

UCH-FC
DOC-EBE
P.227
C1



**ESTUDIO DE LA DINÁMICA DEL
MICROFITOPLANCTON DE LOS FIORDOS AUSTRALES
MEDIANTE MODELACIÓN NUMÉRICA: EFECTOS DE
LOS CAMBIOS EN LA PROPORCIÓN NITRÓGENO
ORGÁNICO/ NITRÓGENO INORGÁNICO.**

Tesis

**Entregada a La
Universidad De Chile
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos
Para Optar Al Grado De**

**Doctor en Ciencias con Mención en Ecología y
Biología Evolutiva**

Facultad de Ciencias

Por

MARÍA ALEJANDRA PAREDES CID

2013

**Director de Tesis:
Profesor Victor H. Marín**

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE



INFORME DE APROBACION

TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por la candidata.

María Alejandra Paredes Cid

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día Lunes 6 de mayo del 2013.

Director de Tesis:

Profesor Victor H. Marín

A handwritten signature in black ink, appearing to be "V. Marín", written over a dotted line.

Comisión de Evaluación de la Tesis

Prof. Vivian Montecino

.....

Prof. Ramiro Bustamante

.....

Prof. Pablo Marquet

.....

A large, complex handwritten signature in blue ink, written over multiple dotted lines. The signature is highly stylized and difficult to decipher.



A mi madre, hermana y sobrinos.



BIOGRAFÍA



María Alejandra Paredes Cid. Nací en Victoria en 1970. Desde el colegio me sentí atraída por las ciencias y visualicé mi futuro con delantal blanco e intentando comprender el mundo. Estudié Biología Marina en la Universidad de Valparaíso, donde me interesé por la ficología y la ecología. Durante mi paso por el departamento de Ecología en la Pontificia Universidad Católica de Chile, como ayudante de laboratorio y realizando las más diversas tareas, descubrí mi necesidad imperiosa de profundizar mis estudios, razón por la cual cursé el Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva de la Universidad de Chile. Además, recientemente realicé el Doctorado en Ciencias m/ Ecología y Biología Evolutiva en la Universidad de Chile. Durante este periodo, transité por las macroalgas y microalgas; la biología reproductiva, celular, la ecología de poblaciones, comunidades y ecosistemas; utilizando variadas técnicas que van desde microscopía electrónica hasta modelación ecológica.

En la actualidad, me defino como ecóloga del fitoplancton de ecosistemas costeros estuarinos.

Mi pago a la sociedad ha sido enseñar lo que sé a estudiantes de enseñanza básica, media y profesores a través de diferentes estrategias y proyectos. Todo esto, lo que he hecho y sigo haciendo, ha llenado mi espíritu de satisfacciones y alegrías; aunque ahora uso muy poco el delantal blanco y aún no comprendo mucho al mundo.

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis fue financiada por la Beca CONICYT para estudios de doctorado y la beca CONICYT de término de tesis.

Agradezco al Dr. Victor H. Marín, director de esta tesis por creer en mi proyecto y por confiar en que yo podría llevarlo a cabo. Además agradezco su apoyo, consejos y enseñanzas. A la Dra. Luisa Delgado por sus amables sugerencias.

A mi comisión: Profesora Vivian Montecino, Dr. Ramiro Bustamante y Dr. Pablo Marquet.

Al Instituto de Fomento Pesquero y al Dr. Leonardo Guzmán por facilitar la base de datos de Magallanes.

Además agradezco el apoyo de todos mis compañeros de laboratorio de modelación ecológica; especialmente a Antonio, Marcela, Pamela, Fernanda, Jimena, Gabriela, Marilyn, Stephanie, Carlos, Karlita. También agradezco el cariño de Junior y la compañía de Nemo. Todos colaboraron y cada quien sabe cómo.

A quienes sacrificaron su tiempo y energía tantas veces; apoyando, escuchando, leyendo, opinando, acompañando, aconsejando, trabajando, festejando, riendo, tolerando, animando... mis amigos: Diego, José Luis, Carolina, Caren, Juan Pablo, Jimena, Christian, Paola y Gloria. Gracias a muchas otras personas que contribuyeron desinteresadamente al desarrollo de esta tesis.

Agradezco infinitamente a mi mamá Sonia, a mi hermana Jessica y a mis sobrinos Franco y Felipe, quienes no necesitaron entender por qué hice esto, solo me apoyaron

por cariño y con mucha paciencia. A mi querido Alex, que juega en su ruedita mientras yo amanezco trabajando en esta tesis.

INDICE DE MATERIAS

DEDICATORIA	II
BIOGRAFÍA	III
AGRADECIMIENTOS	IV
INDICE DE MATERIAS	V
LISTA DE TABLAS	VIII
LISTA DE FIGURAS	XIII
RESUMEN	XIX
ABSTRACT	XXI
1.- INTRODUCCIÓN	1
1.1.- Diatomeas y dinoflagelados como grupos funcionales.....	1
1.2.- La teoría de competencia por recursos de Tilman.....	6
1.3.- Competencia por recursos entre diatomeas y dinoflagelados.....	11
1.4.- Efecto de las variables abióticas e interacciones biológicas sobre las dinámicas de diatomeas y dinoflagelados.....	13
1.5.- La eutrofización y el nitrógeno en los fiordos australes de Chile.....	16
1.6.- La modelación como una herramienta de análisis y síntesis.....	17
1.7.- Planteamiento de objetivos, hipótesis y predicciones.....	19
1.7.1 Hipótesis.....	19
1.7.2.- Predicciones.....	20
1.7.3.- Objetivos.....	20
1.7.1.1.- Objetivo general.....	20
1.7.1.2.- Objetivos específicos.....	21
2.- MÉTODOS	22
2.1.-Origen de los datos y series de tiempo en Magallanes.....	22
2.2.- Modelo conceptual.....	22

2.3.- Estructura del modelo.....	24
2.4.- Método de integración.....	27
2.5.- Condiciones iniciales del modelo.....	27
2.6.- Formulación y parametrización del modelo.....	28
2.6.1.- Diatomeas.....	28
2.6.2.- Dinoflagelados.....	32
2.6.3.- Quistes de dinoflagelados.....	33
2.6.4.- Zooplancton.....	34
2.6.5.- Nutrientes (NO ₃ ⁻ , PO ₄ ⁻³ , NH ₄ ⁺ , Si(OH) ₄).....	35
2.6.6.- Temperatura y salinidad.....	39
2.6.7.- Intensidad de la luz.....	41
2.6.8.- Tasas de crecimiento poblacional bruta (μ).....	43
2.7.- Validación del modelo.....	44
2.8.- Análisis de sensibilidad.....	47
2.9.- Cálculo de las tasas de crecimiento poblacional neta (r).....	48
2.10.- Escenarios de modelación.....	49
3.- RESULTADOS.....	56
3.1.- RESULTADOS METODOLOGICOS.....	56
3.1.1.- Dinámicas de las variables de estado del modelo base.....	56
3.1.1.1.- Diatomeas y dinoflagelados.....	56
3.1.1.2.- Quistes de dinoflagelados.....	58
3.1.1.3.- Zooplancton.....	59
3.1.1.4.- Nutrientes (NO ₃ ⁻ , PO ₄ ⁻³ , NH ₄ ⁺ , Si(OH) ₄).....	60
3.1.2.- Validación del modelo base con datos de Puerto Zenteno. (IFOP).....	66
3.1.2.1.- Diatomeas y dinoflagelados.....	66

3.1.2.2.- Zooplancton.....	69
3.1.2.3.- Nutrientes (NO_3^- , PO_4^{+3} , NH_4^+ , $\text{Si}(\text{OH})_4$).....	70
3.1.3.- Análisis de sensibilidad.....	74
3.1.3.1.- Parámetros de depredación y dinámicas del zooplancton.....	74
3.1.3.2.- Parámetros de disponibilidad y uso de la luz.....	74
3.1.3.3.- Parámetros de sedimentación y dinámica de quistes de dinoflagelados.....	75
3.1.3.4.- Parámetros cinéticos de incorporación de nutrientes.....	75
3.2.- RESULTADOS ANALITICOS.....	77
3.2.1.- Tasas de crecimiento poblacional neta (r).....	77
3.2.2.- Efecto del cambio de proporción de $\text{N}_0:\text{N}_i$ sobre la dominancia o coexistencia de los grupos funcionales.....	79
4.- DISCUSIÓN.....	95
4.1.- Características, aplicaciones y ventajas del modelo base.....	95
4.2.- Dinámicas de las variables de estado del modelo base.....	98
4.2.1. Diatomeas y dinoflagelados.....	98
4.2.2. Quistes de dinoflagelados.....	102
4.2.3. Zooplancton.....	104
4.2.4. Efecto de la mixotrofia.....	106
4.2.5. Nutrientes.....	106
4.2.5. Tasas de crecimiento neta (r).....	109
4.3.- Efecto del cambio de proporción de $\text{N}_0:\text{N}_i$ sobre la dominancia o coexistencia de los grupos funcionales.....	110
4.4.- Análisis de sensibilidad.....	113
5.- CONCLUSIONES.....	115
6.- LITERATURA CITADA	117
ANEXO 1: CALIBRACIÓN DEL MODELO BASE CON DATOS DE BAHÍA BUENA.....	142

Métodos.....	142
Resultados.....	143
1.-Diatomeas y dinoflagelados.....	143
2.-Zooplankton.....	144
3.- Nutrientes (NO_3^- , PO_4^{-3} , NH_4^+ , $\text{Si}(\text{OH})_4$).....	146
ANEXO 2: CODIFICACIÓN STELLA DE LA PARAMETRIZACIÓN DEL MODELO.....	149

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Cuadro resumen de las predicciones asociadas a la hipótesis de trabajo.....	20
Tabla 2. Condiciones iniciales de las variables de estado (reservorios) del modelo.....	28
Tabla 3. Parámetros y coeficientes del modelo con sus valores, unidades, especie o grupo de procedencia, referencias y descripción. Cuando fue necesario las unidades fueron transformadas.....	51
Tabla 4. Resumen de los principales resultados para los cinco escenarios de simulación para periodos de verano y relación con la hipótesis.....	85
Tabla 5a. Valores de los parámetros de pastoreo por zooplancton, dinámica poblacional del zooplancton y mixotrofia en la condición estándar y en los cuatro escenarios de variación.....	86
Tabla 5b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de las tasas de pastoreo sobre diatomeas y dinoflagelados, las tasas de crecimiento y mortalidad del zooplancton y de la mixotrofia. Se presentan cuatro escenarios de variación de los parámetros.....	86

Tabla 6a. Valores de los parámetros: coeficiente de extinción de la luz (K_d), intensidad de compensación de la luz (I_c), intensidad media de la luz para el crecimiento (K_i) y la tasa máxima de crecimiento a la cual la intensidad de la luz es saturante ($\mu_{max}l$) para diatomeas y dinoflagelados en la condición estándar y en los cuatro escenarios de variación.....87

Tabla 6b. Resultados de los análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones en el coeficiente de extinción de la luz (K_d) y la intensidad de compensación de la luz (I_c) para diatomeas y dinoflagelados. Se presentan cuatro escenarios de variación de los parámetros.....88

Tabla 6c. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de la intensidad media de la luz para el crecimiento (K_i) y la tasa máxima de crecimiento a la cual la intensidad de la luz es saturante ($\mu_{max}l$) para diatomeas y dinoflagelados. Se presentan cuatro escenarios de variación de los parámetros.....88

Tabla 7a. Valores de los parámetros la tasa de sedimentación, la tasa de enquistamiento de los quistes temporales y su tiempo de permanencia en el bentos en la condición estándar y en los cuatro escenarios de variación.....89

Tabla 7b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de la tasa de sedimentación, la tasa de enquistamiento de los quistes temporales y su tiempo de permanencia en el bentos. Se presentan cuatro escenarios de variación de los parámetros.....89

Tabla 8a. Valores de los coeficientes cinéticos de incorporación de PO_4^{-3} en diatomeas para las condiciones estándar y en los cuatro escenarios de variación de los parámetros.....89

Tabla 8b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de los coeficientes cinéticos de incorporación de PO_4^{-3} en diatomeas en cuatro escenarios de variación de los parámetros.....90

Tabla 9a. Valores de los coeficientes cinéticos de incorporación de PO_4^{-3} en dinoflagelados para las condiciones estándar y en los cuatro escenarios de variación de los parámetros.....90

Tabla 9b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de los coeficientes cinéticos de incorporación de PO_4^{-3} en dinoflagelados en cuatro escenarios de variación de los parámetros.....90

Tabla 10a. Valores de los coeficientes cinéticos de incorporación de NO_3^- en diatomeas para las condiciones estándar y en los cuatro escenarios de variación de los parámetros.....91

Tabla 10b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de los coeficientes cinéticos de incorporación de NO_3^- en diatomeas en cuatro escenarios de variación de los parámetros.....91

Tabla 11a. Valores de los coeficientes cinéticos de incorporación de NO_3^- en dinoflagelados para las condiciones estándar y en los cuatro escenarios de variación de los parámetros.....91

Tabla 11b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de los coeficientes cinéticos de incorporación de NO_3^- en dinoflagelados en cuatro escenarios de variación92

Tabla 12a. Valores de los coeficientes cinéticos de incorporación de NH_4^+ en diatomeas para las condiciones estándar y en los cuatro escenarios de variación de los parámetros.....92

Tabla 12b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de los coeficientes cinéticos de incorporación de NH_4^+ en diatomeas en cuatro escenarios de variación de los parámetros.....92

Tabla 13a. Valores de los coeficientes cinéticos de incorporación de NH_4^+ en dinoflagelados para las condiciones estándar y en los cuatro escenarios de variación de los parámetros.....93

Tabla 13b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de los coeficientes cinéticos de incorporación de NH_4^+ en dinoflagelados en cuatro escenarios de variación de los parámetros.....93

Tabla 14a. Valores de los coeficientes cinéticos de incorporación de Si(OH)_4 en diatomeas para las condiciones estándar y en los cuatro escenarios de variación de los parámetros.....93

Tabla 14b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de los coeficientes cinéticos de incorporación de Si(OH)_4 en diatomeas en cuatro escenarios de variación de los parámetros.....94

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Modelo de Michaelis-Menten para la incorporación de recursos, que responde a la ecuación $\rho = (\rho_{\max} \times S) / (K_s + S)$, donde ρ es la tasa de incorporación, ρ_{\max} la tasa de incorporación máxima o de saturación del recurso, S es la concentración del recurso y K_s es la constante de saturación media para el recurso.....8

Figura 2. Curvas de Monod para el crecimiento de dos especies. D es el punto donde las tasas de crecimiento y mortalidad están igualadas y S_1^* y S_2^* son las concentraciones del recurso donde $\mu = D$. Modificado de Turpin (1988).....9

Figura 3. Interacciones entre las proporciones óptimas (Sc^1 y Sc^2) de suplemento de dos recursos (S_1 y S_2) y las zonas de limitación para dos especies ($Sp1$ y $Sp2$). Donde se cruzan las curvas Sc (punto negro) ocurre coexistencia de ambas especies. Se indica la limitación experimentada por cada especie en cada una de las cuatro zonas. Modificado de Turpin (1988).....10

Figura 4. Ubicación geográfica de las estaciones de referencia Puerto Zenteno y Bahía Buena.....23

Figura 5. Modelo conceptual de los componentes, procesos e interacciones ecológicas que afectan las dinámicas de diatomeas y dinoflagelados en

Magallanes. Las flechas azules representan ingresos y las flechas blancas representan egresos.....	26
Figura 6. Estructura iconográfica de las variables de estado diatomeas, dinoflagelados, quistes de dinoflagelados y zooplancton. Los parámetros (círculos) y sus relaciones con los componentes del modelo se explican en el texto, Tabla 3 y en el Anexo 2.....	31
Figura 7. Estructura iconográfica de la modelación de los nutrientes. a) NO_3^- , b) PO_4^{3-} , c) NH_4^+ , d) Si(OH)_4 . Los parámetros (círculos) y sus relaciones con los componentes del modelo son explicados en texto, la Tabla 3 y el Anexo 2.....	38
Figura 8. Dinámica de la temperatura superficial del mar durante el año 2002 en Bahía Buena.....	40
Figura 9. Dinámica de la salinidad superficial del mar durante el año 2002 en Bahía Buena.....	41
Figura 10. Estructura iconográfica de la modelación del efecto de la intensidad de la luz (I_z) sobre las tasas de crecimiento de diatomeas y dinoflagelados. Los parámetros (círculos) y sus relaciones con los componentes del modelo son explicados en el texto, la Tabla 3 y en el Anexo 2.....	43

Figura 11. Estructura iconográfica de la modelación de las tasas de crecimiento de diatomeas y dinoflagelados en relación con los nutrientes (NO_3^- , NH_4^+ , PO_4^{3-} y Si(OH)_4 , temperatura y salinidad. Los parámetros (círculos) y sus relaciones con los componentes del modelo son explicados la Tabla 3 y en el Anexo 2.....	46
Figura 12. Dinámicas poblacionales de las diatomeas y los dinoflagelados generadas por el modelo base.....	57
Figura 13. Dinámica poblacional de las diatomeas en relación con la sedimentación estival.....	58
Figura 14. Dinámica de los hipnoquistes y quistes temporales de los dinoflagelados en relación a la dinámica poblacional de los dinoflagelados.....	59
Figura 15. Dinámica poblacional del zooplancton en relación con las dinámicas de las diatomeas y los dinoflagelados generadas por el modelo base.....	60
Figura 16. Dinámica generada por el modelo base para la concentración de NO_3^- en relación a las abundancias de diatomeas y dinoflagelados. La flecha señala las oscilaciones de la concentración de verano.....	61
Figura 17. Dinámica generada por el modelo base para la concentración de NH_4^+ en relación a las abundancias numéricas de diatomeas y	

dinoflagelados. La flecha señala las oscilaciones de la concentración de verano.....62

Figura 18. Dinámica generada por el modelo base para las tasas de incorporación relativa de NO_3^- (ρNO_3^- rel) para diatomeas y dinoflagelados comparados con la concentración de NH_4^+ 63

Figura 19. Dinámica generada por el modelo base para las tasas de incorporación relativa de NO_3^- (ρNO_3^- rel) para diatomeas y dinoflagelados comparados con la concentración del NO_3^- 64

Figura 20. Dinámica generada por el modelo base para la concentración del Si(OH)_4 en relación a las abundancias numéricas de las diatomeas.....65

Figura 21. Dinámica generada por el modelo base para la concentración del PO_4^{-3} en relación a las abundancias numéricas de las diatomeas.....65

Figura 22. Dinámicas temporales de la abundancia de diatomeas a) generadas por el modelo y b) registradas en Puerto Zenteno.....67

Figura 23. Dinámicas temporales de la abundancia de dinoflagelados a) generadas por el modelo y b) registradas en Puerto Zenteno.....68

Figura 24. Dinámicas temporales de la abundancia del zooplancton (copépodos) a) generadas por el modelo y b) registradas en Puerto Zenteno.....	69
Figura 25. Dinámica temporal de la concentración de NO_3^- a) generadas por el modelo y b) registradas en Puerto Zenteno.....	71
Figura 26. Dinámica temporal de la concentración de PO_4^{-3} a) generadas por el modelo y b) registradas en Puerto Zenteno.....	72
Figura 27. Dinámica temporal de la concentración de Si(OH)_4 a) generadas por el modelo y b) registradas en Puerto Zenteno.....	73
Figura 28. Dinámica temporal de las tasas de crecimiento poblacional neta (r) para a) diatomeas y b) los dinoflagelados. La línea roja muestra crecimiento estacionario.....	78
Figura 29. Comparación de la proporción de $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ ($\text{N}_0:\text{N}_i$) entre el modelo base y los 5 escenarios de simulación (E1 – E5).....	81
Figura 30. Dinámicas de diatomeas y dinoflagelados en el escenario de simulación 1.....	81
Figura 31. Dinámicas de diatomeas y dinoflagelados en el escenario de simulación 2.....	82

Figura 32. Dinámicas de diatomeas y dinoflagelados en el escenario de simulación 3.....	82
Figura 33. Dinámicas de diatomeas y dinoflagelados en el escenario de simulación 4.....	83
Figura 34. Dinámicas de diatomeas y dinoflagelados en el escenario de simulación 5.....	83
Figura 35. Comparación de abundancia de diatomeas entre el modelo base y los 5 escenarios de simulación (E1 – E5).....	84
Figura 36. Comparación de la relación de abundancias de diatomeas y dinoflagelados entre el modelo base y los 5 escenarios de simulación (E1-E5).....	84

RESUMEN

Diatomeas y dinoflagelados son dos grupos funcionales del microfitoplancton que presentan diferencias ecofisiológicas en la adquisición de recursos. Diferentes recursos limitan en distinta forma a cada grupo funcional y la proporción de dos de ellos puede determinar al grupo dominante. En lo relativo al nitrógeno, los parámetros cinéticos de incorporación de NO_3^- (N_i) posicionan a las diatomeas como mejores competidores, pero los dinoflagelados serían más eficientes incorporando NH_4^+ (N_o). Por lo tanto, la modificación de las proporciones de $\text{N}_o:\text{N}_i$ determinará al grupo funcional dominante. Esta problemática se enmarca en la teoría mecanicista de competencia por recursos de Tilman. La creciente urbanización y desarrollo de la salmonicultura en sistemas estuarinos de Magallanes adicionan NH_4^+ a la columna de agua alterando esta proporción. El objetivo principal de esta investigación fue identificar bajo que proporciones de $\text{N}_o:\text{N}_i$ ocurre dominancia o coexistencia de diatomeas y dinoflagelados en fiordos y canales australes. Para ello se implementó un modelo numérico sin dimensión espacial mediante el software de modelación iconográfica Stella Research. Se utilizaron parámetros cinéticos de adquisición de recursos de acuerdo a Michaelis-Menten. La relación entre la tasa de crecimiento de las microalgas y la concentración externa de nutrientes se estableció mediante el modelo de Monod. Además se incorporaron interacciones biológicas y variables ambientales que pueden afectar el resultado de la competencia. Para la calibración y validación del modelo se utilizaron las series de tiempo de dos bahías del Estrecho de Magallanes. Se realizó un análisis de

sensitividad modificando en -90%, -50%, +50% y +100% el valor de los parámetros. Se plantearon cinco escenarios de simulación que modificaron el suplemento de NH_4^+ o NO_3^- manteniendo las demás condiciones *ceteris paribus*. Para cada escenario se analizaron los cambios en las proporciones de $\text{N}_0:\text{N}_i$, la abundancia y proporción de diatomeas y dinoflagelados para condiciones de verano. Las dinámicas de las diatomeas y los dinoflagelados concuerdan con la literatura y se ajustan a los datos registrados *in situ*. El modelo mostró baja sensibilidad a la modificación de los parámetros. Todos los escenarios produjeron cambios en $\text{N}_0:\text{N}_i$. Solo el escenario de limitación severa de NO_3^- , que produjo proporciones $\text{N}_0:\text{N}_i > 2$, permitió coexistencia de ambos grupos funcionales por periodos menores a un día y dominancia de los dinoflagelados durante 2 a 4 días. En cambio, los aumentos en la concentración de NH_4^+ promovieron el aumento de las diatomeas. Se concluye que los dinoflagelados son competitivamente inferiores a las diatomeas en altas concentraciones de nitrógeno, ya sea en la forma de NH_4^+ o NO_3^- . Sin embargo, pueden ser dominantes en oligotrofia de NO_3^- . No obstante, estrategias como producción de quistes de resistencia, la capacidad de permanecer en la columna de agua durante periodos de estratificación, y resistencia al pastoreo, compensan estas desventajas. Esta tesis provee el primer modelo predictivo para las dinámicas de diatomeas y dinoflagelados para los sistemas de fiordos y estuarios australes de Chile. Este permite estudiar el cambio en la dominancia de estos grupos funcionales en relación con la proporción de dos fuentes de nitrógeno. Sus usos se extienden a la exploración de los efectos de otros nutrientes, variables ambientales e interacciones biológicas.

ABSTRACT

Diatoms and dinoflagellates are two functional groups of microphytoplankton with ecophysiological differences in resource acquisition. Different resources limit in different form each functional group and the ratio of two of them can determine the dominant group. Regarding the nitrogen, the kinetic parameters of NO_3^- (N_i) uptake position diatoms as the best competitor, but dinoflagellates are more efficient in the NH_4^+ (N_o) uptake. Therefore, changing $\text{N}_o:\text{N}_i$ will determine the dominant functional group. This problematic is part of Tilman's mechanistic resource competition theory. The increasing urbanization and development of salmon farming in austral estuarine coastal systems of Chile add NH_4^+ to the water column altering this ratio. The main goal of this research was to identify under what proportions of $\text{N}_o:\text{N}_i$ occurs dominance or coexistence of diatoms and dinoflagellates in southern fjords and channels. For this purpose, a non-spatial numerical model was implemented using the iconographic modeling software Stella Research. Kinetic parameters were used to uptake resources according to the Michaelis-Menten. The relationship between the growth rate of microalgae and external concentration of nutrients was established by the Monod model. It also incorporated biological interactions and environmental variables that may affect the outcome of the competition. For model calibration and validation the time series of two bays of the Strait of Magellan were used. Sensitivity analyzes was performed by modifications to -90%, -50%, +50% and +100% of the value of the parameters. Five simulation scenarios were designed, modifying the NH_4^+ or NO_3^- supplement and keeping other conditions *ceteris paribus*. For each scenario, the changes in the

proportions of $N_0:N_i$, the abundance and proportion of diatoms and dinoflagellates were analyzed in summer conditions. The dynamics of diatoms and dinoflagellates are consistent with the literature and fit to data recorded *in situ*. The model showed low sensitivity to changes in the parameters. All scenarios showed changes in $N_0:N_i$ ratios. Only the scenario of severe limitation of NO_3^- , which produced $N_0:N_i > 2$ ratios, allow coexistence of both functional groups for periods of less than a day, and dominance of the dinoflagellates for 2-4 days. On the contrary, increases in the NH_4^+ concentration promote diatom growth. It is concluded that the dinoflagellates are competitively inferior to diatoms in high nitrogen concentrations, either as NH_4^+ or NO_3^- . However, they can be dominant in oligotrophic NO_3^- . Nevertheless, strategies such as resistance cyst production, the ability to remain in the water column during stratification periods, and resistance to grazing, compensate these disadvantages. This thesis provides the first predictive model for the dynamics of diatoms and dinoflagellates of the austral fjords and estuarine systems of Chile. This allows studying the change in the dominance of these functional groups in relation to the ratio of two nitrogen sources. Its uses extend to the exploration of the effects of other nutrients, environmental variables and biological interactions.

1.- INTRODUCCIÓN

1.1.- Diatomeas y dinoflagelados como grupos funcionales.

Los procesos ecológicos que regulan el funcionamiento de los ecosistemas son, en gran medida, consecuencia de las actividades de los organismos que lo habitan (Litchman, 2007). No obstante, es difícil asignar a cada especie su contribución relativa a cada proceso ya que esta depende del tipo de ecosistema o del proceso al que se haga referencia (Martín-López et al., 2007). Por ello varios autores han optado por trabajar con grupos o tipos funcionales (Gitay & Noble, 1997; Le Quéré et al., 2005), los cuales son conjuntos de especies que tienen un papel semejante en el funcionamiento de un ecosistema o presenta respuestas similares al ambiente (e.g. Litchman & Klausmeier, 2008; Barton et al., 2013). Los grupos funcionales son clasificados de acuerdo a rasgos funcionales distinguibles y medibles que intervienen en el crecimiento, reproducción y supervivencia (Violle et al., 2007) determinando la adecuación biológica de las especies bajo ciertas condiciones bióticas y abióticas (Chapin et al., 2000; Díaz & Cabido, 2001; Westoby & Wright 2006; Díaz et al., 2006; McGill et al., 2006; Aiken et al., 2007; Litchman & Klausmeier, 2008). Las aproximaciones basadas en rasgos funcionales contribuyen a comprender las estructuras y dinámicas de las comunidades ya que permiten realizar generalizaciones, no obstante, se encuentran sometidas inevitablemente a la subjetividad del investigador ya que dependen del objetivo del estudio (Bouman et al., 2003; Martín-López et al., 2007; Litchman et al., 2010; Litchman et al., 2012).

En los ecosistemas marinos, interesa conocer la estructura y dinámica del fitoplancton ya que este es el principal productor primario y el responsable de casi la mitad de la fijación del carbono atmosférico (Field et al., 1998), lo cual afecta a los niveles tróficos superiores y a los principales ciclos biogeoquímicos (Falkowski et al., 1998). El fitoplancton es un grupo polifilético extremadamente diverso (Litchman & Klausmeier, 2008), por lo que estudiar su estructura y dinámica frecuentemente requiere de un enfoque funcional basado en rasgos que diferencien sus habilidades para mantener la tasa de replicación en diferentes condiciones ambientales (Eppley et al., 1969; Tilman, 1982; Reynolds, 1997; Edwards et al., 2012).

La primera clasificación de especies en grupos funcionales se basó en los parámetros de la curva de crecimiento logístico, separándolas como *r* y *K*-estrategas (MacArthur & Wilson, 1967), o *r* y *K*-seleccionadas si se considera al conjunto de rasgos seleccionados por el ambiente (Lampert & Sommer, 1997). Esta clasificación se aplica en forma gradual y comparativa en el fitoplancton, es decir, una especie es más o menos *r* o *K*-seleccionada que otras especies bajo ciertas condiciones de concentración de nutrientes y magnitud de turbulencia (Margalef, 1978; Smayda, 1997; Reynolds, 1984; 2006; Reynolds et al., 2002; Edwards et al., 2012). Así, generalmente las diatomeas son más *r*-seleccionadas que los dinoflagelados por su pequeño tamaño, altas tasas reproductivas, carácter invasor, rápida nutrición, absorción, asimilación, mortalidad, alta susceptibilidad a ser pastoreadas y poca flotabilidad (Kjørboe, 1993; Kjørboe et al., 1994); por lo cual dominan durante los periodos de mezcla de la columna de agua y de alta concentración de nutrientes (Margalef, 1978). Los dinoflagelados son más *K*-seleccionados que las diatomeas por tener mayor tamaño, habilidad para obtener

recursos escasos mediante estrategias como mixotrofia, migración vertical en la columna de agua, producción de quistes de resistencia y crecimiento poblacional relativamente lento, lo cual compensan con bajas mortalidades gracias a defensas antidepredatorias (Alves-de-Souza et al., 2008), adaptaciones que les permiten prevalecer bajo condiciones de estratificación de la columna de agua y oligotróficas (Margalef, 1978). Reynolds (1988; 1993; 1997) utilizó en el fitoplancton una analogía de la clasificación de Grime (1977) para plantas terrestres que asigna a las especies a uno de los grupos C-S-R-estrategas (competidoras, tolerantes al estrés y ruderales, respectivamente), en base a caracteres morfológicos y ecofisiológicos. De acuerdo a estas estrategias las diatomeas pueden ser C-estrategas ya que prosperan en columnas en condiciones de alta concentración de nutrientes (Margalef, 1978; Reynolds, 1997), mientras que los dinoflagelados serían S-estrategas, por estar mejor adaptados a condiciones oligotróficas (Margalef, 1978; Smayda, 1997; Alves-de-Souza et al., 2008).

Actualmente, existen varios criterios adicionales para clasificar al fitoplancton en grupos funcionales; algunos de ellos consideran: (a) su rol biogeoquímico, (b) el conjunto de requerimientos fisiológicos, ambientales o de nutrientes que controlan su biomasa y productividad, (c) rasgos conductuales con efectos distinguibles sobre el desempeño de otros grupos funcionales, por ejemplo, a través del agotamiento de nutrientes o pastoreo, (d) su importancia cuantitativa en al menos una región del océano (Le Quéré et al., 2005; Nair et al., 2008) y e) similitudes morfológicas tales como el tamaño y la relación superficie/volumen (S/V) (Brown & Maurer, 1986; LaBarbera, 1989; Chisholm, 1992; Niklas, 1994; Claustre et al., 2005; Cermeño et al., 2006). Estos criterios no necesariamente incluyen las relaciones filogenéticas entre sus miembros,

como cuando se utilizan categorías de tamaños (Iglesias-Rodríguez et al., 2002; Litchman et al., 2007; Litchman & Klausmeier, 2008; Nair et al., 2008), pero en otros casos pueden coincidir, por ejemplo, al utilizar rasgos adaptativos en el uso de recursos.

Los grupos taxonómicos diatomeas y dinoflagelados son componentes del microfitoplancton (tamaño $>20 \mu\text{m}$) (Dussart, 1965; Sieburth et al., 1978), pero pueden ser separados en dos grupos funcionales utilizando diferencias biogeoquímicas, conductuales, de historia de vida, evasión de depredadores o ecofisiológicas. Las diatomeas, por ejemplo, son los principales organismos silificadores del microfitoplancton ya que utilizan sílice (Si) para formar sus paredes celulares, en cambio los dinoflagelados no lo utilizan, por lo que no dependen de su disponibilidad (Le Quéré et al. 2005; Sarthou et al., 2005).

Entre los rasgos más utilizados para separar diatomeas de dinoflagelados se encuentran las estrategias ecofisiológicas para la adquisición y uso de nutrientes (Smayda, 1997; Yamamoto et al., 2002; Yamamoto & Hatta, 2004; Litchman et al., 2007, Li et al., 2008; Litchman & Klausmeier, 2008; Litchman et al., 2010). Las diatomeas tienen nutrición autotrófica obligada y debido a que poseen relaciones S/V relativamente bajas requieren altas concentraciones de nutrientes para el crecimiento (Chisholm, 1992). En cambio, solo unas pocas especies de dinoflagelados son autótrofas obligadas y muchas son mixótrofas o heterótrofas obligadas (Gómez et al., 2011; Parra-Toriz et al., 2011). Los dinoflagelados mixótrofos pueden acceder a los nutrientes inorgánicos y orgánicos disueltos o particulados (Lewitus et al., 1999) contenidos en presas o en sustancias húmicas (Granéli et al., 1985) combinando fototrofia y heterotrofia en diferentes proporciones según la disponibilidad de luz, nutrientes y

presas (Mitra & Flynn, 2010). Esta habilidad puede concederles ventaja competitiva sobre los autótrofos estrictos en ambientes oligotróficos (Bockstahler & Coats, 1993 a; b; Vadstein, 2000) y compensar las bajas tasas de crecimiento (Raven, 1997; Stoecker, 1998). La importancia ecológica de los mixótrofos es que participan en el anillo microbiano (microbial loop) tal como las bacterias y algas verde azules al ser productores fotoautótrofos, utilizar materia orgánica y remineralizar nutrientes inorgánicos, y a la vez actúan como consumidores, funcionando como conductores de materiales y energía desde y hacia los niveles tróficos superiores e inferiores (Sherr & Sherr, 2002; Pomeroy et al., 2007; Mitra & Flynn, 2010; Czypionka et al., 2011). Estos procesos son más pronunciados en condiciones de baja intensidad de luz y/o baja disponibilidad de nutrientes en temporadas post-otoño y post-primavera después de las proliferaciones de diatomeas (Myung et al., 2006; Tiselius & Kuylenstierna, 1996).

Una adaptación importante del ciclo de vida de los dinoflagelados para sostener a las poblaciones es la formación de quistes de resistencia bajo determinadas condiciones ambientales (Dale, 1983; Granéli & Turner, 2006). En virtud de lo anterior, es importante considerar la formación de quistes en sus dinámicas poblacionales (Garcés et al., 2002). Los dinoflagelados pueden producir dos tipos de quistes: a) los hipnoquistes, resultantes de la fusión sexual de dos gametos y que permanecen en los sedimentos hasta por varios años constituyendo un “banco de semillas” para las poblaciones y proliferaciones de dinoflagelados, algunos de ellos siendo especies algales nocivas que producen florecimientos (FAN) (Anderson, 1997; Hallegraeff et al., 1998; Garcés et al., 2004; Seguel et al., 2010; Seguel & Sfeir, 2010) y b) los quistes temporales, formados a partir de células vegetativas que experimentan ecdisis, posiblemente gatillados por

cambios en temperatura o disponibilidad de nutrientes y que permanecen solo días o semanas en este estado (Garcés et al., 2002). Los quistes temporales están descritos para pocas especies, pero se registran hipnoquistes para el 10% de los dinoflagelados en el mundo (Dale, 2001; Garcés et al., 2002). Se ha sugerido que estos estados bentónicos de los dinoflagelados son una estrategia que permitiría evitar la competencia (Uchida et al., 1999) y que juegan un papel importante durante la declinación de sus proliferaciones, aunque los factores que los controlan y los mecanismos fisiológicos involucrados no están del todo bien definidos (Garcés et al., 2004).

1.2.- La teoría de competencia por recursos de Tilman.

La competencia es una interacción entre organismos provocada por la exigencia de un mismo recurso y que conduce a una reducción en la supervivencia, crecimiento y/o reproducción de por lo menos algunos de los individuos que compiten (Begon et al., 2006). Se considera como recurso a cualquier requerimiento de un organismo (Tilman, 1982) que es reducido en cantidad por las actividades del organismo (Begon et al., 2006). Un recurso es limitante para el crecimiento de los organismos si se encuentra menos disponible en comparación con otros recursos (Ley del mínimo de Liebig, 1843). Las especies del microfitoplancton compiten principalmente por la energía luminosa y los macronutrientes fósforo, nitrógeno y sílice (Reynolds et al., 1982; Iriarte et al., 1997a; Litchman, 2007), de modo que su disponibilidad afecta la diversidad y sucesión de especies o grupos funcionales (Tilman, 1977). De acuerdo al principio de exclusión competitiva, si dos o más especies compiten por el mismo recurso en el mismo hábitat,

solamente una podrá sobrevivir (Gause, 1934; 1935). No obstante y paradójicamente, en el fitoplancton se puede encontrar una elevada diversidad específica coexistiendo y compitiendo por unos pocos recursos (Hutchinson, 1961). Esto ha sido explicado como el resultado de adaptaciones a diversas presiones selectivas que permiten a las especies persistir bajo condiciones cambiantes y disponibilidad de recursos variables. Tales adaptaciones se expresan en la eficiencia de cada especie en la adquisición, transformación y uso de estos recursos para el crecimiento celular y poblacional (Huisman et al., 2001; Litchman, 2007). Por estas razones, el estudio de la competencia por recursos en el microfitoplancton se aborda con frecuencia desde la teoría mecanicista de competencia por recursos de Tilman (1982), que infiere las habilidades competitivas de las especies a partir de las diferencias fisiológicas para obtener y utilizar los recursos (Turpin, 1988). La forma más simple de medir estas habilidades es a través de la relación entre la tasa de consumo y la disponibilidad de recursos, expresada a través de la ecuación de Michaelis Menten, la cual describe la cinética de incorporación de nutrientes como una función curvilínea con una suave transición desde limitación a saturación (Fig. 1). Aquí, el coeficiente de incorporación o saturación media (K_s), revela la concentración a la cual la velocidad de incorporación celular del nutriente alcanza la mitad de la velocidad máxima ($\rho_{max}/2$). Las especies con mayor velocidad de incorporación (ρ_{max}) y menor K_s están mejor adaptadas ya que requieren una menor concentración de nutrientes para alcanzar la saturación máxima (Tilman, 1982; Tilman et al., 1982; Turpin 1988; Litchman, 2007). Las tasas de crecimiento del fitoplancton han sido descritas como una función de la concentración externa de recursos mediante el modelo de Monod (1942), el cual es matemáticamente equivalente al modelo de

Michaelis-Menten (Grover, 1991; Klausmeier et al., 2004). En este modelo las especies más competitivas mantienen tasas de crecimiento neto mayor o iguales a cero con concentraciones de recursos menores a los requeridos por las otras especies (Tilman, 1982; Turpin, 1988), pero el resultado de la competencia puede cambiar a medida que varía la concentración del recurso, pudiendo ocurrir la partición de recursos, permitiendo coexistencia estable o inestable y un recambio de especies a lo largo del gradiente del recurso (Tilman, 1982; Fig. 2).

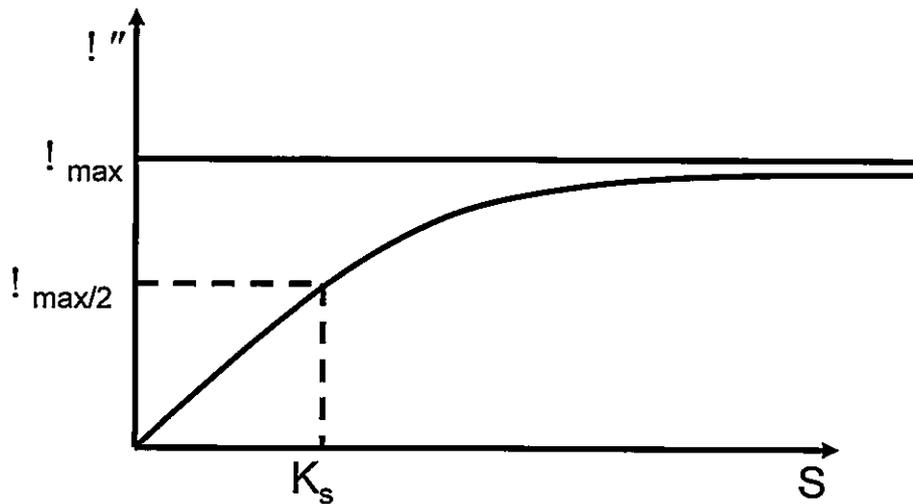


Figura 1. Modelo de Michaelis-Menten para la incorporación de recursos, que responde a la ecuación $\rho = (\rho_{max} \times S) / (K_s + S)$, donde ρ es la tasa de incorporación, ρ_{max} la tasa de incorporación máxima o de saturación del recurso, S es la concentración del recurso y K_s es la constante de saturación media para el recurso.

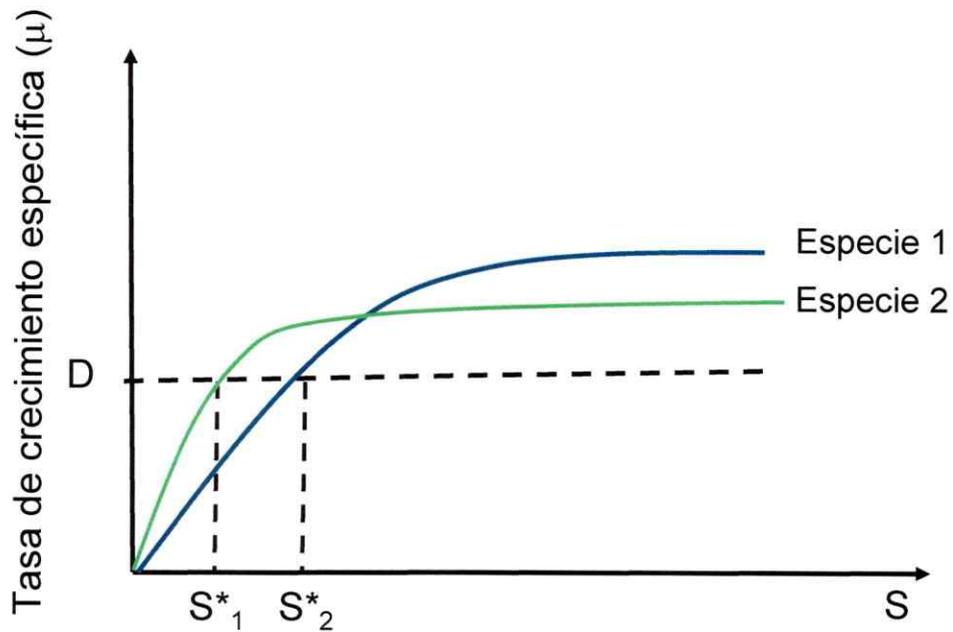


Figura 2. Curvas de Monod para el crecimiento de dos especies. D es el punto donde las tasas de crecimiento y mortalidad están igualadas y S^*_1 y S^*_2 son las concentraciones del recurso donde $\mu = D$. Modificado de Turpin (1988).

En los sistemas naturales existen diversos nutrientes que pueden ser limitantes para el crecimiento del microfitoplancton y la proporción en que se encuentren determina cual de ellos es limitante. Por ejemplo, si dos nutrientes que son utilizados por una especie se encuentran en “proporciones óptimas” en el ambiente, ninguno de ellos es limitante y la tasa de crecimiento neto es positiva, pero si la proporción se desvía, uno de los dos nutrientes se volverá limitante para esta especie (Turpin, 1988). Adicionalmente, los distintos nutrientes no limitan de igual forma a todas las especies del microfitoplancton. Así, si una especie es competidora fuerte para el Si, generalmente no lo es para el fósforo (P) y el nitrógeno (N) y viceversa y en condiciones de limitación de alguno de estos nutrientes estarían en ventaja las especies que compiten mejor por ellos (Fig. 3) (Tilman, 1982; Tilman et al., 1982). Por esto, la proporción en que se encuentran dos

recursos determina cual especie o grupo funcional está en ventaja y contribuye a la estructuración de las comunidades fitoplanctónicas en conjunto con las habilidades para captar y utilizar la energía lumínica, las adaptaciones para sobrevivir un medio continuamente cambiante, sostener interacciones competitivas y resistir a la presión de pastoreo.

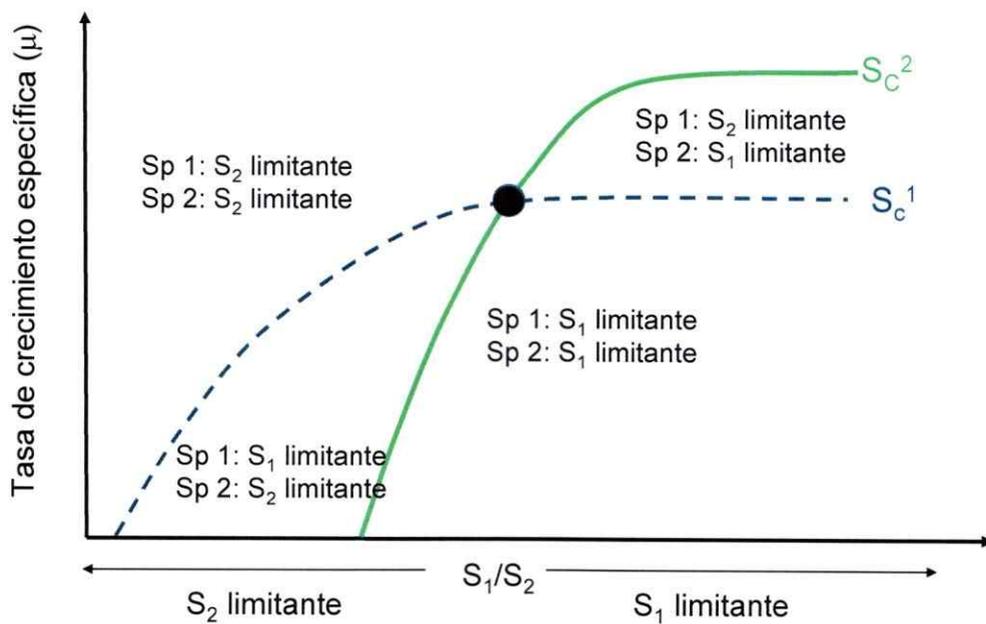


Figura 3. Interacciones entre las proporciones óptimas (S_c^1 y S_c^2) de suplemento de dos recursos (S_1 y S_2) y las zonas de limitación para dos especies (Sp1 y Sp2). Donde se cruzan las curvas S_c (punto negro) ocurre coexistencia de ambas especies. Se indica la limitación experimentada por cada especie en cada una de las cuatro zonas. Modificado de Turpin (1988).

1.3.- Competencia por recursos entre diatomeas y dinoflagelados.

Entre los macronutrientes controladores de la abundancia y estructura del microfitoplancton marino se encuentra el nitrógeno, el cual es utilizado en la biosíntesis de ácidos nucleicos, aminoácidos y proteínas (Dyhrman & Anderson, 2003). El medio acuático puede contener diferentes especies químicas de nitrógeno inorgánico disuelto o DIN (nitrito= NO_2^- ; nitrato = NO_3^-) y orgánico disuelto o DON (amonio= NH_4^+ ; urea= $(\text{CO}[\text{NH}_2]_2)$), además de compuestos orgánicos nitrogenados macromoleculares (e.g. aminoácidos, sustancias húmicas) (Doblin et al., 1999; John & Flynn, 1999). El NO_3^- y el NH_4^+ son las principales fuentes de nitrógeno que sostienen el crecimiento del fitoplancton (Flynn, 1998), siendo el NO_3^- la fuente de DIN más abundante en sistemas templados (Malone et al., 1988; Smith, 1991; Glibert et al., 1995; Clarke & Leavey, 1996) y en los fiordos y canales australes de Magallanes, donde se han medido concentraciones entre 0-0,96 mg L^{-1} aprox. en la capa superficial (0-20 m) (e.g. Iriarte et al., 2001; Silva & Calvete, 2002; Torres et al., 2011).

Las diatomeas y los dinoflagelados presentan diferentes estrategias ecofisiológicas para la obtención de nutrientes y sus eficiencias varían entre tipos de nutrientes (i.e. Smayda, 1997). En general, los dinoflagelados tienen mayores K_s (Fig. 1) que las diatomeas para la mayoría de los nutrientes (Dugdale, 1967; Margalef, 1978); por ello, las diatomeas suelen ser competitivamente superiores a los dinoflagelados adquiriendo recursos (Margalef, 1978; Smayda, 1997). Las diatomeas y los dinoflagelados tienen preferencia diferencial por el estado químico en que se encuentre el N, ya que mientras que las diatomeas tienen alta afinidad a NO_3^- y NO_2^- , los

dinoflagelados, como *Alexandrium excavatum*, *A. catenella* y *Gymnodinium chlorophorum*, la tienen para formas reducidas como NH_4^+ y $(\text{CO}[\text{NH}_2]_2)$ o componentes nitrogenados orgánicos macromoleculares que incorporan heterotróficamente (Levasseur et al., 1995; Smayda, 1997; Carlsson et al., 1998; Doblin et al., 1999; John & Flynn, 1999; Kudela & Cochlan, 2000; Lomas & Glibert, 2000; Iriarte et al., 2007b). Por lo mismo, se ha sugerido que un aumento en la concentración de NH_4^+ promueve la proliferación de dinoflagelados (e.g. Anderson et al., 2002; Berman & Bronk, 2003; Dyhrman & Anderson, 2003; Wilkerson et al., 2006), y que en condiciones limitantes de DIN habría una mayor actividad de dinoflagelados que de diatomeas (Paerl 1988; Glibert & Terlizzi 1999; Iriarte et al., 2007b). Así, la composición de la comunidad microfitoplanctónica estaría determinada tanto por el tipo de nitrógeno disponible como por sus proporciones (Anderson et al., 2002; Dyhrman & Anderson, 2003). En esta tesis se investigó como cambios en la concentración de NH_4^+ (N_0) o NO_3^- (N_i) y la consecuente modificación de las proporciones de $\text{N}_0:\text{N}_i$ afectan la dominancia de determinados grupos funcionales del microfitoplancton en aguas costeras estuarinas de Magallanes, bajo el marco teórico de la partición de recursos de Tilman el que fue abordado a través del modelo de Monod (1942) que utiliza la concentración externa de nutrientes.



1.4.- Efectos de las variables abióticas e interacciones biológicas sobre la dinámica de diatomeas y dinoflagelados.

El ambiente abiótico de un ecosistema se conforma de variables ambientales que influyen en el funcionamiento de los organismos vivos (Begon et al., 2006) y junto a las interacciones biológicas determinan su estructura. En los ecosistemas pelágicos, los procesos físicos actúan directamente sobre el crecimiento del microfitoplancton e indirectamente sobre las interacciones de las redes tróficas (Margalef, 1978; Cullen et al., 2002; Platt et al., 2005). Así, las condiciones de turbulencia, salinidad, temperatura del agua, ambiente lumínico y disponibilidad los nutrientes, favorecen a las especies o grupos funcionales adaptadas para cada combinación de factores (Reynolds, 1997), y las interacciones tales como pastoreo y competencia afectan a una escala menor las dinámicas de las poblaciones del fitoplancton (Granéli & Turner, 2006).

El viento genera turbulencia en las aguas superficiales, lo que aumenta la mezcla de la capa superficial del mar y permite la entrada de nutrientes inorgánicos provenientes del fondo marino, haciéndolos disponibles para las poblaciones del fitoplancton (Montecino et al., 2004). Además, la turbulencia modifica el clima de luz para las células que se encuentran dentro de la capa de mezcla superficial (Kjørboe, 2001), especialmente para las diatomeas ya que no poseen movilidad. Otro efecto de la turbulencia es que puede aumentar la tasa de colisión entre las diatomeas causando la formación de agregados celulares que sedimentan hacia el lecho marino (McCave, 1984; Kjørboe, 1997). No obstante, las diatomeas requieren un ambiente turbulento para estimular el crecimiento celular, inducir sincronía en la división (Schöne, 1970 fide in

Smayda, 1997), y evitar que la sedimentación sea mayor luego de las proliferaciones de primavera, ya que este puede ser un factor importante de declinación de las poblaciones cuando las tasas de crecimiento poblacional exceden al pastoreo (Passow, 1991; Kiørboe, 1993; Tiselius & Kuylenstierna, 1996). Por el contrario, varias especies de dinoflagelados alcanzan altas tasas de crecimiento en condiciones de baja turbulencia ya que esta les produce daño físico (Cullen et al., 2002; Sullivan & Swift, 2003). Se ha establecido que en la zona de fiordos de la región austral de Chile (41°-56°S) la alta heterogeneidad ambiental espacial y temporal constituyen microclimas o microcuencas con diferentes características físico-químicas (Silva et al., 1998; Guzmán & Silva, 2002). Esto se debe a la entrada de aguas oceánicas que se conectan con aguas de baja salinidad aportadas por ríos y glaciares que transportan nutrientes en cantidades variables (Silva et al., 1997; Torres et al., 2011) y disminuyen la salinidad cambiando la estratificación de la columna de agua (Pickard, 1971; Dávila et al, 2002).

La intensidad de la luz varía estacionalmente en forma importante en altas latitudes (Sakshaug et al., 1989) y en los fiordos del sur de Chile, siendo limitante durante el invierno debido a los fotoperiodos más cortos (González et al., 2010). Además, en la región de Magallanes existe una alta variabilidad diaria en la radiación solar (Iriarte et al., 2007a). En la columna de agua, la luz también disminuye con la profundidad al ser atenuada exponencialmente por las partículas disueltas y suspendidas en el medio, incluido el fitoplancton (Kirk, 1994; Huisman & Weissing, 1994; Huisman et al., 1999). Las células del fitoplancton deben situarse sobre una profundidad crítica que posee la cantidad de luz necesaria para fijar carbono y aumentar en tamaño y en número (Sverdrup, 1953; Riley, 1957).

Las diatomeas dominan en biomasa durante el año en los fiordos australes (Lembeye et al., 1997; Iriarte et al., 2001; Avaria et al., 2003; Alves-de-Souza et al., 2008a), no obstante, el microfitoplancton presenta las clásicas sucesiones de diatomeas y dinoflagelados respondiendo en forma diferencial a la limitación alternada de luz y nutrientes (Iriarte et al., 2007a). En invierno la picnoclina cercana a la superficie provee de nutrientes, pero la alta cobertura nubosa disminuye la radiación solar, condiciones en que dominan los nanoflagelados. En invierno tardío y primavera temprana hay mayor intensidad de luz, los nutrientes nitrogenados y el fosfato (como ión soluble ortofosfato, PO_4^{-3}) alcanzan la superficie gracias a la mezcla turbulenta, mientras que el sílice como ácido ortosilícico $\text{Si}(\text{OH})_4$ es suministrado abundantemente hacia las capas superficiales a través de esorrentía y el derretimiento de hielos (Dávila et al., 2002; Iriarte et al., 2007a). Posteriormente, la estabilización de la capa superficial permite el desarrollo de las proliferaciones de diatomeas de rápido crecimiento como *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira eccentrica*, *T. cf. minuscula* y varias especies del género *Chaetoceros* (Iriarte et al., 1993; Vera et al., 1996; Oyarzún et al., 1999; Avaria et al., 2003; Avaria et al., 2004). En verano hay alta intensidad de la luz, pero la estratificación termohalina limita la disponibilidad de nutrientes nuevos y solo se dispone de nutrientes regenerados, con el consiguiente dominio de los flagelados pequeños (Pizarro et al., 2005; Iriarte et al., 2007a).

Las diatomeas y dinoflagelados sirven de alimento para el mesozooplancton y microzooplancton. Dentro del mesozooplancton, los copépodos calanoideos son el grupo que ejerce mayor presión de pastoreo en Magallanes (Antezana et al., 2002; Avaria et al., 2004; Guzmán et al., 2005). Por su parte, los dinoflagelados heterotróficos son un

importante grupo del microzooplancton que puede contribuir a la disminución de las diatomeas después de las proliferaciones de primavera (Smetacek, 1981; Hansen, 1991; Bralewska & Witek, 1995; Tiselius & Kuylenstierna, 1996; Antezana et al., 2002; González et al., 2010; Czypionka et al., 2011). No obstante, en sistemas costeros templados se han medido bajas tasas de pastoreo y de mixotrofia (Iriarte et al., 2001; Antezana et al., 2002; Sherr et al., 2009).

1.5.- La eutrofización y el nitrógeno en los fiordos australes de Chile.

La eutrofización es un proceso de enriquecimiento del agua con nutrientes generalmente provenientes desde fuentes y actividades antropogénicas como acuicultura, deforestación y ganadería (Piehler et al., 2004) y que pueden ocasionar un cambio del tipo y proporción de nutriente en los sistemas. Por ejemplo, la salmonicultura adiciona NH_4^+ , $\text{CO}[\text{NH}_2]_2$ y PO_4^{-3} (Anderson et al., 2002; Buschmann, 2005) que pueden aumentar las proporciones de N:Si y de P:Si en la columna de agua, lo que favorece a los dinoflagelados ya que estos no requieren $\text{Si}(\text{OH})_4$ (Turner & Rabalais, 1994; Vergara 2001 *vide in* Buschmann, 2005; Iriarte et al., 2007a; Iriarte et al., 2013). Cuando el NH_4^+ se encuentra en elevadas concentraciones en el medio se inhibe la incorporación de NO_3^- en las microalgas y esto sucede a concentraciones de NH_4^+ más bajas en dinoflagelados ($0,023 \pm 0,01 \text{ mg L}^{-1}$) que en diatomeas ($0,049 \pm 0,012 \text{ mg L}^{-1}$, Lomas & Glibert, 1999). Por tanto, un aumento en su concentración favorece a los dinoflagelados. Además, valores superiores a $0,021 \text{ mg L}^{-1}$ de nitrógeno en forma de $(\text{CO}[\text{NH}_2]_2)$ favorecen los florecimientos de dinoflagelados en sistemas estuarinos (Glibert & Terlizzi, 1999). Los

desechos orgánicos de la acuicultura en las regiones australes superan a los de una población de 6 millones de habitantes, detectándose concentraciones de NH_4^+ de 0,015-0,026 mg L^{-1} en zonas de acuicultura, mientras que en canales poco poblados con una agricultura extensiva y procesos de deforestación esta puede variar entre 0,002 y 0,01 mg L^{-1} y en lugares prístinos el rango va desde no detectable hasta 0,01 mg L^{-1} (Buschmann et al., 1996; Buschmann, 2005). En el sur de Chile se han relacionado las actividades de la acuicultura con un mayor crecimiento de los dinoflagelados debido a que estos presentan mayor afinidad por el NH_4^+ que por NO_3^- (Arzul et al., 1999; Iriarte et al., 2005; 2007b).

1.6.- La modelación como una herramienta de análisis y síntesis.

La eutrofización y los cambios en las proporciones de nutrientes en el medio acuático estructuran las comunidades fitoplanctónicas, determinan al grupo funcional dominante, sus tasas de crecimiento y el desarrollo de proliferaciones de acuerdo a sus habilidades para adquirir y utilizar estos recursos. A ello se le debiera sumar las diferencias para captar y utilizar la energía lumínica y las adaptaciones para sobrevivir un medio continuamente cambiante, sostener interacciones competitivas y resistir a la presión de pastoreo. Por tanto, las dinámicas poblacionales, así como la estructura de las comunidades fitoplanctónicas están determinadas permanentemente por múltiples factores bióticos y abióticos y sus interacciones (Denman, 2003). No obstante, es difícil llevar a cabo experimentos apropiados en sistemas tan grandes como los océanos

(Scheffer & Carpenter, 2003) ya sea por razones logísticas, políticas o financieras (Jackson et al., 2000). Por ello, generalmente se realizan en laboratorio bajo condiciones “*ceteris paribus*”; es decir, aislando algunas variables que pueden afectar al sistema pero que no son de nuestro interés o que no podemos medir, de modo que estudiamos solo los efectos de unas pocas variables. Sin embargo, a través del uso de herramientas de modelación numérica, es posible experimentar con un mayor número de variables y así aumentar la certeza de los resultados.

Los modelos son definidos como representaciones de una parte de la realidad y son utilizados para generar posibles explicaciones acerca de ciertas observaciones, formular predicciones, diseñar experimentos, etc. (Jackson et al., 2000). En ecología, los modelos representan en forma específica y reducida la estructura de algún ecosistema o fenómeno ecológico utilizando un conjunto limitado de parámetros concretos y aislados del ambiente a fin de evitar una complejidad excesiva (Haag & Matschonat, 2001) y conforme a las especificaciones del sistema ecológico establecidas por el investigador (Marín, 1997). De este modo se han utilizado modelos para describir las interacciones entre algunos componentes de las comunidades planctónicas y el ambiente fisico-químico (e.g. Sin & Wetzel, 2002; Li; et al., 2008; Zarauz et al., 2008; Pal et al., 2009; Llebot et al., 2010). Entre las aproximaciones utilizadas en estos sistemas se encuentran los modelos basados en propiedades generales del ecosistema (Platt et al., 1981), como son las relaciones funcionales del fitoplancton en base a consideraciones tróficas y/o taxonómicas (e.g. Mongin et al., 2003; 2006; Yamamoto & Hatta, 2004; Yamamoto et al., 2004; Litchman et al., 2006; Nogueira et al., 2006; Flynn, 2008; 2010).

En esta tesis se utilizó esta perspectiva, desarrollándose un modelo numérico a-espacial implementado en el software Stella Research 9.2., que permite identificar los componentes, procesos y flujos de materiales y energía del ecosistema (Deaton & Winebrake, 2000). Para ello se utilizó el marco de la teoría de competencia por recursos de Tilman (1982), cuyos modelos mecanicistas sirven de base teórica para identificar las causas de la dominancia o coexistencia de los grupos funcionales diatomeas y dinoflagelados.

1.7.- Planteamiento de objetivos, hipótesis y predicciones.

1.7.1.- Hipótesis

El grupo funcional dominante (diatomeas o dinoflagelados) del microfitoplancton en los fiordos australes de Magallanes depende, *ceteris paribus*, de la disponibilidad de nitrógeno y de la proporción entre nitrógeno orgánico e inorgánico ($N_o:N_i$) debido a diferencias en su adquisición y utilización. De modo que se cumplen las siguientes predicciones (Tabla 1):

1.7.2.- Predicciones.

Tabla 1: Cuadro resumen de las predicciones asociadas a la hipótesis de trabajo.

Predicción	Disponibilidad de nutriente	N_o/N_i predicha	Grupo funcional dominante predicho
1	Alta concentración de NO_3^-	Baja	Diatomeas
2	Baja concentración de NH_4^+	Baja	Diatomeas
3	Baja concentración de NO_3^-	Alta	Dinoflagelados
4	Alta concentración de NH_4^+	Alta	Dinoflagelados

1.7.1.- Objetivos.

1.7.1.1.- Objetivo general.

Identificar las condiciones ambientales que establecen y modifican la estructura del fitoplancton y el efecto que tienen los cambios en las proporciones de nitrógeno orgánico: nitrógeno inorgánico ($N_o:N_i$) sobre la dinámica, dominancia o coexistencia de los grupos funcionales del microfitoplancton diatomeas y dinoflagelados en fiordos y canales australes.

1.7.1.2.- Objetivos específicos.

1.- Simular la dinámica temporal de los ensambles de diatomeas y dinoflagelados en la región de Magallanes estableciendo su estacionalidad y relación con variables forzantes mediante un modelo numérico a-espacial.

2.- Estimar, mediante modelación numérica, las tasas de crecimiento poblacional neta para cada grupo funcional y su relación con variables ambientales.

3.- Determinar los umbrales de $N_0:N_i$ para la dominancia de un grupo funcional sobre el otro o su coexistencia incluyendo la condición "*ceteris paribus*".

2.- MÉTODOS

2.1.- Origen de los datos y series de tiempo en Magallanes.

Bahía Buena (53°37'30''S-70°55'27''W) y Puerto Zenteno (52°48'48''S-70°45'37''W) son dos pequeñas bahías abiertas hacia el estrecho de Magallanes, ubicadas a 50 km al sur y 80 Km al norte de la ciudad de Punta Arenas, en la Región de Magallanes (Fig. 4). Estas zonas forman parte del monitoreo realizado por el Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) desde el año 2002 hasta el 2006 a través del Programa Marea Roja en la XII Región de Magallanes y Antártica Chilena y fueron seleccionadas por contar con una base de datos más amplia que otras zonas. Los datos disponibles corresponden a abundancia numérica de diatomeas, dinoflagelados, zooplancton, concentración de NO_3^- , PO_4^{3-} y Si(OH)_4 para el estrato de 0-20 m de profundidad, los que se utilizaron en la implementación, calibración y validación del modelo numérico (Power, 1993; Rykiel, 1996). Adicionalmente, existen mediciones de temperatura, salinidad y densidad del agua hasta una profundidad máxima de 50 m. Los datos de la estación de Bahía Buena se utilizaron en la calibración del modelo (Anexo 1) y los datos de Puerto Zenteno se utilizaron en la validación de las simulaciones.

2.2.- Modelo conceptual.

El modelo conceptual construido para este estudio representa una versión simplificada (Odum, 1985) de un ecosistema costero inmerso en la zona de fiordos y canales de la

Patagonia chilena. Dicho modelo muestra los componentes seleccionados en este estudio, las interacciones entre estos componentes y algunos procesos ecológicos y actividades acuícolas que afectan las dinámicas de crecimiento de dos grupos funcionales del fitoplancton, diatomeas y dinoflagelados (Fig. 5).

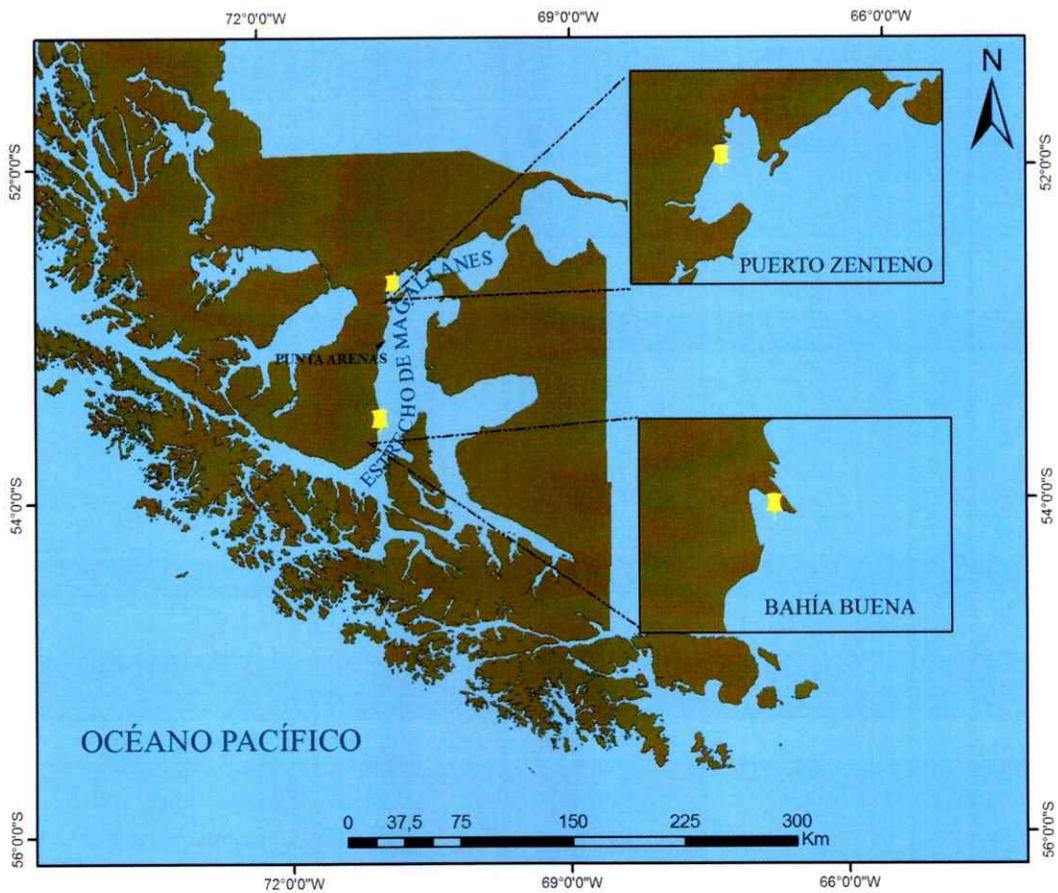


Figura 4. Ubicación geográfica de las estaciones de referencia Puerto Zenteno y Bahía Buena.

Para el modelo se consideró el estrato de 0-20 m de profundidad, donde la haloclina define la estratificación para los meses de verano según Silva & Calvete (2002) y separa la columna de agua en una capa superficial pobre en NO_3^- , PO_4^{3-} y NH_4^+ de una capa

profunda rica en estos nutrientes. Los mecanismos de fertilización involucran pulsos de aguas profundas que se mezclan con aguas superficiales y flujos de marea que conducen aguas oceánicas enriquecidas hacia el interior de las bahías según Torres et al. (2011). En el caso del NH_4^+ , también existe aporte desde las excreciones de los componentes bióticos del sistema (Nogueira et al., 2006). Por otra parte, el $\text{Si}(\text{OH})_4$ ingresa al sistema mediante escorrentía y deshielos de ventisqueros (Silva & Guzmán, 2006) y egresa durante los reflujos de marea por difusión (Torres et al., 2011). El agotamiento de nutrientes en la columna de agua se debe al consumo de las microalgas y su dilución responde a procesos de difusión debido al flujo y reflujo de las mareas. La disponibilidad de energía lumínica en el sistema varía diaria y estacionalmente y disminuye con la profundidad. Las diatomeas y los dinoflagelados utilizan estos recursos en sus procesos de crecimiento individual y poblacional. Las tasas de pérdida del fitoplancton consideran la sedimentación de las diatomeas a causa de la estratificación estival, el pastoreo del zooplancton sobre diatomeas y dinoflagelados, y la depredación mixotrófica de dinoflagelados sobre las diatomeas (Fig. 5). En el caso de los dinoflagelados, la densidad poblacional es afectada además, por procesos de enquistamiento y exquistamiento.

2.3.- Estructura del modelo.

Se implementó un modelo numérico dinámico sin dimensión espacial utilizando el programa de modelación de sistemas dinámicos Stella Research versión 9.2 (ISEE Systems). Este software fue escogido por presentar una interfase amigable que permite

diagramar iconográficamente las variables de estado mediante reservorios, siendo relativamente fácil establecer las interrelaciones de estas variables mediante procesos y flujos de información y establecer relaciones claras entre las variables y las ecuaciones. Además Stella provee variadas opciones para explorar escenarios alternativos¹. El modelo se construyó de acuerdo a la aproximación poblacional-comunitaria (O'Neill et al., 1986), cuyos reservorios o componentes corresponden a las variables de estado diatomeas, dinoflagelados, quistes temporales, hipnoquistes, zooplancton, concentración de NO_3^- , NH_4^+ , PO_4^{3-} y Si(OH)_4 , las cuales describen el estado del ecosistema estudiado (Jackson et al., 2000). Las condiciones forzantes que influyen en el comportamiento de los componentes del sistema son la intensidad de la luz, temperatura, salinidad, sedimentación de las diatomeas y depredación por mixotrofia. Los reservorios son regulados por flujos e influjos (individuos, nutrientes y energía solar) y parámetros de naturaleza física, química, ecológica y ecofisiológica que afectan la estructura y dinámica de los componentes del modelo (Marín, 1997; Delgado & Serey, 2002).

El modelo base resultante se utilizó para estudiar los efectos que producen los cambios en las proporciones de NH_4^+ y NO_3^- ($\text{N}_o:\text{N}_i$) sobre las abundancias de diatomeas y dinoflagelados y para determinar los umbrales de estas proporciones que permiten la dominancia o coexistencia de estos grupos funcionales. Para ello se utilizaron distintos escenarios de modelación donde se modificó el ingreso de NH_4^+ o NO_3^- al sistema para simular condiciones de limitación o eutrofización por alguno de estos dos nutrientes.

¹ <http://www.iseesystems.com/software/Education/StellaSoftware.aspx>

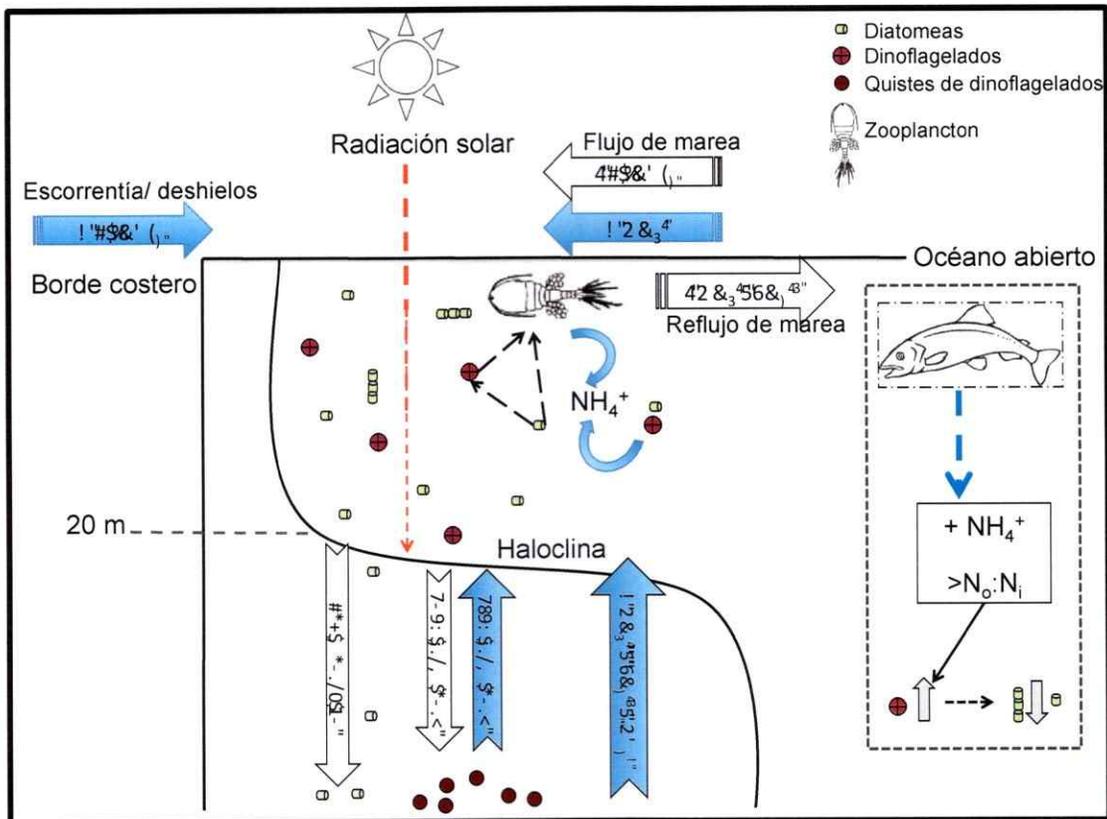


Figura 5. Modelo conceptual de los componentes, procesos e interacciones ecológicas que afectan las dinámicas de diatomeas y dinoflagelados en Magallanes. Las flechas azules representan ingresos y las flechas blancas representan egresos.

Debido a que los ciclos de vida de diatomeas y dinoflagelados transcurren en periodos de horas a días, el modelo se ejecutó utilizando una escala temporal de días y un $\Delta t = 0,25$, el cual es adecuado para simulaciones complejas que incluyen oscilaciones (Deaton & Winebrake, 2000). Se utilizó un período total de 2000 días a fin de incorporar los ciclos estacionales tanto climáticos como biológicos.

2.4.- Método de integración.

Las simulaciones en modelos construidos en Stella se resuelven mediante ecuaciones de diferencia con iteraciones consecutivas tomando pequeños intervalos de tiempo (Marín & Delgado, 2007). Stella utiliza los métodos integrativos fijos de Euler, Runge-Kutta 2 y Runge-Kutta 4, entre los cuales los dos últimos son más precisos que Euler. Sin embargo, al estar diseñados para el análisis de variables continuas no pueden generar valores integrados cuando se utilizan funciones lógicas como IF-THEN-ELSE u objetos discretos como los reservorios de tipo CONVEYORS. Debido a ello, se utilizó el método de integración de Euler en este modelo (Marín et al., 2009).

2.5.- Condiciones iniciales del modelo.

Para construir el modelo en una dinámica cíclica anual se establecieron las condiciones iniciales de las variables de estado con valores medidos en verano en Bahía Buena, salvo para la concentración de NH_4^+ , que corresponde a mediciones de fiordos y canales del sur de Chile (Buschmann, 2005) ya que no existen mediciones para Bahía Buena (Tabla 2). Debido a que no hay mediciones de la concentración de quistes en los sedimentos de esta estación, se usó un valor de referencia de otro sistema costero para los quistes temporales (Garcés et al., 2002) y se optó por suponer que no había hipnoquistes, ya que estos aparecen frecuentemente después de las proliferaciones de dinoflagelados (Ichimi et al., 2001).

Tabla 2. Condiciones iniciales de las variables de estado (reservorios) del modelo.

VARIABLES DE ESTADO	VALOR	UNIDAD	REFERENCIA	DESCRIPCIÓN
Diatomeas	16400	cél L ⁻¹	IFOP	Enero del 2005, Bahía Buena
Dinoflagelados	20000	cél L ⁻¹	IFOP	Enero del 2005, Bahía Buena
Zooplancton	50	ind L ⁻¹	IFOP	Enero del 2005, Bahía Buena
Quistes temporales	1000	cél L ⁻¹		Sistemas costeros.
Hipnoquistes	0	cél L ⁻¹		Supuesto
NO ₃ ⁻	0,15	mg L ⁻¹	IFOP	Enero del 2005, Bahía Buena
Si(OH) ₄	0,31	mg L ⁻¹	IFOP	Enero del 2005, Bahía Buena
PO ₄ ⁻³	0,05	mg L ⁻¹	IFOP	Enero del 2005, Bahía Buena
NH ₄ ⁺	0,01	mg L ⁻¹	Buschmann, 2005	Canales poco poblados y sistemas prístinos

2.6.- Formulación y parametrización del modelo.

Los valores de los componentes y los parámetros del modelo se basaron en información disponible en la literatura para los grupos funcionales o para un taxa representativo de diatomeas y dinoflagelados (Tabla 3). La parametrización completa de la modelación en Stella se muestra en el Anexo 2.

2.6.1.- *Diatomeas*

La dinámica poblacional de las diatomeas (Fig. 6), fue modelada a través de los cambios numéricos densodependientes regulados por las tasas de crecimiento y mortalidad conforme a la siguiente ecuación:

$$(1) \text{ Diatomeas}(t) = \text{Diatomeas}(t-dt) + (\text{Crecimiento diat} - \text{Mortalidad diat} - \text{Sedimentación}) * dt$$

donde Crecimiento diat = Diatomeas * μ diat

μ diat = tasa de crecimiento o división celular de diatomeas.

Las pérdidas por mortalidad responden a la capacidad de carga del sistema y la depredación ejercida por el zooplancton y dinoflagelados (Tabla 3) de acuerdo a la Ecuación 2:

$$(2) \text{ Mortalidad diat} = (\text{Diatomeas} * K_m \text{ diat}) + (\text{Pastoreo diat} * \text{Zooplancton} * \text{Diatomeas}) + (\text{mixotrofia} * \text{Dinoflagelados})$$

donde $K_m \text{ diat} = \mu \text{ diat} * (\text{Diatomeas} / K \text{ diat})$, mortalidad densodependiente de las diatomeas.

$K \text{ diat}$ = Capacidad de carga para las diatomeas

La capacidad de carga de las diatomeas, al igual que para los dinoflagelados, se basó solo en torno a las máximas abundancias registradas en Magallanes para el periodo estudiado y da cuenta de la competencia intraespecífica por recursos no considerados directamente en el modelo, tales como hierro y vitaminas, entre otros (Brand et al.,

1983; Chisholm & Morel, 1991; Sunda & Huntsman, 1995; Litchman et al., 2006; Litchman, 2007). La depredación debida al zooplancton depende de la abundancia de los depredadores, de las diatomeas y de la tasa de pastoreo (Tabla 3), la cual hace referencia a la eficiencia del zooplancton para encontrar y capturar a sus presas (Volterra, 1926; Lotka, 1932; Begon et al., 2006). En el modelo, la depredación por mixotrofia (Ecuación 2) solamente depende de la abundancia de los dinoflagelados ya que las diatomeas (presas), siempre son abundantes en Magallanes (Iriarte et al., 2001). Las tasas de pastoreo y mixotrofia se basan en algunos datos registrados en sistemas costeros someros que tienden a estratificarse, en los cuales la presión de pastoreo por zooplancton es muy baja (Smetacek, 1981; Hansen, 1991; Lignell et al., 1993; Braleswska & Witek, 1995; Tiselius & Kuylenstierna, 1996) y no existe limitación de nutrientes inorgánicos que promuevan aumentos en la mixotrofia (Havskum & Riemann, 1996; Tiselius & Kuylenstierna, 1996; Myung et al., 2006; Flynn & Mitra, 2009; Czypionka et al., 2011).

Para establecer pérdidas de diatomeas por sedimentación (Ecuación 1) se incorporó una tasa de sedimentación (Tabla 3), la cual fue estimada calculando el tiempo que tarda una célula que se encuentra en la superficie en alcanzar los 20 m de profundidad si su velocidad de hundimiento es de $0,2 \text{ m d}^{-1}$ (Grover, 2011). El periodo de sedimentación de las diatomeas, que en este modelo se relacionó a la estratificación estival de la columna de agua, fue fijado entre los días 2 de enero y 19 de marzo utilizando las funciones lógicas IF-THEN-ELSE:

(3) *Sedimentación* = IF (*Estratificación* ≥ 2) AND (*Estratificación* < 80) THEN (*Diatomeas* * 0,01) ELSE (0)

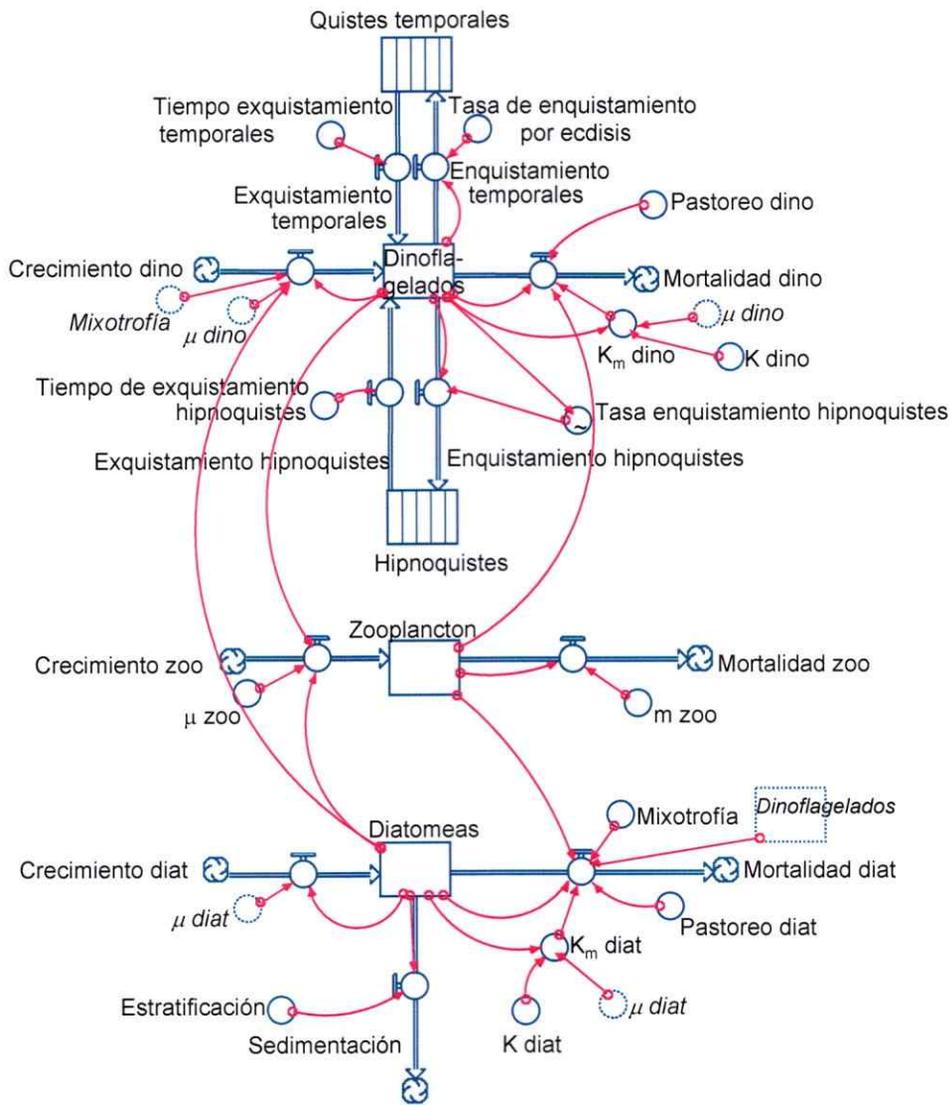


Figura 6. Estructura iconográfica de las variables de estado diatomeas, dinoflagelados, quistes de dinoflagelados y zooplancton. Los parámetros (círculos) y sus relaciones con los componentes del modelo se explican en texto, la Tabla 3 y en el Anexo 2.

2.6.2.- Dinoflagelados

Los dinoflagelados aumentan numéricamente en el modelo en forma densodependiente de acuerdo a la tasa de crecimiento y en forma densoindependiente por el consumo de diatomeas mediante mixotrofia (Fig. 6):

$$(4) \text{ Dinoflagelados}(t) = \text{Dinoflagelados}(t-dt) + (\text{Crecimiento dino} + \text{Exquistamiento temporales} + \text{Exquistamiento hipnoquistes} - \text{Mortalidad dino} - \text{Enquistamiento temporales} - \text{Enquistamiento hipnoquistes}) * dt$$

Donde Crecimiento dino = (Dinoflagelados * μ dino) + (Mixotrofia * Diatomeas), siendo μ dino = tasa de crecimiento o división celular de dinoflagelados.

Los flujos de salida de este reservorio responden a la mortalidad producida por la capacidad de carga del sistema (Tabla 3) y el pastoreo por el zooplancton de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$(5) \text{ Mortalidad dino} = (K_m \text{ dino} * \text{Dinoflagelados}) + (\text{Pastoreo dino} * \text{Zooplancton} * \text{Dinoflagelados})$$

donde K_m dino = $\mu_{\text{Dino}} * (\text{Dinoflagelados} / K \text{ dino})$, mortalidad densodependiente de los dinoflagelados.

K dino= Capacidad de carga para los dinoflagelados.

2.6.3.- Quistes de dinoflagelados.

En la dinámica de los dinoflagelados se consideraron procesos de enquistamiento y exquistamiento de hipnoquistes y de quistes temporales (Ecuación 4), donde el cambio numérico en el tiempo de los hipnoquistes se definió considerando que son el producto de la fusión de dos células vegetativas (Garcés et al., 2004):

$$(6) \quad \frac{\Delta_{\text{hipnoquistes}}}{dt} = \left(\frac{\text{células}_{\text{vegetativas}}}{2} \right) \times \text{tasa}_{\text{enquistamiento}_{\text{hipnoquistes}}}$$

La tasa de enquistamiento de los hipnoquistes responde a una función logarítmica negativa a la densidad de las células vegetativas ($y = -0,087\ln(x) + 1,9522$; $r^2 = 0,89$) y para obtenerla se utilizaron porcentajes de enquistamiento y valores de densidad de células vegetativas del dinoflagelado *Alexandrium taylori* (Garcés et al., 2002). Los quistes temporales se enquistan mediante ecdisis y en el modelo su densidad está definida por:

$$(7) \quad \frac{\Delta_{\text{quistes}_{\text{temporales}}}}{dt} = \text{células}_{\text{vegetativas}} \times \text{tasa}_{\text{de}_{\text{enquistamiento}_{\text{temporales}}}}$$

Para modelar el paso de células vegetativas hacia los reservorios de los quistes se utilizaron convertidores de tipo CONVEYOR, los cuales permitieron fijar el tiempo de residencia de los quistes en el bentos mediante la función TRANSIT TIME. Como este

valor depende del tipo de quistes y su tiempo de latencia, se fijó 365 días para los hipnoquistes (Garcés et al., 2002) y 20 días para los quistes temporales (Garcés et al., 2004) suponiendo que este periodo de tiempo es fijo, que todos los quistes permanecen viables durante la simulación y que no experimentan división celular a fin de evitar complejidad en la modelación.

2.6.4.- Zooplancton

La abundancia del zooplancton (Fig. 6) depende de las tasas de crecimiento y mortalidad conforme la siguiente ecuación:

$$(8) \text{Zooplancton}(t) = \text{Zooplancton}(t - dt) + (\text{Crecimiento zoo} - \text{Mortalidad zoo}) * dt$$

donde,

Crecimiento zoo = $\mu_{\text{zoo}} * ((\text{Dinoflagelados} * 0,2) + (\text{Diatomeas} * 0,8))$, siendo μ_{zoo} = tasa de crecimiento del zooplancton,

Mortalidad zoo = $\text{Zooplancton} * m_{\text{zoo}}$, siendo m_{zoo} = tasa de mortalidad del zooplancton.

De acuerdo a las bajas abundancias registradas para Magallanes (datos IFOP), se consideró al crecimiento del zooplancton como densoindependiente. La tasa de

crecimiento en el modelo corresponde a la tasa de pastoreo (Tabla 3), de modo que el crecimiento poblacional depende de la abundancia de sus presas, con preferencia por las diatomeas sobre dinoflagelados (Llebot et al., 2010).

Considerando que la clase Copepoda es el grupo que domina el mesozooplankton en Magallanes (Antezana et al., 2002; Avaria et al., 2004; Guzmán et al., 2005), se utilizaron abundancias y parámetros de esta clase para la modelación de este componente. Además, como en esta área las tasas de ingestión del fitoplancton no se encuentran en función del tamaño del zooplankton, ni se han registrado diferencias significativas de pastoreo entre día y noche en esta área (Antezana et al., 2002), se supuso que la tasa de pastoreo es independiente del estado de desarrollo del organismo y que hay ausencia de migraciones nictemerales ni cambios de la abundancia dentro de los ciclos de marea.

2.6.5.- Nutrientes (NO_3^- , PO_4^{-3} , NH_4^+ , $Si(OH)_4$)

Los cambios en la concentración de nutrientes (Ecuaciones 9-12) fueron regulados por flujos de entrada y salida del sistema (Fig. 7, Tabla 3, Anexo 2). Las entradas de NO_3^- , PO_4^{-3} y NH_4^+ corresponden a la renovación desde aguas profundas y al influjo desde aguas oceánicas mediadas por las mareas.

Para el caso del NO_3^- , estos procesos se parametrizaron separadamente considerando que existen mediciones actuales del efecto de las mareas para Magallanes (Torres et al., 2011):

$$(9) \quad NO_3^-(t) = NO_3^-(t-dt) + (\text{Influjo} + \text{Renovación } NO_3^- - \text{Agotamiento } NO_3^- - \text{Difusión } NO_3^-) * dt$$

Para el PO_4^{3-} y NH_4^+ , la renovación desde aguas profundas y el influjo desde aguas oceánicas mediadas por las mareas se parametrizaron en un solo flujo de entrada:

$$(10) \quad PO_4^{3-}(t) = PO_4^{3-}(t-dt) + (\text{Renovación } PO_4^{3-} - \text{Agotamiento } PO_4^{3-} - \text{Difusión } PO_4^{3-}) * dt$$

$$(11) \quad NH_4^+(t) = NH_4^+(t-dt) + (\text{Renovación } NH_4^+ - \text{Agotamiento } NH_4^+ - \text{Difusión } NH_4^+) * dt$$

El flujo de renovación del NH_4^+ , contempla además, la fertilización desde aguas profundas, la excreción del zooplancton, acción bacteriana y remineralización (Nogueira et al., 2006), todos resumidos en el mismo flujo de entrada.

La concentración del $Si(OH)_4$ en el sistema depende de su renovación, del agotamiento por consumo de las diatomeas y a las pérdidas por difusión:

$$(12) \quad Si(OH)_4(t) = Si(OH)_4(t-dt) + (\text{Renovación } Si(OH)_4 - \text{Agotamiento } Si(OH)_4 - \text{Difusión } Si(OH)_4) * dt$$

La renovación del $Si(OH)_4$ contempla el ingreso por escorrentía y el reciclaje de este nutriente dependiente de la mortalidad de las diatomeas (Jørgensen, 1955; Parsons et al., 1961). Para parametrizar estos procesos se estableció que la escorrentía ocurre durante los últimos 65 días del año, correspondientes a primavera e inicios del verano, cuando

aumentan los caudales de los ríos debido al derretimiento de ventisqueros (Palma & Silva, 2004) y para el resto del año se supuso una entrada continua de $\text{Si}(\text{OH})_4$ con un aporte menor desde ríos:

(13) *Renovación $\text{Si}(\text{OH})_4$* = IF (Escorrentía ≥ 300) AND (Escorrentía ≤ 365) THEN *PULSE(0.2,300,10)* + (Mortalidad diat * R($\text{Si}(\text{OH})_4$)) ELSE (0.03 + (Mortalidad diat * R($\text{Si}(\text{OH})_4$)))

donde R $\text{Si}(\text{OH})_4$ es la tasa de reciclaje del $\text{Si}(\text{OH})_4$.

Las salidas de nutrientes del sistema corresponden al agotamiento por consumo del fitoplancton y a las tasas de difusión mediadas por los flujos de las mareas (Ecuaciones 10-12). Las tasas de difusión de $\text{Si}(\text{OH})_4$ y NO_3^- (Tabla 3) se estimaron a partir de las mediciones promedios reportadas para el fiordo Seno Ballena durante los flujos y reflujos de marea (Torres et al., 2011), y la tasa de difusión del PO_4^{3-} y NH_4^+ (Tabla 3) se fijaron de forma idéntica a la del NO_3^- , bajo el supuesto que el reflujo de las mareas los afecta de la misma forma que al NO_3^- .

Las pérdidas de nutrientes en el sistema debido al consumo por parte de diatomeas y dinoflagelados fueron reguladas mediante los parámetros de la cinética de incorporación de nutrientes de acuerdo a la ecuación de Michaelis-Menten:

$$(14) \quad \rho = \frac{\rho_{\max} \times [S]}{K_s + [S]}$$

donde ρ_i es la tasa de incorporación del nutriente i , ρ_{\max} es la tasa de incorporación en saturación del nutriente por célula, $[S]$ es la concentración externa del nutriente y K_s es la constante de saturación media para la incorporación del nutriente.

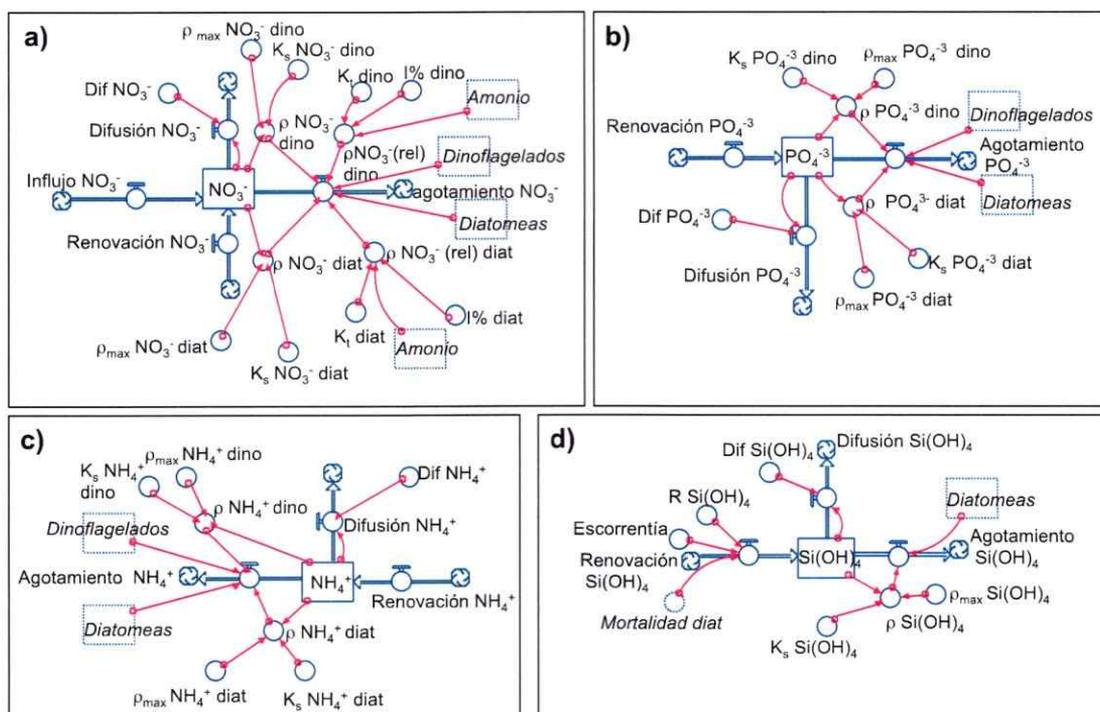


Figura 7. Estructura iconográfica de la modelación de los nutrientes. a) NO_3^- , b) PO_4^{-3} , c) NH_4^+ , d) Si(OH)_4 . Los parámetros (círculos) y sus relaciones con los componentes del modelo son explicados en texto, la Tabla 3 y el Anexo 2.

El agotamiento de cada nutriente en el sistema simulado responde a la tasa de incorporación (Ecuación 14) de cada grupo funcional:

$$(15) \text{ Agotamiento nutriente} = (\text{Diatomeas} * \rho_{\text{diat}}) + (\text{Dinoflagelados} * \rho_{\text{dino}})$$

En el caso del NO_3^- , se incluyó la tasa de incorporación relativa en presencia de NH_4^+ para cada grupo funcional de acuerdo a la ecuación 16, la cual fue modificada por Harrison et al. (1996) a partir de la ecuación de Michaelis - Menten:

$$(16) \quad \rho_{\text{NO}_3^-}(\text{rel}) = \left[1 - \left(\frac{I\%[\text{NH}_4^+]}{K_t + [\text{NH}_4^+]} \right) \right]$$

donde $[\text{NH}_4^+]$ corresponde a la concentración de NH_4^+ , $\rho_{\text{NO}_3^-}(\text{rel})$ es la tasa de incorporación relativa de NO_3^- cuyos valores van desde 0 hasta 1, $I\%$ es el porcentaje máximo de inhibición de incorporación de NO_3^- debido al NH_4^+ y K_t es la concentración media de inhibición del NH_4^+ (Tabla 3). De esta forma la ecuación 15 para el NO_3^- quedó como:

$$\text{Agotamiento } \text{NO}_3^- = (\rho_{\text{NO}_3^-}(\text{rel}) \text{ diat} * (\text{Diatomeas} * \rho_{\text{NO}_3^-} \text{ diat})) + (\rho_{\text{NO}_3^-}(\text{rel}) \text{ dino} * (\text{Dinoflagelados} * \rho_{\text{NO}_3^-} \text{ dino}))$$

2.6.7.- Temperatura y salinidad

La variabilidad temporal de la temperatura y salinidad superficial del mar fueron incorporadas gráficamente en el modelo utilizando valores reales de la estación de Bahía Buena para el año 2002 (Figs. 8 y 9). Para agregar el efecto de estas variables sobre el crecimiento de diatomeas y dinoflagelados se utilizaron los modelos de Tsuruta et al. (1985) para la diatomea *Skeletonema costatum* y de Yamamoto & Tarutani (1997, fide in Yamamoto et al., 2002) para el dinoflagelado *Alexandrium tamarense*:

$$(17) \mu_T^{\circ} diat = -0,004T^2 + 0,165T - 0,766$$

$$(18) \mu_S diat = -0,003S^2 + 0,132S - 0,222$$

$$(19) \mu_T^{\circ} dino = -0,004T^2 + 0,129T - 0,568$$

$$(20) \mu_S dino = -0,001S^2 + 0,051S - 0,156$$

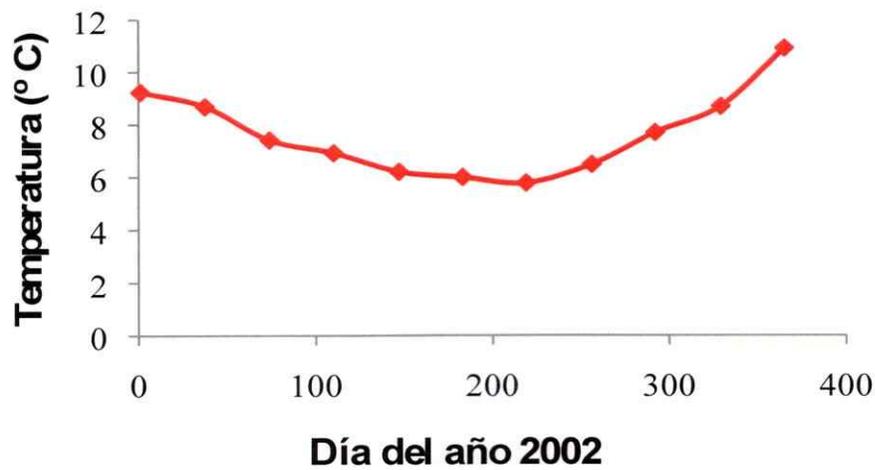


Figura 8. Dinámica de la temperatura superficial del mar durante el año 2002 en Bahía Buena.

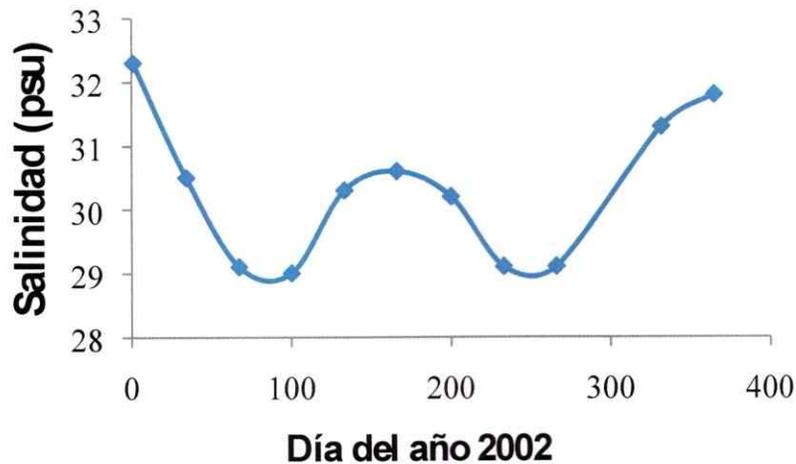


Figura 9. Dinámica de la salinidad superficial del mar durante el año 2002 en Bahía Buena.

2.6.7.- Intensidad de la luz

El crecimiento de las diatomeas y dinoflagelados en respuesta a la intensidad de luz (Fig. 10, Ecuación 21) se modeló de acuerdo a la curva hiperbólica de Yamamoto & Tarutani (1997, fide in Yamamoto et al., 2002):

$$(21) \quad \mu_l = \mu_{lmax} * (I_z - I_c) / \{ (K_l - I_c) + (I_z - I_c) \}$$

donde μ_l es la tasa de crecimiento dependiente de la luz a la intensidad de compensación, μ_{lmax} corresponde a la máxima tasa de crecimiento a la cual la intensidad de la luz es saturante, I_c es la intensidad de compensación de la luz, I_z es la intensidad de la luz a la profundidad Z y K_l es intensidad media de la luz para el crecimiento.

La intensidad de la luz a una profundidad Z (I_z) se modeló considerando el valor en superficie (I_0), la disminución exponencial con la profundidad (Z) y la turbidez del medio, esta última medida a través del coeficiente de atenuación de la luz (K_d):

$$(22) \quad I_z = I_0 * e^{(-K_d * Z)}$$

Estos factores determinan la exposición promedio del fitoplancton a la luz en una columna de agua bien mezclada (Wosfy, 1983; Yamamoto et al., 2002). Los valores de intensidad de luz superficial utilizados son los descritos para Magallanes (Pizarro et al., 2005). La variación diaria de I_0 fue definida en forma gráfica para las condiciones de otoño-invierno y primavera-verano bajo el siguiente algoritmo:

$$(23) \quad I_z = IF(ciclo\ luz\ anual \geq 75) \text{ AND } (ciclo\ luz\ anual \leq 300) \text{ THEN } (I_0 \text{ otoño-invierno} * EXP(-K_d * Z)) \text{ ELSE } (I_0 \text{ primavera-verano} * EXP(-K_d * Z))$$

El ciclo anual de la luz se estableció mediante la función COUNTER(1,365) donde las condiciones de otoño-invierno fueron definidas entre los días 75 y 300 dentro de un ciclo anual. Del mismo modo, las condiciones de primavera-verano se fijaron desde el día 301 de un año calendario y los primeros 74 días del año siguiente.

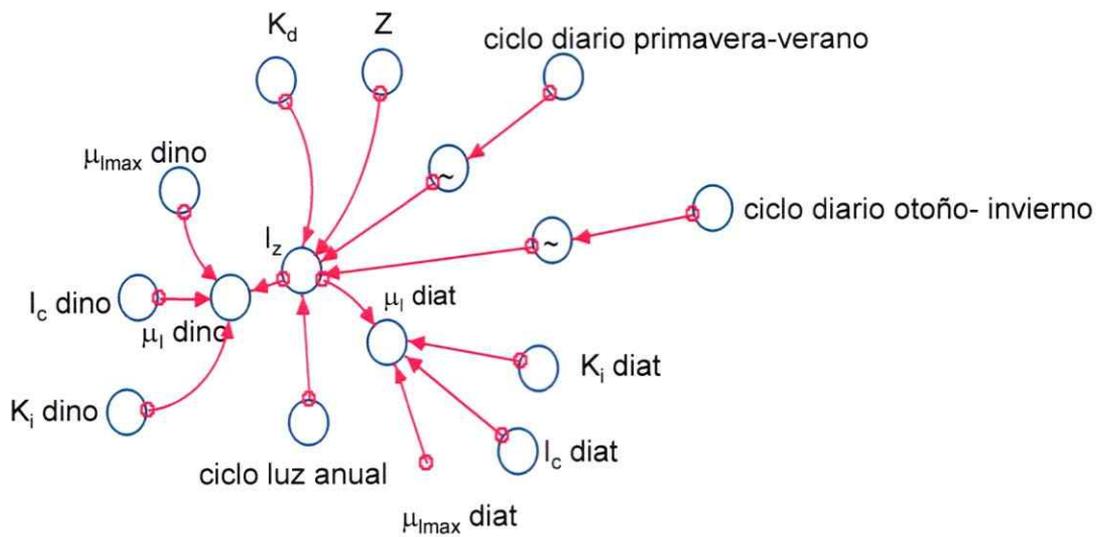


Figura 10. Estructura iconográfica de la modelación del efecto de la intensidad de la luz (I_z) sobre las tasas de crecimiento de diatomeas y dinoflagelados. Los parámetros (círculos) y sus relaciones con los componentes del modelo son explicados en el texto, la Tabla 3 y en el Anexo 2.

2.6.8.- Tasas de crecimiento poblacional bruta (μ)

Las tasas de crecimiento de diatomeas y dinoflagelados, correspondientes a las tasas de división celular, fueron parametrizadas mediante la ecuación de Monod (1942):

$$(24) \quad \mu = \frac{\mu_{\max} \times [S]}{K_{\mu} + [S]}$$

donde μ es la tasa de crecimiento (d^{-1}), μ_{\max} es la tasa de crecimiento máxima saturada de recursos (d^{-1}), S es la concentración del nutriente en estado estable y K_{μ} es la constante de saturación media para el crecimiento. La mayoría de los valores de los parámetros K_{μ} y μ_{\max} se obtuvieron desde publicaciones de experimentos de cultivo, *in situ* o en laboratorio, o bien desde modelos publicados (Tabla 3). Sin embargo,

ocasionalmente se utilizaron valores supuestos que se ajustaron a las dinámicas esperadas cuando la información en la literatura fue escasa o imprecisa, o bien cuando fue necesario calibrar el modelo.

Las tasas de crecimiento para cada grupo funcional se relacionaron con la temperatura, salinidad, intensidad de la luz y concentración de nutrientes (Fig. 11) conforme a la ecuación modificada de Yamamoto et al. (2002):

$$(25) \quad \mu_{\text{diat}} = ((\mu_S^{\text{diat}} * \mu_{T^o}^{\text{diat}}) * (\mu_{\text{NO}_3^-}^{\text{diat}} / \mu_{\text{max}}^{\text{NO}_3^-} \text{diat}) * (\mu_{\text{NH}_4^+}^{\text{diat}} / \mu_{\text{max}}^{\text{NH}_4^+} \text{diat}) * (\mu_{\text{Si(OH)}_4} / \mu_{\text{max}}^{\text{Si(OH)}_4} * (\mu_{\text{PO}_4^{3-}}^{\text{diat}} / \mu_{\text{max}}^{\text{PO}_4^{3-}} \text{diat}) * (\mu_I^{\text{diat}} / \mu_{I_{\text{max}}}^{\text{diat}}))$$

$$(26) \quad \mu_{\text{dino}} = ((\mu_S^{\text{dino}} * \mu_{T^o}^{\text{dino}}) * (\mu_{\text{NO}_3^-}^{\text{dino}} / \mu_{\text{max}}^{\text{NO}_3^-} \text{dino}) * (\mu_{\text{NH}_4^+}^{\text{dino}} / \mu_{\text{max}}^{\text{NH}_4^+} \text{dino}) * (\mu_{\text{PO}_4^{3-}}^{\text{dino}} / \mu_{\text{max}}^{\text{PO}_4^{3-}} \text{dino}) * (\mu_I^{\text{dino}} / \mu_{I_{\text{max}}}^{\text{dino}}))$$

donde los

subíndices de los componentes de la ecuación indican la salinidad y temperatura óptimas para el crecimiento, la concentración de nutrientes máxima para el crecimiento e intensidad de luz de saturación.

2.7.- Validación del modelo.

Para validar el modelo se compararon las dinámicas generadas con las series de tiempo registradas *in situ* en la estación de Puerto Zenteno (Power, 1993; Rykiel, 1996). Además, para determinar el ajuste de los datos de diatomeas, dinoflagelados,

zooplancton, NO_3^- , PO_4^{-3} y Si(OH)_4 resultantes del modelo con los datos reales se realizaron análisis de correlación de Spearman, identificando las fechas en las cuales se realizaron dichos muestreos, para lo cual fue necesario definir un $\Delta t = 1$ día. Para determinar si los valores de abundancia de zooplancton y de concentración PO_4^{-3} y Si(OH)_4 arrojados por el modelo se diferenciaron de los valores medidos en terreno, se realizaron análisis de la varianza de una vía (ANOVA) previa transformación Box Cox de los datos para cumplir con los supuestos de homocedasticidad y distribución normal de los residuales. Los datos de abundancias de diatomeas y dinoflagelados, así como de concentración de NO_3^- no cumplieron con los supuestos por lo cual fueron comparados mediante el análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis (Zar, 2010). Todos los análisis se realizaron en el software Statistica 8.0 (PP StatSoft).

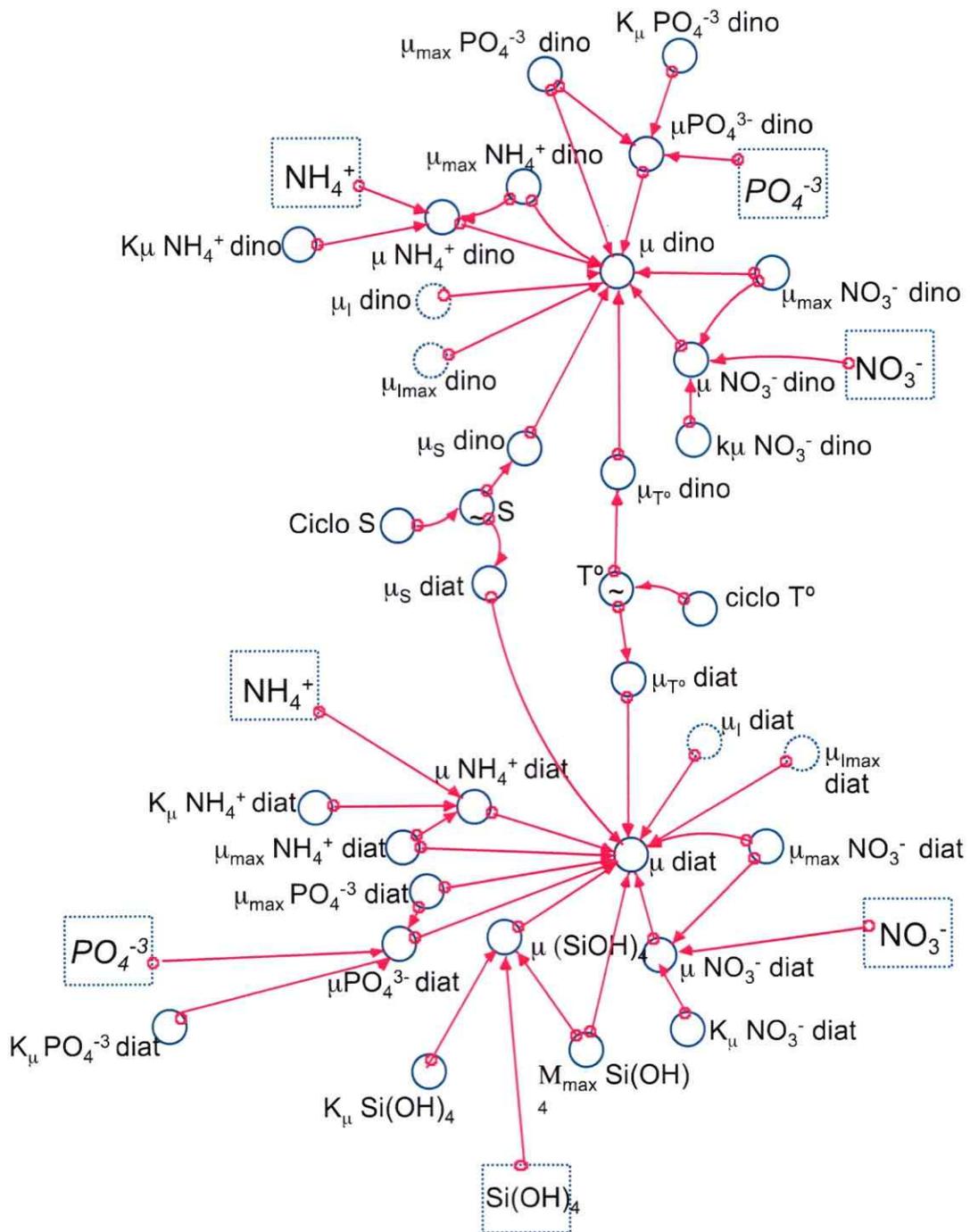


Figura 11. Estructura iconográfica de la modelación de las tasas de crecimiento de diatomeas y dinoflagelados en relación con los nutrientes (NO_3^- , NH_4^+ , PO_4^{3-} y Si(OH)_4), temperatura y salinidad. Los parámetros (círculos) y sus relaciones con los componentes del modelo son explicados la Tabla 3 y en el Anexo 2.

2.8.- Análisis de sensibilidad.

Para evaluar la robustez del modelo y discriminar a que parámetros son más sensibles las dinámicas poblacionales de diatomeas y dinoflagelados, se realizó un análisis de sensibilidad mediante la relación de Huntley et al. (1987):

$$S_x = \frac{(K_{t,x} - K_s) / K_s}{(P_{t,x} - P_{s,x}) / P_{s,x}}$$

donde $K_{t,x}$ es el valor de la variable después de la modificación del parámetro x , K_s es el valor estándar de la variable, $P_{t,x}$ es el valor de prueba del parámetro P_x (manteniendo todos los otros parámetros en un valor estándar durante el test) y $P_{s,x}$ es el valor estándar, o inicial del parámetro P_x .

Mediante este análisis se compararon los valores estándar de la densidad de las diatomeas y dinoflagelados, es decir aquellos que resultaron al ejecutar el modelo base (Tabla 3) con los resultados obtenidos bajo la modificación de algunos parámetros para los días 700 y 800 del modelo, correspondientes a la segunda primavera y el tercer verano de la simulación. Estas fechas se escogieron considerando las dinámicas estacionales del fitoplancton con marcados aumentos en densidad de diatomeas en primavera y proliferación de dinoflagelados durante el verano. Se analizaron los parámetros de pastoreo, mixotrofia, crecimiento y mortalidad del zooplancton, Los parámetros de disponibilidad y uso de la luz para diatomeas y dinoflagelados (K_d , I_c , K_i ,

μ_{\max}), la tasa de sedimentación de las diatomeas, tasas de enquistamiento de quistes temporales y el tiempo que estos permanecen en el bentos. Adicionalmente, se analizó la sensibilidad del modelo frente a cambios en los parámetros de la cinética de incorporación de nutrientes para los dos grupos funcionales. Para ello se evaluó el efecto de cambios en las tasas de incorporación máxima (ρ_{\max}) y coeficiente de saturación media (K_s) por separado para el NO_3^- , PO_4^{3-} , Si(OH)_4 y NH_4^+ , en diatomeas y dinoflagelados, para cuatro escenarios que modificaron el valor de cada parámetro en un -90%, -50%, +50%, +100% respecto del valor inicial. Los escenarios fueron fijados arbitrariamente debido a la amplia variabilidad de los datos encontrados en la literatura.

2.9.- Cálculo de las tasas de crecimiento poblacional neta (r).

Las tasas de crecimiento poblacional neta de diatomeas y dinoflagelados fueron calculadas utilizando la ecuación de crecimiento exponencial para los valores de densidad del modelo base de cada grupo funcional en cada Δt de acuerdo a Krebs (1985):

$$(27) \quad r = (\ln N_1 - \ln N_0) / (t_1 - t_0)$$

2.10.- Escenarios de modelación.

Con el fin de encontrar los umbrales de $N_o:N_i$ que determinan la dominancia de un grupo funcional sobre otro, o la coexistencia de ambos en la condición “*ceteris paribus*”, se establecieron cinco escenarios de modelación modificando el ingreso de NH_4^+ o de NO_3^- en el sistema:

Escenario 1. Sistema prístino con limitación de nitrógeno orgánico. Se redujo el flujo de entrada de NH_4^+ a $0,001 \text{ mg L}^{-1}$, conforme a valores registrados en el límite inferior del rango detectado en áreas prístinas australes (Buschmann, 2005).

Escenario 2. Sistema prístino con limitación de nitrógeno inorgánico. Se disminuyó el flujo de entrada de NO_3^- al sistema por renovación desde aguas profundas e influjo de mareas a valores de $0,01 \text{ mg L}^{-1}$, en concordancia con los mínimos valores registrados en Magallanes (Torres et al., 2011).

Escenario 3. Sistema con limitación severa de nitrógeno inorgánico. Se redujo la entrada de NO_3^- al sistema por renovación desde aguas profundas e influjo de mareas a valores de $0,001 \text{ mg L}^{-1}$.

Escenario 4. Sistema medianamente eutrofizado por nitrógeno orgánico. Se aumentó el flujo de entrada de NH_4^+ a $0,01 \text{ mg L}^{-1}$ en conformidad a valores registrados en sistemas con influencia antrópica (Buschmann, 2005).

Escenario 5. Sistema muy eutrofizado por nitrógeno orgánico. Se elevó el influjo de NH_4^+ a $0,03 \text{ mg L}^{-1}$, considerando que este valor se encuentra sobre el límite superior de lo detectado en áreas con actividades salmoneras (Buschmann, 2005).

Para probar si las modificaciones en las entradas de nutrientes realizadas en los cinco escenarios produjeron cambios en la proporción $\text{N}_o:\text{N}_i$, así como en la abundancia de diatomeas y dinoflagelados, se realizaron pruebas de Kruskal –Wallis, previo haber comprobado que los datos no cumplieron los supuestos paramétricos de homogeneidad de las varianzas y distribución normal de los residuales de la variable respuesta (Zar, 2010). Para ello se utilizaron los datos de los periodos de verano, momento en que los dinoflagelados alcanzaron mayor abundancia. Para evaluar el efecto de los cambios en la proporción de $\text{N}_o:\text{N}_i$, obtenidos en los distintos escenarios, sobre la dominancia de alguno de los grupos funcionales o bien la coexistencia, se estableció la relación de la abundancia diatomeas y dinoflagelados por medio del índice $\log \text{ diat} / \log \text{ dino}$, el cual fue comparado en los cinco escenarios y el modelo base mediante la prueba de Kruskal-Wallis (Zar, 2010).

Tabla 3. Parámetros y coeficientes del modelo con sus valores, unidades, especie o grupo de procedencia, referencias y descripción. Cuando fue necesario las unidades fueron transformadas.

Parámetro o Coeficiente	valor	Unidad	Especie o grupo	Referencia	Descripción
μ diat	Estimada desde el modelo	d ⁻¹	Diatomeas		Tasa de crecimiento o división celular de diatomeas
μ dino	Estimada desde el modelo	d ⁻¹	Dinoflagelados		Tasa de crecimiento o división celular de dinoflagelados
K_m diat	Estimada desde el modelo	d ⁻¹	Diatomeas		Tasa de mortalidad sujeta a capacidad de carga
K diat	1.000.000	cél L ⁻¹	Diatomeas		Capacidad de carga para diatomeas
K_m dino	Estimada desde el modelo	d ⁻¹	Dinoflagelados		Tasa de mortalidad sujeta a capacidad de carga
K dino	300.000	cél L ⁻¹	Dinoflagelados		Capacidad de carga para dinoflagelados
$\rho_{max} PO_4^{-3}$ dino	0,00000238	mg/L cél d	<i>Gymnodinium catenatum</i>	Yamamoto et al., 2004	Tasa de incorporación máxima del fosfato
$K_s PO_4^{-3}$ dino	0,28217960	mg L ⁻¹	<i>G. catenatum</i>	Yamamoto et al., 2004	Constante de saturación media para el fosfato en dinoflagelados
$\rho_{max} PO_4^{-3}$ diat	0,0000000764 9	mg/L cél d	<i>Skeletonema costatum</i>	Eppley et al., 1969	Tasa de incorporación máxima del fosfato en diatomeas
$K_s PO_4^{-3}$ diat	0,0564	mg L ⁻¹	<i>S. costatum</i>	Eppley et al., 1969	Constante de saturación media para el fosfato en diatomeas
$K_{\mu} PO_4^{-3}$ dino	0,05	mg L ⁻¹	Dinoflagelados	supuesto	Constante de saturación media de fosfato para el crecimiento de dinoflagelados
$\mu_{max} PO_4^{-3}$ dino	0,37	d ⁻¹	<i>G. catenatum</i>	Yamamoto et al., 2004	Tasa de crecimiento máxima saturada de fosfato en dinoflagelados
$K_{\mu} PO_4^{-3}$ diat	0,0207485	mg L ⁻¹	<i>Cyclotella meneghiniana</i>	Tilman & Kilham, 1976	Constante de saturación media de fosfato para el crecimiento de diatomeas
$\mu_{max} PO_4^{-3}$ diat	1,25	d ⁻¹	<i>S. costatum</i>	Tarutani & Yamamoto, 1994	Tasa de crecimiento máxima saturada de fosfato de diatomeas
$\rho_{max} NO_3^-$ dino	0,00000964	mg/L cél d	<i>G. catenatum</i>	Yamamoto et al., 2004	Tasa de incorporación máxima del nitrato de dinoflagelados

Tabla 3. Continuación

Parámetro o Coeficiente	valor	Unidad	Especie o grupo	Referencia	Descripción
$K_s \text{NO}_3^-$ dino	0,47123040	mg L ⁻¹	<i>G. catenatum</i>	Yamamoto et al., 2004	Constante de saturación media para incorporación de nitrato de dinoflagelados
$K_s \text{NO}_3^-$ diat	0,16059036	mg L ⁻¹	<i>E. zodiacus</i>	Nishikawa et al., 2009	Constante de saturación media para incorporación de nitrato de diatomeas
$K_\mu \text{NO}_3^-$ dino	0,0692	mg L ⁻¹	Flagelados neríticos o litorales	Eppley et al., 1969	Constante de saturación media de nitrato para el crecimiento de dinoflagelados
$\mu_{\max} \text{NO}_3^-$ dino	0,36	d ⁻¹	<i>G. catenatum</i>	Yamamoto et al., 2004	Tasa de crecimiento máxima saturada de nitrato en dinoflagelados
$K_\mu \text{NO}_3^-$ diat	0,15	mg L ⁻¹	<i>Thalassiosira pseudonana</i>	Eppley & Renger, 1974	Constante de saturación media de nitrato para el crecimiento de diatomeas
$\mu_{\max} \text{NO}_3^-$ diat	1,47	d ⁻¹	Diatomeas	Litchman et al., 2006	Tasa de crecimiento máxima saturada de nitrato de diatomeas
$\rho_{\max} \text{NH}_4^+$ dino	0,00000146	mg/L cél d	<i>G. catenatum</i>	Yamamoto et al., 2004	Tasa de incorporación máxima del amonio en dinoflagelados
$K_s \text{NH}_4^+$ dino	0,03607	mg L ⁻¹	<i>Alexandrium tamarense</i>	Smayda, 1997	Constante de saturación media para incorporación de amonio en dinoflagelados
$\rho_{\max} \text{NH}_4^+$ diat	0,00000094 151	mg/L cél d	Diatomeas	Litchman et al. 2006	Tasa de incorporación máxima del amonio de diatomeas
$K_s \text{NH}_4^+$ diat	0,06493	mg L ⁻¹	<i>S. costatum</i>	Smayda, 1997	Constante de saturación media para incorporación de amonio
$K_\mu \text{NH}_4^+$ dino	0,0692	mg L ⁻¹	Flagelados neríticos o litorales	Eppley et al., 1969	Constante de saturación media de amonio para el crecimiento de dinoflagelados
$\mu_{\max} \text{NH}_4^+$ dino	0,36	d ⁻¹	<i>G. catenatum</i>	Yamamoto et al., 2004	Tasa de crecimiento máxima saturada de nitrógeno en dinoflagelados

Tabla 3. Continuación

Parámetro o Coeficiente	valor	Unidad	Especie o grupo	Referencia	Descripción
$K_{\mu} \text{NH}_4^+$ diat	0,00505	mg L ⁻¹	<i>S. costatum</i>	Conway et al., 1976.	constante de saturación media del amonio para el crecimiento de diatomeas
$\mu_{\text{max}} \text{NH}_4^+$ diat	0,96	d ⁻¹	<i>Thalassiosira weissflogii</i> y <i>Phaeodactylum tricorutum</i>	Goldman & Glibert, 1982	Tasa de crecimiento máxima saturada de nitrógeno en diatomeas
K_t diat	0,0487	mg L ⁻¹	Diatomeas	Lomas & Glibert, 1999	Concentración media de amonio para inhibición de nitrato en diatomeas
I% dino	0,96		<i>Prorocentrum minimum</i>	Lomas & Glibert, 1999	Proporción máxima de inhibición de incorporación de nitrato dinoflagelados
I% diat	0,97		<i>Chaetoceros sp.</i> y <i>T. weissflogii</i>	Lomas & Glibert, 1999	Proporción máxima de inhibición de incorporación de nitrato dinoflagelados
$\rho_{\text{max}} \text{Si(OH)}_4$	0,0012	mg/L cél d	Fitoplancton	Azam & Chisholm, 1976	Tasa de incorporación máxima de sílice de diatomeas
$K_s \text{Si(OH)}_4$	0.0769	mg L ⁻¹	<i>T. pseudonana</i>	Guillard et al., 1973	Constante de saturación media para incorporación de sílice
$K_{\mu} \text{Si(OH)}_4$	0,0961	mg L ⁻¹	Diatomeas	Litchman et al., 2006	Constante de saturación media de sílice para el crecimiento de diatomeas
$\mu_{\text{max}} \text{Si(OH)}_4$	3,6	d ⁻¹	<i>Thalassiosira pseudonana</i>	Guillard et al., 1973	Tasa de crecimiento máxima saturada de sílice en diatomeas
K_i dino	1567296	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$	Dinoflagelados	Supuesto	Intensidad media de la luz para el crecimiento de los dinoflagelados
I_c dino	111456	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$	Dinoflagelados	Ryther, 1956	Intensidad de la luz de compensación para dinoflagelados
μ_{max} dino	1,95	d ⁻¹	Dinoflagelados	Supuesto	Máxima tasa de crecimiento a la cual la intensidad de la luz es saturante para dinoflagelados
K_i diat	1250726,4	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$	Diatomeas	Supuesto	Intensidad media de la luz para el crecimiento de las diatomeas

Tabla 3. Continuación

Parámetro o Coeficiente	valor	Unidad	Especie o grupo	Referencia	Descripción
I _c diat	1563408	μmol m ⁻² d ⁻¹	Diatomeas	Ryther, 1956	Intensidad de la luz de compensación para diatomeas
μ _{max} l diat	0,23	d ⁻¹	Diatomeas	Supuesto	Máxima tasa de crecimiento a la cual la intensidad de la luz es saturante para diatomeas
K _d	0,098	m ⁻¹		Pizarro et al., 2005	Coefficiente de extinción de la luz PAR en Magallanes
Z	20	m			Profundidad
R Si(OH) ₄	0,00526	d ⁻¹	<i>Thalassiosira nana</i>	Jørgensen 1955; Parsons et al. 1961	Tasa de reciclaje del sílice
Dif NO ₃ ⁻	0,1	d ⁻¹		Calculado desde Torres et al., 2011	Tasa de difusión nitrato
Dif NH ₄ ⁺	0,1	d ⁻¹		Supuesto	Tasa de difusión amonio
Dif PO ₄ ⁻³	0,1	d ⁻¹		Supuesto	Tasa de difusión fosfato
Dif Si(OH) ₄	0,1	d ⁻¹		Calculado desde Torres et al., 2011	Tasa de difusión Sílice
Sedim	0,01	d ⁻¹	Diatomeas	Calculado desde Grover, 2011	Tasa de sedimentación
μ zoo	0,0005	d ⁻¹		Supuesto	Tasa de crecimiento del zooplancton
m zoo	0,06	d ⁻¹	Copépodos	Hirts & Kjørboe, 2002	Tasa de mortalidad del zooplancton
Pastoreo diat	0,001	d ⁻¹	Copépodos	Supuesto/	Tasa de pastoreo sobre diatomeas
Pastoreo dino	0,0005	d ⁻¹	Copépodos	Supuesto	Tasa de pastoreo sobre dinoflagelados
Preferencia de pastoreo sobre diatomeas	0,8	Sin dimensión	Zooplancton	Llebot et al., 2010	
Preferencia de pastoreo sobre dinoflagelados	0,2	Sin dimensión	Zooplancton	Llebot et al., 2010	
Mixotrofia	0,001	d ⁻¹	Dinoflagelados	Supuesto	Tasa de depredación de dinoflagelados sobre diatomeas
Tasa enquistamiento o quistes temporales	0,3	d ⁻¹	<i>Alexandrium taylori</i>	Calculado a partir de datos de Garcés et al., 2004	Tasa de enquistamiento por ecdisis de células vegetativas

Tabla 3. Continuación

Parámetro o Coeficiente	valor	Unidad	Especie o grupo	Referencia	Descripción
Transt Time quistes temporales	20	d	<i>A. taylori</i>	Garcés et al., 2004	Tiempo de exquistamiento o de residencia de quistes temporales en el bentos
Tasa enquistamien- to hipnoquistes	0,01- 0,973	d ⁻¹	<i>Alexandrium minutum</i>	Calculado a partir de datos de Garcés et al., 2002	Rango de tasa de enquistamiento de acuerdo a la concentración de células vegetativas (relación exponencial)
Transt Time hipnoquistes	365	d ⁻¹	<i>A. minutum</i>	Garcés et al., 2002	Tiempo de residencia de quistes de resistencia en el bentos

3.- RESULTADOS

3.1.-RESULTADOS METODOLÓGICOS

3.1.1.- Dinámicas de las variables de estado del modelo base.

Debido a que el primer día de la simulación del modelo fue parametrizado como el 1 de enero, fue posible relacionar los resultados de las variables de estado con fechas de un año calendario. De este modo se pudo observar que las dinámicas temporales de las variables de estado mostraron una marcada estacionalidad en conformidad a lo esperado y la parametrización del modelo.

3.1.1.1.- Diatomeas y dinoflagelados

Las dinámicas poblacionales de las diatomeas y los dinoflagelados mostraron marcados patrones estacionales (Fig. 12), donde los valores máximos de abundancia de las diatomeas y dinoflagelados se registraron durante los periodos de fines de primavera y verano respectivamente. Sin considerar los primeros 10 días de ejecución del modelo por corresponder al periodo de inicialización, se observó que el máximo valor alcanzado por las diatomeas ocurrió durante la tercera primavera con $18.697 \text{ cél L}^{-1}$, el mínimo fue de 2.221 cél L^{-1} en el quinto invierno. Durante el verano las diatomeas disminuyeron exponencialmente, coincidiendo con la sedimentación provocada por la estratificación estival (Fig. 13), aunque sin llegar a los bajos valores registrados en los inviernos; de

modo que el mínimo de abundancia para los veranos fue solo de 6.286 cél L⁻¹, lo que ocurrió en el segundo verano. Durante los meses de otoño se produjo un segundo aumento en la abundancia de las diatomeas, aunque con menor intensidad que en primavera, con un máximo de 8.686 cél L⁻¹ que se registró en el segundo otoño. Hacia el invierno, las diatomeas decrecieron numéricamente y se mantuvieron en bajas abundancias toda la estación.

Los máximos en abundancias numéricas de los dinoflagelados ocurrieron en el verano, justo después de la caída de la proliferación de primavera de las diatomeas (Fig. 12). Durante los veranos, los dinoflagelados mostraron amplias fluctuaciones en abundancia, correspondientes a floraciones de corta escala que decaen rápidamente, por ejemplo el máximo alcanzado fue de 4.885 cél L⁻¹ durante el segundo verano pero el mínimo fue de 28,1 cél L⁻¹ ese mismo verano. Los menores valores de la simulación fueron en invierno y se mantuvieron en niveles basales hasta el siguiente verano de la simulación. El mínimo de 5 cél L⁻¹ fue alcanzado durante el primer invierno.

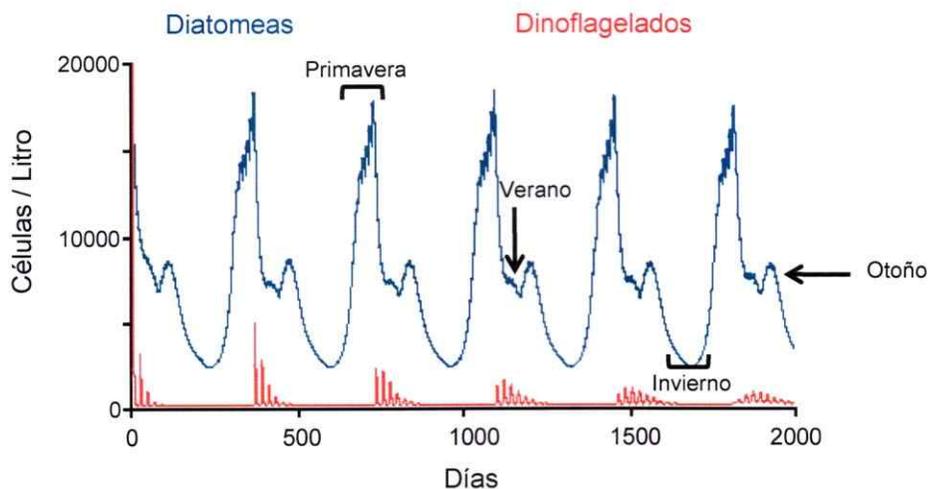


Figura 12. Dinámicas poblacionales de las diatomeas y los dinoflagelados generadas por el modelo base.

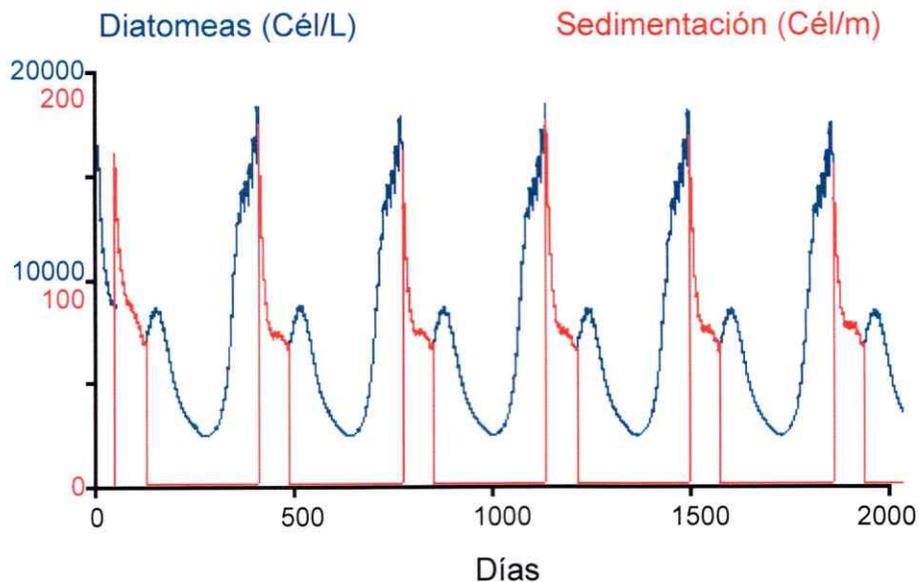


Figura 13. Dinámica poblacional de las diatomeas en relación con la sedimentación estival.

3.1.1.2.- Quistes de dinoflagelados

Las proliferaciones de los dinoflagelados coincidieron con las dinámicas de ambos tipos de quistes (Fig. 14). Los quistes de resistencia o hipnoquistes disminuyeron en número cada 365 días, coincidiendo con las condiciones de verano del modelo y aportando en abundancia numérica a la población planctónica. Estos quistes se acumularon en el bentos, es decir, en el reservorio de los quistes de resistencia, en relación con sus tasas exponenciales diarias de enquistamiento y el exquistamiento cada 365 días. Los quistes temporales presentaron la misma dinámica que las células vegetativas, aumentando en condiciones de verano y disminuyendo hacia el otoño, invierno e inicios de la primavera. Esta dinámica es el resultado de la parametrización de tiempo de exquistamiento de los quistes temporales de 20 días (ver Tabla 3 y Anexo 2).

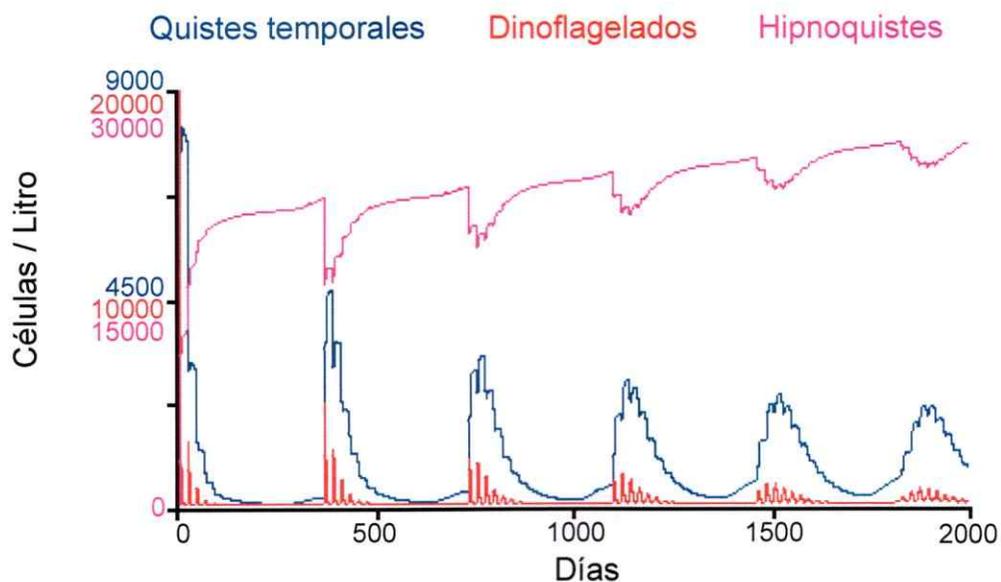


Figura 14. Dinámica de los hipoquistes y quistes temporales de los dinoflagelados en relación a la dinámica poblacional de los dinoflagelados.

3.1.1.3.- Zooplancton

La abundancia del zooplancton del modelo siguió una dinámica depredador-presa en relación con los cambios de la abundancia de las diatomeas (Fig. 15), la cual fue la presa más abundante y por la que presentó mayor preferencia de acuerdo a la parametrización (80%). La abundancia máxima del zooplancton alcanzó a $105,3 \text{ ind L}^{-1}$ a comienzos del segundo verano y la mínima fue de $15,8 \text{ ind L}^{-1}$ en el quinto invierno.



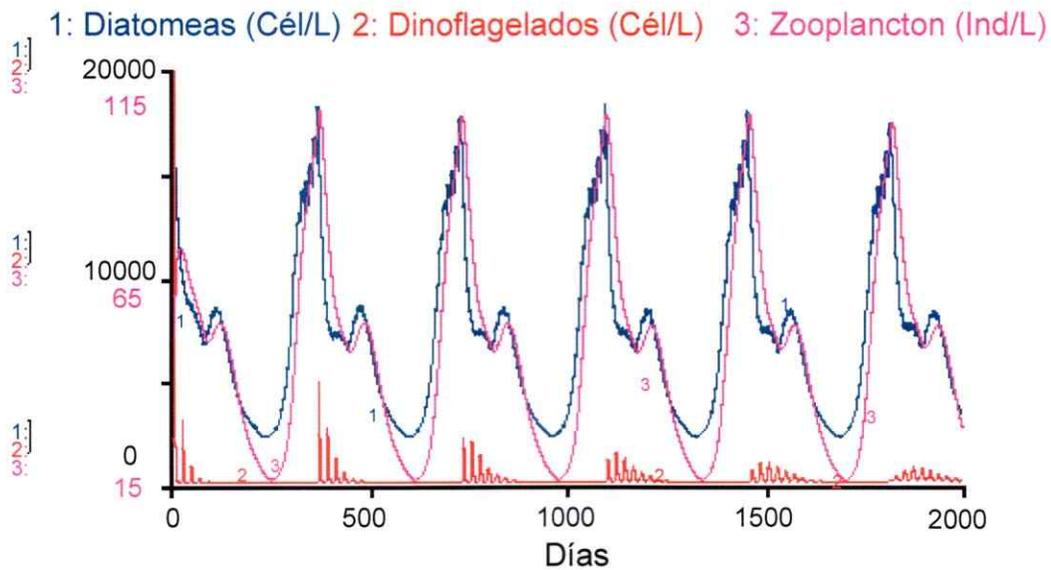


Figura 15. Dinámica poblacional del zooplancton en relación con las dinámicas de las diatomeas y los dinoflagelados generadas por el modelo base.

3.1.1.4.- Nutrientes (NO_3^- , PO_4^{-3} , NH_4^+ , $Si(OH)_4$)

Las dinámicas de la concentración de los nutrientes presentaron fluctuaciones estacionales en su concentración (Figs. 16-17 y 19-21), como resultado combinado de las entradas de estos al sistema y del consumo por parte de la diatomeas y los dinoflagelados. El NO_3^- presentó sus máximos valores durante los inviernos ($0,81 - 0,74 \text{ mg L}^{-1}$), cuando el microfitoplancton presentó bajas abundancias. La menor concentración ocurrió en el inicio del primer verano (mínimo de $0,48 \text{ mg L}^{-1}$) después que las diatomeas alcanzaron sus máximas abundancias en la primavera. Luego, hacia mediados del verano el NO_3^- aumentó nuevamente, como respuesta a la disminución de las diatomeas, aunque mostró alta variabilidad ($0,48-0,77 \text{ mg L}^{-1}$), reflejando el consumo de los dinoflagelados que también presentaron fluctuaciones en su densidad celular

(Figura 16). En otoño, cuando nuevamente aumentaron las diatomeas, el NO_3^- volvió a decaer.

Para el NH_4^+ se observó la misma dinámica que para el NO_3^- aunque con un acoplamiento más pronunciado con las abundancias del microfitoplancton, lo cual es más evidente gráficamente al comparar con la dinámica de las diatomeas. No obstante, el aumento en las fluctuaciones en la concentración de estos nutrientes durante los veranos evidencia su uso por parte de los dinoflagelados (Figura 17).

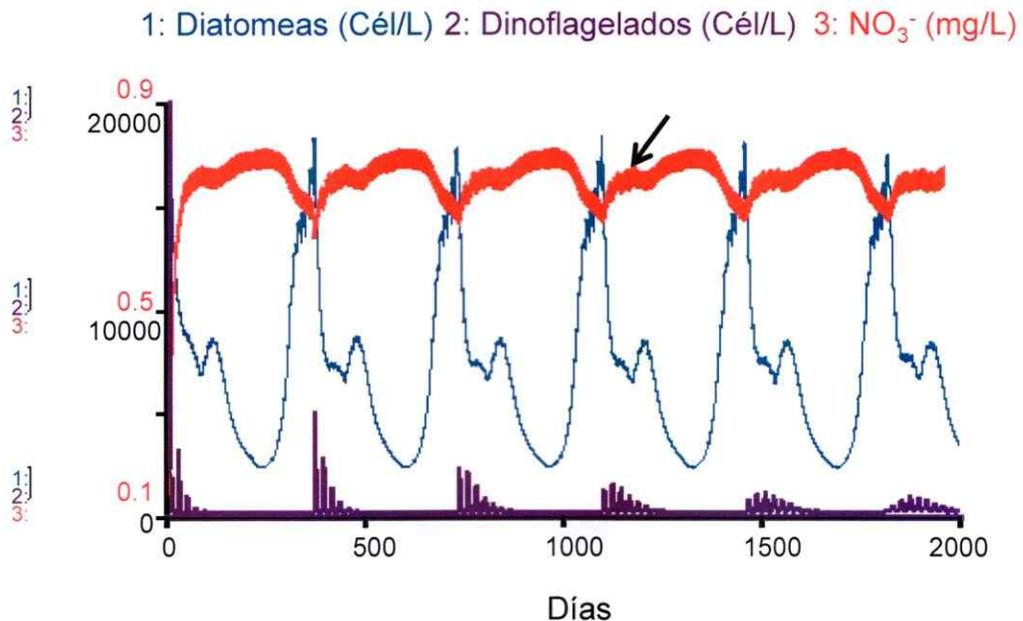


Figura 16. Dinámica generada por el modelo base para la concentración de NO_3^- en relación a las abundancias de diatomeas y dinoflagelados. La flecha señala las oscilaciones de la concentración de verano.

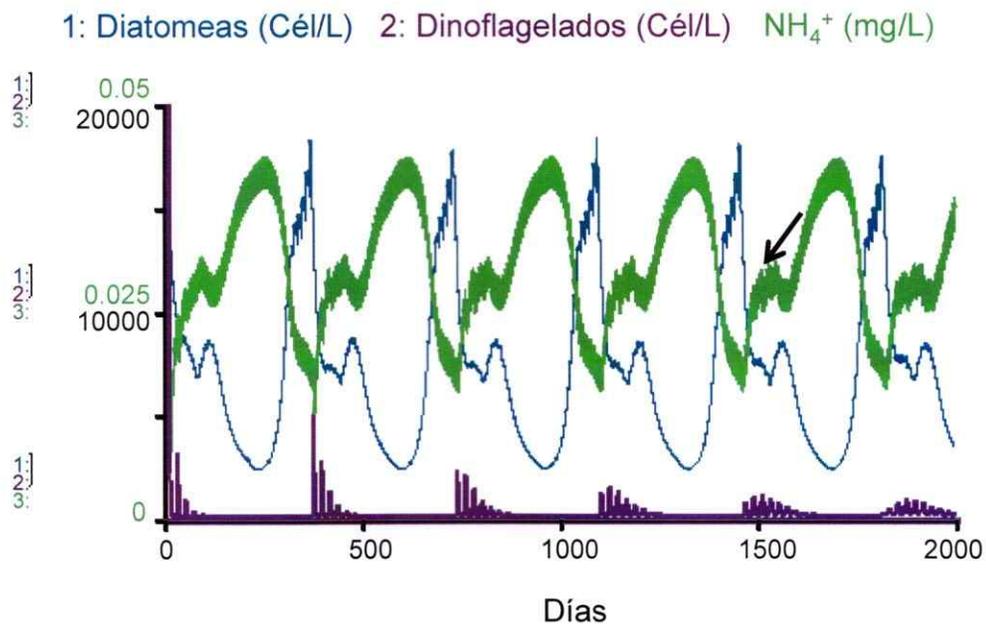


Figura 17. Dinámica generada por el modelo base para la concentración de NH_4^+ en relación a las abundancias numéricas de diatomeas y dinoflagelados. La flecha señala las oscilaciones de la concentración de verano.

Conforme a lo esperado, las tasas de incorporación relativa del NO_3^- de cada grupo funcional disminuyeron en presencia de NH_4^+ . Es decir, en los períodos en que el NH_4^+ estuvo más concentrado (primaveras, Figura 18), disminuyeron las tasas de incorporación de NO_3^- por parte de las diatomeas y los dinoflagelados lo que contribuyó a su aumento en estas temporadas (Figura 19). De forma inversa, en los periodos de menor concentración de NH_4^+ , el microfitoplancton mostró mayores tasas de incorporación de NO_3^- . Los dinoflagelados presentaron mayor inhibición a la incorporación de NO_3^- en presencia de NH_4^+ que las diatomeas.

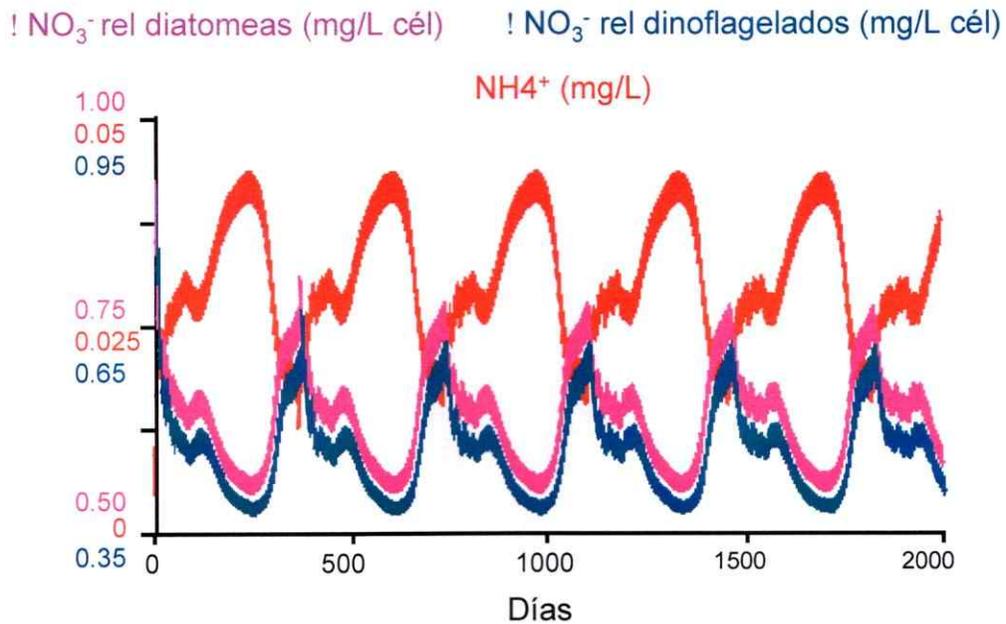


Figura 18. Dinámica generada por el modelo base para las tasas de incorporación relativa de NO_3^- (ρNO_3^- rel) para diatomeas y dinoflagelados comparados con la concentración de NH_4^+ .

En el modelo, el $\text{Si}(\text{OH})_4$ siempre estuvo disponible para las diatomeas y se comportó de forma acoplada con las dinámicas de las diatomeas, presentando marcadas variaciones estacionales (Figura 20). Las concentraciones más altas de $\text{Si}(\text{OH})_4$ se obtuvieron ocasionalmente en fechas de primavera, con un máximo de $9,64 \text{ mg L}^{-1}$ durante la tercera primavera. Estos altos valores de primavera fueron el resultado de la parametrización que estableció aumentos de sus entradas mediante aportes terrestres. El $\text{Si}(\text{OH})_4$ fue disminuyendo hacia el verano producto del consumo durante la primavera, luego hubo un segundo aumento en otoño de menor dimensión que en primavera como respuesta a la disminución de las diatomeas durante el verano. Los valores más bajos de concentración de $\text{Si}(\text{OH})_4$ resultaron durante el invierno, los que en ocasiones llegaron a cero.

El PO_4^{-3} se encontró disponible todo el año, aunque mostrando fluctuaciones diarias debido a las condiciones de ingreso y salida del sistema por fertilización desde aguas profundas y difusión respectivamente (Torres et al., 2011), y a las fluctuaciones estacionales dadas por la abundancia del microfitoplancton (Fig. 21). Durante la simulación el rango estuvo entre $0,02 \text{ mg L}^{-1}$ (verano y otoño) y $0,08 \text{ mg L}^{-1}$ (primavera e invierno).

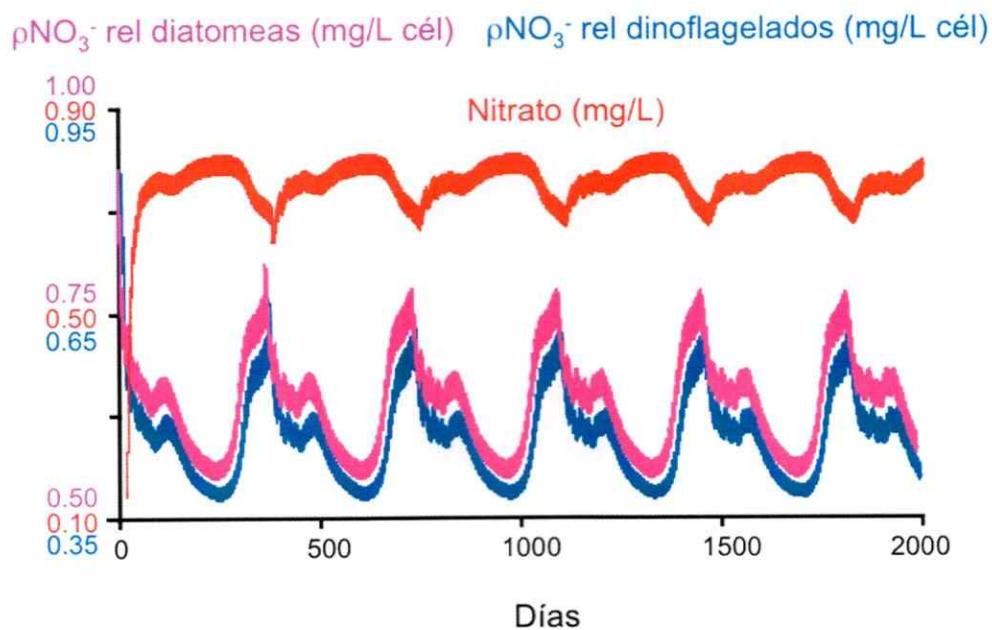


Figura 19. Dinámica generada por el modelo base para las tasas de incorporación relativa de NO_3^- ($\rho\text{NO}_3^- \text{ rel}$) para diatomeas y dinoflagelados comparados con la concentración del NO_3^- .

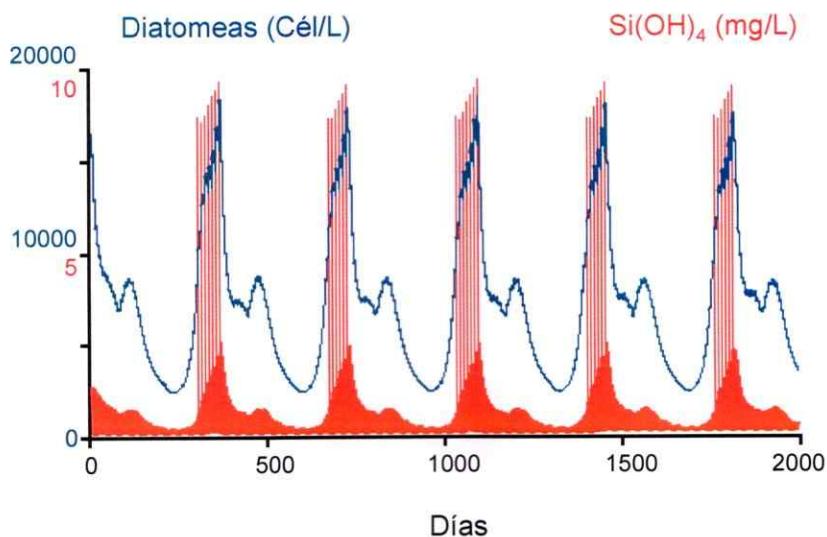


Figura 20. Dinámica generada por el modelo base para la concentración del Si(OH)_4 en relación a las abundancias numéricas de las diatomeas.

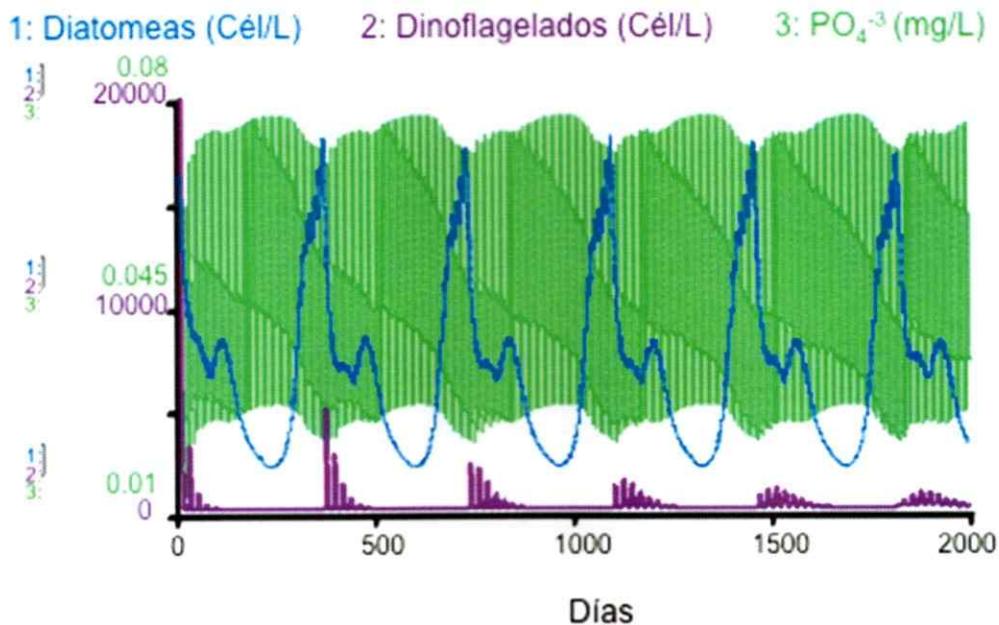


Figura 21. Dinámica generada por el modelo base para la concentración del PO_4^{-3} en relación a las abundancias numéricas de las diatomeas.

3.1.2.- Validación del modelo base con datos de Puerto Zenteno (IFOP).

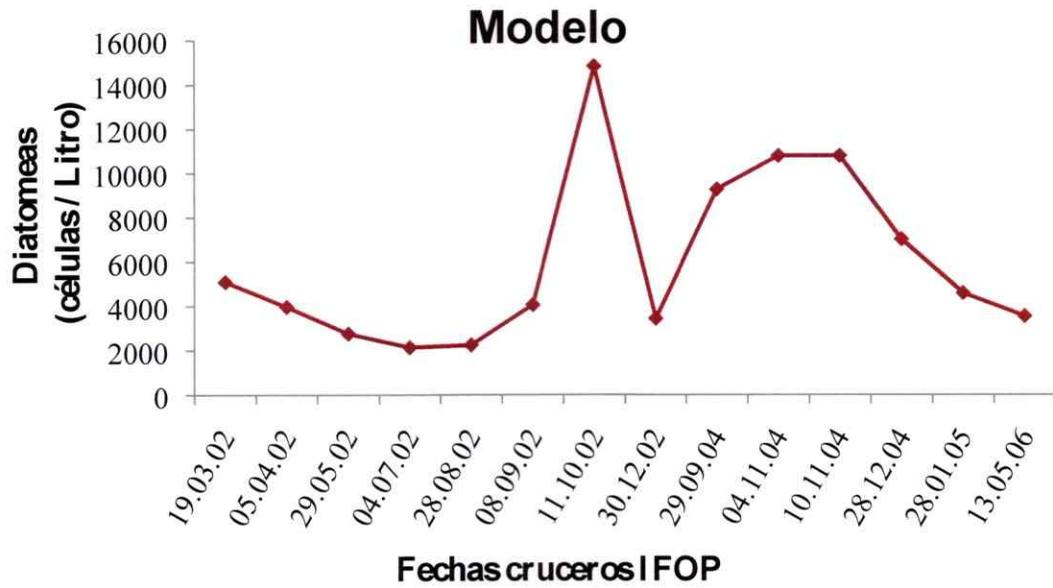
La serie de tiempo proveniente de Puerto Zenteno estuvo incompleta para diatomeas y dinoflagelados para los años 2003 y 2005. Para el zooplancton y nutrientes se dispuso de registros del año 2003, lo cual mejoró las comparaciones de las dinámicas generadas por el modelo con los datos de terreno.

3.1.2.1.- *Diatomeas y dinoflagelados*

Las series de tiempo de Bahía Buena y el modelo mostraron máximos de abundancia de las diatomeas en primavera y mínimos en verano e invierno (Fig. 22). En las fechas contrastadas, las abundancias de diatomeas de Puerto Zenteno fueron significativamente mayores que en el modelo (Kruskal Wallis; $H= 414$, $p < 0,04$), registrándose el valor máximo de Puerto Zenteno de $362.097 \text{ cél L}^{-1}$ mientras que en el modelo fue de $14.836,9 \text{ cél L}^{-1}$. Sin embargo, la correlación de la abundancia de diatomeas de ambas bases de datos fue positiva ($r^2=0,81$) y significativa ($p < 0,05$).

Las dinámicas de la abundancia de los dinoflagelados del modelo y de terreno coincidieron para las fechas evaluadas, lo que puede observarse en las fechas de los máximos y mínimos (Fig. 23). Los valores generados por el modelo fueron significativamente menores a los de la estación de monitoreo (Kruskal Wallis; $H = 8,2$; $p < 0,005$), ya que por ejemplo, el valor máximo en Puerto Zenteno fue de 5.300 cél L^{-1} mientras que en el modelo fue de 387 cél L^{-1} . Sin embargo, estos presentaron una correlación positiva y significativa ($r^2=0,72$; $p < 0,05$).

a)



b)

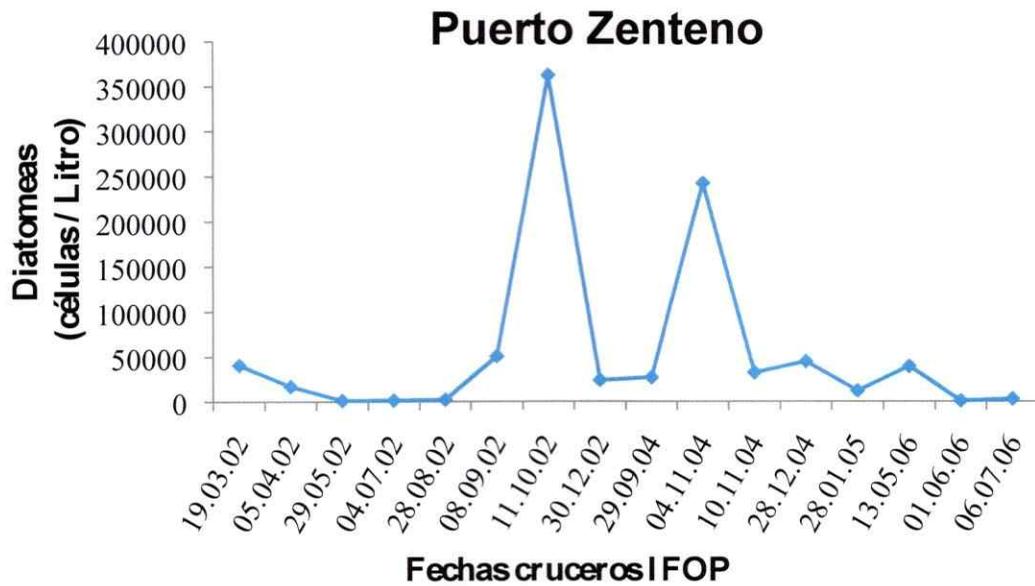
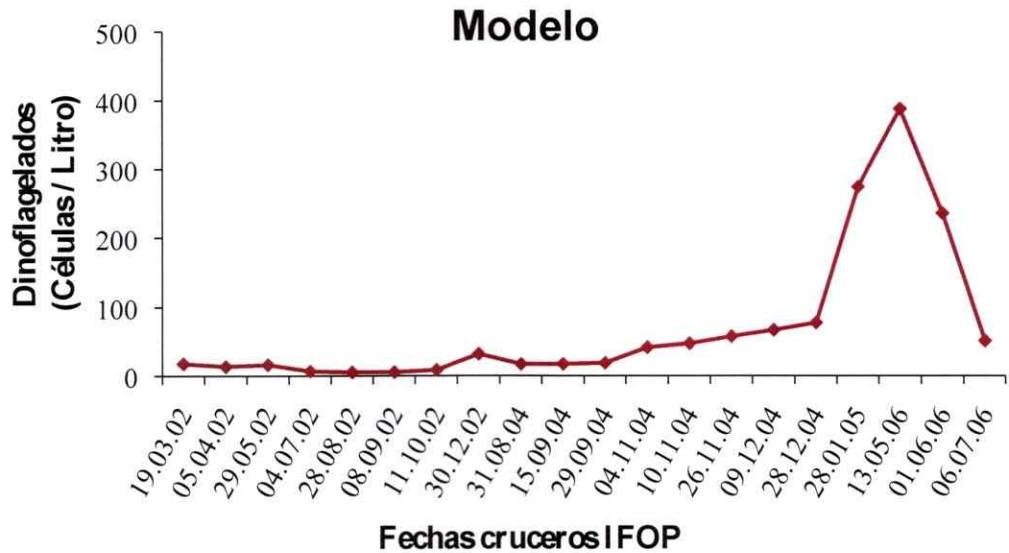


Figura 22. Dinámicas temporales de la abundancia de diatomeas a) generadas por el modelo y b) registradas en Puerto Zenteno.

a)



b)

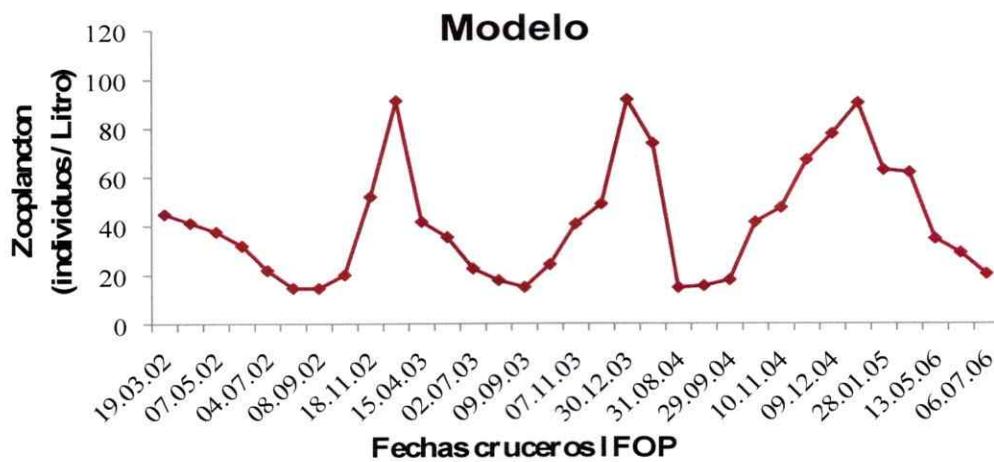


Figura 23. Dinámicas temporales de la abundancia de dinoflagelados a) generadas por el modelo y b) registradas en Puerto Zenteno.

3.1.2.2.- Zooplancton

Las abundancias de zooplancton no fueron semejantes entre el modelo y Puerto Zenteno (ANOVA, $F_{1,64}=7,55$; $p=0,0077$), pero se correlacionaron positiva y significativamente ($r^2=0,56$; $p<0,05$) y sus dinámicas mostraron una estacionalidad similar (Fig. 24).

a)



b)

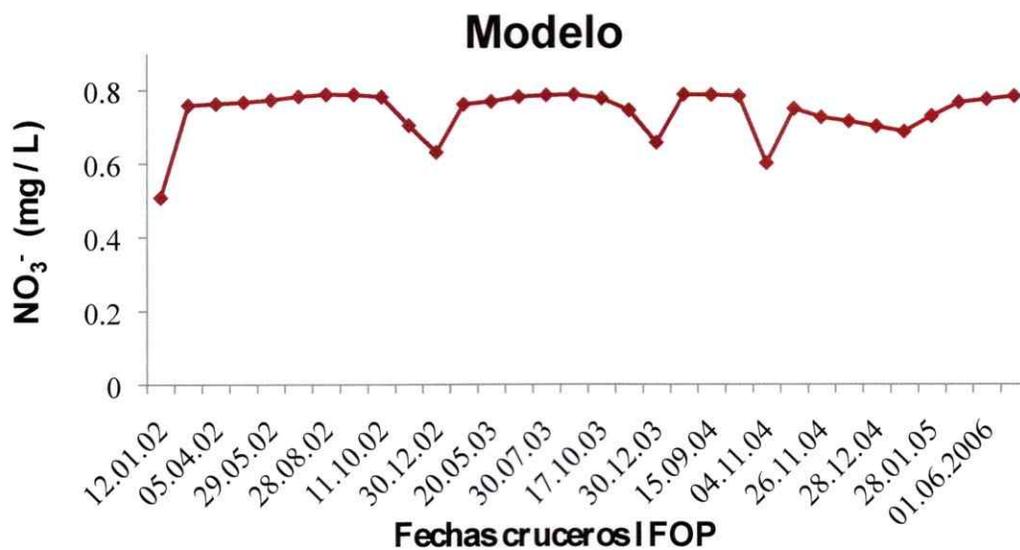


Figura 24. Dinámicas temporales de la abundancia del zooplancton (copépodos) a) generadas por el modelo y b) registradas en Puerto Zenteno.

3.1.2.3.- Nutrientes (NO_3^- , PO_4^{3-} , $Si(OH)_4$)

La concentración de NO_3^- y PO_4^{3-} generados por el modelo se correlacionaron positiva y significativamente con los valores registrados en Puerto Zenteno con $r^2=0,54$ y $r^2=0,47$ ($p<0,05$) respectivamente (Figs. 25 y 26). Para las fechas analizadas, las concentraciones de NO_3^- del modelo fueron significativamente mayores que en terreno (Kruskal Wallis; $H= 42,55$, $p<0,001$), mientras que el PO_4^{3-} no fue diferente entre estas dos bases de datos (ANOVA, $F_{1,44} =2,49$; $p = 0,121$). Las concentraciones de $(SiOH)_4$ arrojadas por el modelo en las fechas escogidas fueron significativamente más altas que en Puerto Zenteno (ANOVA, $F_{1,64} =161,74$; $p<0,0001$), además no se encontró correlación entre ambos grupos de datos, observándose algunos valores altos de $Si(OH)_4$ en terreno durante fechas de otoño e invierno (Fig. 27), lo que determinó las diferencias con la dinámica temporal establecida en el modelo (Fig. 20).

a)



b)

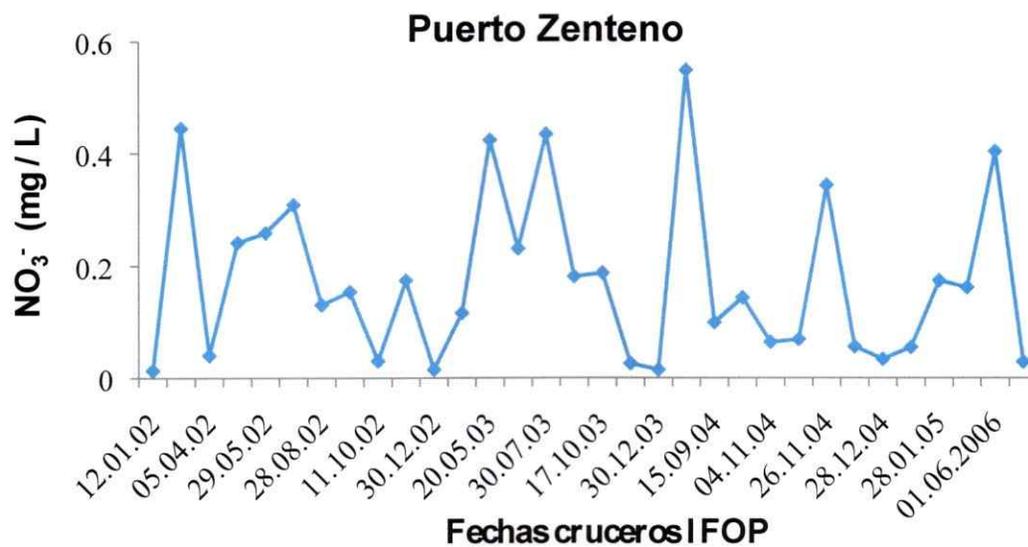
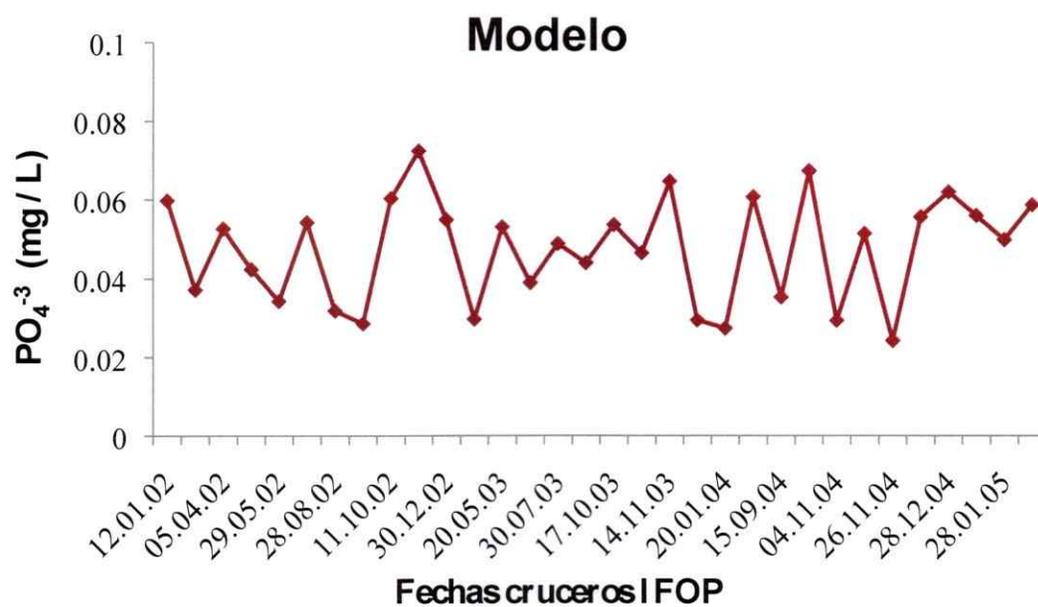


Figura 25. Dinámica temporal de la concentración de NO_3^- a) generadas por el modelo y b) registradas en Puerto Zenteno.

a)



b)

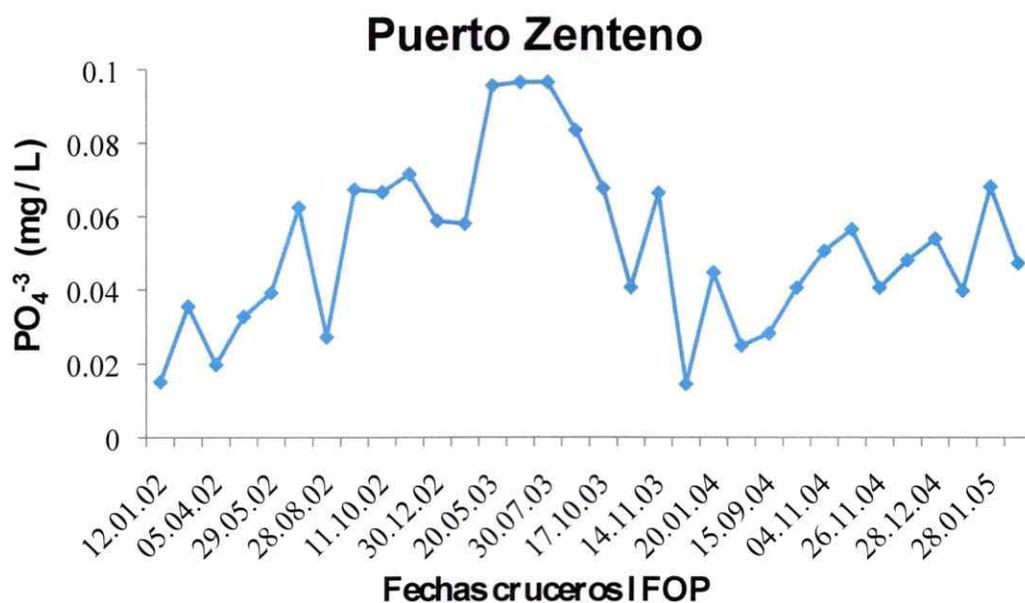
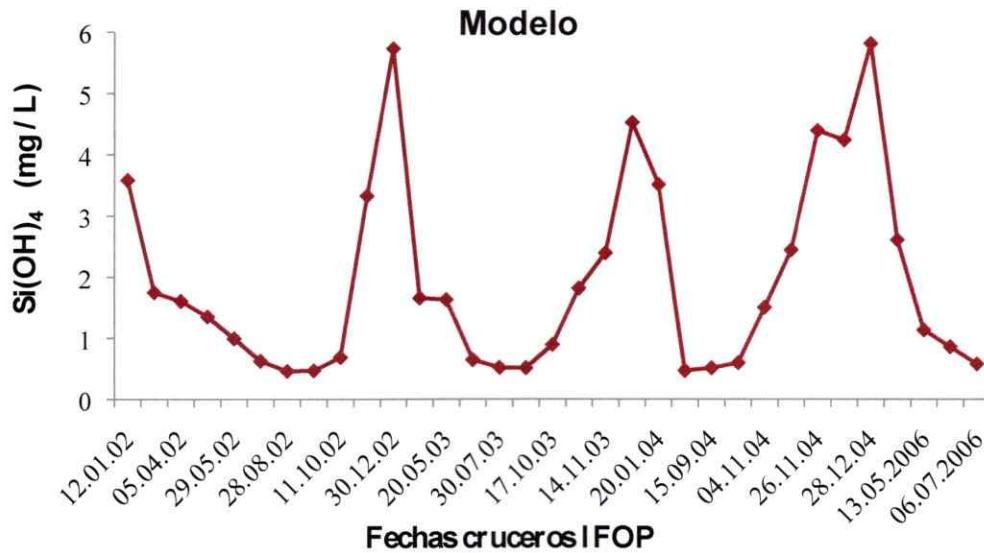


Figura 26. Dinámica temporal de la concentración de PO_4^{3-} a) generadas por el modelo y b) registradas en Puerto Zenteno.

a)



b)

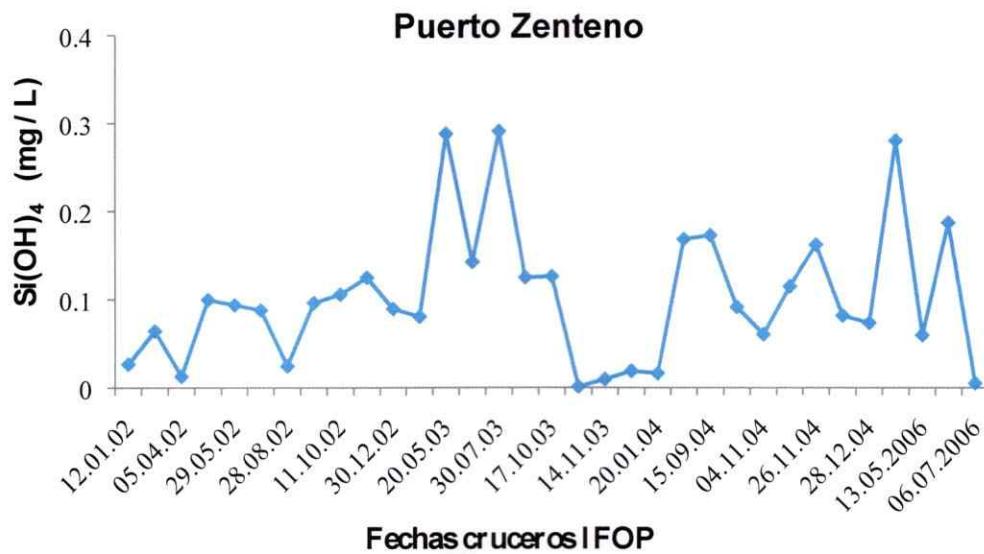


Figura 27. Dinámica temporal de la concentración de Si(OH)₄ a) generadas por el modelo y b) registradas en Puerto Zenteno.

3.1.3.- Análisis de sensibilidad.

El modelo mostró, en general, baja sensibilidad de la abundancia numérica de diatomeas y dinoflagelados frente a variaciones de los parámetros analizados en los cuatro escenarios planteados (Tablas 5-14).

3.1.3.1.- Parámetros de depredación y dinámicas del zooplancton

El modelo mostró ser más sensible a variaciones negativas de la tasa de pastoreo del zooplancton sobre diatomeas y de la tasa de crecimiento del zooplancton (-50% y -90% del parámetro estándar) afectando a la abundancia de las diatomeas durante la primavera y el verano y a los dinoflagelados durante la primavera (Tablas 5 a-b). Además las diatomeas de verano fueron sensibles a la tasa de mortalidad del zooplancton en tres escenarios y los dinoflagelados de primavera mostraron variaciones al disminuir la mixotrofia (Tabla 5 a-b).

3.1.3.2.- Parámetros de disponibilidad y uso de la luz.

Las diatomeas de ambas fechas y los dinoflagelados de primavera mostraron mayor sensibilidad frente a modificaciones de la intensidad media de la luz para el crecimiento (K_i) y de la tasa máxima de crecimiento a la cual la intensidad de la luz es saturante ($\mu_{max}l$) en la mayor parte de los escenarios (Tabla 6 a y c). Además los cambios en el coeficiente de extinción de la luz (K_d) y en la intensidad de compensación de la luz de

las diatomeas (I_c diat) en dos escenarios (-50% y +50%), los cuales afectaron a las abundancias de diatomeas en primavera y verano y a los dinoflagelados en primavera (Tablas 6 a y b).

3.1.3.3.- Parámetros de sedimentación y dinámica de quistes de dinoflagelados.

Los dinoflagelados fueron sensibles a un aumento en la tasa de enquistamiento (+50%) y a la disminución (-50%) del tiempo en que los quistes permanecen en el bentos (Tablas 7 a-b).

3.1.3.4.- Parámetros cinéticos de incorporación de nutrientes

La abundancia numérica de ambos grupos funcionales en general mostró baja sensibilidad frente a variaciones de los parámetros cinéticos de incorporación de nutrientes en los diferentes escenarios (Tablas 8-14). Por ello se consideraron como más sensibles a aquellos valores del índice de Huntley (S_x) superiores a 0,1. De acuerdo a este criterio, se registró mayor sensibilidad para modificaciones del coeficiente de saturación media (K_s) y de la tasa de incorporación máxima (ρ_{max}) para el PO_4^{-3} , NH_4^+ y $Si(OH)_4$ de las diatomeas. Específicamente, el modelo fue más sensible frente a aumentos del valor de K_s del PO_4^{-3} de las diatomeas (+50%), afectando tanto a la densidad celular de las diatomeas durante la primavera y el verano como a los dinoflagelados durante la primavera. Por el contrario, al disminuir en un -50% la ρ_{max}

del PO_4^{3-} en diatomeas, se vieron afectadas las diatomeas durante el verano y los dinoflagelados durante la primavera (Tablas 8 a-b).

La disminución de -90% y -50% en el K_s para el NH_4^+ de las diatomeas afectó más a la densidad celular de las diatomeas en primavera y verano y a los dinoflagelados en primavera, mientras que un aumento de este parámetro en un +50% afectó más a las diatomeas durante el verano. En cuanto a la ρ_{max} de NH_4^+ de las diatomeas, el modelo mostró ser sensible en todos los escenarios tanto para las diatomeas como para los dinoflagelados durante la primavera (Tablas 12 a-b). En verano, solo mostraron mayor sensibilidad las diatomeas a algunos escenarios de K_s y ρ_{max} .

En el caso del Si(OH)_4 , se detectó mayor sensibilidad de la abundancia de las microalgas solamente frente a cambios en ρ_{max} . La abundancia de las diatomeas en primavera fue sensible en los cuatro escenarios, mientras que las diatomeas en verano y los dinoflagelados en ambas estaciones del año, fueron sensibles a disminuciones de -90% y -50% de este parámetro (Tablas 14 a-b).

3.2. RESULTADOS ANALÍTICOS

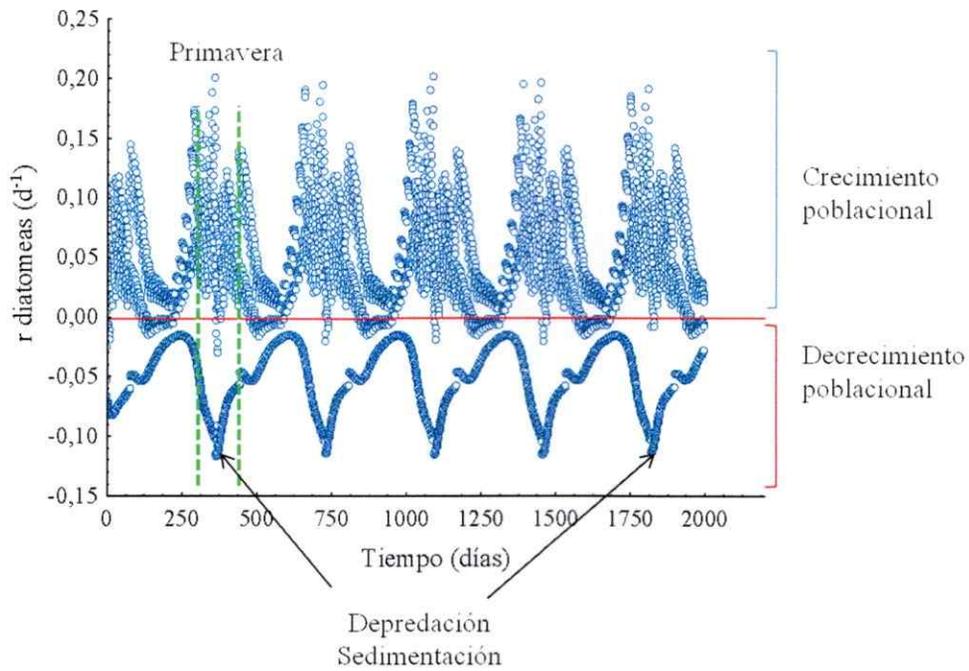
3.2.1.- Tasas de crecimiento poblacional neta (r).

Las tasas de crecimiento poblacional neta para diatomeas y dinoflagelados resultaron ser fluctuantes en el tiempo, debido a que la parametrización incorporó dependencia por recursos de las tasas de división celular, además de densodependencia y efecto de factores ambientales.

Los valores más altos de r para las diatomeas se presentaron durante las primaveras, seguidas de los otoños, mientras que para los dinoflagelados lo fue durante las estaciones de verano (Fig. 28). Por otra parte, los valores negativos de r tanto para diatomeas como para dinoflagelados fueron mínimos durante el verano. A las pérdidas de las diatomeas contribuyeron los procesos de sedimentación y depredación ejercida por el zooplancton y los dinoflagelados. Los procesos que contribuyeron a las pérdidas de los dinoflagelados fueron la depredación y el enquistamiento, ya sea para formar quistes temporales o hipnoquistes.



a)



b)

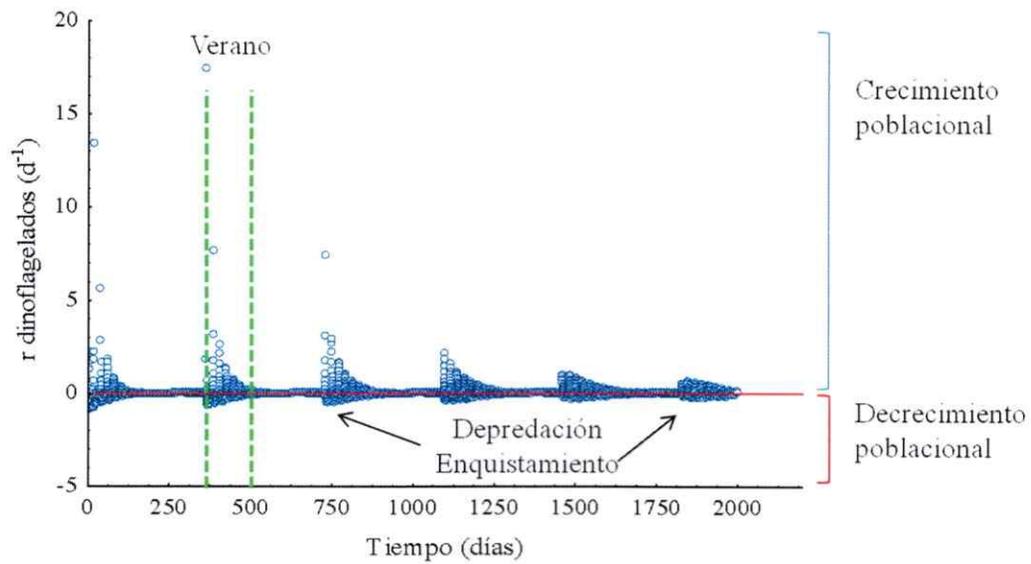


Figura 28. Dinámica temporal de las tasas de crecimiento poblacional neta (r) para a) diatomeas y b) los dinoflagelados. La línea roja muestra crecimiento estacionario.

3.2.2.- Efecto del cambio de proporción de $N_o:N_i$ sobre la dominancia o coexistencia de los grupos funcionales.

Las modificaciones del ingreso de NH_4^+ o NO_3^- realizadas en los cinco escenarios evaluados, manteniendo las demás variables y parámetros en condiciones “*ceteris paribus*”, produjeron cambios significativos en la proporción de estos nutrientes entre todos los escenarios y respecto del modelo base (Fig. 29; Kruskal Wallis; $H=1602,9$; $p<0,001$). La reducción del flujo de NH_4^+ en el escenario 1, generó concentraciones entre 0,003 y 0,006 mg NH_4^+ L⁻¹ en verano, las cuales produjeron la disminución esperada de la relación de $N_o:N_i$. En cambio, la reducción de NO_3^- para obtener las condiciones oligotróficas buscadas para este nutriente alcanzaron, durante los veranos, los rangos de 0,14 - 0,18 mg NO_3^- L⁻¹ para el escenario 2 y 0,018 - 0,019 mg NO_3^- L⁻¹ para el escenario 3, con el consecuente aumento de $N_o:N_i$ en ambos escenarios respecto del modelo base (Fig. 29). Del mismo modo, el aumento del flujo de entrada de NH_4^+ a la columna de agua arrojó concentraciones de 0,14 a 0,19 mg NH_4^+ L⁻¹ para los veranos del escenario 4 y 0,1 a 0,25 mg NH_4^+ L⁻¹ para el escenario 5, y ambos escenarios produjeron un aumento de $N_o:N_i$ con respecto al modelo base (Fig. 29). En el escenario 3, donde se simuló una limitación severa por NO_3^- se registró la mayor proporción de $N_o:N_i$ (Fig. 29).

Los distintos escenarios mostraron cambios en la abundancia de las diatomeas y los dinoflagelados, lo cual determinó al grupo funcional dominante o la coexistencia entre estos (Figs. 30-34; Tabla 4). Las diatomeas mostraron diferencias significativas entre todos los escenarios y con el modelo base (Kruskal Wallis; $H=8112,8$, $p<0,001$;

Fig. 35), aunque el escenario 3 generó los valores más bajos (Fig. 32). Los dinoflagelados mostraron cambios frente a algunos escenarios, disminuyendo en los escenarios 1-3 así, donde los escenarios 1 y 2 mostraron diferencias significativas entre ellos, mientras que el escenario 4 no se diferenció del modelo base, ni del escenario 5 (Kruskal Wallis; $H= 347,8$, $p<0,001$). La variabilidad en los datos fue mayor para los dinoflagelados que para las diatomeas.

Durante las estaciones de verano del escenario 3, cuando la proporción de $N_0:N_i$ alcanzó valores superiores a 2, se detectó coexistencia de diatomeas y dinoflagelados durante cortos periodos de tiempo (menos de un día), o bien dominancia de los dinoflagelados por 2 a 4 días (Fig. 32). Las abundancias de diatomeas y dinoflagelados en los distintos escenarios, se relacionaron de una forma distinta con la hipótesis planteada (Tabla 4).

El índice que relacionó la abundancia de diatomeas y dinoflagelados (Log diatomeas/Log dinoflagelados), mostró diferencias significativas entre todos los escenarios y con el modelo de línea de base (Kruskal Wallis; $H =1602,9$, $p<0,001$). Sin embargo, el escenario 3 generó el menor valor de este índice (Fig. 36), sugiriendo un efecto negativo de la disminución de las proporciones $N_0:N_i$ sobre las diatomeas y/o un efecto positivo sobre los dinoflagelados. Aún así, no se encontró correlación entre las densidades celulares de estos grupos funcionales, ni del índice de la relación de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados, con los valores de $N_0:N_i$.

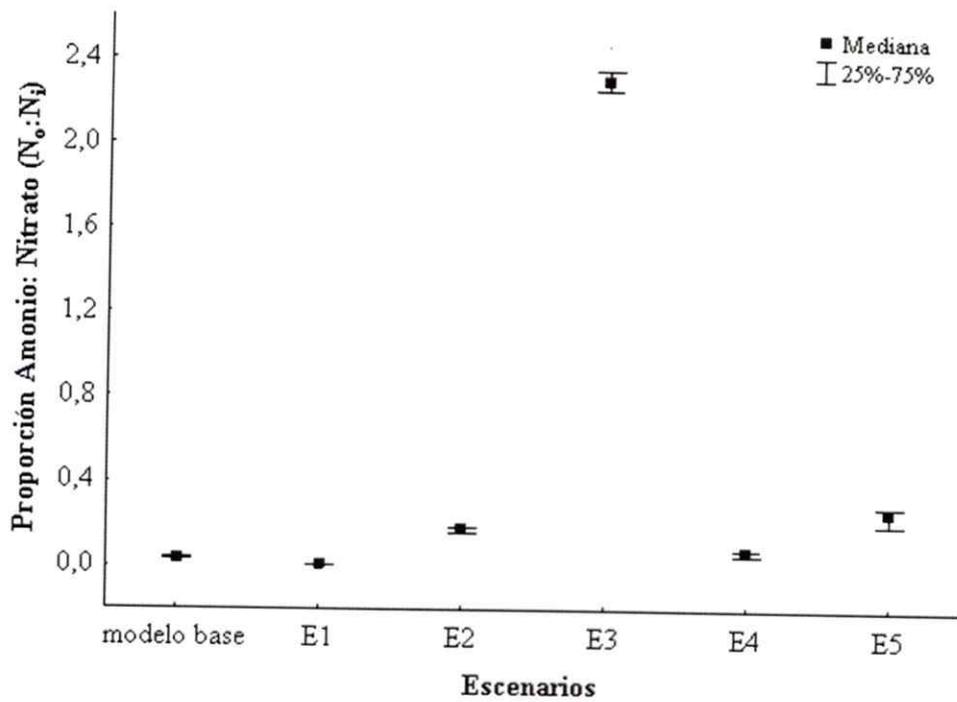


Figura 29. Comparación de la proporción de $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ ($\text{N}_0:\text{N}_i$) entre el modelo base y los 5 escenarios de simulación (E1 – E5).

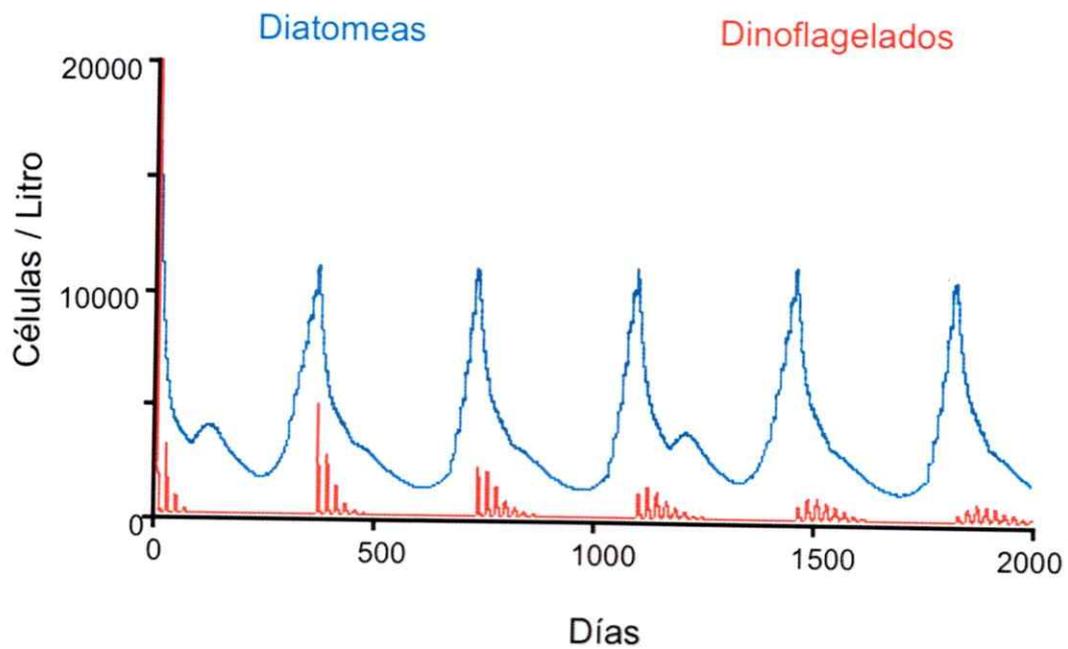


Figura 30. Dinámicas de diatomeas y dinoflagelados en el escenario de simulación 1.

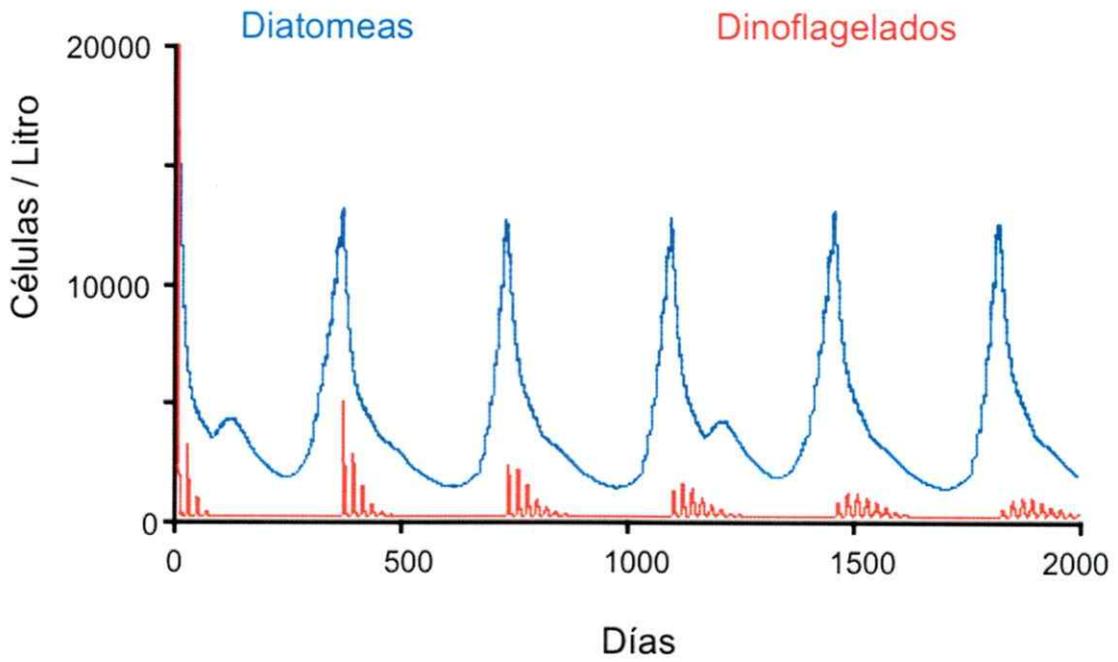


Figura 31. Dinámicas de diatomeas y dinoflagelados en el escenario de simulación 2.

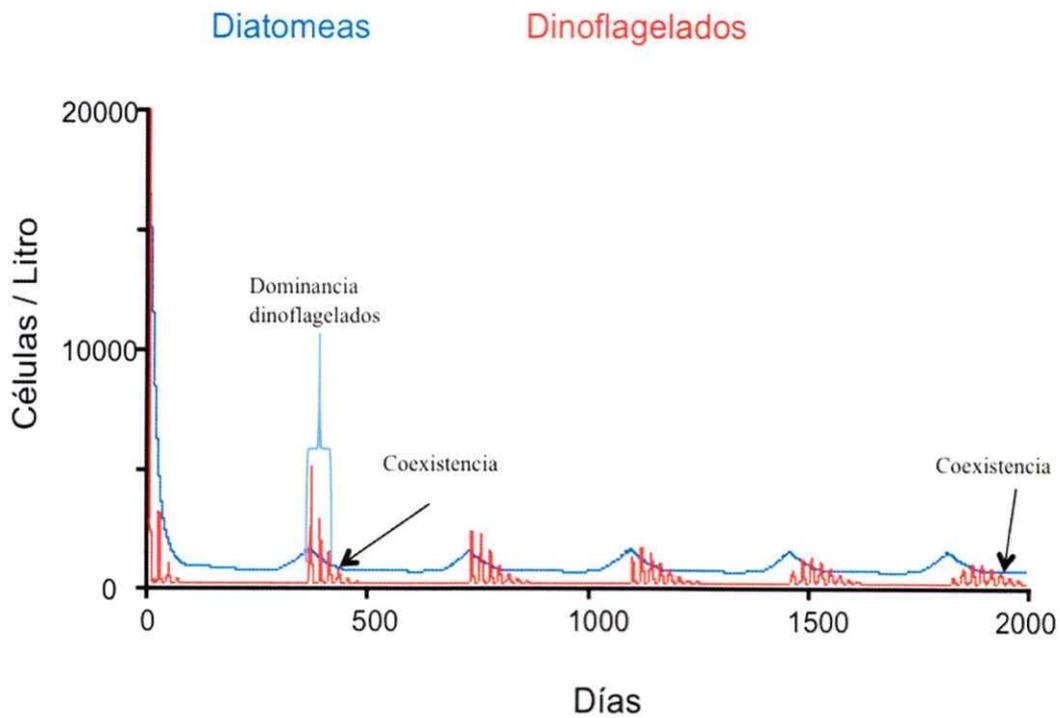


Figura 32. Dinámicas de diatomeas y dinoflagelados en el escenario de simulación 3.

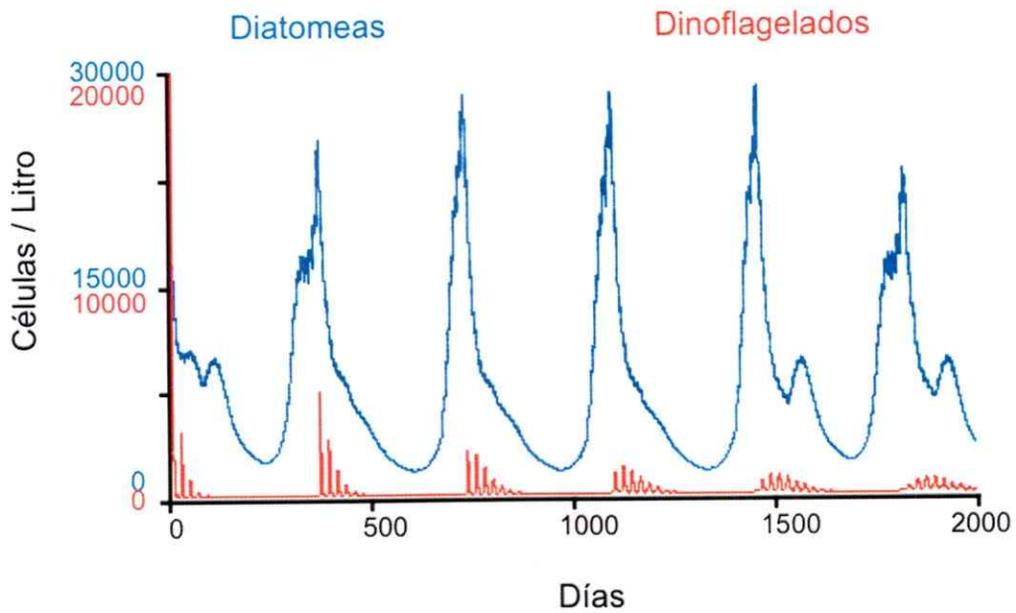


Figura 33. Dinámicas de diatomeas y dinoflagelados en el escenario de simulación 4.

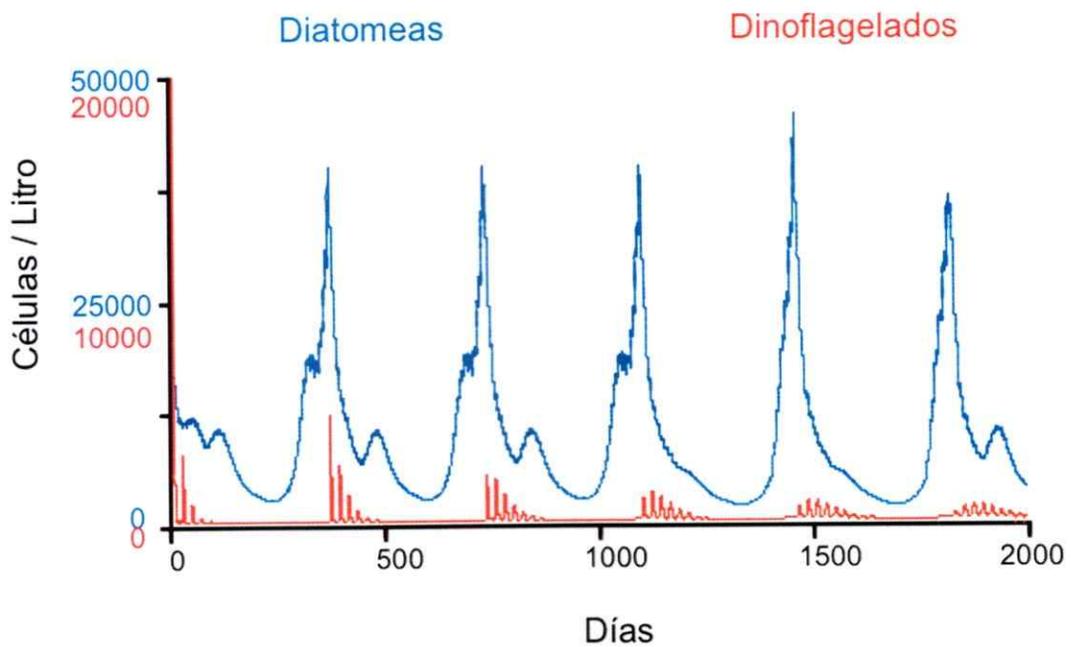


Figura 34. Dinámicas de diatomeas y dinoflagelados en el escenario de simulación 5.

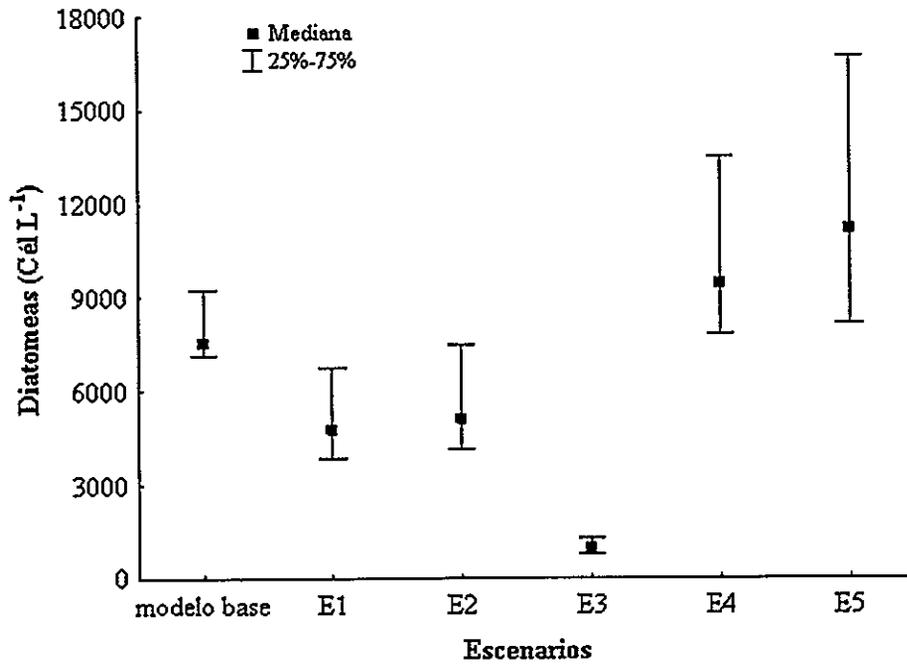


Figura 35. Comparación de abundancia de diatomeas entre el modelo base y los 5 escenarios de simulación (E1 - E5).

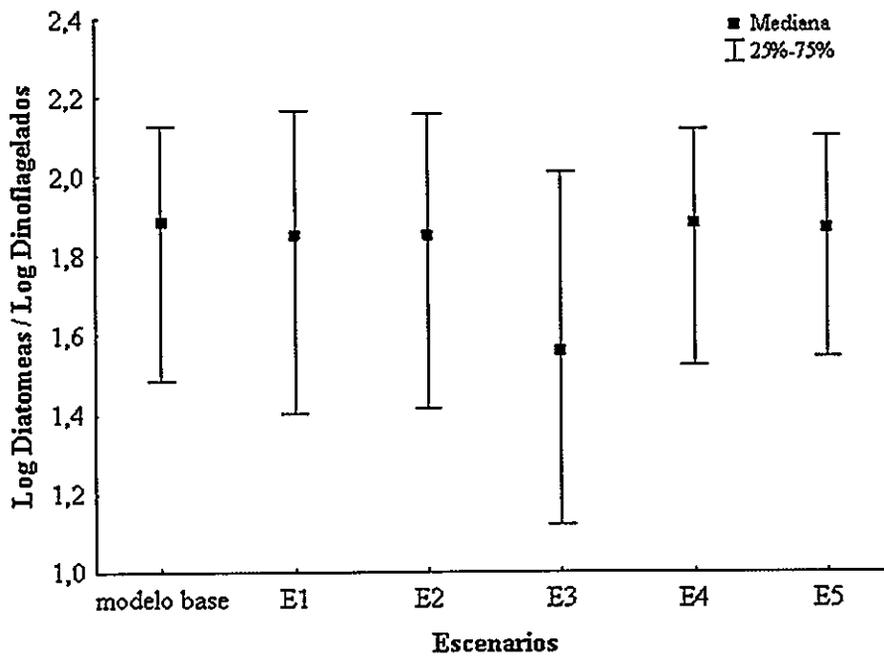


Figura 36. Comparación de la relación de abundancias de diatomeas y dinoflagelados entre el modelo base y los 5 escenarios de simulación (E1 - E5).

Tabla 4. Resumen de los principales resultados para los cinco escenarios de simulación para periodos de verano y relación con la hipótesis.

Escenario	Variables modificadas	Resultado de la dominancia y coexistencia de diatomeas y dinoflagelados	Relación con H_0
1	Reducción del flujo de NH_4^+ a $0,001 \text{ mg L}^{-1}$.	Siempre dominancia de las diatomeas.	Acepta H_0
2	Reducción del flujo de NO_3^- a $0,01 \text{ mg L}^{-1}$.	Siempre dominancia de las diatomeas.	Rechaza H_0
3	Reducción de flujo de NO_3^- a $0,001 \text{ mg L}^{-1}$.	Periodos de coexistencia y periodos de dominancia de dinoflagelados.	Acepta H_0
4	Aumento del flujo de NH_4^+ a $0,01 \text{ mg L}^{-1}$.	Siempre dominancia de las diatomeas.	Rechaza H_0
5	Aumento del flujo de NH_4^+ a $0,03 \text{ mg L}^{-1}$.	Siempre dominancia de las diatomeas.	Rechaza H_0

Tabla 5a. Valores de los parámetros de pastoreo por zooplancton, dinámica poblacional del zooplancton y mixotrofia en la condición estándar y en los cuatro escenarios de variación.

Valor parámetro	Escenario				
	Estándar	-90%	-50%	+50%	+100%
Pastoreo diat (d^{-1})	0,001	0,0001	0,0005	0,0015	0,011
Pastoreo dino (d^{-1})	0,0005	0,00005	0,00025	0,00075	0,0055
μ zoo (d^{-1})	0,0005	0,00005	0,00025	0,00075	0,0055
m zoo (d^{-1})	0,06	0,006	0,03	0,09	0,12
Mixotrofia (d^{-1})	0,001	0,0005	0,0001	0,0015	0,002

Tabla 5b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de las tasas de pastoreo sobre diatomeas y dinoflagelados, las tasas de crecimiento y mortalidad del zooplancton y de la mixotrofia. Se presentan cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Parámetro modificado	S_x (Pastoreo diat)					S_x (Pastoreo dino)					S_x (μ zoo)					S_x (m zoo)					S_x (Mixotrofia)				
	-90 %	-50 %	+50 %	+100 %		-90 %	-50 %	+50 %	+100 %		-90 %	-50 %	+50 %	+100 %		-90 %	-50 %	+50 %	+100 %		-90 %	-50 %	+50 %	+100 %	
Escenario	0,314	1,10	-0,50	-0,38		0,02	0,03	-0,03	-0,01		0,13	1,01	-0,50	-0,39		0,97	0,66	0,68	0,43		0,01	0,03	-0,03	-0,02	
Diatomeas primavera	0,26	1,83	-0,85	-0,56		0,02	0,02	-0,01	0,002		0,18	1,82	-0,85	-0,62		0,99	1,49	1,33	1,00		0,001	0,01	-0,02	-0,01	
Diatomeas verano	0,26	1,07	-0,54	-0,50		-0,07	-0,06	-0,11	-0,09		0,86	1,31	-0,58	-0,51		0,97	0,91	0,51	0,55		0,001	0,01	0,96	0,97	
Dinoflagelados primavera	0,26	0,17	0,07	0,06		-0,36	-0,34	-0,28	-0,26		-0,71	-0,28	-0,14	-0,12		0,44	0,33	0,15	0,15		0,12	0,12	0,13	0,13	
Dinoflagelados verano																									

Tabla 6a. Valores de los parámetros: coeficiente de extinción de la luz (K_d), intensidad de compensación de la luz (I_c), intensidad media de la luz para el crecimiento (K_i) y la tasa máxima de crecimiento a la cual la intensidad de la luz es saturante (μ_{max}) para diatomeas y dinoflagelados en la condición estándar y en los cuatro escenarios de variación.

Valor parámetro	Escenario				
	Estándar	-90%	-50%	+50%	+100%
K_d (m^{-1})	0,098	0,0098	0,049	0,147	0,2
I_c diat ($\mu mol\ m^{-2}\ d^{-1}$)	1563408	156340,8	781704	2345112	3126816
I_c dino ($\mu mol\ m^{-2}\ d^{-1}$)	111456	11145,6	55728	167184	222912
K_i diat ($\mu mol\ m^{-2}\ d^{-1}$)	1250726,4	125072,64	625363,2	1876089,6	2501452,8
K_i dino ($\mu mol\ m^{-2}\ d^{-1}$)	1567296	156729,6	783648	2350944	3134592
μ_{max} diat (d^{-1})	0,23	0,023	0,115	0,345	0,46
μ_{max} dino (d^{-1})	1,95	0,195	0,975	2,925	3,9

Tabla 6b. Resultados de los análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones en el coeficiente de extinción de la luz (K_d) y la intensidad de compensación de la luz (I_c) para diatomeas y dinoflagelados. Se presentan cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Parámetro modificado	$S_x(K_d)$					$S_x(I_c \text{ diat})$					$S_x(I_c \text{ dino})$				
	-90%	-50%	+50%	+100%	%	-90%	-50%	+50%	+100%	%	-90%	-50%	+50%	+100%	%
Escenario	-0,2	1,92	1,93	-0,95		1,23	-0,90	-0,80			0,02	0,03	-0,03	-0,02	
Diatomeas primavera	0,98	1,88	1,91	-0,93		1,46	1,60	-0,77			0,02	0,02	-0,01	-0,01	
Diatomeas verano	0,97	1,81	1,88	-0,91		0,13	1,14	-0,80			-0,07	0,01	-0,03	-0,02	
Dinoflagelados primavera	-0,04	-0,18	0,19	0,09		0,01	0,12	0,11			-0,03	-0,07	-0,02	-0,01	
Dinoflagelados verano															

Tabla 6c. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de la intensidad media de la luz para el crecimiento (K_i) y la tasa máxima de crecimiento a la cual la intensidad de la luz es saturante (μ_{max}) para diatomeas y dinoflagelados. Se presentan cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Parámetro modificado	$S_x(K_i \text{ diat})$					$S_x(K_i \text{ dino})$					$S_x(\mu_{max} \text{ diat})$					$S_x(\mu_{max} \text{ dino})$				
	-90%	-50%	+50%	+100%	%	-90%	-50%	+50%	+100%	%	-90%	-50%	+50%	+100%	%	-90%	-50%	+50%	+100%	%
Escenario	1,56	1,91	-0,03	2,03		1,23	1,16	1,16	2,08		1,23	1,16	1,16	2,08		1,23	1,16	1,16	2,08	
Diatomeas primavera	1,26	1,71	0,06	1,63		1,04	1,27	1,27	1,63		1,04	1,27	1,27	1,63		1,04	1,27	1,27	1,63	
Diatomeas verano	-0,85	1,88	-0,96	1,13		1,26	1,26	1,13	1,13		1,26	1,26	1,13	1,13		1,26	1,26	1,13	1,13	
Dinoflagelados primavera	0,4	-0,19	-0,06	-0,28		0,31	-0,56	-0,56	-0,28		0,31	-0,56	-0,56	-0,28		0,31	0,56	-0,56	-0,28	
Dinoflagelados verano																				

Tabla 7a. Valores de los parámetros la tasa de sedimentación, la tasa de enquistamiento de los quistes temporales y su tiempo de permanencia en el bentos en la condición estándar y en los cuatro escenarios de variación.

Valor parámetro	Escenario				
	Estándar	-90%	-50%	+50%	+100%
Sedim (d^{-1})	0,01	0,001	0,005	0,015	0,02
Tasa enquistamiento quistes temporales (d^{-1})	0,3	0,03	0,15	0,45	0,6
Permanencia de quistes temporales en el bentos (d^{-1})	20	2	10	30	40

Tabla 7b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de la tasa de sedimentación, la tasa de enquistamiento de los quistes temporales y su tiempo de permanencia en el bentos. Se presentan cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Parámetro modificado	S_x (Sedim)				S_x (Tasa enquistamiento quistes temporales)				S_x (Permanencia de quistes temporales en el bentos)			
	-90%	-50%	+50%	+100 %	-90%	-50%	+50%	+100%	-90%	-50%	+50%	+100 %
Diatomeas primavera	0,02	0,03	-0,03	-0,02	0,02	0,03	-0,03	-0,01	0,02	0,03	-0,03	-0,01
Diatomeas verano	-0,24	-0,24	-0,29	-0,28	-0,03	-0,01	-0,01	-0,001	-0,03	0,01	0,003	0,01
Dinoflagelados primavera	0,01	0,03	-0,03	-0,01	-0,19	-0,18	-0,20	-0,15	-0,20	-0,21	-0,20	-0,09
Dinoflagelados verano	0,01	0,01	0,02	0,02	0,96	0,66	<u>1,21</u>	-0,63	0,98	<u>1,25</u>	-0,19	-0,85

Tabla 8a. Valores de los coeficientes cinéticos de incorporación de PO_4^{-3} en diatomeas para las condiciones estándar y en los cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Valor parámetro	Escenario				
	Estándar	-90%	-50%	+50%	+100%
K_s (mg/L)	0,0564	0,00564	0,0282	0,0846	0,1128
ρ_{max} (mg/L cél d)	$7,649 \times 10^{-8}$	$7,649 \times 10^{-9}$	$3,8245 \times 10^{-8}$	$1,14735 \times 10^{-7}$	$1,53 \times 10^{-7}$

Tabla 8b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de los coeficientes cinéticos de incorporación de PO_4^{-3} en diatomeas en cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Parámetro modificado	$S_x (K_s)$				$S_x (\rho_{\max})$			
	-90%	-50%	+50%	+100%	-90%	-50%	+50%	+100%
Diatomeas primavera	0,037	0,024	0,110	0,010	-0,033	-0,033	-0,030	-0,030
Diatomeas verano	0,022	0,009	0,131	-0,0001	-0,080	-0,145	-0,014	-0,019
Dinoflagelados primavera	0,031	0,020	-0,127	0,009	0,062	0,130	-0,025	-0,026
Dinoflagelados verano	-0,005	-0,003	-0,017	-0,003	0,014	0,02	0,004	0,003

Tabla 9a. Valores de los coeficientes cinéticos de incorporación de PO_4^{-3} en dinoflagelados para las condiciones estándar y en los cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Valor parámetro	Escenario				
	Estándar	-90%	-50%	+50%	+100%
K_s (mg/L)	0,2821796	0,02821796	0,1410898	0,4232694	0,5643592
ρ_{\max} (mg/L cél d)	$2,38 \times 10^{-6}$	$2,38 \times 10^{-7}$	$1,19 \times 10^{-6}$	$3,57 \times 10^{-6}$	$4,76 \times 10^{-6}$

Tabla 9b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de los coeficientes cinéticos de incorporación de PO_4^{-3} en dinoflagelados en cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Parámetro modificado	$S_x (K_s)$				$S_x (\rho_{\max})$			
	-90%	-50%	+50%	+100%	-90%	-50%	+50%	+100%
Diatomeas primavera	0,020	0,031	-0,03	-0,015	0,016	0,029	-0,031	-0,016
Diatomeas verano	0,074	0,038	-0,005	0,0002	-0,008	-0,002	-0,030	-0,023
Dinoflagelados primavera	0,016	0,026	-0,025	-0,012	0,014	0,025	-0,026	-0,013
Dinoflagelados verano	-0,008	-0,006	0,003	0,001	-0,001	-0,002	0,005	0,003

Tabla 10a. Valores de los coeficientes cinéticos de incorporación de NO_3^- en diatomeas para las condiciones estándar y en los cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Valor parámetro	Escenario				
	Estándar	-90%	-50%	+50%	+100%
K_s (mg/L)	0,16059036	0,016059036	0,08029518	0,24088554	0,32118072
ρ_{\max} (mg/L cél d)	$1,16 \times 10^{-6}$	$1,16 \times 10^{-7}$	$5,8 \times 10^{-7}$	$1,74 \times 10^{-6}$	$2,36 \times 10^{-6}$

Tabla 10b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de los coeficientes cinéticos de incorporación de NO_3^- en diatomeas en cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Parámetro modificado	$S_x (K_s)$				$S_x (\rho_{\max})$			
	-90%	-50%	+50%	+100%	-90%	-50%	+50%	+100%
Escenario	-90%	-50%	+50%	+100%	-90%	-50%	+50%	+100%
Diatomeas primavera	0,021	0,034	-0,027	-0,013	0,0001	0,013	-0,049	-0,034
Diatomeas verano	0,010	0,016	-0,012	-0,005	0,005	0,003	-0,026	-0,019
Dinoflagelados primavera	0,017	0,029	-0,02	-0,011	0	0,011	-0,041	-0,029
Dinoflagelados verano	-0,003	-0,005	0,003	0,001	0,002	0,001	0,007	0,004

Tabla 11a. Valores de los coeficientes cinéticos de incorporación de NO_3^- en dinoflagelados para las condiciones estándar y en los cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Valor parámetro	Escenario				
	Estándar	-90%	-50%	+50%	+100%
K_s (mg/L)	0,4712304	0,04712304	0,2356152	0,7068456	0,9424608
ρ_{\max} (mg/L cél d)	$9,64 \times 10^{-6}$	$9,64 \times 10^{-7}$	$4,82 \times 10^{-6}$	$1,446 \times 10^{-5}$	$1,928 \times 10^{-5}$

Tabla 11b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de los coeficientes cinéticos de incorporación de NO_3^- en dinoflagelados en cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Parámetro modificado	$S_x (K_s)$				$S_x (\rho_{\max})$			
	-90%	-50%	+50%	+100%	-90%	-50%	+50%	+100%
Diatomeas primavera	0,017	0,030	-0,030	-0,015	0,017	0,030	-0,030	-0,015
Diatomeas verano	0,010	0,016	-0,013	-0,006	0,004	0,010	-0,018	-0,011
Dinoflagelados primavera	0,014	0,026	-0,025	-0,013	0,014	0,025	-0,026	-0,013
Dinoflagelados verano	-0,003	-0,004	0,003	0,002	-0,002	-0,003	0,004	0,002

Tabla 12a. Valores de los coeficientes cinéticos de incorporación de NH_4^+ en diatomeas para las condiciones estándar y en los cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Valor parámetro	Escenario				
	Estándar	-90%	-50%	+50%	+100%
K_s (mg/L)	0,06493	0,006493	0,032465	0,097395	0,12986
ρ_{\max} (mg/L cél d)	$9,4151 \times 10^{-7}$	$9,4151 \times 10^{-8}$	$4,7108 \times 10^{-7}$	$1,4151 \times 10^{-6}$	$1,883 \times 10^{-6}$

Tabla 12b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de los coeficientes cinéticos de incorporación de NH_4^+ en diatomeas en cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Parámetro modificado	$S_x (K_s)$				$S_x (\rho_{\max})$			
	-90%	-50%	+50%	+100%	-90%	-50%	+50%	+100%
Diatomeas primavera	<u>0,314</u>	<u>0,205</u>	0,045	0,042	<u>-0,154</u>	<u>-0,146</u>	<u>-0,158</u>	<u>-0,140</u>
Diatomeas verano	<u>0,166</u>	<u>0,113</u>	<u>0,231</u>	0,053	-0,073	0,014	<u>-0,102</u>	-0,100
Dinoflagelados primavera	<u>0,348</u>	<u>0,177</u>	0,041	-0,042	<u>-0,134</u>	<u>-0,114</u>	<u>-0,144</u>	<u>-0,173</u>
Dinoflagelados verano	-0,018	-0,010	-0,011	-0,013	0,032	0,020	0,007	0,002

Tabla 13a. Valores de los coeficientes cinéticos de incorporación de NH_4^+ en dinoflagelados para las condiciones estándar y en los cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Valor parámetro	Escenario				
	Estándar	-90%	-50%	+50%	+100%
K_s (mg/L)	0,03607	0,003607	0,018035	0,054105	0,07214
ρ_{\max} (mg/L cél d)	$1,46 \times 10^{-6}$	$1,46 \times 10^{-7}$	$7,3 \times 10^{-7}$	$2,19 \times 10^{-6}$	$2,92 \times 10^{-6}$

Tabla 13b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de los coeficientes cinéticos de incorporación de NH_4^+ en dinoflagelados en cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Parámetro modificado	$S_x (K_s)$				$S_x (\rho_{\max})$			
	-90%	-50%	+50%	+100%	-90%	-50%	+50%	+100%
Diatomeas primavera	0,018	0,031	-0,030	-0,015	0,016	0,029	-0,031	-0,016
Diatomeas verano	0,024	0,025	-0,008	-0,002	-0,005	0,001	-0,028	-0,021
Dinoflagelados primavera	0,015	0,026	-0,025	-0,012	0,014	0,025	-0,026	-0,013
Dinoflagelados verano	-0,002	-0,004	0,004	0,002	-0,003	-0,004	0,003	0,001

Tabla 14a. Valores de los coeficientes cinéticos de incorporación de $\text{Si}(\text{OH})_4$ en diatomeas para las condiciones estándar y en los cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Valor parámetro	Escenario				
	Estándar	-90%	-50%	+50%	+100%
K_s (mg/L)	0,0769	0,00769	0,03845	0,11535	0,1538
ρ_{\max} (mg/L cél d)	$1,2 \times 10^{-3}$	$1,2 \times 10^{-4}$	$6,0 \times 10^{-4}$	$1,8 \times 10^{-3}$	$2,4 \times 10^{-3}$

Tabla 14b. Resultados del análisis de sensibilidad de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados en primavera y verano frente a variaciones de los coeficientes cinéticos de incorporación de Si(OH)_4 en diatomeas en cuatro escenarios de variación de los parámetros.

Parámetro modificado	$S_x (K_s)$				$S_x (\rho_{max})$			
	-90%	-50%	+50%	+100%	-90%	-50%	+50%	+100%
Diatomeas primavera	0,029	0,036	-0,027	-0,0001	<u>-0,641</u>	<u>-1,121</u>	<u>-0,140</u>	<u>-0,160</u>
Diatomeas verano	0,009	0,014	-0,031	0,043	<u>-1,193</u>	<u>-2,114</u>	-0,021	0,081
Dinoflagelados primavera	0,024	0,031	-0,023	-0,079	<u>-0,647</u>	<u>-0,433</u>	-0,246	-0,184
Dinoflagelados verano	-0,002	-0,004	0,001	-0,011	<u>0,119</u>	<u>0,189</u>	-0,0002	-0,003

4.- DISCUSIÓN

4.1.- Características, aplicaciones y ventajas del modelo base.

Los modelos numéricos son herramientas útiles para poner a prueba hipótesis que serían difíciles de examinar con otros métodos, tales como las causas que subyacen a los cambios en la estructura comunitaria del fitoplancton (Yamamoto & Hatta, 2004). Debido a que este se encuentra inmerso en un ambiente heterogéneo y con muchos factores forzantes que determinan las abundancias y las trayectorias de las dinámicas poblacionales de las especies (Smayda, 1997). Así, implementar un modelo basado en especies del microfitoplancton para Magallanes es operacionalmente imposible, ya que se pueden encontrar más de 100, con hasta el 93% correspondientes a diatomeas y dinoflagelados (Alves-de-Souza et al., 2008a). Por ello, recientemente se han desarrollado varios modelos basados en competencia por recursos entre grupos funcionales (e.g. Moore et al., 2002a; b; Litchman et al., 2006).

En esta tesis se construyó el primer modelo predictivo de las dinámicas de diatomeas y dinoflagelados y el cambio en la dominancia de estos grupos funcionales para la zona austral de Chile; aunque para otras áreas del mundo se ha simulado la sucesión del fitoplancton y estimado algunos parámetros conducentes al cambio composición de grupos funcionales (e.g. Dippner, 1998; Yamamoto et al., 2002; Mongin et al., 2003; Yamamoto & Hatta, 2004; Litchman et al., 2006; Li et al., 2008). Algunos de esos modelos se han implementado para áreas donde se piensa que los cambios en el grupo dominante del fitoplancton resultan de las alteraciones en las proporciones de los

macronutrientes como consecuencia de la eutrofización humana (e.g. Yamamoto et al., 2002; Li et al., 2008). Sin embargo, ninguno investigó hasta ahora, el efecto del cambio en las proporciones de NH_4^+ y NO_3^- como determinantes de la dominancia o coexistencia de los grupos funcionales diatomeas y dinoflagelados.

El modelo propuesto en esta tesis opera bajo los mecanismos de competencia por recursos entre diatomeas y dinoflagelados. Para lo cual se utilizó la cinética de incorporación de nutrientes de Michaelis Menten, donde los valores de los parámetros cinéticos identifican la habilidad competitiva de cada grupo (Tilman, 1982; Tilman et al., 1982). Otros modelos de competencia por recursos entre especies o grupos de fitoplancton se han basado en este principio, aunque algunos de ellos han ajustado todos los parámetros de manera subjetiva para obtener la calibración (e.g. Dippner, 1998; Mongin et al., 2003; 2006; Yamamoto & Hatta, 2004). Contrariamente, en este estudio, la mayor parte de los parámetros fueron obtenidos desde publicaciones de experimentos en laboratorio, o desde mediciones *in situ* (Tabla 3), lo cual le confiere mayor realismo.

La hipótesis de esta tesis se basa en que la dominancia de las diatomeas sobre los dinoflagelados es el resultado de mecanismos “bottom-up”, conforme a la cantidad y proporción de los nutrientes disponibles (Officer & Rhyther, 1980) y a las habilidades competitivas de cada grupo para adquirir estos recursos. Por lo cual se consideró que una buena base conceptual para examinar la dinámica y la estructura del microfitoplancton es la teoría de Tilman, ya que funciona tanto en ambientes homogéneos como fluctuantes al explorar los mecanismos que controlan la competencia y partición de recursos (Turpin, 1988). Para aplicar esta teoría se utilizó el modelo de Monod (1942), que de forma simple describe la relación entre la tasa de crecimiento de las microalgas y

la disponibilidad de recursos limitantes utilizando solo la concentración externa de nutrientes (Tilman, 1977; Tilman et al., 1982). Otra línea de investigación propone utilizar el modelo de Droop (1974), que considera las concentraciones de recursos internos de las células (cell quota). Muchos autores prefieren este último debido a sus posibles ventajas en ambientes de concentraciones ampliamente fluctuantes y porque puede otorgar mayor precisión a los resultados (e.g. Flynn, 2010). Sin embargo, su uso es poco práctico ya que las concentraciones internas de nutrientes no son medibles en terreno (Di Toro, 1980). Por lo demás, no se han encontrado discrepancias entre los resultados experimentales o de simulación de los dos modelos (Tilman, 1977; Di Toro, 1980). Por otro lado, cuando estos modelos son expuestos a forzamientos externos su alta complejidad conduce muy a menudo a fallas durante el crecimiento transiente (Davidson & Cunningham, 1996; Flynn, 2001). Considerando que la construcción de modelos para dinámicas multinutrientes y multigrupos no es trivial (Flynn, 2001), se optó por disminuir la complejidad en su formulación, lo cual condujo a un buen desempeño del mismo para simular las condiciones de base y para resolver las preguntas formuladas en distintos escenarios.

En la parametrización se incluyeron además los efectos directos e indirectos de varios factores bióticos y abióticos que pueden actuar sobre las tasas de crecimiento y por consiguiente, sobre las abundancias celulares (Smayda, 1997). De este modo, no se aisló al microfitoplancton de otras condiciones que pueden interferir en el resultado de la competencia. Estas características permiten que el modelo se pueda utilizar para responder nuevas preguntas y guiar futuros experimentos tendientes a mejorar la comprensión del comportamiento del microfitoplancton del sistema costero de

Magallanes. Además es una herramienta predictiva frente a posibles escenarios de variaciones ambientales e interacciones biológicas que afectan las tasas de crecimiento, abundancia, dominancia o coexistencia de diatomeas y dinoflagelados. Alternativamente, puede ser parametrizado para comparar las dinámicas e interacciones entre una especie de diatomea y otra de dinoflagelado de interés económico, ecológico, etc. Esto último, puede ser de gran utilidad para analizar la ecología del dinoflagelado tóxico *Alexandrium catenella*, fuente primaria del veneno paralizante de mariscos (VPM) (Lembeye et al., 1997), presente en forma recurrente en Magallanes, pero variable estacional y temporalmente (Guzmán et al., 2005).

4.2.- Dinámicas de las variables de estado del modelo base.

4.2.1. Diatomeas y dinoflagelados

Cuando un modelo alcanza resultados satisfactorios, no es un requerimiento riguroso que todos los componentes se ajusten a mediciones reales (Flynn, 1997). No obstante, las dinámicas y los valores generados para la mayoría de las variables de estado se comportaron como las dinámicas documentadas para sistemas naturales semejantes. Además, se ajustaron en forma aceptable a los datos obtenidos *in situ* en Puerto Zenteno. En este contexto, las dinámicas poblacionales de las diatomeas y dinoflagelados presentaron una marcada estacionalidad, en concordancia con las descripciones publicadas para Magallanes y otras áreas costeras del mundo (Riley, 1947; Sverdrup, 1953; Cushing, 1959; Cadée, 1986; Oyarzún et al., 1999; Iriarte et al., 2001; Avaria et al., 2003; Aubry et al., 2004; Alves-de-Souza et al., 2008a). Al igual que en el modelo,

las abundancias del microfitoplancton del ecosistema costero estuarino de Magallanes describen trayectorias temporales. Los máximos valores normalmente se registran durante la primavera austral (octubre - noviembre), pero también es común una proliferación de otoño de menor intensidad. Por otro lado, los mínimos ocurren durante la primavera temprana (septiembre), verano (enero - marzo) e invierno (Oyarzún et al., 1999; Avaria et al., 2003; Iriarte et al., 2001; Alves-de-Souza et al., 2008a). En general, la estacionalidad en las dinámicas del fitoplancton son recurrentes, aunque variables, en muchos ecosistemas marinos (Cadée, 1986; Cloern & Jassby, 2008; Cloern & Jassby, 2010). Esto ha sido explicado por la influencia de las condiciones ambientales, la disponibilidad de recursos (i.e. Margalef, 1978; Cullen et al., 2002), la presión de pastoreo (Lignell et al., 1993; Avaria et al., 2003), la baja capacidad de desplazamiento de estos organismos y sus cortos ciclos generacionales (Moloney et al., 2010).

Los patrones resultantes de las dinámicas temporales del fitoplancton en el ambiente son el resultado de cambios en la abundancia del microfitoplancton ($> 20 \mu\text{m}$), el cual produce los mayores incrementos en biomasa total, o de una sola especie, tanto en la Patagonia como en otras regiones costeras templadas de altas latitudes (Cadée, 1986; Clément & Guzmán, 1989; Uribe, 1992; Iriarte et al., 1993; 2001; Hamamé & Antezana, 1999; Uribe & Ruiz, 2001; Avaria et al., 2003; Aubry et al., 2004; Pizarro et al., 2005; Alves-de-Souza et al., 2008a; Paredes & Montecino, 2011). Tal como los resultados del modelo, en Magallanes las diatomeas son el componente más abundante en número y biomasa de esta fracción de tamaños, y además producen proliferaciones en primavera (Eppley et al., 1969; Lembeje 1981; Lutter et al., 1989;

Iriarte et al., 2001; Avaria et al., 2003; Aubry et al., 2004; Alves-de-Souza et al., 2008a; Alves-de-Souza et al., 2008a). Los dinoflagelados son el segundo grupo en importancia numérica, aunque en bajas abundancias durante el transcurso del año. Estos alcanzan sus máximos a fines de primavera e inicios del verano, siendo desplazados nuevamente por las diatomeas en otoño (Iriarte et al., 2001; Alves-de-Souza et al., 2008a; Aubry et al., 2004). En el modelo, la abundancia numérica de las diatomeas y dinoflagelados resultaron menores a las registradas en Puerto Zenteno, lo cual puede ser una debilidad del mismo. Algunas explicaciones posibles son la falta de procesos de difusión y advección para las células o la simplicidad del ciclo de vida de los dinoflagelados. Por ejemplo, algunas especies de dinoflagelados que no forman quistes de resistencia pueden ser inoculados en el sistema por advección (i.e. Anderson & Rengefors, 2006). Por otro lado, si se aplican cambios en los flujos de los nutrientes se producen aumentos en la abundancia de las diatomeas y dinoflagelados, pero generan dinámicas diferentes a las esperadas, razón por la cuál se optó por trabajar con valores altos de nutrientes. Por esto mismo, el modelo tiene la ventaja y la posibilidad de ser modificado para probar a futuro, en un nuevo estudio, las mismas predicciones bajo condiciones iniciales oligotróficas o de mayor fluctuación de los nutrientes.

Las dinámicas estacionales de las diatomeas y dinoflagelados explican las altas correlaciones encontradas con los valores de Puerto Zenteno ($r^2 = 0,81$ y $0,72$, respectivamente), mientras que la parte no explicada corresponde a la expresión de la alta variabilidad intraestacional de los sistemas naturales. Esta variabilidad puede ser ocasionada por presiones ambientales a diferentes escalas temporales y espaciales, tales como los fenómenos meteorológicos que modifican la radiación solar incidente y la

mezcla vertical de la columna de agua; y por perturbaciones de origen humano que pueden promover el enriquecimiento de nutrientes de los sistemas (Cadée, 1986; Townsend et al., 1994; Cloern & Jassby, 2008; Cloern & Jassby, 2010).

Entre los factores forzantes que permitieron simular las dinámicas ya descritas, se encuentran los periodos estivales de estratificación de la columna de agua y la sedimentación de las diatomeas. Esta última determinó el colapso de las diatomeas y favoreció el aumento de los dinoflagelados, de la misma forma que el modelo de competencia entre una especie de diatomea y una especie de dinoflagelado de Yamamoto et al. (2002). Además, el fin de la estratificación permitió el aumento de las diatomeas en otoño, tal como se ha descrito para sistemas naturales (Margalef, 1978; Parsons et al., 1978; Townsend et al., 1992; Iriarte et al., 2001; Avaria et al., 2003). Las velocidades de hundimiento utilizadas para obtener la tasa de sedimentación han sido registradas en áreas donde dominan especies que presentan bajos coeficientes de incorporación de nutrientes (K_s), tal como las diatomeas (Grover, 2011). De haber utilizado una mayor velocidad de hundimiento, se hubiese favorecido a los dinoflagelados. Existe amplia variabilidad en las tasas de sedimentación entre especies de diatomeas y entre sistemas, posiblemente en relación a la disponibilidad de luz y nutrientes, tamaño celular y largo de las cadenas que forman (Eppley et al., 1967; Bienfang, 1981; Jaworski et al., 1981; Riebesell, 1989; 1991 a; b; Passow, 1991; Waite et al., 1992 a; b; Alldredge & Gotschalk, 1989; Kjørboe et al., 1994; 1996). Sin embargo, en este estudio se optó por utilizar el criterio de Grover (2011) dado el carácter funcional del modelo y su base en las estrategias competitivas del fitoplancton en el uso de recursos.

4.2.2. *Quistes de dinoflagelados*

Las dinámicas de los dinoflagelados estuvieron estrechamente acopladas a las dinámicas de ambos tipos de quistes, de modo que estos resultaron ser determinantes en el establecimiento de las poblaciones planctónicas. Esto concuerda con observaciones directas y mediante modelación realizadas en áreas donde los dinoflagelados tienen temporalidad restringida, los quistes constituyen inóculos para la iniciación de las proliferaciones y otorgan fluctuaciones a las densidades celulares (Dale, 1983a; b; Anderson et al., 1983; Anderson, 1997; Ichimi et al., 2001; McGillicuddy et al., 2003; 2005; Anderson & Rengerfors, 2006; Genovesi et al., 2009).

Los quistes de resistencia (hipnoquistes) se acumularon a lo largo del año y posteriormente generaron las proliferaciones de verano. Por su parte los quistes temporales otorgaron la dinámica fluctuante a la abundancia de las células vegetativas durante este periodo. Estos resultados respondieron a la parametrización independiente para cada tipo de quiste, ya que las tasa de enquistamiento y el tiempo de permanencia en el bentos de los quistes temporales fueron más bajos que en los hipnoquistes (Tabla 3, Anexo 2). Estos últimos, formaron un gran stock al comienzo de la simulación como respuesta a la alta abundancia de dinoflagelados establecidas en las condiciones iniciales (Tabla 2) y a la relación positiva entre la tasa de enquistamiento y la concentración de células vegetativas en el plancton (Ichimi et al., 2001; Garcés et al., 2002). Estos resultados concuerdan con concentraciones de quistes medidas en sedimentos en la región austral de Chile y otros sistemas similares (Garcés et al., 2004; Lembeye, 2004;

Seguel et al., 2010; Seguel & Sfeir, 2010). Posteriormente, los hipnoquistes se acumularon progresivamente en el bentos en respuesta a la parametrización de enquistamiento continuo, lo cual es posible en ambientes naturales, ya que estos pueden permanecer viables en los sedimentos por 5-10 años, y algunas veces por más tiempo (Anderson et al., 1995; Lewis et al., 1999; Mizushima & Matsuoka, 2004). Sin embargo, este resultado debe considerarse con precaución, ya que en algunas observaciones la abundancia de los hipnoquistes en dinoflagelados del género *Alexandrium* declinan a los pocos días después del enquistamiento, mientras que otros estudios informan que los quistes del mismo género resisten todo el invierno (Garcés et al., 2004; Figueroa et al., 2005; Genovesi et al., 2009). No obstante, para Magallanes no se encontraron informes de supervivencia de los hipnoquistes *in situ*, ni de la cantidad de hipnoquistes acumulados en los sedimentos durante un periodo de tiempo similar al modelo.

Las altas tasas de enquistamiento condujeron a una disminución de la abundancia de los dinoflagelados en los veranos, pero esto no afectó a las pruebas de hipótesis realizadas en los escenarios de modelación. Estos resultados podrían ser modificados introduciendo el efecto de factores regulatorios de los procesos de enquistamiento y exquistamiento; no obstante la información disponible es escasa y muy diversa, incluso para miembros del mismo género. Por ejemplo, los quistes pueden entrar en estados de dormancia o de quiescencia, en cuyo caso la regulación de sus estados del ciclo de vida es endógena o exógenas, respectivamente (Anderson et al., 1995; Matrai et al., 2005; Anderson & Rengefors, 2006; Granéli & Turner, 2006; Genovesi et al., 2009). En el caso de respuestas exógenas, existe controversia acerca de cuales son los factores involucrados y como estos afectan a el enquistamiento y exquistamiento. Se ha

propuesto a la intensidad y horas de luz, temperatura, salinidad, disponibilidad de nutrientes, turbulencia y presión de pastoreo (Anderson et al., 1984; 1985; Montresor, 1992; Rengefors et al., 1998; Garcés et al., 2004; Figueroa & Bravo, 2005; Granéli & Turner, 2006; Genovesi et al., 2009); pero con serias discrepancias en la información. Por ejemplo, se ha observado que la formación de quistes de dinoflagelados del género *Alexandrium* ocurre en un amplio rango de temperaturas (0-23 °C; Anderson, 1998), pero las tasas de enquistamiento son mayores a temperaturas subóptimas para el crecimiento (Anderson, 1998; Ichimi et al., 2001; Anderson & Rengefors, 2006). Esto no concuerda con que los periodos de mayor formación de quistes siga a las proliferaciones de verano. Por su parte, el agotamiento de PO_4^{3-} y NO_3^- ha coincidido con la formación de quistes (Ichimi et al., 2001), pero también se ha registrado enquistamiento en condiciones óptimas de nutrientes (Ichimi et al., 2001; Garcés et al., 2004) o bien no ha habido relación entre estos y la germinación de los quistes (Genovesi et al., 2009).

El efecto de los quistes sobre las dinámicas de los dinoflagelados en Chile es desconocido, aunque se han descrito al menos 24 especies que los producen, entre ellas los dinoflagelados tóxicos *A. catenella*, *Prorocentrum reticulatum*, y varias especies productoras de proliferaciones inocuas (Alves_de_Souza et al., 2008b; Seguel et al., 2005; 2010; Seguel & Sfeir, 2010). Es esperable que la confirmación de la importancia de los quistes en la regulación demográfica de las poblaciones de los dinoflagelados (Anderson et al., 1983; Anderson, 1997), motive mayor investigación de los procesos y patrones ecológicos que regulan los estados alternativos de sus ciclos de vida. Los resultados revelan que los procesos de enquistamiento determina que las poblaciones de

dinoflagelados pasen de una abundancia basal baja a una proliferación. Esto confirma que la producción de quistes es una de las estrategias evolutivas más importantes que permiten que un grupo en desventaja competitiva pueda persistir en condiciones adversas (Boero, 1996; Anderson, 1997; Laabir & Gentien, 1999; Garcés et al., 2002).

4.2.3. *Zooplankton*

El zooplankton herbívoro frecuentemente regula la abundancia de las microalgas, al tiempo que su éxito depende de estas (Cushing, 1990; Lignell et al., 1993). Por ello, la abundancia del zooplankton sigue a la abundancia del fitoplancton, registrándose sus máximos después de las proliferaciones de algas y sus mínimos después de su disminución (Lampert et al., 1986; Sarnelle, 1993; Talling, 2003). El modelo replicó exitosamente estas dinámicas y además la abundancia del zooplankton fue equivalente a los datos de Puerto Zenteno en todas las fechas contrastadas. Estos resultados demuestran que la depredación fue un importante factor controlador de la abundancia de las diatomeas, a pesar de las bajas tasas de pastoreo utilizadas, las cuales están de acuerdo con las mediciones realizadas en Magallanes (Antezana et al., 2002) y en otras áreas productivas (Calbet 2001; Calbet & Landry 2004; Calbet et al., 2009). Los dinoflagelados se vieron menos afectados ya que las tasas de pastoreo fueron menores, obedeciendo a la correlación positiva existente entre tasas de crecimiento del fitoplancton y tasas de pastoreo. Así las diatomeas, que tienen mayores tasas de crecimiento que los dinoflagelados, son las más depredadas en muchos sistemas

acuáticos (Huntley, 1982; Strom & Welschmeyer, 1991; Lampert & Sommer, 1997; Strom, 2002; McManus et al., 2007; Gutiérrez-Rodríguez et al., 2009).

4.2.4. Efecto de la mixotrofia

Considerando que varias especies de dinoflagelados contribuyen a la regulación de la abundancia de las diatomeas por depredación, se incluyó el efecto de la mixotrofia, (Calbet & Landry, 2004; Irigoien et al., 2005; Burkholder et al., 2008; Mitra & Flynn, 2010), que en el sur Chile es extensiva en especies del género *Protooperidinium* (Alves_de_Souza et al., 2008b). Se utilizaron bajas tasas de mixotrofia debido a que en la zona austral de Chile se han medido tasas de consumo del microzooplancton de solo $1,8 \times 10^{-5}$ mgC ind⁻¹ d⁻¹ en invierno y 8×10^{-6} mgC ind⁻¹ d⁻¹ en primavera (González et al., 2010). Además se han registrado bajas tasas de pastoreo heterotrófico en otros ecosistemas, como por ejemplo, en el oeste del océano Ártico ($0,04 \pm 0,06$ d⁻¹; Sherr et al., 2009). Por otro lado, los dinoflagelados mixotróficos han dominado solo por episodios breves los ensamblajes de primavera y verano temprano en Magallanes (Iriarte et al., 2001). No obstante, la depredación por mixótrofos representa hasta el 86% del pastoreo en fiordos escandinavos durante el verano (Havskum & Riemann, 1996), lo cual sugiere la necesidad de mayor conocimiento en este campo para los sistemas australes.

4.2.5. Nutrientes

En una dinámica depredador-presa, las mayores concentraciones de nutrientes (NO_3^- , NH_4^+ , PO_4^{3-} y Si(OH)_4) propiciaron las proliferaciones de diatomeas en primavera y otoño. Luego, el agotamiento de los nutrientes contribuyó a la disminución de las diatomeas en verano e invierno, lo cual permitió el aumento posterior en la concentración de nutrientes. Los dinoflagelados presentaron una relación diferente con los nutrientes, ya que las mayores abundancias coincidieron con los periodos de menor concentración de estos, concordando con muchas observaciones de proliferaciones de dinoflagelados en estados oligotróficos (Margalef, 1978; Parsons et al., 1978; Iriarte et al., 2001; 2007b; Aubry et al., 2004). Las dinámicas obtenidas para los nutrientes en relación con ambos grupos funcionales coincide con observaciones realizadas en el Estrecho de Magallanes. En esta zona la disminución de Si(OH)_4 o NO_3^- ocurre después de las proliferaciones de diatomeas durante la primavera austral, y promueve el recambio del grupo dominante desde diatomeas a dinoflagelados y luego a fitoflagelados (Antezana & Hamamé, 1999; Iriarte et al., 2001). En base a las bajas proporciones de Si:N ($\approx 0,7$) que se han registrado en Magallanes y otros sistemas marinos (Osses & Braun, 1994 fide in Iriarte et al, 2001; Allen et al., 2005), se ha sugerido que las diatomeas primero agotarían al Si(OH)_4 y luego al NO_3^- , lo cual coincide con las salidas del modelo, ya que el Si(OH)_4 disminuyó drásticamente cinco días antes del agotamiento del NO_3^- . Una situación distinta se informó en el interior del fiordo Seno Ballena, ya que las proliferaciones de dinoflagelados se encontraron en condiciones de baja concentración de Si(OH)_4 ($0,19 - 0,28 \text{ mg L}^{-1}$), pero altas concentraciones de NO_3^- ($0,62 \text{ mg L}^{-1}$) (Torres et al., 2011); tal vez porque la limitación por Si(OH)_4 evitó que las poblaciones de diatomeas alcanzaran una densidad suficiente para utilizar el NO_3^-

disponible. Por otro lado, se ha documentado, que las bajas concentraciones de NO_3^- pueden determinar el final de una proliferación de diatomeas, incluso bajo altas concentraciones de Si(OH)_4 (Kudo et al., 2000).

Las salidas del NO_3^- fueron, en promedio, mayores y menos fluctuantes que en la estación de Puerto Zenteno, no obstante los valores se encontraron dentro de los rangos normales de Magallanes (0-0,96 mg L^{-1} aprox., e.g. Iriarte et al., 2001; Torres et al., 2011). Lo anterior indica que el modelo generó condiciones de alta concentración de NO_3^- durante toda la simulación y durante la cual, las diatomeas dominaron siempre por sobre los dinoflagelados, cumpliéndose la predicción 1 generada para contrastar la hipótesis de trabajo.

Conforme a lo requerido para poner a prueba la hipótesis y cumplir con los objetivos de esta tesis, se consideró el NH_4^+ como la fuente alternativa de nitrógeno. Los valores cinéticos de incorporación de NH_4^+ en los dinoflagelados los favorece frente a las diatomeas (Eppley et al., 1969; Smayda, 1997; Yamamoto et al., 2004). Además se incluyó el efecto inhibitorio del NH_4^+ sobre la incorporación de NO_3^- (Wilkerson et al., 2006), considerando que el fitoplancton prefiere las formas menos oxidadas de nitrógeno debido al bajo requerimiento energético para transformarlas en productos celulares (Smayda, 1997). Como los dinoflagelados requieren menor concentración de NH_4^+ que las diatomeas para la inhibición de la incorporación de NO_3^- (Lomas & Glibert, 1999), sus tasas de incorporación de NO_3^- en presencia de NH_4^+ fueron aún menores, lo que sugiere que estos no podrían excluir a las diatomeas cuando aumenta el NH_4^+ en presencia de NO_3^- .

4.2.5. Tasas de crecimiento neta (r)

La abundancia numérica de diatomeas y dinoflagelados es explicada por las tasas de crecimiento poblacional neto (r), las cuales reflejaron los procesos que las regulaban (Turpin, 1988). Por ejemplo, la trayectoria de los valores negativos de r fueron opuestos a la trayectoria del zooplancton, y los mínimos valores de r se detectaron en los periodos de sedimentación de las diatomeas o el enquistamiento en los dinoflagelados. Por otra parte, los mayores valores de r de las diatomeas ocurrieron después de las máximas concentraciones de nutrientes y cuando la disponibilidad de luz y la temperatura fueron altas. En los dinoflagelados, las máximas r ocurrieron en condiciones de baja concentración de nutrientes, pero alta disponibilidad de luz y altas temperaturas. Estos resultados coinciden con estudios en sistemas naturales, laboratorio y modelación, que atribuyen la variabilidad de r en el fitoplancton a la disponibilidad de recursos (control “bottom-up”), mientras que las tasas de pérdida serían causadas tanto por pastoreo (control “top- down”) como por los procesos de sedimentación, enquistamiento y exquistamiento (Cushing, 1990; Lehman, 1991; Banse, 1994; Reynolds, 1998; Yamamoto et al., 2002). En general, los valores de r para las diatomeas van desde valores negativos hasta $>5 \text{ d}^{-1}$ (i.e. Smayda, 1997; Granéli & Turner, 2006); las máximas r obtenidas aquí fueron $2,5 \text{ d}^{-1}$, lo cual está en el límite inferior del rango informado en la literatura y son el reflejo de las bajas abundancias relativas de las diatomeas. Para los

dinoflagelados, en cambio los valores de r concuerdan con la literatura ($0,02 - >3,0 \text{ d}^{-1}$, Granéli & Turner, 2006; $0,1 - 2,7 \text{ d}^{-1}$, Smayda, 1997), con solo 5 valores $>5 \text{ d}^{-1}$ que se pueden considerar outliers. Por lo tanto, probablemente se requiera de algún ajuste de la relación entre las tasas de crecimiento poblacional bruta (μ) y los factores ambientales que las modulan, o bien incluir factores que fueron no fueron considerados como forzantes del crecimiento, como son los micronutrientes y vitaminas.

4.3.- Efecto del cambio de proporción de $N_o:N_i$ sobre la dominancia o coexistencia de los grupos funcionales.

La importancia práctica de conocer como responde el fitoplancton a cambios en la disponibilidad de NO_3^- , NH_4^+ , y sus proporciones en la Patagonia Chilena se debe a que existe un creciente interés de nuevos “stakeholders” en el desarrollo de las industrias hidroeléctricas, turísticas y de salmonicultura (Pantoja et al., 2011). Lo cual eventualmente puede impactar el ambiente modificando los suministros de estas formas de nitrógeno. Además las características morfológicas de los cuerpos de agua de esta zona le otorgan gran variabilidad espacial y temporal en cuanto a la disponibilidad de estos nutrientes. Por ello, en los cinco escenarios planteados se evaluó como el cambio en el suministro de NH_4^+ o NO_3^- , producto de actividades humanas o procesos oceanográficos, alteran la proporción de $N_o:N_i$, en el sistema. Además se evaluó cuales proporciones de $N_o:N_i$ permiten la coexistencia o dominancia de dinoflagelados sobre las diatomeas. Las pruebas se realizaron para la estación de verano, cuando otras

condiciones ambientales como la estratificación, exquistamiento, etc., promueven y favorecen la iniciación de las proliferaciones de los dinoflagelados, la cuales podrían ser potenciadas bajo modificaciones de las proporciones de $N_o:N_i$.

Las simulaciones del escenario 1 permitieron aceptar la predicción 2 de la hipótesis de trabajo (Tabla 4), ya que las diatomeas dominaron en condiciones similares a un sistema prístino típico de la Patagonia (Buschmann, 2005). Es decir, con bajas concentraciones de NH_4^+ y bajas proporciones de $N_o:N_i$. La predicción 3 que fue puesta a prueba en los escenarios 2 y 3, solo se cumplió en el escenario 3 (Tabla 4), donde una limitación severa de NO_3^- produjo valores de $N_o:N_i > 2$. Esto condujo a la disminución de la proporción diatomeas/dinoflagelados hasta obtener coexistencia entre ambos grupos durante algunos periodos de tiempo en escala de horas, lo cual indica que hubo partición de recursos (Tilman; 1982; Tilman et al., 1982; Turpin, 1988). Bajo este escenario, también se obtuvo dominancia de los dinoflagelados durante periodos de tiempo en escalas de días, lo cual es usual en sistemas naturales, aunque existen regiones donde una proliferación de dinoflagelados puede durar hasta meses (Granéli & Turner, 2006). En el escenario 2, la disminución de NO_3^- , aunque disminuyó la abundancia de diatomeas, no bastó para producir la dominancia de los dinoflagelados. Estos resultados sugieren que en proporciones $N_o:N_i > 2$, el NO_3^- puede ser limitante para las diatomeas, permitiendo que los dinoflagelados ganen la competencia. Esto último puede explicar las observaciones del fiordo Seno Ballena, donde las constricciones topográficas y la estratificación de la columna de agua impiden el enriquecimiento por NO_3^- (e.g. Torres et al., 2011). La predicción 4 se basó en argumentos que establecen que los atributos ecofisiológicos de los dinoflagelados los posicionan en ventaja competitiva respecto de

las diatomeas en condiciones de alta concentraciones de NH_4^+ y por lo tanto altas $\text{N}_0:\text{N}_i$ (Lomas & Glibert, 2000; Iriarte et al., 2007b). No obstante, los resultados fueron diametralmente opuestos a la predicción, ya que en los escenarios 4 y 5 (Tabla 4), donde se aumentó el flujo de NH_4^+ , de acuerdo a las concentraciones medidas en áreas adyacentes a poblados y áreas de cultivos de salmónidos, respectivamente (Buschmann, 2005), se obtuvo un aumento de la abundancia de las diatomeas por sobre el modelo base. Por lo tanto, si el aumento en la concentración de NH_4^+ en el agua puede producir proliferaciones algales, estas serían de diatomeas más que dinoflagelados.

Los resultados de esta tesis están de acuerdo con los hallazgos de Iriarte et al., (2007b) que indican mayor actividad de los dinoflagelados en condiciones limitantes de DIN, pero se contradice con Torres et al., (2011), quienes señalan que altas concentraciones de NO_3^- son favorables para el crecimiento de los dinoflagelados. Además, provee una nueva interpretación de la relación entre la disponibilidad de nitrógeno en forma de NH_4^+ o NO_3^- , y sus proporciones, con la estructura del microfitoplancton considerando a los grupos funcionales diatomeas y dinoflagelados. Numerosas y recientes observaciones señalan a la eutrofización y el cambio en la cantidad y composición de los nutrientes como causantes de las proliferaciones de dinoflagelados (e.g. Glibert et al., 2005; Anderson et al., 2008; Heisler et al., 2008). No obstante, el mecanismo sugerido aquí es que previo a una proliferación de dinoflagelados debe haber una disminución de las diatomeas, la cual puede ocurrir, por ejemplo por el agotamiento de un recurso limitante como el NO_3^- . Si existe un stock de quistes de dinoflagelados disponibles en un área dada y las condiciones ambientales son propicias para gatillar el crecimiento poblacional de dinoflagelados, estos comenzarán

una proliferación. Pero, si además las diatomeas se encuentran en baja densidad, los dinoflagelados pueden alcanzar abundancias por sobre las esperadas (Figura 32).

4.4.- Análisis de sensibilidad.

El modelo desarrollado en esta tesis resultó ser robusto ya que fue poco sensible a las modificaciones de los parámetros analizados. Esto se evidenció al constatar que la proporción del cambio en las variables de estado diatomeas y dinoflagelados siempre fue baja en relación con el porcentaje de cambio del parámetro. Teniendo esto en consideración, se puede observar que los parámetros que tienen mayor influencia en los resultados son los relacionados con el uso y disponibilidad de la luz y las interacciones biológicas. En el primer caso, casi todos los parámetros analizados condujeron a cambios en la abundancia de las diatomeas y dinoflagelados. Esto tiene relevancia porque en la región austral de Chile, la disponibilidad de la luz afecta al crecimiento del fitoplancton y contribuye a seleccionar el grupo funcional dominante (Pizarro et al. 2005; Silva & Guzmán, 2006; Iriarte et al., 2007a; Montecino & Pizarro 2008; González et al. 2011; González et al., 2010). Para el segundo caso, es necesario poner atención a las tasas de pastoreo del zooplancton sobre las diatomeas y tasas de crecimiento del zooplancton ya que estos parámetros corresponden a supuestos en el modelo. La tasa de mortalidad del zooplancton y la mixotrofia, también son parámetros que podrían alterar los resultados del modelo, por lo que deben ser tratados cuidadosamente en el proceso de modelación, además es recomendable aumentar los esfuerzos de investigación en la zonas costeras de la región de Magallanes.

Los parámetros cinéticos de incorporación de recursos no produjeron cambios importantes en los análisis de sensibilidad, aún cuando estos varían dentro de los grupos funcionales e incluso en cada especie dependiendo de las condiciones ambientales y el estado fisiológico de las células (Carpenter & Guillard, 1971; Goldman & Glibert, 1982; Parslow et al., 1984 a; b; Zimmerman et al., 1987). Por esta razón se seleccionaron los parámetros de condiciones ambientales lo más parecidas posible a la zona austral, tal como los fiordos nórdicos y áreas costeras templadas con aporte de agua dulce, estratificación estival y dinámica estacional de diatomeas y dinoflagelados.

5.- CONCLUSIONES

El modelo numérico desarrollado en esta tesis constituye una herramienta útil para investigar los efectos de los cambios en la disponibilidad de NH_4^+ o NO_3^- , y su proporción, sobre la abundancia y dominancia de diatomeas y dinoflagelados, ya que su desempeño cumple con los requisitos de rendimiento especificados para estos fines. Además, puede ser utilizado para estudiar otras modificaciones ambientales e interacciones biológicas conforme a los intereses de la investigación. Por ejemplo, se pueden plantear escenarios donde se modifiquen otros nutrientes u otras proporciones de nutrientes. También se puede indagar a cerca del efecto de cambios en la disponibilidad de la luz, duración de la estratificación de la columna de agua, etc.

El modelo muestra que en un ambiente no limitado ni eutrofizado por NH_4^+ o NO_3^- las proliferaciones de primavera y otoño de las diatomeas siguen a las altas concentraciones de nutrientes (NO_3^- , NH_4^+ , Si(OH)_4 y PO_4^{-3}). Esto ocurre en los periodos de mayor intensidad de la luz, mientras que su colapso responde a la disminución de estos nutrientes, la presión de pastoreo y la sedimentación. Los dinoflagelados se mantienen basales todo el año, excepto durante el verano cuando las condiciones ambientales son desfavorables para el crecimiento de las diatomeas y los inóculos de los quistes de resistencia (hipnoquistes) dan origen a las proliferaciones. Los quistes temporales le otorgan la dinámica fluctuante a las poblaciones de dinoflagelados, mientras que el enquistamiento, la depredación y el desplazamiento competitivo por la proliferación de diatomeas de otoño producen el retorno a las concentraciones basales.

Al alterar el ingreso de NH_4^+ o NO_3^- se modifican las proporciones de $\text{N}_0:\text{N}_i$. En valores de $\text{N}_0:\text{N}_i > 2$, se encuentra el umbral de partición de recursos donde las diatomeas pueden dejar de ser dominantes debido a limitación de NO_3^- , pudiendo ocurrir coexistencia o dominancia de los dinoflagelados.

Si ocurre eutrofización por NH_4^+ , manteniendo las demás condiciones *ceteris paribus*, las diatomeas son favorecidas y aumentan en número. Esto es gracias a sus adaptaciones para utilizar el NH_4^+ antes que el NO_3^- , lo cual las posiciona en ventaja respecto de los dinoflagelados. Estos resultados contrastan con las predicciones de la hipótesis de este trabajo, la cual debió ser rechazada por este motivo.

Los dinoflagelados son competitivamente inferiores a las diatomeas en altas concentraciones de nitrógeno ya sea en la forma de NH_4^+ o NO_3^- . Sin embargo, si el flujo de NH_4^+ se mantiene constante y el NO_3^- se encuentra en muy bajas concentraciones los dinoflagelados pueden resultar dominantes. Adicionalmente, los dinoflagelados están en desventaja con respecto a las diatomeas para el uso de otros recursos. Así, mecanismos adaptativos como la formación de quistes de resistencia, la capacidad de permanecer en la columna de agua en periodos de estratificación, y las bajas tasas de pastoreo a las que son sometidos, compensan estas desventajas y les conferirles la oportunidad de ocupar los nichos que sus competidores más fuertes han dejado vacíos.

6.- LITERATURA CITADA

Aiken, J., Fishwick, J. R., Lavender, S. J., Barlow, R., Moore, G., Sessions, H., Bernarde, S., Rasf, J. & Hardman Mountfordab, N.J. (2007). Validation of MERIS reflectance and chlorophyll during the BENCAL cruise October, 2002: Preliminary validation of new products for phytoplankton functional types and photosynthetic parameters. *International Journal of Remote Sensing*, 28, 497–516.

Allredge, A.L., & Gotschalk, C.C. (1989). Direct observations of the mass flocculation of diatom blooms: characteristics, settling velocities and formation of diatom aggregates. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 36(2), 159-171.

Allen, J.T., Brown, L., Sanders, R., Moore, C.M., Mustard, A., Fielding, S., Lucas, M., Rixen, M., Savidge, G., Henson, S. & Mayor, D. (2005). Diatom carbon export enhanced by silicate upwelling in the northeast Atlantic. *Nature*, 437, 728–732.

Alves-de-Souza, C., González, M.T. & Iriarte, J.L. (2008a). Functional groups in marine phytoplankton assemblages dominated by diatoms in fjords of southern Chile. *Journal of Plankton Research*, 30(11), 1233-1243.

Alves-De-souza, C., Varela, D., Navarrete, F., Fernández, P. & Leal, P. (2008b). Distribution, abundance and diversity of modern dinoflagellate cyst assemblages from southern Chile (43-54°S). *Botanica Marina*, 51, 399-410.

Anderson, D.M. (1998). Physiology and bloom dynamics of toxic *Alexandrium* species, with emphasis on life cycle transitions. In: Anderson DM, Cembella AD, Hallegraeff, G.M. (eds.). *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*. Springer, Berlin Heidelberg, New York, pp 29–48.

Anderson, D.M. (1997). Bloom dynamics of toxic *Alexandrium* species in the northeastern U.S. *Limnology and Oceanography*, 42(5), 1009-1022.

Anderson, D.M. (1985). Encystment of the dinoflagellate *Gyrodinium uncatenatum*: Temperature and nutrient effects. *Journal of Phycology*, 21, 200-206.

Anderson, D.M. & Rengefors, K. (2006). Community assembly and seasonal succession of marine dinoflagellates in a temperate estuary: The importance of life cycle events. *Limnology and Oceanography*, 51(2), 860–873.

Anderson, D.M., Burkholder, J.M., Cochlan, W.P., Glibert, P.M., Gobler, C.J., Heil, C.A., Kudela, R.M., Parsons, M.L., Rensel, J.E.J., Townsend, D.W., Trainer, V.L. & Vargo, G.A. (2008). Harmful algal blooms and eutrophication: Examining linkages from selected coastal regions of the United States. *Harmful Algae*, 8, 39–53.

- Anderson, D.M., Glibert, P.M. & Burkholder, J.M. (2002). Harmful algal blooms and eutrophication: nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries*, 25 (4b), 562–584.
- Anderson, D.M., Fukuyo, Y. & Matsouda, K. (1995). Cyst methodologies. In: Hallegraeff, G.M., Anderson D.M. & Cembella A.D., (eds.). *Manual on Harmful Marine Microalgae*. IOC Manuals and Guides N° 33. UNESCO.
- Anderson, D.M., Kulis, D.M. & Binder, B.J. (1984). Sexuality and cyst formations in the dinoflagellates *Gonyaulax tamarensis*: Cyst yield in batch cultures. *Journal of Phycology*, 20, 418-425.
- Anderson, D.M., Chisholm, S.W., Watras, C.J. (1983). Importance of life cycle events in the population dynamics of *Gonyaulax tamarensis*. *Marine Biology*, 76, 179–189.
- Antezana, T. & Hamamé, M. (1999). Short-term changes in the plankton of a highly homogeneous basin of the Strait of Magellan (Paso Ancho) during spring 1994. *Scientia Marina*, 63, 59–67.
- Antezana, T., Giraldo, A. & Hamamé, M. (2002). Clorofila y alimentación del zooplancton fraccionado por tamaño, en subcuencas del sistema de canales magallánicos y fueguinos durante la primavera de 1998. *Ciencia y Tecnología del Mar*, 25(1), 109-130.
- Arzul, G., Seguel, M., Guzman, L., Denn, E.E. (1999). Comparison of allelopathic properties in three toxic *Alexandrium* species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 232, 285-295.
- Aubry, F.B., Berton, A., Bastianini, M., Socal, G. & Acri, F. (2004). Phytoplankton succession in a coastal area of the NW Adriatic, over a 10-year sampling period (1990–1999). *Continental Shelf Research*, 24, 97–115.
- Avaria, S., Cáceres, C. & Muñoz, P. (2004). Distribución del microfitoplancton marino entre el golfo Corcovado y el estero Elefantes en la primavera de 1998 y en el verano de 1999 (crucero CIMAR 4 Fiordos). *Ciencia y Tecnología del Mar*, 27(1), 17-47.
- Avaria, S., Cáceres, C., Castillo, P. & Muñoz, P. (2003). Distribución del microfitoplancton marino en la zona Estrecho de Magallanes- Cabo de Hornos, Chile, en la primavera de 1998 (crucero cimar 3 fiordos). *Ciencia y Tecnología del Mar*, 26, 79-96.
- Azam, F. & Chisholm, S.W. (1976). Silicic acid uptake and incorporation by natural marine phytoplankton populations. *Limnology and Oceanography*, 21(3), 427-435.

- Barton, A.D., Pershing, A.J., Litchman, E., Record, N.R., Edwards, K.F., Finkel, Z.V., Kjørboe, T. & Ward, B.A. (2013). The biogeography of marine plankton traits. *Ecology Letters*, 16, 522–534.
- Banase, K. (1994). Grazing and zooplankton production as key controls of phytoplankton production in the open ocean. *Oceanography*, 7, 13–20.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems* (pp. 759). Malden: Fourth Blackwell Publishing Ltd.
- Berman, T. & Bronk, D.A. (2003). Dissolved organic nitrogen: a dynamic participant in aquatic ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology*, 31, 279–305.
- Bienfang, P. K. (1981). Sinking rates of heterogeneous, temperate phytoplankton populations. *Journal of Plankton Research*, 3(2), 235–253.
- Bockstahler, K.R. & Coats, D.W. (1993a). Grazing of the mixotrophic dinoflagellate *Gymnodinium sanguineum* on ciliate populations of Chesapeake Bay. *Marine Biology*, 116(3), 477–487.
- Bockstahler, K.R. & Coats, D.W., (1993b). Spatial and temporal aspects of mixotrophy in Chesapeake Bay dinoflagellates. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 40 (1), 49–60.
- Boero, F. (1996). Episodic events: Their relevance to ecology and evolution. *Marine Ecology*, 17(1-3), 237-250.
- Bouman, H., Platt, T., Sathyendranath, S., Li, W.K.W., Stuart, V., Fuentes-Yaco, C., Maass, H., Horne, E.P.W., Ulloa, O., Lutz, V.A & Kyewalyanga, M. (2003). Temperature as indicator of optical properties and community structure of marine phytoplankton: implications for remote sensing. *Marine Ecology Progress Series*, 258, 19-30.
- Bralewska, J. & Witek, Z. (1995). Heterotrophic dinoflagellates in the ecosystem of the Gulf of Gdansk. *Marine Ecology Progress Series*, 117, 241-248.
- Brand, L.E., Sunda, W.G. & Guillard, R.R.L. (1983). Limitation of marine phytoplankton reproduction rates by zinc, manganese and iron. *Limnology and Oceanography*, 28, 1182–1198.
- Brown, J.H., Maurer & B.A. (1986). Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature*, 324, 248–250.
- Burkholder, J.M., Glibert, P.M., & Skelton, H.M. (2008). Mixotrophy, a major mode of nutrition for harmful algal species in eutrophic waters. *Harmful Algae*, 8(1), 77-93.

- Buschmann, A. (2005). Marea roja y salmonicultura en el sur de Chile. *Oceana*, 14, 1-14. [online] URL: <http://www.oceana.org>.
- Buschmann, A.H., López D.A. & Medina A. (1996). A review of the environmental effects and alternative production strategies of marine aquaculture in Chile. *Aquacultural Engineering*, 15, 397-421.
- Cadée, G.C. (1986). Recurrent and changing seasonal patterns in phytoplankton of the westernmost inlet of the Dutch Wadden Sea from 1969 to 1985. *Marine Biology*, 93, 281-289.
- Calbet, A. (2001). Mesozooplankton grazing effect on primary production: a global Comparative analysis in marine ecosystems. *Limnology and Oceanography*, 46, 1824-1830.
- Calbet, A. & Landry, M. (2004). Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems, *Limnology and Oceanography*, 49, 51-57.
- Calbet, A., Atienza, D. Henriksen, C.I., Saiz, E. & Adey, T.R. (2009). Zooplankton grazing in the Atlantic Ocean: A latitudinal study. *Deep-Sea Research II*, 56, 954-963.
- Carlsson, P., Edling, H. & Béchemin, C. (1998). Interactions between a marine dinoflagellate (*A. catenella*) and a bacterial community utilizing riverine humic substances. *Aquatic Microbial Ecology*, 16, 65-80.
- Carpenter, E.J. & Guillard, R.R.L. (1971). Intraspecific differences in nitrate half-saturation constants for three species of marine phytoplankton. *Ecology*, 52, 183-185.
- Cermeño, P., Marañón, E., Harbour, D. & Harris, R.P. (2006). Invariant scaling of phytoplankton abundance and cell size in contrasting marine environments. *Ecology Letters*, 9, 1210-1215.
- Chapin, III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Taylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C. & Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234-242.
- Chisholm, S.W. (1992). Phytoplankton size. En *Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea*. Falkowsky, P.G. y A.D. Woodhead (eds.). Plenum Press, New York.
- Chisholm, S.W. & Morel, F.M.M. (1991). What controls phytoplankton production in nutrient-rich areas of the open sea? *Limnology and Oceanography*, 36, 1507 - 1511.

Clarke, A. & Leavey, R.J.G. (1996). The seasonal cycle of phytoplankton, macronutrients, and the microbial community in a nearshore Antarctic marine ecosystem. *Limnology and Oceanography*, 41, 1281–1294.

Claustre, H., Babin, M., Merien, D., Ras, J., Prieur, L., Dallot, S., Prasil, O., Dousova H. & T. Moutin. (2005). Toward a taxon-specific parameterization of bio-optical models of primary production: A case study in the North Atlantic. *Journal of Geophysical Research*, 110, 1-17. C07S12, doi:10.1029/2004JC002634,

Clément, A. & Guzmán, L. (1989). Red tides in Chilean fjords. In: Okaichi, T., Anderson, D.M., Nemoto, T. (Eds.), *Red Tides: Biology, Environmental Sciences and Toxicology*. Elsevier, New York, pp. 121–124.

Cloern, J.E. & Jassby, A.D. (2010). Patterns and Scales of Phytoplankton Variability in Estuarine–Coastal Ecosystems. *Estuaries and Coasts*, 33, 230–241.

Cloern, J.E. & Jassby, A.D. (2008). Complex seasonal patterns of primary producers at the land–sea interface. *Ecology Letters*, 11(12), 1294–1303.

Conway, H.L., Harrison, P.J. & Davis, C.O. (1976). Marine diatoms grown in Chemostats under silicate or ammonium limitation. II. Transient response of *Skeletonema costatum* to a Single Addition of the Limiting Nutrient. *Marine Biology*, 35, 187–199.

Cullen, J.J., Franks, P.J.S., Karl, D.M. & Longhurst, A. (2002). Physical influences on marine ecosystem dynamics. In A. R. Robinson, J.J. McCarthy, & B.J. Rothschild (Eds.), *The Sea* (Vol. 12, pp. 297–336). New York: John Wiley & Son, Inc.

Cushing, D.H. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Advance in Marine Biology*, 26, 250–293.

Cushing, D.H. (1959). The seasonal variation in oceanic production as a problem in population dynamics. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 24, 455–464.

Czypionka, T., Vargas, C.A., Silva, N., Daneri, G., González, H.E., & Iriarte, J.L. (2011). Importance of mixotrophic nanoplankton in Aysén Fjord (Southern Chile) during austral winter. *Continental Shelf Research*, 31(3–4), 216–224.

Dale, B. (2001). The sedimentary record of dinoflagellate cysts : looking back into the future of phytoplankton blooms. *Scientia Marina*, 65(2), 257–272.

Dale, B. (1983a). Dinoflagellate cysts ecology: modelling and geological applications. In: J. Jansonius and D.G. McGregor (eds.) *Palynology: Principles and Applications*, pp. 1249–1275. AASP Foundation, Vol.3.

- Dale, B. (1983b). Dinoflagellate resting cysts ecology: "benthic plankton". In: Fryxell, G.A. (ed) *Survival strategies of the algae*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 69-136.
- Dávila, P.M. Figueroa, D. & Müller, E. (2002). Freshwater input into the coastal ocean and its relation on the salinity distribution off austral Chile (35°-55°S). *Continental Shelf Research*, 22 (3), 521-534.
- Davidson, K. & Cunningham, A. (1996). Accounting for nutrient processing time in mathematical models of phytoplankton growth. *Limnology and Oceanography*, 41, 779-783.
- Deaton, M.L. & Winebrake, J.J. (2000). *Dynamic modeling of environmental systems*. Springer-Verlag, New York, 197 pp.
- Delgado, L. & Serey, I. (2002). Distribución del cobre en ecosistemas forestales de tipo mediterráneo. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75(3), 557-565.
- Denman, K.L. (2003). Modelling planktonic ecosystems: parameterizing complexity. *Progress in Oceanography*, 57, 429-452.
- Di Toro, D.M. (1980). Applicability of cellular equilibrium and Monod theory to phytoplankton growth kinetics. *Ecological Modelling*, 8, 201-218.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646-655.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin III, F.S. & Tilman, D. (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology*, 4: e277.
- Dippner, J.W. (1998). Competition between different groups of phytoplankton for nutrients in the southern North Sea. *Journal of Marine Systems*, 14, 181-198.
- Doblin, M.A., Blackburn, S.I. & Hallegraeff, G.M. (1999). Growth and biomass stimulation of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* (Graham) by dissolved organic substances. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 236, 33-47.
- Droop, M.R. (1974). The nutrient status of algal cells in continuous culture. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 54, 825-855.
- Dugdale, R.C. & Goering, J.J. (1967). Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnology and Oceanography*, 12, 196-206.
- Dussart, B.M. (1965). Les différentes catégories de plancton. *Hydrobiologia*, 26, 72-74.

- Dyrman, S.T. & Anderson, D.M. (2003). Urease activity in cultures and field populations of the toxic dinoflagellate *Alexandrium*. *Limnology and Oceanography*, 48(2), 647-655.
- Edwards, K.F., Thomas, M.K., Klausmeier, C.A. & Litchman, E. (2012). Ecology of Harmful Algae. *Limnology and Oceanography*, 57(2), 554-566.
- Egge, J.K. & Aksnes, D.L. (1992). Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition. *Marine Ecology Progress Series*, 83, 281-289.
- Eppley, R.W. & Renger, E.H. (1974). Nitrogen assimilation of an oceanic diatom in nitrogen-limited continuous culture. *Journal of Phycology*, 10, 15-23.
- Eppley, R.W., Rogers, J.N. & McCarthy, J.J. (1969). Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 14, 912-920.
- Eppley, R.W., Holmes, R.W. & Strickland, J.D.H. (1967). Sinking rates of marine phytoplankton measured with a fluorometer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1(2), 191-208.
- Falkowski, P.G., Barber, R.T. & Smetacek, V. (1998). Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science*, 281, 200-206.
- Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T. & Falkowski, P.G. (1998). Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281, 237-240.
- Figuerola, R.I. & Bravo, I. (2005). Sexual reproduction and two different encystment strategies of *Lingulodinium polyedrum* (Dinophyceae) in culture. *Journal of Phycology*, 41, 370-379.
- Figuerola, R.I., Bravo, I. & Garcés, E. (2005). Effects of nutritional factors and different parental crosses on the encystment and excystment of *Alexandrium catenella* (Dinophyceae) in culture. *Phycologia*, 44:658-670.
- Flynn, K.J. (2010). Do external resource ratios matter? Implications for modelling eutrophication events and controlling harmful algal blooms. *Journal of Marine Systems*, 83(3-4), 170-180. Elsevier B.V.
- Flynn, K.J. (2008). Attack is not the best form of defense: Lessons from harmful algal bloom dynamics. *Harmful Algae*, 8, 129-139.

- Flynn, K.J. (2001). A mechanistic model for describing dynamic multi-nutrient, light, temperature interactions in phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 23(9), 977-997.
- Flynn, K.J. (1998). Estimation of kinetic parameters for the transport of nitrate and ammonium into marine phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 169, 13-28.
- Flynn, K.J. & Mitra, A. (2009). Building the "perfect beast": modelling mixotrophic plankton. *Journal of Plankton Research*, 31, 965-992.
- Flynn, K.J., Michael J. R. Fasham And Charles R. Hipkin. (1997). Modelling the interactions between ammonium and nitrate uptake in marine phytoplankton. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 352, 1625-1645.
- Garcés, E., Bravo, I., Vila, M., Figueroa, R.I., Masó, M. & Sampedro, N. (2004). Relationship between vegetative cells and cyst production during *Alexandrium minutum* bloom in Arenys de Mar harbour (NW Mediterranean). *Journal of Plankton Research*, 26(6), 637-645.
- Garcés, E., Masó, M. & Camp, J. (2002). Role of temporary cysts in the population dynamics of *Alexandrium taylori* (Dinophyceae). *Journal of Plankton Research*, 24(7), 681-686.
- Gause, G.F. (1935). Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillation in the numbers of animals. *Journal of Experimental Biology*, 12, 44-48.
- Gause, G.F. (1934). *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore (reprinted 1964 by Hafner, New York).
- Genovesi, B., Laabir, M., Masseret, E., Collos, Y., Vaquer, A. & Grzebyk, D. (2009). Dormancy and germination features in resting cysts of *Alexandrium tamarense* species complex (Dinophyceae) can facilitate bloom formation in a shallow lagoon (Thau, southern France). *Journal of Plankton Research*, 31(19), 1209-1224.
- Gitay, H. & Noble, I.R. (1997). What are functional types and how should we seek them? In: Smith, T.M., Shugart, H.H. & Woodward, F.I. (eds.), *Plant Functional Types. Their relevance to ecosystem properties and global change*, pp. 3-19, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Glibert, P.M., & Terlizzi, D.E. (1999). Cooccurrence of elevated urea levels and dinoflagellate blooms in temperate estuarine aquaculture ponds. *Applied and Environmental Microbiology*, 65(12), 5594-5596.

Glibert, P.M., Anderson, D.A., Gentien, P., Granéli, E., Sellner, K.G., 2005. The global, complex phenomena of harmful algal blooms. *Oceanography*, 18 (2), 136–147.

Glibert, P.M., Conley, D.J., Fisher, T.R., Harding, L.W. & Malone, T.C. (1995). Dynamics of the 1990 winter/spring bloom in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 122: 22–43.

Goldman, J.C. & Glibert, P.M. (1982). Comparative rapid ammonium uptake by four species of marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 27(5), 814-827.

Gómez, F., Moreira, D. & López-García, P. (2011). Avances en el estudio de los dinoflagelados (Dinophyceae) con filogenia molecular. *Hidrobiológica*. 21(3), 343-364.

González, H.E., Castro, L., Daneri, G., Iriarte, J.L., Silva, N., Vargas, C., Giesecke, R. & Sánchez, N. (2011). Seasonal plankton variability in Chilean Patagonia Fjords: carbon flow through the pelagic food web of the Aysen Fjord and plankton dynamics in the Moraleda Channel basin. *Continental Shelf Research*, 31(3-4), 225-243.

González, H.E., Calderón, M.J., Castro, L., Clement, A., Cuevas, L.A., Daneri, G., Iriarte, J.L., Lizárraga, L., Martínez, R., Menschel, E., Silva, N., Carrasco, C., Valenzuela, C., Vargas, C.A. & Molinet, C. (2010). Primary production and plankton dynamics in the Reloncaví- Fjord and the Interior Sea of Chiloé, Northern Patagonia, Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 402, 13-30.

Granéli, E., & Turner, J.T. (2006). Ecology of Harmful Algae. E. Granéli & J. T. Turner (Eds.) (p. 413). Berlin: Springer-Verlag. 413 pp.

Granéli, E., Edler, L., Gedziorowska, D. & Nyman, U. (1985). Influence of humic and fulvic acids on *Prorocentrum minimum* (Pav.) J. Schiller. In: Toxic Dinoflagellates, Anderson, D.M., White, A.W., Baden, D.G. (Eds.), Elsevier, New York, pp. 201–206.

Grime, J.P. (1977). Evidence for existence of 3 primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 111, 1169–94.

Grover, J.P. (2011). Resource Storage and Competition with Spatial and Temporal Variation in Resource Availability. *The American Naturalist*, 178 (5), 124 -148.

Grover, J.P. (1991). Dynamics of competition among microalgae in variable environments: experimental tests of alternative models. *Oikos*, 62, 231–243.

Guillard, R.R.L., Kilham, P. & Jackson, T.A. (1973). Kinetics of silicon-limited growth in the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* Hasle and Heimdal (*Cyclotella nana* Hustedt). *Journal of Phycology*, 9, 233-237.

Gutiérrez-Rodríguez, A., Latasa, M., Moure, B. & Laws, E.A. (2009). Coupling between phytoplankton growth and microzooplankton grazing in dilution experiments: potential artefacts. *Marine Ecology Progress Series*, 389, 1-9.

Guzmán, D. & Silva, N. (2002). Caracterización física y química y masas de agua en los canales australes de Chile entre boca del Guafo y golfo Elefantes (Crucero Cimar- fiordo 4). *Ciencia y Tecnología del Mar*, 25(2), 45-76.

Guzmán, L., Paredes M.A., Alarcón C., Pacheco H., Butorovic N., Pizarro G. y Hinojosa P. (2005). Informe Final Subprograma de Monitoreo. M.A. Paredes, ed. Tomo I. En *Difusión Programa Marea Roja en la XII Región de Magallanes y Antártica Chilena, VIII Etapa*.

Haag, D. & Matschonat, G. (2001). Limitations of controlled experimental systems as models for natural systems: a conceptual assessment of experimental practices in biogeochemistry and soil science. *Science of The Total Environment*, 277(1-3), 199-216.

Hallegraeff, G.M., Marshall, J.A., Valentine, J. & Hardiman, S. (1998). Short cyst-dormancy period of an Australian isolate of the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella*. *Marine and Freshwater Research*, 49(5), 415-420.

Hamamé, M., Antezana, T. (1999). Chlorophyll and zooplankton in microbasins along the Straits of the Magellan-Beagle Channel passage. *Scientia Marina*, 63 (Supl.1), 35-42.

Hansen, P. (1991). Quantitative importance and trophic role of heterotrophic dinoflagellates in a coastal pelagial food web. *Marine Ecology Progress Series*, 73, 253-261.

Harrison, W.G., Harris, L.R. & Irwin, B.D. (1996). The kinetics of nitrogen utilization in the oceanic mixed layer: nitrate and ammonium interactions at nanomolar concentrations. *Limnology and Oceanography*, 41,13-35.

Havskum, H., & Riemann, B. (1996). Ecological importance of bacterivorous, pigmented flagellates (mixotrophs) in the Bay of Aarhus, Denmark. *Marine Ecology Progress Series*, 137, 251-263.

Heisler, J., Glibert, P.M., Burkholder, J.M., Anderson, D.M., Cochlan, W., Dennison, W.C., Dortch, Q., Gobler, C.J., Heil, C.A, Humphries, E., Lewitus, A., Magnien, R., Marshallm, H.G., Sellner, K., Stockwell, D.A., Stoecker, D.K., Suddleson, M. (2008). Eutrophication and harmful algal blooms: A scientific consensus. *Harmful Algae*, 8, 3-13.

Hirts, A.G. & Kirbøe, T. (2002). Mortality of marine planktonic copepods: Global rates and patters. *Marine Ecology Progress Series*, 230, 195- 209.

Huisman, J. & Weissing, F.J. (1994). Light-limited growth and competition for light in well-mixed aquatic environments: An elementary model. *Ecology*, 75(2), 507-520.

Huisman, J., Johansson, A.M., Folmer, E.O. & Weissing, F. (2001). Towards a solution of the plankton paradox: the importance of physiology and life history. *Ecology Letters*, 4, 408-411.

Huisman, J., Jonker, R.R., Zonneveld, C. & Weissing, F.J. (1999). Competition for light between phytoplankton species: Experimental tests of mechanistic theory. *Ecology*, 80(1), 211-222.

Huntley, M.E. (1982). Yellow water in La Jolla Bay, California, July 1980. II. Suppression of zooplankton grazing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 63(1), 81-91.

Huntley, M.E., Marín, V. & Escritor, F. (1987). Zooplankton grazers as transformers of ocean optics: A dynamic model. *Journal of Marine Research*, 45, 911-945.

Hutchinson, G.E. (1961). The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, 95, 137-145.

Ichimi, K., Yamasaki, M., Okumura, Y. & Suzuki, T. (2001). The growth and cyst formation of a toxic dinoflagellate, *Alexandrium tamarense*, at low water temperatures in northeastern Japan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 261, 17-29.

Iglesias-Rodríguez, M.D., Brown, C.W., Doney, S.C., Kleypas, J., Kolber, D., Kolber, Z. & Hayes, P.K., (2002). Representing key phytoplankton functional groups in ocean carbon cycle models: Coccolithophorids. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(4), 1-20.

Iriarte, J. L., Pantoja, S., González, H.E., Silva, G., Paves H., Labbé, P., Rebolledo, L., Van Ardelan, M. & Häussermann, V. (2013). Assessing the micro-phytoplankton response to nitrate in Comau Fjord (42°S) in Patagonia (Chile), using a microcosms approach. *Environmental Monitoring and Assessment*, 185(6), 5055-5070.

Iriarte, J.L., González, H.E., Liu, K.K., Rivas, C. & Valenzuela, C. (2007a). Spatial and temporal variability of chlorophyll and primary productivity in surface waters of southern Chile (41.5-43° S). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74(3), 471-480.

Iriarte, J.L., Quiñones, R., González, R.R. & Valenzuela, C.P. (2007b). Relación entre actividad enzimática y biomasa de ensamblajes fitoplanctónicos en el sistema pelágico. *Investigaciones Marinas*, 35(1), 71-84.

- Iriarte, J.L., Quiñones, R.A. & González, R.R. (2005). Relationship between biomass and enzymatic activity of a bloom-forming dinoflagellate (Dinophyceae) in southern Chile (41 S): a field approach. *Journal of Plankton Research*, 27(2), 159-166.
- Iriarte, J.L., Kusch, A., Osses, J., Ruiz, M. (2001). Phytoplankton biomass in the sub-antarctic area of the Straits of Magellan (53°S), Chile during spring–summer 1997/1998. *Polar Biology*, 24,154–162.
- Iriarte, J.L., Uribe, J.C. & Valladares, C. (1993). Biomass of size-fractionated phytoplankton during the spring-summer season in Southern Chile. *Botanica Marina*, 36, 443-450.
- Irigoiien, X., Flynn, K.J. & Harris, R.P. (2005). Phytoplankton blooms: a ‘loophole’ in microzooplankton grazing impact? *Journal of Plankton Research*, 27, 313–321.
- Jackson, L.J., Trebitz, A.S. & Cottingham, K.L. (2000). An introduction to the practice of ecological modeling. *Bioscience*, 50(8), 694-706.
- Jaworski, G.H.M., Talling, J.F., & Heaney, S.I. (1981). The influence of carbon-dioxide-depletion on growth and sinking rate of two planktonic diatoms in culture. *British Phycological Journal*, 16(4), 395-410.
- John, E.H., & flynn, K.J. (1999). Amino acid uptake by the toxic dinoflagellate *Alexandrium fundyense*. *Marine Biology*, 133, 11–19.
- Jørgensen, E.G. (1955). Solubility of the silica in diatoms. *Physiologia Pl.*, 8, 846-851.
- Kjørbe, T. (1993). Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. *Advances in Marine Biology*, 29.
- Kjørbe, T. (1997). Small-scale turbulence, marine snow formation, and planktivorous feeding. *scientia Marina*, 61 (1), 141-158.
- Kjørboe, T. (2001). Formation and fate of marine snow: small-scale processes with large-scale implications. *Scientia Marina*, 65(2), 57-71.
- Kjørboe, T., Hansen, J.L.S., Alldredge, A.L., Jackson, G.A., Passow, U., Dam, H.G., Drapeau, D.T., et al. (1996). Sedimentation of phytoplankton during a diatom bloom: Rates and mechanisms. *Journal of Marine Research*, 54, 1123-1148.
- Kjørboe, T., Lundsgaard, C., Olesen, M., & Hansen, J.L.S. (1994). Aggregation and sedimentation processes during a spring phytoplankton bloom: A field experiment to test coagulation theory. *Journal of Marine Research*, 52, 297-323.

Kirk, J.T.O. (1994). *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. Second edition. Cambridge University Press, 509 pp. U.K.

Klausmeier, C.A., Litchman, E., Daufresne, T., and Levin, S.A. (2004). Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton. *Nature*, 429, 171–174.

Krebs, C.J., (1985). *Ecology, the Experimental Analysis of Distribution and Abundance*, 3rd edn. Harper & Row, New York.

Kudela, R.M. & Cochlan, W.P. (2000). Nitrogen and carbon uptake kinetics and the influence of irradiance for a red tide bloom off southern California. *Aquatic Microbial Ecology*, 21, 31–47.

Kudo, I., Yoshimura, T. Yanada, M. & Matsunaga, K. (2000). Exhaustion of nitrate terminates a phytoplankton bloom in Funka Bay, Japan: change in $\text{SiO}_4:\text{NO}_3$ consumption rate during the bloom. *Marine Ecology Progress Series*, 193, 45-51.

Laabir, M. & Gentien, P. (1999). Survival of toxic dinoflagellates after gut passage in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* Thunberg. *Journal of Shellfish Research*, 18, 217–222.

LaBarbera, M. (1989). Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 97-17.

Lampert, W. & Sommer, U. (1997). *Limnoecology: The ecology of lakes and streams*. Oxford University Press, Inc. New York. 382 pp.

Lampert, W., Fleckner, W. Rai, H. & Taylor. B.E. (1986). Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study on the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography*, 31, 478–490.

Lehman, J.T., (1991). Interacting growth and loss rates: The balance of top-down and bottom-up controls in plankton communities. *Limnology and Oceanography*, 36, 1546-1554.

Lembeye, G. (1981). Estructura del fitoplancton asociado a la presencia del Veneno Paralizante de Mariscos (VPM) en seno Unión y áreas adyacentes (Magallanes, Chile). *Anales del Instituto de la Patagonia (Chile)*, 12, 277-288.

Lembeye, G. (2004). Distribución de quistes de *Alexandrium catenella* y otros dinoflagelados en sedimentos de la zona sur-austral de Chile. *Ciencia y Tecnología del Mar*, 27(2), 21-31.

- Lembeye, G., Molinet, C., Marcos, N., Sfeir, A., Clement, A. & Rojas, X. (1997). Monitoreo de la Marea Roja en las aguas interiores de la X y XI regiones. Informe Final Proyecto FIP 95/23b. U. Austral de Chile, Puerto Montt, Chile. 62 pp.
- Le Quéré, C., Harrison, S., Prentice, I.C., Buitenhuis, E., Aumonts, O., Bopp, L., Claustre, H., Cunha, L.C.D., Geider, R., Giraud, X., Klaas, C., Kohfeld, K., Legendrek, L., Manizza, M., Platt, Trivkin, R., Sathyendranath, S., Uitzk, J., Watson, A.J., Wolf-Gladrow, D. (2005). Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Global Change Biology*, 11, 2016-2040. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.01004.x.
- Levasseur, M., Gamache, T., St. Pierre, I. & Michaud, S. (1995). Does the cost of NO₃ reduction affect the production of harmful compounds by *Alexandrium excavatum*? In: Lassus P., Arzul, G. Erard-Le Denn E., Gentien P. & Marcaillou C. (eds): Harmful marine algal blooms. Lavoisier, Intercept Ltd, pp. 463-468.
- Lewis, J., Harris A.S.D., Jones K.J. & Edmonds, R.L.E. (1999). Long term survival of marine planktonic diatoms and dinoflagellates in stored sediment samples. *Journal of Plankton Research*, 21, 343-354.
- Lewitus, A.J., Willis, B.M., Hayes, K.C., Burkholder, J.A.M., Glasgow Jr, H.B., Glibert, P.M. & Burke, M.K. (1999). Mixotrophy and nitrogen uptake by *Pfiesteria piscicida* (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 35(6), 1430-1437.
- Li, Y., Wang, X., Han, X., Li, K., Zhao, X. & Shi, X. (2008). An ecosystem model of the phytoplankton competition in the East China Sea, as based on field experiments. *Hydrobiologia*, 600, 283-296.
- Liebig, J. (1843). Chemistry in its applications to agriculture and physiology. Taylor & Walton (Eds.), (pp. 400). London.
- Lignell, R., Heiskanen, A.-S., Kuosa, H., Gundersen, K., Kuuppo-Leinikki, P., Pajuniemi, R., Uitto, A. (1993). Fate of a phytoplankton spring bloom: sedimentation and carbon flow in the planktonic food web in the northern Baltic. *Marine ecology: progress series*, 94, 239-252.
- Litchman, E. (2007). Resource competition and the ecological success of phytoplankton. In: Evolution of Primary Producers in the Sea, P.G. Falkowski and A.H. Knoll (Eds.). pp. 351-375. Elsevier.
- Litchman, E. & Klausmeier, C. (2008). Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 615-639.

- Litchman, E., Edwards, K.F. Klausmeier, C.A. & Thomas, M.K. (2012). Phytoplankton niches, traits and eco-evolutionary responses to global environmental change. *Marine Ecology Progress Series*, 470, 235–248.
- Litchman, E., de Tezanos-Pinto P., Klausmeier, C.A., Thomas, M.K. & Yoshiyama, K. (2010). Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton. *Hydrobiologia*, 653, 15–28.
- Litchman, E., Klausmeier, C.A., Schofield, O.M. & Falkowski, P.G. (2007). The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level. *Ecology Letters*, 10, 1170–1181.
- Litchman, E., Klausmeier, C.A. Miller, J.R., Schofield, O.M. & Falkowski, P.G. (2006). Multi-nutrient, multi-group model of present and future oceanic phytoplankton communities. *Biogeosciences Discussions*, 3, 607-663.
- Llebot, C., Spitz, Y.H., Solé, J. & Estrada, M. (2010). The role of inorganic nutrients and dissolved organic phosphorus in the phytoplankton dynamics of a Mediterranean bay: A modeling study. *Journal of Marine Systems*, 83 (3–4), 192–209.
- Lomas, M.W. & Glibert, P.M. (2000). Comparisons of nitrate uptake, storage, and reduction in marine diatoms and flagellates. *Journal of Phycology*, 36, 903-913.
- Lomas, M.W. & Glibert, P.M. (1999). Interactions between NH_4^+ and NO_3^- uptake and assimilation: comparison of diatoms and dinoflagellates at several growth temperatures. *Marine Biology*, 133, 541-551.
- Lotka, A.J. (1932). The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 22, 461– 469.
- Lutter, S., Taasen, J.P., Hopkins, C.C.E. & Smetacek, V. (1989). Phytoplankton dynamics and sedimentation processes during spring and summer in Balsfjord, Northern Norway. *Polar Biology*, 10, 113-124.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). *The theory of island biogeography*. (203 pp). Princeton Univ. Press, Princeton.
- Matrai, P., Thompson, B. & Keller, M. (2005). *Alexandrium* spp. from eastern Gulf of Maine populations: circannual excystment of resting cysts. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 52(19–21), 2560–2568.
- Malone, T.C., Crocker, L.H., Pike, S.E. & Wendler, B.W. 1988. Influences of river flow on the dynamics of phytoplankton production in a partially stratified estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 48, 235–249.

- Margalef, R. (1978). Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta*, 134, 493–509.
- Marín, V.H. (1997). General system theory and the ecosystem concept. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 78, 102-104.
- Marín, V.H., Tironi, A., Delgado, L.E., Contreras, M., Novoa, F., Torres-Gómez, M., Vila, I. & Serey, I. (2009). On the sudden disappearance of *Egeria densa* from a Ramsar wetland site of Southern Chile: A climatic event trigger model. *Ecological Modelling*, 220, 1752-1763.
- Marín, V.H. & Delgado, L.E. Eds. (2007). Informe de Avance Proyecto Elaboración de un modelo conceptual del humedal de Río Cruces. Corporación Nacional Forestal-Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Disponible en, <http://ecosistemas.uchile.cl/cruces/documentos/modelo/files/Informe1.pdf>
- Martín-López, B., González, J.A., Días, S., Castro, I. & García-Llorente, M. (2007). Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas. Revista Científica y Técnica de Ecología y Medio Ambiente*, 16(3), 68-79.
- McCave, I.N. (1984). Size spectra and aggregation of suspended particles in the deep ocean. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 31(4), 329-352.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecology Evolution*, 21, 178–185.
- McGillicuddy, D.J., Anderson, D.M., Lynch, D.R. & Townsend, D.W. (2005). Mechanisms regulating the large-scale seasonal fluctuations in *Alexandrium fundyense* populations in the Gulf of Maine: results from a physical-biological model *Deep-Sea Research Part II*, 52 (19-21), 2698-2714.
- McGillicuddy, D.J., Signell, R.P., Stock, C.A., Keafer, B.A., Keller, M.D., Hetland, R.D. & Anderson, D.M. (2003). A mechanism for offshore initiation of harmful algal blooms in the coastal Gulf of Maine. *Journal of Plankton Research*, 25, 1131-1138.
- McManus, G.B., Costas, B.A., Dam, H.G., Lopes, R.M., Gaeta, S.A., Susini, S.M. & Rosetta, C.H. (2007). Microzooplankton grazing of phytoplankton in a tropical upwelling region, *Hydrobiologia*, 575, 69–81.
- Mitra, A., & Flynn, K.J. (2010). Modelling mixotrophy in harmful algal blooms: More or less the sum of the parts? *Journal of Marine Systems*, 83(3-4), 158-169. Elsevier B.V.
- Mizushima, K. & Matsuoka, K. (2004). Vertical distribution and germination ability of *Alexandrium spp.* cysts (Dinophyceae) in the sediments collected from Kure Bay of the Seto Inland Sea, Japan. *Phycological Research*, 52, 408-413.

- Moloney, C.L., St. John, M.A., Denman, K.L., Karl, D.M., Köster, F.W., Sundby, S. & Wilson, R.P. (2010). Weaving marine food webs from end to end under global change. *Journal of Marine Systems*, 84(3-4), 106-116.
- Mongin, M., Nelson, D.M., Pondaven, M.A., Tréguer, P. (2006). Simulation of upper-ocean biogeochemistry with a flexible-composition phytoplankton model: C, N and Si cycling and Fe limitation in the Southern Ocean. *Deep-Sea Research II*, 53, 601–619.
- Mongin, M., Nelson, D.M., Pondaven, M.A., Tréguer, P. (2003). Simulation of upper-ocean biogeochemistry with a flexible-composition phytoplankton model: C, N and Si cycling in the western Sargasso Sea. *Deep-Sea Research I*, 50, 1445–1480.
- Monod J. (1942). *Recherches sur la croissance des cultures bactériennes*. Hermann, Paris.
- Montecino, V. & Pizarro, G. (2008). Primary productivity, biomass, and phytoplankton size in the austral Chilean channels and fjords: spring-summer patterns. In: Silva, N., Palma, S. (Eds.), *Progress in the Oceanographic Knowledge of Chilean Interior Water, from Puerto Montt to Cape Horn*. Comité Oceanográfico Nacional-Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, pp. 93-97.
- Montecino, V., Strub, P.T., Chavez, F., Thomas, A., Tarazona, J. & Baumgartner, T. (2004). Bio-physical interactions off western South America. In Robinson, A. R. and Brink, K. H. (eds), *The Sea*. (pp. 329–390), Harvard University Press, Cambridge.
- Montresor, M. (1992). Life histories in diatoms and dinoflagellates and their relevance in phytoplankton ecology. *OEBALIA*, suppl XVII, 241–257.
- Moore, J.K., Doney, S.C., Kleypas, J.A., Glover, D.M. & Fung, I.Y., 2002a. An intermediate complexity marine ecosystem model for the global domain. *Deep-Sea Res. Part-II*, 49, 403–462.
- Moore, J.K., Doney, S.C., Kleypas, J.A., Glover, D.M. & Fung, I.Y., 2002b. Iron cycling and nutrient-limitation patterns in surface waters of the World Ocean. *Deep-Sea Res. Part-II*, 49, 463–507.
- Myung, G., Yih, W., Kim, H.S., Park, J.S. & Cho, B.C. (2006). Ingestion of bacterial cells by the marine photosynthetic ciliate *Myrionecta rubra*. *Aquatic Microbial Ecology*, 44, 175-180.
- Nair, A., Sathyendranath, S., Platt, T., Morales, J., Stuart, V., Forget, M.-H., Devred, E. & Bouman, H. (2008). Remote sensing of phytoplankton functional types. *Remote Sensing of Environment*, 112, 3366–3375.

- Nelson, D.M., Goering, J.J., Kilham, S.S. & Guillard, R.R.L. (1976). Kinetics of silicic acid uptake and rates of silica dissolution in the marine diatom *Thalassiosira pseudonana*. *Journal of Phycology*, 12, 246-252.
- Niklas, K.J. (1994). Plant allometry. The scaling of form and process. pp. 305. The University of Chicago Press. Chicago.
- Nishikawa, T., Tarutani, K. & Yamamoto, T. (2009). Nitrate and phosphate uptake kinetics of the harmful diatom *Eucampia zodiacus* Ehrenberg, a causative organism in the bleaching of aquacultured *Porphyra* thalli. *Harmful Algae*, 8, 513–517.
- Nogueira, E., Woods, J.D. Harris, C. Field, A.J. & Talbot, S. (2006). Phytoplankton co-existence: Results from an individual-based simulation model. *Ecological Modelling*, 198, 1–22.
- O'Neill, R.V., DeAngelis, D.L., Waides, J.B., Allen, T.F.H. (1986). *A Hierarchical Concept of Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, N.J., 253 pp.
- Odum, E.P. (1985). *Fundamentos de ecología*. Ed. Interamericana, México. 422 pp.
- Officer, C., & Ryther, J. (1980). The Possible Importance of Silicon in Marine Eutrophication. *Marine Ecology Progress Series*, 3, 83-91.
- Oyarzún, S., Marín, S., Valladares, C. & Iriarte, J.L. (1999). Reproductive cycle of *Loxechinus albus* (Echinodermata: Echinoidea) in two areas of the Magellan Region (53°S, 70-72°W), Chile. *Scientia Marina*, 63, 439-449.
- Pal, S., Chatterjee, S., pada Das, K. & Chattopadhyay, J. (2009). Role of competition in phytoplankton population for the occurrence and control of plankton bloom in the presence of environmental fluctuations. *ecological modelling*, 220, 96–110.
- Palma, S. & Silva, N. (2004). Distribution of siphonophores, chaetognaths, euphausiids and oceanographic conditions in the fjords and channels of southern Chile. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51, 513–535.
- Pantoja, S., Iriarte, J.L. & Daneri, G. (2011). Oceanography of the Chilean Patagonia. *Continental Shelf Research*, 31, 149-153.
- Paerl, H.W. (1988). Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters. *Limnology and Oceanography*, 33, 823–847.
- Paredes, M.A. & Montecino, V. (2011). Size diversity as an expression of phytoplankton community structure and the identification of its patterns on the scale off fjords and channels. *Continental Shelf Research*, 31(3-4), 272–281 doi:10.1016/j.csr.2010.07.012.

- Parra-Toriz, D., Ramírez-Rodríguez, M. de L.A. & Hernández-Becerril, D.U. (2011). Dinoflagelados (Dinophyta) de los órdenes Prorocentrales y Dinophysiales del Sistema Arrecifal Veracruzano, México. *Revista de Biología Tropical*, 59(1), 501-514.
- Parsons, T., Harrison, P.J. & Waters, R. (1978). An experimental simulation of changes in diatoms and flagellate blooms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 32, 285-294.
- Parslow, J.S., Harrison, P.J. & Thompson, P.A. (1984a). Development of rapid ammonium uptake during starvation of batch and chemostat cultures of the marine diatom *Thalassiosira pseudonana*. *Marine Biology*, 83, 43-50.
- Parslow, J.S., Harrison, P.J. & Thompson, P.A. (1984b). Saturated uptake kinetics: transient response of the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* to ammonium, nitrate, silicate or phosphate starvation. *Marine Biology*, 83, 51-59.
- Parsons, T.R., Stephens, K. & Strickland, J.D.H. (1961). On the chemical compositions of eleven species of marine phytoplankters. *Journal of the Fisheries Research Board Canada*, 18, 1003-1020.
- Passow, U. (1991). Species-specific sedimentation and sinking velocities of diatoms. *Marine Biology*, 108, 449-455.
- Pickard, G. (1971). Some physical oceanographic features of inlets of Chile. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 28, 1077-1106.
- Piehl, M.F., Twomey, L.J., Hall, N.S. & Paerl, H.W. (2004). Impacts of inorganic nutrient enrichment on phytoplankton community structure and function in Pamlico Sound, NC, USA. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61(2), 197-209.
- Pizarro, G., Montecino, V., Guzmán, L., Muñoz, V., Chacón, V., Pacheco, H., Frangópulos, M., Retamal, L., Alarcón, C. (2005). Patrones locales recurrentes del fitoplancton en fiordos y canales australes (43°-56°S) en primavera y verano. *Ciencia y Tecnología del Mar*, 28(2), 63-83.
- Platt, T., Bouman, H., Devred, E., Fuentes-Yaco, C. & Sathyendranath, S. (2005). Physical forcing and phytoplankton distributions. *Scientia Marina*, 69, 55-73.
- Platt, T., Mann, K.H. & Ulanowicz, R.E. (1981). *Mathematical Models in Biological Oceanography*. The Unesco Press, Paris, 217 pp.
- Pomeroy, L.R., Williams, P.J.I., Azaam, F. & Hobbie, J.E. (2007). The Microbial Loop. *Oceanography*, 20(2), 28-33.

Power, M. (1993). The predictive validation of ecological and environmental models. *Ecological Modelling*, 68, 33-50.

Raven, J.A. (1997). Phagotrophy in phototrophs. *Limnology and Oceanography*, 42(1), 198-205.

Rengefors, K., Karlsson, I. & Hansson, L.A. (1998). Algal cyst dormancy: a temporary escape from herbivory. *Proceeding of the Royal Society B, Biological Sciences*, 265, 1353-1358.

Reynolds, C.S. (2006). *Ecology of phytoplankton*. Cambridge Univ. Press.

Reynolds, C.S. (1998). What factors influence the species composition of phytoplankton in lakes of different trophic status? *Hydrobiologia* 369/370, 11-26.

Reynolds, C.S. (1997). *Vegetative process in the pelagic: A model for ecosystem theory*. Excellence in ecology N° 9. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe.

Reynolds, C.S. (1993). Scales of disturbances and their role in plankton ecology. *Hydrologia*, 249, 157-171.

Reynolds, C.S. (1988). Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. In Sandgren, C.D. (ed.), *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. (pp. 388-433), Cambridge University Press.

Reynolds, C.S. (1984). *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.

Reynolds, C.S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L. & Melo, S. (2002). Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 24, 417-428.

Reynolds C.S., Thompson, J.M., Ferguson, A.J.D. & Wiseman, S.W. (1982). Loss processes in the population dynamics of phytoplankton maintained in closed systems. *Journal of Plankton Research*, 4, 561-600.

Richardson, K., Beardall, J. & Raven, J.A. (1983). Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies. *New Phytologist*, 93(2), 157-191.

Riebesell, U. (1991a). Particle aggregation during a diatom bloom. II. Biological aspects. *Marine Ecology Progress Series*, 69, 281-291.

Riebesell, U. (1991b). Particle aggregation during a diatom bloom. I. Physical aspects. *Marine Ecology Progress Series*, 69(3), 273-280.

- Riebesell, U. (1989). Comparison of sinking and sedimentation rate measurements in a diatom winter/spring bloom. *Marine Ecology Progress Series*, 54(1-2), 109-119.
- Riley, G.A. (1957). Phytoplankton of the north central Sargasso Sea, 1950-52. *Limnology and Oceanography*, 2(3), 252-270.
- Riley, G.A. (1947). Seasonal fluctuations of the phytoplankton population in New England coastal waters. *Journal of Marine Research*, 6, 114-125.
- Rykiel, E.J. (1996). Testing ecological models: the meaning of validation. *Ecological Modelling*, 90, 229-244.
- Ryther, J.H. (1956). Photosynthesis in the Ocean as a Function of Light Intensity. *Limnology and Oceanography*, 1(1), 61-70.
- Sakshaug, E., Andersen, K. & Kiefer, D.A. (1989). A steady state description of growth and light absorption in the marine planktonic diatom *Skeletonema costatum*. *Limnology and Oceanography*, 34, 198-205.
- Sarnelle, O. (1993). Herbivore effects on phytoplankton succession in a eutrophic lake. *Ecological Monographs*, 63, 129-149.
- Sarthou, G., Timmermans, K. R., Blain, S. & Tréguer, P. (2005). Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review. *Journal of Sea Research*, 53(1-2), 25-42.
- Seguel, M. & Sfeir, A. (2010). Distribución de las toxinas marinas y quistes de dinoflagelados tóxicos en los canales occidentales de la región de Aysén. *Ciencia y Tecnología del Mar*, 33(1), 43-55.
- Seguel, M., Sfeir, A. & Albornoz, V. (2010). Floraciones de microalgas tóxicas en la región de Aysén y su relación con larvas de peces. *Ciencia y Tecnología del Mar*, 33(1), 31-42.
- Seguel, M., Tocornal, M.A. & Sfeir, A. (2005). Floraciones algales nocivas en los canales y fiordos del sur de Chile. *Ciencia y Tecnología del mar*, 28(2), 5-13.
- Scheffer, M. & Carpenter, S.R. (2003). Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 18(12), 648-656.
- Sherr, E.B. & Sherr, B.F. (2002). Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs. *Antonie van Leeuwenhoek*, 81(1-4), 293-308.
- Sherr, E.B., Sherr, B.F. & Hartz, A.J. (2009). Microzooplankton grazing impact in the Western Arctic Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56 (17), 1264-1273.

- Sieburth, J. M., Smetacek, V., & Lenz, J. (1978). Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography*, 23, 1256–1263.
- Silva, N. & Calvete, C. (2002). Características oceanográficas físicas y químicas de canales australes chilenos entre el golfo de penas y el estrecho de Magallanes (crucero cimar-fiordo 2). *Ciencia y Tecnología del Mar*, 25(1), 23-88.
- Silva, N. & Guzmán, D. (2006). Condiciones oceanográficas físicas y químicas, entre Boca del Guafo y Fiordo Aysén (crucero CIMAR 7 Fjordos). *Ciencia y Tecnología del Mar*, 29, 25–44.
- Silva, N., Calvete, C. & Sievers, H. (1997). Características oceanográficas físicas y químicas de canales australes chilenos entre Puerto Montt y Laguna San Rafael (Crucero CIMAR - FIORDO 1). *Ciencia y Tecnología del Mar*, 20, 23-106.
- Silva, N., Maturana, J., Sepúlveda, J. & Ahumada, R. (1998). Materia orgánica, C y N, su distribución y estequiometría, en sedimentos superficiales de la región norte de los fiordos y canales australes de Chile: Crucero CIMAR-FIORDO 1. *Ciencia y Tecnología del Mar*, 21, 49-74.
- Sin, Y. & Wetzel, R.L. (2002). Ecosystem modeling analysis of size-structured phytoplankton dynamics in the York River estuary, Virginia (USA). II. Use of a plankton ecosystem model for investigating controlling factors on phytoplankton and nutrient dynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 228, 91–101.
- Smayda, T.J. (1997). Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnology and Oceanography*, 42(5, part 2), 1137-1153.
- Smetacek, V. (1999). Diatoms and the ocean carbon cycle. *Protist*, 150, 25–32.
- Smetacek, V. (1981). The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight. *Marine Biology*, 63(1), 1-11.
- Smith, W.O., JR. (1991). Nutrient distributions and new production in polar regions: Parallels and contrasts between the Arctic and Antarctic. *Marine Chemistry*, 35, 245–257.
- Sommer, U. (1981). The role of r- and K- selection in the succession of phytoplankton in Lake Constance. *Acta (Ecologica)*, 2, 327-342.
- Stoecker, D.K. (1998). Conceptual models of mixotrophy in planktonic protists and some ecological and evolutionary implications. *European Journal of Protistology*, 34(3), 281-290.

- Strom, S. (2002). Novel interactions between phytoplankton and microzooplankton: their influence on the coupling between growth and grazing rates in the sea. *Hydrobiologia*, 480, 41–54.
- Strom, S.L., Welschmeyer, N.A. (1991). Pigment-specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the open subarctic Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography*, 36(1), 50–63.
- Sullivan, J.M., & Swift, E. (2003). Effects of small-scale turbulence on net growth rate and size of ten species of marine dinoflagellates. *Journal of Phycology*, 39, 83–94.
- Sunda, W.G. & Huntsman, S.A. (1995). Iron uptake and growth limitation in oceanic and coastal phytoplankton. *Marine Chemistry*, 50, 189–206.
- Sverdrup, H.U. (1953). On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 18, 287–295.
- Talling, J.F. (2003). Phytoplankton–zooplankton seasonal timing and the 'clear-water phase' in some English lakes. *Freshwater Biology*, 48, 39–52.
- Tarutani, K. & Yamamoto, T. (1994). Phosphate uptake and growth kinetics of *Skeletonema costatum* isolated from Hiroshima Bay. *Journal of the Faculty of Applied Biological Science, Hiroshima Univ.*, 33, 59–64.
- Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Tilman, D. (1977). Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology*, 58, 338–48.
- Tilman, D. & Kilham, S.S. (1976). Phosphate and silicate growth and uptake kinetics of the diatom *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana* in batch and semi-continuous cultures. *Journal of Phycology*, 12, 375–383.
- Tilman, D., Kilham, S.S. & Kilham, P. (1982). Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12, 349–72.
- Tiselius, P. & Kuylenstierna, M. (1996). Growth and decline of a diatom spring bloom phytoplankton species composition, formation of marine snow and the role of heterotrophic dinoflagellates. *Journal of Plankton Research*, 18(2), 133–155.
- Torres, R., Frangópulos, M., Hamamé, M., Montecino, V., Maureira, C., Pizarro, G., Reid, B., Valle-Levinson, A. & Blanco, J.L. (2011). Nitrate to silicate ratio variability

and the composition of micro-phytoplankton blooms in the inner-fjord of Seno Ballena (Strait of Magellan, 54° S). *Continental Shelf Research*, 31(3-4), 244-253.

Townsend, D.W., Cammen, L.M., Holligan, P.M., Cambell, D.E. & Pettigrew, R. (1994). Causes and consequences of variability in the timing of spring phytoplankton blooms. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 41, 747-765.

Townsend, D.W., Keller, M.D., Sieracki, M.E. & Ackleson, S.G. (1992). Spring phytoplankton blooms in the absence of vertical water column stratification. *Letters to Nature*, 360, 59-62.

Tsuruta, A., Ohgai, M., Ueno, S. & Yamada, M. (1985). The effect of the chlorinity on the growth of planktonic diatom *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve in vitro. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries (Japan)*, 51(11), 1883-1886.

Turner, R.E. & Rabalais, N.N. (1994). Coastal eutrophication near the Mississippi River delta. *Nature*, 368, 619-621.

Turpin, D.H. (1988). Physiological mechanisms in phytoplankton resource competition. Cap 8. In *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. CD Sandgren (ed.). (442 pp), Cambridge University Press. U.S.A.

Uchida, T., Toda, S., Matsuyama, Y., Yamaguchi, M., Kotani, Y. & Honjo, T. (1999). Interactions between the red tide dinoflagellates *Heterocapsa circularisquama* and *Gymnodinium mikimotoi* in laboratory culture. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 241(2), 285-299.

Uribe, J.C. (1992). Fitoplancton en los fiordos magallánicos. In: Gallardo, V.A., Ferreti, O., Moyano, H.I. (Eds.), *Oceanografía en Antártica*. Ediciones Documentas, Santiago, pp. 467-478.

Uribe, J.C. & Ruiz, M. (2001). *Gymnodinium* Brown Tide in the Magellanic Fjords, Southern Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 36(2), 155-164.

Vadstein, O. (2000). Heterotrophic, planktonic bacteria and cycling of phosphorus: phosphorus requirements, competitive ability, and food web interactions. *Advances in microbial ecology*, 16, 115-168.

Vera, P., Avaria, S. & Muñoz, P. (1996). Composición y distribución del fitoplancton de los fiordos adyacentes a los Campos de Hielo Sur y su relación con algunos parámetros oceanográficos. *Ciencia y Tecnología del Mar*, 19, 73- 92.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.

- Volterra, V. (1926). Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. Reprinted in 1931. In: R.N. Chapman, *Animal Ecology*. McGraw Hill, New York.
- Waite, A., Bienfang, P.K., & Harrison, P.J. (1992a). Spring bloom sedimentation in a subarctic ecosystem. *Marine biology*, 114(1), 119-129.
- Waite, A.M., Thompson, P.A., & Harrison, P.J. (1992b). Does energy control the sinking rates of marine diatoms? *Limnology and Oceanography*, 37(3), 468-477.
- Westoby, M. & Wright, I.J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(5), 261-268.
- Wilkerson, F.P., R.C., Dugdale, V.E. Hogue & Marchi, A. (2006). Phytoplankton blooms and nitrogen productivity in San Francisco Bay. *Estuaries and Coasts*, 29(3), 401-416.
- Wosfy, S.C. (1983). A simple model to predict extinction coefficient and phytoplankton biomass in eutrophic waters. *Limnology and Oceanography*, 28(6), 1144-1155.
- Yamamoto T. & Hatta, G. (2004). Pulsed nutrient supply as a factor inducing phytoplankton diversity. *Ecological Modelling*, 171, 247-270.
- Yamamoto, T., Oh, S.J. & Kataoka, Y. (2004). Growth and uptake kinetics for nitrate, ammonium and phosphate by the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* isolated from Hiroshima Bay, Japan *Fisheries science*, 70, 108-115.
- Yamamoto, T., Seike, T., Hashimoto, T. & Tarutani, K. (2002). Modelling the population dynamics of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* in Hiroshima Bay, Japan. *Journal of Plankton research*, 24 (1), 33-47.
- Zarauz, L., Irigoien, X. & Fernandes, J.A. (2008). Modelling the influence of abiotic and biotic factors on plankton distribution in the Bay of Biscay, during three consecutive years (2004-06). *Journal of Plankton Research*, 30(8), 857-872.
- Zimmerman, R.C., Kremer, J.N. & Dugdale, R.C. (1987). Acceleration of nutrient uptake by phytoplankton in a coastal upwelling ecosystem: A modeling analysis. *Limnology and Oceanography*, 32(2), 359-367.

ANEXO 1

Calibración del modelo base con datos de Bahía Buena

Métodos

La calibración del modelo se realizó ajustando los parámetros hasta lograr un modelo base que simulara las dinámicas temporales de las variables de estado de la estación de Bahía Buena en Magallanes así como de otros sistemas naturales similares. Para esto se utilizaron valores descritos en la literatura, o bien se recurrió a valores supuestos que permitieron el ajuste de las dinámicas, cuando esta información fue inexistente o inapropiada.

Para determinar el ajuste entre los datos generados por el modelo y Bahía Buena se realizaron análisis de correlación de Spearman de las diatomeas, dinoflagelados, zooplancton, NO_3^- , PO_4^{-3} y Si(OH)_4 , identificando las fechas en las cuales se realizaron dichos muestreos, para lo cual fue necesario definir un $\Delta t = 1$ día. Para determinar si los valores de abundancia de zooplancton y concentración PO_4^{-3} arrojados por el modelo se diferenciaron de los valores medidos en terreno, se realizaron análisis de la varianza de una vía (ANOVA). Los datos de abundancias de diatomeas y dinoflagelados, así como de concentración de NO_3^- y Si(OH)_4 no cumplieron con los supuestos por lo cuál fueron comparados mediante el análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis (Zar, 2010). Todos los análisis se realizaron en el software Statistica 8.0 (PP StatSoft).

Resultados

1.-Diatomeas y dinoflagelados

La serie de tiempo proveniente de Bahía Buena estuvo incompleta para diatomeas y dinoflagelados para los años 2003 y 2005. Para el zooplancton y nutrientes se dispuso de registros del año 2003, lo cual mejoró las comparaciones de las dinámicas generadas por el modelo con los datos de terreno.

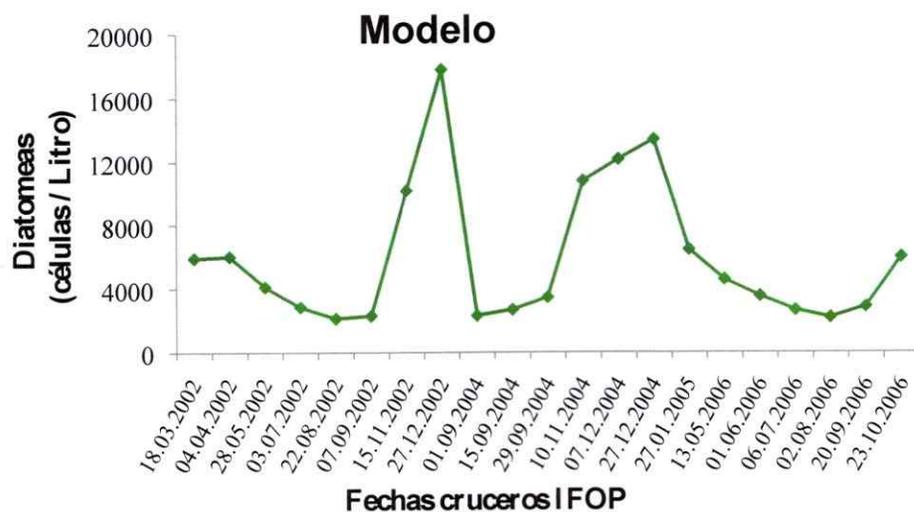
Las series de tiempo de Bahía Buena y el modelo mostraron máximos de abundancia de las diatomeas en primavera y mínimos en verano e invierno (Fig. A1) y presentaron correlación positiva ($r^2=0,74$) y significativa ($p<0,05$). Las abundancias de diatomeas de Bahía Buena y el modelo no fueron estadísticamente diferentes para las fechas contrastadas (Kruskal Wallis; $H= 0,19$ $p <0,66$), aunque el valor máximo en Bahía Buena fue de 45.850 cél L⁻¹ mientras que en el modelo fue de 17.797,9 cél L⁻¹.

Las dinámicas de la abundancia de los dinoflagelados del modelo y de terreno coincidieron para las fechas evaluadas (Fig. A2), presentando correlación positiva y significativa ($r^2=0,76$; $p<0,05$). Además no hubo diferencias significativas entre las dos bases de datos (Kruskal Wallis; $H = 8,5$; $p =0,36$), aunque el valor máximo en Bahía Buena fue de 10.275 cél L⁻¹ mientras que en el modelo fue de 626,5 cél L⁻¹.

2.-Zooplankton

Las abundancias de zooplankton fueron semejantes entre el modelo y Bahía Buena (ANOVA, $F_{1,68} = 0,55$; $p = 0,46$), se correlacionaron positiva y significativamente ($r^2 = 0,61$; $p < 0,05$) y sus dinámicas mostraron una estacionalidad similar (Fig. A3).

a)



b)

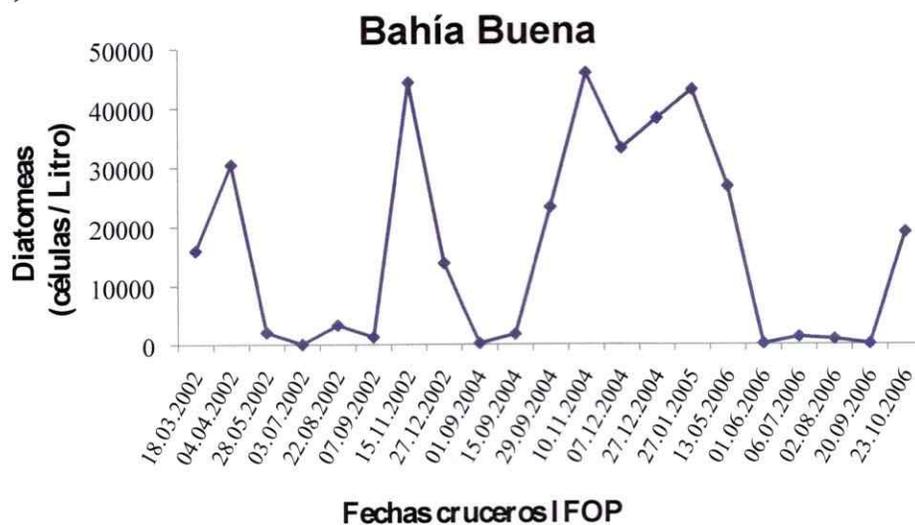
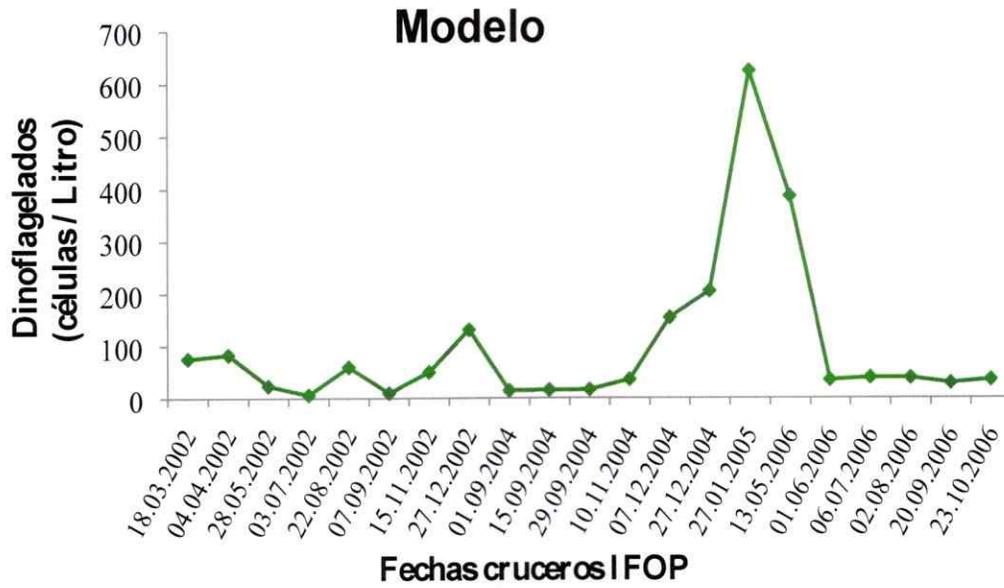


Figura A1. Dinámicas temporales de la abundancia de diatomeas a) generadas por el modelo y b) registradas en Bahía Buena.

a)



b)

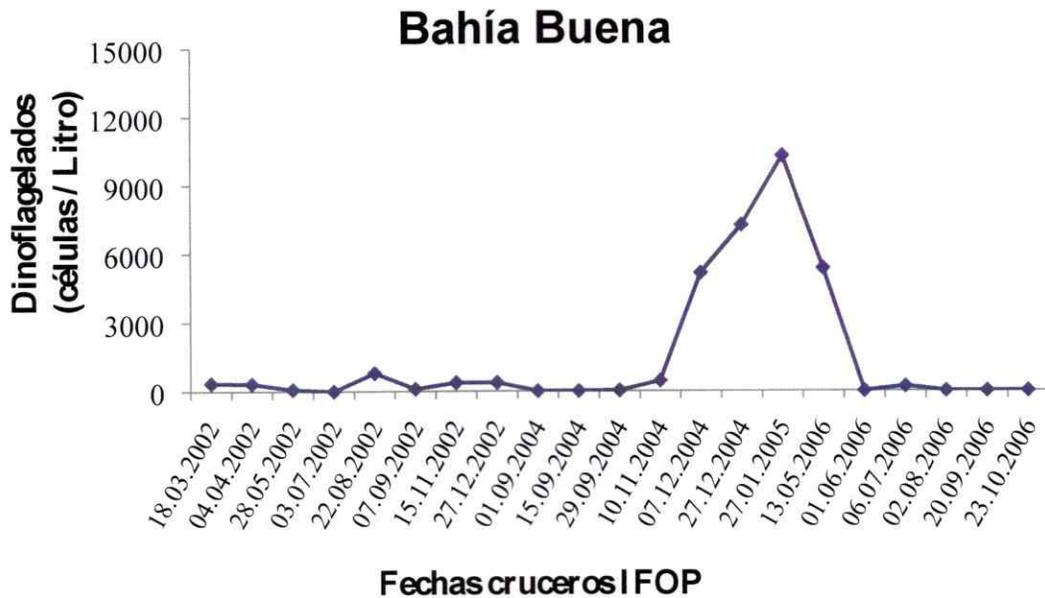


Figura A2. Dinámicas temporales de la abundancia de dinoflagelados a) generados por el modelo y b) registrados en Bahía Buena.

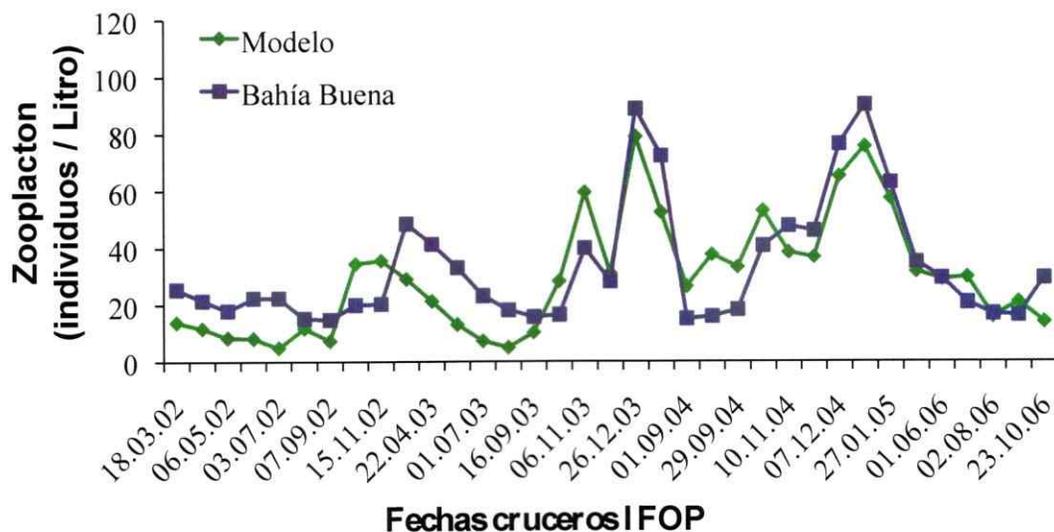


Figura A3. Dinámicas temporales de la abundancia de zooplancton (copéodos) generados por el modelo y registrados en Bahía Buena.

3.- Nutrientes (NO_3^- , PO_4^{3-} , $Si(OH)_4$)

Las concentraciones de NO_3^- arrojadas por el modelo fueron significativamente mayores que a las de Bahía Buena (Kruskal Wallis; $H= 44,07$, $p<0,001$; Fig. A4) aunque se correlacionaron positiva y significativamente ($r^2=0,75$; $p<0,05$). Por su parte, no se encontraron diferencias para el NO_3^- (ANOVA, $F_{1,58}= 2,49$; $p=0,89$; Fig. A5) y el $Si(OH)_4$ (Kruskal Wallis; $H= 0,02$, $p=0,88$; Fig. A6) entre ambas bases de datos. Además, las concentraciones del modelo de nutrientes correlacionaron positiva y significativamente con los registros de Bahía Buena $r^2=0,83$, $r^2=0,77$ ($p<0,05$) respectivamente.

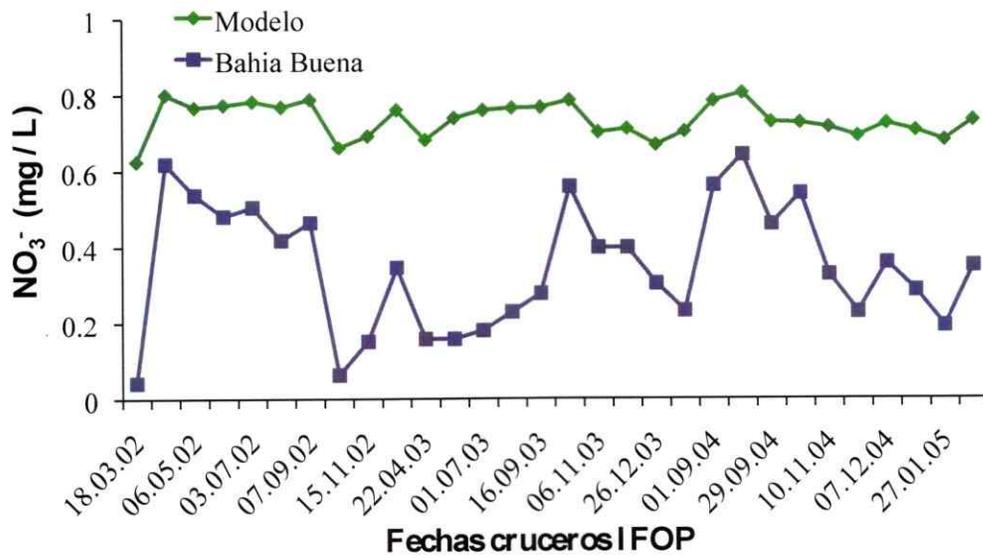


Figura A4. Dinámicas temporales de la concentración de NO_3^- generadas por el modelo y registradas en Bahía Buena.

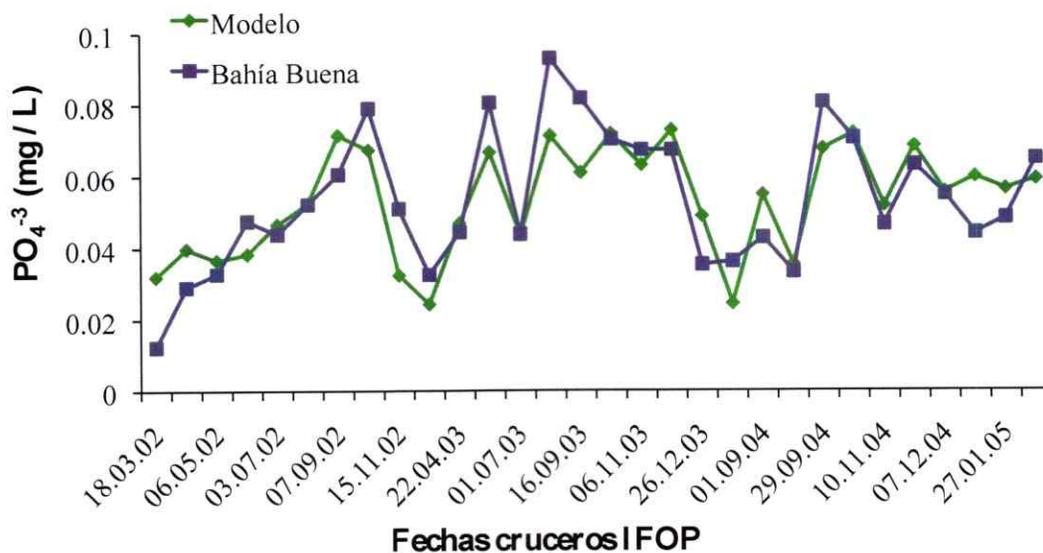


Figura A5. Dinámicas temporales de la concentración de PO_4^{3-} generadas por el modelo y registradas en Bahía Buena.

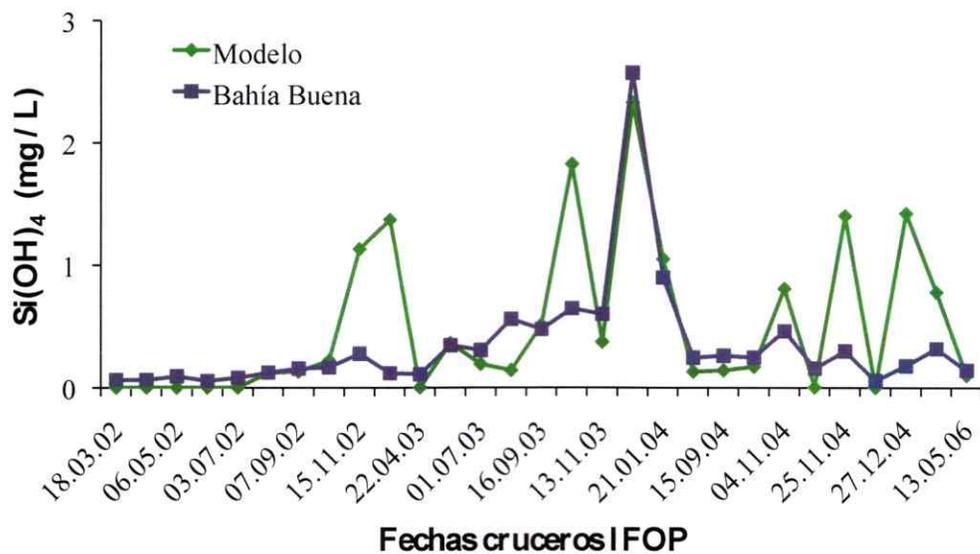


Figura A6. Dinámicas temporales de la concentración de Si(OH)_4 generadas por el modelo y registradas en Bahía Buena.

ANEXO 2

Codificación Stella de la parametrización del modelo.

Diatomeas(t) = Diatomeas (t - dt) + (Crecimiento diat – Mortalidad diat -
Sedimentación) * dt

INIT Diatomeas = 16400

INFLOWS:

Crecimiento diat = Diatomeas * μ diat

OUTFLOWS:

Mortalidad_diat = (Diatomeas * K_m diat) + (Pastoreo diat * Zooplancton * Diatomeas) +
(Dinoflagelados * Mixotrofia)

Sedimentación = IF (Estratificación \geq 2) AND (Estratificación $<$ 80) THEN
(Diatomeas * 0.01) ELSE (0)

Dinoflagelados(t) = Dinoflagelados(t - dt) + (Crecimiento dino + Exquistamiento
temporales + Exquistamiento hipnoquistes – Mortalidad dino – Enquistamiento
temporales – Enquistamiento hipnoquistes) * dt

INIT Dinoflagelados = 20000

INFLOWS:

Crecimiento dino = (Dinoflagelados * μ dino) + (Mixotrofia * Diatomeas)

Exquistamiento temporales = CONVEYOR OUTFLOW

TRANSIT TIME = Tiempo exquistamiento temporales

Exquistamiento hipnoquistes = CONVEYOR OUTFLOW

TRANSIT TIME = Tiempo de exquist hipnoquistes

OUTFLOWS:

Mortalidad dino = $(K_m \text{ dino} * \text{Dinoflagelados}) + (\text{Pastoreo dino} * \text{Zooplancton} * \text{Dinoflagelados})$

Enquistamiento temporales = $\text{Dinoflagelados} * \text{Tasa de enquistamiento por ecdisis}$

Enquistamiento resistencia = $(\text{Dinoflagelados} / 2) * \text{Tasa de enquistamiento hipnoquistes}$

Quistes temporales (t) = $\text{Quistes temporales (t - dt)} + (\text{Enquistamiento temporales} - \text{Exquistamiento temporales}) * dt$

INIT Quistes temporales = 1000

TRANSIT TIME = varies

INFLOW LIMIT = INF

CAPACITY = INF

INFLOWS:

Enquistamiento temporales = $\text{Dinoflagelados} * \text{Tasa de enquistamiento por ecdisis}$

OUTFLOWS:

Exquistamiento temporales = CONVEYOR OUTFLOW

TRANSIT TIME = Tiempo exquist temporales

Hipnoquistes (t) = $\text{Hipnoquistes (t - dt)} + (\text{Enquistamiento hipnoquistes} - \text{Exquistamiento hipnoquistes}) * dt$

INIT Hipnoquistes = 0

TRANSIT TIME = varies

INFLOW LIMIT = INF

CAPACITY = INF

INFLOWS:

Enquistamiento hipnoquistes = (Dinoflagelados / 2) * Tasa de enquistamiento hipnoquistes

OUTFLOWS:

Exquistamiento resistencia = CONVEYOR OUTFLOW

TRANSIT TIME = Tiempo de exquistamiento hipnoquistes

$PO_4^{-3}(t) = PO_4^{-3}(t - dt) + (\text{Renovación } PO_4^{-3} - \text{Agotamiento } PO_4^{-3} - \text{Difusión } PO_4^{-3}) * dt$

INIT $PO_4^{-3} = 0.05$

INFLOWS:

Renovación $PO_4^{-3} = \text{PULSE}(0.05,10,10)$

OUTFLOWS:

Agotamiento $PO_4^{-3} = (\text{Diatomeas} * \rho PO_4^{-3} \text{ diat}) + (\text{Dinoflagelados} * \rho PO_4^{-3} \text{ dino})$

Difusión $PO_4^{-3} = PO_4^{-3} * \text{Dif } PO_4^{-3}$

$NO_3^{-}(t) = NO_3^{-}(t - dt) + (\text{Influjo} + \text{Renovación } NO_3^{-} - \text{Agotamiento } NO_3^{-} - \text{Difusion } NO_3^{-}) * dt$

INIT $NO_3^{-} = 0.15$

INFLOWS:

Renovación $NO_3^{-} = \text{PULSE}(0.05,10,1)$

Influjo $NO_3^{-} = 0.03$

OUTFLOWS:

Agotamiento $NO_3^{-} = (\rho NO_3^{-}(\text{rel}) \text{ diat} * (\text{Diatomeas} * \rho NO_3^{-} \text{ diat})) + (\rho NO_3^{-}(\text{rel}) \text{ dino} * (\text{Dinoflagelados} * \rho NO_3^{-} \text{ dino}))$

Difusión $\text{NO}_3^- = \text{NO}_3^- * \text{DifNO}_3^-$

$\text{NH}_4^+ (t) = \text{NH}_4^+ (t - dt) + (\text{Renovación } \text{NH}_4^+ - \text{Agotamiento } \text{NH}_4^+ - \text{Difusión } \text{NH}_4^+) * dt$

INIT $\text{NH}_4^+ = 0.01$

INFLOWS:

Renovación $\text{NH}_4^+ = \text{PULSE}(0.005, 1, 1)$

OUTFLOWS:

Agotamiento $\text{NH}_4^+ = (\rho\text{NH}_4^+ \text{ diat} * \text{Diatomeas}) + (\rho\text{NH}_4^+ \text{ dino} * \text{Dinoflagelados})$

Difusión $\text{NH}_4^+ = \text{NH}_4^+ * \text{DifNH}_4^+$

$\text{Si(OH)}_4 (t) = \text{Si(OH)}_4 (t - dt) + (\text{Renovación } (\text{SiOH})_4 - \text{Agotamiento } (\text{SiOH})_4 - \text{Difusión } (\text{SiOH})_4) * dt$

INIT $\text{Si(OH)}_4 = 0.31$

INFLOWS:

Renovación $\text{Si(OH)}_4 = \text{IF}(\text{escorrentía} \geq 300) \text{ AND } (\text{escorrentía} \leq 365) \text{ THEN PULSE}(10, 300, 10) + (\text{Mortalidad diat} * \text{R } \text{Si(OH)}_4) \text{ ELSE } (0.3 + (\text{Mortalidad diat} * \text{R } \text{Si(OH)}_4))$

$\text{R } \text{Si(OH)}_4 = 0.00526$

OUTFLOWS:

Agotamiento $\text{Si(OH)}_4 = \text{Diatomeas} * \rho\text{Si(OH)}_4$

Difusión $\text{Si(OH)}_4 = \text{Dif } \text{Si(OH)}_4 * \text{Si(OH)}_4$

$\text{Zooplancton}(t) = \text{Zooplancton}(t - dt) + (\text{Crecimiento zoo} - \text{Mortalidad zoo}) * dt$

INIT Zooplancton = 50

INFLOWS:

Crecimiento zoo = $\mu \text{ zoo} * ((0.2 * \text{Dinoflagelados}) + (\text{Diatomeas} * 0.8))$

OUTFLOWS:

Mortalidad zoo = Zooplankton* m zoo

Ciclo diario otoño-invierno = COUNTER (0, 1)

ciclo diario primavera-verano = COUNTER (0, 1)

ciclo luz anual = COUNTER (1, 365)

ciclo S = COUNTER (1, 365)

ciclo T° = COUNTER (1, 365)

Dif PO_4^{-3} = 0.1

Dif NO_3^- = 0.1

Dif NH_4^+ = 0.1

Dif Si(OH)_4 = 0.1

Escorrentía = COUNTER (1, 365)

Estratificación = COUNTER (1, 365)

Ic diat = 1563408

Ic dino = 111456

I% diat = 0.97

I% dino = 0.96

I₀ otoño-invierno = GRAPH (ciclo diario otoño-invierno)

(0.00, 0.00), (0.1, 0.00), (0.2, 2000000), (0.3, 47000000), (0.4, 13651200), (0.5, 16416000), (0.6, 15552000), (0.7, 41000000), (0.8, 0.00), (0.9, 0.00), (1, 0.00)

I₀ primavera-verano = GRAPH (ciclo diario primavera-verano)

(0.00, 0.00), (0.1, 0.00), (0.2, 1944000), (0.3, 5616000), (0.4, 14472000), (0.5, 41472000), (0.6, 37584000), (0.7, 5184000), (0.8, 60.0), (0.9, 0.00), (1, 0.00)

Iz = IF (ciclo luz anual >= 75) AND (ciclo luz anual <= 300) THEN (Io otoño-invierno
* EXP (-K_d*Z)) ELSE (Io primavera-verano * EXP (-K_d * Z))

$$K_d = 0.098$$

$$K_i \text{ diat} = 1250726.4$$

$$K_i \text{ dino} = 1567296$$

$$K_m \text{ diat} = \mu \text{ diat} * (\text{diatomeas} / K \text{ diat})$$

$$K_m \text{ dino} = \mu \text{ dino} * (\text{dinoflagelados} / K \text{ dino})$$

$$K_s \text{ NH}_4^+ \text{ diat} = 0.06493$$

$$K_s \text{ NH}_4^+ \text{ dino} = 0.03607$$

$$K_s \text{ NO}_3^- \text{ diat} = 0.16059036$$

$$K_s \text{ NO}_3^- \text{ dino} = 0.4712304$$

$$K_s \text{ PO}_4^{-3} \text{ diat} = 0.0564$$

$$K_s \text{ PO}_4^{-3} \text{ dino} = 0.2821796$$

$$K_s \text{ Si(OH)}_4 = 0.0769$$

$$K_t \text{ diat} = 0.0487$$

$$K_t \text{ dino} = 0.02273$$

$$k_\mu \text{ NO}_3^- \text{ _dino} = 0.0692$$

$$K_\mu \text{ NH}_4^+ \text{ _diat} = 0.00505$$

$$K_\mu \text{ NH}_4^+ \text{ dino} = 0.0692$$

$$K_\mu \text{ NO}_3^- \text{ diat} = 0.15$$

$$K_\mu \text{ PO}_4^{-3} \text{ diat} = 0.0207485$$

$$K_\mu \text{ PO}_4^{-3} \text{ dino} = 0.05$$

$$K_{\mu} \text{Si(OH)}_4 = 0.0961$$

$$K \text{ diat} = 1000000$$

$$K \text{ dino} = 300000$$

$$m \text{ zoo} = 0.06$$

$$\text{Mixotrofia} = 0.001$$

$$\mu_I \text{ diat} = \mu_{I_{\max}} \text{ diat} * (I_z - I_c \text{ diat}) / ((K_i \text{ diat} - I_c \text{ diat}) + (I_z - I_c \text{ diat}))$$

$$\mu_I \text{ dino} = r_{I_{\max}} \text{ dino} * (I_z / I_c \text{ dino}) / ((K_i \text{ dino} - I_c \text{ dino}) + (I_z - I_c \text{ dino}))$$

$$\mu_{I_{\max}} \text{ diat} = 0.23$$

$$\mu_{I_{\max}} \text{ dino} = 1.95$$

$$\mu \text{ diatomeas} = ((\mu_{\text{Sal}} \text{ diat} * \mu_{T^{\circ}} \text{ diat}) * (\mu \text{ NO}_3^- \text{ diat} / \mu_{\max} \text{ NO}_3^- \text{ diat}) * (\mu \text{ NH}_4^+ \text{ diat} / \mu_{\max} \text{ NH}_4^+ \text{ diat}) * (\mu \text{ Si(OH)}_4 / \mu_{\max} \text{ Si(OH)}_4) * (\mu \text{ PO}_4^{3-} \text{ diat} / \mu_{\max} \text{ PO}_4^{3-} \text{ diat}) * (\mu_I \text{ diat} / \mu_{I_{\max}} \text{ diat}))$$

$$\mu \text{ NO}_3^- \text{ diat} = (\mu_{\max} \text{ NO}_3^- \text{ diat} * \text{NO}_3^-) / (K_{\mu} \text{ NO}_3^- \text{ diat} + \text{NO}_3^-)$$

$$\mu \text{ Si(OH)}_4 \text{ diat} = (\mu_{\max} \text{ Si(OH)}_4 * \text{Si(OH)}_4) / (k_{\mu} \text{ Si(OH)}_4 + \text{Si(OH)}_4)$$

$$\mu \text{ dino} = ((\mu_{\text{Sal}} \text{ dino} * \mu_{T^{\circ}} \text{ dino}) * (\mu \text{ NO}_3^- \text{ dino} / \mu_{\max} \text{ NO}_3^- \text{ dino}) * (\mu \text{ NH}_4^+ \text{ dino} / \mu_{\max} \text{ NH}_4^+ \text{ dino}) * (\mu \text{ PO}_4^{3-} \text{ dino} / \mu_{\max} \text{ PO}_4^{3-} \text{ dino}) * (\mu_I \text{ dino} / \mu_{I_{\max}} \text{ dino}))$$

$$\mu_{\max} \text{ NO}_3^- \text{ dino} = 0.36$$

$$\mu_{\max} \text{ NH}_4^+ \text{ diat} = 0.97$$

$$\mu_{\max} \text{ NH}_4^+ \text{ dino} = 0.36$$

$$\mu_{\max} \text{ NO}_3^- \text{ diat} = 1.47$$

$$\mu_{\max} \text{ PO}_4^{3-} \text{ diat} = 1.25$$

$$\mu_{\max} \text{PO}_4^{-3} \text{ dino} = 0.37$$

$$\mu_{\max} \text{Si(OH)}_4 = 3.6$$

$$\mu \text{NH}_4^+ \text{ diat} = (\mu_{\max} \text{NH}_4^+ \text{ diat} * \text{NH}_4^+) / (K\mu \text{NH}_4^+ \text{ diat} + \text{NH}_4^+)$$

$$\mu \text{NH}_4^+ \text{ dino} = (\mu_{\max} \text{NH}_4^+ \text{ dino} * \text{NH}_4^+) / (K\mu \text{NH}_4^+ \text{ dino} + \text{NH}_4^+)$$

$$\mu \text{PO}_4^{-3} \text{ diat} = (\mu_{\max} \text{PO}_4^{-3} \text{ diat} * \text{PO}_4^{-3}) / (K\mu \text{PO}_4^{-3} \text{ diat} + \text{PO}_4^{-3})$$

$$\mu \text{PO}_4^{-3} \text{ dino} = (\mu_{\max} \text{PO}_4^{-3} \text{ dino} * \text{PO}_4^{-3}) / (K\mu \text{PO}_4^{-3} \text{ dino} + \text{PO}_4^{-3})$$

$$\mu_{\text{Sal}} \text{ diat} = ((-0.003 * S * S) + (0.132 * S) - (0.226))$$

$$\mu_{\text{Sal}} \text{ dino} = ((-0.001 * S * S) + (0.051 * S) - (0.156))$$

$$\mu_{\text{T}^\circ} \text{ diat} = ((-0.004 * T^\circ * T^\circ) + (0.165 * T^\circ) - (0.766))$$

$$\mu_{\text{T}^\circ} \text{ dino} = ((-0.004 * T^\circ * T^\circ) + (0.129 * T^\circ) - (0.568))$$

$$\mu \text{ zoo} = 0.0005$$

$$\mu \text{NO}_3^- \text{ dino} = (\mu_{\max} \text{NO}_3^- \text{ dino} * \text{NO}_3^-) / (k\mu \text{NO}_3^- \text{ dino} + \text{NO}_3^-)$$

$$S = \text{GRAPH} (\text{Ciclo } S)$$

$$(1.00, 32.3), (34.1, 30.5), (67.2, 29.1), (100, 29.0), (133, 30.3), (166, 30.6), (200, 30.2),$$

$$(233, 29.1), (266, 29.1), (299, 29.9), (332, 31.3), (365, 31.8)$$

$$\text{Tasa de enquistamiento hipnoquistes} = \text{GRAPH} (\text{Dinoflagelados})$$

$$(3000, 0.973), (1e+006, 0.135), (2e+006, 0.055), (3e+006, 0.035), (4e+006, 0.02),$$

$$(5e+006, 0.01), (6e+006, 0.015), (7e+006, 0.01), (8e+006, 0.01), (9e+006, 0.015),$$

$$(1e+007, 0.013)$$

$$\text{Tasa de enquist por ecdisis} = 0.3$$

$$\text{Tasa de pastoreo dino} = 0.0005$$

$$\text{Tasa de pastoreo diat} = 0.001$$

Tiempo de exquistamiento resistencia = 365

Tiempo exquistamiento temporales = 20

T° = GRAPH (ciclo T°)

(1.00, 9.24), (37.4, 8.69), (73.8, 7.42), (110, 6.93), (147, 6.21), (183, 6.00), (219, 5.78),
(256, 6.49), (292, 7.70), (329, 8.69), (365, 10.9)

$\rho_{\max} \text{Si(OH)}_4 = 0.0012$

$\rho_{\max} \text{NH}_4^+ \text{ diat} = 0.00000094151$

$\rho_{\max} \text{NO}_3^- \text{ diat} = 0.00000116$

$\rho_{\max} \text{NO}_3^- \text{ dino} = 0.00000964$

$\rho_{\max} \text{PO}_4^{-3} \text{ dino} = 0.00000238$

$\rho_{\max} \text{NH}_4^+ \text{ dino} = 0.00000146$

$\rho_{\max} \text{PO}_4^{-3} \text{ diat} = 0.0000007649$

$\rho \text{NH}_4^+ \text{ diat} = (\rho_{\max} \text{NH}_4^+ \text{ diat} * \text{NH}_4^+) / (\text{Ks NH}_4^+ \text{ diat} + \text{NH}_4^+)$

$\rho \text{NH}_4^+ \text{ dino} = (\rho_{\max} \text{NH}_4^+ \text{ dino} * \text{NH}_4^+) / (\text{Ks NH}_4^+ \text{ dino} + \text{NH}_4^+)$

$\rho \text{NO}_3^- \text{ diat} = (\rho_{\max} \text{NO}_3^- \text{ diat} * \text{NO}_3^-) / (\text{ks NO}_3^- \text{ diat} + \text{NO}_3^-)$

$\rho \text{NO}_3^- \text{ dino} = (\rho_{\max} \text{NO}_3^- \text{ dino} * \text{NO}_3^-) / (\text{Ks NO}_3^- \text{ Dino} + \text{NO}_3^-)$

$\rho \text{NO}_3^- \text{(rel) diat} = 1 - ((\text{I\% diat} * \text{NH}_4^+) / (\text{Kt diat} + \text{NH}_4^+))$

$\rho \text{NO}_3^- \text{(rel) dino} = 1 - ((\text{I\% dino} * \text{NH}_4^+) / (\text{Kt dino} + \text{NH}_4^+))$

$\rho \text{PO}_4^{-3} \text{ diat} = (\rho_{\max} \text{PO}_4^{-3} \text{ diat} * \text{PO}_4^{-3}) / (\text{Ks PO}_4^{-3} \text{ diat} + \text{PO}_4^{-3})$

$\rho \text{PO}_4^{-3} \text{ dino} = (\rho_{\max} \text{PO}_4^{-3} \text{ dino} * \text{PO}_4^{-3}) / (\text{Ks PO}_4^{3-} \text{ dino} + \text{PO}_4^{-3})$

$\rho(\text{SiOH})_4 = (\rho_{\max} \text{Si(OH)}_4 * \text{Si(OH)}_4) / (\text{Ks Si(OH)}_4 + \text{Si(OH)}_4)$