

UCH-FC  
MAG - EBE  
P227  
c.1

**ALTERACIONES AMBIENTALES MODULADORAS DE LA  
DIVERSIDAD ALOMETRICA DEL FITOPLANCTON EN  
FIORDOS Y CANALES AUSTRALES.**

TESIS  
PARA OPTAR AL GRADO DE  
MAGISTER EN CIENCIAS BIOLOGICAS  
MENCION ECOLOGIA Y BIOLOGIA EVOLUTIVA



**MARIA ALEJANDRA PAREDES CID**

**Enero 2005**

TUTOR: PROF. VIVIAN MONTECINO BANDERET

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE



INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por la candidata.

MARIA ALEJANDRA PAREDES CID

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magister en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 7 del mes de octubre del año 2004.

Director de Tesis:

Prof. Vivian Montecino Banderet

A handwritten signature in black ink, consisting of several vertical, wavy lines, positioned above a horizontal dotted line.

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Victor Marín

A large, stylized handwritten signature in black ink, featuring a large loop and a long vertical stroke, positioned above a horizontal dotted line.

Dr. Mauricio Canals



*A Diego*

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco primero a Diego Aedo por motivarme a tomar este desafío y a mi familia por apoyarme en esta nueva iniciativa. Doy las gracias a mi tutora Vivian Montecino por su guía y paciencia, a los miembros de mi comisión Dr. Mauricio Canals por su apoyo en la parte estadística y Dr. Victor Marín por sus valiosos consejos en todo el desarrollo de esta tesis. No me olvido de la ayuda del Dr. Ricardo Guíñez en análisis estadísticos y del Dr. Nelson Silva quien proporcionó los datos de nutrientes y fue un apoyo en la parte oceanográfica de este trabajo.

Esta tesis no sería posible sin la colaboración del CONA, que facilitó los datos oceanográficos físicos y de las personas que tomaron las muestras de fitoplancton; Rosa Astoreca, Paulina Uribe, Michelle Manley, Claudio Rivas y Carolina Vargas. Debo agradecer también al SHOA y a toda la tripulación del Buque oceanográfico AGOR 60-Vidal Gormaz. También agradezco la ayuda paciente de la Sra. Marta Cariceo, el apoyo del Dr. Juan Correa al inicio del Programa y a los Dres. Marcelo Bobadilla, Sylvain Faugeron y Daniel Varela por el apoyo moral y académico.

La tesis fue financiada por el proyecto CIMAR FIORDO “Relación entre patrones espaciales de productividad y la diversidad del fitoplancton en sistemas de fiordos y canales de la XI región” del Comité Oceanográfico Nacional (CONA), por el proyecto Enlace-Universidad de Chile (ENL 2001-12) “Patrones de estructura de tamaños y

abundancia del fitoplancton en relación con la distribución espacial de sus biomásas en sistemas de fiordos y canales australes: un puente entre dos escalas” y por la Beca de finalización de tesis de postgrado de la Universidad de Chile otorgada el año 2003.

## INDICE DE MATERIAS

	<b>Página</b>
LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE TABLAS	xii
RESUMEN	xiv
ABSTRACT	xvii
INTRODUCCION	1
Hipótesis	13
Objetivos generales	13
Objetivos específicos	14
MATERIALES Y METODOS	16
RESULTADOS	26
DISCUSION	65
CONCLUSIONES	74
ANEXO 1	76
ANEXO 2	81
ANEXO 3	83
BIBLIOGRAFIA	87

## LISTA DE FIGURAS

	<b>Página</b>
Figura 1:	11
Relaciones esperadas entre diversidad de tamaños y biomasa fitoplanctónica, diversidad de tamaños y cambios en los niveles de factores abióticos (alteraciones), y biomasa con alteraciones ambientales.	
Figura 2:	12
Modelo conceptual de la regulación de la biomasa y de la estructura de tamaños del fitoplancton con factores ambientales abióticos.	
Figura 3:	17
Estaciones de muestreo durante los cruceros oceanográficos CIMAR 7-1, 7-2 y 8 en la zona de fiordos y canales australes.	
Figura 4:	19
Metodología de separación del fitoplancton en categorías de tamaño mediante filtración.	

Figura 5:	27
Variación estacional e interanual de la biomasa fitoplanctónica promedio de los cruceros CIMAR 7-1, 7-2 y 8-2.	
Figura 6:	29
Distribución de frecuencias de la biomasa fitoplanctónica sin fraccionar de los fiordos australes.	
Figura 7:	31
Biomasa fitoplanctónica encontrada en las tres áreas geográficas generales estudiadas.	
Figura 8:	34
Distribución de la clorofila integrada hasta 10m en cada crucero.	
Figura 9:	36
Biomasa promedio para lugares separados según características geográficas específicas.	
Figura 10:	37
Proporción promedio de la biomasa representando cada fracción de tamaño por crucero.	



Figura 11:	39
Correlación de la biomasa de las fracciones de tamaño con la biomasa total para cada crucero.	
Figura 12:	
Biomasa fraccionada de la base de datos de los tres cruceros correlacionada con la biomasa total.	40
Figura 13:	43
Variabilidad temporal de la diversidad de tamaños del fitoplancton.	
Figura 14:	43
Distribución de frecuencias de la diversidad de tamaños del fitoplancton en fiordos australes.	
Figura 15:	44
Diversidad de tamaños del fitoplancton en la columna de agua de la base de datos de la primavera del 2002.	
Figura 16:	46
Diversidad de tamaños para tres grandes áreas geográficas de la zona de fiordos y canales australes.	
Figura 17:	
Diversidad de tamaños promedio del fitoplancton de 0 a 10m de toda la	47

base de datos.

Figura 18: 49

Diversidad de tamaños del fitoplancton para lugares separados según características geográficas específicas.

Figura 19: 52

Diversidad de tamaños del fitoplancton con relación a la biomasa total por crucero.

Figura 20: 53

Diversidad de tamaños del fitoplancton en relación a la biomasa total de toda la base de datos.

Figura 21: 56

Logaritmo de la biomasa fitoplanctónica con relación a la variabilidad en disponibilidad de nutrientes.

Figura 22: 57

Logaritmo de la biomasa fitoplanctónica con relación a la variabilidad en factores físicos y ópticos del agua de mar.

Figura 23:	59
Logaritmo de la biomasa fitoplanctónica ( $C1- a$ ) con relación a la variabilidad en factores físico- químicos del agua de mar.	
Figura 24:	60
Cambios en la biomasa sin fraccionar en relación a cambios en los niveles de nutrientes.	
Figura 25:	63
Diversidad de tamaños del fitoplancton ( $H'$ ) con relación a las variables ambientales	

## LISTA DE TABLAS

	<b>Página</b>
TABLA 1:	27
Comparación de la biomasa fitoplanctónica promedio entre cruceros.	
TABLA 2:	28
Descripción de la variabilidad temporal de la biomasa en los fiordos y canales australes.	
TABLA 3:	30
Características de la distribución de la biomasa fitoplanctónica de los fiordos y canales australes.	
TABLA 4:	32
Comparación de la biomasa fitoplanctónica en tres áreas geográficas generales estudiadas.	
TABLA 5:	
Comparación de la biomasa fitoplanctónica entre los diferentes lugares geográficos muestreados.	34

TABLA 6 a:	41
Descripción de la variabilidad temporal de la diversidad de tamaños del fitoplancton en los fiordos y canales australes.	
TABLA 6 b:	42
Comparación de la diversidad de tamaños del fitoplancton entre cruceros.	
TABLA 7:	42
Características de la distribución de la diversidad de tamaños del fitoplancton en fiordos y canales australes.	
TABLA 8:	48
Comparaciones de la diversidad de tamaños de las tres áreas geográficas generales estudiadas.	
TABLA 9:	50
Análisis de la varianza para la diversidad de tamaños entre los lugares geográficos con características geográficas específicas.	
TABLA 10:	64
Valores en las significancias de las regresiones cuadráticas entre las variables ambientales, diversidad de tamaños del fitoplancton y biomasa y entre estas variables con factores ambientales abióticos.	

## RESUMEN

Cambios en los factores ambientales abióticos afectan de distinta manera al fitoplancton dependiendo del tamaño celular y por ello, la respuesta esperada de su biomasa total es afectada por la composición de tamaños de estas comunidades de microalgas. En esta tesis se analiza la estructura del fitoplancton expresada como diversidad de tamaños y su relación con la biomasa total y con las variables ambientales. Para establecer el nexo entre la teoría ecosistémica y la teoría comunitaria se considera el rol funcional de estas microalgas en el ecosistema y la hipótesis de perturbaciones intermedias.

Se estudió la variabilidad temporal y espacial de la biomasa total del fitoplancton medida como clorofila-*a* (Cl-*a*), la relación entre la biomasa fraccionada por tamaños con la Cl-*a* total y la variabilidad temporal y espacial de la diversidad de tamaños ( $H'_{\text{tamaños}}$ ) del fitoplancton. Además, se analizó tanto la relación entre la  $H'_{\text{tamaños}}$  con biomasa (Cl-*a*), como las relaciones entre  $H'_{\text{tamaños}}$  y Cl-*a* con valores de las variables de luz, concentración de nutrientes y turbulencia de la columna de agua.

Las relaciones esperadas son unimodales. Esto significa que los valores máximos de la variable dependiente se presentan en valores intermedios de la variable independiente, lo cual es sustentado por la hipótesis de Connell de alteraciones intermedias (IDH) propuesta para explicar cambios en la diversidad y riqueza de las especies. Considerando

que el tipo de estrategia utilizado por las microalgas en respuesta a una alteración ambiental se relaciona con su tamaño corporal, es posible utilizar esta hipótesis para relacionar la  $H^*$ <sub>tamaños</sub> o la biomasa total del fitoplancton con alteraciones ambientales de diferente magnitud.

Las muestras de fitoplancton se obtuvieron en un total de 70 estaciones muestreadas durante un crucero de invierno y dos de primavera (2001-2002) en los fiordos y canales australes (41°-56°S). Se midió *Chl-a* sin fraccionar (total) y fraccionada en tres clases de tamaño (< 11  $\mu\text{m}$ , 11 a 20  $\mu\text{m}$  y > 20  $\mu\text{m}$ ). Para ello se filtraron 250 a 500 ml de agua, prefiltrada con una red de 20  $\mu\text{m}$  o un filtro de 11  $\mu\text{m}$ , sobre un filtro de fibra de vidrio de 0.7  $\mu\text{m}$ . Los filtros mantenidos a -70°C y extraídos posteriormente en acetona 90% se leyeron en un fluorómetro. Se calculó un índice de  $H^*$ <sub>tamaños</sub> utilizando los valores de *Chl-a* de cada fracción.

La caracterización espacial y temporal de la *Chl-a* total y fraccionada, así como de la  $H^*$ <sub>tamaños</sub> se realizaron mediante análisis paramétricos y no paramétricos de distribución y de la varianza. La relación entre biomasa fraccionada y biomasa total se analizó mediante el coeficiente de correlación de Pearson. Las relaciones entre *Chl-a* con  $H^*$ <sub>tamaños</sub>, así como de *Chl-a* o  $H^*$ <sub>tamaños</sub> con las variables ambientales, se analizaron mediante regresiones lineales y cuadráticas comprobando su significancia con pruebas estadísticas.

La  $Cl-a$  total varió en el espacio y en el tiempo, con diferencias interanuales de hasta dos órdenes de magnitud. La fracción de tamaño dominante se relacionó con la  $Cl-a$  total, de modo que a valores menores a  $1 \text{ mg } Cl-a \text{ m}^{-3}$  dominó la fracción pequeña ( $< 11 \mu\text{m}$ ) del fitoplancton y sobre  $1 \text{ mg } Cl-a \text{ m}^{-3}$  dominó la fracción grande ( $> 20 \mu\text{m}$ ).

La relación entre  $H'_{\text{tamaños}}$  y  $Cl-a$  fue unimodal ( $H'_{\text{tamaños}}$  máxima a  $Cl-a$  intermedias) cuando se utilizó toda la base de datos, lo cual indica que la escala determinante es interanual. Sin embargo, como esta relación cambió para cada crucero, otro tipo de relaciones existen a escala estacional o intraestacional.

Se concluye que en general las columnas de agua mezcladas y con alta disponibilidad de luz presentan altas biomásas y predominio de la clase grande, en cambio las columnas de agua estratificadas, con baja disponibilidad de luz presentan bajas biomásas con predominio de la clase de tamaños pequeña del fitoplancton. Los valores más bajos de  $H'_{\text{tamaños}}$  se encontraron en los lugares con las más altas y las más bajas biomásas fitoplanctónicas según predominara respectivamente la fracción grande o la pequeña. En las diferentes localidades examinadas, alta biomasa y alta diversidad de tamaños pueden responder a valores intermedios de un o más de un factor de acuerdo a la hipótesis de alteraciones intermedias. Esto es consistente con la IDH, aunque las variables ambientales relevantes cambiaron entre lugares.



## ABSTRACT

Changes in environmental factors affect phytoplankton in different ways depending on cell size, and therefore the expected response of phytoplankton total biomass is affected by the size composition of these microalgal communities. This thesis analyses the phytoplankton structure expressed as size diversity and its relationship with total biomass and environmental variables. To establish the linkages between ecosystem and community theories, the functional role of micro algae species in ecosystems and the intermediate disturbance hypothesis are considered.

The observations include the temporal and spatial variability of the total biomass, measured as chlorophyll-*a* (Cl-*a*), the relationship between the size fractionated biomass and total Cl-*a* and the temporal and spatial variability of size diversity ( $H'_{\text{tamaños}}$ ) of phytoplankton. In addition, the relationship between  $H'_{\text{tamaños}}$  with biomass (Cl-*a*) and the relationship between  $H'_{\text{tamaños}}$  and Cl-*a* with variables such as light availability, nutrient concentrations and turbulence in the water column were analyzed.

The expected relationships are unimodal. This means that maximum values of the dependent variable occur at intermediate values of the independent variable, supporting the intermediate disturbance hypothesis of Connell (IDH). This hypothesis was proposed to explain changes in the diversity and richness of species. Considering that the type of strategy used by microalgae in response to ambient perturbations is different for different body sizes, it is also possible to use this hypothesis to explain relationships

between  $H'_{\text{tamaños}}$  or total biomass and the environmental disturbances of different magnitudes.

Phytoplankton samples were obtained in a total of 70 stations that were sampled during one winter cruise and two spring cruises (2001-2002) in austral fjords and channels (41°-56°S). *Chl-*a** without fractionation (total *Chl-*a**) and size fractionated (< 11, 11 to 20  $\mu\text{m}$  and > 20  $\mu\text{m}$ ) were measured. For this purpose, 250 - 500 ml were prefiltered with a 20  $\mu\text{m}$  net and a 11  $\mu\text{m}$  filter above a glass fiber filter ( $\approx 0.7 \mu\text{m}$ ). Filters maintained at -70°C and extracted later with acetone were measured in a fluorometer. By using the chlorophyll values of each fraction an  $H'_{\text{tamaños}}$  index was calculated.

The spatial and temporal distribution of total, fractionated *Chl-*a** and  $H'_{\text{tamaños}}$  were analyzed through parametric and non parametric tests for distributions and variances. The relationship between fractionated biomass and total biomass was analyzed through the Pearson correlation coefficient. The relationships between *Chl-*a** with  $H'_{\text{tamaños}}$  or *Chl-*a** and  $H'_{\text{tamaños}}$  with environmental variables, were analyzed through linear and quadratic regressions and these relationships were tested for statistical significance.

*Chl-*a** varied in space and time with interannual differences of two order of magnitude. The dominant size fraction was related to total *Chl-*a**, in which the small size fraction (< 11  $\mu\text{m}$ ) dominated at values below  $1 \text{ mg m}^{-3}$ ; above  $1 \text{ mg m}^{-3}$  the large size fraction (>20  $\mu\text{m}$ ) was dominant.

The relationship between  $H'_{\text{tamaños}}$  and  $Cl-a$  was unimodal ( $H'_{\text{tamaños}}$  maxima at intermediate  $Cl-a$ ) when the whole data base was used, indicating that the relevant scale is interannual. Nevertheless, because this relationship changed between cruises, another type of relation can be found at seasonal and intraseasonal scales.

It is concluded that in general mixed water columns with high light availability had higher biomasses and a predominance of the larger phytoplankton sizes. On the contrary, stratified water columns with low light availability showed lower biomasses with predominance of the small phytoplankton sizes. The lowest  $H'_{\text{tamaños}}$  values were found in those places with both the maximum and minimum biomasses, determined by the predominance of the largest or smallest size fraction. In the different locations examined, high biomass and high size diversity respond to intermediate values of the different environmental variables examined. This is consistent with the IDH, although the governing environmental variables changed from place to place.

## INTRODUCCIÓN

El estudio de las comunidades de microalgas puede ser enfocado desde una perspectiva alométrica utilizando la estructura de tamaños del fitoplancton. La alometría se refiere a cualquier variación tamaño dependiente en la forma o el metabolismo orgánico (Huxley, 1932; Gould, 1966; Reiss, 1989 todos *fide* Niklas, 1994). Se basa en el supuesto que el tamaño *per se* influye en la forma y función de los organismos, teniendo como idea central la similaridad física, geométrica y funcional que describen los cambios esperados de alguna variable con el tamaño del cuerpo (Fenchel, 1974; Banse, 1976; Geider *y col.*, 1986; LaBarbera, 1989; Chisholm, 1992). De acuerdo a la teoría alométrica, algunas de las características de los organismos fitoplanctónicos como respiración y crecimiento, que escalan con el tamaño del cuerpo, están relacionadas inversamente al tamaño celular, especialmente en condiciones óptimas de crecimiento (Banse, 1976; Williams, 1964; Eppley y Sloan, 1966 *fide* Malone, 1980). Así, procesos fisiológicos y ecológicos como la cosecha de luz y adquisición nutrientes están influidos por la relación superficie/ volumen de una unidad de biomasa (Lewis, 1976).

La alometría puede tomar dos enfoques diferentes, aquel relacionado a la evolución del tamaño de las especies y aquel relativo a los cambios en la estructura de tamaños de una comunidad al nivel ecosistémico como consecuencia de cambios ambientales que provocan restricciones fisiológicas debido al tamaño de los organismos. Ya que en esta tesis se quiere conocer la estructura de los ensambles o comunidades fitoplanctónicas y

cuales son los factores ambientales abióticos que la regulan, se utilizará el enfoque al nivel ecosistémico. Al separar al fitoplancton por tamaño, es decir, por su rol funcional en el ecosistema junto con utilizar la hipótesis de perturbaciones intermedias para explicar la relación ambiente- estructura de tamaños del fitoplancton se establecerá también un puente con la teoría comunitaria

El tamaño de las células fitoplanctónicas medido como biomasa varía entre cinco y seis órdenes de magnitud  $2 - 2 \times 10^5 \text{ pg C cel}^{-1}$  y el espectro de tamaños del fitoplancton se encuentra en el rango de  $15 - 15 \times 10^3 \mu\text{m}^{-3} \text{ cel}^{-1}$  (diámetro esférico promedio aproximado 2 a 300  $\mu\text{m}$ ) y ha sido dividido en una variedad de clases de tamaño (Malone, 1980). Dussart (1965), los agrupó en dos clases; entre 2 y 20  $\mu\text{m}$  como nanofitoplancton y a los organismos mayores a 20  $\mu\text{m}$  y menores a 200  $\mu\text{m}$  como microfitoplancton. Esta clasificación logarítmica es preferida debido a que la abundancia numérica del fitoplancton tiende a disminuir exponencialmente con el tamaño (Sheldon y Parson, 1967; Sheldon, 1972; *fide* Malone, 1980) y a que la mayoría de las especies del fitoplancton cae dentro del rango de 2 a 200  $\mu\text{m}$  (diámetro esférico promedio). Posteriormente, Ciotti *y col.*, (2002) separaron los intervalos en cuatro rangos de tamaños, en picofitoplancton para organismos entre 0,7 a 2,0  $\mu\text{m}$  y ultraplancton para las células de 2,0 a 5,0  $\mu\text{m}$  dejando en el nanofitoplancton a aquellos que miden entre 5,0 y 20  $\mu\text{m}$  y finalmente al microfitoplancton entre 20 y aproximadamente 200  $\mu\text{m}$ . Li y Dickie (2001) y Li (1997; 2002), utilizaron tantas categorías de tamaño, dentro del pico y nanofitoplancton, como lo permitió la medición por citometría de flujo del tamaño de

la célula y cantidad de clorofila contenida en su interior. En base a estos antecedentes y para facilitar el muestreo, en esta tesis se usó una categorización intermedia a las ya citadas, con tres clases de tamaño: clase pequeña  $<11 \mu\text{m}$ , la cual contiene el picofitoplancton, ultraplancton y nanofitoplancton pequeño, una clase de tamaños intermedia entre  $11$  y  $20 \mu\text{m}$ , que contiene al nanofitoplancton grande y una clase grande  $>20 \mu\text{m}$  y menor  $200 \mu\text{m}$  que comprende al microfitoplancton.

Antecedentes de abundancia de fitoplancton (concentración de individuos o clorofila  $a$ ) en función del tamaño, indican que las modas de abundancia se correlacionan con la condición trófica del sistema (Kahru y Leebein, 1991). En sistemas de aguas eutróficas, con concentraciones de clorofila superiores a  $5 \mu\text{g Cl-}a \text{ l}^{-1}$ , son los componentes del microfitoplancton con una moda de abundancia de tamaños de  $10$ -  $40 \mu\text{m}$  los que dominan la biomasa (Yentsch y Phinney, 1989; Montecino, 2001). En cambio, en los sistemas oligotróficos dominan los componentes del picofitoplancton con tamaños entre  $2$ -  $4 \mu\text{m}$  (Malone, 1980; Chisholm, 1992).

Cambios en factores ambientales abióticos afectan de distinta forma al fitoplancton dependiendo del tamaño celular y por lo mismo la respuesta esperada de las comunidades fitoplanctónicas es afectada por su composición de tamaños. En estuarios, la estructura o diversidad de tamaños del fitoplancton y sus dinámicas se encuentran controladas por mecanismos del tipo ascendente, como son: turbulencia, profundidad de la capa de mezcla e intrusión de aguas menos salinas al sistema (Sin y Wetzel, 2002), los

cuales cambian la disponibilidad de nutrientes (nitrógeno, fósforo y sílice) y luz (Montagnes y Franklin, 2001).

La turbulencia aumenta, generalmente, la disponibilidad de nutrientes inorgánicos para el fitoplancton al permitir la entrada de aguas profundas a la zona eufótica; remueve la microzona de agotamiento de nutrientes alrededor de la célula aumentando el gradiente de nutrientes y la tasa de incorporación de estos; cambia la posición de las microalgas en la columna de agua, reflatando a las grandes diatomeas que dependen del movimiento del agua para permanecer suspendidas, a diferencia de las formas flageladas que tienen la habilidad potencial de evitar la sedimentación. Por ello aguas estratificadas se encuentran dominadas por tamaños  $<1 \mu\text{m}$  como cianobacterias o formas flageladas; Además, la turbulencia aumenta la variabilidad en la intensidad de luz promedio, siendo las células grandes mejor adaptadas a fluctuaciones en el clima de luz que las células pequeñas (Bode y Fernández, 1992; Kjørboe, 1993; Gargett y Marra, 2002).

El crecimiento del fitoplancton se encuentra restringido a la zona o capa eufótica, la cual corresponde a la zona entre 0 m y aquella profundidad a la cual penetra el 1% de la luz incidente en la superficie del mar (Kirk, 1994). Una manera de representar la relación entre la zona eufótica y la capa de mezcla es la relación directa  $Z_m / Z_{eu}$  (Riley, 1953; Tilzer, 1990).

Las especies fitoplanctónicas de mayor tamaño obtienen y usan la energía y nutrientes de forma más eficiente que aquellas más pequeña (Brown y Maurer, 1986), de esta forma, cuando la concentración de nutrientes es alta, el fitoplancton de mayor tamaño obtiene mayores tasas de crecimiento (Parson y Takahashi, 1973; Dugdale, 1967; *fide in* Laws, 1975). Por el contrario, las clases de tamaño pequeño presentan ventaja incorporando nutrientes en ambientes oligotróficos (Montecino y Quiroz, 2000; Kjørboe, 1993; Dugdale 1967; 1969 *fide* Malone, 1980).

### **Diversidad de especies, ambiente y diversidad de tamaños**

Una de las teorías que explican la diversidad de especies es la hipótesis de alteraciones intermedias (IDH) (Connell, 1978). Existen muchas definiciones de alteración (*disturbance* en inglés) (van der Maarel, 1993), pero en concreto, hay procesos que determinan remoción de biomasa lo que origina nuevos espacios y por lo tanto, nuevos recursos se hacen disponibles a otros individuos (Grime, 1977) (i.e. luz y nutrientes en el caso del fitoplancton). Estos eventos de fluctuación ambiental relativamente discretos en el tiempo desorganizan el sistema focal, comunidad o estructura de la población y pueden ser percibidos o no como “normales” por el sistema jerárquicamente superior, ya que la alteración se encuentra definida a una escala espacial y temporal relacionada al sistema o sujeto de estudio, como por ejemplo, al tamaño de los organismos o al tiempo reproductivo (White y Pickett, 1985). Si se considera un sistema en una escala jerárquica pequeña, fluctuaciones ambientales de corto tiempo,



baja frecuencia o intensidad pueden resultar incontrolables para esta escala de observación (O'Neill y *col.*, 1986). Ejemplo de esto es el impacto del viento sobre la extensión de la capa de mezcla que aumenta el periodo en el cual las células se encuentran en la zona limitada por luz, disminuyendo la tasa específica de fotosíntesis y la tasa de fijación de carbono, lo que conduce a la muerte de estas poblaciones o altera la composición de las asociaciones (Reynolds, 1997).

La hipótesis de las alteraciones intermedias predice tres relaciones: La riqueza y diversidad de especies debería ser máxima a i) intensidades intermedias de alteración, ii) frecuencias intermedias de alteración y iii) después de un período de tiempo después de la última y más grande alteración. Este tipo de respuestas de la riqueza o diversidad, son unimodales respecto de la magnitud de la perturbación o del tiempo transcurrido desde que se presentó la perturbación (Begon y *col.*, 1988; Sommer, 1995).

Es posible relacionar el tipo de estrategia adoptada por especies fitoplanctónicas durante las diferentes fases de las sucesiones ecológicas después de una alteración con el tamaño celular. Cuando la frecuencia o intensidad de la alteración es alta en comparación al tiempo generacional de los organismos, dominaran las especies r estrategias (Sommer, 1981) o competidoras C (Reynolds, 1997), las cuales son de estrategia invasora y caracterizadas biológicamente por su pequeño tamaño celular, rápida nutrición, absorción, asimilación, replicación y mortalidad, que pueden establecer poblaciones más rápidamente entre alteraciones. Cuando la alteración ocurre a muy baja frecuencia, prevalecen los organismos k estrategias (Sommer, 1981) o especies tolerantes

al estrés S (Reynolds, 1997), las cuales generalmente son grandes o forman colonias, crecen relativamente lento y son capaces de regular la flotabilidad. En ambas situaciones la diversidad permanece baja. Cuando la frecuencia o intensidad de la alteración se encuentra en un nivel intermedio aumentaría la diversidad (específica y de tamaños) y podrían coexistir las especies r y k estrategias (Lindenschmidt y Chorus, 1998).

El concepto de diversidad específica es un tema central en ecología comunitaria y comprende la noción de riqueza, es decir, el número de diferentes tipos de organismos y la noción de igualdad (evenness), que indica la importancia relativa (por ejemplo, en abundancia) de los distintos tipos de organismos (Pielou, 1975; *fide* Li, 1997). La diversidad, por lo tanto, es una expresión de la organización o estructura de una comunidad; es una propiedad colectiva revelada a un alto nivel de organización (la comunidad) pero no a niveles jerárquicos inferiores (poblaciones e individuos). Usualmente se mide diversidad para juzgar su relación con otras propiedades de la comunidad o con condiciones ambientales tales como estabilidad ambiental, predictibilidad ambiental y productividad (Li, 1997).

Existe una regla general para la relación entre el tamaño del cuerpo y diversidad de especies que involucra cambios en el balance entre las tasas de especiación y extinción como una función del tamaño del cuerpo, modulado por como las especies perciben la disponibilidad de recursos en los diferentes tamaños (Brown, 1995; Godfray y Lawton, 2001). La diversidad biológica, el tamaño poblacional y el tamaño del cuerpo son interdependientes, pero hay poco consenso en las causas de estas relaciones. Sin

embargo, Siemann *y col.*, (1996) afirman que: “La diversidad global basada en las especies actualmente descrita es una función unimodal del tamaño del cuerpo”, al encontrar una relación entre riqueza de especies (S) y número de individuos (I) dentro de las clases de tamaño  $S = I^{0.5}$ . Aunque esta relación no es dependiente del tamaño del cuerpo, observaron una relación unimodal de la riqueza de especies con relación al biovolumen. La misma relación fue encontrada entre el número de individuos y biovolumen. Mediante análisis discriminante Bode y Fernández (1992), encontraron el mismo patrón estacional de distribución de tamaños de partículas que para grupos de especies.

La noción de diversidad puede ser aplicada a cualquier cosa que pueda asignarse en categorías (Margalef 1968; *fide* Li 1997), y su importancia se puede valorar por otras mediciones que no sean contar individuos, por lo tanto, se puede estimar diversidad utilizando pigmentos fotosintéticos (Margalef, 1967), tamaño celular (Parsons, 1969; Ruiz, 1994) o biomasa (Luriè y Wagensberg, 1983 *fide* Li, 1997).

El estudio de la diversidad planctónica y los factores y causas que la modulan, es difícil de realizar desde una perspectiva evolutiva en un ambiente tridimensional, de gran escala espacial, donde el tamaño de los organismos es pequeño y las especies son numerosas y difíciles de identificar (Peters, 1983; Rodríguez, 1994). Dado que existen relaciones tamaño- dependientes en los procesos fisiológicos que determinan los tamaños poblacionales y abundancias relativas (Banse, 1976; Montecino y Quiroz, 2000) y que hay una relación entre diversidad de especies y tamaño del cuerpo (Siemann

y col., 1996), se puede utilizar la estructura de tamaño del fitoplancton para describir los cambios de estas comunidades (Fenchel, 1974; Brown y Maurer, 1986; Bode y Fernández, 1992; Rodríguez, 1994; Brown, 1995; Montecino, 2001) mediante índices de diversidad del tamaños *i.e.*  $H'_{\text{tamaños}}$ .

Es posible utilizar la hipótesis de alteraciones intermedias propuesta para explicar la diversidad y riqueza de especies Connell (1978) para relacionar la diversidad de tamaños del fitoplancton o la biomasa total con alteraciones ambientales de diferentes intensidades, considerando que el tipo de estrategia utilizado por las microalgas en respuesta a una alteración ambiental se relaciona con su tamaño corporal. Por lo tanto, se espera encontrar una relación unimodal entre la diversidad de tamaños del fitoplancton y la biomasa, con baja diversidad de tamaños cuando se cuantifique biomasa alta y dominen las clases de tamaño grandes y también cuando la biomasa sea baja y dominen las clases de tamaño pequeñas. A biomásas intermedias, se espera encontrar mayor diversidad de tamaños de microalgas coexistiendo (Fig. 1 a). Un resultado similar, es esperado para la diversidad de tamaños y las alteraciones ambientales definidas de acuerdo a sus rangos de variabilidad (Fig. 1 b). Relacionando ambas curvas, las respuestas esperadas entre biomasa y niveles de factores ambientales pueden tomar la forma unimodal (curva convexa) o bimodal (curva cóncava) (Fig. 1 c). Según la teoría, la relación entre la biomasa y las variables ambientales abióticas sería lineal. Sin embargo, de acuerdo a la definición de Grime (1977) y a la relación tamaño- densidad del fitoplancton lo más probable es la relación unimodal.

En cuanto a biomasa y distribución de tamaños corporales del fitoplancton, la teoría predice que en zonas en las cuales los nutrientes son abundantes, en especial los del tipo silicatos, la columna de agua es turbulenta o parcialmente mezclada, predominan las células grandes (microfitoplancton, diatomeas) en biomasa abundante. En cambio, en aguas verticalmente estratificadas y oligotróficas o columnas de agua profundas, completamente mezcladas y donde la luz es limitante, predominan las células pequeñas, es decir, pico y nanofitoplancton (por ejemplo, fitoflagelados), pero en biomasa bajas (Kjørbe, 1993; Montecino y Quiroz, 2000). Sobre la base de la información teórica y empírica se plantea el modelo conceptual (Fig. 2) de la regulación de la biomasa y de la estructura de tamaños del fitoplancton, a escala comunitaria, por cambios en los valores de factores ambientales abióticos y algunas condiciones climáticas y antropogénicas que modificarían a estos factores.

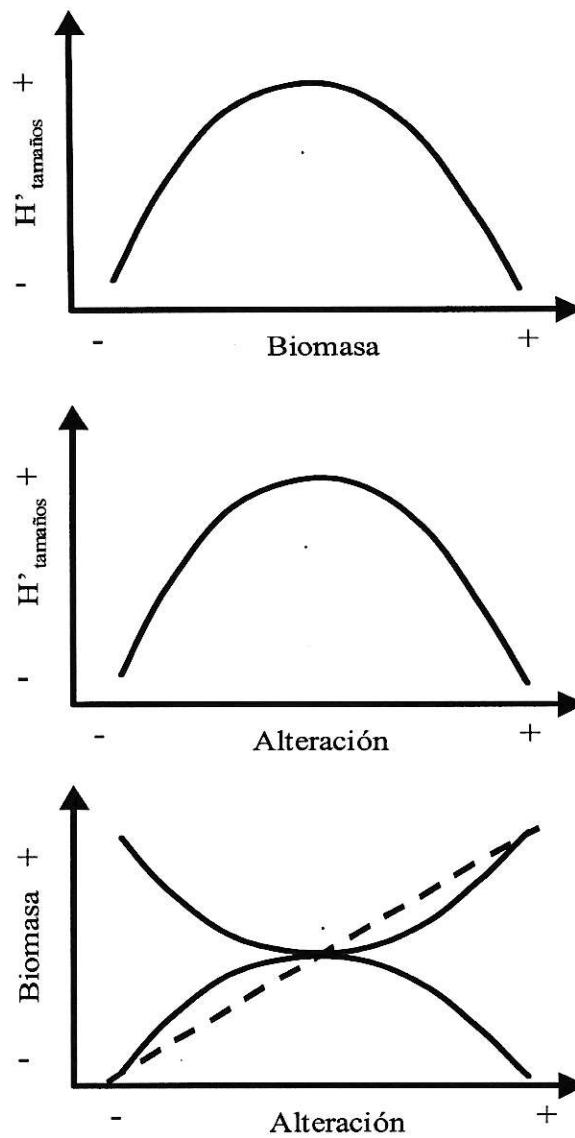


Figura 1: Relaciones esperadas para a) diversidad de tamaños ( $H'_{\text{tamaños}}$ ) y la biomasa (Log Cl- a), b)  $H'_{\text{tamaños}}$  y cambios en los niveles de factores abióticos (alteraciones), c) biomasa y alteraciones, curvas dadas por las relaciones de la combinación de a y b, además de la relación lineal de acuerdo a la teoría donde existirían bajas biomasa con poca luz, mezcla y concentración de nutrientes, mientras que habría altas biomasa a altas intensidades de luz, mezcla y concentración de nutrientes. La curva unimodal corresponde a lo establecido por Grime (1977).

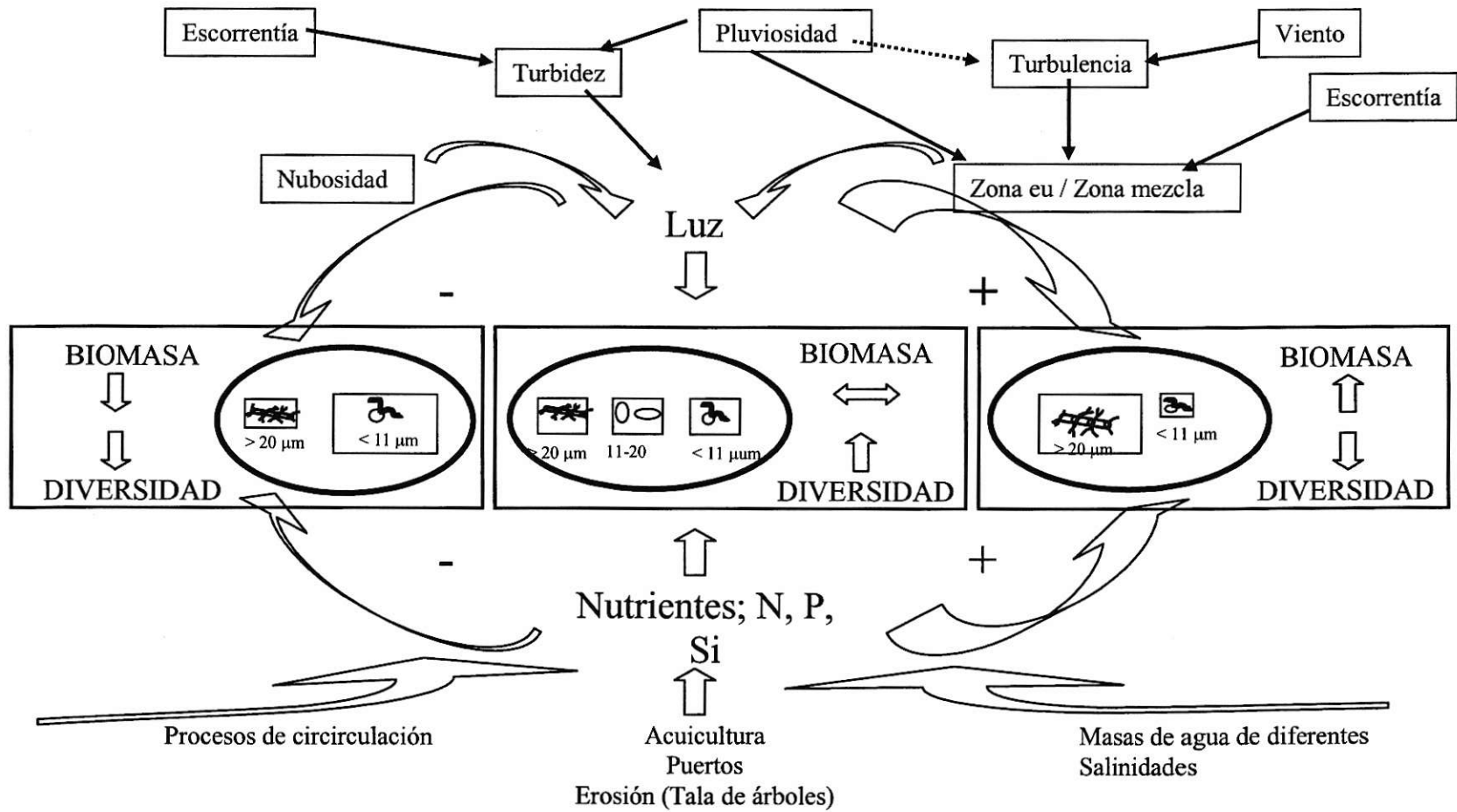


Figura 2: Modelo conceptual de la regulación de la biomasa y de la estructura de tamaños del fitoplancton, a escala comunitaria, por cambios en los valores de factores ambientales abióticos y algunas condiciones climáticas y antropogénicas que modificarían a estos factores en la región de fiordos y canales del sur de Chile.



## Hipótesis

1.- La diversidad de tamaños del fitoplancton, se relaciona de forma unimodal con la biomasa (clorofila *a*). A máximas y mínimas biomásas la diversidad de tamaños es baja y a biomásas intermedias la diversidad de tamaños es alta.

2.- La abundancia de la biomasa (clorofila *a*) del fitoplancton se relaciona de forma unimodal con la estabilidad de la columna de agua, la concentración de nutrientes, la disponibilidad de luz y la temperatura.

3.- La diversidad de tamaños del fitoplancton depende de la estabilidad de la columna de agua, la disponibilidad de nutrientes y luz y de la temperatura, de acuerdo con la hipótesis de alteraciones intermedias.

## OBJETIVOS

General:

Analizar los cambios en la diversidad de tamaños del fitoplancton con la cantidad de biomasa y alteraciones abióticas dadas por cambios en los niveles de estabilidad en la columna de agua, nutrientes, luz y temperatura en el sistema de fiordos y canales australes.



Específicos:

- 1.- Describir la variabilidad temporal y espacial de la biomasa del fitoplancton del área de estudio.
- 2.- Describir la relación entre biomasa fraccionada por tamaños y biomasa total del fitoplancton.
- 3.- Describir la variabilidad temporal de la diversidad de tamaños del fitoplancton.
- 4.- Describir la variabilidad espacial de la diversidad de tamaños del fitoplancton:
  - 4.1.- En la columna de agua.
  - 4.2.- Entre estaciones de muestreo con diferentes características geográficas de acuerdo con una mayor o menor influencia terrestre y de agua dulce.
- 5.- Poner a prueba que la relación entre la biomasa ( $Cl-a$ ) y la diversidad de tamaños del fitoplancton es unimodal.

6.- Describir la relación entre:

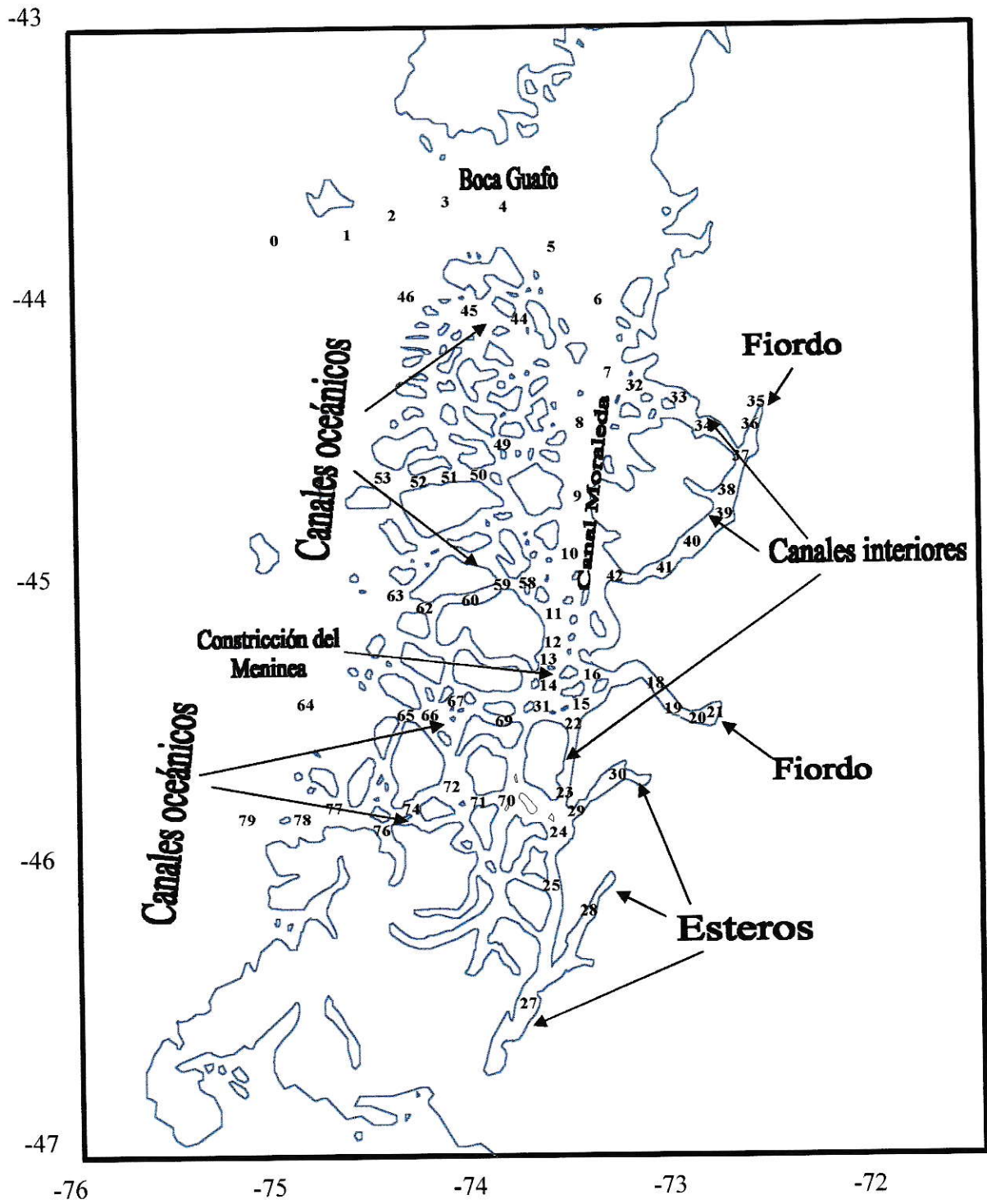
6.1.- La biomasa ( $Cl-a$ ) sin fraccionar con variables ambientales (estabilidad de la columna de agua, concentración de nutrientes, disponibilidad de luz y temperatura).

6.2.- La diversidad de tamaños ( $H'_{\text{tamaños}}$ ) del fitoplancton con variables ambientales (estabilidad de la columna de agua, concentración de nutrientes, disponibilidad de luz y temperatura).

## MATERIALES Y METODOS

Las muestras utilizadas en este estudio provienen de un sistema de fiordos y canales de la región de Aysén (41°- 56° S), caracterizado por presentar baja estabilidad y alta heterogeneidad ambiental espacial y temporal (Silva *y col.*, 1998a, Guzmán y Silva, 2002). Esta zona se compone de fiordos, esteros y canales que conectan aguas de baja salinidad con aguas oceánicas, constituyéndose así microclimas o microcuencas con diferentes características físico- químicas (Fig. 3). El ingreso de aguas terrestres aportan nutrientes en cantidades variables (Silva *y col.*, 1997), a la vez que disminuyen la salinidad, contribuyendo también el derretimiento de los ventisqueros lo que aumenta la estratificación de la columna de agua (Pickard, 1971, Dávila y Figueroa, 2000) y originan las condiciones para la acumulación de fitoplancton (clorofila *a*) superficial. Además, el progresivo aumento de las actividades de acuicultura (Avaria *y col.*, 1997; Soto, 2001; Montecino *y col.*, en prep.) junto a la presencia de algunas zonas urbanas e industriales, pueden aportar descargas adicionales de nutrientes en algunas áreas específicas, lo que aumentaría la heterogeneidad espacial ya existente. Esto permite encontrar alta variabilidad en biomasa fitoplanctónica y por lo tanto, alta variabilidad en la estructura de tamaños del fitoplancton.

Figura 3: Estaciones de muestreo durante los cruces oceanográficos CIMAR 7-1, 7-2 y 8 en la zona de fiordos y canales australes.



Se tomaron datos biológicos, físicos y químicos durante tres cruceros oceanográficos; CIMAR 7-1 (julio 2001), CIMAR 7-2 (noviembre 2001) y CIMAR 8-2 (noviembre 2002). Estos cruceros se realizaron a bordo del buque Vidal Gormaz organizado por el Comité Oceanográfico Nacional (CONA). Durante el crucero CIMAR 7-1 se seleccionaron 41 estaciones ubicadas desde boca Guafo hacia el canal Moraleda y en la cabeza, cuerpo y boca de los fiordos; Ventisquero y Aysén, estero Quitralco, Estero Cupquelán y estero Elefantes, así como en canales; Jacaf, Puyuguapi y Costa. Durante el crucero CIMAR 7 de primavera se repitieron las mismas estaciones. En el crucero CIMAR 8-2 se realizaron muestreos en 29 estaciones comprendiendo Boca Guafo, canal Moraleda y los canales más oceánicos del área; Tuamapu, Leuceyec, Pérez Norte, King, Ninualac, Darwin, Pulluche y la Bahía Anna Pink (Figura 3, anexo 1).

En cada estación las muestras de agua fueron obtenidas en tres ó cinco profundidades mediante botellas Niskin (3 L) dispuestas en una roseta desde 0 metros hasta la mayor profundidad de  $Z_{eu}$  o  $Z_m$ , la cuál fue de 50 metros como máximo. Para cada profundidad 250 a 500 ml de cada muestra de agua conteniendo el fitoplancton, fue fraccionada en dos tamaños (menor de 20  $\mu\text{m}$  y menor de 11  $\mu\text{m}$ ) utilizando una red de 20  $\mu\text{m}$  y un filtro Nucleopore® de 11  $\mu\text{m}$  respectivamente, sobre un filtro de fibra de vidrio de 0,7  $\mu\text{m}$  de tamaño de poro para retener la muestra correspondiente. Volúmenes de 250 a 500 ml de la muestra se filtraron solamente por el filtro de 0,7  $\mu\text{m}$  para obtener la biomasa total del fitoplancton medida como clorofila *a* (Cl-*a*). Tanto las muestras sin fraccionar como las distintas fracciones de tamaño se obtuvieron por duplicado. Los filtros se

mantuvieron a  $-70^{\circ}\text{C}$  en un contenedor de nitrógeno líquido (DEWAR), hasta que se llevaron a cabo las mediciones de *Chl-a* en laboratorio utilizando el método fluorimétrico. En las extracciones de *Chl-a* se utilizó acetona al 90% y posteriormente se cuantificaron en un Fluorómetro Turner Design 10AU 005 CE previamente calibrado con *Chl-a* de SIGMA. La concentración de *Chl-a* utilizada como indicador de biomasa se calcula en  $\text{mg m}^{-3}$  de acuerdo a Parson y col. (1991) y Jeffrey y col. (1997). La fracción grande, es decir de microfitoplancton ( $20\text{-}200\ \mu\text{m}$ ), se obtuvo mediante la diferencia entre la fracción total sin fraccionar y la fracción menor de  $20\ \mu\text{m}$ . La fracción pequeña o de nanofitoplancton pequeño y picofitoplancton (menor a  $11\ \mu\text{m}$ ) se obtuvo por medición directa del filtro de  $0,7\ \mu\text{m}$  previo paso por filtro de  $11\ \mu\text{m}$  de diámetro (Fig. 4). La fracción intermedia ( $11\ \text{a}\ 20\ \mu\text{m}$ ) correspondiente a nanofitoplancton grande, se obtuvo mediante la diferencia entre las fracciones mayores a  $20\ \mu\text{m}$  y menores de  $11\ \mu\text{m}$ .

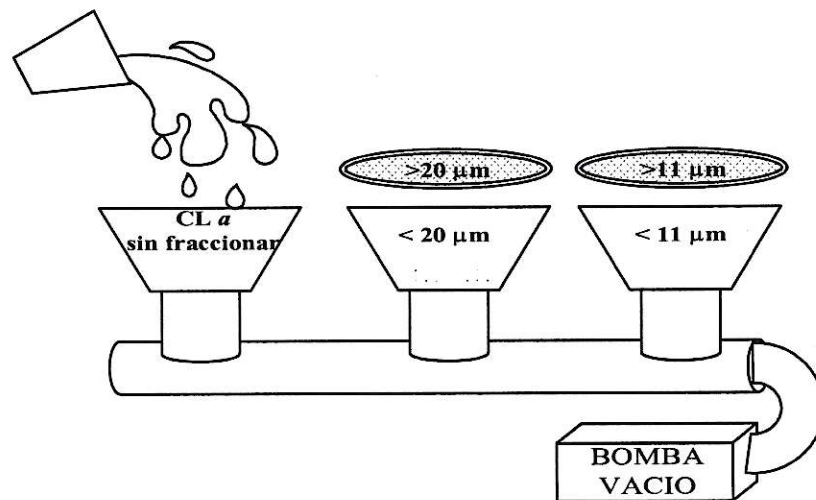


Figura 4: Metodología de separación del fitoplancton en categorías de tamaño mediante filtración.

Para caracterizar la variabilidad temporal de la biomasa fitoplanctónica sin fraccionar, se compararon las concentraciones de *Cl-a* entre cruceros mediante ANOVA no paramétrico Kruskal- Wallis, las diferencias en las distribuciones de la biomasa se analizaron con la prueba de Kolmogorov- Smirnov (Sokal y Rohlf, 1981). Para analizar la variabilidad temporal de la estructura de tamaños, se realizó un ANOVA anidado para la proporción de biomasa representada por cada fracción en cada crucero. La relación entre la biomasa de cada fracción de tamaño con la biomasa total se determinó mediante el coeficiente de correlación de Pearson.

Para caracterizar la variabilidad espacial de la biomasa fitoplanctónica sin fraccionar se realizó una representación gráfica de esta mediante el programa de exploración Surfer 8. Para ello se utilizó la *Cl-a* integrada hasta 10 metros de profundidad, que corresponde al mínimo de la zona eufótica, la cual nunca fue menor a esta profundidad. Mediante un ANOVA no paramétrico Kruskal-Wallis se compararon las biomazas, tanto integradas hasta 10 metros como de todos los valores absolutos no integrados de toda la base de datos, de tres grandes áreas con diferentes características geográficas generales; 1) zona de fiordos y canales interiores, 2) Boca del Guafo y canal Moraleda y 3) canales oceánicos (anexo 2). También se agruparon lugares geográficos con características específicas relacionadas con la influencia terrestre, es decir, cabeza de fiordo, cabeza de estero, entrada a laguna San Rafael, cuerpo de fiordo, boca de fiordo, boca de estero, canales oceánicos, canales interiores (ceranos al continente), constricción del Meninea, canal Moraleda y estaciones oceánicas (Fig. 3, anexo 2).

La diversidad de tamaños ( $H'_{\text{tamaños}}$ ) se estimó con el índice de diversidad Shannon y Weaver (1963) adaptado a diversidad de tamaños del fitoplancton. La biomasa medida como Cl-*a* se usó como un indicador de abundancia:

$$H'_{\text{tamaños}} = -\sum_{i=1}^s p_i \ln p_i,$$

Donde:

$H'_{\text{tamaños}}$  = índice de diversidad de tamaños del fitoplancton y representa una medida de la incertidumbre asociada a la determinación de la clase de tamaño a la que pertenece una muestra de biomasa de fitoplancton seleccionada al azar.

$s$  = total de fracciones de tamaño obtenidas de una muestra de agua filtrada.

$p_i$  = proporción de biomasa de la clase de tamaño  $i$  en una muestra de agua filtrada.

Para caracterizar la variabilidad temporal de la  $H'_{\text{tamaños}}$  se realizó ANOVA no paramétrico Kruskal- Wallis y prueba de Kolmogorov- Smirnov.

La variabilidad espacial vertical de la  $H'_{\text{tamaños}}$ , es decir, en la columna de agua, se analizó mediante ANOVA y para la variabilidad espacial horizontal se hizo la misma representación gráfica utilizada para la variabilidad espacial de la biomasa y con los



valores promedios en 10 metros. Esta profundidad fue escogida para comparar la  $H'$  tamaños con la biomasa integrada a esta misma profundidad de acuerdo a resultados previos (Pizarro, comunicación Personal). Además, se realizó un ANOVA de un factor para comparar los valores promedio hasta 10 metros de las tres grandes áreas geográficas y un análisis a posteriori de Tukey para número de muestras desiguales. Para comparar la diversidad de tamaños del fitoplancton de toda la base de datos entre las tres grandes áreas geográficas se realizó ANOVA no paramétrico Kruskal- Wallis.

Para caracterizar la  $H'$  tamaños por lugares geográficos con características específicas, se realizó un análisis de la varianza de un factor y el análisis a posteriori LSD.

Para cada estación se cuenta con información de las condiciones oceanográficas físicas del agua de mar de temperatura, salinidad y densidad, medidos mediante un CTD (Conductivity, temperature, density) BIRD-25 facilitada por el Comité Oceanográfico Nacional CONA con la colaboración del Servicio Hidrográfico y Oceanográfico de la Armada (SHOA). Estos datos permitieron estimar:

1.- La estabilidad de la columna de agua utilizando el índice Brunt Väisälä:

$$N = (g * d_2 - d_1) / (Z_2 - Z_1)^{1/2}$$

Donde, N es la frecuencia de oscilación que resulta cuando la pycnoclina es

desplazada retornando luego a su posición de descanso;  $g$  es la aceleración gravitacional (aproximadamente  $10 \text{ m s}^{-2}$ );  $d$  es la densidad del agua (aproximadamente  $1000 \text{ Kg m}^{-3}$ ) y  $Z$  es la profundidad (Mann y Lazier, 1991). Valores positivos del índice de Brunt Väisälä indican una columna de agua estable, es decir, estratificada y valores negativos del índice se relacionan con columnas de agua bien mezcladas.

2.- La profundidad de la capa de mezcla ( $Z_m$ ), utilizando la profundidad de la pycnoclina y como criterio una diferencia de 0,01 psu como límite para tener una columna de agua bien mezclada. Esto se debe a que los criterios de diferencias de temperatura utilizados para otras zonas no aplican a la región de fiordos y canales australes debido a que columnas de agua homotermas pueden no ser homogéneas en la densidad del agua ya que en la zona existen bruscos cambios de salinidad como consecuencia del aporte fluvial terrígeno, precipitaciones y deshielo de ventisqueros (Guzmán y Silva, 2002).

Cuando las condiciones climáticas y horarias lo permitieron, se realizaron mediciones de luz mediante un espectrorradiómetro perfilador multicanales Satlantic OCP-100. Se calculó el coeficiente de extinción media ( $k$ ) a 555 nm del espectro de radiación solar visible (PAR) en la columna de agua y posteriormente se estimó la profundidad de la zona eufótica ( $Z_{eu}$ ) correspondiente a la profundidad a la que llega el 1% de la PAR a 555 nm, incidente en la superficie del mar. Una columna de agua en que la zona eufótica alcance menor profundidad que  $Z_m$  constituiría un alto nivel de alteración para el

fitoplancton, ya que este está limitado por luz mientras permanece en la parte más profunda de  $Z_m$ ; donde coincidan las profundidades de  $Z_m$  con  $Z_{eu}$ , se puede definir como un nivel intermedio de alteración, debido a que la intensidad de la luz puede variar con la profundidad, pero siempre se dispone de ella; y aquel lugar donde  $Z_{eu}$  se presente a mayor profundidad que la zona de mezcla la alteración sería mínima, dependiendo de la homogeneidad y la cantidad de luz disponible en la columna de agua en la capa de mezcla. Por lo tanto, la relación  $Z_m/Z_{eu}$  puede tomar valores iguales a 1 si coinciden las profundidades,  $>1$  si la  $Z_{eu}$  es menor que la  $Z_m$  y  $<1$  si la  $Z_{eu}$  es mayor a  $Z_m$ .

La información sobre concentración de nutrientes nitratos, fosfatos y sílice, fueron proporcionadas por Nelson Silva de la Universidad Católica de Valparaíso para cada estación de muestreo durante los tres cruceros oceanográficos.

Los datos de biomasa fitoplanctónica y de  $H'$ \_{tamaños} del fitoplancton se analizaron para cada crucero en forma independiente y de todos los cruceros juntos utilizando el coeficiente de correlación de Pearson previa normalización de los datos con logaritmo. Para poner a prueba la primera hipótesis de máximas  $H'$ \_{tamaños} del fitoplancton a biomasa intermedias, se analizaron los datos de los tres cruceros primero separadamente y luego juntos mediante regresión cuántica con una adecuación cuadrática para los percentiles 10 al 95. La regresión cuántica es una extensión de la clásica regresión que utiliza los mínimos cuadrados, la cual busca la mejor línea de adecuación para el promedio de la variable dependiente como una función de la variable independiente, en cambio, la regresión cuántica predice el cuantil (percentil)

condicional de una variable dependiente con respecto a una variable independiente. Este método fue descrito por Koener y Basett (1978), siendo aplicada durante 20 años por econométristas y recientemente a datos ecológicos (Scharf *y col.*, 1998; Cade *y col.*, 1999). El análisis se realizó utilizando el “quantreg” library del software R de análisis estadísticos, el cual se distribuye gratuitamente en <http://www.R-project.org/> (Cade *y col.*, 1999; Knight y Ackerly, 2002). También se utilizó este método de análisis de tendencias para someter a prueba la segunda hipótesis, sobre la existencia de una relación unimodal entre la biomasa de fitoplancton y las variables y para la tercera hipótesis de máximas  $H'$ <sub>tamaños</sub> del fitoplancton a niveles intermedios de variables ambientales. Para descartar una mejor adecuación de los datos a líneas monótonas crecientes o decrecientes, se analizaron los coeficientes de determinación respectivos mediante el software Table Curve 2D.

## RESULTADOS

### 1.1- Caracterización de la variabilidad de la biomasa fitoplanctónica sin fraccionar.

#### a) Variabilidad temporal:

La clorofila *a* varió significativamente entre cruceros aumentando en un orden de magnitud en cada fecha sucesiva (Fig. 5, Tabla 1). Durante los tres cruceros realizados, la biomasa máxima (Cl-*a*) alcanzada fue de un orden de magnitud mayor que en el crucero siguiente, por lo que la diferencia entre el invierno del 2001 y primavera del 2002 fue de dos órdenes de magnitud (Tabla 2). Sin embargo, los máximos fueron casos excepcionales y el 60 % de los datos se encontró bajo 0,08 mg Cl-*a* m<sup>-3</sup> en el invierno del 2001, bajo 0,25 mg Cl-*a* m<sup>-3</sup> en primavera del 2001 y bajo 7,5 mg Cl-*a* m<sup>-3</sup> en primavera del 2002, subiendo un orden de magnitud en cada fecha, además, las distribuciones de frecuencia de la Cl-*a* fueron significativamente diferentes entre cruceros (prueba de Kolmogorov- Smirnov) (Fig. 6, Tabla 3). El gráfico de la Fig. 6 muestra escalas y número de intervalos diferentes, por razones de representación gráfica, al análisis estadístico que utilizó 20 intervalos con un máximo de 48,5.

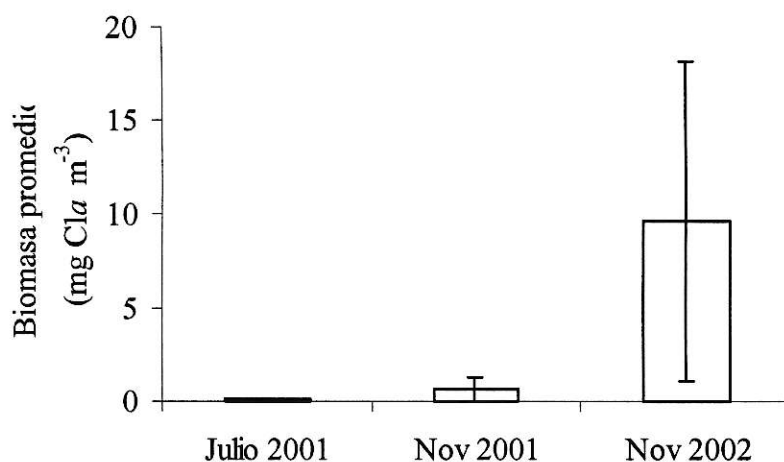


Figura 5: Variación estacional e interanual de la biomasa fitoplanctónica promedio de los cruceros CIMAR 7-1, 7-2 y 8-2. Kruskal- Wallis H (2, N=365) = 288,0530,  $p < 0,001$ .

TABLA 1: Comparación de la biomasa (mg Cl-a m<sup>-3</sup>) fitoplanctónica promedio entre cruceros.

CRUCERO	N	ANOVA no paramétrico Kruskal- Wallis		
		CIMAR 7-1 Julio 2001	CIMAR 7-2 Noviembre 2001	CIMAR 8-2 Noviembre 2002
CIMAR 7-1	118		H= 139,5167 N= 139 $p < 0,001$	H= 167,6046 N= 225 $p < 0,001$
CIMAR 7-2	140			H= 164,9015 N= 247 $p < 0,001$
CIMAR 8-2	107			

TABLA 2: Descripción de la variabilidad temporal de la biomasa en los fiordos y canales australes.

CRUCERO	AÑO	N	Biomasa máx. (mg Cl- a m <sup>-3</sup> )	Biomasa min. (mg Cl- a m <sup>-3</sup> )	Biomasa promedio (mg Cl- a m <sup>-3</sup> )	Desv. Est. biomasa
CIMAR 7 -1	2001	118	0,4	0,01	0,095	0,058
CIMAR 7 -2	2001	140	4,44	0,02	0,634	0,672
CIMAR 8 -2	2002	107	48,47	0,62	9,631	8,524

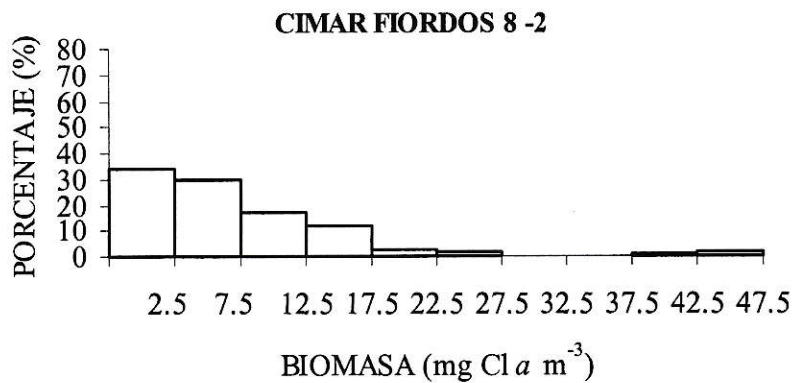
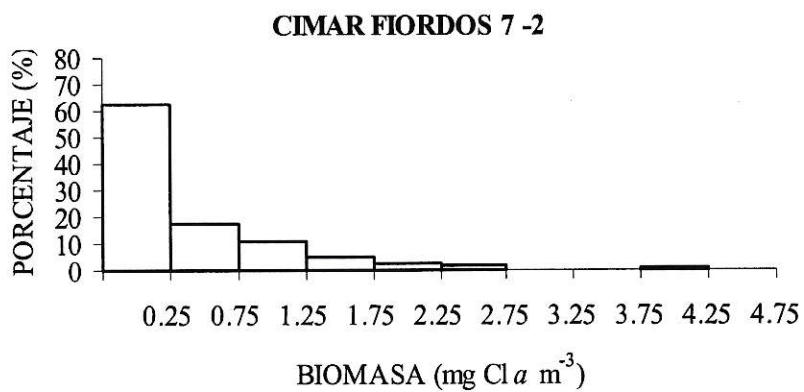
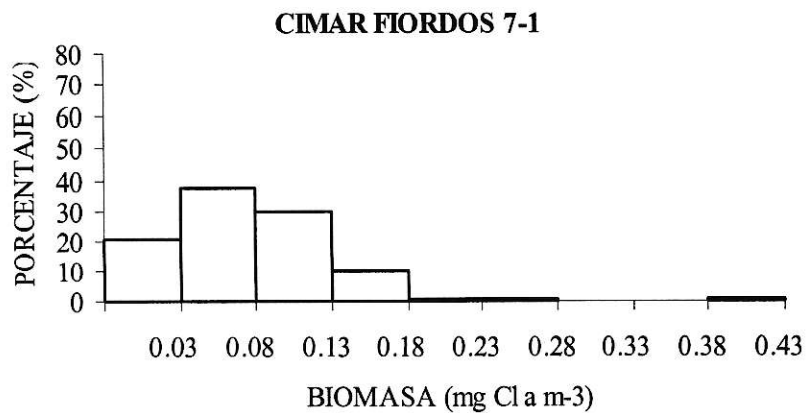


Figura 6: Distribución de frecuencias de la biomasa fitoplanctónica sin fraccionar de los fiordos australes. a) Julio del 2001; b) noviembre del 2001; c) noviembre del 2002.



TABLA 3: Características de la distribución de la biomasa fitoplanctónica de los fiordos y canales australes.

CRUCERO	Kolmogorov- Smirnov		
	CIMAR 7-1	CIMAR 7-2	CIMAR 8-2
CIMAR 7-1		$D_{max} = 0,004$ $p = 0,001$	$D_{max} = 0,51$ $p = 0,001$
CIMAR 7-2			$D_{max} = 0,846$ $p = 0,001$
CIMAR 8-2			

b) Variabilidad espacial:

Al analizar la biomasa integrada a  $Z_{eu}$  mínima (10m) de las áreas geográficas generales de los fiordos junto a canales interiores, Boca Guafo junto a canal Moraleda y canales oceánicos, se encontraron diferencias significativas de la Cl-*a* integrada en la zona eufótica (10m) (Tabla 4, Fig. 7 a). El valor máximo alcanzado fue de 484,72 mg Cl-*a* m<sup>-2</sup> en la primavera del 2002 en la estación 7 ubicada en el canal Moraleda (Fig. 8) y el mínimo fue de 0,2125 mg Cl-*a* m<sup>-2</sup> en la estación 17 en el cuerpo del fiordo Aysén.

Cuando se analizó toda la base de datos de *Cl-a* sin fraccionar, también se encontraron diferencias significativas entre las tres áreas estudiadas (Tabla 4, Fig. 7 b).

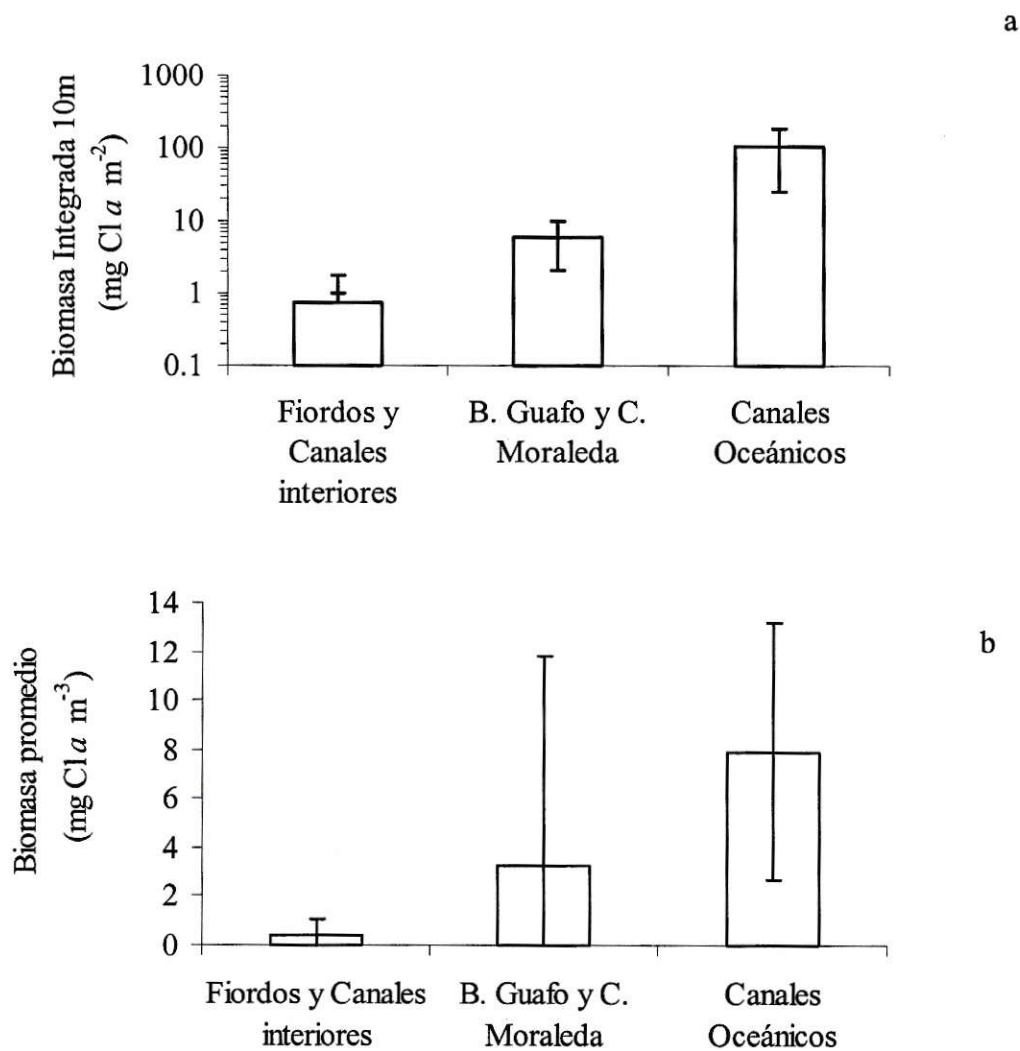


Figura 7: Biomasa fitoplanctónica encontrada en las tres áreas geográficas generales estudiadas. a) Clorofila integrada en la columna de agua hasta la profundidad eufótica mínima (10 metros); b) promedio de biomasa de toda la base de datos de clorofila *a* no fraccionada.

TABLA 4: Comparación de la biomasa fitoplanctónica en las tres áreas geográficas generales estudiadas.

Área geográfica general	N	Cl-a Integrada 10m			N	Toda la base de datos de Cl-a (sin fraccionar)		
		Kruskal-Wallis test: H (2, N= 91) = 66,71 $p < 0,001$				Kruskal-Wallis test: H (2, N= 365) = 166,122 $p < 0,001$		
		1	2	3		1	2	3
1. B. Guafo, C. Moraleda	22		H(1, N= 48) = 20,73 $p < 0,001$	H(1, N= 65) = 32,15 $p < 0,001$	83		H(1, N= 282) = 24,00714 $p < 0,0001$	H(1, N= 207) = 80,81695 $p < 0,0001$
2. Fiordos y canales interiores	26			H(1, N= 69) = 47,57 $p < 0,001$	158			H(1, N= 241) = 154,2998 $p < 0,001$
3. Canales oceánicos	43				124			

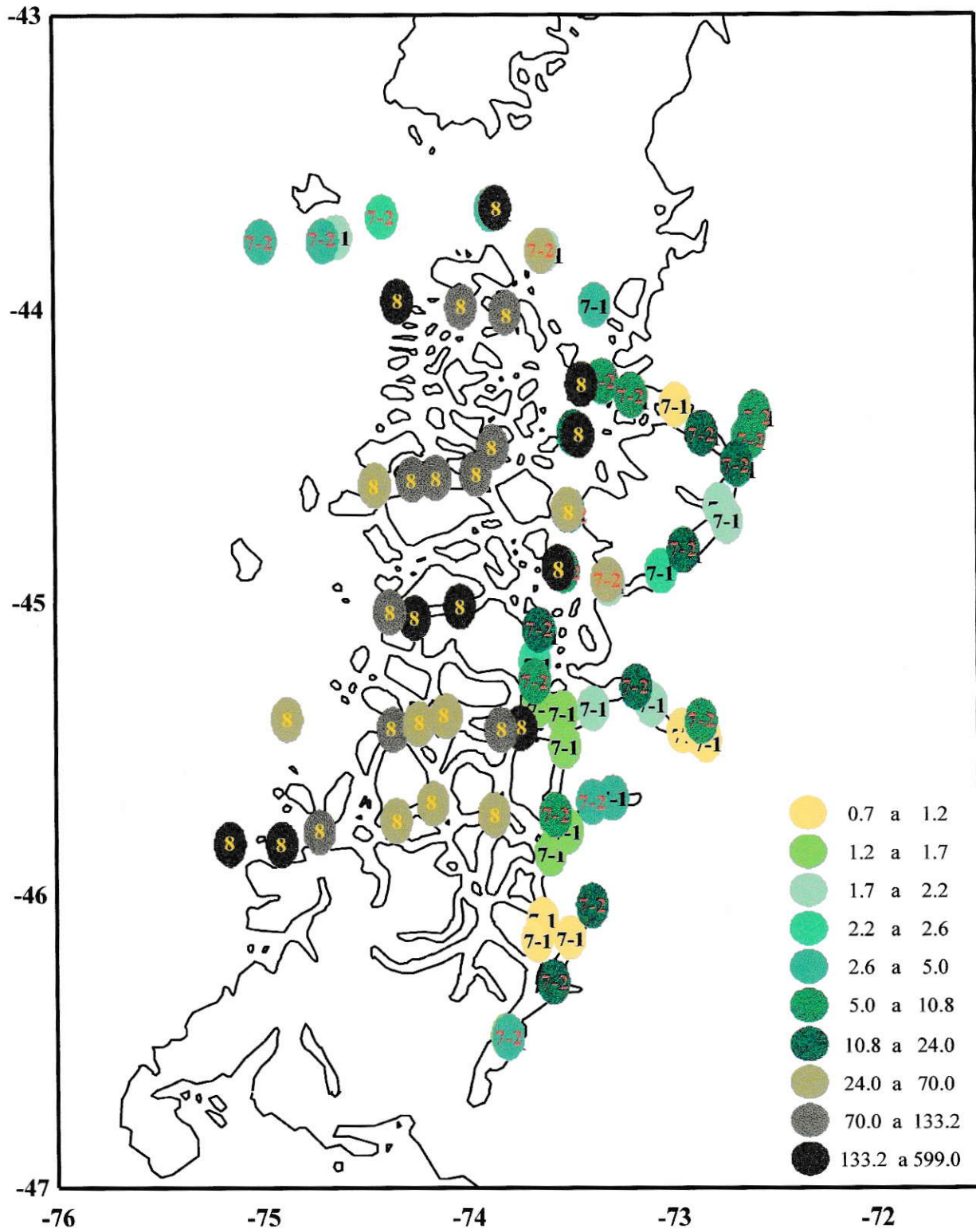
También se encontraron diferencias significativas en la abundancia de Cl-a cuando se separaron los lugares muestreados según características geográficas más específicas relacionadas con la influencia terrestre, es decir, cabeza de fiordo, cabeza de estero, entrada a laguna San Rafael, cuerpo de fiordo, boca de fiordo, boca de estero, canales interiores (ceranos al continente), constricción del Meninea, canal Moraleda, canales oceánicos y estaciones oceánicas, pudiéndose apreciar que las estaciones con menos influencia terrestre como el canal Moraleda y canales oceánicos presentan las mayores

biomasas (Fig. 9, Tabla 5), sin embargo, la biomasa decae en estaciones netamente oceánicas.

TABLA 5: Comparación de la biomasa (mg Cl-a m<sup>-3</sup>) fitoplanctónica entre los diferentes lugares geográficos muestreados.

Lugar	ANOVA no paramétrico Kruskal Wallis											
	N	Oceánica	canal Moraleda	Const. Meninea	canal interior	cabeza fiordo	cuerpo fiordo	boca fiordo	cabeza estero	boca estero	San Rafael	canales oceánicos
oceánicos	77		H= 1,101 N= 136 p= 0,294	H=2,057 N= 94 p= 0,1515	H=1,9589 N= 124 p= 0,1616	H=9,006 N= 95 p= 0,0027	H=21,787 N= 101 p< 0,001	H=0,2875 N= 88 p= 0,5918	H=0,1101 N= 84 p= 0,7401	H=1,4301 N= 93 p= 0,2317	H=3,494 N= 84 p= 0,0616	H=50,97 N= 145 p< 0,001
canal Moraleda	59			H= 3,928 N= 76 p= 0,0475	H= 5,0828 N= 111 p= 0,0242	H= 10,956 N= 77 p= 0,0009	H= 24,027 N= 83 p< 0,001	H= 1,407 N= 70 p= 0,2356	H= 1,3359 N= 66 p= 0,2478	H= 2,805 N= 75 p= 0,094	H= 4,827 N= 66 p= 0,028	H= 26,66 N= 125 p< 0,001
Const. Meninea	17				H= 0,3339 N= 69 p= 0,5633	H= 2,6154 N= 35 p= 0,1058	H= 9,1016 N= 41 p= 0,0026	H= 0,4034 N= 28 p= 0,5253	H= 0,2269 N= 24 p= 0,6338	H= 0,0117 N= 33 p= 0,9139	H= 1,38 N= 24 p= 0,24	H= 39,36 N= 38 p< 0,001
canal interior	52					H= 5,127 N= 70 p= 0,0236	H= 14,777 N= 76 p= 0,0001	H= 0,0029 N= 63 p= 0,9567	H= 0,178 N= 59 p= 0,673	H= 0,1106 N= 68 p= 0,7395	H= 2,2859 N= 59 p= 0,1306	H= 80,479 N= 118 p< 0,001
cabeza fiordo	18						H= 0,471 N= 42 p= 0,4925	H= 3,073 N= 29 p= 0,0796	H= 1,0586 N= 25 p= 0,3035	H= 2,63 N= 34 p= 0,1049	H= 0,344 N= 25 p= 0,628	H= 41,507 N= 84 p< 0,001
cuerpo fiordo	24							H= 7,6839 N= 35 p= 0,0056	H= 2,734 N= 31 p= 0,0982	H= 9,0573 N= 40 p= 0,0026	H= 1,8776 N= 31 p= 0,1706	H= 51,56 N= 90 p< 0,001
boca fiordo	11								H= 0,0185 N= 18 p= 0,8919	H= 0,3512 N= 27 p= 0,5534	H= 2,663 N= 18 p= 0,107	H= 27,311 N= 77 p< 0,001
cabeza estero	7									H= 0,1608 N= 23 p= 0,6884	H= 1,4734 N= 14 p= 0,2248	H= 17,612 N= 18 p< 0,001
boca estero	16										H= 1,143 N= 23 p= 0,2849	H= 36,172 N= 82 p< 0,001
San Rafael	7											H= 18,729 N= 73 p< 0,001

Figura 8: Distribución de la clorofila integrada (mg m<sup>-2</sup>) hasta 10m en cada crucero.



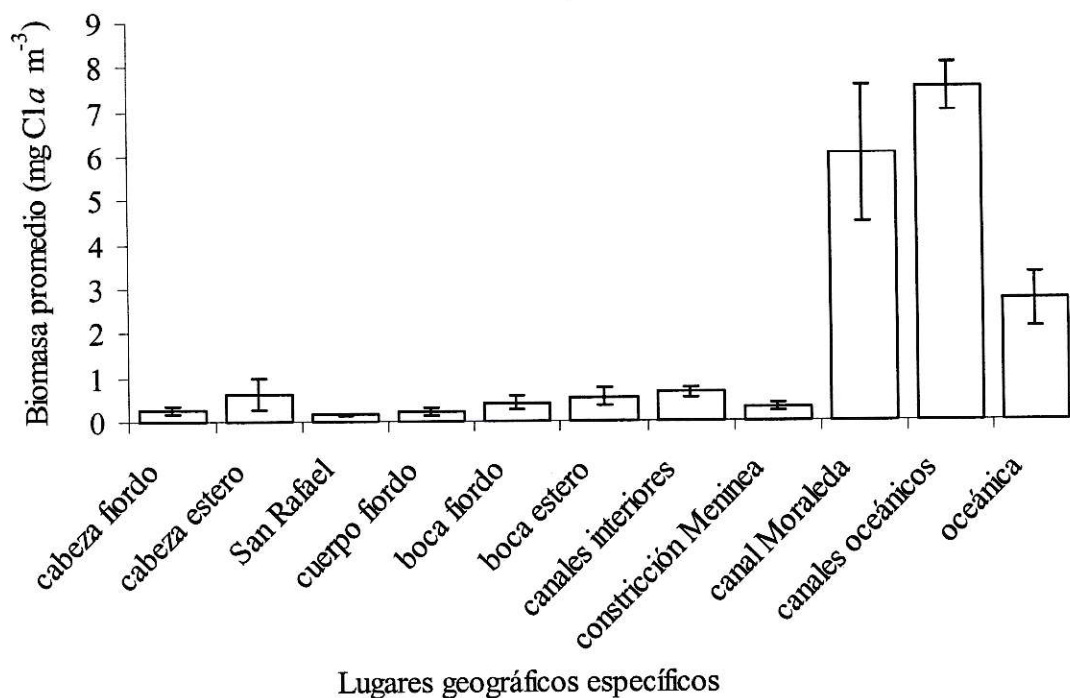


Figura 9: Biomasa promedio como mg Cl-a m<sup>-3</sup> para lugares separados según características geográficas específicas. Las barras de error corresponden al error estándar muestral.

## 2.-Caracterización de la biomasa fraccionada del fitoplancton y su relación con la biomasa total.

Entre los tres cruceros realizados, se observaron diferencias en la composición de tamaños del fitoplancton, especialmente con relación a la fracción de tamaño dominante. En invierno del año 2001 cuando la biomasa máxima fue de 0,4 mg Cl-a m<sup>-3</sup>, la fracción menor de 11 µm comprendió el 75,9 % de la biomasa total, en primavera de ese mismo

año, con biomasa máxima de  $4,4 \text{ mg Cl-a m}^{-3}$ , la fracción pequeña disminuyó su representación a un 44,4% sobrepasándola la fracción mayor a  $20 \mu\text{m}$  con un 52,9%. Finalmente, en primavera del 2002, cuando la biomasa máxima alcanzada sobrepasó dos órdenes de magnitud a la biomasa del invierno del 2001, la fracción grande comprendió el 88,3 % de toda la biomasa medida con  $48,5 \text{ mg Cl-a m}^{-3}$ , estando representada la fracción pequeña solamente con un 9,8% (Fig. 10). El ANOVA anidado para la proporción en biomasa de las fracciones de tamaño en cada crucero presentó diferencias significativas ( $gl= 6$ ,  $F= 360,72$ ,  $p < 0,0001$ ), las varianzas no pudieron ser homogenizadas, lo cual puede afectar la interpretación de los datos (Underwood, 1997). Como es posible que la fracción intermedia no sea independiente de las otras dos fracciones, el diseño anidado que tendría 3 grados de libertad y el estadígrafo  $F= 4,28$  no afectaron la significancia de la prueba estadística.

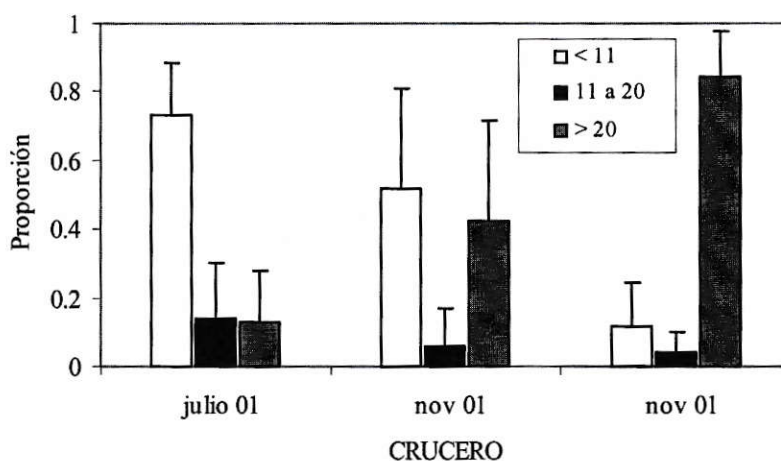


Figura 10: Proporción promedio de representación en biomasa de cada fracción de tamaño por crucero.



En ambos cruceros de primavera, la fracción mayor a 20  $\mu\text{m}$  se correlacionó positivamente y significativamente con la biomasa total (*Cl-a*) y con pendientes mayores a 0,7 y 0,9 en el 2001 y 2002 respectivamente, mientras que en el crucero de invierno lo fue la fracción menor a 11 con una pendiente cercana a 0,8 (Fig. 11).

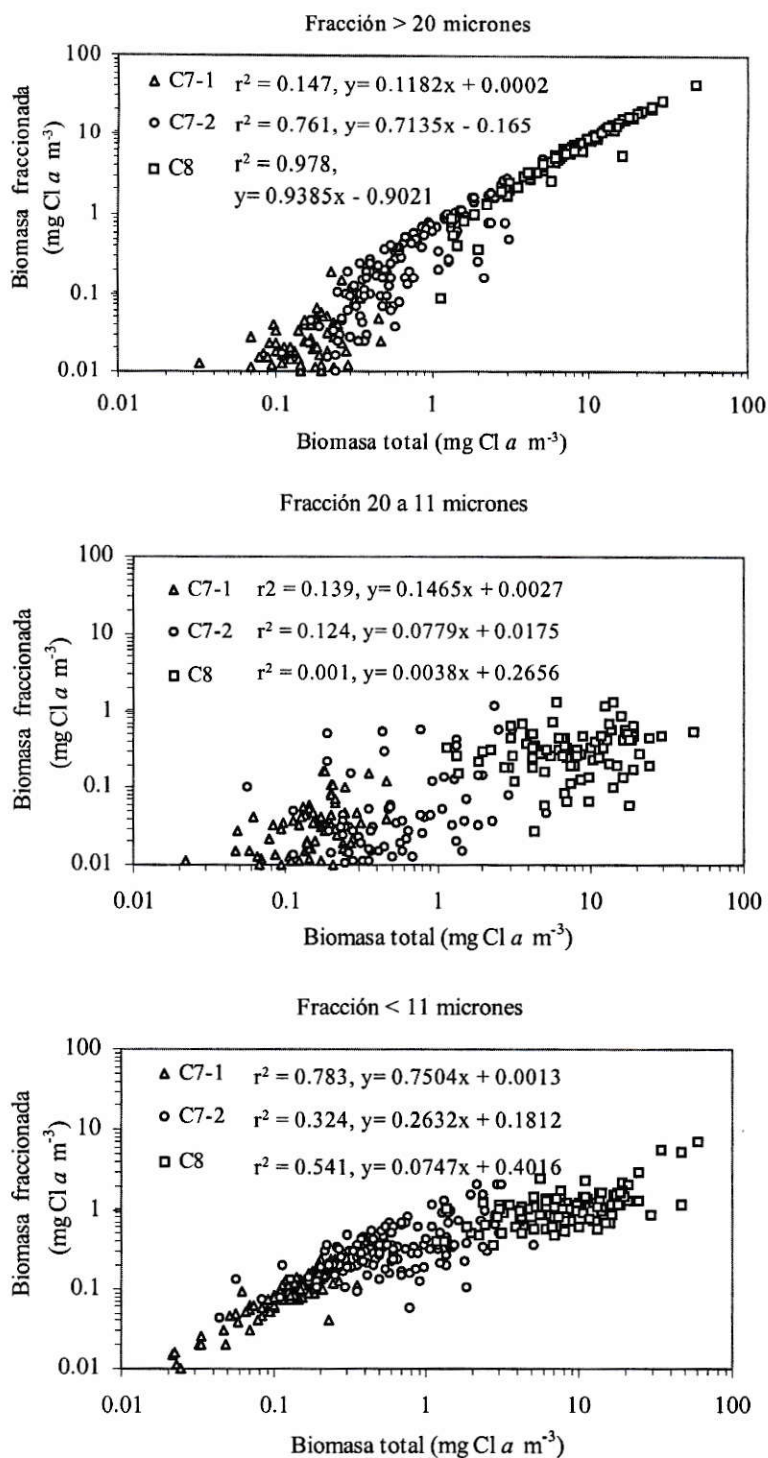
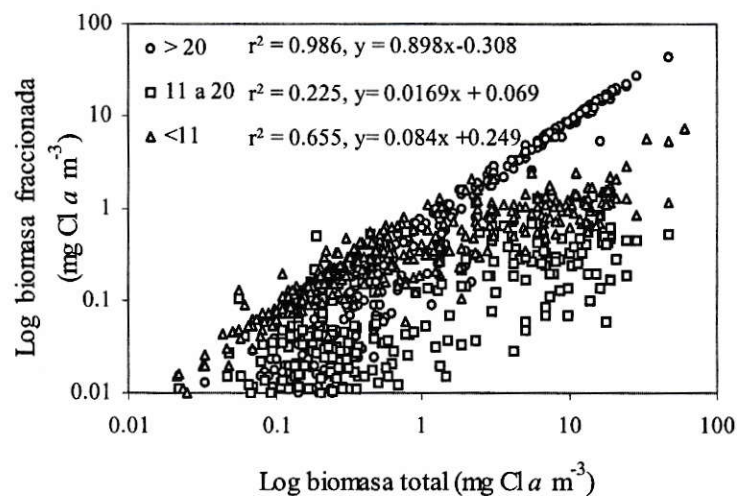


Figura 11: Correlación de la biomasa de las fracciones de tamaño con la biomasa total para cada crucero. a) Fracción microfitoplanctónica (>20  $\mu\text{m}$ ), b) fracción nanofitoplanctónica grande (11 a 20  $\mu\text{m}$ ), c) fracción nanofitoplanctónica pequeña y picofitoplanctónica (< 11  $\mu\text{m}$ ).

Si analizamos la relación entre la biomasa fraccionada de todos los cruceros con la biomasa total, observamos que cuando la biomasa total es menor a  $1 \text{ mg Cl-a m}^{-3}$ , la fracción que se correlaciona directamente con la biomasa total es la menor a  $11 \mu\text{m}$ , sin embargo, esta fracción aumenta menos de una décima parte con relación a la biomasa total. Alrededor de valores mayores a  $1 \text{ mg Cl-a m}^{-3}$ , la fracción mayor a  $20 \mu\text{m}$  se correlaciona con la biomasa total con una pendiente cercana a 0,9, lo cual indica que esta fracción de tamaño es la que controla la biomasa por sobre  $1 \text{ mg Cl-a m}^{-3}$  (Fig. 12).



a

Figura 12: Biomasa fraccionada de la base de datos de los tres cruceros correlacionada con la biomasa total.

3.- Caracterización de la variabilidad temporal de la diversidad de tamaños del fitoplancton ( $H'_{\text{tamaños}}$ ).

Durante los tres cruceros estudiados, los valores del índice de  $H'_{\text{tamaños}}$  máximas y promedio fueron parecidos (Tabla 6 a). Sin embargo, el análisis de la varianza por rangos (Kruskall- Wallis) mostró que las medias de  $H'_{\text{tamaños}}$  fueron significativamente diferentes entre los del año 2001 y 2002 (Fig. 13 y Tabla 6 b), encontrándose menor  $H'_{\text{tamaños}}$  promedio durante la primavera del año 2002 (CIMAR 8-2). La distribución de frecuencia de la  $H'_{\text{tamaños}}$  entre cruceros fue significativamente diferente (Tabla 7), el crucero de primavera del 2001 presentó la moda en un rango de  $H'_{\text{tamaños}}$  mayor al invierno del 2001 y de primavera del 2002 (Fig. 14), encontrándose el 50 % de los datos observados en la misma situación.

TABLA 6 a: Descripción de la variabilidad temporal de la  $H'_{\text{tamaños}}$  del fitoplancton en los fiordos y canales australes.

CRUCERO	N	$H'_{\text{tamaños}}$ máx. (mg Cl- a m <sup>-3</sup> )	$H'_{\text{tamaños}}$ min. (mg Cl- a m <sup>-3</sup> )	$H'_{\text{tamaños}}$ promedio (mg Cl- a m <sup>-3</sup> )	Desv. Est. $H'_{\text{tamaños}}$
CIMAR 7-1	112	1,07	0	0,559	0,269
CIMAR 7-2	109	1,08	0	0,590	0,249
CIMAR 8-2	89	1,06	0	0,456	0,210



TABLA 6 b: Comparación de la  $H'$  tamaños entre cruceros.

CRUCERO	N	ANOVA no paramétrico Kruskal- Wallis		
		CIMAR 7-1	CIMAR 7-2	CIMAR 8-2
CIMAR 7-1	112		H= 0,8266 N= 221 P= 0,03633	H= 14,9734 N= 201 P= 0,0001
CIMAR 7-2	109			H= 23,2868 N= 198 p< 0,001

TABLA 7: Características de la distribución de la  $H'$  tamaños del fitoplancton en fiordos y canales australes.

CRUCERO	Kolmogorov- Smirnov		
	CIMAR 7-1	CIMAR 7-2	CIMAR 8-2
CIMAR 7-1		$D_{max} = 0,117$  $p = 0,001$	$D_{max} = 0,851$  $p = 0,001$
CIMAR 7-2			$D_{max} = 0,358$  $p = 0,001$
CIMAR 8-2			

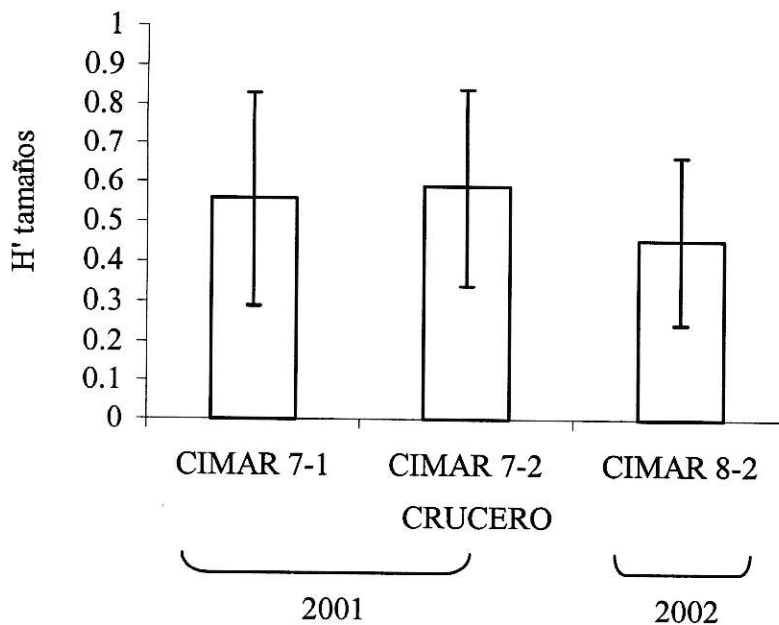


Figura 13: Variabilidad temporal de la  $H'_{\text{tamaños}}$  del fitoplancton (CIMAR 7-1= invierno 2001; CIMAR 7-2= primavera 2001; CIMAR 8-2 = primavera 2002).

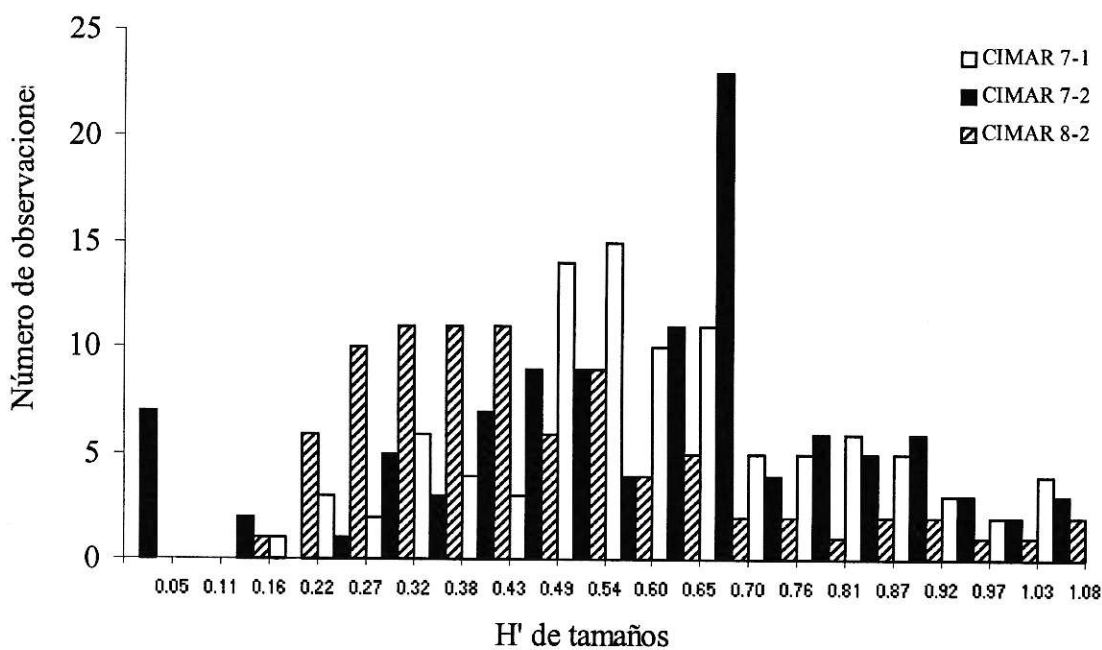


Figura 14: Distribución de frecuencias de la  $H'_{\text{tamaños}}$  del fitoplancton en fiordos australes.

#### 4- Caracterización de la variabilidad espacial de la diversidad de tamaños del fitoplancton:

##### 4.1.- En la columna de agua.

Al considerar todos los cruceros, la  $H'_{\text{tamaños}}$  del fitoplancton no varió con la profundidad (ANOVA profundidad,  $gl= 6$ ,  $F= 0,984$ ,  $p= 0,4358$ ). Solamente durante la primavera del año 2002, la profundidad máxima muestreada (50 m) presentó diversidades significativamente superiores que todas las otras profundidades (Fig. 15, ANOVA,  $gl= 4$ ,  $F= 4,756$ ,  $p= 0,0016$ , *a posteriori* LSD diferencias significativas para 50 m y todas las otras profundidades).

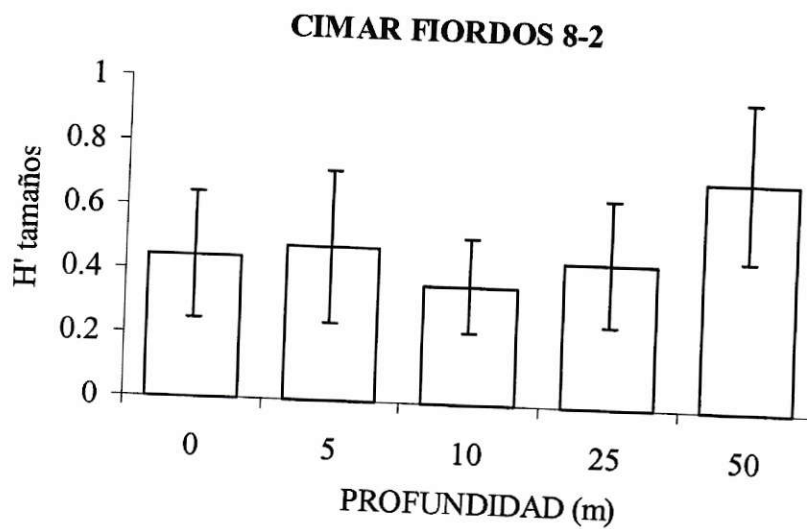


Figura 15: Diversidad de tamaños ( $H'_{\text{tamaños}}$ ) del fitoplancton en la columna de agua de la base de datos de la primavera del 2002.

4.2.- Caracterización de la variabilidad espacial de la  $H'_{\text{tamaños}}$  del fitoplancton para estaciones de muestreo con características geográficas generales.

En las tres áreas estudiadas con distinta influencia continental, hubo diferencias en las  $H'_{\text{tamaños}}$ . Las  $H'_{\text{tamaños}}$  promedios a 10 metros de profundidad disminuyeron desde estaciones con influencia terrestre hacia los canales oceánicos (Figs. 17 y 16 a, Tabla 8), en cambio, utilizando todos los datos, las  $H'_{\text{tamaños}}$  aumentaron en Boca Guafo y canal Moraleda volviendo a disminuir hacia los canales oceánicos (Fig. 16 b, Tabla 8).



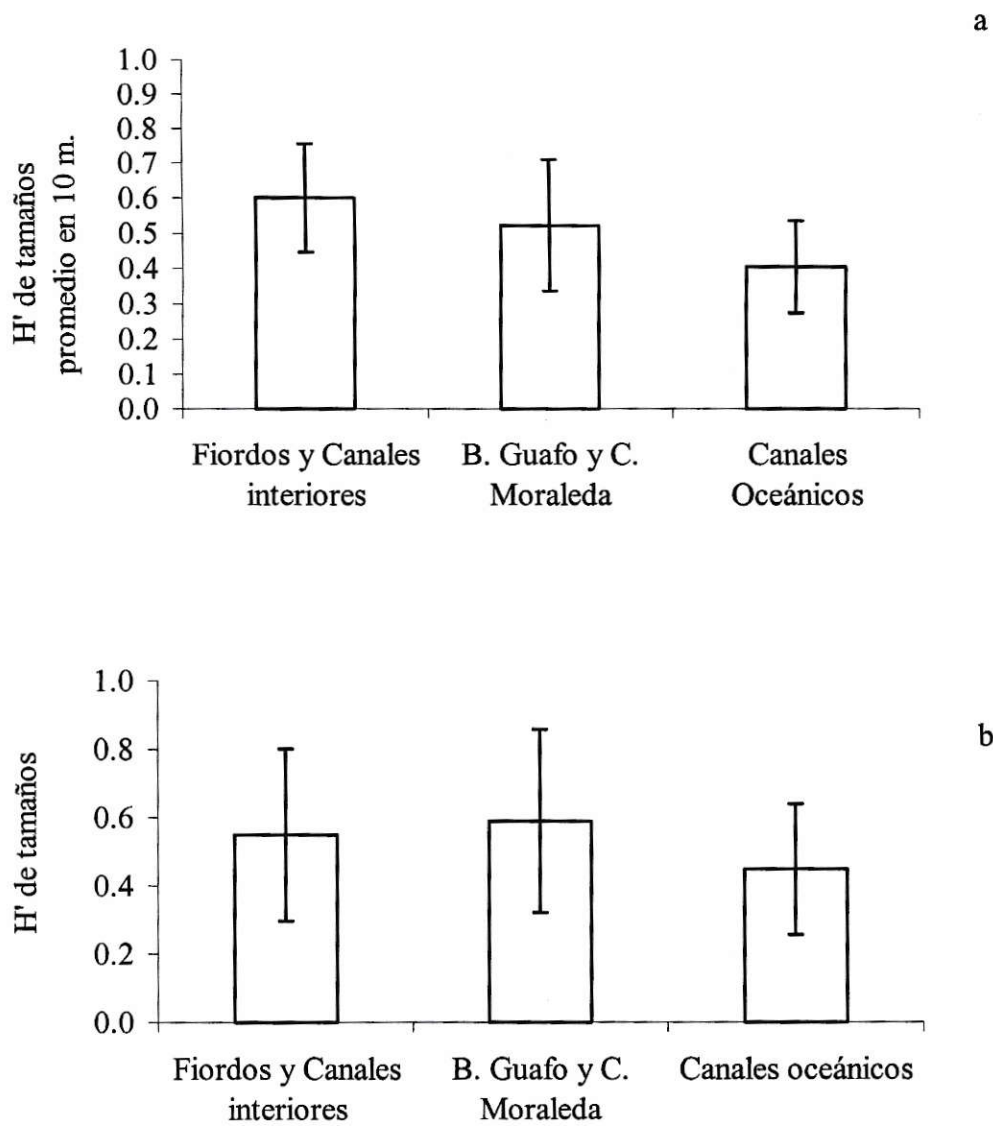


Figura 16: Diversidad de tamaños ( $H'_{\text{tamaños}}$ ) para las tres grandes áreas geográficas de la zona de fiordos y canales australes. a)  $H'_{\text{tamaños}}$  promedio para los 10 primeros metros de profundidad, b)  $H'_{\text{tamaños}}$  de toda la base de datos.

Figura 17: Diversidad de tamaños ( $H'_{\text{tamaños}}$ ) promedio del fitoplancton de 0 a 10m (Cl- a) de toda la base de datos.

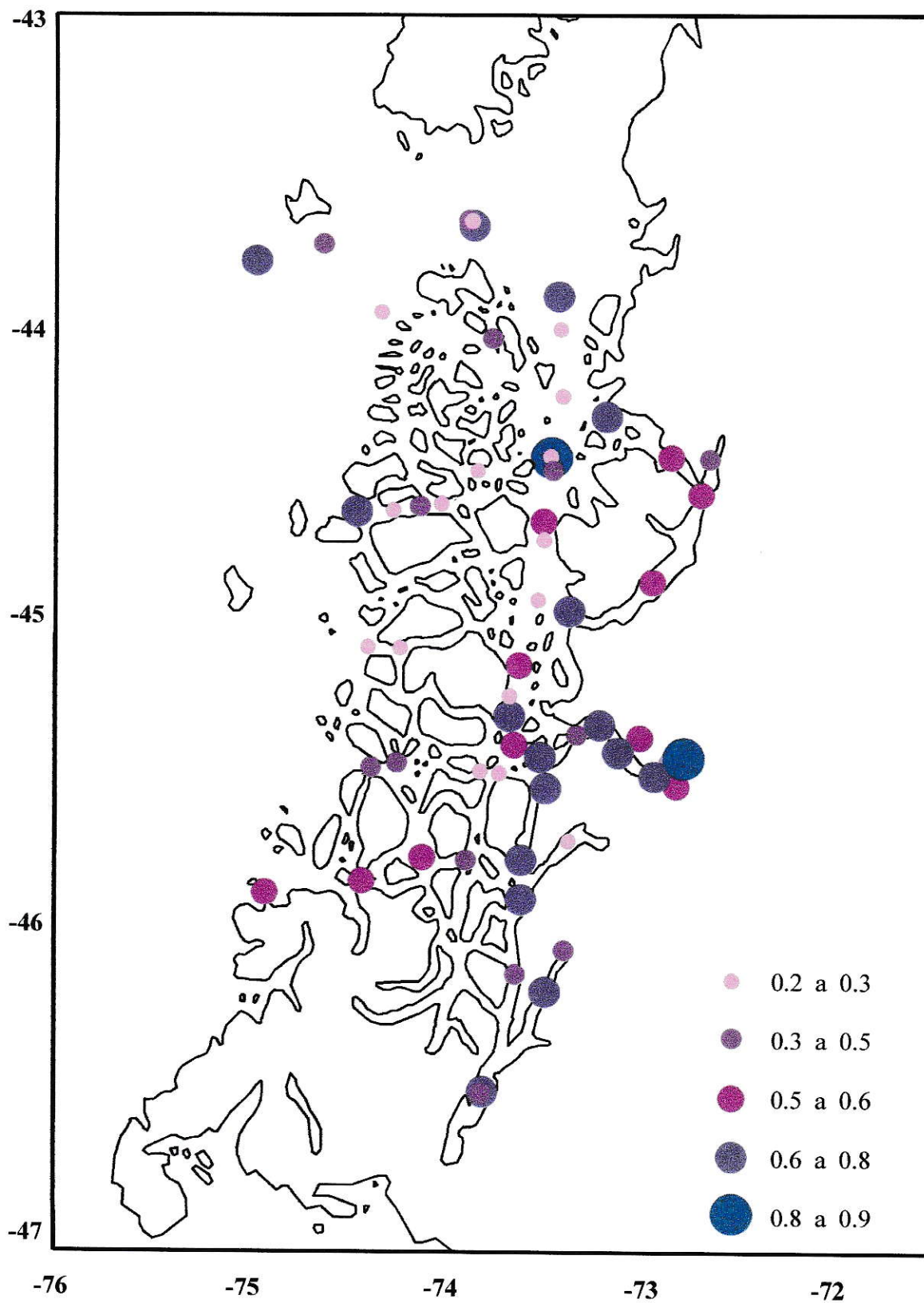


TABLA 8: Comparaciones de las  $H'_{\text{tamaños}}$  de las tres áreas geográficas generales estudiadas.

Área geográfica general	N	$H'_{\text{tamaños}}$ promedio 10 metros			N	Toda la base de datos de $H'_{\text{tamaños}}$		
		ANOVA: $gl = 2$ ; $F = 8,41137$ $p = 0,000538$ A posteriori, Tukey para N desiguales				Kruskal-Wallis test: $H(2, N = 310) = 21,466$ $p < 0,001$		
		1	2	3		1	2	3
1. B. Guafo, C. Moraleda	23		$p = 0,233$	$p = 0,0806$	107		$H(1, N = 241) = 1,212$ $p = 0,2719$	$H(1, N = 176) = 17,679$ $p < 0,001$
2. Fiordos y canales interiores	31			$p = 0,0016$	134			$H(1, N = 203) = 16,065$ $p = 0,0001$
3. Canales oceánicos	18				69			

Entre lugares con características geográficas específicas hubo diferencias significativas en cuanto a la  $H'_{\text{tamaños}}$  (Fig. 18, Tabla 9). Los lugares con mayores valores de diversidad promedio son la constricción del Meninea, Boca estero, canales interiores, estaciones oceánicas, boca fiordo y cabeza fiordo, sin embargo, sus biomásas promedios se encontraron en un amplio rango y no necesariamente dentro de valores intermedios (Fig. 9), esto probablemente se deba a que se trata de promedios que presentan amplias desviaciones. Los valores más bajos de  $H'_{\text{tamaños}}$  se encontraron en la entrada San Rafael,

los canales oceánicos, cabeza de esteros, canal Moraleda y cuerpo de fiordos, en estos casos, las biomásas correspondieron o a las más altas o más bajas registradas (Fig. 9).

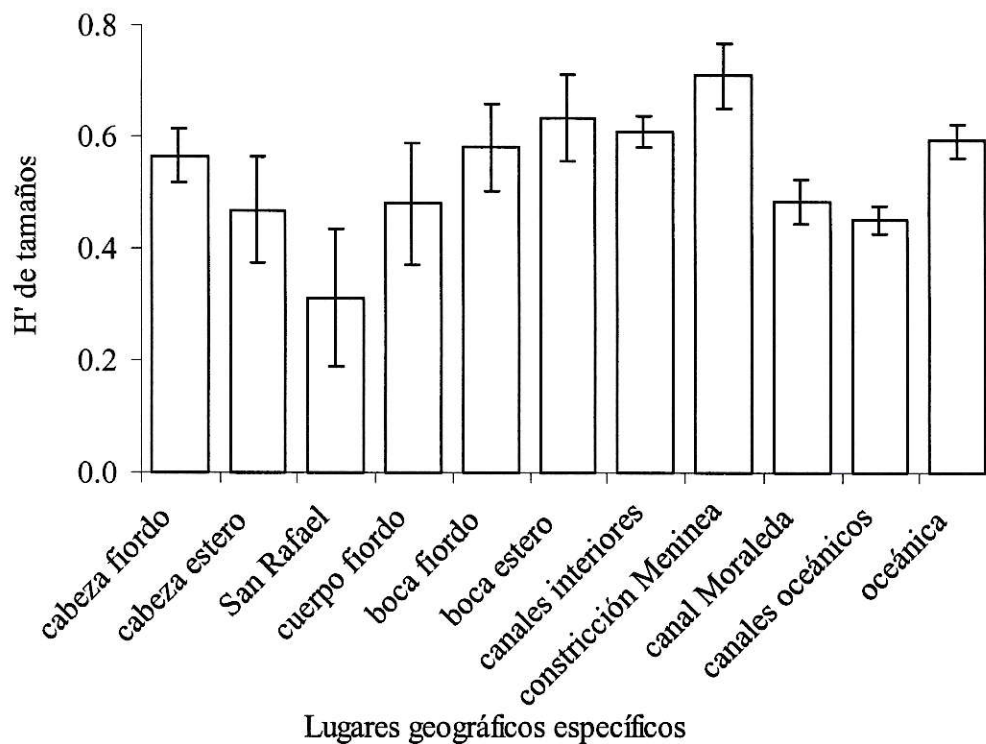


Figura 18: Diversidad de tamaños ( $H'_{\text{tamaños}}$ ) del fitoplancton para lugares separados según características geográficas específicas. Las barras de error corresponden al error estándar muestral.



## 5.- Relación entre la biomasa y la diversidad de tamaños del fitoplancton.

### a) Crucero CIMAR-FIORDOS 7-1 (invierno 2001).

En este crucero, cuando las biomásas nunca fueron superiores a  $0,411 \text{ mg Cl-}a \text{ m}^{-3}$ , no se encontró relación entre la  $H'_{\text{tamaños}}$  y la  $\text{Cl-}a$  sin fraccionar ( $N=112$ , Fig. 19 a).

### b) Crucero CIMAR-FIORDOS 7-2 (primavera 2001).

Los datos de  $H'_{\text{tamaños}}$  de este crucero, donde la mayor biomasa registrada ( $4,4 \text{ mg Cl-}a \text{ m}^{-3}$ ) fue un orden de magnitud mayor que en el crucero de invierno, no presentaron una buena correlación lineal con la biomasa ( $r^2=0,0462$ ,  $p=0,025$ ,  $N=109$ , Fig. 19 b).

### c) Crucero CIMAR-FIORDOS 8-2 (primavera 2002).

En este crucero, donde la biomasa máxima alcanzada ( $48,5 \text{ mg Cl-}a \text{ m}^{-3}$ ) fue dos ordenes de magnitud mayor a las medidas en CIMAR 7-1, encontramos una relación negativa y significativa entre la  $H'_{\text{tamaños}}$  y la  $\text{Cl-}a$  ( $r^2=0,688$ ,  $p<0,001$ ,  $N=89$ , Fig. 19 c).

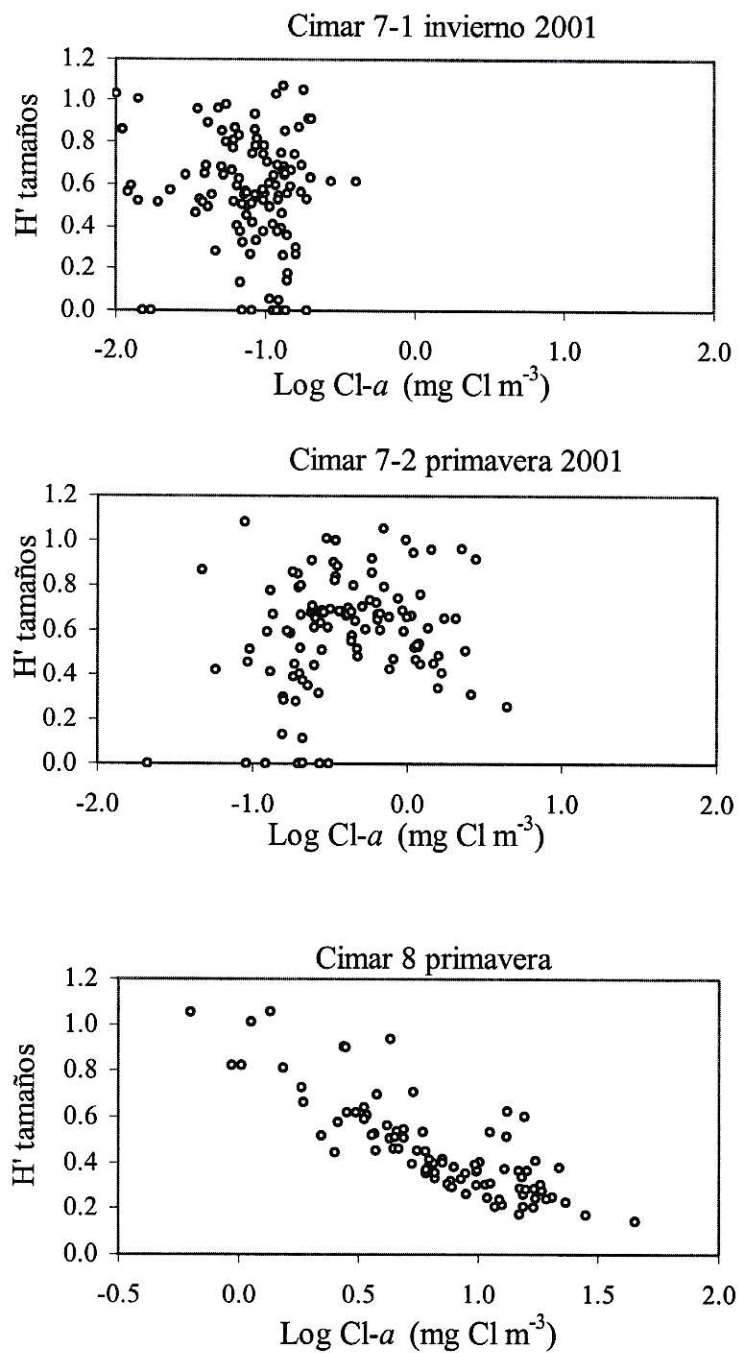


Figura 19: Diversidad de tamaños del fitoplancton ( $H'$  tamaños) con relación a la biomasa total ( $\text{mg Cl-}a \text{ m}^{-3}$ ): a) crucero de invierno del 2001, b) crucero de primavera del 2001, c) crucero de primavera del 2002,  $r^2 = 0,6879$ .

d) Todos los cruceros.

Cuando se graficaron en conjunto todos los datos de  $H'_{\text{tamaños}}$  del fitoplancton contra la biomasa expresada como  $\text{mg Cl-}a \text{ m}^{-3}$ , la relación encontrada fue unimodal y significativa en todos los percentiles analizados (Fig. 20, significancias en Tabla 10). El coeficiente de determinación cuadrática fue mayor que en una regresión lineal.

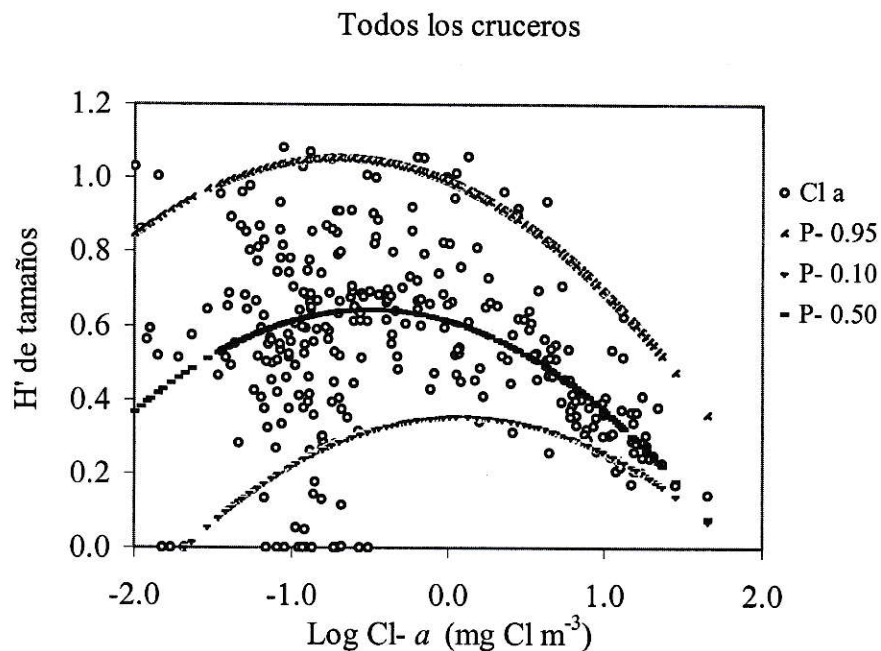


Figura 20: Diversidad de tamaños del fitoplancton ( $H'_{\text{tamaños}}$ ) en relación a la biomasa total ( $\text{mg Cl-}a \text{ m}^{-3}$ ) de toda la base de datos y percentiles 95, 50 y 10 obtenidos de las ecuaciones cuadráticas obtenidas con el análisis de regresiones cuántílicas.



6.- Relación entre biomasa (Cl-*a*) sin fraccionar con variables ambientales físico-químicas y geográficas.

Al analizar la relación de la biomasa expresada como logaritmo de la Cl-*a* con cada variable física o química sólo se encontró una relación de tipo unimodal con los nutrientes nitratos, fosfatos, relación N: P (Figs. 21 a-c), profundidad de la capa de mezcla ( $Z_m$ ) y proporción de luz en la capa de mezcla ( $Z_m/Z_{eu}$ ) (Figs. 22 a y c). Para la relación ( $Z_m/Z_{eu}$ ), es necesario mencionar que el valor máximo alcanzados fue de 0,3, es decir, siempre hubo una capa eufótica mayor a la capa de mezcla pero en el rango de valores encontrados (0 a 0,3), las mayores biomásas se encontraron a valores intermedios (Fig. 22 c). La estabilidad de la columna de agua se presentó con valores neutros en la mayoría de las estaciones y profundidades medidas y en este caso la biomasa tomó valores dentro de todo el rango de medidas. Algunas mediciones tomadas en estaciones de cuerpo y cabeza del fiordo Aysén y canal Elefantes, presentaron inestabilidad o mayor mezcla de la columna de agua s, todos con valores de biomasa menores a 0,1 mg de Cl-*a* m<sup>-3</sup>. Cuando la columna de agua fue más estable o más estratificada se encontraron biomásas menores a 1 mg Cl-*a* m<sup>-3</sup>, a excepción de 6 mediciones (Fig. 22 d), estas condiciones fueron más recurrentes en los cruceros de invierno y primavera del año 2001, durante la primavera del 2002, los valores del índice de Brunt Väisälä se mantuvieron alrededor de valores neutrales entre máxima y mínima estabilidad.

El logaritmo de la *Cl-a* presentó sus máximos valores en valores de temperatura intermedios, alrededor de 11° C ya que el rango de esta se encontró entre 4,7 y 12,9° C. Los valores de *Cl-a* mayores a 1 mg m<sup>-3</sup> se centraron en los 9,7 a 12,5° C (Fig. 23 a). La salinidad sólo limitó a la biomasa fitoplanctónica en sus valores mínimos, es decir, se encontró más de 1 mg *Cl-a* m<sup>-3</sup> en salinidades de 14,24 hasta 33,35 psu siendo los valores extremos medidos de 2,05 y 33,35 psu (Fig. 24 b).

Se observó que cambios en los niveles de nutrientes silicatos, fosfatos y nitratos se relacionaron con cambios en la biomasa de forma inversa (Figs. 24 a-c). La *Cl-a* presentó valores más altos a proporciones bajas de Redfield N: P y valores altos de biomasa fueron encontrados en proporciones N: P bajos (Fig. 24 d).

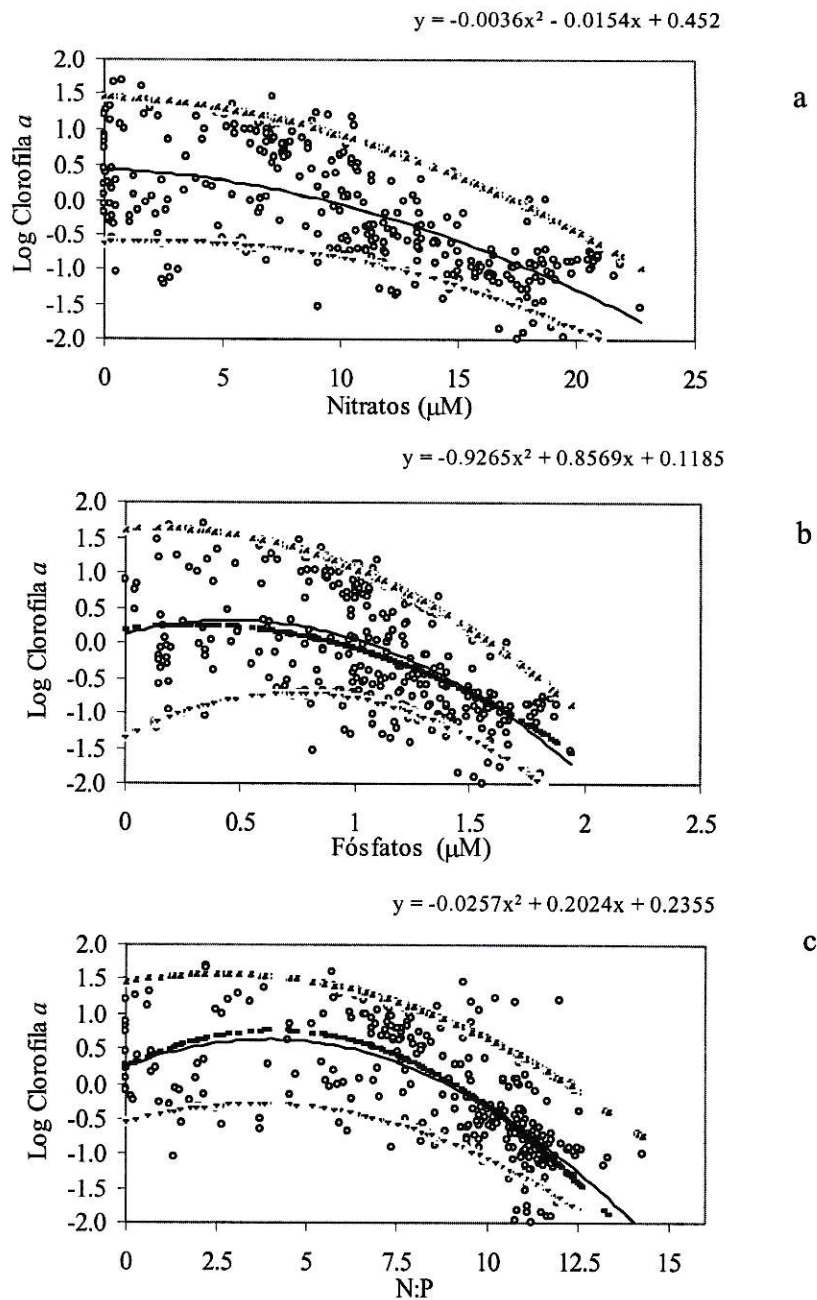
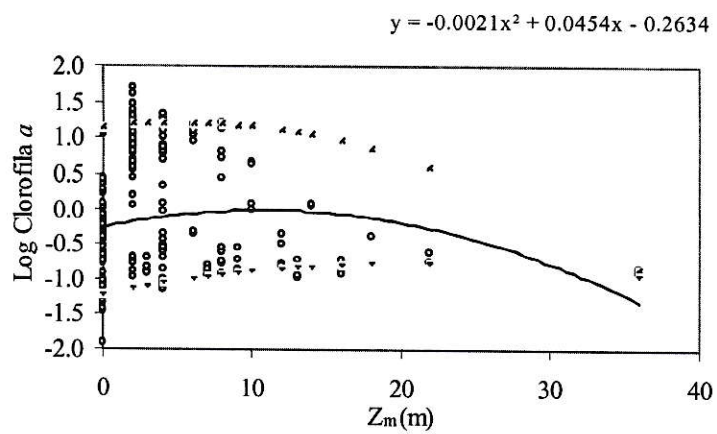
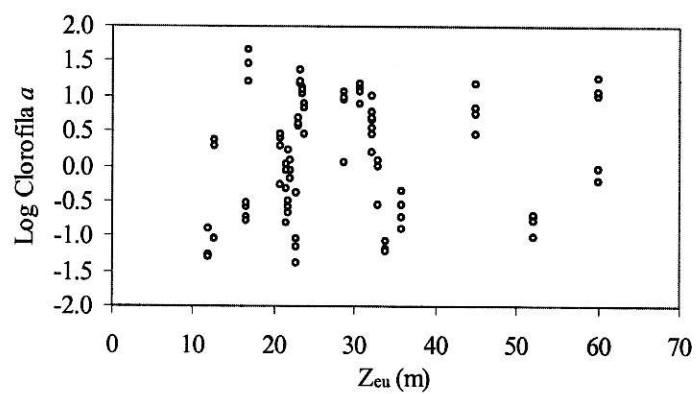


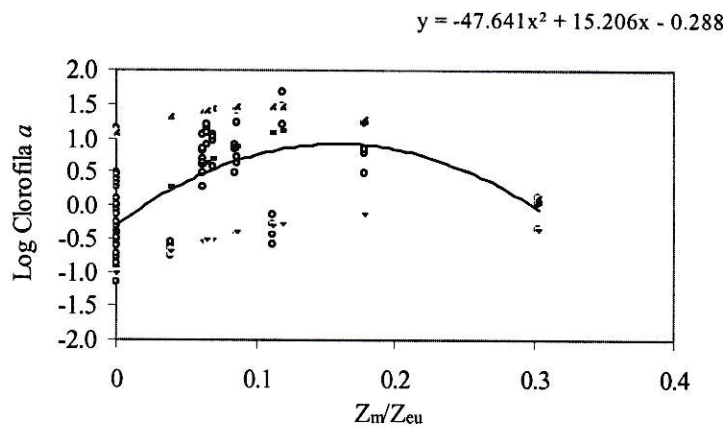
Figura 21: Logaritmo de la biomasa fitoplanctónica (Cl-*a*) con relación a la variabilidad en disponibilidad de nutrientes: a) nitratos con curvas cuadráticas a los percentiles 95 (x) y 10 (+) además de la curva obtenida por medio de mínimos cuadrados (línea continua), b) fosfatos, percentiles 95 (x), 50 (línea punteada), 10 (+) y mínimos cuadrados (línea continua), c) relación nitratos: fosfatos (N:P) y percentiles 75 (\*), 50 (línea punteada), 10 (+) y mínimos cuadrados (línea continua).



a



b



c

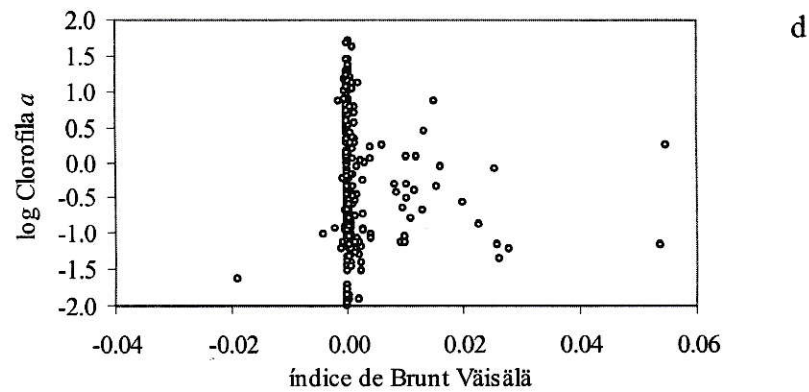


Figura 22: Logaritmo de la biomasa fitoplanctónica ( $Cl-a$ ) con relación a la variabilidad en factores físicos y ópticos del agua de mar: a) profundidad de la zona de mezcla ( $Z_m$ ), percentiles 95 (x), 10 (+) y mínimos cuadrados (línea continua), b) Zona eufótica ( $Z_{eu}$ ), c) Relación  $Z_m/Z_{eu}$ , percentiles 95 (x), 50 (línea punteada), 10 (+) y mínimos cuadrados (línea continua), d) estabilidad de la columna de agua, índice de Brunt Väisälä.

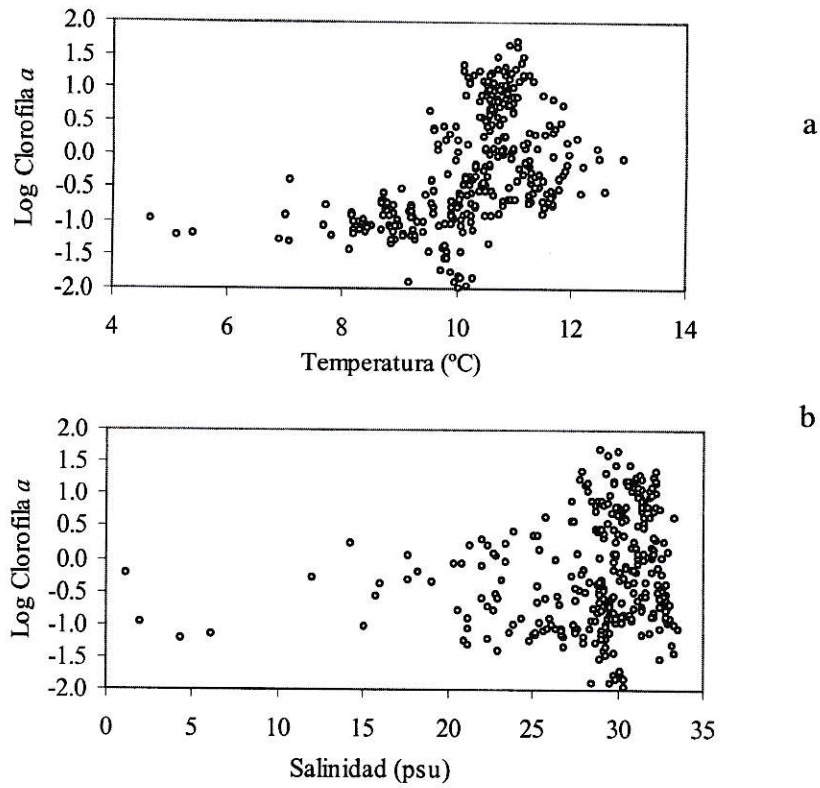
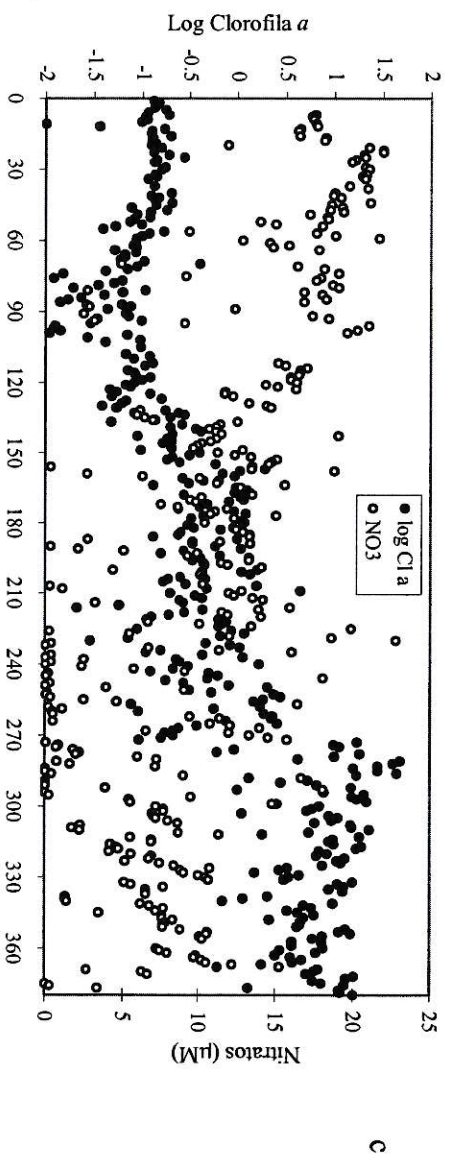
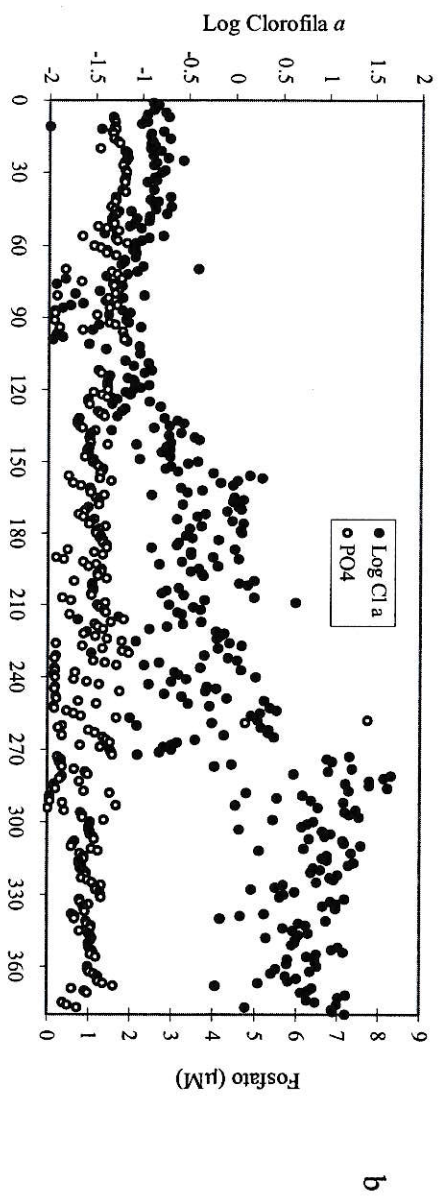
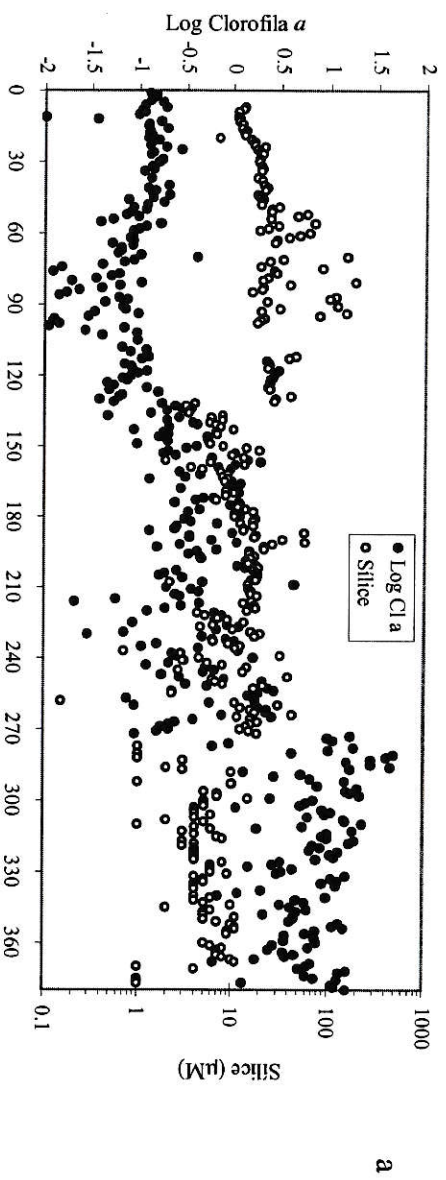
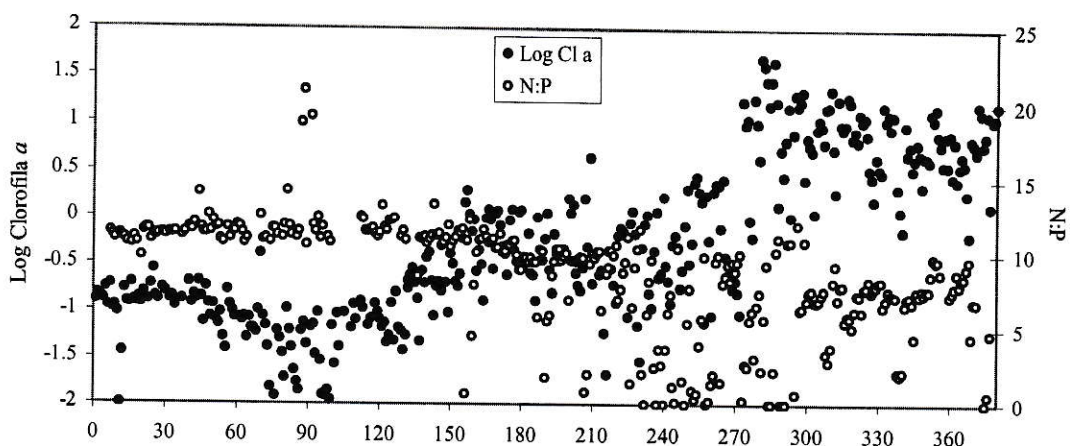


Figura 23: Logaritmo de la biomasa fitoplanctónica (Cl-*a*) con relación a la variabilidad en factores físico- químicos del agua de mar: a) temperatura (°C) b) salinidad (psu).





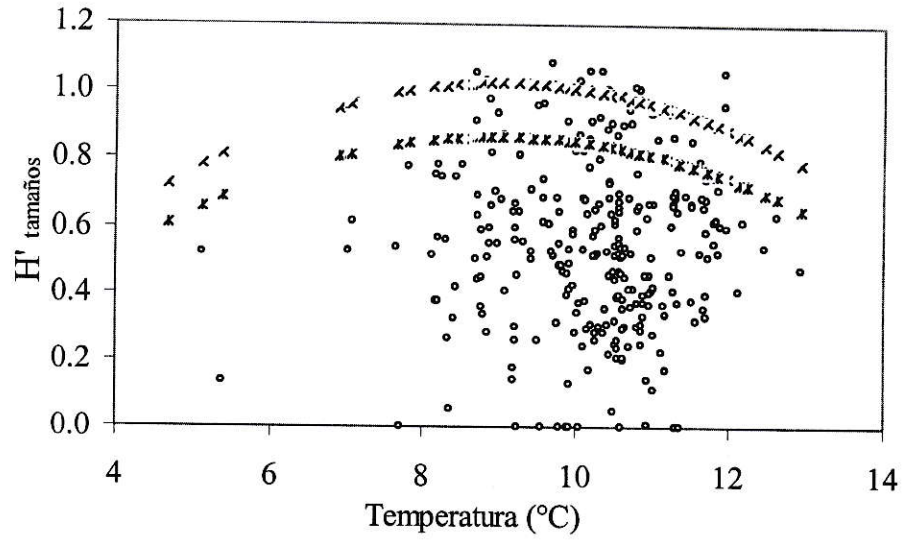
d

Figura 24: Cambios en la biomasa sin fraccionar ( $\text{mg Cl-a m}^{-3}$ ) en relación a cambios en los niveles de nutrientes a) sílice, b) fosfato, c) nitratos y d) Relación de Redfield N:P.

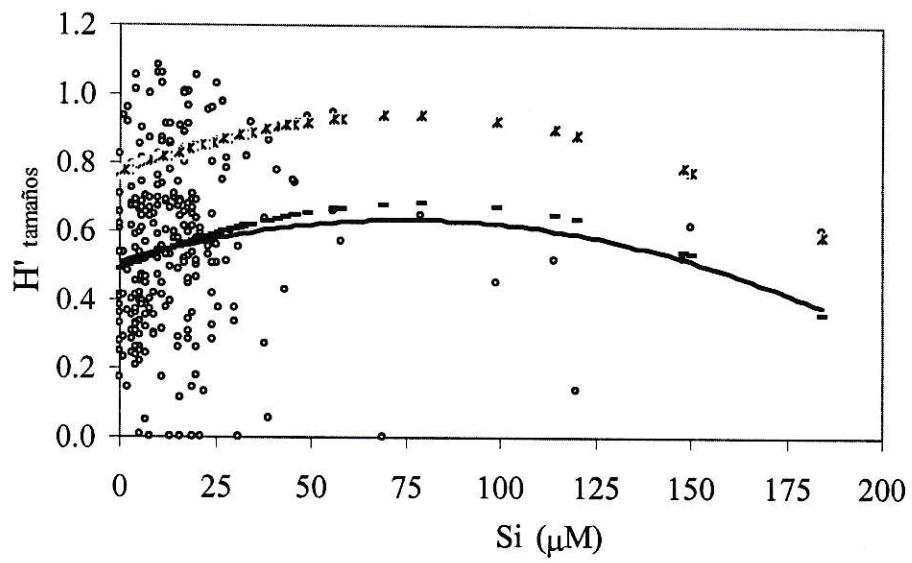
#### 4.- Relación entre la diversidad de tamaños del fitoplancton con variables ambientales físico- químicas y geográficas.

Al analizar la relación de la  $H'_{\text{tamaños}}$  del fitoplancton con cada variable física o química, se encontró relación unimodal con los fosfatos, la temperatura y los silicatos (Fig. 2, Tabla 10). Los coeficientes de correlación cuadrática son mayores que los coeficientes de determinación para ecuaciones lineales de tipo monótonas crecientes o decrecientes. La  $H'_{\text{tamaños}}$  presentó relaciones cuadráticas (unimodales) significativas desde el percentil 80 con los silicatos. Los puntos que presentaron inestabilidad o mayor mezcla de la columna de agua presentaron valores de diversidad menores a 0,6. En columnas de agua fue más estable o más estratificada no se observó una clara disminución de la  $H'_{\text{tamaños}}$  del fitoplancton (Fig. 25 c).





a



b

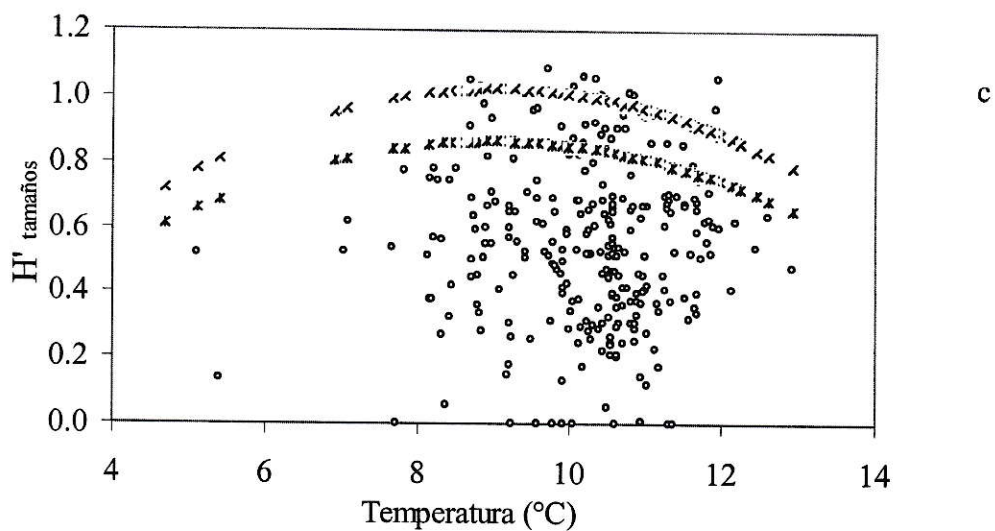


Figura 25: Diversidad de tamaños del fitoplancton ( $H'$  tamaños) con relación a las variables ambientales: a) temperatura, percentiles 95 (x), 85 (\*), b) sílice y percentiles 85 (\*), 50 (línea punteada) y mínimos cuadrados (línea continua), c) estabilidad de la columna de agua, índice de Brunt Väisälä.

TABLA 10: Valores en las significancias de las regresiones cuadráticas entre las variables ambientales,  $H'_{\text{tamaños}}$  y  $\text{Log Cl-a}$  y entre estas con factores ambientales abióticos.

Percentil	$H'_{\text{tamaños}} / \text{Log Cl-a}$ $p=$	$\text{PO}_4 / \text{Log Cl-a}$ $p=$	$\text{NO}_3 / \text{Log Cl-a}$ $p=$	$\text{N: P} / \text{Log Cl-a}$ $p=$	$Z_m:Z_{cu} / \text{Log Cl-a}$ $p=$	$Z_m / \text{Log Cl-a}$ $p=$	$T / H'_{\text{tamaños}}$ $p=$	$\text{Si} / H'_{\text{tamaños}}$ $p=$
0,95	0,005	< 0,001	0,001	0,023	< 0,001	< 0,001	0,027	0,907
0,90	0,015	< 0,001	0,003	< 0,001	< 0,001	< 0,001	0,080	0,968
0,85	0,013	< 0,001	0,016	< 0,001	< 0,001	< 0,001	0,031	0,001
0,80	0,001	< 0,001	0,008	< 0,001	< 0,001	< 0,001	0,089	0,002
0,75	< 0,001	< 0,001	0,043	< 0,001	< 0,001	0,001	0,765	0,178
0,70	< 0,001	< 0,001	0,071	< 0,001	< 0,001	0,024	0,418	0,120
0,65	< 0,001	0,002	0,221	< 0,001	< 0,001	0,058	0,493	0,134
0,60	< 0,001	0,003	0,219	< 0,001	< 0,001	0,285	0,996	0,074
0,55	< 0,001	0,008	0,328	< 0,001	< 0,001	0,649	0,452	0,122
0,50	< 0,001	0,001	0,294	< 0,001	< 0,001	0,512	0,348	0,011
0,45	< 0,001	< 0,001	0,105	< 0,001	< 0,001	0,977	0,361	0,067
0,40	< 0,001	< 0,001	0,039	< 0,001	< 0,001	0,235	0,381	0,009
0,35	< 0,001	0,001	0,054	< 0,001	< 0,001	0,917	0,249	0,595
0,30	< 0,001	0,002	0,007	< 0,001	< 0,001	0,059	0,110	0,578
0,25	< 0,001	0,005	0,013	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	0,315
0,20	< 0,001	0,108	0,023	< 0,001	0,039	< 0,001	0,010	0,715
0,15	< 0,001	0,015	0,045	< 0,001	0,057	0,052	0,006	0,942
0,10	0,005	< 0,001	0,036	0,001	0,006	0,003	0,131	0,590

## DISCUSION

En ecosistemas acuáticos, es importante el conocimiento de la diversidad de tamaños de las asociaciones fitoplanctónicas asociada a biomasa total, ya que el tamaño celular dominante de estos organismos tiene fuertes implicancias en el tipo de redes tróficas y en la magnitud de los flujos de energía. Así, en ambientes dominados por fitoplancteres de pequeño tamaño cobran importancia las redes tróficas de tipo loop microbiano, mientras que en ambientes dominados por fitoplancteres de gran tamaño predominan las cadenas tróficas clásicas (Legendre y Le Fèvre, 1989; Legendre, 1990; Cushing, 1989; Kjørboe y col., 1990 a, todos *fide* Kjørboe, 1993).

La utilización de  $Cl-a$  como estimador de biomasa de estas asociaciones del fitoplancton, se apoya en el coeficiente alométrico existente entre la concentración de  $Cl-a$  y biomasa celular de 0,74 para algas unicelulares (Niklas, 1994), además del hecho de que células chicas tienen menos pigmento que las células grandes debido a restricciones biofísicas (Yentsch y Cucci, 1991 *fide* Li, 1997). Una vez establecida la relación  $Cl-a - H'_{\text{tamaños}}$ , es posible predecir importantes características del sistema a partir del conocimiento de la abundancia de la  $Cl-a$ . El entendimiento de la asociación entre  $Cl-a$  y  $H'_{\text{tamaños}}$  con variables ambientales abióticas aporta además al conocimiento del funcionamiento de los ecosistemas. En la zona de estudio, Pizarro y col., (2000),

correlacionaron factores ambientales con biomasa (Cl-*a*) fraccionada de fitoplancton pero no realizaron estudios de la diversidad de tamaños.

Los resultados obtenidos en fiordos y canales australes relacionados con la variabilidad temporal y espacial de la Cl-*a* sin fraccionar, así como las diferencias en las frecuencias de distribución entre los cruceros analizados, responden a la variabilidad propia del sistema en las escalas de observación utilizadas conforme con la geografía variable y a un muestreo realizado durante dos años distintos (2001 y 2002) y en dos estaciones del año contrastantes (invierno y primavera). Las altas desviaciones en torno a los promedios de Cl-*a*, diversidad y variables ambientales (Figs. 9, 18, anexo 3) responden a esta variabilidad intraestacional e interanual. Las diferencias en biomasa (y riqueza de especies) en la estructura comunitaria son, a grandes escalas espaciales, un producto de la adaptación evolutiva. Así, las diferencias encontradas en pequeñas escalas describen un estado promedio de lo observado a escalas mayores, en las cuales grandes cambios son improbables, a menos que un cambio mayor ocurra en el sistema físico subyacente (Gargett y Marra, 2002).

Espacialmente, aún cuando hay alta variabilidad, las áreas geográficas con alta influencia terrestre (fiordos, esteros y canales interiores) presentaron, en promedio, baja Cl-*a* y las áreas con menor influencia terrestre (oceánicas), presentaron Cl-*a* promedio mayores a las primeras pero menores a aquellas áreas con influencia terrestre intermedia (canal Moraleda, canales oceánicos) (Fig.3 y 9) donde se registraron las más altas Cl-*a* promedio. En el canal Moraleda, se detectó una proliferación de una diatomea grande

(*Stephanopyxis sp.*) y altas biomásas (app. 50 mg Cl-*a* m<sup>-3</sup>) durante la primavera del 2002 (CIMAR 8-2). Otro estudio realizado recientemente para establecer la relación entre diversidad específica y biomasa fitoplanctónica en 12 áreas distribuidas globalmente, encontró que altas biomásas (hasta 100 mg Cl-*a* m<sup>-3</sup>) están dominadas por microfitoplancton y que en general corresponden a una sola especie (Irigoién y col., 2004).

Las estaciones con mayor Cl-*a* promedio presentaron una combinación de factores abióticos que pueden ser considerados intermedios dentro de cada gradiente: Los canales oceánicos presentaron esta característica tanto para la zona eufótica ( $Z_{eu}$ ) y la relación  $Z_m / Z_{eu}$ ; el canal Moraleda para el fosfato, sílice, temperatura y profundidad de la zona de mezcla ( $Z_m$ ), sin embargo, las estaciones más oceánicas, con Cl-*a* promedio de 2 mg Cl *a* m<sup>-3</sup>, presentaron niveles intermedios de fosfato, nitratos, relación N: P, temperatura,  $Z_m$  (Fig. 9 y anexo 3), pero baja concentración de sílice y la mayor profundidad de la  $Z_{eu}$ , es decir la disponibilidad de luz, es contrarrestada por la limitación por sílice impidiendo que la Cl-*a* alcance los valores del canal Moraleda y canales oceánicos. Todo esto indica que no necesariamente todas las variables ambientales que presentan valores intermedios dan como resultado altas biomásas del fitoplancton, como predijera la hipótesis 2, sino que es posible encontrar varias combinaciones dentro de los factores considerados. Otro factor a considerar en los cambios de productividad y biomasa planctónica son los tiempos de residencia de masas de agua entre distintas localidades (Salinas y col., 2002). Por otro lado, tomando en cuenta las particularidades geográficas de las estaciones de muestreo, con muy pocas excepciones, las bajas biomásas

coincidieron con niveles más altos o más bajos de las variables ambientales medidas (Fig. 9, anexo 3). Estos resultados concuerdan con lo expuesto por Grime (1977) y el modelo unimodal en la relación biomasa- variables ambientales (Fig. 1 c), sin embargo, en concordancia con lo expuesto anteriormente, en este sistema altamente variable, no actuarían siempre las mismas variables ambientales espacialmente y temporalmente en forma simultánea, probablemente debido a que el aporte de nutrientes o de luz es más o menos limitante dependiendo de la ubicación espacial y temporal de las células. Conforme a la sucesión de especies de fitoplancton (Reynolds, 1993), en invierno con bajas temperaturas y luz, los nutrientes no fueron limitantes y dominaron los tamaños celulares pequeños con altas tasas de crecimiento y en bajas biomásas. Estos organismos habrían agotado parte de los recursos al llegar la primavera donde no son limitantes ni la luz ni la temperatura, condiciones propicias para los organismos grandes capaces de explotar recursos más segregados.

La relación entre la *Cl-a* y la fracción de tamaño dominante, basado en el tipo de relación obtenida para cada crucero, varió inter-estacionalmente (Fig. 11). Esto se explica por las diferencias de hasta dos órdenes de magnitud en la biomasa total registrada entre el invierno del 2001 y la primavera del 2002 (Fig. 5), lo cual es propio de la variabilidad interanual de la circulación estuarina (Cloern y Dufford, *in press.*). La fracción de tamaño dominante se relacionó significativamente con la biomasa total, de modo que a valores bajos de biomasa (menores a  $1 \text{ mg Cl-a m}^{-3}$ ), dominó la fracción pequeña del fitoplancton y sobre  $1 \text{ mg Cl-a m}^{-3}$  dominó la fracción mayor correspondiente al microfitoplancton. Estos resultados están de acuerdo con lo

encontrado por otros autores en diferentes ambientes marinos y confirman que la abundancia de la *Cl-a* total depende de la fracción de tamaño dominante y es explicada por cambios en las clases de tamaño más grandes (Malone, 1980; Yentsch y Phinney, 1989; Chisholm, 1992; Frenette *y col.*, 1996; Montecino, 2001; Sin *y col.*, 2000; Ciotti *y col.*, 2002, Irigoien *y col.*, 2004). Así mismo, las fracciones intermedia y pequeña se mantuvieron en niveles bajos de *Cl-a* (Figs. 11 y 12), lo cual concuerda con datos del mar Mediterráneo donde las células más pequeñas correspondientes a fracciones de tamaño  $<1$ ,  $<2$  y  $<10 \mu\text{m}$ , alcanzaron *Cl-a* máximas de 0,5, 1 y  $2 \mu\text{g l}^{-1}$  (Raimbault *y col.*, 1988 *vide* Chisholm, 1992). Como consecuencia, el incremento de la *Cl-a* está positivamente correlacionada al tamaño celular promedio del fitoplancton (Agusti *y col.*, 1987; Harris *y col.*, 1987), tal que al aumentar la biomasa disminuye la proporción de células pequeñas (Montecino y Quiroz, 2000).

No obstante los problemas derivados de clasificar al fitoplancton dentro de clases de tamaño, debido a la diversidad y variaciones intraespecíficas del tamaño y del estado fisiológico (Malone, 1980), existe la ventaja de que al referirse a los efectos del tamaño celular se incluyen los efectos combinados de un grupo de variables (Yentsch y Phinney, 1989; Ciotti *y col.*, 2002). Las diferencias en el tamaño entre especies pueden causar mortalidad diferencial a través de depredación selectiva por tamaño y por lo tanto, existen diferencias en las habilidades competitivas y de selección del nicho (Lampert y Sommer, 1997). Por consiguiente, el trabajo con diversidad de tamaños implica un



criterio organizador de la estructura de un sistema de estudio útil para el entendimiento de su complejidad (Dellarossa y *col.*, 2001).

Existe un alto número de índices de diversidad utilizados para describir cambios comunitarios con relación a variaciones en el número de especies y cambios en su abundancia (Pielou, 1966; Eberhardt, 1969; Hurlbert, 1971; Hill, 1973; Cid, 2001). El índice de diversidad de Shannon-Weaver fue elegido para este estudio por su alta robustez al cambio en el número de clases raras de tamaño, en este caso, las fracciones de tamaño intermedia y pequeña que se encuentran en menores biomásas que la fracción microfitoplanctónica. Por otro lado, la crítica del sesgo de este índice sobre la necesidad de conocer todas las especies presentes en la comunidad, no es válida en este caso porque el número de fracciones de tamaño del fitoplancton fue fijado por el investigador, además este sesgo es compensado por la gran cantidad de muestras analizadas (Cid, 2001). Li (1997; 2002), eligió un índice perteneciente a la familia de Hill de primer orden correspondiente al exponente del índice de Shannon-Weaver y lo aplicó en el análisis de variaciones de la diversidad citométrica de tamaños del fitoplancton con cambios en *Cl-a*, productividad primaria y estabilidad de la columna de agua.

Debido a las excepcionalmente bajas concentraciones de *Cl-a* medidas durante el invierno del 2001 y a las extremadamente altas concentraciones de *Cl-a* de la primavera del 2002 (Fig. 5), se esperaba encontrar valores de  $H'_{\text{tamaños}}$  bajas en ambos períodos. No obstante, en promedio la  $H'_{\text{tamaños}}$  del invierno del 2001 fue mayor a la primavera del

2002, esto probablemente responde a una representación variable de la clase intermedia durante el primer crucero. Sin embargo, en ambos casos las  $H'_{\text{tamaños}}$  fueron menores en promedio que en la primavera del 2001 (Figs. 13 y 14).

Dentro de las tres grandes áreas con características geográficas generales, el área de Boca Guafo y canal Moraleda tuvieron las mayores  $H'_{\text{tamaños}}$  (Fig. 16). Considerando la división del área de estudio según influencia terrestre en once lugares, la constricción de Meninea presentó las mayores  $H'_{\text{tamaños}}$  (Fig. 18) con valores intermedios de sílice y salinidad, aunque la salinidad no se correlacionó unimodalmente con la  $H'_{\text{tamaños}}$  al utilizar toda la base de datos (Fig. 21). No obstante, en este lugar la biomasa fue baja (Fig. 9). Sin embargo, se debe considerar que la constricción del Meninea ha sido descrita como una transición entre influencia terrestre y oceánica ya que impide el paso de aguas profundas, frías y más salinas al interior de los canales y zona estuarina (Silva y *col*, 1995; 1997 y 1999).

La relación entre la  $H'_{\text{tamaños}}$  y la biomasa varió estacionalmente como consecuencia de las diferencias en biomasa y fracción de tamaño dominante entre cruceros. Ahora bien, al considerar la serie de datos completa, la relación entre la  $H'_{\text{tamaños}}$  y la  $Cl-a$  fue unimodal, por lo que a escala interanual la primera hipótesis no es rechazada (Figs. 19 y 20). Esto sugiere que la escala que determina las relaciones entre la diversidad de tamaños y la biomasa del fitoplancton es interanual, aún cuando existan otras relaciones a escala estacional o intraestacional. Los resultados concuerdan con datos del mar del Norte donde se encontraron máximas abundancias de fitoplancton a biomásas

intermedias y máxima diversidad (como una medida del tamaño celular y el contenido de *Cl-a*) a densidades intermedias de fitoplancton (Li, 2001; 2002). Esto indicaría que es posible que el patrón unimodal pueda darse en una variedad de sistemas marinos incluyendo los fiordos y canales australes.

Utilizando toda la base de datos y en un análisis macroecológico, la concentración de nutrientes fosfato, nitratos y N: P, se asociaron a la *Cl-a* de forma unimodal estando los máximos valores de biomasa en algún nivel intermedio dentro del rango de concentraciones de nutrientes y la relación entre ellos (Figs. 22 a-c). La relación inversa entre en los niveles de nutrientes silicatos, fosfatos y con cambios en biomasa (Fig. 26), en contra de lo predicho teóricamente en cuanto a que los mayores valores de biomasa se encuentran a mayores concentraciones de nutrientes, probablemente se relacione a un retardo en la respuesta de crecimiento de la comunidad fitoplanctónica y particularmente de la fracción del microfitoplancton o bien a la dirección normal de las sucesiones fitoplanctónicas (Reynolds, 1993). Los resultados de la relación N: P y biomasa podrían indicar que el aumento de la biomasa obedece a un aumento de la proporción de fosfatos en el agua y que aunque se ha descrito al sistema no limitado por nutrientes (Pizarro y col., 2000; Silva y col., 1997), los fosfatos estarían modulando la biomasa total y por lo tanto, al microfitoplancton.

Considerando toda la base de datos, la temperatura fue el único factor que se relacionó significativamente con la diversidad de tamaños del fitoplancton, presentando los mayores valores de  $H'_{\text{tamaños}}$  a temperaturas intermedias (8-9 °C). Sin embargo,

estadísticamente la relación unimodal sólo fue significativa sobre el 85 % superior de los datos (Fig. 21 a), conjeturándose que bajo el percentil 85 la  $H'_{\text{tamaños}}$  no es controlada sólo por la temperatura. La  $H'_{\text{tamaños}}$  presentó los valores más altos a niveles intermedio de sílice (Fig. 21 b), los cuales no fueron exactamente un valor central en el gradiente de valores. Esto no se contradice con la hipótesis de alteraciones intermedias, puesto que el punto intermedio entre altas y bajas alteraciones a es un supuesto y la respuesta puede estar sesgada (Elliot *y col.*, 2001).

La estratificación afecta fuertemente los campos de luz y nutrientes en aguas superficiales del océano. En el mar del Norte, se encontró la máxima diversidad de tamaños del fitoplancton cuando el tamaño celular y el contenido de *Cl-a* en las células estaban a niveles de estratificación intermedias de la columna de agua (Li, 2002). En este trabajo, sin embargo, no fue posible probar esta relación debido a que la mayor parte de las estaciones de muestreo presentaron columnas de agua muy estratificadas, estando sólo bien mezcladas las más oceánicas. No obstante, los lugares más estratificados, que se encontraron de preferencia durante el invierno del 2001 en áreas de mayor influencia terrestre y con bajas biomاسas, presentaron bajas  $H'_{\text{tamaños}}$  (<0,6 en promedio) y aquellos lugares con mayor mezcla (canal Moraleda, canales oceánicos y estaciones oceánicas) con altas biomاسas, también tuvieron  $H'_{\text{tamaños}}$  bajas (Figs. 9 y 18, anexo 3).

Aunque la luz proviene de la fase aérea, su efectividad biológica está fuertemente influenciada por la estabilidad del océano superior (Gargett y Marra, 2002), por ello, la

relación  $Z_m / Z_{eu}$  determina la cantidad de luz disponible para el fitoplancton en la zona de mezcla, por esta razón se utilizó como una medida de alteración ambiental entre lugares. Debido a que la mayor parte de las estaciones cercanas a tierra no presentaron zona de mezcla, el índice  $Z_m / Z_{eu}$  cobró valores positivos sólo en las estaciones más oceánicas, canales interiores y canal Moraleda, que además presentaron las zonas eufóticas y de mezcla más profundas, ambas condiciones favorables para las proliferación de grandes diatomeas en altas biomásas y por lo tanto con bajas  $H'_{\text{tamaños}}$  (Figs. 9 y 18, anexo 3). La profundidad de la zona eufótica, además está dada por el coeficiente de atenuación de la luz, el cual depende de la absorción del agua, de la materia particulada viva y no viva y de la materia orgánica disuelta coloreada (MODC) (Kirk, 1994). En las estaciones con mayor influencia terrestre y de agua dulce, así como durante el período de invierno, la absorbancia de la radiación estuvo dada principalmente por MODC, a diferencia de las estaciones más oceánicas y aquellas muestreadas en primavera (Astoreca y col., 2002 a, b; Montecino y col., 2003). Esto explicaría la menor profundidad de  $Z_{eu}$  cuando hubo poca biomasa fitoplanctónica, que sumado a la alta estratificación desfavorece a las clases grandes de tamaño. Esta última condición ambiental también es óptima para el predominio de las clases pequeñas (fitoflagelados) y por lo tanto de bajas  $H'_{\text{tamaños}}$ .

## CONCLUSIONES

La composición de tamaños del fitoplancton cambió inter-estacionalmente debido a que la fracción de tamaño dominante depende de la abundancia de la biomasa total (Cl-*a*). En el sistema de fiordos y canales australes, la fracción pequeña (<11  $\mu\text{m}$ ), correspondiente al picofitoplancton más ultraplancton y nanofitoplancton pequeño, domina a biomasa total menor a 1 mg Cl-*a* m<sup>-3</sup> mientras que el microfitoplancton (>20  $\mu\text{m}$ ) se vuelve dominante a biomasa desde 1 mg Cl-*a* m<sup>-3</sup>.

A escala estacional, la relación entre la diversidad de tamaños ( $H'_{\text{tamaños}}$ ) del fitoplancton y la biomasa (Cl-*a*) fue variable, sin embargo, a escala interanual la relación es unimodal. Este patrón se obtuvo al analizar una base de datos que incluyó diferentes escalas espaciales y temporales. Por lo tanto, la escala que determina las relaciones entre la diversidad de tamaños y la biomasa del fitoplancton es interanual, aún cuando existan otras relaciones a escalas estacionales o intraestacionales.

Columnas de agua altamente estratificadas o zonas eufóticas de escasa profundidad, son propicias para encontrar bajos valores de biomasa y por lo tanto, baja  $H'_{\text{tamaños}}$ .

Columnas de agua bien mezcladas o zonas eufóticas profundas son propicias para encontrar altos valores de biomasa y por lo tanto bajas  $H'_{\text{tamaños}}$ .

En este sistema de fiordos y canales australes, la concentración de nutrientes, fosfato, nitrato y relación N: P, en algunas ocasiones, se asocian a la biomasa y abundancia del microfitoplancton en forma unimodal, sin embargo, la relación causal es compleja temporalmente. Durante el invierno el sistema es eutrófico ( $\text{NO}_3$  mayor a  $1 \mu\text{M}$ ), sin embargo, la  $H'_{\text{tamaños}}$  del fitoplancton no se asocia directamente a los niveles de nutrientes como en otros sistemas marinos.

A escala interanual y considerando toda el área de estudio, la  $H'_{\text{tamaños}}$  del fitoplancton fue mayor a temperaturas intermedias ( $8-9^\circ\text{C}$ ). Los valores de  $H'_{\text{tamaños}}$  bajo el percentil 85 no son controlados sólo por temperatura.

Las hipótesis 2 y 3 se rechazan ya que a escala local y estacional, alta biomasa y alta  $H'_{\text{tamaños}}$  respondieron a un o más de un factor de acuerdo a la hipótesis de alteraciones intermedias, lo que ocurrió bajo diferentes combinaciones de nutrientes, estratificación de la columna de agua y luz, pero no siempre de las mismas variables ambientales en forma simultánea.



## ANEXO 1

## Crucero Cimar-Fiordos 7- 1

Nº Estación	Latitud	Longitud	Profundidad	Localidad	Fecha	Hora
0	43° 46,89	74° 59,47	662	Boca Guafo	08/07/2001	11:05
1	43° 45,20	74° 37,15	240	Boca Guafo	08/07/2001	9:05
2	43° 40,99	74° 24,10	202	Boca Guafo	08/07/2001	14:43
3	43° 39,79	74° 05,41	202	Boca Guafo	08/07/2001	18:30
4	43° 39,18	73° 50,95	170	Boca Guafo	08/07/2001	20:00
5	43° 48,00	73° 36,00	176	Boca Guafo	08/07/2001	23:20
6	43° 59,19	73° 21,87	179	Moraleda	09/07/2001	1:15
7	44° 14,94	73° 19,51	200	Moraleda	09/07/2001	03:35
8	44° 25,50	73° 28,20	410	Moraleda	09/07/2001	05:10
9	44° 41,30	73° 29,50	298	Moraleda	09/07/2001	07:35
10	44° 53,38	73° 31,25	198	Moraleda	09/07/2001	11:50
11	45° 05,93	73° 38,09	264	Moraleda	09/07/2001	15:25
12	45° 12,29	73° 39,75	156	Moraleda	09/07/2001	16:30
13	45° 16,17	73° 39,98	64	Moraleda	09/07/2001	17:15
14	45° 21,10	73° 38,88	156	Moraleda	09/07/2001	19:30
15	45° 22,77	73° 31,94	326	Paso del Medio	09/07/2001	22:15
16	45° 21,80	73° 22,78	248	Aysén	09/07/2001	23:35
17	45° 18,58	73° 17,51	220	Aysén	10/07/2001	18:40
17a	45° 17,28	73° 10,13	339	Aysén	10/07/2001	19:50
18	45° 21,00	73° 05,95	340	Aysén	10/07/2001	14:45
19	45° 26,43	72° 56,57	192	Aysén	10/07/2001	22:18
20	45° 26,36	72° 53,56	174	Aysén	10/07/2001	23:10
21	45° 24,69	72° 51,64	156	Aysén	11/07/2001	00:00
21a	45° 28,39	72° 49,86	60	B. Chacabuco	12/07/2001	08:30
22	45° 29,56	73° 31,03	304	Costa	10/07/2001	01:40
23	45° 44,01	73° 33,96	210	Elefantes	13/07/2001	09:18
24	45° 51,50	73° 35,41	110	Elefantes	14/07/2001	00:15
25	46° 05,01	73° 37,82	56	Elefantes	14/07/2001	03:55
26a	46° 09,18	73° 39,40	58	Elefantes	14/07/2001	12:30
26	46° 19,69	73° 42,88	20	Elefantes	14/07/2001	21:55
27	46° 28,88	73° 48,32	116	Elefantes	15/07/2001	10:50



28	46° 08,74	73° 30,02	248	Cupquelán	14/07/2001	19:15
29	45° 46,85	73° 30,60	110	Quitralco	13/07/2001	10:20
30	45° 40,07	73° 17,17	270	Quitralco	17/07/2001	09:00
30a	45° 41,03	73° 23,28	112	Quitralco	17/07/2001	10:37
29a	45° 45,22	73° 28,27	100	Quitralco	17/07/2001	11:58
31	45° 25,68	73° 43,79	180	Errázuriz	10/07/2001	05:00
31a	45° 24,28	73° 40,30	210	Errázuriz	10/07/2001	11:00
32	44° 17,76	73° 10,78	444	Jacaf	19/07/2001	19:15
33	44° 19,65	72° 58,15	510	Jacaf	19/07/2001	17:05
34	44° 25,30	72° 50,66	516	Jacaf	19/07/2001	14:55
35	44° 21,37	72° 34,82	56	Ventisquero	18/07/2001	16:15
36	44° 26,18	72° 37,24	220	Ventisquero	19/07/2001	12:18
37	44° 31,85	72° 40,09	258	Ventisquero	19/07/2001	10:40
38	44° 40,19	72° 45,65	290	Puyuhuapi	18/07/2001	12:20
39	44° 43,59	72° 43,30	196	Puyuhuapi	18/07/2001	10:45
40	44° 49,39	72° 56,02	270	Puyuhuapi	17/07/2001	21:25
41	44° 53,69	73° 02,60	238	Puyuhuapi	17/07/2001	20:45
42	44° 56,21	73° 17,95	322	Puyuhuapi	17/07/2001	19:15

## Crucero Cimar-Fiordos 7- 2

N° Estación	Latitud	Longitud	Profundidad	Localidad	Fecha	Hora
0	43° 46',90	74° 59',72	640	Boca Guafo	13/11/01	07:55
1	43° 45',10	74° 37',29	240	Boca Guafo	13/11/01	09:20
2	43° 40',99	74° 23',54	205	Boca Guafo	13/11/01	11:17
3	43° 39',55	74° 05',69	204	Boca Guafo	13/11/01	13:55
4	43° 39',50	73° 50',95	194	Boca Guafo	13/11/01	15:24
5	43° 48',10	73° 36',00	179	Boca Guafo	13/11/01	18:00
6	43° 59',26	73° 21', 95	176	Moraleda	13/11/01	19:48
7	44° 14',77	73° 19',76	195	Moraleda	13/11/01	22:10
8	44° 25',29	73° 27',93	450-350	Moraleda	14/11/01	11:34
9	44° 41',30	73° 29',78	280	Moraleda	14/11/01	15:21
10	44° 53',50	73° 31',21	160-120	Moraleda	14/11/01	17:08
11	45° 05',69	73° 38',55	240-262	Moraleda	14/11/01	18:38
12	45° 12',30	73° 39',75	170	Moraleda	14/11/01	20:07
13	45° 16',20	73° 39',72	66	Moraleda	14/11/01	21:09
14	45° 21',25	73° 38',62	140	Moraleda	14/11/01	21:54

15	45° 22',81	73° 31', 85	314	Paso del Medio	15/11/01	13:11
16	45° 22',74	73° 22',59	250	Aysén	15/11/01	14:14
17	45° 18',59	73° 17',42	222	Aysén	15/11/01	15:12
17a	45° 17',30	73° 10',15	330	Aysén	15/11/01	16:06
18	45° 20',86	73° 06',02	340	Aysén	15/11/01	20:34
19	45° 26',48	72° 56',72	190	Aysén	15/11/01	21:49
20	45° 26',47	72° 53',77	176	Aysén	15/11/01	23:31
21	45° 24',41	72° 51',17	154	Aysén	15/11/01	22:37
21a	45° 28',29	72° 49',78	70	B. Chacabuco	16/11/01	00:40
22	45° 29',53	73° 30',83	304	Costa	18/11/01	19:00
23	45° 43',95	73° 34',10	210	Elefantes	18/11/01	20:40
24	45° 51',48	73° 35',54	110	Elefantes	18/11/01	21:47
25	46° 04',77	73° 37',77	52	Elefantes	20/11/01	07:21
26	46° 20',02	73° 42',22	30	Elefantes	21/11/01	00:58
27	46° 29',06	73° 48',25	112	Elefantes	21/11/01	10:02
28a	46° 17',77	73° 34',87	200	Cupquelán	20/11/01	13:00
28	46° 08',65	73° 29',73	239	Cupquelán	20/11/01	15:33
28b	46° 02',10	73° 23',28	142	Cupquelán	20/11/01	21:51
29	45° 46',87	73° 30',52	114	Quitralco	20/11/01	22:34
29a	45° 45',36	73° 28',04	112	Quitralco	20/11/01	23:24
30	45° 40',19	73° 17',11	269	Quitralco	20/11/01	03:28
31	45° 25',80	73° 43',98	186	Errázuriz	15/11/01	11:18
32	44° 17',62	73° 11',17	444	Jacaf	15/11/01	20:25
33	44° 20',01	72° 58',17	582	Jacaf	25/11/01	15:10
34	44° 25',42	72° 50',57	500	Jacaf	25/11/01	11:15
35	44° 21',37	72° 34',95	52	Ventisquero	24/11/01	09:33
36	44° 26',21	72° 36',66	219	Ventisquero	23/11/01	14:30
37	44° 31',56	72° 40',42	256	Ventisquero	23/11/01	12:01
38	44° 40',37	72° 45',61	290	Puyuhuapi	22/11/01	18:57
39	44° 43',64	72° 42',87	160	Puyuhuapi	23/11/01	00:13
40	44° 49',48	72° 56',07	260	Puyuhuapi	23/11/01	21:08
41	44° 53', 56	73° 02',29	234	Puyuhuapi	22/11/01	16:25
42	44° 55',21	73° 18',44	320	Puyuhuapi	23/11/01	00:13

## Crucero Cimar-Fiordos 8- 2

N° Estación	Latitud	Longitud	Profundidad	Localidad	Fecha	Hora
1	43° 46,3	75° 00,18	690	Boca del Guafo	16/11/02	12:00
2	43° 45,16	74° 36,9	240	Boca del Guafo	16/11/02	16:47
3	43° 39,6	74° 04,05	190	Boca del Guafo	16/11/02	23:58
4	43° 39,1	73° 50,3	170	Boca del Guafo	17/11/02	01:29
5	43° 48,7	73° 37,0	180	Boca del Guafo	17/11/02	04:48
6	43° 58,9	73° 22,7	230	C. Moraleda	17/11/02	06:52
7	44° 15,4	73° 25,6	272	C. Moraleda	17/11/02	07:55
8	44° 25,9	73° 26,6	330	C. Moraleda	17/11/02	15:32
9	44° 41,1	73° 29,9	280	C. Moraleda	17/11/02	19:18
10	44° 53,0	73° 32,7	92	C. Moraleda	17/11/02	22:35
11	45° 07,3	73° 39,1	260 - 276	C. Moraleda	17/11/02	22:00
12	45° 12,3	73° 39,6	162	C. Moraleda	18/11/02	00:20
13	45° 16,3	73° 39,7	72	C. Moraleda	18/11/02	01:49
14	45° 21,6	73° 39,9	116	C. Moraleda	18/11/02	03:45
17	45° 17,6	73° 16,0	220	Aysén	18/11/02	07:02
31	45° 25,8	73° 43,9	185	Errázuriz	19/11/02	09:26
44	44° 00,7	73° 47,8	90	Tuamapu	24/11/02	11:51
45	43° 59,5	74° 00,6	190	Tuamapu	24/11/02	14:54
46	43° 58,4	74° 19,3	162	Tuamapu	24/11/02	14:55
49	44° 28,3	73° 51,7	144	Pérez Norte	23/11/02	22:23
50	44° 33,8	73° 56,7	180	King	23/11/02	20:30
51	44° 34,6	74° 08,3	217	King	23/11/02	20:53
52	44° 34,9	74° 15,2	220	King	23/11/02	18:34
53	44° 36,1	74° 26,2	192	King	23/11/02	15:34
58	44° 58,0	73° 44,8	299	Ninualac	23/11/02	05:50
59	44° 58,3	73° 52,0	170	Ninualac	23/11/02	06:25
60	45° 00,6	74° 01,5	160	Ninualac	23/11/02	04:18
62	45° 03,2	74° 14,7	236	Ninualac	22/11/02	18:14
63	45° 02,0	74° 22,1	150	Ninualac	22/11/02	01:08
64	45° 25,1	74° 51,3	96	Darwin	20/11/02	14:08
65	45° 26,1	74° 21,3	210	Darwin	20/11/02	13:17
66	45° 25,0	74° 13,7	86	Darwin	19/11/02	20:50

67	45° 23,4	74° 05,7	150	Darwin	19/11/02	18:42
69	45° 26,2	73° 49,8	240	Darwin	19/11/02	16:00
70	45° 43,5	73° 51,8	46	Pulluche	21/11/02	22:09
71	45° 43,5	74° 03,3	90	Pulluche	21/11/02	20:22
72	45° 42,2	74° 09,1	46	Pulluche	21/11/02	18:57
74	45° 45,7	74° 19,9	96 - 94	Pulluche	21/11/02	11:38
76	45° 49,4	74° 32,2	220	Pulluche	21/11/02	02:45
77	45° 47,0	74° 42,8	86	Anna Pink	21/11/02	00:47
78	45° 49,6	74° 53,9	74	Anna Pink	20/11/02	23:00
79	45° 49,5	75° 09,0	92	Anna Pink	20/11/02	17:34

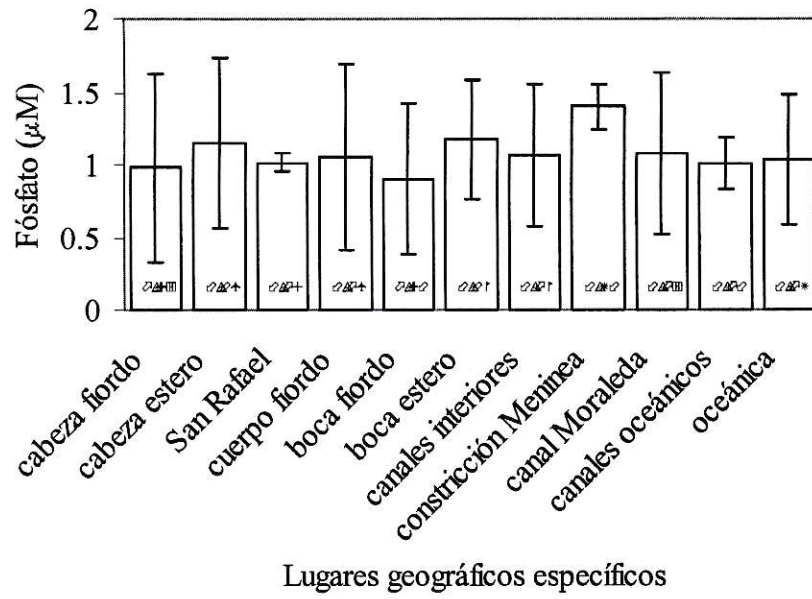
## ANEXO 2

ESTACION	AREAS CON CARACTERÍSTICAS GEOGRÁFICAS GENERALES	LUGARES CON CARACTERÍSTICAS GEOGRÁFICAS ESPECÍFICAS
0	Boca Guafo y Canal Moraleda	Estaciones oceánicas
1	Boca Guafo y Canal Moraleda	Estaciones oceánicas
2	Boca Guafo y Canal Moraleda	Estaciones oceánicas
3	Boca Guafo y Canal Moraleda	Estaciones oceánicas
4	Boca Guafo y Canal Moraleda	Estaciones oceánicas
5	Boca Guafo y Canal Moraleda	Estaciones oceánicas
6	Boca Guafo y Canal Moraleda	Estaciones oceánicas
7	Boca Guafo y Canal Moraleda	Canal Moraleda
8	Boca Guafo y Canal Moraleda	Canal Moraleda
9	Boca Guafo y Canal Moraleda	Canal Moraleda
10	Boca Guafo y Canal Moraleda	Canal Moraleda
11	Boca Guafo y Canal Moraleda	Canal Moraleda
12	Boca Guafo y Canal Moraleda	Constricción del Meninea
13	Boca Guafo y Canal Moraleda	Constricción del Meninea
15	Fiordos y Canales interiores	Canales interiores
16	Fiordos y Canales interiores	Boca de fiordo
17	Fiordos y Canales interiores	Cuerpo de fiordo
17a	Fiordos y Canales interiores	Cuerpo de fiordo
18	Fiordos y Canales interiores	Cuerpo de fiordo
19	Fiordos y Canales interiores	Cuerpo de fiordo
20	Fiordos y Canales interiores	Cuerpo de fiordo
21	Fiordos y Canales interiores	Cabeza de fiordo
21A	Fiordos y Canales interiores	Cabeza de fiordo
22	Fiordos y Canales interiores	Canales interiores
23	Fiordos y Canales interiores	Canales interiores
24	Fiordos y Canales interiores	Canales interiores
25	Fiordos y Canales interiores	Canales interiores
26	Fiordos y Canales interiores	Canales interiores
27	Fiordos y Canales interiores	Entrada a Laguna San Rafael
28	Fiordos y Canales interiores	Canales interiores
28a	Fiordos y Canales interiores	Boca de estero
28b	Fiordos y Canales interiores	Cabeza de estero
29	Fiordos y Canales interiores	Boca de estero
30	Fiordos y Canales interiores	Cabeza de estero
30a	Fiordos y Canales interiores	Boca de estero
31	Fiordos y Canales interiores	Canal Moraleda

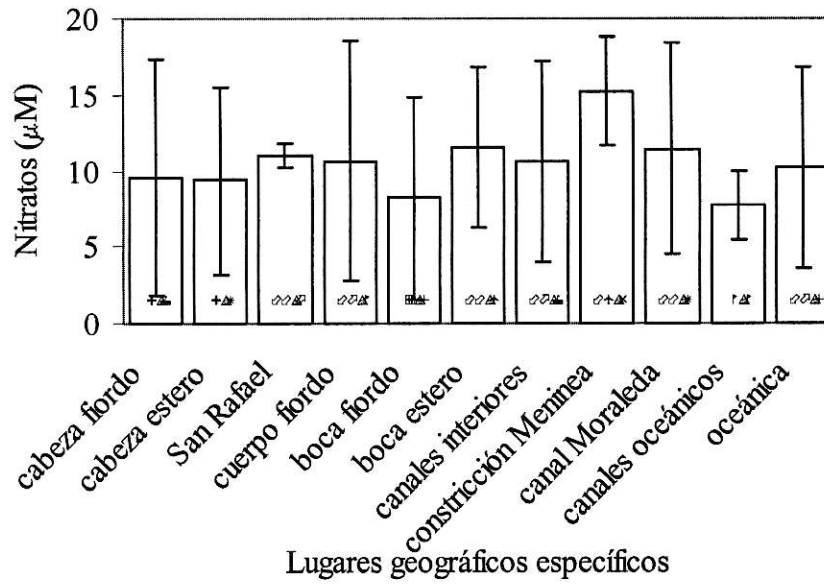
31A	Fiordos y Canales interiores	Canal Moraleda
32	Fiordos y Canales interiores	Canales interiores
34	Fiordos y Canales interiores	Canales interiores
35	Fiordos y Canales interiores	Cabeza de fiordo
36	Fiordos y Canales interiores	Cuerpo de fiordo
37	Fiordos y Canales interiores	Boca de fiordo
38	Fiordos y Canales interiores	Canales interiores
40	Fiordos y Canales interiores	Canales interiores
42	Fiordos y Canales interiores	Canales interiores
44	Canales oceánicos	Canales oceánicos
45	Canales oceánicos	Canales oceánicos
46	Canales oceánicos	Estaciones oceánicas
49	Canales oceánicos	Canales oceánicos
50	Canales oceánicos	Canales oceánicos
51	Canales oceánicos	Canales oceánicos
52	Canales oceánicos	Canales oceánicos
53	Canales oceánicos	Canales oceánicos
60 A	Canales oceánicos	Canales oceánicos
62	Canales oceánicos	Canales oceánicos
63	Canales oceánicos	Canales oceánicos
64	Canales oceánicos	Estaciones oceánicas
65	Canales oceánicos	Canales oceánicos
66	Canales oceánicos	Canales oceánicos
67	Canales oceánicos	Canales oceánicos
69	Canales oceánicos	Canales oceánicos
70	Canales oceánicos	Canales oceánicos
72	Canales oceánicos	Canales oceánicos
74	Canales oceánicos	Canales oceánicos
77	Canales oceánicos	Canales oceánicos
78	Canales oceánicos	Estaciones oceánicas
79	Canales oceánicos	Estaciones oceánicas

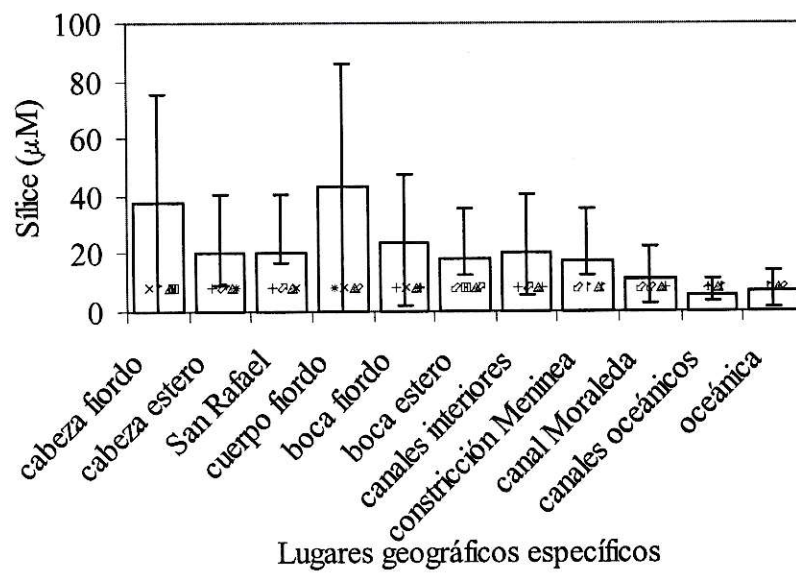
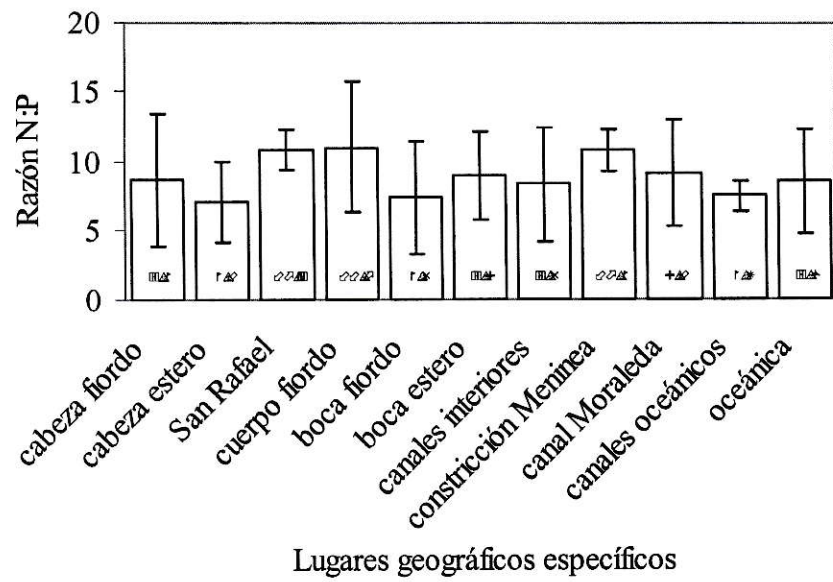
Estaciones muestreadas en el total de cruceros, distinguiendo el área geográfica general y específica al que corresponde cada estación. El número de muestras no está representado en esta tabla, ya que cada estación pudo ser muestreada en 1, 2 ó los 3 cruceros y a diferentes profundidades (3-5).

a

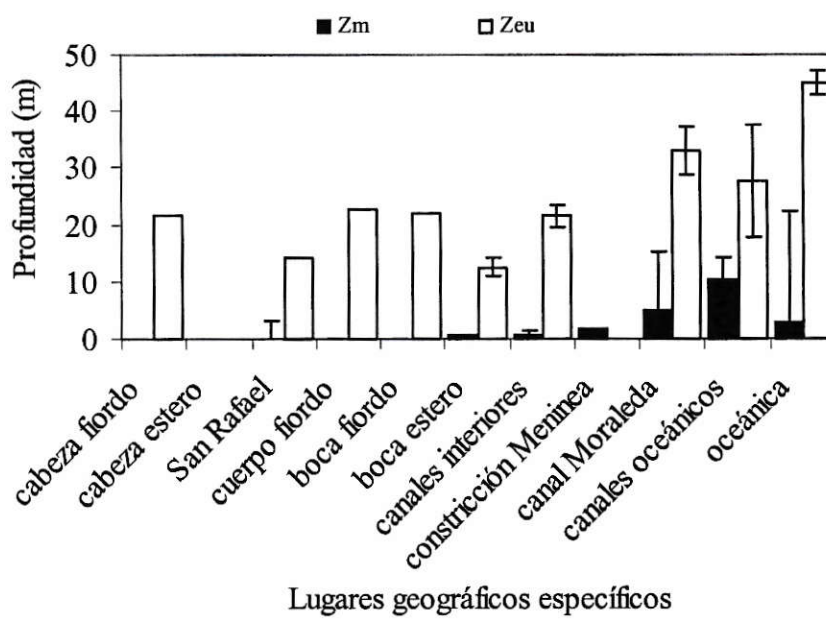
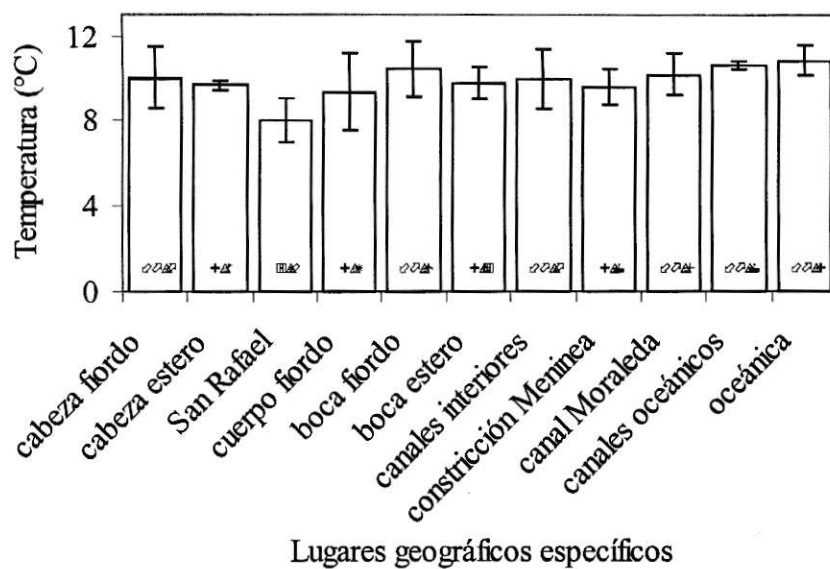


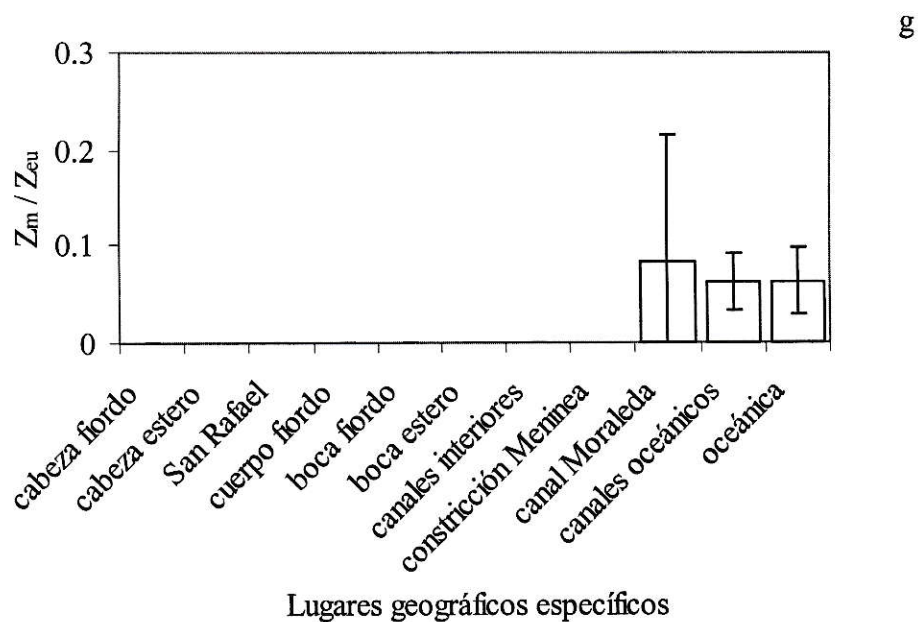
b











Anexo 3: Medidas de variables ambientales promedio por lugares geográficos con características específicas. a) Fosfato, b) nitratos, c) relación N: P, d) sílice, e) temperatura, f) profundidad de la zona eufótica y zona de mezcla, g) proporción de luz en la zona de mezcla  $Z_m / Z_{eu}$ .

## BIBLIOGRAFIA

- Astoreca, R., G. Alarcón, K. Fuentes, V. Montecino, M.A., Paredes, y G. Pizarro. 2002 a. Materia orgánica disuelta coloreada en aguas costeras y oceánicas de Chile: Dinámica y distribución. XXII Congreso de Ciencias del Mar, UACH, Sociedad Chilena de Ciencias del Mar, Valdivia. Pág. 115.
- Astoreca, R., G. Pizarro, M.A., Paredes, P. Uribe y V. Montecino. 2002 b. Relación entre patrones espaciales de productividad y la abundancia y estructura de tamaños del fitoplancton en sistemas de fiordos y canales de la XI región. Resultados Crucero CIMAR 7 FIORDOS. Informes preliminares. pp. 77- 88.
- Avaria, S., D. Cassis, P. Muñoz y P. Vera. 1997. Distribución del microfitoplancton marino en aguas interiores del sur de Chile en octubre de 1995 (crucero Cimar- Fiordo 1). Ciencia y Tecnología Marina. 20: 107-123.
- Banse, K. 1976. Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size- a review. Journal of Phycology. 12: 135-140.
- Begon, M., Harper J.L. y C.R. Townsend. 1988. Ecología. Individuos, Poblaciones y comunidades. 886 pp. Ediciones Omega, S.A., Barcelona.
- Bode, A. y E. Fernández. 1992. Influence of water-column stability on phytoplankton size and biomass succession pattern in the central Cantabrian Sea (Bay of Biscay). Journal of Plankton Research. 14(6): 885-902.
- Brown, J.H. 1995. Macroecology. 269 pp. The University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J.H. y B.A. Maurer. 1986. Body size, ecological dominance and Cope's rule. Nature. 324: 248-250.
- Cade, B.S., J.W. Terrell y R.L. Schroeder. 1999. Estimating effects of limiting factors with regression quantiles. Ecology. 80(1): 311-323.
- 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.
- Cid, L. 2001. Medidas y estimación de la diversidad. *En* K. Alveal V. y T. Antezana (eds.). Sustentabilidad de la biodiversidad. Un problema actual. Bases científico-técnicas, teorizaciones y proyecciones. pp. 29-59. Trama Impresores S.A. Chile, Concepción.

Ciotti, A.M., M.R. Lewis y J.J. Cullen. 2002. Assessment of the relationships between dominant cell size in natural phytoplankton communities and the spectral shape of the absorption coefficient. *Limnol. Oceanogr.* 47(2): 404-417.

Cloern, J.E., and Dufford, R.F., in press, *Phytoplankton community ecology: Principles applied in San Francisco Bay: Marine Ecology Progress Series.*

Connell, J. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science.* 199: 1304-1310.

Dávila, P.M y D. Figueroa. 2000. Freshwater input into the coastal ocean and its relation on the salinity distribution off austral Chile (35°-54°S). Sixth International Conference on Southern Hemisphere Meteorology and Oceanography, Chile, 3-7 April: 90-91.

Dellarossa, V., G. Daneri, R. Quiñones, O. Ulloa y A. Vásquez. 2001. Producción primaria y biomasa fraccionada por tamaños en sistemas acuáticos de distinto grado trófico. *En* K. Alveal y T. Antezana (eds.), *Sustentabilidad de la biodiversidad. Un problema actual. Bases científico- técnicas, teorizaciones y proyecciones.* pp. 183-198. Trama Impresores S.A. Chile, Concepción.

Eberhardt, L.L. 1969. Some aspects of species diversity models. *Ecology.* 50(3): 503-505.

Elliot, J.A., A.E. Irish y C.S. Reynolds. 2001. The effects of vertical mixing on a phytoplankton community: a modelling approach to the intermediate disturbance hypothesis. *Freshwater Biology.* 46: 1291- 1297.

Fenchel, T. 1974. Intrinsic rate of natural increase: The relationship with body size. *Oecologia (Berl).* 14: 317-326.

Frenette, J.J., W.F. Vincent, L. Legendre y T. Nagata. 1996. Size-dependent phytoplankton responses to atmospheric forcing in Lake Biwa. *Journal of Plankton Research.* 18(3): 371-391.

Gargett, A. y J. Marra. 2002. Effects of upper ocean physical processes (turbulence, advection and air-sea interaction) on ocean primary production. Cap 2. *En* R. Robinson, J.J. McCarthy y B.J. Rothschild (eds.). *The Sea. Vol 12.* pp 19-49. John Wiley & Sons, Inc., New Cork.

Geider, R.J., T. Platt y J.A. Raven. 1986. Size dependence of growth and photosynthesis in diatoms. *Marine Ecology Progress Series.* 30: 93-104.

Godfray, H.C.J. y J.H. Lawton. 2001. *Trends in Ecology y Evolution.* 16(7): 400-4004.

- Grime, J.P. 1977. Evidence of the existence of the primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*. 11:1169-1194.
- Guzmán D. y N. Silva. 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.
- Harris, G.P., G.G. Gauf y D.P. Thomas. 1987. Productivity, growth rate and cell size distributions of phytoplankton in the SW Tasman Sea: Implications for carbon metabolism in the photic zone. *Journal of Plankton Research*. 98: 215-239.
- Hill, O.M. 1973. Diversity and evenness: A Unifying notation and its consequences. *Ecology*. 54(2): 427-432.
- Hurlbert, S.H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*. 52(4): 577-586.
- Irigoién, X., J. Huisman y P. Harris. 2004. Global biodiversity patterns of marine phytoplankton and zooplankton. *Nature*. 429: 863-867.
- Jeffrey, S.W., R. F.C. Mantoura y S.W. Wright. 1997. Phytoplankton pigments in oceanography: methods. *Monographs on Oceanographic Methodology*. SCOR and UNESCO.
- Kahru, M. y A. Leeben. 1991. Size structure of planktonic particles in relation to hydrographic structure in the Skagerrak. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 76: 159-166.
- Kjørboe, T. 1993. Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. *Advances in Marine Biology*, 29.
- Kirk, J.T.O. 1994. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. Second edition. Cambridge University Press, 509 pp. U.K.
- Knight, C.A. y D.D. Ackerly. 2002. Variation in nuclear DNA content across environmental gradients: a quantil regression analysis. *Ecology Letters*. 5: 66-76.
- LaBarbera, M. 1989. Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 97-17.
- Lampert, W. & U. Sommer. 1997. *Limnoecology: The ecology of lakes and streams*. Pp 382. Oxford University Press, New York.
- Laws, E.A. 1975. The importance of respiration losses in controlling the size distribution of marine phytoplankton. *Ecology*. 56: 419-426.

- Lewis, W.M. 1976. Surface/Volume ratio: Implications for phytoplankton morphology. *Science*. 192: 885-887.
- Li, W.K.W. 1997. Cytometric diversity in marine ultraplankton. *Limnol. Oceanogr.* 42(5): 874-880.
- Li, W.K.W. 2002. Macroecological patterns of phytoplankton in the northwestern North Atlantic Ocean. *Nature*. 419: 154-157.
- Li, W.K.W. y P.M. Dickie. 2001. Monitoring phytoplankton, bacterioplankton, and virioplankton in a coastal inlet (Bedford basin) by flow cytometry. *Cytometry*. 44:236-246.
- Lindenschmidt K. y I. Chorus. 1998. The effect of water column mixing on phytoplankton succession, diversity and similarity. *Journal of Plankton Research*. 20: 1927-1951.
- Malone, T.C. 1980. Algal Size. *En* I. Morris (ed.), *The Physiological Ecology of Phytoplankton*. Studies in ecology. Vol 7. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Mann, K.H. y J.R.N. Lazier. 1991. Dynamics of marine ecosystems biological- physical Interactions in the ocean. pp. 394. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Montagnes, D.J.S. y D.J. Franklin. 2001. Effect of temperature on diatom volume, growth rate, and carbon and nitrogen content: Reconsidering some paradigms. *Limnology and Oceanography*. 46(8): 2008-2018.
- Montecino, V. y D. Quiroz. 2000. Specific primary production and phytoplankton cell size structure in an upwelling area off the coast of Chile (30°S). *Aquat. Sci.* 62: 364-380.
- Montecino, V. 2001. Alometría y biodiversidad en fitoplancton en relación con la productividad primaria en ecosistemas pelágicos. *En* K. Alveal y T. Antezana (eds). *Sustentabilidad de la biodiversidad. Un problema actual. Bases científico- técnicas, teorizaciones y proyecciones*. pp. 199-215. Trama Impresores S.A. Chile, Concepción.
- Montecino, V., G. Pizarro y F. Smith. 2002. Phytoplankton assemblages in austral fjords and channels: sites, basins and regional scale patterns. **En preparación.**
- Montecino V., M.A., Paredes, C. Vargas, M. Manly y G. Pizarro. 2003. Composición por tamaños del fitoplancton, abundancia de clorofila y gradientes de productividad primaria en la región de Aysén- Noviembre 2002. Resultados Crucero CIMAR 8 FIORDOS. Informes preliminares. pp. 123-137.
- Niklas, K.J. 1994. Plant allometry. The scaling of form and process. pp. 305. The University of Chicago Press. Chicago.

- O'Neill, R.V., D.L. DeAngelis, J.B. Waide y T.F.H. Allen. 1986. A hierarchical concept of ecosystems. pp 253. Princeton University Press, Princeton.
- Parsons, T.R. 1969. The use of particle size spectra in determining the structure of a plankton community. *J. Ocean. Soc. Jpn.* 25: 172-181.
- Parson, T.R., Maita, Y, y C.M. Lalli. 1991. A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. pp 173. Pergamon Press, Oxford,
- Peters, R.H. 1983. The ecological implications of body size. pp 329. Cambridge University Press, New York.
- Pickard, G. 1971. Some physical oceanographic features of inlets of Chile. *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 28: 1077-1106.
- Pielou, E.C. 1966. Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and misuse.
- Pizarro, G., J.L. Iriarte, V. Montecino, J. L. Blanco y L. Guzmán. 2000. Distribución de la biomasa fitoplanctónica y productividad primaria máxima de fiordos y canales australes (47°-50° S) en Octubre 1996. *Ciencia y Tecnología Marina.* 23: 25-48.
- Reynolds, C.S. 1993. Scales of disturbances and their role in plankton ecology. *Hydrobiologia.* 249: 157-171.
- Reynolds, C.S. 1997. Vegetative process in the pelagic: A model for ecosystem theory. Excellence in ecology N° 9. Ecology Institute, Nordbunte 23, D-21385 Oldendorf/Luhe.
- Rodriguez, J. 1994. Some comments on the size-based structural analysis of the pelagic ecosystems. *Scientia Marina.* 58(1-2): 1-10.
- Salinas, S., J. Fierro, M. Castillo y J. Letelier. 2002. Tiempo de residencia y procesos de mezcla en la cuenca sur de la constricción de Meninea. Resultados Crucero CIMAR-7 fiordos. Informes preliminares. Comité Oceanográfico Nacional: 33-43.
- Scharf, F.S., F. Juanes y M. Sutherland. 1998. Inferring ecological relationships from the edges of scatter diagrams: Comparison of regression techniques. *Ecology.* 79(2): 448-460.
- Shannon, C. E., y Weaver, W. (1949). The mathematical theory of communication. Urbana IL: University of Illinois Press.
- Siemann E., D. Tilman y J. Haarstad. 1996. Insect species diversity, abundance and body size relationships. *Nature.* 380: 704-706.

- Silva, N., H. Sievers y R. Prado. 1995. Descripción oceanográfica de los canales australes de Chile. Zona Puerto-Laguna San Rafael (41° 20' S, 46° 40' S). *Rev. Biol. Mar.* 30(2): 207-254.
- Silva, N., C. Calvete y H. Sievers. 1997. Características oceanográficas físicas y químicas de canales australes chilenos entre Puerto Montt y Laguna San Rafael (Crucero CIMAR - FIORDO 1). *Ciencia y Tecnología Marina.* 20: 23-106.
- Silva, N.J. Maturana, J. Sepúlveda y R. Ahumada. 1998a. 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 Marina* 21: 49-74.
- Silva, N., C. Calvete y H. Sievers. 1998b. Masas de agua y circulación general para algunos canales australes entre Puerto Montt y Laguna San Rafael, Chile. (Crucero CIMAR-FIORDO 1). *Ciencia y Tecnología Marina.* 21: 17-8.
- Silva, N., D. Guzmán y H. Sievers. 1999. Distribución de la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto, entre la boca del Guafo y el Estero Elefantes. *Revista de resultados CIMAR FIORDO 4*, pp. 13-17.
- Sin Y., R.L. Wetzel y I.C. Anderson. 2000. Seasonal variations of size-fractionated phytoplankton along the salinity gradient in the York River estuary, Virginia (USA). *Journal of Plankton Research.* 22 (10): 1945-1960.
- Sin Y. y R.L. Wetzel. 2002. Ecosystem modelling 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.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1981. *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research.* W. H. Freeman and Company, San Francisco, USA Second Edition, pp 859.
- Sommer, U. 1981. The role of r- and K- selection in the succession of phytoplankton in Lake Constance. *Acta Oecologica.* 2: 327-342.
- Sommer, U. 1995. An experimental test of the intermediate disturbance hypothesis using cultures of marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography.* 40(7): 1271-1277.
- Soto, D., F. Jara y C. Moreno. 2001. Escaped salmon in the inner seas, southern Chile: facing ecological and social conflicts. *Ecological Applications.* 11(6): 1750-1762.
- Underwood, A.J. 1997. *Experiments in Ecology; Their Logical Design and*



Interpretation using Analysis of Variance. Cambridge Univ. Press. 504 pp.

Van der Maarel, E. 1993. Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability. *Journal of vegetation Science*. 4: 733-736.

Williams, R.B. 1964. Division rates of salt marsh diatoms in relation to salinity and cell size. *Ecology*. 45(4): 877-880.

White, P.S. y S. T.A. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. *En* Pickett T.A., y P.S. White (Eds.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, INC., London.

Yentsch, C.S. y D.A. Phinney. 1989. A bridge between ocean optics and microbial ecology. *Limnology and Oceanography*. 34(8): 1694-1705.