

ECOLOGIA DEL FITOPLANCTON EN LA BAHIA DE ANTOFAGASTA (23° S), CHILE

LUIS RODRIGUEZ¹, RUBEN ESCRIBANO¹, GUSTAVO GRONE¹, CLAUDIA IRRIBARREN¹ & HECTOR CASTRO¹

ABSTRACT: Rodríguez, L.; Escribano, R.; Grone, G.; Iribarren, C. & H. Castro. 1996. Phytoplankton ecology in Antofagasta bay (23° S), Chile. *Revista de Biología Marina, Valparaíso*, 31(2): 65-80.

From December 1992 to May 1995, seasonal changes in phytoplankton species composition within the euphotic zone of Antofagasta bay were studied, as well as the influence of environmental variables causing the observed species patterns. Monthly samples were taken at a fixed station (200 m depth), near the center of the bay. The measured and estimated variables were, sea surface temperature (SST), thermocline depth (ISO14), photic zone depth (ZF), particulate organic carbon (POC), phytoplankton biomass (chlorophyll a) and species of diatoms, dinoflagellates and silicoflagellates.

For the entire period, SST ranged between 15.2 and 20.9 °C, showing a significant seasonality, whereas ISO14 and ZF varied between 12 to 75 and 11 to 45 m respectively and not showing seasonality, but they were rather random series, although ISO14 was positively associated ($P < 0.05$) with SST. The integrated chlorophyll in the photic layer (Chla) was negatively correlated to SST ($P < 0.05$), suggesting that phytoplankton production was associated with presence of cold water masses, possibly originated by upwelling. The species composition had a total number of 69 species among diatoms, dinoflagellates and silicoflagellates. Such species were grouped according to prevalent environmental conditions through a K-mean analysis. From this, 4 significant species groups were obtained. These groups showed temporal replacements and they acted as indicators of distinctive environmental conditions. An additional grouping according to variance in SST and ISO14 resulted into 2 groups, representing two types of species: one typical for highly variable conditions and another representing a more stable environment.

Key words: Phytoplankton; species composition; seasonality; succession.

RESUMEN: Rodríguez, L.; Escribano, R.; Grone, G.; Iribarren, C. & H. Castro. 1996. Ecología del fitoplancton en la bahía de Antofagasta (23° S), Chile. *Revista de Biología Marina, Valparaíso*, 31(2): 65-80.

Durante el período diciembre 1992 a mayo 1995 se estudiaron los cambios en la composición del fitoplancton en la capa fótica de la bahía de Antofagasta y su asociación a variables ambientales. Se muestreó mensualmente una estación fija (profundidad de 200 m). Las variables bioceanográficas estudiadas fueron temperatura superficial del mar (SST), profundidad de la termoclina (ISO14), profundidad de la capa fótica (ZF), carbono orgánico particulado (COP), biomasa del fitoplancton (clorofila a) y especies de diatomeas, dinoflagelados y silicoflagelados.

1) Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad de Antofagasta, Castilla 170 Antofagasta, Chile
FAX: 55247542

Para todo el período, SST fluctuó en un rango de 15,2 - 20,9 °C y con una ciclicidad estacional significativa ($P < 0,05$), mientras que ISO14 y ZF mostraron rangos de 12 a 75 y 11 a 45 m respectivamente, sin presentar ciclicidad, aunque ISO14 estuvo positivamente asociada ($P < 0,05$) a SST. Clorofila a (Chla) estuvo negativamente correlacionada con SST ($P < 0,05$), sugiriendo que la producción primaria se asocia a la presencia de masas de aguas frías originadas por procesos de surgencia. La composición del fitoplancton muestra un total de 68 especies entre diatomeas, dinoflagelados y silicoflagelados. Las especies se agruparon de acuerdo a condiciones ambientales predominantes, mediante el método de K-medias, resultando 4 grupos significativos de especies. Los grupos muestran alternancias temporales y son indicadores de condiciones ambientales distintivas. Un agrupamiento adicional en función de la varianza en SST e ISO14 resultó en 2 grupos distintivos: uno típico de alta variabilidad ambiental y otro representando un ambiente mas estable.

Palabras claves: Fitoplancton; composición específica; estacionalidad; sucesión.

INTRODUCCION

No son muchas las zonas de corrientes frías paralelas a la costa que originan áreas de surgencia en el planeta y se les considera como zonas claves de producción marina (Cushing 1981, Barber & Smith 1981, Mann & Lazier 1991). En particular el sistema de la corriente Chile-Perú es considerado uno de los más productivos del mundo (Barber & Chavez 1983). Estudios de productividad y surgencias en la zona norte de Chile han confirmado esas apreciaciones (Navea & Miranda 1980, Rodríguez *et al.* 1991, Marín *et al.* 1993).

La capacidad productiva del sistema de surgencia en el norte chileno es particularmente alta en la zona de Antofagasta, reflejada en términos de biomasa del fitoplancton (Rodríguez *et al.* op.cit.), o bien como tasas diarias de producción primaria (Marín *et al.* op.cit). Es indudable que tales niveles productivos sustentan y explican la alta productividad de recursos pesqueros en el área. Sin embargo lo anterior, no ha existido un mayor énfasis en los estudios que pueden ayudarnos a comprender cuáles son los principales factores que determinan tal producción primaria.

Se han realizado varias campañas bioceanográficas relativas al fitoplancton de la zona norte de Chile (Robles *et al.* 1975, Avaria *et al.* 1982, Avaria & Muñoz 1983, Avaria & Muñoz 1985). Mientras que estudios sobre el fitoplancton en el área de surgencia de la península de Mejillones han sido cubiertos por Rodríguez (1976, 1978, 1985, 1987) y Rodríguez *et al.* 1985, 1986). Sin desconocer su relevancia, es necesario indicar que la mayoría de estos trabajos son de tipo taxonómico y descriptivo. Sólo recientemente se han concretados algunos estudios de tipo funcional, o estudios de procesos autotróficos en el área de Antofagasta (Rodríguez *et al.* 1991, Marín *et al.* 1993).

Los estudios anteriores revelan una alta riqueza específica del fitoplancton, pero se desconocen los factores que causan, por ejemplo, la alternancia de especies en diferentes escalas temporales, o bien bajo qué condiciones ambientales es posible que se expresen situaciones de mareas rojas locales como algunas descritas en el área (Rodríguez 1985, 1987). Se desconoce, a su vez, el impacto sobre las poblaciones fitoplanctónicas que pudieran tener los conocidos eventos "El Niño" en la zona (e.g. Avaria & Muñoz 1985). Responder a tales inquietudes requiere por una parte, desarrollar estudios de procesos de corta

escala espacial y temporal, dada las altas tasas de recambio poblacional del fitoplancton, y por otra establecer estudios de mayor extensión temporal, para caracterizar las escalas de variabilidad ambiental y su asociación a los diferentes agrupamientos de especies ocurrientes en determinados períodos del ciclo anual. En tal contexto el presente estudio apunta al conocimiento de la variabilidad del ambiente físico en escalas estacionales e interanuales y su influencia en el agrupamiento de especies y sobre las fluctuaciones de biomasa fitoplanctónica en la capa fótica. Para tales fines se ha considerado el análisis de información mensual desde inicios de 1992 a 1995, proveniente desde un área supuestamente sujeta a los procesos de surgencia, en la bahía de Antofagasta. El punto de muestreo lo hemos considerado como un modelo de estudios de procesos en escala temporal, primordialmente de tipo estacional y que sustentan la estructuración de ensambles de especies fitoplanctónicas.

MATERIALES Y METODOS

En la bahía de Antofagasta se ha definido una estación permanente, sobre la isóbata de 200 m y situada sobre el borde de la plataforma continental (23° 39' 05"S , 70° 33' 30"W) (Fig.1). Los muestreos bioceanográficos se han efectuado siempre durante las 09:00 AM y las 13:00 PM, dependiendo del período, en intervalos quincenales o mensuales. La variable temperatura se midió desde el año 1992 hasta mayo de 1994, utilizando un batitermógrafo corregido con mediciones de termómetro de inversión desde los 180 m a superficie. Desde junio de 1994 a la fecha los mismos perfiles de temperatura han sido obtenidos con un CTD Seabird 19. La profundidad de la capa fótica en cada muestreo se estimó mediante disco de Secchi. Con esta misma medición se calcularon los porcentajes

de extinción de luz relativo al 100% (superficie), 50% y 1% (límite inferior de la capa fótica). En cada nivel de porcentaje relativo de luz se obtuvieron muestras mediante botellas Niskin de 5 litros para las mediciones de biomasa pigmentaria del fitoplancton (clorofila *a* ($\mu\text{g l}^{-1}$)), densidad del fitoplancton por especies (células ml^{-1}) y carbono orgánico particulado (COP (mg l^{-1})). Adicionalmente se realizó un arrastre vertical de red de 64 μm de trama y 0,5 m de apertura desde los 50 m a superficie, para asegurar el muestreo de especies fitoplanctónicas no capturadas en las muestras discretas de botellas Niskin.

La determinación de clorofila *a* se realizó mediante el método espectrofotométrico descrito en Strickland & Parsons (1972), y el conteo celular mediante el método del microscopio invertido o de Utermöhl (1958), que entrega información sobre estructura de la comunidad. El conteo celular y la correspondiente identificación de las especies presentes en las muestras se logró con microscopio fotónico invertido WILD y la ayuda de estudios previos de descripción de especies (Avaria 1965, Curl 1959, Hendey 1964, Koch & Rivera 1988, Meyer 1970, Muñoz 1985, Rivera 1968, 1983, 1985, Saunders & Glenn 1969, Steidinger & Williams 1970, Wood 1954). El carbono orgánico particulado fue determinado según el método descrito por Strickland & Parsons (1972).

Para el análisis de la influencia de variables bioceanográficas en los cambios temporales de conjuntos de especies, se han escogido aquellos taxa cuya abundancia pudo ser cuantificada mediante el método de Utermöhl. Las especies "raras", es decir aquellas presentes en densidades extremadamente bajas, solo se registró su presencia.

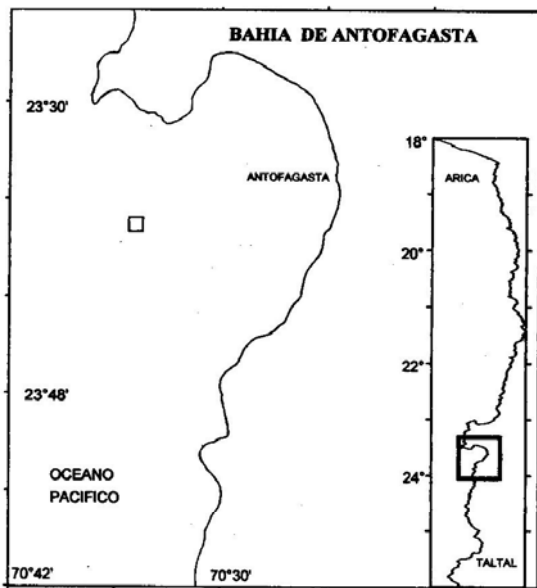


Figura 1. Mapa de la bahía de Antofagasta indicando la localización geográfica de la Estación fija de monitoreo bioceanográfico.

Para definir escalas de variabilidad ambiental, primeramente se aplicaron técnicas de análisis de series de tiempo y de correlación parcial entre las variables bioceanográficas. Las variables biomasa del fitoplancton y carbono orgánico particulado se consideraron como valores integrados en la capa fótica. Por otra parte, al conjunto de especies encontradas y cuantificadas se aplicó inicialmente un análisis de correlación parcial, el cual reveló un considerable número de correlaciones significativas ($P < 0,05$), sugiriendo un alto nivel de covarianza entre especies a través del tiempo. Con el objeto de reducir la complejidad en el número de

especies cuantificadas, éstas se agruparon mediante la técnica de conglomerados por k-medias (Wilkinson 1990). El agrupamiento se realizó en función de la combinación de las siguientes variables: abundancia relativa de cada especie para todo el período, temperatura superficial del mar (SST), profundidad de la isoterma de 14 °C (ISO14), profundidad de la capa fótica (ZF), concentración de carbono orgánico particulado integrado en la capa fótica (COP) y la biomasa fitoplanctónica integrada en la capa fótica (Chla). Este método permite minimizar la varianza residual intragrupos, maximizando la varianza intergrupos. La partición del conjunto de

especies entre los grupos permitió un análisis de su ocurrencia temporal y los parámetros bioceanográficos asociados. Adicionalmente se aplicó la técnica de k-medias a la varianza de TS e ISO14, para generar un agrupamiento en función de la variabilidad temporal en estos parámetros y así distinguir las especies persistentes frente a condiciones variables desde aquellas ocasionales en condiciones ambientales más uniformes.

RESULTADOS

COMPOSICION DE ESPECIES DEL FITOPLANCTON

La composición del fitoplancton para todo el período de estudio muestra una alta riqueza específica, con amplio predominio de las diatomeas sobre los demás grupos. Se identificaron 69 especies para todo el período (Tabla 1). Los dinoflagelados tienen importancia cuantitativa en razón a su incidencia en el porcentaje de la población total y regularidad de su presencia en el plancton. Entre las especies que destacan en porcentaje de incidencia anual se pueden señalar a: *L. danicus* que entre 1992 y 1995 presenta un rango de variación entre 43,7% y 24,1%; *R. fragilissima* cuyo rango estuvo entre 38,6 y 14,2%; luego *S. costatum* entre 28,1 y 22,2%; *N. pseudoseriata* entre un 89,5 y 16,5% y finalmente *C. closterium* entre un 20,8 a un 5,0%. Proliferaciones masivas de dinoflagelados ocurrieron en algunos meses, pero fue destacable una proliferación masiva única no cuantificada, ocurrida a mediados de enero de 1992, que estuvo compuesta por *Mesodinium rubrum*, un protozoo ciliado.

La incidencia anual para los dinoflagelados fue *C. tripos* 42%, *C. furca* 45% y *P. micans* un 56%. Cabe hacer notar la presencia de especies de diatomeas de gran tamaño ej: *Chaetoceros lorenzianus*, *Chaetoceros peruvianus*, *Thalassiothrix*

frauenfeldii, *Climacodium biconcavus* y *Bacteriastrum delicatulum*, los que sin tener significación cuantitativa, se presentan en ciertos períodos cortos constituyendo cerca del 5%. Finalmente cabe destacar la presencia de géneros como *Chaetoceros*, *Eucampia* y *Asterionella*, que son propios de zonas de surgencia. Las especies de silicoflagelados presentes no constituyen, al igual que los fitoflagelados, un componente importante y solamente se presentan en períodos muy breves, con baja densidad, con excepción de la especie *Dictyocha fibula*, la cual estuvo presente durante todo el período de muestreo en cantidades cuantificables.

VARIABILIDAD TEMPORAL DE LAS CONDICIONES BIOCEANOGRÁFICAS

Las variables SST, ISO14 y ZF observadas durante todo el período del estudio se muestran en las Figuras 2a, 2b y 2c, respectivamente. Las variables Chla y COP solo se observaron desde abril de 1993 a mayo de 1995 y desde junio de 1994 a mayo de 1995 respectivamente (Fig. 3a, Fig. 3b). El resumen estadístico de todas las variables bioceanográficas se muestra en Tabla 2.

El análisis de autocorrelación revela que SST presenta componentes cíclicos significativos ($r = -0,45$, $P < 0,05$) a los desfases 5 y 6 unidades de tiempo, confirmando sus cambios estacionales periódicos. Las variables ISO14 y ZF no presentaron autocorrelación significativa ($P > 0,05$), aunque el análisis de correlación parcial reveló una asociación significativa y positiva entre SST e ISO14 ($r = 0,54$, $P < 0,05$). La falta de periodicidad de ISO14 podría explicarse por una notable y significativa ($F_{1,25} = -3,5$, $P < 0,05$) tendencia negativa desde diciembre 1992 a mayo 1995. ZF por otra parte contiene solo componentes estocásticos.

Tabla 1. Especies del fitoplancton encontradas en la bahía de Antofagasta (estación fija), entre diciembre de 1992 y mayo de 1995. Se indica el grupo en que se asignó cada especie de acuerdo al análisis.

DIATOMEAS	GRUPO	DIATOMEAS	GRUPO
<i>Achnanthes longipes</i>	I	<i>Rhizosolenia styliformis</i>	I
<i>Asterionella glacialis</i>	I	<i>Skeletonema costatum</i>	I
<i>Bacteriastrium delicatulum</i>	I	<i>Stephanopyxis turris</i>	I
<i>Chaetoceros affinis</i>	IV	<i>Thalassiosira aestivalis</i>	I
<i>Chaetoceros compressus</i>	IV	<i>Thalassiosira aestivalis</i>	I
<i>Chaetoceros constrictus</i>	I	<i>Thalassiothrix frauenfeldii</i>	I
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	I	<i>Thalassiothrix nitzschoides</i>	I
<i>Chaetoceros danicus</i>	I	<i>Pleurosigma normanii</i>	IV
<i>Chaetoceros debilis</i>	I		
<i>Chaetoceros didymus</i>	I	DINOFLAGELADOS	GRUPO
<i>Chaetoceros furca</i>	IV	<i>Ceratium azoricum</i>	I
<i>Chaetoceros laciniosus</i>	I	<i>Ceratium dens</i>	I
<i>Chaetoceros lorenzianus</i>	I	<i>Ceratium furca</i>	I
<i>Chaetoceros peruvianus</i>	I	<i>Ceratium pentagonum</i>	I
<i>Chaetoceros teres</i>	I	<i>Ceratium trichoceros</i>	I
<i>Chaetoceros tortissimus</i>	I	<i>Ceratium tripos</i>	I
<i>Climacodium biconcavus</i>	I	<i>Ceratium divergens</i>	I
<i>Corethron criophyllum</i>	I	<i>Ceratium hexacantum</i>	I
<i>Coscinodiscus centralis</i>	I	<i>Ceratium fusus</i>	I
<i>Coscinodiscus perforatus</i>	I	<i>Ceratium pavillardii</i>	I
<i>Cylindrotheca closterium</i>	I	<i>Ceratium petersii</i>	I
<i>Detonula pumila</i>	IV	<i>Ceratium pellucidum</i>	I
<i>Dietylum brightwellii</i>	I	<i>Ceratium gravidum</i>	I
<i>Eucampia cornuta</i>	III	<i>Dinophysis caudata</i>	I
<i>Eucampia zodiacus</i>	I	<i>Dinophysis ovum</i>	I
<i>Gosleriella tropica</i>	I	<i>Diplopsalis minor</i>	I
<i>Leptocylindrus danicus</i>	II	<i>Prorocentrum micans</i>	I
<i>Nitzschia delicatissima</i>	I	<i>Protoperidinium divergens</i>	I
<i>Nitzschia longissima</i>	IV	<i>Protoperidinium pentagonum</i>	IV
<i>Nitzschia pseudoseriata</i>	I	<i>Pyrocystis pellucidum</i>	I
<i>Planktoniella sol</i>	III	<i>Pyrocystis lunula</i>	I
<i>Rhizosolenia alata</i>	I	<i>Pyrophacus horologicum</i>	I
<i>Rhizosolenia cilindrus</i>	I		
<i>Rhizosolenia fragilissima</i>	I	SILICOFLAGELADOS	CODIGO
<i>Rhizosolenia hebetata</i>	I	<i>Dictyocha fibula</i>	II
<i>Rhizosolenia imbricata</i>	I	<i>Dictyocha octonoria</i>	I
<i>Rhizosolenia stouterfothii</i>	I	<i>Dictyocha speculum</i>	I

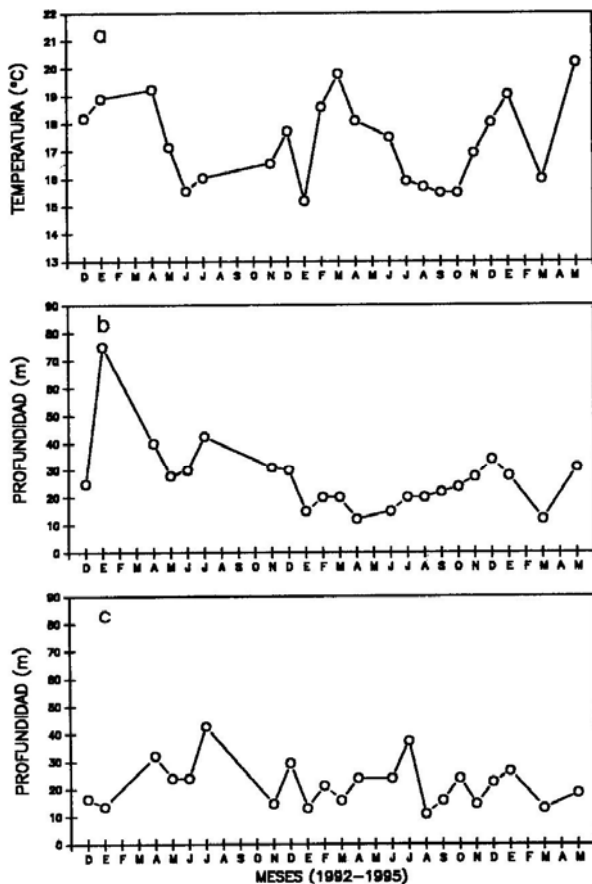


Figura 2. Variables bioceanográficas: (a) temperatura superficial del mar, (b) profundidad de la isoterma de 14 °C y (c) profundidad de la capa fótica, en bahía de Antofagasta desde diciembre 1992 a mayo de 1995 en estación fija. Los puntos indican el mes correspondiente a cada observación. Existieron algunos meses sin muestreo, así como otros que cuentan con dos observaciones.

Las variables Chla y COP se muestran en la Fig. 3 (a, b) y su estadística básica en Tabla 2. La biomasa del fitoplancton presentó una autocorrelación significativa ($r > 0,45$, $P < 0,05$) al desfase 2, sugiriendo la presencia de pulsos de biomasa del fitoplancton aproximadamente cada 2 meses. Existió una correlación significativa y negativa entre SST y Chla ($r = -0,57$, $P < 0,05$), sugiriendo que los pulsos de biomasa del fitoplancton se encuentran asociados a la presencia de masas

de aguas frías. La variable COP (Fig. 3b) solo contempla información de 10 meses, por lo cual la aplicación de análisis de series de tiempo no es confiable y es difícil extraer conclusiones acerca de ciclicidad, aunque ésta es aparente (Fig. 3b). Sus cambios se asocian positivamente con la profundidad de la zona fótica (ZF). Este resultado no es explicable y más bien puede ser considerado un artefacto estadístico, dado el bajo número de observaciones de COP.

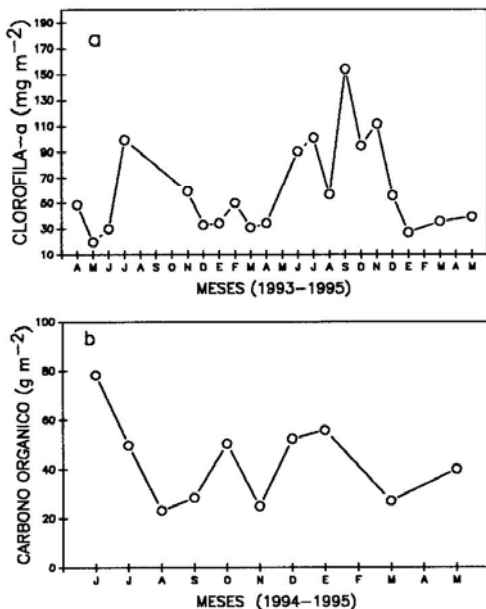


Figura 3. (a) Biomasa del fitoplancton (Clorofila a) integrada en la capa fótica y (b) carbono orgánico particulado integrado en capa fótica, en estación fija de bahía de Antofagasta. Cada punto indica el mes correspondiente de observación. Existieron algunos meses sin muestreo, así como otros que cuentan con dos observaciones.

Tabla 2. Resumen estadístico de variables bioceanográficas (ver texto para la simbología) en bahía de Antofagasta durante 1992 a 1995, en estación fija. n = número de observaciones, D.E. = desviación estandar.

Variable	n	Media	D.E.	Mínimo	Máximo
SST (°C)	26	17,23	1,518	15,19	20,70
ISO14 (m)	26	28,69	13,413	12,00	75,00
ZF (m)	26	22,44	9,970	10,84	45,52
COP (g m ⁻³)	9	43,36	18,654	23,22	78,36
Chla (mg m ⁻³)	21	61,05	40,405	8,05	155,43

ASOCIACION INTERESPECIFICA Y LA INFLUENCIA DE VARIABLES BIOCEANOGRÁFICAS.

La técnica de k-medias aplicada al conjunto de especies cuantificables (n = 34) resultó en una partición coherente de 4 grupos de especies, nominados como GI, GII, GIII y GIV respectivamente. Las especies que conforman

cada grupo se indican en la Tabla 1. El análisis de varianza indicó que, con excepción de la variable Chla, todas las otras variables tenían un efecto significativo en el agrupamiento (Tabla 3), siendo la abundancia relativa la variable que explica una mayor proporción de la varianza y luego en orden decreciente ISO14, TS y ZF.

Tabla 3. Análisis de varianza para el agrupamiento de especies del fitoplancton en función de variables bioceanográficas. F-ratio = F de Fisher, p = probabilidad, ** = significativo, *** = altamente significativo, n.s. = no significativo.

Fuente de variación	F-ratio	p	Significancia
Abundancia Relativa	46,91	<0,001	***
ISO14	13,92	<0,001	***
COP	11,38	<0,001	***
SST	7,53	<0,001	***
ZF	5,01	<0,05	**
Chla	2,46	>0,05	n.s.

La Tabla 4 muestra un resumen estadístico de las variables bioceanográficas asociadas a cada grupo. Este resumen indica por ejemplo que GIII está presente cuando la densidad del fitoplancton es baja, la isoterma de 14 °C es superficial y SST es fría, revelando una típica situación de invierno. Así mismo GIV ocurre en condiciones de alta densidad del fitoplancton, ISO14 profunda y SST cálida,

sugiriendo un ensamble de especies de condiciones de verano. GI parece similar a GIV, aunque la diferencia pueda deberse a la ocurrencia de conjunto ensamble en una mayor diversidad de condiciones. GII, por otra parte, se encuentra asociado a aquellas especies que cubren la mayor variabilidad ambiental temporal, es decir se encuentran presentes y cuantificables en todos los períodos.

Tabla 4. Grupos de especies del fitoplancton y estadística de las variables bioceanográficas asociadas (ver texto para la simbología). D.E. = desviación estandar, n = número de observaciones.

Grupo		SST (°C)	ISO14 (m)	COP (g m ⁻²)	ZF (m)	Chla (mg m ⁻²)	No.Cel. (cel. ml ⁻¹)
I	Media	17,3	28,4	39,1	19,5	63,4	47,0
	D.E.	1,64	15,50	13,25	6,70	40,81	45,26
	n	21	21	9	21	18	21
II	Media	17,2	28,7	43,4	22,4	61,1	37,7
	D.E.	1,52	13,41	18,65	9,97	40,41	43,08
	n	26	26	9	26	21	26
III	Media	16,5	19,5	64,4	23,8	92,6	34,2
	D.E.	1,41	6,36	17,80	0,00	2,97	44,07
	n	2	2	2	2	2	2
IV	Media	17,1	32,7	33,2	14,4	88,2	68,7
	D.E.	1,30	18,41	12,81	1,39	52,62	57,18
	n	9	9	4	8	6	9

La distribución temporal de los grupos fitoplanctónicos, en términos de abundancia relativa, se muestran en la Fig. 4. En esta gráfica se revela la alternancia estacional de los grupos y su asociación a condiciones ambientales. GI muestra su alta frecuencia de ocurrencia para todo el período, GII está siempre presente, GIII se caracteriza

por su ocurrencia ocasional durante los meses de invierno (junio a septiembre), mientras que GIV presenta una mayor frecuencia de ocurrencia durante períodos de verano (noviembre a marzo). Estos patrones de ocurrencia temporal son consistentes con los criterios de agrupamiento obtenidos mediante la técnica de K-medias.

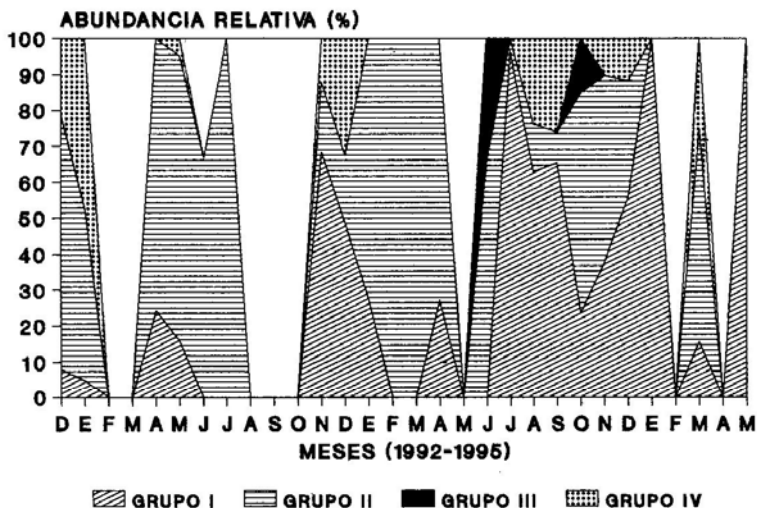


Figura 4. Especies del fitoplancton de la bahía de Antofagasta en estación fija para el período 1992-1995. Las especies se han clasificado en 4 grupos distintivos (I a IV) de acuerdo a las condiciones bioceanográficas predominantes durante su ocurrencia. Se aplicó el método de agrupamiento K-medias.

Los valores de F en la Tabla 3, indican que las variables físicas ISO14 y SST influyen la conformación de grupos en un mayor grado que las variables ZF y COP. Por otra parte, para ISO14 y SST se cuenta con un mayor número de datos (diciembre 1992 a mayo 1995), cubriendo una mayor variabilidad temporal (Fig. 2). Sobre estos criterios se analizó la influencia de la varianza de SST e ISO14 en la conformación de grupos distintivos. El análisis de k-medias en función

de la varianza de ISO14 y SST resultó en 2 grupos distintivos. La varianza de ISO14 es altamente significativa, no así la varianza de SST, y es notable la influencia de la varianza e ISO14 en la conformación de estos grupos (Tabla 5). Debe enfatizarse que este agrupamiento refleja el grado de ocurrencia de las especies frente a condiciones variables. Los grupos de especies resultantes y la varianza asociada de ISO14 se muestran en la Tabla 6.

Tabla 5. Análisis de varianza para el agrupamiento de especies del fitoplancton en función de las varianzas de las variables SST e ISO14. F-ratio = F de Fisher, P= probabilidad, *** = altamente significativo, n.s. = no significativo.

Fuente de variación	F-ratio	P	Significancia
Varianza de ISO14	149,19	<0,001	***
Varianza de SST	2,11	>0,05	n.s

Tabla 6. Conformación de 2 grupos (I y II) de especies del fitoplancton sobre la base de la varianza en SST e ISO14. La varianza de ISO14 resultó significativa.

GRUPO	Varianza ISO14	Especies
I	380,21	<i>Chaetoceros</i> spp., <i>Detonula pumila</i> <i>Protoperdinium pentagonum</i>
II	179,91	Resto de especies en Tabla 2

DISCUSION

La asociación entre SST y la profundidad de la termoclina (ISO14) es esperable, en la medida en que el calentamiento o enfriamiento superficial (por cambios térmicos o advección horizontal), determinan la estratificación de la columna de agua, con consecuentes fluctuaciones en la profundidad de la capa de mezcla. No obstante la no correlación observada sugiere una influencia importante por parte del reemplazo de masas de aguas superficiales, es así como la notable profundización de la termoclina a fines de diciembre (Fig. 2) puede estar asociada a la persistencia de la masa de agua cálida derivada de "El Niño" 1991-92, el cual tuvo su máxima expresión en la zona durante los meses de abril y mayo de 1992 (Rodríguez *et al.* 1992).

El ciclo de biomasa del fitoplancton, por otra parte, presenta pulsos máximos durante la primavera y el otoño, con notables bajas durante el verano y correlacionados negativamente con SST. Estos resultados sugieren que la producción se asocia con la presencia de masas de agua frías, reafirmando la noción de que el ciclo productivo en el área

se encuentra sujeto a procesos de surgencia costera (Navea & Miranda 1980), la cual se intensifica durante la primavera (Rodríguez *et al.* 1991).

La composición del fitoplancton presente en la bahía de Antofagasta desde 1992 a 1995 no difiere de aquella señalada por Avaria *et al.* (1982) y Avaria & Muñoz (1983). Sin embargo las especies de dinoflagelados identificadas en la bahía no son tan numerosas como aquellas citadas por Avaria & Muñoz (1985) aún cuando éstas fueron establecidas para una zona más amplia.

La comprensión de los factores que controlan cambios espacio-temporales en la composición específica del fitoplancton ha sido de interés científico durante mucho tiempo (Platt & Rao 1970, Margalef 1978, Smayda 1980, Levasseur *et al.* 1984). Levasseur *et al.* (op.cit.) demostraron efectos combinados de variables físicas en el control de sucesiones del fitoplancton. Sin embargo una sucesión real se define en términos de reemplazo temporal de especies, mientras que el patrón observado puede resultar de una combinación entre una sucesión de especies y el efecto advectivo y

mezcla de masas de aguas. En tal sentido se ha preferido el uso del término "progresión de especies" (Smayda *op.cit.*). De cualquier manera, en una escala estacional las condiciones ambientales integradas en el tiempo propiciarán la prevalencia de determinados conjuntos de especies (Evans 1988). En tal sentido, adquiere relevancia la estructura física de la columna de agua, referida a estratificación, profundidad de la capa de mezcla y el gradiente de luz (Sverdrup 1953). Otros autores han asignado una mayor significancia a la disponibilidad de nutrientes específicos (Morel *et al.* 1991), o bien a sus proporciones relativas (Tilman 1985). Tales hipótesis se sustentan en previas teorías referidas a la competencia por nutrientes específicos (Tilman 1982), en condiciones de limitación de nutrientes. Tales situaciones son potenciales en zonas de alta latitud (Sommer 1993) y se desconoce a qué nivel la limitación de nutrientes podría ser relevante en un área costera de surgencia intermitente a través del año, en la zona subtropical.

Nuestros resultados, aún cuando son extraídos desde patrones en una escala temporal superior a aquellos esperados para los tiempos generacionales y de recambio poblacional de especies del fitoplancton, revelan la influencia de factores físicos en la conformación de conjuntos distintivos, o al menos sugieren la existencia de condiciones físicas que promueven el desarrollo de especies distintivas. En tal contexto, el Grupo I representa el conjunto más numeroso de especies típicas de "blooms" primaverales, los cuales se extienden o se presentan ocasional

mente en la época de otoño (Fig. 4). El Grupo II, compuesto por las especies *L. danicus* y *D. fibula*, una diatomea y un silicoflagelado respectivamente, se presenta durante todo el período de muestreo. Este Grupo no define condiciones ambientales particulares, sino más bien cubre la variabilidad ambiental de período de muestreo. En contraposición, el Grupo III conformado por las diatomeas *E. cornuta* y *P. sol*, presenta una muy baja frecuencia de ocurrencia y caracteriza aguas muy frías y de alta actividad de mezcla (Tabla 4), éstas se podrían catalogar como especies ocasionales de invierno. Por otra parte, el Grupo IV, conformado por 5 diatomeas y 1 dinoflagelado (Tabla 2), se caracteriza por su ocurrencia en una condición de alta estratificación y una capa fótica estrecha, revelando un conjunto de especies de verano. Tales apreciaciones son coincidentes con los patrones de ocurrencia temporal de los grupos de especies que se muestran en la Fig. 4.

La existencia de grupos distintivos en función de la varianza en la profundidad de la isoterma de 14 °C (Tabla 6), entrega mayor evidencia que revela la importancia de la estructura física de la columna de agua, permitiendo la prevalencia de algunas especies sobre otras. Aún cuando Sverdrup (1953) desarrolló su modelo para explicar el ciclo productivo del fitoplancton, parece ser que la interacción entre capa fótica y capa de mezcla también ejerce un control del desarrollo de los distintos conjuntos de especies, como se ha insinuado en sistemas lacustres (Sommer 1993), así como el grado de estabilidad, o inestabilidad ambiental (Margalef 1978).

AGRADECIMIENTOS

Este estudio se ha realizado con el financiamiento aportado por la Dirección de Investigación de la Universidad de Antofagasta, a través del Proyecto PEI-C013 otorgado a Rubén Escribano. Se agradece al Dr. Carlos Guerra por su apoyo para los muestreos en L/C Puri Haalar, a la Gobernación Marítima de Antofagasta por el uso de la Lancha Rano Kau y a varios estudiantes. Dos revisores anónimos mejoraron sustancialmente la versión final del artículo.

LITERATURA CITADA

- Avaria, S. 1965. Diatomeas y silicoflagelados de la bahía de Valparaíso. *Revista de Biología Marina, Valparaíso*, 12 (1-3): 61-119.
- Avaria, S., Muñoz, P. & E. Uribe. 1982. Composición y biomasa del fitoplancton del norte de Chile en Diciembre de 1980 (Operación Oceanográfica, MARCHILE XI - ERFEN II). *Ciencia y Tecnología del Mar, CONA* 6: 5 - 36.
- Avaria, S. & P. Muñoz. 1983. Composición y biomasa del fitoplancton marino del norte de Chile en Mayo de 1981 (Operación Oceanográfica MARCHILE XII - ERFEN III). *Ciencia y Tecnología del Mar, CONA* 7: 109 - 140.
- Avaria, S. & P. Muñoz. 1985. Efecto del fenómeno de " El Niño " sobre el fitoplancton marino de Chile en Diciembre de 1982 (Operación Oceanográfica Marchile XIV-ERFEN V). *Ciencia y Tecnología del Mar, CONA* 9: 3 - 30.
- Barber, R.T. & F.P. Chavez. 1983. Biological consequences of El Niño. *Science* 222: 1203-1210.
- Barber, R.T. & R.L. Smith. 1981. Coastal upwelling ecosystems. In: Longhurst A.R. (Ed.). *Analysis of Marine Ecosystems*. Academic Press London, p.31-68.
- Curl, H. 1959. The phytoplankton of Apalachee bay and the north-eastern gulf of Mexico. *Publications of the Institute of Marine Science University of Texas* 6: 277 - 320.
- Cushing, D.H. 1981. Temporal variability in production systems. In: Longhursts A.R. (Ed.). *Analysis of Marine Ecosystems*. Academic Press, N.Y. p.443-472.
- Evans, G.R. 1988. A framework for discussing seasonal succession and coexistence of phytoplakton species. *Limnology and Oceanography* 33:1027-1036
- Hendey, I. 1964. An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V: Bacillariophyceae (Diatoms). *Fishery investigations Series IV, London*, 31 p., plates I - XLV.
- Koch, P. & P. Rivera. 1988. Taxonomía y Morfología de cinco especies de *Chaetoceros* Ehrenberg (subgénero *Hyalochaete* Gran) de las aguas costeras de Chile. *Ciencia y Tecnología del Mar, CONA* 12: 109 - 135.
- Levasseur, M., Theriault, J.C. & L. Legendre. 1984. Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. *Marine Ecology Progress Series* 19: 211-222.
- Mann, K.H. & J.R.N. Lazier. 1991. *Dynamics of Marine Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Inc. Oxford.
- Margalef, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* 1: 493-510.
- Marín, V., Rodríguez, L., Vallejo, L., Fuenteseca, J. & E. Oyarce. 1993. Efectos de la surgencia costera sobre la productividad primaria primaveral de bahía Mejillones del Sur (Antofagasta, Chile). *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 479 - 491.
- Meyer, R. 1970. Algunas observaciones sobre las muestras de fitoplancton recolectadas en la Operación Oceanográfica "MARCHILE V", Febrero - Marzo 1967. *Investigaciones Marinas* 1: 71-92.
- Morel, F.M.M., Hudson, R.J.M. and N.Price. 1991. Limitation of productivity by trace metals in the sea. *Limnology and Oceanography* 36:1742-1755.
- Muñoz, P. 1985. Revisión taxonómica de los dinoflagelados de Chile. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 21 (1): 31-60.

- Navea, E. & O. Miranda. 1980. Ciclo anual de las condiciones oceanográficas en Mejillones del Sur (Chile). *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 17: 97-133.
- Platt, T. & D.V.S. Rao. 1970. Energy flow and species diversity in marine phytoplankton blooms. *Nature*, 227: 1059-1060.
- Rivera, P. 1968. Sinopsis de las diatomeas de la bahía de Concepción, Chile. *Gayana (Botánica)* 18: 1 - 112.
- 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: 1-386.
- Rivera, P. 1985. Diatomeas y silicoflagelados: Investigaciones taxonómicas realizadas en Chile y problemas existentes. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 21 (1): 9 - 30.
- Robles, F., Ulloa, A. y J. Pineda. 1975. Analysis of two ERTS photographs as possible indicators of coastal upwelling in northern Chile, pp.119-148. En J.C. Valle (Ed.). *International Symposium Coastal Upwelling, Proceedings Universidad del Norte*.
- Rodríguez, L. 1976. Marea roja en el norte de Chile. *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural* 243-244: 6 - 8.
- Rodríguez, L. 1978. "Marea Roja" en la bahía San Jorge. Antofagasta, Chile. *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural* 266: 6 - 8.
- Rodríguez, L. 1985. Revisión del fenómeno de marea roja en Chile. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 21: 173 - 197.
- Rodríguez, L. 1987. Observaciones sobre fitoplancton y temperatura superficial en la bahía San Jorge, Antofagasta, Chile. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 23: 1 - 29.
- Rodríguez, L. & O. Zárate. 1985. Nuevas observaciones sobre "Mareas rojas" en la bahía San Jorge, Antofagasta, Chile. *Estudios Oceanológicos* 4: 81 - 85.
- Rodríguez, L., Zárate, O. & E. Oyarce. 1986. Producción primaria del fitoplancton y su relación con la temperatura, oxígeno, nutrientes y salinidad en la bahía de Mejillones del Sur. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 22 (1): 75 - 96.
- Rodríguez, L., Marín, V., Fariás, M. & E. Oyarce. 1991. Identification of an upwelling zone by remote sensing and *in situ* measurements. Mejillones del Sur Bay (Antofagasta - Chile). *Scientia Marina* 55 (3): 467-473.
- Rodríguez, L., Escribano, R. & M. Oliva. 1992. Variación temporal de la termoclina y especies planctónicas, verano-otoño 1992 en bahía San Jorge, Antofagasta. Abstract XII Jornadas de Ciencias de Mar, IFOP, Santiago, Chile.
- Saunders, R. & D. Glenn. 1969. Diatoms. *Memoirs of the Hourglass Cruises*. Florida Department of Natural Resources. Marine Research Laboratory 1: 1 - 119.
- Smayda, T. 1980. Phytoplankton species succession. En: Morris, I. (ed). *The phycological ecology of phytoplankton*. Blackwell Scientific publications. London 7: 493 - 570.
- Sommer, U. 1993. Phytoplankton competition in Plubsee: A field test of the resource-ratio hypothesis. *Limnology and Oceanography* 38: 838-845.
- Steidinger, R. & J. Williams. 1970. Dinoflagellates. *Memoirs of the Hourglass cruises*. Florida Department of Natural Resources. Marine Research Laboratory 2: 1 - 251.
- Strickland, J. & T.R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bulletin of Fisheries and Research Board of Canada* 167: 1-130.

- Sverdrup, H.U. 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. Conseil pour l'exploration de la mer 18: 287-295.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton, USA, 489 pp.
- Tilman, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. American Naturalist 125: 827-852.
- Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommung der quantitativen phytoplankton methodik. Mitteilungen Internationale Vereinigung Limnologie 9: 1 -38.
- Wilkinson 1990. SYSTAT: The system for statistics. Evanston, IL:SYSTAT, Inc. 468 pp.
- Wood, F. 1954. Dinoflagellates in the Australian region. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 5: 171 - 351.