

Fluctuación diaria del fitoplancton en la capa superficial del océano durante la primavera de 1997 en el norte de Chile (20°18'S):

II. Composición específica y abundancia celular

Daily fluctuation of phytoplankton in the upper layer of the ocean during the spring of 1997 in the north of Chile (20°18'S): II. Specific composition and cellular abundance

Edgardo Santander, Liliana Herrera y Carlos Merino

*Universidad Arturo Prat, Departamento de Ciencias del Mar, Casilla 121, Iquique, Chile
esantan@cec.unap.cl*

Resumen.- Se analiza la respuesta de la comunidad microfitoplanctónica a los cambios en la estructura física y química producidos por un evento de surgencia sobre una escala diaria. La época en la cual se realizó el estudio coincidió con la presencia de "El Niño" 1997-1998, pero los resultados no evidenciaron una condición anómala asociada a dicho evento. Los valores del índice de surgencia permitieron dividir el período de estudio en dos fases, la primera, entre el 26 de agosto y el 7 de septiembre, cuando las magnitudes de los eventos estuvieron centradas en los $1.000 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$, y la segunda entre el 9 y el 17 de septiembre, cuando los valores superaron los $2.000 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$. La estructura comunitaria del microfitoplancton estuvo fuertemente acoplada a las fluctuaciones físicas y químicas ocasionadas por la variabilidad de los eventos de surgencia. Durante la primera fase hubo una predominancia absoluta de *Thalassiosira subtilis* (Ostenfeld) Gran emend. Hasle, la cual contribuyó con un 82,8% al total de las abundancias celulares, resultando en una comunidad con un carácter monoespecífico. La declinación y desaparición de *T. subtilis* estuvieron relacionadas con un cambio en las condiciones oceanográficas de la capa superficial, producido por la intensificación de la surgencia. En la segunda fase, la diversidad se incrementó en directa relación con un cambio en la componente específica de la comunidad fitoplanctónica, que condujo a la dominancia de *Detonula pumila* (Cleve) Grunow y *Leptocylindrus danicus* Cleve. La salinidad resultó ser la variable que influyó significativamente la estructura comunitaria observada.

Palabras clave: Variabilidad diaria, surgencia, diatomeas, océano Pacífico.

Abstract.- The response of the microphytoplanktonic community to the physical and chemical changes during an upwelling event is analyzed on a daily scale. The study coincided with the "El Niño" 1997-1998 presence, but the results did not show the anomalous condition associated with this event. The Upwelling Index values allowed us to divide the study period in two phases, the first one, from August 26 to September 7, when the events magnitudes were about $1,000 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$, and the second from September 9 through 17, when the values were higher than $2,000 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$. The microphytoplanktonic community structure was strongly coupled with the physical and chemical fluctuations caused by the variability of the upwelling events. During the first phase, *Thalassiosira subtilis* (Ostenfeld) Gran emend. Hasle was absolutely dominant, contributing 82.8% to the total cellular abundance, resulting in a community with a monospecific character. The decline and disappearance of *T. subtilis* was related to a change in the oceanographic conditions of the superficial layer, produced by the change in the upwelling intensity. In the second phase, the diversity increased in direct relation to a change in the specific composition of the microphytoplanktonic community, which led to *Detonula pumila* and *Leptocylindrus danicus* dominance. Salinity was the variable that significantly affected the observed community structure.

Key words: Daily variability, upwelling, diatoms, Pacific Ocean.

Introducción

La descripción de los patrones de distribución espacial y temporal de la abundancia y diversidad de las comunidades, y el análisis de los procesos y mecanismos que pueden estructurarlos, corresponde a

una meta importante en la ecología marina (Brazeiro 1999). En el norte de Chile, la escasez de este tipo de información ha conducido a caracterizarla como una región carente de historia en investigación en ecología marina, tanto en el contexto de ambientes litorales

(Camus & Andrade 1999), como en los ambientes pelágicos.

Los estudios acerca de la ecología del fitoplancton realizados en el norte de Chile (Avaria *et al.* 1982; Avaria & Muñoz 1983; Avaria & Muñoz 1985; Avaria & Muñoz 1987; Rodríguez *et al.* 1986; Rodríguez *et al.* 1991; Rodríguez *et al.* 1996; Herrera & Labbé 1990; Herrera & Merino 1990), son coincidentes en señalar que la dinámica de la comunidad microfitoroplanctónica está controlada por el grupo de las diatomeas y, en segundo lugar, por el de los dinoflagelados, los que pueden llegar a dominar principalmente en períodos cálidos. La ocurrencia casi permanente de procesos de surgencia, constituye la respuesta al éxito de las diatomeas, ya que estos eventos generan condiciones que favorecen el desarrollo óptimo de este grupo. Esta información coincide con aquella proveniente de trabajos realizados en la zona central de Chile, donde se ha demostrado largamente que la comunidad fitoplanctónica es dominada por diversas poblaciones de diatomeas, especialmente en la época de surgencia, con una mayor ocurrencia de dinoflagelados durante el verano (Avaria 1971, Alvial & Avaria 1982, Avaria & Muñoz 1982, Avaria *et al.* 1989).

La influencia de la surgencia sobre la estructura oceanográfica del norte, ha quedado de manifiesto por el predominio del Agua Ecuatorial Subsuperficial (AESS), caracterizada por bajos contenidos de oxígeno, alta concentración de nutrientes y temperaturas más bajas (Robles *et al.* 1976; Bernal *et al.* 1983), cuya "intrusión" modifica las propiedades físicas y químicas de la capa superficial del océano que modulan a las comunidades que allí habitan. El principal control que tienen las comunidades fitoplanctónicas en regiones de surgencia proviene del ambiente físico (control "bottom-up"), lo que permite observar un escenario caracterizado por altos niveles de producción primaria, asociado a una disminución en la diversidad específica de la comunidad (Margalef 1978).

Estos antecedentes que han permitido caracterizar la comunidad fitoplanctónica del norte de Chile en función de las características oceanográficas de la zona, han estado enmarcados dentro de un contexto espacial y temporal de macro- y mesoescala (Rodríguez *et al.* 1996), lo que se ha traducido en la carencia de información en escalas más pequeñas. Bajo este marco, estudios acerca de los cambios en la estructura comunitaria en escalas diarias, ligados a la evolución de un evento de surgencia no existen en la zona.

En Iquique (20°14'S), los eventos de surgencia ocurren a lo largo de todo el año, con una mayor intensidad durante el período primavera-verano y menor durante otoño-invierno. Esta señal es detectada también

sobre una escala diaria, en la cual se observan además, fluctuaciones determinadas por las variaciones en la intensidad del viento (Fuenzalida 1990). Hutchings *et al.* (1995) han señalado que aún en localidades caracterizadas por una surgencia casi permanente, ocurren variaciones considerables en el forzamiento del viento en escalas de días a semanas, las que se traducen en pulsos irregulares de nutrientes a la zona eufótica. A estas condiciones, el microfitoroplancton responde con proliferaciones ("blooms") erráticas, de diferentes especies, más que de una manera ordenada a lo largo de un proceso sucesional.

De acuerdo con lo anterior, el objetivo de este trabajo es explorar la respuesta de la comunidad microfitoroplanctónica frente a la variabilidad diaria de un evento de surgencia, analizando los cambios en la componente específica y abundancias celulares en función de las fluctuaciones en el ambiente físico y químico.

Materiales y Métodos

El muestreo se llevó a cabo en la zona costera de Iquique, entre Punta Cavancha (20°14'S) y Bajo Molle (20°18'S), donde se establecieron dos transectas paralelas a la costa con tres estaciones en cada una de ellas, separadas una milla latitudinalmente y dos millas longitudinalmente (Fig. 1). Cada punto fue visitado diariamente entre el 26 de agosto y el 17 de septiembre de 1997. Para el análisis de la componente específica de la comunidad fitoplanctónica, se obtuvieron muestras mediante arrastres verticales y horizontales utilizando redes de 37 y 62 μm de abertura de malla respectivamente. Por medio de botellas Niskin se tomaron muestras de agua desde las profundidades de 5, 10 y 25 m, para estimar la concentración de nitrato, fosfato y clorofila-a, de acuerdo a Parsons *et al.* (1984), y para el recuento de células, que se realizó de acuerdo al método de Utermöhl (1958). La temperatura, salinidad y densidad se registraron con un CTD Sea Bird 19. Se calculó un índice de estratificación a través de la frecuencia de Brünt-Väisälä (FB-V), y el índice de surgencia fue estimado de acuerdo a Bakun (1973), con datos de velocidad del viento obtenidos en el aeropuerto Diego Aracena, ubicado a 45 km al sur de la ciudad de Iquique.

La información relativa a la composición específica y abundancia celular fitoplanctónica, fue ordenada en una matriz de datos brutos. Se estimó la disimilitud entre las diferentes estaciones por medio del índice de distancia de Bray-Curtis (Fields *et al.* 1982). La matriz resultante fue analizada desde la perspectiva del modo Q y resumida a través de un escalamiento multidimensional no métrico. Una vez delineados los grupos, se estimaron diferencias significativas entre las variables físicas y químicas, a través de un análisis de varianza de Kruskal-Wallis

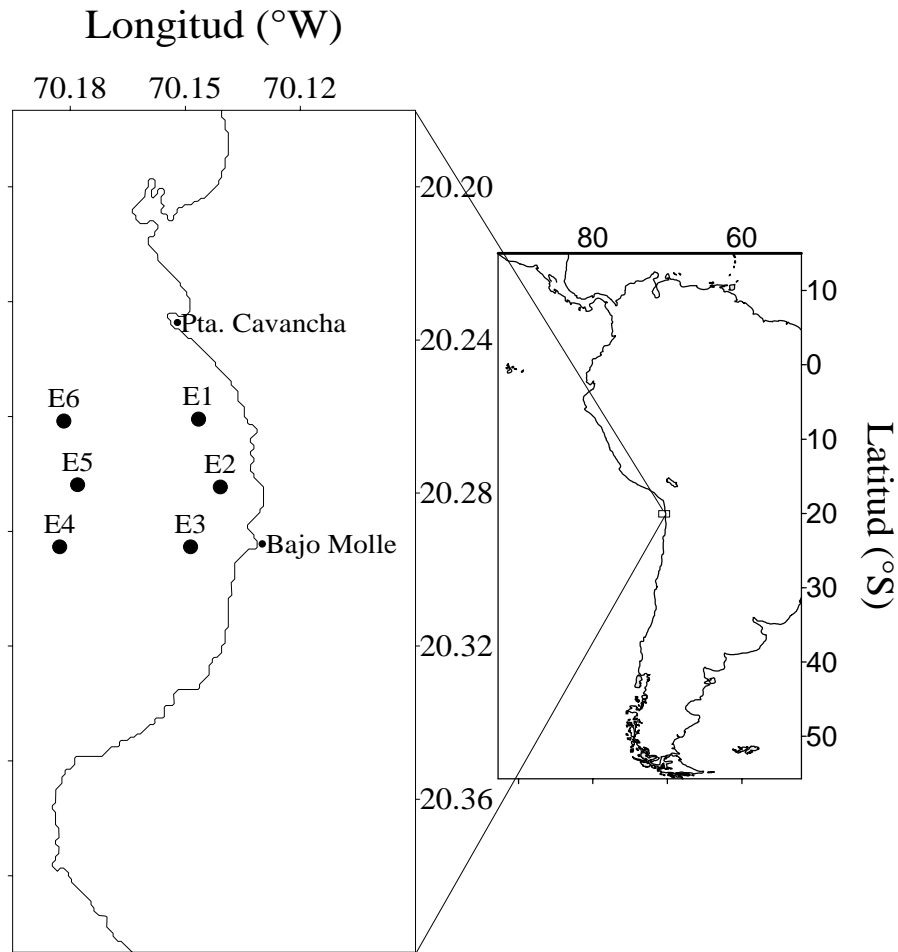


Figura 1
 Mapa del área de estudio mostrando las estaciones de muestreo
 Map of the study area showing the sampling stations

(Zar 1994), asumiendo que la variable que mostró diferencias significativas entre los grupos tuvo una mayor probabilidad de ser la responsable de la formación de ellos. Se analizaron los cambios en la estructura comunitaria utilizando el índice de diversidad de Shannon (Brower *et al.* 1998).

Resultados

El análisis de las condiciones oceanográficas físicas y químicas durante el período de muestreo ha sido detallado en Santander *et al.* (2001).

El microfitoplancton se caracterizó por el dominio cualitativo del grupo de las diatomeas, que presentó un número de 39 especies sobre 19 de dinoflagelados y de 2 silicoflagelados. Las Tablas 1 y 2 muestran la lista de especies identificadas durante el período de muestreo. La dominancia de las diatomeas se reflejó también en los

recuentos celulares, sobre el 99% de las células contadas correspondieron a especies de diatomeas. Las abundancias celulares fluctuaron entre $2,08 \times 10^3$ y $1,15 \times 10^6$ cél l⁻¹ (Fig. 2) detectándose las más altas magnitudes entre el 26 de agosto y el 2 de septiembre. En este período la especie *Thalassiosira subtilis* contribuyó con un 82,8% al total de células, seguida por *Detonula pumila* con un 6,6% y *Leptocylindrus danicus* con un 5,8%. El resto de las especies no sobrepasaron el 1% del total. A partir del 3 de septiembre y hasta el final del período de estudio, las abundancias celulares disminuyeron a valores inferiores a $2,0 \times 10^3$ cél l⁻¹. *T. subtilis* comenzó gradualmente a desaparecer (Fig. 3), y a partir del 9 de septiembre fue reemplazada por *D. pumila* y *L. danicus*, quienes dominaron entre el 11 y 17 de septiembre, pero sin alcanzar los niveles de abundancia observados en *T. subtilis* (Figs. 4 y 5).

Tabla 1

Lista de diatomeas identificadas durante el período de estudio

List of diatoms identified during the study period

DIATOMEAS

<i>Asterionella glacialis</i>	Castracane
<i>Bacteriastrum delicatulum</i>	Cleve
<i>Biddulphia longicruris</i>	Greville
<i>Biddulphia mobiliensis</i>	Bailey
<i>Cerataulina pelagica</i>	(Cleve) Hendey
<i>Chaetoceros affinis</i>	Lauder
<i>Chaetoceros brevis</i>	Schütt
<i>Chaetoceros cinctus</i>	Gran
<i>Chaetoceros coarctatus</i>	Lauder
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	Cleve
<i>Chaetoceros decipiens</i>	Cleve
<i>Chaetoceros didymus</i>	Ehrenberg
<i>Chaetoceros eibeinii</i>	Grunow
<i>Chaetoceros lauderi</i>	Ralfs
<i>Chaetoceros lorenzianus</i>	Grunow
<i>Chaetoceros socialis</i>	Lauder
<i>Corethron criophilum</i>	Castracane
<i>Coscinodiscus centralis</i>	Ehrenberg
<i>Coscinodiscus curvatulus</i>	Grunow
<i>Coscinodiscus janischii</i>	Schmidt
<i>Coscinodiscus perforatus</i>	Ehrenberg
<i>Dactylosolen fragilissimum</i>	Bergon
<i>Detonula pumila</i>	(Cleve) Grunow
<i>Ditylum brightwellii</i>	(West) Grunow
<i>Eucampia cornuta</i>	Ehrenberg
<i>Eucampia zodiacus</i>	Ehrenberg
<i>Guinardia flaccida</i>	(Castracane) Pérágallo
<i>Guinardia stouterfothii</i>	(Pérágallo) Sundström
<i>Hemiaulus hauckii</i>	Grunow
<i>Hemiaulus sinensis</i>	Greville
<i>Leptocylindrus danicus</i>	Cleve
<i>Lithodesmium undulatum</i>	Cleve
<i>Nitzschia pacifica</i>	Hasle
<i>Nitzschia pungens</i>	Hasle
<i>Nitzschia seriata</i>	Hasle
<i>Planktoniella sol</i>	(Wall) Schütt
<i>Proboscia alata</i>	(Brightwell) Sundström
<i>Pseudoeunotia doliolus</i>	(Wallich) Grunow
<i>Pseudosolenia calcar avis</i>	(Shulze) Sundström
<i>Rhizosolenia acuminata</i>	(Pérágallo) Pérágallo
<i>Rhizosolenia bergonii</i>	Pérágallo
<i>Rhizosolenia imbricata</i>	Brightwell
<i>Rhizosolenia imbricata v. minuta</i>	var. Nova
<i>Rhizosolenia robusta</i>	Norman
<i>Rhizosolenia styliformis</i>	Brightwell
<i>Stephanopyxis turris</i>	(Greville et Hunott) Ralfs
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	Grunow
<i>Thalassiosira decipiens</i>	(Grunow) Jörgensen
<i>Thalassiosira rotula</i>	Meunier
<i>Thalassiosira subtilis</i>	(Ostenf.) Gran emend. Hasle

Tabla 2

Lista de dinoflagelados y silicoflagelados identificados durante el período de estudio

List of dinoflagellates and silicoflagellates identified during the study period

DINOFLAGELADOS

<i>Ceratium azoricum</i>	Cleve
<i>Ceratium belone</i>	Cleve
<i>Ceratium breve var. parallelum</i>	(Schmidt) Jörgensen
<i>Ceratium candelabrum</i>	(Ehr.) Stein
<i>Ceratium deflexum</i>	(Kofoid) Jörgensen
<i>Ceratium furca var. berghii</i>	Lemmermann
<i>Ceratium furca var. eugrammum</i>	(Ehr.) Schiller
<i>Ceratium fusus var. seta</i>	(Ehr.) Sournia
<i>Ceratium gibberum var. dispar</i>	(Pouchet) Sournia
<i>Ceratium inflatum</i>	(Kofoid) Jörgensen
<i>Ceratium macroceros var. gallicum</i>	(Kofoid) Sournia
<i>Ceratium massiliense</i>	(Gourret) Jörgensen
<i>Ceratium pentagonum var. tenerum</i>	Jörgensen
<i>Ceratium pulchellum form. dalmaticum</i>	(Böhm) Schiller
<i>Ceratium ranipes var. palmatum</i>	(Schröder) Cleve
<i>Ceratium trichoceros</i>	(Ehr.) Kofoid
<i>Ceratium tripos var. poncticum</i>	Jörgensen
<i>Ceratium tripos var. pulchellum</i>	(Schröder) López
<i>Ceratium tripos form. tripodoides</i>	(Jörgensen) Paulsen
<i>Dinophysis acuminata</i>	Clarpared et Lachmann
<i>Dinophysis caudata</i>	Sarille-Kent
<i>Dinophysis ovum</i>	Schütt
<i>Dinophysis parvulum</i>	(Schütt) Jorgensen
<i>Dinophysis tripos</i>	Gourret
<i>Diplopsalis lenticula</i>	Bergh
<i>Diplopsalis minor</i>	(Paulsen) Silva
<i>Gonyaulax polygramma</i>	Stein
<i>Protoperidinium claudicans</i>	(Paulsen) Balech
<i>Protoperidinium conicum</i>	(Gran) Balech
<i>Protoperidinium curtipes</i>	(Jörgensen) Balech
<i>Protoperidinium depressum</i>	(Bailey) Balech
<i>Protoperidinium divergens</i>	(Ehr.) Balech
<i>Protoperidinium grande</i>	(Kofoid) Balech
<i>Protoperidinium leonis</i>	(Pavillard) Balech
<i>Protoperidinium oceanicum</i>	(Vanhöffen) Balech
<i>Protoperidinium pedunculatum</i>	(Schütt) Balech
<i>Protoperidinium pellucidum</i>	(Schütt) Balech

SILICOFLAGELADOS

<i>Distephanus speculum var. octonaria</i>	(Ehr.) Jörgensen
--	------------------

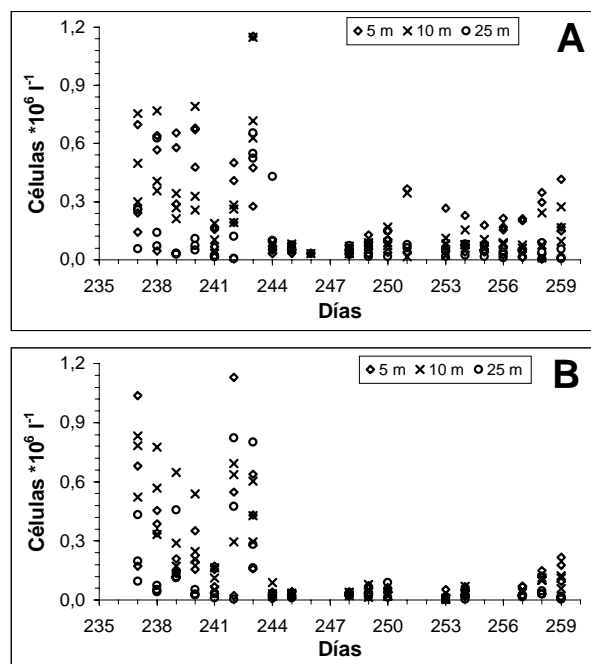


Figura 2

Cambios temporales en la abundancia celular del microfitoplancton (cél l^{-1}) durante el período de estudio.

A, estaciones ubicadas a 1 nm; B, estaciones ubicadas a 3 nm

Temporal changes in microphytoplankton cellular abundance (cel l^{-1}) during the study period.

A, stations located at 1 nm; B, stations located at 3 nm

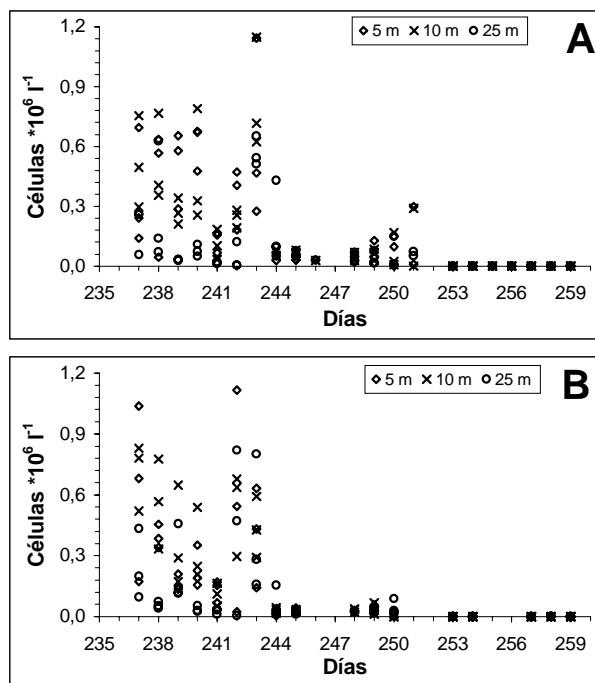


Figura 3

Cambios temporales de la abundancia celular (cél l^{-1}) de *Thalassiosira subtilis*.

A, estaciones ubicadas a 1 nm; B, estaciones ubicadas a 3 nm

Temporal changes of *Thalassiosira subtilis* cellular abundance (cel l^{-1}).

A, stations located at 1 nm; B, stations located at 3 nm

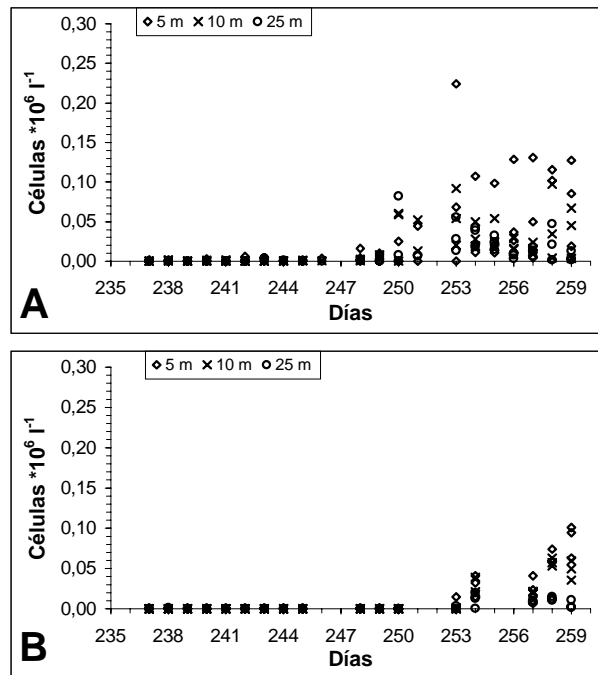


Figura 4

Cambios temporales de la abundancia celular (cél l⁻¹) de *Detonula pumila*.

A, estaciones ubicadas a 1 nm; B, estaciones ubicadas a 3 nm
Temporal changes of *Detonula pumila* cellular abundance (cel l⁻¹).

A, stations located at 1 nm; B, stations located at 3 nm

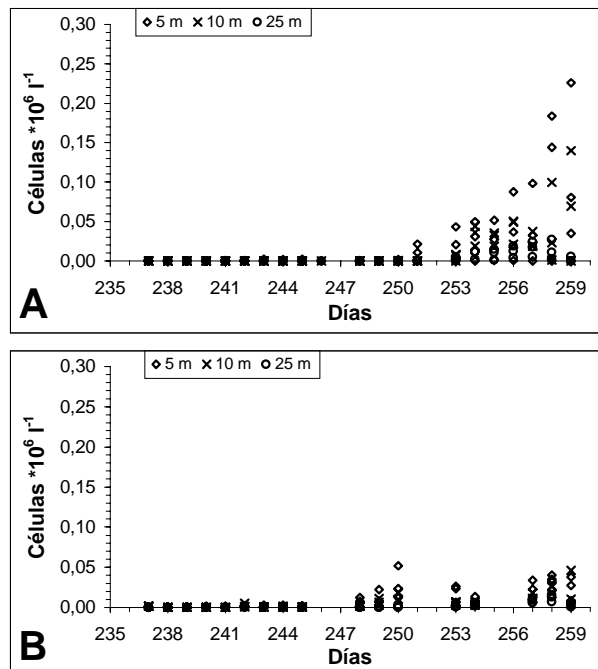


Figura 5

Cambios temporales de la abundancia celular (cél l⁻¹) de *Leptocylindrus danicus*.

A, estaciones ubicadas a 1 nm; B, estaciones ubicadas a 3 nm
Temporal changes of *Leptocylindrus danicus* cellular abundance (cel l⁻¹).

A, stations located at 1 nm; B, stations located at 3 nm

Concordante con lo anterior, el ordenamiento reveló la existencia de una comunidad estructurada temporalmente en dos grupos. El Grupo I (GI) incluyó el período comprendido entre el inicio del muestreo y el 9 de septiembre, y en el Grupo II (GII) se concentraron los días desde el 11 al 17 de septiembre (Fig. 6). La forma en que el ordenamiento estructuró a la comunidad fitoplanctónica fue coincidente con la evolución de la diversidad (Fig. 7). Claramente se demuestra que el GI fue el de menor diversidad y más alta abundancia celular, donde *T. subtilis* fue el fitoplancton dominante. El GII coincidió con el período de abundancias inferiores y de una mayor diversidad. Desde el punto de vista de la biomasa fitoplanctónica el GII presentó una mayor concentración de clorofila-a, situación corroborada por la presencia de un

parche de alto valores, pero que no se correspondió con el número total de células.

Al contrastar las variables ambientales se detectó que sólo la salinidad mostró diferencias estadísticamente significativas entre los grupos. En la Tabla 3 se puede observar que en las seis estaciones, a pesar de tener una estructura comunitaria similar, los factores que potencialmente influenciaron en la formación de los grupos fueron diferentes. La consistencia de estos grupos se vio reforzada por los resultados del análisis de varianza, los cuales en la estación 1, por ejemplo, mostraron diferencias estadísticamente significativas (KW= 11,81; $P = 0,001$).

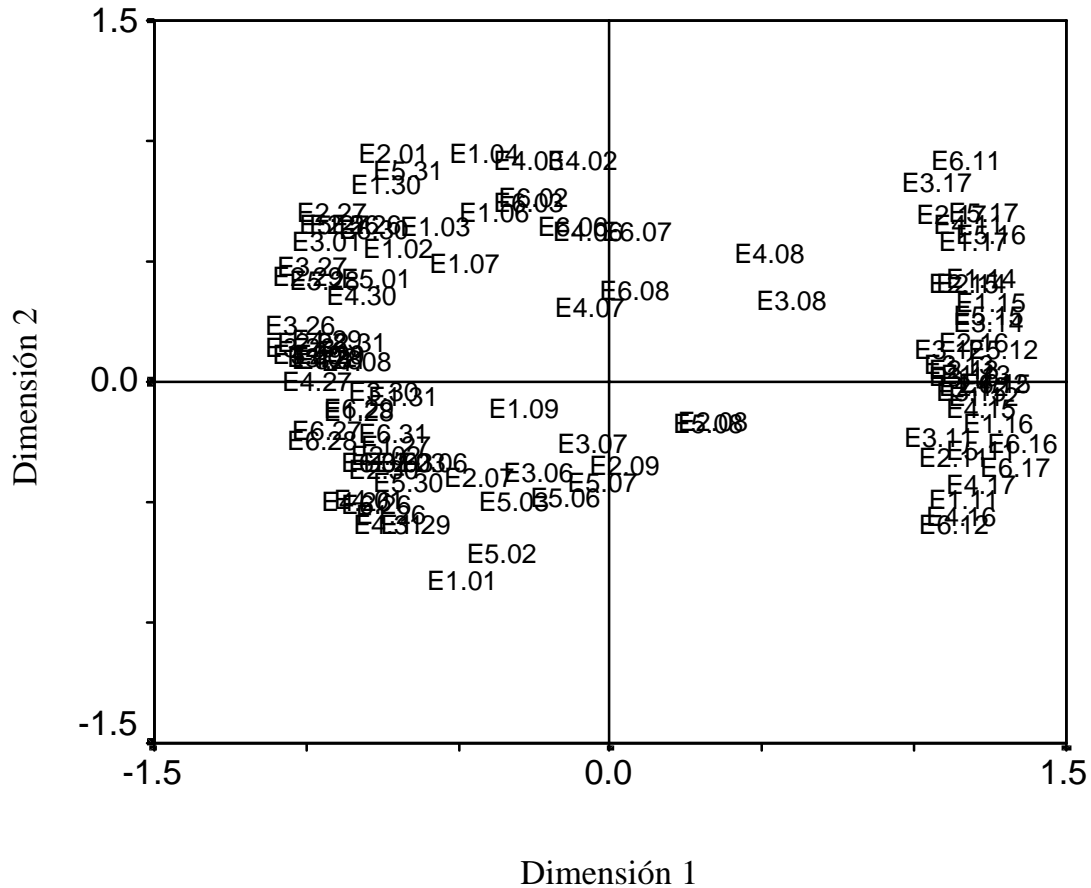


Figura 6

Distribución de las estaciones en un espacio bidimensional resultante del análisis de escalamiento multidimensional no métrico

Distribution of sampling stations in a bidimensional space resulting of non-metric multidimensional scaling analysis

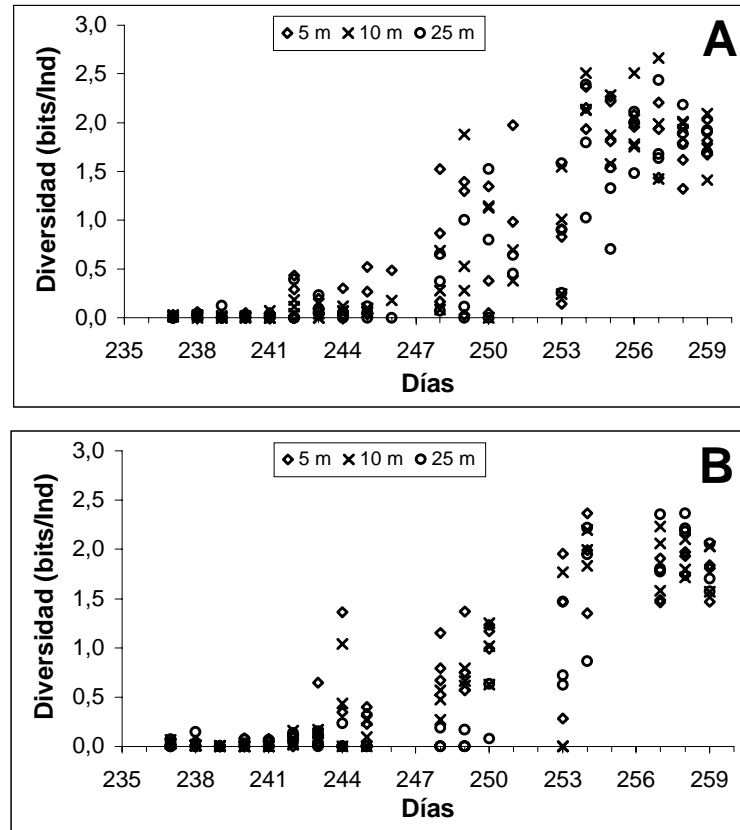


Figura 7

Fluctuación temporal de la diversidad del microfitoplancton. A, estaciones ubicadas a 1 nm; B, estaciones ubicadas a 3 nm
 Temporal fluctuation of the microphytoplanktonic diversity. A, stations located at 1 nm; B, stations located at 3 nm

Tabla 3

Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis (KW). Se incluyen sólo aquellos resultados que mostraron diferencias significativas. Sal, salinidad (psu); NO₃, nitrato (μM); PO₄, fosfato (μM); FB-V, frecuencia de Brunt-Väisälä (s⁻¹)
 Kruskal-Wallis Test results (KW). Only those results with significant differences are showed. Sal, salinity (psu); NO₃, nitrate (μM); PO₄, phosphate (μM); FB-V, Brunt-Väisälä frequency (s⁻¹)

	Variable	KW	P
Estación 1	Sal	6,861	0,009
	NO ₃	5,179	0,023
	PO ₄	3,835	0,049
Estación 2	Sal	9,016	0,003
	FB-V	7,547	0,006
Estación 3	Sal	9,800	0,012
	FB-V	6,208	0,013
Estación 4	Sal	8,077	0,004
	NO ₃	5,444	0,020
Estación 5	Sal	8,077	0,004
Estación 6	Sal	8,077	0,004

Discusión y Conclusiones

Durante la realización de los muestreos, el área de estudio se encontraba bajo la influencia de EN 97-98, sin embargo, considerando las características de la comunidad microfitoplanctónica, es posible inferir que el escenario ambiental imperante estuvo más cerca de lo normal que modulado por el evento EN 97-98 (Santander *et al.* 2001). La dominancia de las diatomeas, en número de especies y abundancias celulares, constituye la característica típica de una comunidad de ambientes de surgencia costera en mares templados (Avaria *et al.* 1989; Bode & Fernández 1992), además, la componente específica detectada es parte habitual del microfitoplancton de la zona norte de Chile (Rodríguez *et al.* 1986; Herrera & Labbé 1990; Herrera & Merino 1992; Rodríguez *et al.* 1996).

Bajo la perspectiva de la estructura física, la capa superficial estuvo sometida a la coacción de pulsos acoplados de viento, de manera que, por un período de 15 días, se observó el desarrollo continuo de eventos de surgencia (Fig. 8) con ausencia de una fase de relajación (Santander *et al.* 2001). La variable que mejor representó la modificación de la capa superficial del océano fue la salinidad (Fig. 9). El comienzo del estudio estuvo caracterizado por salinidades cercanas a 35,3 psu, para ir gradualmente disminuyendo a niveles cercanos a 34,9 psu. Este gradiente habría estado asociado a la intrusión de

aguas subsuperficiales originadas en la mezcla del Agua Subantártica (ASSA) y Agua Ecuatorial Subsuperficial (AESS), afectando al Agua Subtropical (AST) que mostró los rangos mínimos informados para este tipo de agua (Bernal *et al.* 1983; Strub *et al.* 1998; Escribano & Hidalgo 2000). Avaria & Muñoz (1987) han señalado que la dominancia de diatomeas, junto con mayores concentraciones celulares, se encuentran relacionadas a aguas de tipo AESS, mientras que la dominancia de dinoflagelados, se asocia con menores abundancias, y con aguas de tipo AST.

La estructura específica de la comunidad estuvo definida por la presencia de *Thalassiosira subtilis*, la especie más importante de todo el período de estudio. Entre las cualidades más sobresalientes de ella destaca el hecho que sus células (de un tamaño promedio de 20 μm) se encuentran embebidas en un mucílago, formando grandes agrupaciones. Hutchings *et al.* (1995) han señalado que las diatomeas que forman cadenas o colonias, con rangos de tamaño entre 5 y 30 μm , pueden tener una mayor habilidad para explotar escenarios de surgencia costera, ya que mantienen una alta eficiencia en términos de captación de luz, incorporación de nutrientes y crecimiento, dado que cada célula conserva su individualidad viéndose favorecida por una mayor relación superficie/volumen.

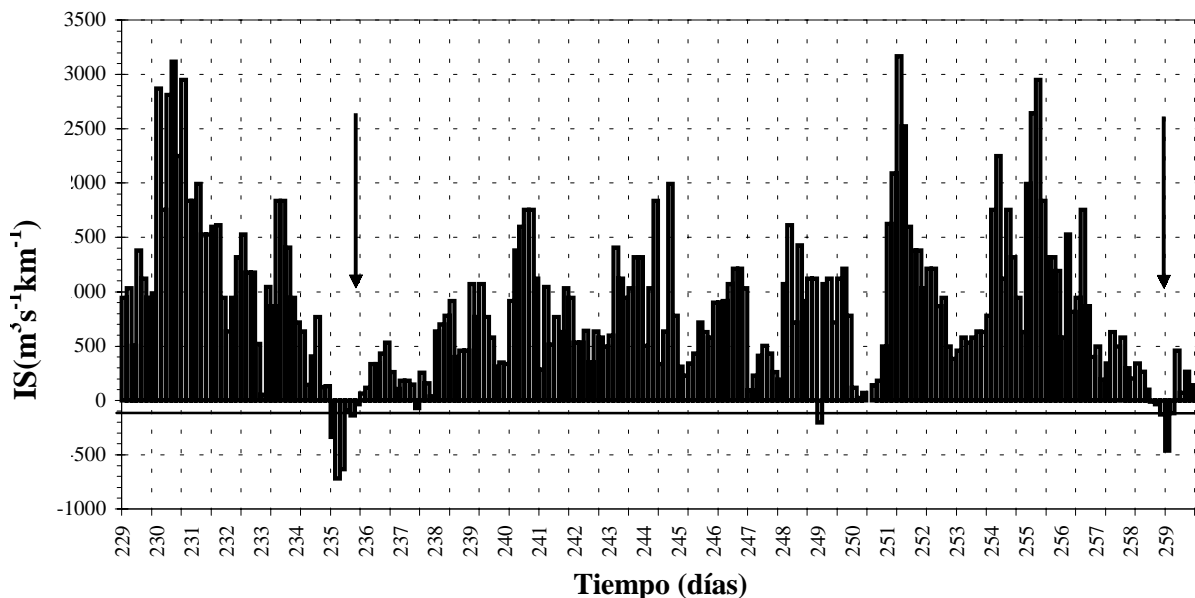


Figura 8
Promedio diario del índice de surgencia entre el 17 de agosto y el 20 de septiembre de 1997.
Las flechas indican el comienzo y el final del período de estudio

Daily mean upwelling index between August 17 and September 20, 1997.
 Arrows show the beginning and the ending of the study period

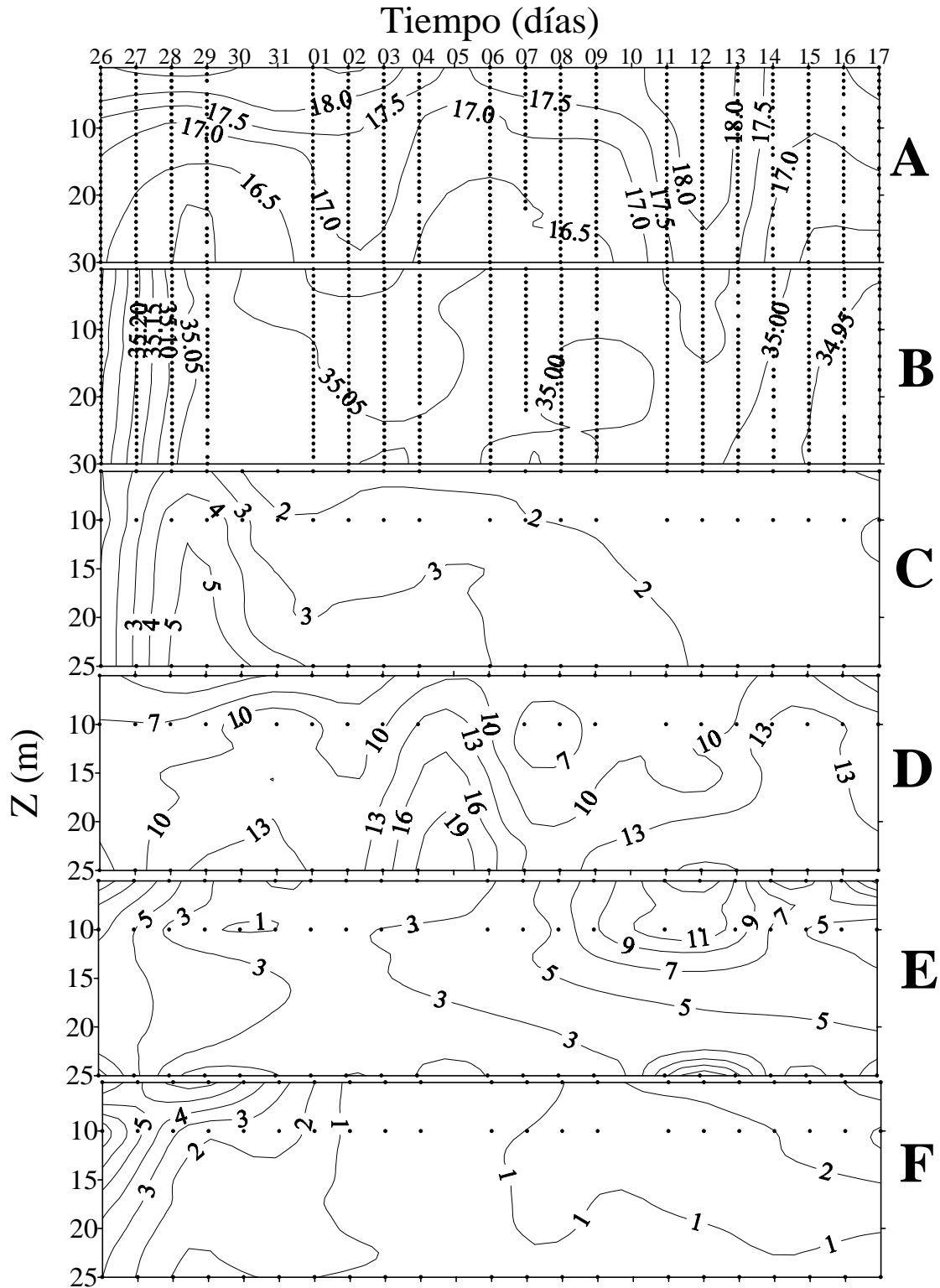


Figura 9

Distribución vertical en la estación 1 de:

A, temperatura ($^{\circ}\text{C}$); B, salinidad (psu); C, fosfato (μM); D, nitrato (μM); E, clorofila-a ($\mu\text{g/l}^{-1}$) y F, abundancia celular (cel/l^{-1})

Vertical distribution in the station 1 of:

A, temperature ($^{\circ}\text{C}$); B, salinity (psu); C, phosphate ($\mu\text{g/l}^{-1}$); D, nitrate (μM); E, chlorophyll-a ($\mu\text{g/l}^{-1}$) and F, cellular abundance (cel/l^{-1})

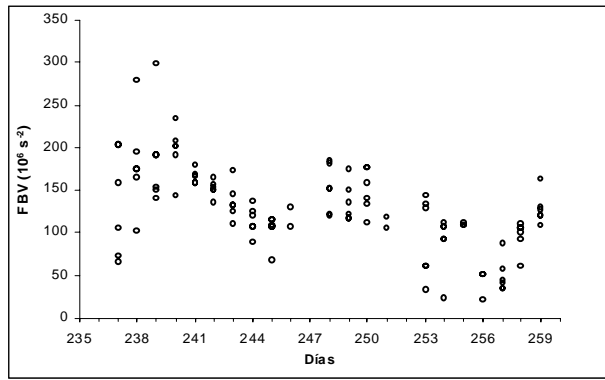


Figura 10

Cambios temporales en la frecuencia de Brunt-Väisälä (s^{-1})
Temporal changes in the Brunt-Väisälä frequency (s^{-1})

Tres aspectos llaman la atención respecto de *T. subtilis*. El primero es que sus máximas abundancias coincidieron con valores del índice de surgencia (IS) que superaron levemente los $1.000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, el segundo se refiere a que su presencia tuvo el carácter de una proliferación monoespecífica, y el tercer aspecto tiene que ver con su declinación y desaparición, que estuvo relacionada a un cambio abrupto en las condiciones oceanográficas de la capa superficial.

Diversos autores han señalado que la declinación o relajación de la surgencia, más el aumento de la estabilidad de la columna de agua, favorecen el desarrollo de cambios en la estructura comunitaria del fitoplancton (*e. g.* sucesión), persistiendo al final de un evento especies con menor requerimiento nutritivo y capaces de vencer el hundimiento, tales como dinoflagelados y grandes diatomeas (Guillard & Kilham 1977; Alviaj & Avaria 1981, 1982). La Fig. 10 muestra la evolución del índice de estratificación, el cual disminuyó en la medida que evolucionó el evento de surgencia, revelando que los mayores valores se observaron al inicio del período de estudio, coincidente con las mayores abundancias de *T. subtilis*, así como también, en los últimos días de este estudio, coincidente con un aumento del número de células asociadas a un mayor crecimiento de *D. pumila* y *L. danicus*. Esta situación concuerda con lo señalado por Marín & Olivares (1999), quienes determinan que la productividad primaria en bahía Mejillones está influida por la disponibilidad de nitrato y por la estabilidad de la columna de agua. Se debe destacar que la señal del IS reveló que los muestreos fueron iniciados después de la ocurrencia de un fuerte evento que tuvo una persistencia de siete días aproximadamente, al cual le siguió una fase de relajación de tres días (Fig. 8). Este evento de gran magnitud fue el que condicionó la estructura física, química y biológica observada en la primera parte del período de estudio. Así, las máximas abundancias

celulares y mayor estabilidad detectadas serían el resultado de una relajación que, dada la inercia del sistema, permitió observar sus consecuencias al comienzo de este estudio.

Las condiciones del florecimiento monoespecífico de *T. subtilis* podrían ser explicadas, por una parte, considerando la supresión competitiva de los demás componentes ante su habilidad de explotar eficientemente el ambiente. De acuerdo con Hafner *et al.* (1980), en sistemas altamente dinámicos, y por breves períodos de tiempo, un factor importante es la adaptabilidad de las especies, de manera que diferentes conjuntos específicos de la comunidad residente, alcanzarán sus máximas tasas de crecimiento en momentos también específicos. Así, los patrones de distribución espacial y temporal no serían el reflejo del conjunto de la comunidad fitoplanctónica, sino que de ciertas poblaciones que responden a fluctuaciones en determinados factores ambientales (Moore 2001). Además, al menos desde el punto de vista teórico, la competencia por tres o más recursos puede generar fluctuaciones caóticas en la abundancia de las especies, de tal manera que bajo condiciones de no equilibrio un sistema puede mantener la coexistencia de muchas especies (Huisman & Weissing 1999; Huisman *et al.* 2001).

El cambio hacia los últimos días del período de estudio, en los cuales la estructura de la comunidad se caracterizó por el dominio de dos especies (*Detonula pumila* y *Leptocilindrus danicus*), menores abundancias celulares y mayores valores de diversidad, fue coincidente con una variación en la intensidad del IS. Cada estructura definida por el análisis de ordenación permaneció entre 14 y 12 días respectivamente, lo cual concuerda con lo encontrado por González *et al.* (1987) para la región de Talcahuano. De esta manera, los cambios observados en la composición de especies y diversidad estuvieron en función de la estructura espacial y temporal del ambiente y, como lo plantean Anderies & Beisner (2000), también serían dependientes de la historia de vida de la comunidad.

Asociado a lo anterior, se detectó el paso de una onda atrapada a la costa, visualizada por la profundización de la isoterma de 18°C (Fig. 9A). La presencia de esta onda que modificó las propiedades físicas y químicas de la capa superficial del océano, coincidió con la desaparición de *T. subtilis* del área de estudio. El paso de estas ondas es un evento normal de los márgenes orientales del océano, y son fuente de perturbación para el sistema, generando variabilidad en una escala temporal de tres a diez días (Hill *et al.* 1998).

El hecho que la salinidad haya sido la variable que mostró las fluctuaciones más significativas, permite sugerir que la modificación en la estructura de la

comunidad fitoplanctónica se asociaría a un cambio en las masas de agua subsuperficiales que alimentan la surgencia costera, como ha sido demostrado para California y el norte de Africa (Estrada & Blasco 1978; Blasco *et al.* 1981). De manera que se debe tener presente que cambios secuenciales en la comunidad microfitoplanctónica dependerán, por un lado, de condiciones ambientales adecuadas y, por otro lado, de las poblaciones que se encuentren disponibles geográficamente. Al respecto, Hutchings *et al.* (1995) plantean que en cortas escalas de tiempo, la distribución de la biomasa y las características de la comunidad estarán principalmente determinadas por una eventual mezcla de las poblaciones fitoplanctónicas que transporta el agua aflorada ("seeding") y aquellas que se encuentran en la zona fótica.

La evidencia presentada demuestra que la estructura comunitaria cambió completamente en un lapso de 12 días o a través de sucesivos eventos de surgencia, según su frecuencia e intensidad. Las implicancias para los demás niveles de la trama trófica de la zona pueden ser varias, destacando principalmente aquellas referidas a los predadores, cuya variabilidad estaría asociada a la del microfitoplancton. Con todo, resulta claro que estudios del fitoplancton en escalas diarias, constituyen un paso necesario conducente a la comprensión de la dinámica de esta comunidad y de los factores que la regulan y determinan las características de los ecosistemas pelágicos, en especial en áreas de surgencia permanente.

Agradecimientos

Los autores desean expresar sus agradecimientos a la Dirección de Investigación de la Universidad Arturo Prat por financiamiento otorgado para la realización del estudio, al Sr. José Pineda por las facilidades otorgadas para el análisis de muestras y utilización del Laboratorio de Oceanografía Química, y al Sr. Rosalino Fuenzalida por la ayuda y comentarios en el manejo y análisis de la data física. Esta investigación fue financiada por la Dirección de Investigaciones de la Universidad Arturo Prat, a través del Proyecto DI:377-97.

Literatura citada

Anderies J & B Beisner. 2000. Fluctuating environments and phytoplankton community structure: a stochastic model. *American Naturalist* 155: 556-569.

Alvial A & S Avaria. 1981. Proliferación de primavera del fitoplancton en la bahía de Valparaíso. I. Condiciones meteorológicas y oceanográficas. *Revista de Biología Marina* 17(2): 197-227.

Alvial A & S Avaria. 1982. Proliferación de primavera del fitoplancton en la bahía de Valparaíso. II. Dinámica de las comunidades. *Revista de Biología Marina* 18(1): 1-52.

Avaria S. 1971. Variaciones mensuales cualitativas del fitoplancton de la bahía de Valparaíso de julio 1963 a julio 1966. *Revista de Biología Marina*, 14(3): 15-43.

Avaria S, P Muñoz & 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* 6: 5-36.

Avaria S & P Muñoz. 1983. Composición y biomasa del fitoplancton del norte de Chile en mayo de 1981 (Operación Oceanográfica MARCHILE XII-ERFEN III). *Ciencia y Tecnología del Mar* 7: 109-140.

Avaria S & P Muñoz. 1985. Efectos del fenómeno "El Niño" sobre el fitoplancton marino del norte de Chile en diciembre de 1982. *Ciencia y Tecnología del Mar* 9: 3-30.

Avaria S & P Muñoz. 1987. Effects of the 1982-1982 El Niño on the marine phytoplankton off northern Chile. *Journal of Geophysical Research* 92: 14369-14382.

Avaria S, S Palma, H Sievers & N Silva. 1989. Revisión sobre aspectos oceanográficos físicos, químicos y planctológicos de la bahía de Valparaíso y áreas adyacentes. *Biología Pesquera* 18: 67-96.

Bakun A. 1973. Coastal upwelling indices, west coast of North America, 1946-71. National Oceanic and Atmospheric Administration. Technical Report 671, 103 pp.

Bernal P, F Robles & O Rojas. 1983. Variabilidad física y biológica de la región meridional del sistema de corrientes Chile-Perú. En: Sharp G & J Csirke (eds). Actas de consultas de expertos para examinar los cambios en la abundancia y composición por especies de recursos de peces neríticos. *FAC Informes de Pesca* (291) 3: 683-711. San José, Costa Rica.

Blasco D, M Estrada & B Jones. 1981. Short time variability of phytoplankton populations in upwelling region – the example of northwest Africa. En: Richards FA (ed) *Coastal upwelling*. pp. 473-495. American Geophysical Union, Washington, DC.

Bode A & E Fernandez. 1992. Influence of water column stability on phytoplankton size and biomass succession patterns in the Central Cantabrian Sea (Bay of Biscay). *Journal of Plankton Research* 14 (6): 885-902.

Brower J, J Zar & C Von Ende. 1998. *General Ecology*. 273 pp. 4ª ed, McGraw-Hill, Boston.

Camus P & Y Andrade. 1999. Diversidad de comunidades intermareales rocosas del norte de Chile y el efecto potencial de la surgencia costera. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 389-410.

- Escribano R & P Hidalgo. 2001.** Circulación inducida por el viento en bahía de Antofagasta, norte de Chile (23° S). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 36 (1): 43-60.
- Field J, K Clarke & R Warwick. 1982.** A practical strategy for analysis of multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series* 8: 37-52.
- Fuenzalida R. 1990.** Variabilidad temporal de un Índice de Surgencia para la zona de Iquique (Lat. 20°S). *Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Serie Ciencias del Mar* 1: 37-47.
- González H, P Bernal & 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.
- Guillard R & P Kilham. 1977.** The ecology of marine planktonic diatoms. En: Werner D (ed). *The Biology of Diatoms*. pp. 372-469. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hafner G, G Harris & M Jarai. 1980.** Physical variability and phytoplankton communities. III: Vertical structure in phytoplankton populations. *Archiv für Hydrobiologie* 89(3): 363-381.
- Hambrigh K & T Zohary. 2000.** Phytoplankton species diversity control through competitive exclusion and physical disturbances. *Limnology and Oceanography* 45(1): 110-122.
- Herrera L & A Labbé. 1990.** Análisis cualitativo de muestras de fitoplancton colectadas entre Arica (18°28'S) e Iquique (20°25'S) en noviembre de 1985. *Investigaciones Científicas y Tecnológicas Serie Ciencias del Mar* 1: 90-96.
- Herrera L & C Merino. 1992.** Composición específica y abundancia relativa del fitoplancton marino del norte de Chile en 1989. *Investigaciones Científicas y Tecnológicas Serie Ciencias del Mar* 2: 31-55.
- Hill A, B Hickey, F Shillington, P Strub, K Brink, E Barton & A Thomas. 1998.** Eastern ocean boundaries coastal segment (E). En: Robinson AR & KH Brink (eds) *The Sea*, 11: 29-67. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Huisman J & F Weissing. 1999.** Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* 402: 407-412.
- Huisman J, A Johansson, E Folmer & F Weissing. 2001.** Towards a solution of the plankton paradox: the importance of physiology and life history. *Ecology Letters* 4: 408-411.
- Hutchings L, G Pitcher, T Probyn & G Bailey. 1995.** The chemical and biological consequences of coastal upwelling. En: Summerhayes CP, KC Emers, MV Angel, RL Smith & B Zeitzchel (eds) *Upwelling in the ocean modern process and ancient records*. pp. 65-81. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Margalef R. 1978.** What is an upwelling ecosystem? En: Boje R & Tomszak (eds) *Upwelling ecosystems*. pp. 12-14. Springer-Verlag, Heidelberg, Nueva York.
- Marín V & G Olivares. 1999.** Estacionalidad de la productividad primaria en bahía Mejillones del Sur (Chile): una aproximación proceso funcional. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 629-641.
- Moore P. 2001.** A never-ending story. *Nature* 409: 565.
- Parsons T, Y Maita & C Lalli. 1984.** *A Manual of chemical and biological methods for seawater analysis*. 173 pp. Pergamon Press, Oxford.
- Robles F, E Alarcón & A Ulloa. 1976.** Las masas de agua en la región norte de Chile y sus variaciones en un período frío (1967) y en períodos cálidos (1969, 1971-1973). En: Reunión de trabajo sobre el fenómeno conocido como "El Niño", *FAO Informe de Pesca* 185: 94-196. Guayaquil, Ecuador.
- Rodríguez L, O Zárate & 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* 22(1): 75-96.
- Rodríguez L, R Escribano, G Grone, C Iribarren & H Castro. 1996.** Ecología del fitoplancton en la bahía de Antofagasta (23°S), Chile. 1996. *Revista de Biología Marina* 31(2): 65-80.
- Santander E, L Herrera & J Pizarro. 2001.** Fluctuación diaria del fitoplancton en la capa superficial del océano durante la primavera de 1997 en el norte de Chile (20°18'S): I. Biomasa pigmentaria. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 36 (2): 151-163.
- Strub P, J Mesías, V Montecinos, J Rutllant & S Salinas. 1998.** Coastal ocean circulation off western south America 1998 Eastern ocean boundaries coastal segment (E). En: Robinson AR & KH Brink (eds) *The Sea*, 11: 273-313. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Zar J. 1984.** *Biostatistical Analysis*. 718 pp. Prentice-Hall, Inc., Nueva Jersey.