre/octubre de 1991 y diciembre de 1992. Los procesos tendieron a reducirse cuando en el agua se registraron los menores valores de salinidad. Esta reducción siempre pudo observarse en las poblaciones de la zona I; la longitud de los procesos aumentó hacia la zona III. Esto no impidió que en todas las poblaciones aparecieran ejemplares con procesos largos.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

La variación morfológica de *S. costatum* en el fiordo Aysén pudo relacionarse principalmente con el gradiente estacional. A pesar de la alta variabilidad en el número de células por filamento, EP, diámetro, número, forma y longitud de procesos marginales, los ejemplares estudiados presentaron rangos ampliamente superpuestos en los caracteres medidos y no es conveniente separar taxonómicamente las formas observadas. A pesar de esta variación morfológica fue posible definir algunos patrones en la distribución de los caracteres.

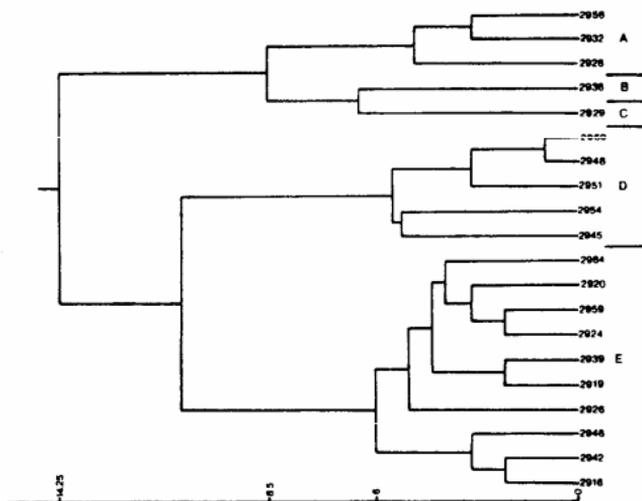


Fig. 6. Dendrograma resultante del Análisis de Agrupamiento de veinte poblaciones de *Skeletonema costatum* en el fiordo Aysén, con los grupos A-E (ver texto).

El EP tendió a disminuir espacialmente, desde la zona I hacia la zona III, y temporalmente en el curso del año. Esta variación difirió según la época considerada: las poblaciones de verano presentaron los frústulos entre 1 y 2 órdenes de magnitud más extensos que el resto del año. La distribución de los EP puede asociarse con la disponibilidad de nutrientes. Smayda & Boleyn (1965) propusieron que la elongación del eje perivalvar sería

una consecuencia de la limitación de nutrientes tal como observaron en cultivos de *Thalassiosira* cf. *nana* y *T. rotula*. Este efecto se produciría como respuesta frente a la incapacidad de dividirse. Por otra parte, el diámetro se correlacionó con el número y la longitud de los procesos marginales, comportándose como variables dependientes del tamaño (Humphries *et al.* 1981).

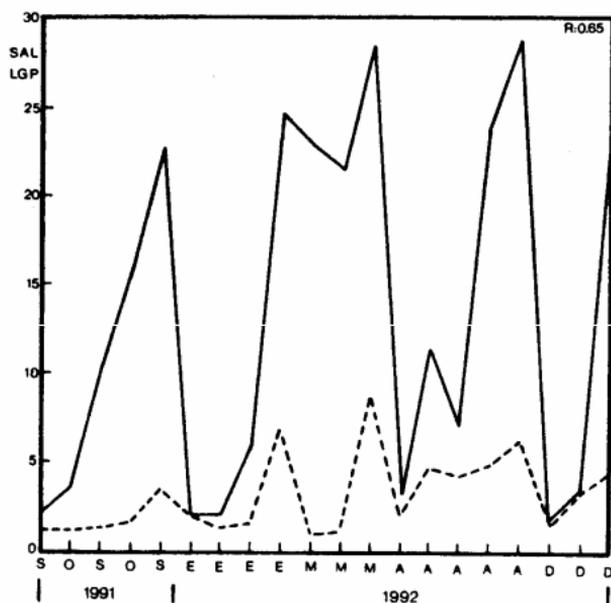


Fig. 7. Distribución temporal de la salinidad (línea completa) en veinte estaciones de muestreo y de la longitud promedio de los procesos marginales (línea interrumpida) de veinte poblaciones de *Skeletonema costatum* en el fiordo Aysén, entre septiembre de 1991 y diciembre de 1992. La salinidad se expresa en USP (Unidades de Salinidad Práctica) y la longitud de los procesos en µm. Referencias: SAL: salinidad; LGP: longitud de procesos marginales; S: septiembre; O: octubre; E: enero; M: mayo; A: agosto; D: diciembre.

Los ejemplares de *S. costatum* estudiados en fiordo Aysén presentaron algunas diferencias con poblaciones descritas anteriormente. El EP, diámetro y número de procesos abarcaron y excedieron los rangos registrados previamente para Chile por Rivera & Koch (1984). Las caras valvares pueden ser convexas o levemente puntiagudas en el centro según Hasle (1973) y Rivera & Koch (*op. cit.*), pero en el fiordo Aysén, varios individuos en diferentes épocas del año, mostraron caras valvares planas con procesos marginales muy reducidos. A pesar de su escasa longitud, estos procesos exhibieron un ancho considerable y una gran variación en contorno (Fig. 2 a; 3 c; 4 c). Los procesos marginales se ubican en la zona de transición entre la cara y el margen valvar según Hasle (*op. cit.*), pero en algunos ejemplares del fiordo Aysén se encontraron más desplazados hacia el margen. Este a su vez presentó una pendiente más acentuada, formando un ángulo de 90° con la cara valvar (Fig. 2 a; 3 a).

La forma acanalada de las fultopórtulas de *S. costatum* (Hasle *op. cit.*) se conservó en los ejemplares de fiordo Aysén, independientemente de la longitud. La morfología característica tendió a desaparecer en los procesos más cortos (no mayores que 1 µm) hasta quedar reducidos prácticamente a una pequeña columna de sílice (Fig. 2 a; 3 a; 4 a). Esta modificación fue independiente de la época del año. La reducción de la longitud de los procesos marginales de *S. costatum* se relacionó con la disminución de la salinidad del agua en fiordo Aysén (Fig. 7). El mismo efecto fue demostrado por Paasche *et al.* (1975) en cultivos de *S. subsalsum*. Entre 1 y 3 ppm de salinidad,

los procesos marginales eran cortos y las caras valvares planas. Cuando la salinidad del medio de cultivo superaba 5 USP los procesos se elongaban gradualmente, conservando su ultraestructura mientras que las caras valvares adquirían mayor convexidad. Paasche *et al.* (*op. cit.*) no mencionan otras modificaciones de la estructura del frústulo, mientras que Hasle & Evensen (1975) reconocieron el mismo fenómeno tanto en poblaciones naturales como cultivadas de *S. subsalsum*. McMillan & Johanssen (1988) comprobaron también la reducción de las extensiones externas de las fultopórtulas en *Thalassiosira decipiens* cultivada en medios con salinidades inferiores a 20 USP.

El efecto de la salinidad en la longitud de los procesos, demostrado por Paasche *et al.* (*op. cit.*), indicaría también que la formación de la estructura valvar en *S. subsalsum* está influenciada por la presión osmótica del medio, antes que por la concentración de uno o varios iones. Braarud (1948) afirma que la longitud de los tubos externos de las fultopórtulas en *Skeletonema* depende de la disponibilidad de sílice. Sin embargo, el patrón de distribución de la longitud promedio de estas prolongaciones pareció ser independiente de la concentración de sílice en las poblaciones de *S. costatum* de fiordo Aysén, ya que la zona I registró cantidades mayores de Si(OH)_4 que las zonas II y III (Muñoz, com. pers.). Smayda & Boleyn (1966) comprobaron el mismo efecto en poblaciones de *S. costatum* mantenidas en cultivo.

La rimopórtula de las valvas intercalares apareció en el anillo marginal de fultopórtulas o recostado sobre el manto

valvar (Fig. 2 b, c; 3 c; 4b). La ubicación fue independiente de las épocas o zona de muestreos del fiordo Aysén. El proceso labiado en las valvas terminales sólo fue observado con su prolongación característica (Hasle 1973, Rivera & Koch 1984) en ejemplares de las estaciones más externas (Fig. 3 d). Es posible que el tubo externo de la rimopórtula haya sufrido la misma reducción que los procesos marginales, al disminuir la salinidad en las zonas I y II (Fig. 3 b). El tubo externo del proceso labiado de algunas valvas de *Thalassiosira decipiens*, se redujo en salinidades inferiores a 20 USP (McMillan & Johanssen 1988).

El grado de silicificación también fue muy variable. Se encontraron células débilmente silicificadas, con caras valvares levemente cóncavas a planas y procesos cortos, hasta células bien silicificadas con caras valvares convexas a puntiagudas y procesos más extensos que los anteriores (Fig. 2 a; 4 b). La silicificación débil junto con modificaciones estructurales de *Thalassiosira tumida*, fueron observadas por Hasle *et al.* (1971) como consecuencia de las bajas concentraciones de sílice. Estos autores sugieren que la distribución geográfica y estacional de esta diatomea, no coincide con las menores concentraciones de sílice. Este nutriente puede no ser el único factor que controle el grado de silicificación, ya que en las poblaciones estudiadas aparecen también frústulos débilmente silicificados (Hasle *et al. op. cit.*).

La variación morfológica de *S. costatum* en el fiordo Aysén, desde septiembre de 1991 a diciembre de 1992, redujo la separación de esta especie con *S. subsalsum* a la estructura de los tubos exter-

nos de las fultopórtulas. Los procesos marginales de *S. costatum* son acanalados (Hasle 1973, Rivera & Koch 1984), mientras que los de *S. subsalsum* son tubulares (Hasle & Evensen 1975), diferencia estructural observable sólo bajo microscopía electrónica. La ocurrencia de *S. subsalsum* está restringida a aguas salobres y, en este caso, es fácil confundirla con las formas más débilmente silicificadas de *S. costatum*. Las citas del primer taxón son bastante escasas y ha sido hallado principalmente en el mar Báltico (Hasle & Evensen *op. cit.*).

Las poblaciones de la zona I de fiordo Aysén crecieron en aguas cuya salinidad, en distintas épocas del año, casi nunca excedió a 3.5 USP. En esos sitios, *S. costatum* dominaba cuantitativamente la composición fitoplanctónica, lo que nunca ocurrió en las otras dos zonas con salinidades mayores (Tabla 1). Hasle & Evensen (1975) señalaron la ocurrencia de *S. costatum* en salinidades entre 1 y 80 USP, con óptimo entre 8 y 40 USP (Paasche *et al.* 1975). Otros estudios de cultivo señalan rangos más restringidos. Brand (1984) establece un óptimo de 25 USP en dos clones de *S. costatum*, los que conservaban la capacidad de reproducirse con 15 USP pero no con 5 USP.

Los cambios morfológicos, asociados probablemente a fluctuaciones de la salinidad, han sido registrados en varios miembros de las Thalassiosiraceae. Estas observaciones provienen casi siempre de experiencias de laboratorio que utilizaron uno o varios clones (Hasle *et al.* 1971, Paasche *et al. op. cit.*, Geissler 1982, Mc Millan & Johanssen 1988). La capacidad predictiva de estos experimentos es reducida y sólo sirve para reflejar tenden-

cias en las poblaciones sometidas a una salinidad que cambia rápidamente. El registro de la variación en su ambiente natural permite reconocer la plasticidad morfológica de *S. costatum*, diatomea importante por su ocurrencia (Hasle 1973). Las poblaciones morfológicamente dife-

rentes de *Skeletonema costatum* en el fiordo Aysén pueden reflejar la variación ecológica del taxón, y es posible que actúen como ecotipos que le permitan sobrevivir ante condiciones distintas a lo largo del año.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Patricio Rivera de la Universidad de Concepción por las discusiones y sugerencias, al Dr. Sergio Avaria y al Prof. Pablo Muñoz del Instituto de Oceanología, Universidad de Valparaíso, por la proporción de las muestras estudiadas y los datos físico-químicos obtenidos durante el desarrollo del Proyecto FONDECYT 91-0410, y al personal del Laboratorio de Microscopía Electrónica de la Universidad de Concepción.

LITERATURA CITADA

- Anonymous. 1975. Proposals for a Standardization of Diatom Terminology and Diagnoses. *Nova Hedwigia*, Beih. 53: 323-354.
- Braarud, T. 1948. On Variations in Form of *Skeletonema costatum* and their Bearing on the Supply of Silica in Culture of Diatoms. *Nytt magasin for Naturvidenskapene*, B. 86: 31-44.
- Brand, L.E. 1984. The Salinity Tolerance of Forty-six Marine Phytoplankton Isolates. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 18: 543-556.
- Geissler, U. 1982. Experimentelle Untersuchungen zur Variabilität der Schalenmerkmale bei einigen zentrischen Süßwasser-Diatomeen. *Nova Hedwigia* 73: 211-247.
- Hasle, G.R. 1973. Morphology and Taxonomy of *Skeletonema costatum*. *Norwegian Journal of Botany* 20: 109-137.
- Hasle, G.R. & G.A. Fryxell. 1970. Diatoms: Cleaning and Mounting for Light and Electron Microscopy. *Transactions of the American Microscopical Society* 89: 469-474.
- Hasle, G.R. & D.L. Evensen. 1975. Brackish-water and freshwater species of the diatom genus *Skeletonema* Grev. I. *Skeletonema subsalsum*. *Journal of Phycology* 14: 283-297.
- Hasle, G.R.; Heimdal, B.R. & G.A. Fryxell. 1971. Morphological variability in fasciculated diatoms as exemplified by: *Thalassiosira tumida* (Janisch) Hasle comb. nov. *Antarctic Research Series* 17: 313-333.
- Humphries, J.M.; Bookstein, F.L.; Chernoff, B.; Smith, G.R.; Elder, R.L. & S.G. Poss. 1981. Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Systematic Zoology* 30: 291-308.
- I.T.C.F. 1991. STAT-ITCF, 5e Version. Service des Etudes Statistiques, Institute Technique de Céréales et des Fourrages, Paris, France.

- McMillan, M. & J.R. Johanssen. 1988. Changes in Valve Morphology of *Thalassiosira decipiens* (Bacillariophyceae) Cultured in Media of Four Different Salinities. *British Phycological Journal* 23: 307-316.
- Paasche, E. 1973. Silicon and the Ecology of the Marine Plankton Diatoms. II. Silicate-Uptake Kinetics in Five Diatoms Species. *Marine Biology* 19: 262-269.
- Paasche, E.; Johansson S. & D.L. Evensen. 1975. An effect of osmotic pressure on the valve morphology of the diatom *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Bethge. *Phycologia* 14: 205-211.
- Rivera, P. 1983. A Guide for References and Distribution for the Class Bacillariophyceae in Chile between 18° 28' S and 58° S. *Bibliotheca Diatomologica*, Band 3, p. 386. J. Cramer, Vaduz.
- Rivera, P. & P. Koch. 1984. Contributions to the Diatom Flora of Chile II. 7th Diatom Symposium, p. 279-298.
- Rivera, P.; Gebauer, M. & H.L. Barrales. 1989. A Guide for References and Distribution for the Class Bacillariophyceae in Chile between 18°28'S and 58°S. Part II. Data from 1982 to 1988. *Gayana, Botánica* 46: 155-198.
- Ross, R.; Cox, E.J.; Karayeva, N.I.; Mann, D.G.; Paddock, T.B.B.; Simonsen, R. & P.A. Sims. 1979. An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell. *Nova Hedwigia, Beih.* 64: 513-533.
- Round, F.E.; Crawford, R.M. & D.G. Mann. 1990. *The Diatoms (Biology and Morphology of the Genera)*. Cambridge University Press, Cambridge, 747 p.
- Smayda, T.J. & B.J. Boleyn. 1965. Experimental observations on the flotation of marine diatoms. I. *Thalassiosira* cf. *nana*, *Thalassiosira rotula*, *Nitzschia seriata*. *Lymnology and Oceanography* 10: 299-309.
- Smayda, T.J. & B.J. Boleyn. 1966. Experimental observations on the flotation of marine diatoms. II. *Skeletonema costatum* and *Rhizosolenia setigera*. *Lymnology and Oceanography* 11: 18-34.
- Stosch, H.A. 1975. An Amended Terminology of the Diatom Girdle. 3rd Diatom Symposium, p. 1-35.