

UCH-FC
KDB-B
QB
C.1

RELACIÓN ENTRE EL TAMAÑO DEL FITOPLANCTON Y LA TASA
ESPECÍFICA DE FIJACIÓN DE CARBONO EN UN SISTEMA DE SURGENCIA

Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Magister en Ciencias con Mención en Biología

Facultad de Ciencias

por
Daniel Claudio Quiroz Reyes

1997



Director de Tesis: Prof. Vivian Montecino B.

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 el candidato

Daniel Claudio Quiroz Reyes

ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito para optar al grado de Magister en Ciencias con mención en Biología, en el exámen de Defensa de Tesis rendido el día 24 de Julio de 1997

Director de Tesis:

Prof. Vivian Montecino

Comisión de Evaluación de Tesis:

Dr. Víctor Marín

Dr. Francisco Bozinovic

Dr. Italo Serey



AGRADECIMIENTOS

Mis sinceros agradecimientos a mi tutor Prof. Vivian Montecino y miembros de la Comisión Revisora Dr. Víctor Marín, Francisco Bozinovic e Italo Serey, por sus críticas que permitieron en definitiva dar forma a la tesis.

Agradezco la colaboración de mis amigos Waldo Sepúlveda, Gabriel Oyarce por darme algo de sus tiempos para confeccionar los dibujos y mejorar algo mi mala redacción. Sin la ayuda de ellos y mi profesor tutor Vivian Montecino este documento sería ininteligible aún para mí. A Manuel Contreras, Ximena Molina, Isabel Olmedo, Ginger Martínez por sus críticas a la exposición de la tesis.

Finalmente deseo agradecer a Susan, a mis padres y suegros por todo el apoyo afectivo y logístico que me permitió poder dedicar mayor tiempo en la realización de esta tesis.



Con amor dedico esta tesis a mis padres, suegros, amigos,
y especialmente a mi esposa Susan y mi hijo Cristobal.



CONTENIDO

LISTA DE TABLAS	iv
LISTA DE FIGURAS.....	v
RESUMEN.....	viii
ABSTRACT	x
INTRODUCCIÓN.....	1
MATERIALES Y MÉTODOS	10
1. Características de variables dependientes (FC, Cl, [FC/Cl]) y variable independiente (fracciones de tamaño).....	10
2. Descripción del área de estudio, y colecta de muestras:.....	12
3. Estimación de clorofila-a y fijación de carbono.....	13
4. Experimentos de fijación de carbono.....	15
5. Experimentos P versus I.....	17
6. Fraccionamiento.....	17
7. Análisis de Datos.....	20
RESULTADOS	23
1. Relación tamaño del fitoplancton con la [FC/Cl].....	23
2. Análisis de los parámetros fotosintéticos en relación al tamaño.....	31
3. Implicancia de la estructura de tamaños en la FC del fitoplancton.....	32
DISCUSIÓN	43
1. Tamaño y Tasa Específica de Fijación de Carbono ([FC/Cl]).....	43
2. Tamaño y Parámetros Fotosintéticos.....	45
3. Tamaño y Tasa Específica de Fijación de Carbono en función del período de observación, distancia desde la costa y profundidad de origen de la muestra. ..	49
4. Relación entre estructura de tamaños y fijación de carbono (FC).....	56
ANEXO I : Evaluación del proceso de fraccionamiento.....	60
ANEXO II: FC, Cl y [FC/Cl] de las fracciones 0.45-8 μm y 8-200 μm , en los cruceros de julio de 1995 y enero y julio de 1996.	65
ANEXO III: FC, Cl y [FC/Cl] de las fracciones 0.45-8 μm , 8-47 μm y 47-200 μm , en julio de 1996.	65
ANEXO IV : Diagrama de dispersión y ajuste de las curvas P versus I.....	66
ANEXO V : Análisis de [FC/Cl] con dos fracciones de tamaño sin considerar valores extremos.....	71
BIBLIOGRAFIA.....	73

LISTA DE TABLAS

		Página
Tabla 1:	Tamaño de muestra para cada combinación de 1. crucero, 2. Distancia desde la costa y 3. Profundidad (en Csm y bajo Csm).....	22
Tabla 2:	Análisis de la varianza en la variable dependiente "tasa específica de fijación de carbono" [FC/CI] en tres fracciones de tamaño (0.45-8, 8-47 y 47-200 μm) (diseño bloques, modelo III)	25
Tabla 3:	Comparaciones múltiples <i>a posteriori</i> (Prueba Tukey) de la "tasa específica de fijación de carbono" [FC/CI], entre los valores promedios de las fracciones analizadas (0.45-8 μm , 8-47 μm y 47-200 μm) en julio de 1996.	26
Tabla 4:	Análisis de la varianza en la variable dependiente Dif[FC/CI] respecto de las variables independientes 1) período de observación, 2) distancia desde la costa y 3) profundidad, (Kruskall-Wallis diseño no balanceado no paramétrico). H: estadístico Kruskall-Wallis.....	29
Tabla 5:	Comparaciones múltiples <i>a posteriori</i> no paramétrico (Prueba tipo Tukey) entre la sumatoria de los valores rankeados de [FC/CI] de los distintos cruceros realizados (Julio 95, Enero 96 y Julio 1996).	30
Tabla 6:	Probabilidad de la prueba de normalidad Lilliefors, estadístico de análisis de datos pareados (Z: Aproximación Z de la Prueba de Wilcoxon o t: t de student), y probabilidad de los estadísticos del análisis de datos pareados, para comparar los valores de Alfa, Ps y Beta, entre las dos fracciones analizadas (0.45-8 μm y 8-200 mm) para el total de los experimentos de curvas P versus I y según período de observación (Julio 95, Enero 96 y Julio 1996).....	35
Tabla 7:	Análisis de la varianza en la variable dependiente Alfa entre los distintos períodos de observación para la fracción 0.45-8 μm y 47-200 μm). Los valores de Alfa están transformados con el logaritmo en base e.	36
Tabla 8:	Comparaciones múltiples <i>a posteriori</i> (Prueba Tukey) de los valores promedios de Alfa entre los distintos períodos de observación (Julio de 1995, Enero de 1996 y Julio de 1996) . Los valores de Alfa están transformados con el logaritmo en base e.	36
Tabla 9:	Índices de correlación de Pearson de los modelos $r_1: \log FC = f(\log B)$, $r_2: \log FC = f(ET)$ y $r_3: \log FC = f(\log B, ET)$, y la probabilidad de la prueba de comparación entre dos índices de correlación (H1: $r_1 < r_3$). Los valores entre paréntesis corresponden a los coeficientes de determinación.	42

LISTA DE FIGURAS

		Página
Figura 1:	Esquema de las relaciones causales de las variables irradiación (flujo fotónico), abundancia del fitoplancton, y los parámetros fotosintéticos Alfa, PBmax, Beta e Ik (estado fisiológico de la biomasa fotosintetizadora) en el proceso de fijación de carbono (FC) realizado por el fitoplancton. Los parámetros fotosintéticos se obtienen del ajuste de curvas P versus I que describen la relación entre la fijación de carbono específica (P) y la irradiación (I).....	3
Figura 2:	Modelo conceptual de las variables controladoras de la fijación de carbono del fitoplancton determinada por la biomasa y la tasa específica de fijación de carbono. Flecha blanca representa el proceso de fijación de carbono; flechas rojas indican la dependencia directa de la FC por parte de la biomasa y la [FC/CI]; flechas verdes indican el efecto directo de las variables ambientales sobre la [FC/CI] (A factor abiótico, y B factor biótico); flechas delgadas negras y blancas indican efecto indirecto de los procesos hidrodinámicos y clima sobre la fijación de carbono del fitoplancton.....	4
Figura 3:	Localización geográfica del área de estudio y distribución espacial de las muestras, según el período de muestreo (azul: Julio 95, rojo: Enero 96, verde: Julio 1996). Los distintos períodos de muestreo, corresponden a los cruceros XI, XII y XII del proyecto JGOFS-Chile.	14
Figura 4:	A) Sistema de incubación <i>on deck</i> utilizado para los experimentos de fijación de carbono de las distintas fracciones de tamaño consideradas del fitoplancton. 1. incubador con capacidad para 15 botellas de 100 ml (12 botellas de 150 ml), 2. estructura de PVC que sostiene los 6 incubadores, 3. tapa de incubador con entrada de agua para regular la temperatura de incubación, 4. entrada de agua y 5. salida de agua. B) Procedimiento de filtración para el total del fitoplancton (una botella clara) y el fraccionamiento por tamaños (dos botellas claras).	18
Figura 5:	Valores de Dif[FC/CI] para el total de mediciones realizadas en el área de estudio durante los cruceros Julio 1995, Enero 1996 y Julio 1996 (n= 57).....	24
Figura 6:	Mediana e intervalo de confianza (95%) de la variable Dif[FC/CI] para el total de las muestras (n= 57). Z: aproximación valor de desviación estándar normalizada. P: probabilidad de Z. <8µm: tasa específica de la fracción 0.45-8 µm es mayor que la tasa específica de la fracción 8-200 µm. >8µm: tasa específica de la fracción 0.45-8 µm es menor que la tasa específica de la fracción 8-200 µm.	24
Figura 7:	Media aritmética e intervalo de confianza del 95% (negro) y del 90% (rojo), del valor de la tasa específica de fijación de carbono transformado (logaritmo base 10) en función del valor medio de las tres fracciones analizadas (0.45-8, 8-47 y 47-200 µm) en los datos obtenidos desde Julio 1996.....	25
Figura 8:	Mediana (línea horizontal), intervalo de confianza del 50% (sombreado) e intervalo de confianza del 95% (línea fina) de Dif[FC/CI] para las distintas agrupaciones analizadas:	

periodo de observación (Julio 95, Enero 96 y Julio 1996), distancia desde la costa (Costa: < 50 km , Océano: 80-200 km) y profundidad de origen de la muestra (en Csm, bajo Csm).....29

- Figura 9: Mediana e intervalo de confianza (95%) de la variable Dif[FC/CI] para los datos de 1995 (n= 22) y de 1996 (n= 35). Z: aproximación valor de desviación estándar normalizada. t: estadístico t de student. P: probabilidad de la prueba estadística. 0.45-8µm: tasa específica de la fracción 0.45-8 µm es mayor que la tasa específica de la fracción 8-200 µm. 8-200 µm: tasa específica de la fracción 0.45-8 µm es menor que la tasa específica de la fracción 8-200 µm.30
- Figura 10: Eficiencia fotosintética por unidad de luz (α : $X \pm EE$) entre fitoplancton <8µm y >8µm para distintas estaciones de muestreo del período de observación Enero 96. (F1: experimento que considera muestras desde varias profundidades entre 0 y 80 m; F2: muestra de una sola profundidad).33
- Figura 11: Eficiencia fotosintética por unidad de luz (α : $X \pm EE$) entre fitoplancton <8µm y >8µm para distintas estaciones de muestreo del período de observación Julio 1996. (F1: experimento que considera muestras desde varias profundidades entre 0 y 80 m; F2: muestra de una sola profundidad).33
- Figura 12: Eficiencia fotosintética por unidad de luz (α : $X \pm EE$) entre fitoplancton <8µm y >8µm para distintas estaciones de muestreo del período de observación Julio 95. (F1: experimento que considera muestras desde varias profundidades entre 0 y 80 m; F2: muestra de una sola profundidad).34
- Figura 13: Diagrama de dispersión de la FC en relación a la biomasa total del fitoplancton para: A. zona costera (n= 44), B. zona oceánica (n=13). r: Índice de correlación de Pearson, P: probabilidad para prueba de dos colas.38
- Figura 14: Diagrama de dispersión de la FC en relación a la biomasa total del fitoplancton para: A. en la Csub sm(n= 32), B. bajo la Csub sm (n=25). r: Índice de correlación de Pearson, P: probabilidad para prueba de dos colas.39
- Figura 15: Diagrama de dispersión de la FC en relación a la biomasa total del fitoplancton para: A. total de los datos (n=57), B. Julio 95 (n=22), C. Enero 96 (n=19), D. Julio 1996 (n=16). r: índice de correlación de Pearson, P: probabilidad para prueba de dos colas.41
- Figura 16 : Relación entre la fijación de carbono (FC) y la proporción de células < 8µm (ET) en la zona oceánica, para los distintos periodos de observación (Julio 1995, Enero 1996 y Julio 1996). El índice de correlación se obtiene a partir del total de los datos en el océano (n= 13).....42
- Figura 17: Relación entre irradianza de luz y [FC/CI] para dos fracciones de tamaño del fitoplancton (línea discontinua: <8µm, línea continua: >8µm) que esquematiza cambios en Alfa, y su disminución en la [FC/CI] como resultado en la disminución de la irradianza (flecha negra), desde una zona con altos valores (B: zona oceánica y/o en la capa de mezcla) a otra de bajos valores (A: zona costera y/o bajo la capa de mezcla). Flecha roja indica la disminución en la [FC/CI] de la fracción <8µm y Flecha clara indica la disminución de la [FC/CI] de la fracción >8µm. (*disminución de [FC/CI] de la fracción <8µm; **disminución de [FC/CI]de la fracción >8µm).47

Figura 18: Esquema que relaciona A. la tamaño dependencia de la tasa de adquisición de recurso y B. la tamaño dependencia de la tasa de transformación del recurso para determinar el tamaño que maximiza la variable dependiente $[FC/CI]$, y por ende afectando la tamaño dependencia de la $[FC/CI]$ (C). b_0 : coeficiente alométrico de la tamaño dependencia de la tasa de transformación del recurso en FC (bajo condiciones de recurso no limitante y limitante), b_1 y b_1' coeficientes alométricos de la tamaño dependencia en la tasa de adquisición de recurso bajo condiciones de recurso limitante y recurso no limitante, respectivamente. Las flechas verdes indican el cambio de la pendiente en las relaciones alométricas en la medida que la disponibilidad de recurso se hace no limitante.....53

RESUMEN

La variabilidad espacial y temporal de la productividad primaria (fijación de carbono, FC), está regulada por factores físicos, químicos y biológicos (e.g.: luz, temperatura, nutrientes, biomasa autótrofa, herbivoría, diversidad). En relación a los factores biológicos, se analiza el efecto del atributo tamaño del individuo sobre la FC. Se ha encontrado que el tamaño promedio de las especies de microalgas se relaciona inversamente con la tasa de crecimiento poblacional y con la tasa específica de fijación de carbono (FC normalizado a clorofila-a, CI). Con el objeto de evaluar el efecto del tamaño corporal de las microalgas del fitoplancton sobre la tasa específica de fijación de carbono ([FC/CI]) en el sistema de surgencia frente a Coquimbo, se pone a prueba la hipótesis "El tamaño corporal del fitoplancton se relaciona inversamente a la [FC/CI]". Además, se analiza el efecto de la proporción de células pequeñas del fitoplancton (estructura de tamaños, ET) en la variabilidad de la FC.

En el Pacífico Sur-Oriental frente a Coquimbo (30 °S), la FC y concentración de clorofila-a (CI) fueron cuantificados en 57 muestras, con el propósito de calcular la razón [FC/CI] del fitoplancton. Estas mediciones fueron tomadas en dos fracciones de tamaño durante julio de 1995 y enero de 1996 (0.45-8 y 8-200 μm), y en tres fracciones de tamaño durante julio de 1996 (0.45-8, 8-47 y 47-200 μm). Estas mediciones permiten comparar valores de [FC/CI] entre las fracciones de tamaño mencionadas. Además, los resultados fueron comparados entre agrupaciones de muestras, asignadas arbitrariamente como: i) zona costera (<50 km) o zona oceánica (200-150 km), ii) la profundidad en la columna de agua (en la capa superficial de mezcla o bajo la capa superficial mezcla) y iii) el período de observación (julio de 1995, enero de 1996 o julio de 1996).

Los resultados mostraron que la [FC/CI] de la fracción pequeña del fitoplancton es mayor que el de la fracción grande, ya sea considerando dos o tres fracciones de tamaño. La [FC/CI] de la fracción 0.45-8 μm fue significativamente mayor que la [FC/CI] de la fracción 8-200 μm , tomando en cuenta dos fracciones de tamaño, y considerando tres fracciones de tamaño (julio 1996), las [FC/CI] de las fracciones 0.45-8 y 8-47 μm fueron significativamente mayores que la [FC/CI] de la fracción 47-200 μm . Cuando se analiza el efecto de la localización espacial y temporal en la relación tamaño-[FC/CI], considerando dos fracciones de tamaño, se concluye que la localización espacial del fitoplancton no afecta la relación tamaño-[FC/CI]. Sin embargo, se observó que el período de observación si afectó la relación tamaño-[FC/CI], ya que en julio de 1995 la [FC/CI] de las dos fracciones de tamaño fueron iguales. Se proponen dos explicaciones que podrían dar cuenta de la variabilidad en la relación [FC/CI] - tamaño: i) limitación de nutrientes - la disponibilidad de nutrientes limita la tasa de adquisición de recurso principalmente en los individuos de mayor tamaño del fitoplancton, y ii) limitación por tamaño - la significancia de la varianza de la [FC/CI] explicada por el tamaño depende del rango de tamaños del fitoplancton considerado en el análisis.

La FC se correlaciona significativamente con la variable CI que explica hasta un 79% de la varianza en la FC. Al incorporar la ET como otra variable independiente de la FC, el índice de correlación múltiple no es significativamente mayor al índice de correlación entre las variables FC y CI. Por lo tanto, aunque en la mayoría de las muestras, la [FC/CI] y la FC están en función de la fracción de tamaño del fitoplancton, esto no implica necesariamente que la ET contribuya a la variabilidad espacial y temporal de la FC en el sistema pelágico frente a Coquimbo.

ABSTRACT

Temporal and spatial variability of primary production (carbon fixation, FC) is regulated by physical, chemical and biological factors (e.g.: light, temperature, nutrients, autotrophic biomass, herbivory, diversity). In the case of the biological factors the potential effects of the individual size attribute as related to FC was analyzed. It has found that the average size of microalgae species is related inversely to the population growth rate and to the specific rate of carbon fixation (FC normalized to the chlorophyll-a, CI). In order to test the effects of the phytoplankton body sizes over the specific rate of carbon fixation ([FC/CI]) in the upwelling system off Coquimbo, the following hypothesis will be evaluated: The body size of the phytoplankton is related inversely to the [FC/CI]. In addition, the effect of the proportion of small cells of the phytoplankton (size structure, ET) to the FC variability will also be analyzed.

In the Southeast Pacific off Coquimbo (30°S), the FC and concentrations of chlorophyll-a (CI) were quantified in 57 samples, with the purpose of calculating phytoplankton [FC/CI] ratios. These measurements were taken in two size fractions during July 1995 and January 1996 (0.45-8 and 8-200 μm), and in three size fractions during July 1996 (0.45-8, 8-47 and 47-200 μm). These measurements allow for a comparison of the [FC/CI] values amongst the mentioned size fractions. Also, the results were compared among different sample groupings, arbitrarily assigned as: i) coastal zone (<50 km) or oceanic zone (150-200 km), ii) the depth within the water column (within or under the upper mixed layer) and iii) the observation period (July 1995, January 1996 or July 1996).

The results showed that the [FC/CI] of the phytoplankton small fraction was higher than the [FC/CI] of the larger cells, when either two or three size fractions were

considered. The [FC/Cl] of the 0.45-8 μm fraction was significantly higher than the [FC/Cl] of the 8-200 μm fraction, when evaluating the two size fractions, while considering the three size fractions (during July 1996), the [FC/Cl] of the 0.45-8 and 8-47 μm were significantly higher than the [FC/Cl] of the 47-200 μm fraction. When the effect of spatial locations and observation periods as related to the [FC/Cl]-size relationship for the two size fractions were considered, it was concluded that the spatial locations of the phytoplankton did not effect the [FC/Cl]-size relationship. However, it seemed that the observation period did, because in July 1995 the [FC/Cl] of the two size fractions were the same. Therefore two explanations are proposed to account for the variability of the [FC/Cl]-size relationship: i) nutrients limitation - the availability of nutrients limits the rate of resource acquisition, mainly of the large size phytoplankton, and ii) size limitation - the significance of the variance of the [FC/Cl] ratio explained by size dependence of the phytoplankton size range considered in the analysis.

The FC is correlated significantly to the Cl variable, that explains up to 79% of the variance in the FC. When the ET is incorporated as another independent variable of the FC, the multiple correlation index was not significantly higher from the correlation index between FC and Cl. Therefore, even though in almost all sample groupings, the [FC/Cl] and the FC are a function of the size fraction of the phytoplankton, this does not necessarily imply that the size structure (ET) contributes to the temporal and spatial variability of the carbon fixation in the pelagic system off Coquimbo.

INTRODUCCIÓN

El proceso de productividad primaria, definido operacionalmente como la fijación autotrófica de carbono (FC)¹ (Williams, 1993), reviste especial importancia ya que implica la entrada de energía más importante para la existencia de las comunidades naturales (Allen, 1985; Rich, 1988; Ricklefs, 1990). Los valores de la FC en los distintos sistemas de la biosfera, varían en el espacio y el tiempo (Begon *et al.*, 1986; Ricklefs, 1990). En particular, en el océano se reconocen distintas áreas en cuanto a la magnitud promedio de la productividad primaria (Berger *et al.*, 1987; Platt *et al.*, 1995), como también la existencia de elevada variabilidad temporal de la FC en localidades específicas (e.g. : bahías y áreas de surgencia) (McCaul & Platt, 1977; Montecino *et al.*, 1996). Estos antecedentes han generado la realización de numerosos estudios para tratar de entender los factores bióticos y/o abióticos, que actúan como mecanismos reguladores de la FC del fitoplancton.

La mayor parte de la variabilidad en la fotosíntesis de un organismo autótrofo, puede ser atribuido a las variaciones en disponibilidad de radiación fotosintéticamente activa, PAR², y la concentración de biomasa fitoplanctónica (Platt *et al.*, 1977; Platt, 1986; Fee, 1984; Dokulil, 1984a). De aquí, los modelos de fijación de carbono más simples consideran la disponibilidad de PAR como la única variable independiente de la tasa específica de fijación de carbono ($[FC/CI]$ mgC mgCl-a⁻¹ h⁻¹). Estos modelos describen las denominadas curvas *P versus I*, donde P se refiere a la tasa específica de fijación de carbono, aquí denominada $[FC/CI]$, e I es la irradianza (Jassby & Platt, 1976;

¹Fijación de carbono inorgánico, por unidad de tiempo y volumen, que realizan los organismos autótrofos durante la fotosíntesis.

²La irradianza fotosintéticamente activa (PAR: photosynthetic active radiation) corresponde al espectro de longitudes de onda que componen la luz visible (400-700 nm).

Platt *et al.*, 1977; Geider y Osborne, 1992) (Figura 1). Además, estos modelos permiten evaluar el efecto de otras variables ambientales (temperatura, nutrientes) sobre $[FC/CI]$, mediante los parámetros fotosintéticos derivados de la relación P versus I (Platt *et al.*, 1977). Por ejemplo, análisis múltiples de correlaciones entre variables ambientales y la magnitud de los parámetros fotosintéticos, sugieren que la FC estaría controlada principalmente por factores físico-químicos (aproximación físico-química: disponibilidad de luz, calidad de luz, fotohistoria, disponibilidad de nutrientes nitrógeno, fósforo, fierro, y temperatura) (Platt & Jassby, 1976; McCaull & Platt, 1977; Prezelin & Ley, 1980; Malone, 1980; Harding *et al.*, 1982; Côté & Platt, 1983; Harrison & Platt, 1986; Smith *et al.*, 1989; Bidigare *et al.*, 1991; Martin *et al.*, 1991), los que a sus vez dependen de los procesos hidrodinámicos de advección, estratificación y surgencia (Denman & Powell, 1984; Prezelin *et al.*, 1991), dependientes del forzamiento climático (Figura 2).

Sin embargo, también se ha observado que la presión de herbivoría sobre el fitoplancton, la diversidad de especies y la proporción de grupos sistemáticos del fitoplancton con estrategias de vida distintas (Cianófitas, Dinoflagelados, Diatomeas), se relacionan con la FC (aproximación comunitaria), tanto en sistemas límnicos como oceánicos. Por lo tanto, si se quieren hacer estimaciones indirectas de producción, en adición de las propiedades biológicas no estructurales (e.g. : biomasa), las propiedades estructurales de la comunidad fitoplanctónica deberían ser consideradas (Margalef, 1969; Carpenter *et al.*, 1991; Pierson *et al.*, 1992; Alpine & Cloern, 1992; Banse, 1994).

Una propiedad biológica estructural interesante de estudiar (como factor controlador de la FC), es la estructura de tamaños del ensamble fitoplanctónico, dado que el tamaño de los individuos explica una gran parte de la variabilidad de muchos atributos biológicos que tienen relación con la estructura y función de los individuos intraespecies e interespecies (Peters, 1983; Calder, 1985; Schmidt-Nielsen, 1991).

La relación alométrica considera que el tamaño corporal del individuo es la

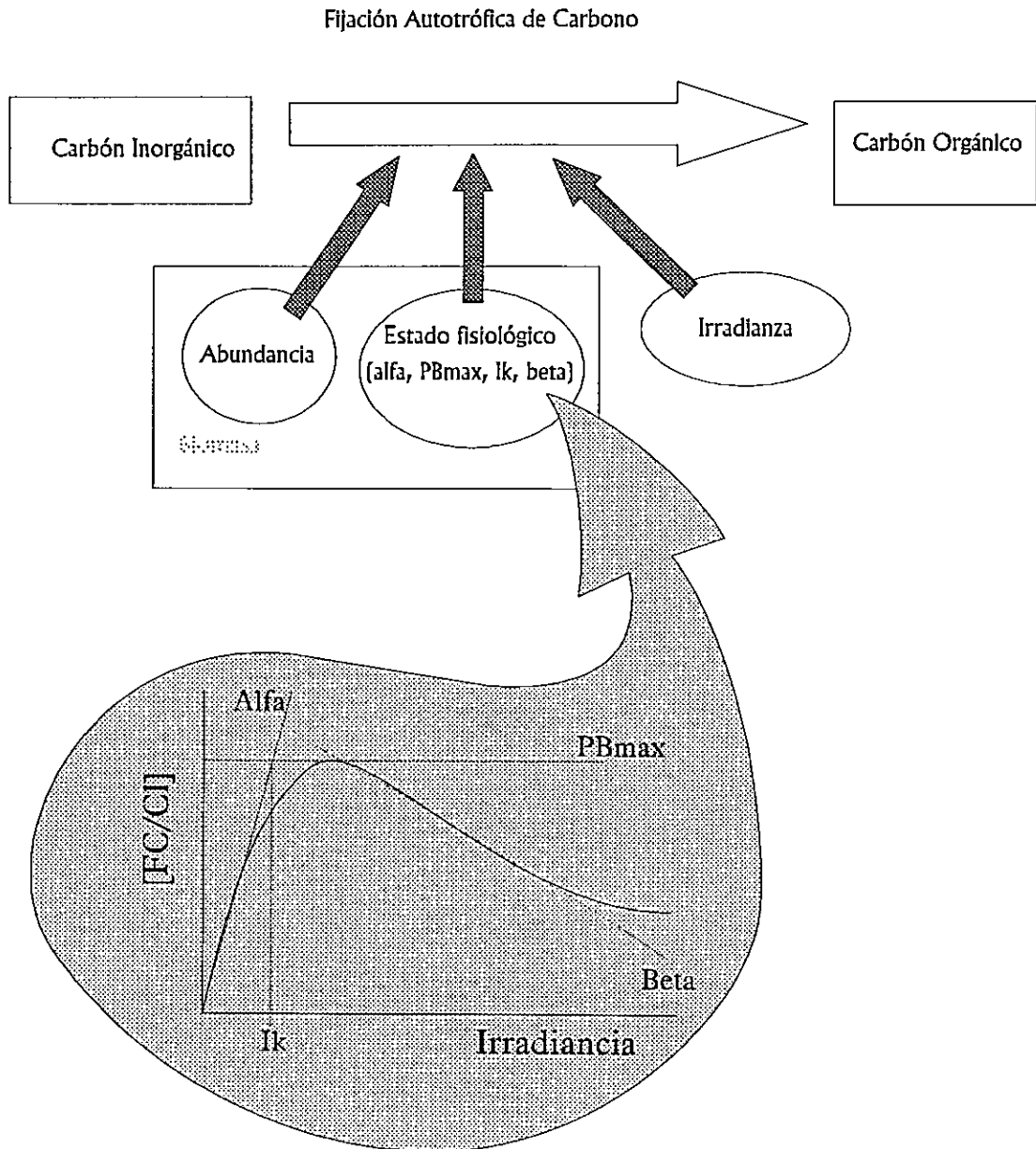


Figura 1: Esquema de las relaciones causales de las variables irradiancia (flujo fotónico), abundancia del fitoplancton, y los parámetros fotosintéticos Alfa, PBmax, Beta e Ik (estado fisiológico de la biomasa fotosintetizadora) en el proceso de fijación de carbono (FC) realizado por el fitoplancton. Los parámetros fotosintéticos se obtienen del ajuste de curvas P versus I que describen la relación entre la fijación de carbono específica (P) y la irradiancia (I).

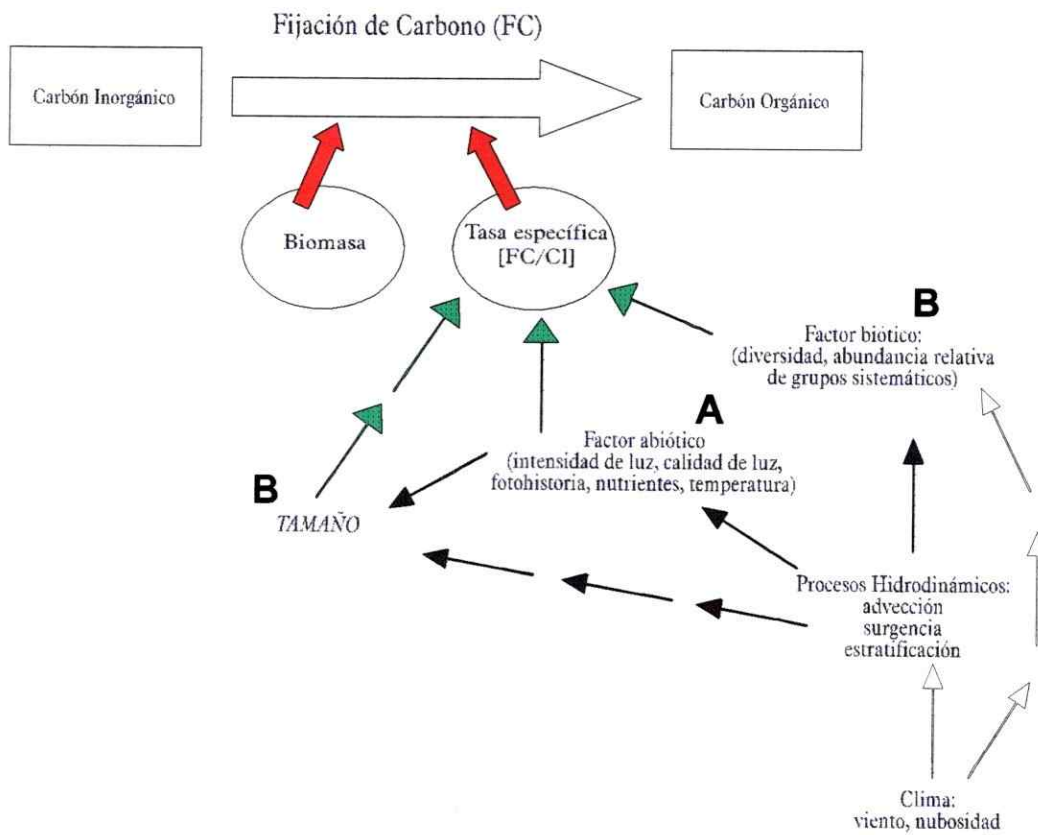


Figura 2: Modelo conceptual de las variables controladoras de la fijación de carbono del fitoplancton determinada por la biomasa y la tasa específica de fijación de carbono. Flecha blanca representa el proceso de fijación de carbono; flechas rojas indican la dependencia directa de la FC por parte de la biomasa y la $[FC/CI]$; flechas verdes indican el efecto directo de las variables ambientales sobre la $[FC/CI]$ (A factor abiótico, y B factor biótico); flechas delgadas negras y blancas indican efecto indirecto de los procesos hidrodinámicos y clima sobre la fijación de carbono del fitoplancton.

variable independiente principal que permite explicar la varianza de variables respuesta a nivel de individuo, población o ensambles (ejemplo: tasa metabólica). Las tasas de incorporación energética y gasto metabólico estándar promedio del individuo adulto que componen las poblaciones de herbívoros planctónicos, permite predecir la energía acumulada que puede ser asignada a crecimiento individual o a reproducción (Ramos-Jiliberto, 1995). El uso de estas relaciones tamaño dependientes sobre individuos promedio interespecies (e.g. : metabolismo o uso de energía individual), sumado a la información de densidades poblacionales, permiten evaluar la variable respuesta a nivel de la poblaciones (e.g. : uso de energía poblacional) (Damuth, 1981; Maurer & Brown, 1988). Sin embargo, estas respuestas también se han medido directamente a nivel poblacional, ya sea *in vitro* o *in situ*, tales como: tasa de incremento poblacional (Williams, 1964; Fenchel, 1974; Banse, 1976; Banse, 1982), producción específica (Taguchi, 1976; Banse & Mosher, 1980) y densidad poblacional (Agustí *et al.*, 1987; Duarte *et al.*, 1987; González *et al.*, 1989; Agustí & Kalff, 1989; Marquet *et al.*, 1990; Rodríguez *et al.*, 1990; García *et al.*, 1994; Rodríguez, 1994). Finalmente, también la variable respuesta (e.g. : respiración o fijación de carbono) se ha medido en grupos de individuos de distintas especies, los cuales constituyen una unidad ya que los individuos que los contienen presentan tamaños similares (fraccionamiento de los individuos en clases de tamaño) (Durbin *et al.*, 1975; Malone, 1980; Malone & Neale, 1981; Takahashi & Bienfang, 1983; Taguchi & Laws, 1987; Chávez, 1989; Chisholm, 1992; Quiñones, 1994a; Quiñones, 1994b; Frenette *et al.*, 1996). Estas relaciones alométricas permiten estudiar patrones ecológicos a nivel comunitario, tales como: hipótesis del uso de energía poblacional constante o regla de la equivalencia energética (Damuth, 1981; Brown & Maurer, 1986; Maurer & Brown, 1988; Damuth, 1991; Damuth, 1993), abundancia de especies en función del tamaño (Peters, 1983; Brown *et al.*, 1993) y regla de la isla (Damuth, 1993; Brown *et al.*, 1993); en tanto que a nivel ecosistémico, permite estudios

de productividad primaria (Joint & Pomroy, 1988; Joint, 1990) y productividad secundaria (Ramos-Jiliberto, 1995).

En relación a la fijación de carbono del fitoplancton, estudios de laboratorio, sugieren que el tamaño promedio de las especies del fitoplancton (tres ordenes de magnitud en el tamaño, considerado como pgC célula^{-1}) explicaría gran parte de la varianza en la tasa de incremento poblacional de las distintas especies que componen un ensamble fitoplanctónico con células entre 5 y 200 μm de diámetro (Williams, 1964; Fenchel, 1974; Banse, 1976; Banse, 1982; ver en Chisholm, 1992). Entonces, dada la relación directa entre la tasa de crecimiento poblacional y la fijación de carbono, también es esperable encontrar que la $[\text{FC}/\text{C}]$ disminuya con un aumento en el tamaño promedio de las especies del ensamble fitoplanctónico. En efecto, en un estudio *in vitro* se encontró que los parámetros fotosintéticos Alfa y Beta decrecen con el aumento del tamaño promedio de los individuos, para un grupo de especies de Diatomeas marinas entre 5 μm y 170 μm de diámetro (Taguchi, 1976). Por otro lado, Joint & Pomroy (1988) y Joint (1990), de un estudio ubicado en el Mar Céltico concluyen que el uso de la relación alométrica que describe la tamaño dependencia de la tasa de crecimiento (Banse, 1982), explica el 90% de la varianza de la fijación de carbono *in situ* del fitoplancton. Dicha conclusión se basa en la igualdad de los valores de FC medida *in situ* y estimada desde la tasa de crecimiento en función del tamaño. Sin embargo, dado que la FC fue calculada con la tasa de crecimiento (obtenida alométricamente a partir de los tamaños promedio de las especies presentes) en conjunto con datos de densidad poblacional de cada una de las especies del fitoplancton (biomasa), y por otro lado, que la fijación de carbono se correlaciona significativamente con la concentración de biomasa fitoplanctónica, entonces la varianza de la FC podría ser atribuible no sólo a los tamaños del fitoplancton sino que también a la biomasa.

Otros estudios realizados *in situ* con distintas fracciones de tamaño del fitoplancton, muestran la existencia de una relación negativa entre el tamaño del fitoplancton y la tasa específica de fijación de carbono entre dos fracciones (<22µm y >22µm, Malone, 1977; ver en Malone, 1980; Malone & Neale, 1981) o tres fracciones (fracción: <3µm, 3-20µm y >20µm, Takahashi & Bienfang, 1983; fracción: 0.2-2µm, 2-10µm y >10µm, Taguchi & Laws, 1987; fracción: <1µm, 1-5µm y >5µm, Chávez, 1989). No obstante, también existen antecedentes en donde no se encuentra evidencia de una relación entre el valor promedio de la fracción de tamaño y la tasa específica de fijación de carbono, ya sea considerando dos fracciones (<2µm y >2µm, Frenette *et al.* 1996), tres fracciones (0.45-2µm, 2-20µm y 20-220µm, Weber & El-Sayed, 1987; fracción: 0,45-2µm, 2-20µm y >20µm, Jochem & Zeitzschel, 1993) o cuatro fracciones (<20µm, 20-60µm, 60-100µm y >100µm, Durbin *et al.*, 1975).

La relación tamaño - [FC/Cl], tiene implicancias ecológicas a nivel del ensamble fitoplanctónico, ya que cuando la abundancia relativa de los individuos de tamaño corporal pequeño se incrementa, la [FC/Cl] medida para el total del ensamble fitoplanctónico debería aumentar. Entonces, dado que la fijación de carbono depende de la tasa específica de fijación de carbono y de la biomasa, la estructura de tamaños del fitoplancton cumpliría un rol regulador en la FC del ensamble fitoplanctónico.

La implicancia deducida en el párrafo anterior se demuestra como sigue:

D) La [FC/Cl] del ensamble fitoplanctónico corresponde a la media aritmética de la tasa específica de fijación de carbono, de cada fracción de tamaño ([FC/Cl]_i), ponderada a la abundancia (clorofila-a) de las fracciones consideradas (Cl_i) (Ecuación 1).

$$[FC / Cl] = \frac{\sum_{i=1}^n ([FC / Cl]_i \times Cl_i)}{\sum_{i=1}^n (Cl_i)} \quad \{1\}$$

II) Si los valores de $[FC/CI]_i$ y CI_i son función del tamaño, a través de una relación alométrica, entonces:

$$[FC/CI]_i = a \times T_i^b \quad \{2\} \quad CI_i = c \times T_i^d \quad \{3\}$$

donde: $[FC/CI]_i$: FC/CI de las células de tamaño T_i
 CI_i : CI_i de las células de tamaño T_i
 T_i : tamaño
 a y c : coeficientes alométricos
 b y d : exponentes alométricos

Reemplazando los términos de la Ecuación 1 con las ecuaciones 2 y 3, tenemos:

$$[FC/CI] = \frac{a \times \sum_{i=1}^n (T_i^{b+d})}{\sum_{i=1}^n (T_i^d)} \quad \{4\}$$

III) Entonces, de la ecuación 4 se desprende que, cuando la $[FC/CI]_i$ es tamaño dependiente (el valor de "b" en la ecuación 2 es distinto de cero) implica que $[FC/CI]$ es función de la variable independiente tamaño (T_i) y de los parámetros (a , b , d). Por el contrario, si la $[FC/CI]_i$ es tamaño independiente (b en la ecuación 2 es 0), entonces la ecuación 4 predice que la $[FC/CI]$ no es función del tamaño ($[FC/CI] \neq f\{T_i\}$) sino sólo del parámetro "a" (tasa específica de FC promedio de organismos de una unidad de tamaño).

IV) Por lo tanto, de III se deduce que cuando la $[FC/CI]$ es tamaño dependiente, la variabilidad de la estructura de tamaños afecta el valor de la fijación de carbono específica del ensamble fitoplanctónico, en tanto esto último no ocurre cuando no existe tamaño dependencia de la $[FC/CI]$.

En efecto, se ha encontrado evidencia que valores del parámetro Alfa (eficiencia fotosintética en luz limitante) de ensambles fitoplanctónicos están relacionados

inversamente con los valores de proporción de células de $> 12 \mu\text{m}$ (Pierson *et al.*, 1992). Sin embargo, ello no garantiza una relación entre la estructura de tamaños y la fijación de carbono del ensamble fitoplanctónico, ya que esta última también depende de la biomasa existente.

Existen pocos estudios que analicen el tamaño del fitoplancton como variable independiente de la tasa específica de fijación de carbono en áreas de surgencia (ver en Malone, 1980; Chávez, 1989) y no existe ningún estudio al respecto para zonas costeras en Chile.

La presente tesis pretende evaluar el tamaño corporal del fitoplancton como variable independiente de la tasa específica de fijación de carbono y explorar su consecuencia en un área de gran variabilidad en la fijación de carbono y con frecuentes eventos de surgencia en la corriente del Margen Oriental del Pacífico Sur, frente a Pta. Lengua de Vaca - Coquimbo (30°S).

Los objetivos específicos de esta tesis son:

1. Determinar la tamaño-dependencia negativa de la tasa específica de fijación de carbono (por unidad de clorofila-a, $[\text{FC}/\text{Cl}]$), y
2. Determinar la relación entre la estructura de tamaños y la FC del ensamble fitoplanctónico.

La hipótesis de trabajo a poner a prueba en este estudio es: **El tamaño corporal del fitoplancton se relaciona inversamente a la tasa específica de fijación de carbono.**

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Características de variables dependientes (FC, Cl, [FC/Cl]) y variable independiente (fracciones de tamaño).

En esta tesis se considera el tamaño del individuo como el fraccionamiento por tamaños (clases de tamaño). El fraccionamiento consiste en agrupar individuos del fitoplancton en distintas clases de tamaño (fracciones). Los individuos se pueden clasificar en las distintas fracciones de tamaño mediante el uso de filtros o mallas con distintas medidas de poro. El tamaño nominal de cada fracción de tamaño corresponde a la media aritmética de los límites de la fracción de tamaño. Finalmente, se supone que todos los individuos que constituyen una determinada fracción presentan un tamaño igual al valor nominal. Las variables respuesta son estimaciones que considera al total de los individuos, de distintas especies, que se encuentran en cada fracción de tamaño; por ende es una cuantificación a nivel de ensamble. Estas variables respuesta corresponden a: 1. fijación de carbono (FC, $\text{mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) y 2. biomasa fitoplanctónica (Cl, mgCl-a m^{-3}). Finalmente, la variable dependiente a estudiar corresponde a la "tasa específica de fijación de carbono" ([FC/Cl]), la que se cuantifica como la razón entre el valor promedio de fijación de carbono (2 datos) y el valor de clorofila-a como biomasa (1 dato) ([FC/Cl = FC / Cl]). Otra variable dependiente evaluada corresponde a los parámetros fotosintéticos Alfa (tasa de incremento de la tasa específica de fijación de carbono por unidad de luz, en luz limitante), Beta (tasa de disminución de la tasa específica de fijación de carbono por unidad de luz, en condiciones de fotoinhibición) y Ps (tasa específica de fijación de carbono máxima potencial sin fotoinhibición).

En relación a las fracciones de tamaño, antecedentes de abundancia de fitoplancton (concentración de individuos o clorofila-a) en función del tamaño, indican

que las modas de abundancia se correlacionan con el tipo de aguas. En sistemas poco productivos (aguas oligotróficas) la moda de abundancia ocurre entre los 2 - 4 μm de diámetro, y en sistemas productivos (aguas eutróficas) la moda de abundancia ocurre entre los 10 - 40 μm (Pugh, 1978; Yentsch & Phinney, 1989; Kahru & Leebein, 1991). Además, una extensa literatura establece que en ambientes más eutróficos, con altos valores de clorofila-a ($> 5 \text{ mgCl-a m}^{-3}$), la biomasa fitoplanctónica está dominada por microplancton ($> 20 \mu\text{m}$), en tanto en ambientes con bajos valores de clorofila-a (aguas oligotróficas), la biomasa fitoplanctónica está dominado por picoplancton ($< 2 \mu\text{m}$) (*vide* Malone, 1980 y Chisholm, 1992). Dado que las zonas de surgencia son sistemas con alta disponibilidad de recursos (nutrientes), es esperable que fitoplancton $> 10 \mu\text{m}$ domine el ensamble fitoplanctónico; por lo tanto, se separó una fracción bajo $8 \mu\text{m}$ y otra sobre $8 \mu\text{m}$, para poner a prueba la relación negativa entre tamaño y tasa específica de fijación de carbono, y en estas circunstancias es esperable que la tasa específica de fijación de carbono de las células $> 8 \mu\text{m}$ sea mayor. Por tal razón, en el presente estudio se consideró evaluar el efecto del tamaño del fitoplancton sobre las variables dependientes, utilizando dos fracciones de tamaño: 1) 0.45 - 8 μm , donde el límite inferior de la fracción pequeña está dada por los protocolos estándar de medición de clorofila (filtros de fibra de vidrio GFF Whatman), con una abertura de poro aproximada de 0.45 μm , y 2) 8 - 200 μm donde el límite superior representa el tamaño máximo probable de obtener en una muestra de agua de 120 a 150 ml, como resultado de la baja densidad de individuos sobre 200 μm (Quiñones *com. pers.*). Además, para un grupo de los datos obtenidos (julio de 1996) se aumentó a tres fracciones de tamaño lo cual permite analizar con mayor precisión la forma de la relación entre el tamaño promedio de las fracciones y la tasa específica de fijación de carbono (0.45 - 8 μm ; 8 - 47 μm y 47 - 200 μm). La división de

la fracción 8-200 μm , en una fracción entre 8-47 μm y otra fracción entre 47-200 μm se debe al uso de redes para el estudio del microplancton (retiene partículas sobre 47 μm).

2. Descripción del área de estudio, y colecta de muestras:

El lugar de muestreo corresponde a un área de la corriente del Margen Oriental del Pacífico Sur frente a Coquimbo (30° S) que ha sido estudiado desde 1992 en el contexto del proyecto JGOFS/SAREC-SIDA³ (Figura 3). El diseño preestablecido, comprende el estudio comparativo de variables respuesta biológicas y variables fisico-químicas, en un gradiente costa - océano con masas de agua sometidas al efecto de surgencia. Por tanto, las estaciones costeras corresponden a un área influenciada por la frecuente surgencia de aguas subsuperficiales, y por ende con baja estabilidad, en tanto las estaciones oceánicas se caracterizan por estar en un área de transición de masas de agua, pero con una capa de mezcla superficial significativamente mayor (35 m) que la existente en el área costera (12 m) (Montecino *et al.*, 1996).

Bajo el diseño preestablecido por el proyecto JGOFS/SAREC-SIDA, la estrategia de muestreo de esta tesis, consistió en tomar muestras de agua en estaciones costeras y oceánicas a distintas profundidades de la zona eufótica. Durante los cruceros realizados en julio de 1995 (Crucero JGOFS XI), enero de 1996 (Crucero JGOFS XII) y julio de 1996 (Crucero JGOFS XIII) en el B/I "Abate Molina". En los Cruceros de julio de 1995 y enero de 1996, se consideraron dos fracciones de tamaño (0.45 - 8 μm y 8 - 200 μm), en tanto en el crucero de julio de 1996, se consideraron tres fracciones (0.45 - 8 μm ; 8 - 47 μm y 47 - 200 μm).

Para obtener los valores de la variable respuesta FC, experimentos se realizaron incubando las muestras de distintas profundidades sobre la cubierta del barco, y filtrando

³JGOFS: Joint Global Ocean Flux Studies.

SAREC-SIDA (Swedish International Development Agency)

alícuotas para determinar concentración de clorofila-a, Cl. Con estos valores se calculó la tasa específica de fijación de carbono ($[FC/Cl]= FC / Cl$), no obstante, algunas muestras superficiales (5 - 10 metros de profundidad) se incubaron en todo el gradiente de luz para realizar experimentos de curvas *P versus I*, a fin de cuantificar los parámetros fotosintéticos. Este diseño permite 1) comparar la $[FC/Cl]$ y los parámetros fotosintéticos entre dos fracciones de tamaño (0.45-8 μm y 8-200 μm), para el total de los datos (Julio 1995, Enero 1996 y Julio 1996, $n= 57$), 2) comparar la $[FC/Cl]$ entre tres fracciones (0.45-8 μm , 8-47 μm y 8-200 μm), para los datos de julio de 1996 ($n= 16$) y 3) evaluar el efecto que pueda tener el agrupamiento de los datos según su procedencia en términos de distribución espacial y temporal en la relación tamaño - $[FC/Cl]$: 3a recolectadas desde estaciones costeras (< 50 km) y oceánicas (80 - 200 km), 3b en distintas profundidades de la columna de agua (en la capa de mezcla y bajo la capa de mezcla) y 3c en distintos tiempos, durante los cruceros XI (Julio 1995), XII (Enero 1996) y XII (Julio 1996) sobre el efecto de las fracciones de tamaño en la tasa específica de fijación de carbono (Tabla 1).

Las muestras de agua fueron tomadas, en distintas profundidades, mediante un equipo automático de 12 botellas Go-Flow de 5 litros de capacidad cada una.

3. Estimación de clorofila-a y fijación de carbono.

En relación a la estimación de la clorofila-a, la muestra de agua desde la botella Go-Flow de la roseta se colectó en un bidón plástico de 5 L, para inmediato filtrar una alícuota de 200 ml en un sistema de filtración equipado con bomba de vacío. Los filtros se mantuvieron congelados hasta su posterior extracción de clorofila-a con una solución 90% acetona a 5 °C durante 24 horas. Luego, el extracto se cuantificó mediante la lectura de fluorescencia utilizando un fluorómetro TURNER según el procedimiento y uso de ecuaciones descritas en Strickland & Parsons (1968) y el manual del fluorómetro.

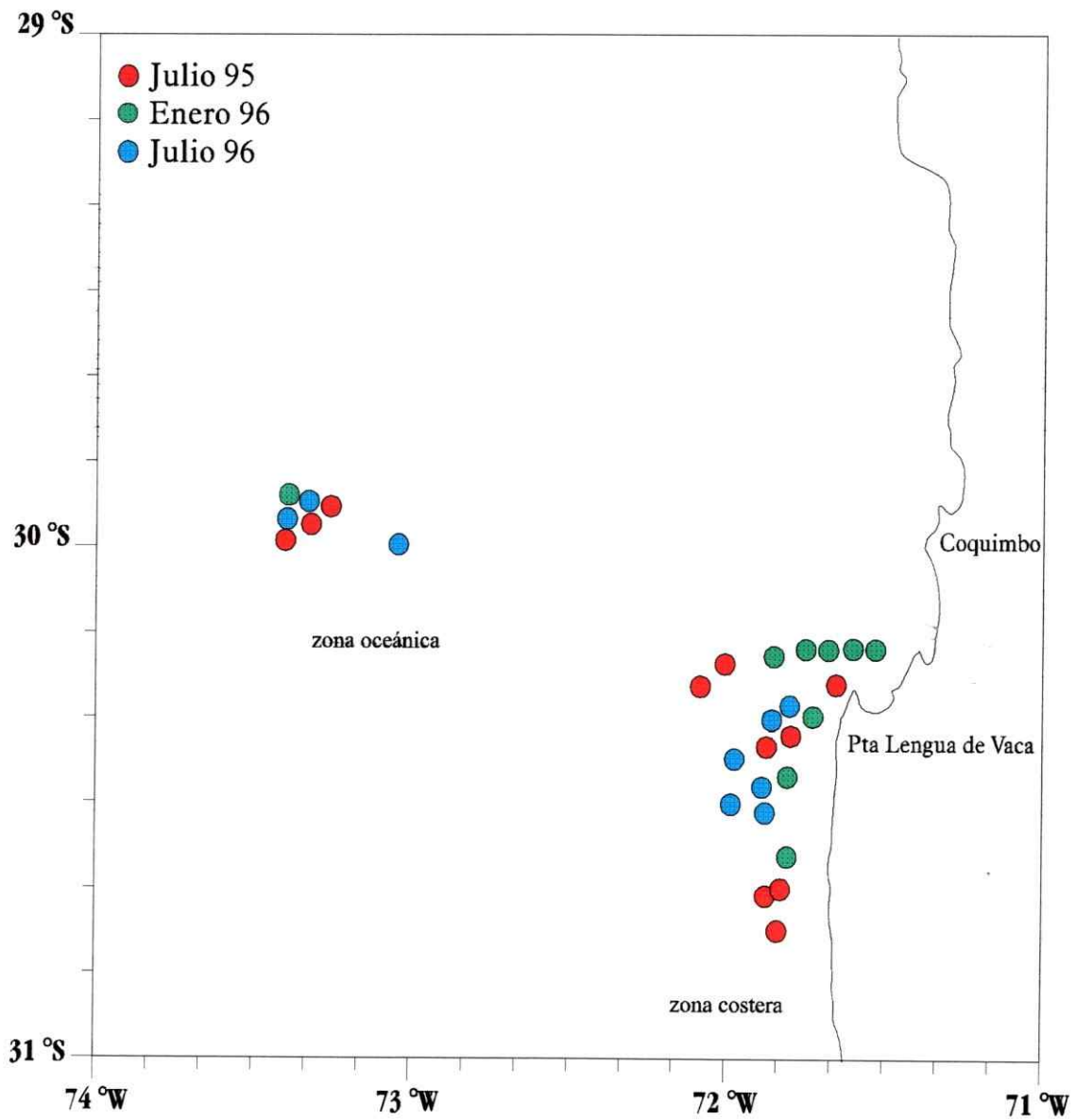


Figura 3: Localización geográfica del área de estudio y distribución espacial de las muestras, según el período de muestreo (azul: Julio 95, rojo: Enero 96, verde: Julio 1996). Los distintos períodos de muestreo, corresponden a los cruceros XI, XII y XII del proyecto JGOFS-Chile.

En relación a la estimación de la fijación de carbono, éstos se realizaron de acuerdo al método del carbono ^{14}C desarrollado por Steemann-Nielsen (Dokulil, 1983b). La muestra de agua, desde la botella Go-Flow de la roseta, se recepcionó directamente en las botellas de incubación (120 o 150 ml), las cuales fueron inoculadas con $20 \mu\text{Ci}$ de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ para obtener una actividad final de 0.20 y $0.15 \mu\text{Ci ml}^{-1}$ para botellas de 100 y 150 ml respectivamente. Concluido el tiempo de incubación, el fitoplancton de la muestra fue filtrado en un sistema de filtración equipado con bomba de vacío, y el filtro guardado en viales de 10 ml para su posterior análisis en laboratorio. En el laboratorio, los filtros son acidificados mediante vapores de HCl concentrado durante 24 horas con el fin de eliminar el exceso de ^{14}C que queda adsorbido en las células del fitoplancton o sobre el filtro. Luego, se agrega a los viales con los filtros, 5 ml de cocktail de centelleo Ecolume (ICN Biomed, Inc.), los que se homogenizan con un Mixer (Lab Line), para obtener los recuentos de centelleos por minuto (CPM), mediante el uso de un contador de centelleo líquido Beckman LS 5000 TD.

Para calcular el carbono fijado se utilizó un valor constante de carbono inorgánico disponible de 26000 mgC m^{-3} . Los valores de FC ($\text{mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) en las distintas botellas de incubación se calculan mediante la siguiente ecuación:

$$C_{\text{fijado}}^{12} = \frac{C_{\text{fijado}}^{14}}{C_{\text{disponible}}^{14}} \times \frac{C_{\text{disponible}}^{12}}{\text{tiempo}} \quad \{5\}$$

4. Experimentos de fijación de carbono.

Los experimentos de fijación de carbono se realizaron según la metodología de las botellas claras y oscuras (Dokulil, 1984a). Con cada muestra de agua, se llenaron tres botellas claras y dos oscuras (de 100 o 150 ml), las que fueron inoculadas con $20 \mu\text{Ci}$ de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$. Luego, se colocaron dentro de los respectivos incubadores (de acuerdo a la

profundidad de origen), durante un período de 4 a 6 horas de incubación (dos para fraccionamiento, una para total). Para los cálculos de FC, las lecturas de CPM de las botellas oscuras, se promedian para corregir la absorción no biológica de los CPM de las botellas claras.

Los experimentos se realizaron sobre la cubierta del barco bajo luz natural, también denominado "simulado *in situ*" (SIS). El sistema de incubación, consiste en una estructura de PVC que sostiene 6 cilindros de acrílico transparente cubiertos con filtros neutros que permiten el paso del 2, 6, 20, 45, 75 y 90% de PAR; además, la temperatura del incubador es regulada a través de un sistema de circulación alimentado por agua de mar superficial (Figura 4A). El sistema implica simular la luz, en cuanto a su intensidad⁴, que llegaría al fitoplancton en una cierta profundidad *in situ*, mediante el uso de los filtros neutros que revisten a los cilindros en el incubador, que a su vez contienen las botellas claras y oscuras en donde se encuentra el fitoplancton realizando fotosíntesis. De esta manera, el flujo fotónico que dejan pasar los distintos filtros corresponde a la que llega a las distintas profundidades desde la cual se obtuvieron las muestras. Estas profundidades (z_i) se estiman mediante el uso de una ecuación exponencial negativa que se ajusta al decrecimiento de la luz a medida que aumenta la profundidad (ley de Lambert-Beer; Kirk, 1995):

$$I_z = I_0 \times \text{Exp}^{-k \cdot z} \quad \{6\}$$

donde I_z corresponde al flujo fotónico en la profundidad z (correspondiente a la profundidad donde existe la misma intensidad de luz que deja pasar el filtro neutro del incubador), I_0 es la intensidad de luz en la superficie del agua, z corresponde a la profundidad (variable independiente), y k es el coeficiente de extinción obtenido por el método de los mínimos cuadrados.

⁴ medido como flujo fotónico en $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

5. Experimentos P versus I.

Para estos experimentos una muestra superficial (5 - 10 metros de profundidad) fue incubada, previa inoculación con 20 μCi de ^{14}C , en seis distintas intensidades de luz. En cada intensidad de luz, se usan 3 botellas claras (dos botellas para valores fraccionados y una botella para valor total); en total 18 botellas claras, y un total de 5 botellas oscuras colocadas en el incubador con menor flujo fotónico (2%). Para los cálculos de FC, las lecturas de CPM de las botellas oscuras, se promedian para corregir la absorción no biológica de los CPM de las botellas claras. Finalmente, se obtiene un diagrama de dispersión con dos valores de tasa específica de fijación de carbono para cada valor de flujo fotónico ($n=12$), desde la cual se obtienen los parámetros fotosintéticos mediante el ajuste no lineal de los modelos utilizados (se explica en el punto 7). Algunas curvas P versus I, construidas con los experimentos de fijación de carbono, que consideraron seis muestras distintas (para los seis distintos flujos fotónicos disponibles en el incubador) en una misma columna de agua, también fueron utilizadas en los análisis.

6. Fraccionamiento.

Para la estimación de las clorofilas en las distintas fracciones de tamaño (con dos fracciones de tamaño), se realizaron filtraciones en paralelo en que (1) un volumen de 200 ml se filtra en un filtro de 8 μm de tamaño poro (Nucleopore), y (2) otro volumen de 200 ml se filtra en un filtro de fibra de vidrio (Whatman GF-F, 0.4 μm aprox. tamaño poro). Luego, para obtener la clorofila-a (mgCl-a m^{-3}) de la fracción 0.45-8 μm , al valor de (2) se resta (1), y para obtener la clorofila-a de la fracción 8-200 μm , se considera el valor de (1). En el caso de tres fracciones (0.45-8 μm , 8-47 μm y 47-200 μm), además de (1) y (2), (3) un volumen de 200 ml se filtra primero por malla de 47 μm para luego filtrar lo escurrido en un filtro de fibra de vidrio (Whatman GF-F, 0.45 μm aprox. tamaño

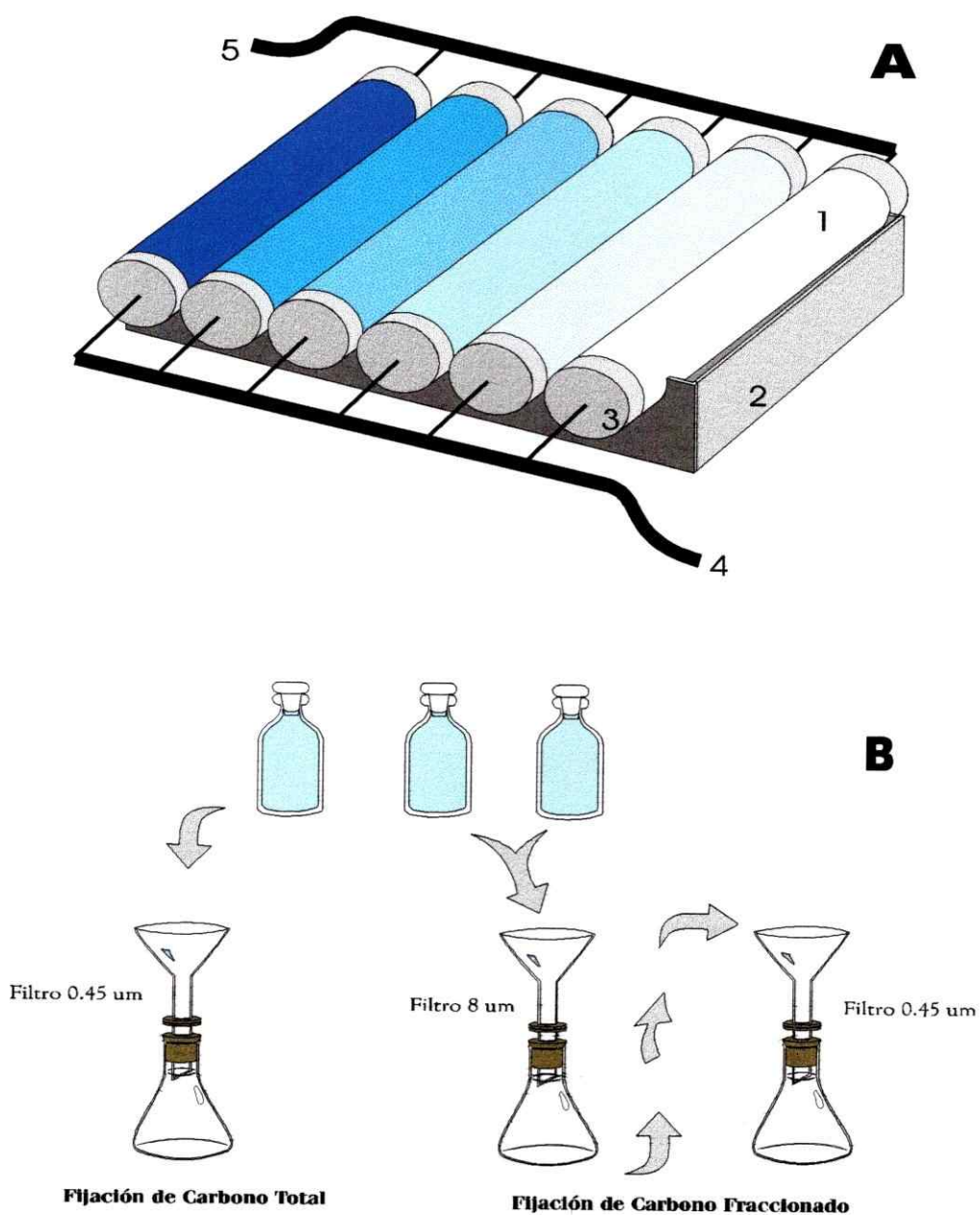


Figura 4: **A)** Sistema de incubación *on deck* utilizado para los experimentos de fijación de carbono de las distintas fracciones de tamaño consideradas del fitoplancton. 1. incubador con capacidad para 15 botellas de 100 ml (12 botellas de 150 ml), 2. estructura de PVC que sostiene los 6 incubadores, 3. tapa de incubador con entrada de agua para regular la temperatura de incubación, 4. entrada de agua y 5. salida de agua. **B)** Procedimiento de filtración para el total del fitoplancton (una botella clara) y el fraccionamiento por tamaños (dos botellas claras).

poro del filtro), con lo que se obtiene en este último la clorofila-a del fitoplancton entre 0.45 y 47 μm . Luego, para obtener la clorofila-a de la fracción 0.45-8 μm , al valor de (2) se resta (1), para obtener la clorofila-a de la fracción 47-200 μm , al valor de (2) se resta (3), y para obtener la clorofila-a de la fracción 8-47 μm , al valor de (1) se resta la clorofila-a obtenida en la fracción 0.45-8 μm y la clorofila-a obtenida en la fracción 47-200 μm .

En relación a los experimentos de fijación de carbono, por cada profundidad, dos botellas claras y una oscura se someten a fraccionamiento, en tanto la botella clara y oscura restantes se utilizan para obtener un valor total sin manipulaciones intermedias (proceso de fraccionamiento) a fin de compararlos con la suma de las fracciones anteriores, y entonces poder evaluar si el procedimiento de filtración fraccionado influye en los resultados finales (Anexo I). Para estos fraccionamientos, se realizaron filtraciones en serie donde cada submuestra a filtrar fue de 120 o 150 ml de agua (dependiendo del tipo de botella de incubación). Para el caso de dos fracciones (0.45-8 μm y 8-200 μm), se deja escurrir el volumen de la botella, primero (1) sobre el filtro de 8 μm , capturando el agua filtrada con fitoplancton de tamaño <8 μm , el que se vuelve a escurrir (2) sobre un filtro de 0.45 μm poro filtro (Whatman GF-F) (Figura 4B). De esta manera, la fracción 0.45-8 μm se encuentra en el filtro de 0.45 μm de poro (2) y la fracción 8-200 μm se encuentra en el filtro de 8 μm de poro (1). Para la tercera botella clara, donde el fitoplancton no se fracciona, la filtración del fitoplancton se hace sobre un filtro de 0.45 μm de poro (GF-F) (Figura 4B). En el caso de tres fracciones (0.45-8 μm , 8-47 μm y 47-200 μm), antes de escurrir el volumen de la botella sobre el filtro de 8 μm , (3) se filtra en una malla de 47 μm , para luego repetir los pasos (1) y (2) del caso con dos fracciones. El fitoplancton de la fracción 47-200 μm retenida en la malla de 47 μm , se lava con piseta sobre un filtro de 0.45 μm poro filtro (Whatman GF-F) (3). Finalmente, la fracción 0.45-

8 μm se encuentra en el filtro de 0.45 μm poro filtro (2), la fracción 8-47 μm se encuentra en el filtro de 8 μm poro filtro (1) y la fracción 47-200 se encuentra en el filtro de 0.45 μm poro filtro (Whatman GF-F) (3).

7. Análisis de Datos.

Para evaluar el procedimiento de fraccionamiento de FC, la suma de las dos fracciones (promediadas las dos botellas claras destinadas para fraccionamiento) se compararon con el valor de FC no fraccionado de la tercera botella clara. Lo mismo se realizó para la suma de las fracciones de la botella oscura con respecto al valor de la segunda botella oscura no fraccionada. El análisis estadístico para evaluar diferencias significativas entre la suma de fracciones y el valor no fraccionado fue el correspondiente a un diseño de datos pareados (Prueba t si los datos son normales o Prueba de Wilcoxon si los datos no cumplen los requisitos de normalidad) (Zar, 1984).

El análisis de los datos para evaluar el efecto de la variable independiente tamaño (fracciones de tamaño) sobre los valores de la tasa específica de fijación de carbono, corresponde a un diseño de datos pareados (en el caso de dos fracciones) o de bloques (en el caso de tres fracciones). Este análisis permite evaluar diferencia significativa entre los tratamientos de la variable dependiente, sobre la base de un error residual que no contenga la varianza generada por los valores medios de las distintas muestras, evitando con ello un error de tipo II (variabilidad generada por las distintas localidades y cruceros) (Zar, 1984). En el caso de dos fracciones, la prueba t de student para datos pareados se usó cuando los datos de la variable dependiente presentaban una distribución normal, de lo contrario se usó la prueba no paramétrica de Wilcoxon. El análisis sometió a prueba la hipótesis nula estadística, $H_0: [FC/CI]_{<8\mu\text{m}} \leq [FC/CI]_{>8\mu\text{m}}$ para el total de los datos ($n=57$, Anexo II). En el caso de tres fracciones, la prueba Análisis de Varianza (ANDEVA) para bloques se usó con los datos de la variable dependiente transformados (logaritmo) para

cumplir con los supuestos de normalidad (Prueba de Lilliefors) y homocedasticidad de las varianzas (Prueba de Bartlett) (Zar, 1984). En este caso, los tratamientos corresponden a las tres fracciones y los bloques al total de muestras del crucero de julio de 1996, con valores de tasa específica de fijación de carbono mayor a cero en la fracción 47-200 μm ($n=13$) (Anexo III).

En relación a las curvas *P versus I*, los diagramas de dispersión fueron ajustados al modelo de Platt *et al.* (1980) mediante el método Quasi-Newton y Simplex para ajuste no lineal:

$$[FC/CI] = P_s \times \left(1 - \text{Exp}^{\left(\frac{-\text{Alfa} \times I}{P_s} \right)} \right) \times \text{Exp}^{\left(\frac{-\text{Beta} \times I}{P_s} \right)} \quad \{7\}$$

El ajuste no lineal, estima los valores de los parámetros fotosintéticos y sus respectivos errores estándar. Estos datos permiten graficar sus intervalos de confianza para evaluar si los parámetros fotosintéticos de las distintas fracciones difieren en forma significativa. Un análisis de gráficas con intervalos de confianza permiten inferir la existencia de diferencia significativa entre los parámetros de los dos tamaños de fitoplancton analizados. Los datos utilizados para esta evaluación son independientes de los análisis descritos anteriormente, y constituyen un total de 15 curvas *P versus I* para la fracción $<8 \mu\text{m}$ y 15 curvas para la fracción $>8 \mu\text{m}$ (Anexo IV).

Por último, para evaluar el efecto en la relación tamaño - $[FC/CI]$ que pueda tener el agrupamiento de los datos según su procedencia en términos de distribución espacial y temporal, se consideró como variable dependiente la diferencia entre la tasa específica de fijación de carbono de la fracción 0.45-8 μm y la tasa específica de fijación de carbono de la fracción 8-200 μm ($\text{Dif}_{[FC/CI]} = [FC/CI]_{<8\mu\text{m}} \leq [FC/CI]_{>8\mu\text{m}}$). El análisis estadístico usado corresponde a la prueba Kruskal-Wallis de tres vías no balanceado (SYSTAT), dado que no se logró obtener los supuestos de la estadística paramétrica (Zar, 1984).

Para explorar la implicancia del tamaño en la variabilidad de la fijación de carbono del ensamble fitoplanctónico, se obtuvieron valores de correlación (Pearson) en dos modelos predictivos de la fijación de carbono. El primer modelo considera la variable independiente clorofila-a (modelo 1) y el segundo modelo considera como variables independientes la clorofila-a y la estructura de tamaños (proporción de la fracción 0.45-8 μm) (modelo 2), para el total de los datos como también para el período de observación, distancia desde la costa y profundidad. Finalmente mediante una prueba de comparación entre dos coeficientes de correlación se pone a prueba la hipótesis nula $H_0: \rho_{\text{modelo 1}} \geq \rho_{\text{modelo 2}}$

Tabla 1: Tamaño de muestra para cada combinación de 1. crucero, 2. Distancia desde la costa y 3. Profundidad (en Csm y bajo Csm).

	Julio de 1995		Enero de 1996		Julio de 1996	
	Costa	Océano	Costa	Océano	Costa	Océano
en capa de mezcla	7	3	10	1	10	2
bajo capa de mezcla	8	4	6	2	3	1

RESULTADOS

1. Relación tamaño del fitoplancton con la [FC/CI].

Considerando las medias de las fracciones 0.45-8 y 8-200 μm para un $n=57$, en 37 muestras la [FC/CI] de la fracción 0.45-8 μm fue significativamente mayor (variable $\text{Diff}_{[FC/CI]}$ con signo positivo, Figura 5; Prueba binomial, $P=0.0166$). Por otro lado, si además del signo de la variable $\text{Diff}_{[FC/CI]}$, se considera el valor para cada una de las muestras, el total de desviación positiva es $129,1 \text{ mgC mgCl}^{-1} \text{ h}^{-1}$, en tanto que la desviación negativa es $-37,8 \text{ mgC mgCl}^{-1} \text{ h}^{-1}$. En este caso el análisis estadístico también indica que la fracción pequeña del fitoplancton (0.45-8 μm) presenta una tasa específica de fijación de carbono ([FC/CI]) significativamente mayor al de la fracción grande del fitoplancton ($4,483 > 2,876$; Prueba Wilcoxon, aproximación normal $Z=2,531$; $P=0,0057$. Figura 6).

Al analizar el caso específico de julio de 1996, considerando tres fracciones de tamaño, también se encontró que las fracciones de tamaño afectan la [FC/CI] (Tabla 2; ANDEVA, $F=18,34$ $P<0,001$). Los valores de la [FC/CI] disminuyen conforme la media de la fracción de tamaño incrementa (Figura 7); no obstante los valores de las fracciones 0.45-8 y 8-47 μm no presentan una diferencia significativa (Tabla 3; $P=0,279$), pero las [FC/CI] de estas dos fracciones son significativamente mayores a la [FC/CI] de la fracción 47-200 μm . Entonces, $[\text{FC/CI}]_{0,45-8 \mu\text{m}} = [\text{FC/CI}]_{8-47 \mu\text{m}} > [\text{FC/CI}]_{47-200 \mu\text{m}}$ ($6,53 = 4,11 > 0,89$).

Ya que los resultados sugieren una tamaño dependencia de la [FC/CI] (rango de tamaños entre 0.45 y 200 μm) frente a Pta. Lengua de Vaca - Coquimbo (32° S), se analizaron agrupaciones espaciales (distancia desde la costa y profundidad de muestra) y

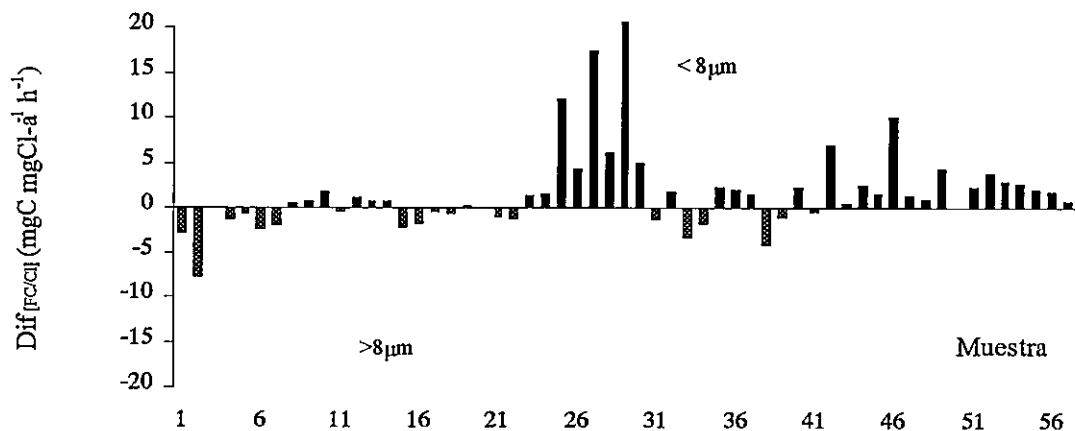


Figura 5: Valores de $Dif[FC/Cl]$ para el total de mediciones realizadas en el área de estudio durante los cruceros Julio 1995, Enero 1996 y Julio 1996 ($n=57$).

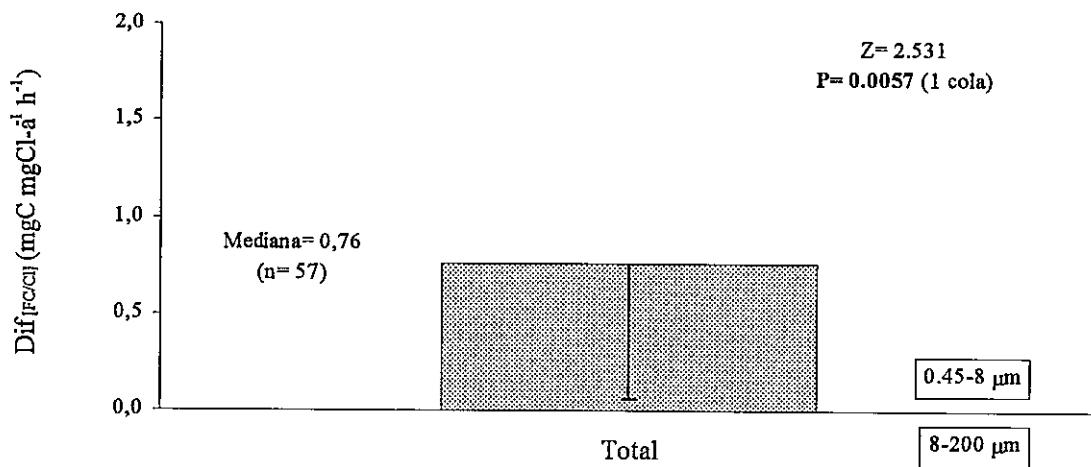


Figura 6: Mediana e intervalo de confianza (95%) de la variable $Dif[FC/Cl]$ para el total de las muestras ($n=57$). Z: aproximación valor de desviación estándar normalizada. P: probabilidad de Z. $<8\mu m$: tasa específica de la fracción $0.45-8\mu m$ es mayor que la tasa específica de la fracción $8-200\mu m$. $>8\mu m$: tasa específica de la fracción $0.45-8\mu m$ es menor que la tasa específica de la fracción $8-200\mu m$.

Tabla 2: Análisis de la varianza en la variable dependiente "tasa específica de fijación de carbono" [FC/Cl] en tres fracciones de tamaño (0.45-8, 8-47 y 47-200 μm) (diseño bloques, modelo III).

Fuente Variación	Suma Cuadrados	Grados Libertad	Cuadrados Medios	Valor F	Probabilidad
Bloques	1,683	12	0,141		
Tamaño	6,025	2	3,013	18,341	P<0.001
Error	3,943	24	0,164		

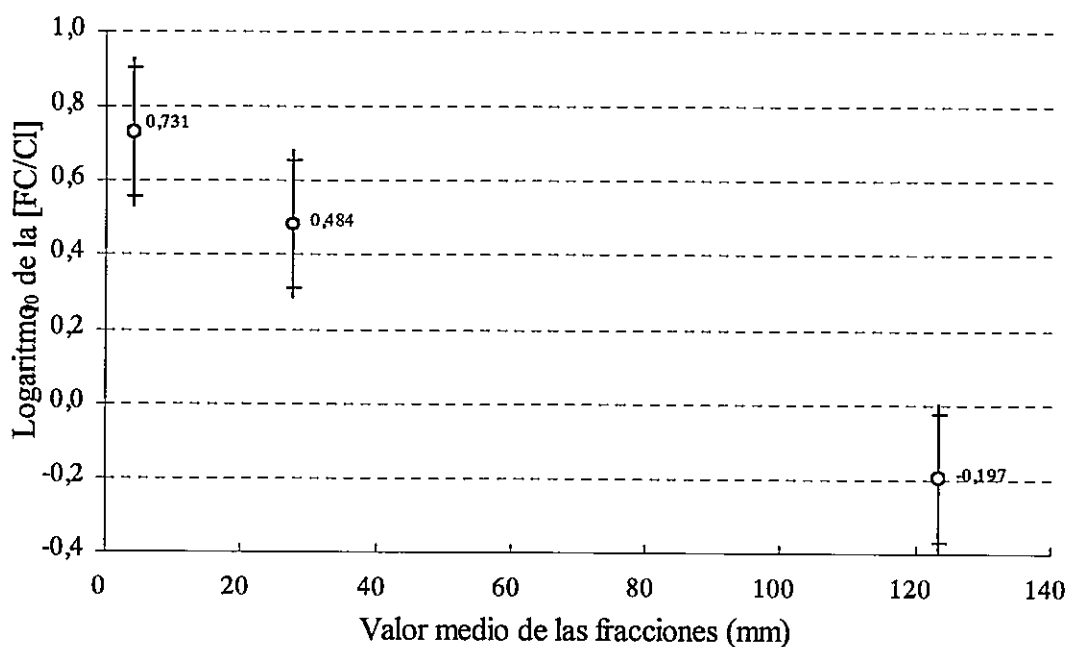


Figura 7: Media aritmética e intervalo de confianza del 95% (negro) y del 90% (rojo), del valor de la tasa específica de fijación de carbono transformado (logaritmo base 10) en función del valor medio de las tres fracciones analizadas (0.45-8, 8-47 y 47-200 μm) en los datos obtenidos desde Julio 1996.

Tabla 3: Comparaciones múltiples *a posteriori* (Prueba Tukey) de la "tasa específica de fijación de carbono" [FC/CI], entre los valores promedios de las fracciones analizadas (0.45-8 μm , 8-47 μm y 47-200 μm) en julio de 1996.

	Diferencia	E.E.	Q	Q{0.05,3}	P
0.45-8 / 8-47	0,249	0,1123	2,21	3,53	P=0,279
0.45-8 / 47-200	0,681	0,1123	6,06	3,53	P=0,001
8-47 / 47-200	0,931	0,1123	8,26	3,53	P<0,001

temporales (período de observación) de las muestras, como tratamientos de la relación [FC/Cl] - tamaños. En la Figura 8 se observa que la agrupación en cuanto al período de observación (Julio 1995, Enero 1996 y Julio 1996) afecta la tamaño dependencia de la [FC/Cl] (Tabla 4, Prueba Kruskal-Wallis $P < 0.001$), no así la distancia desde la costa y la localización en la columna de agua con respecto a la capa superficial de mezcla (Tabla 4, Prueba Kruskal-Wallis $P > 0.10$). Sin embargo, el grado de diferencia entre las [FC/Cl] de las dos fracciones, tiende a disminuir desde la zona bajo la C_{sm} a la zona en la C_{sm} (mayor disponibilidad de luz), ya que la fracción 0.45-8 μm aumenta su valor promedio de [FC/Cl] en un 6% (4.51 y 4.26 $mgC\ mgCl^{-1}\ h^{-1}$, en y bajo la C_{sm} , respectivamente), en tanto la fracción 8-200 μm aumenta en un 20% (3.02 y 2.51 $mgC\ mgCl^{-1}\ h^{-1}$, en y bajo la C_{sm} , respectivamente). En relación a la distancia desde la costa, el grado de diferencia entre las [FC/Cl] de las dos fracciones tiende a disminuir desde la zona costera a la zona oceánica, ya que la fracción 8-200 μm aumenta su valor promedio de [FC/Cl] en un 62% (2.74 y 4.47 $mgC\ mgCl^{-1}\ h^{-1}$, para la zona costera y oceánica, respectivamente) y la fracción 0.45-8 μm en un 7% (4.44 y 4.77 $mgC\ mgCl^{-1}\ h^{-1}$ en la zona costera y oceánica, respectivamente).

En el período Julio 95, la [FC/Cl] fue distinta a las de las [FC/Cl] de los cruceros de Enero 96 y Julio 1996 (Tabla 5, Prueba de comparación múltiple no paramétrico tipo Tukey $P < 0.001$). En la Figura 9 se observa que, en Julio 95, la fracción 8-200 μm presenta una mayor tasa específica de fijación de carbono (Prueba t de student datos pareados $t = 2.132$, g.l. = 21, $P = 0.045$; Prueba Kolmogorov-Smirnov = 0.131, $P = 0.424$), en tanto los datos de Enero 96 y Julio 1996 agrupados, siguen el patrón global en que la [FC/Cl] del fitoplancton de 0.45-8 μm significativamente mayor al del fitoplancton de 8-200 μm (Prueba Wilcoxon, aproximación normal = 3.865, $P < 0.001$).

La gran variabilidad de los valores de $DIF_{[FC/Cl]}$ que se observa para las distintas agrupaciones estudiadas (Figura 8), al estimar los intervalos de confianza con un 95%,

permite sugerir que la falta de diferencia significativa, al menos entre la zona costera y oceánica por un lado, y las distintas profundidades por el otro, se debería a la excesiva varianza de la $DIF_{[FC/CI]}$; no obstante en la Figura 8 se puede apreciar que aún los intervalos de confianza del 50 % se sobreponen, a pesar que la diferencia entre los extremos de los intervalos de confianza del 50% son de tres a siete veces menor que la diferencia entre los extremos del intervalo de confianza del 95%. No obstante, la mediana de la agrupación océano no se diferencia significativamente de cero (Prueba t de student, $t = -0.430$; $P = 0.675$), en tanto que en la zona costera el valor de $DIF_{[FC/CI]}$ es significativamente mayor a cero (Prueba Wilcoxon, $Z = 2.741$; $P = 0.006$). De la Figura 8, se desprende que una inusual mayor variabilidad en los datos de la zona oceánica (en relación a los intervalos de confianza del 50% de las otras agrupaciones), respecto del resto de las agrupaciones, sería la causa de tal resultado. En efecto, en las observaciones de julio de 1995 el valor de $DIF_{[FC/CI]}$ fue significativamente menor a cero (Figura 8), y dado que de los trece datos obtenidos desde la zona oceánica, siete son de julio de 1995 (Tabla 1), el valor de $DIF_{[FC/CI]}$ oceánica se habría desplazado hacia cero. Como consecuencia, en la agrupación "Océano", el valor promedio de $DIF_{[FC/CI]}$ no es significativamente mayor a cero, y los datos presentan una mayor variabilidad. Lo anterior, lleva a sugerir que durante los períodos de observación en donde la $[FC/CI]$ es mayor en el fitoplancton entre 0.45-8 μm (Enero 96 y Julio 1996), la distancia desde la costa no altera la tamaño dependencia de la $[FC/CI]$.

Al considerar sólo las muestras de 1996, se tiene que la distancia desde la costa no altera la tamaño dependencia de la $[FC/CI]$, ya que la variable $Dif_{[FC/CI]}$ no varía en función de la distancia desde la costa (Prueba Mann-Whitney, aproximación chi-cuadrado = 0.278, $P = 0.599$), de manera que la $[FC/CI]$ del fitoplancton entre 0.45-8 μm es mayor tanto en la costa como en el océano (Costa: Prueba Wilcoxon; $Z = 3.276$, $P < 0.01$; Océano: Prueba t de student; $t = -2.247$, $P < 0.05$). Sin embargo, en julio de 1995, la

Tabla 4: Análisis de la varianza en la variable dependiente $Dif_{FC/CI}$ respecto de las variables independientes 1) periodo de observación, 2) distancia desde la costa y 3) profundidad, (Kruskall-Wallis diseño no balanceado no paramétrico). H: estadístico Kruskal-Wallis.

Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	Grados Libertad	Cuadrados Medios	H	Probabilidad
Crucero (A)	4545	2		19,11	P<0.001
Costa-Oceano (B)	111	1		0,08	P>0.10
Profundidad (C)	61	1		1,27	P>0.10
Total			275,5		

Chi-cuadrado(alfa= 0.05, g.l.= 1)= 3.841

Cuadrado Medio Total, MS= 275.5

Chi-cuadrado(alfa= 0.05, g.l.= 2)= 5.991).

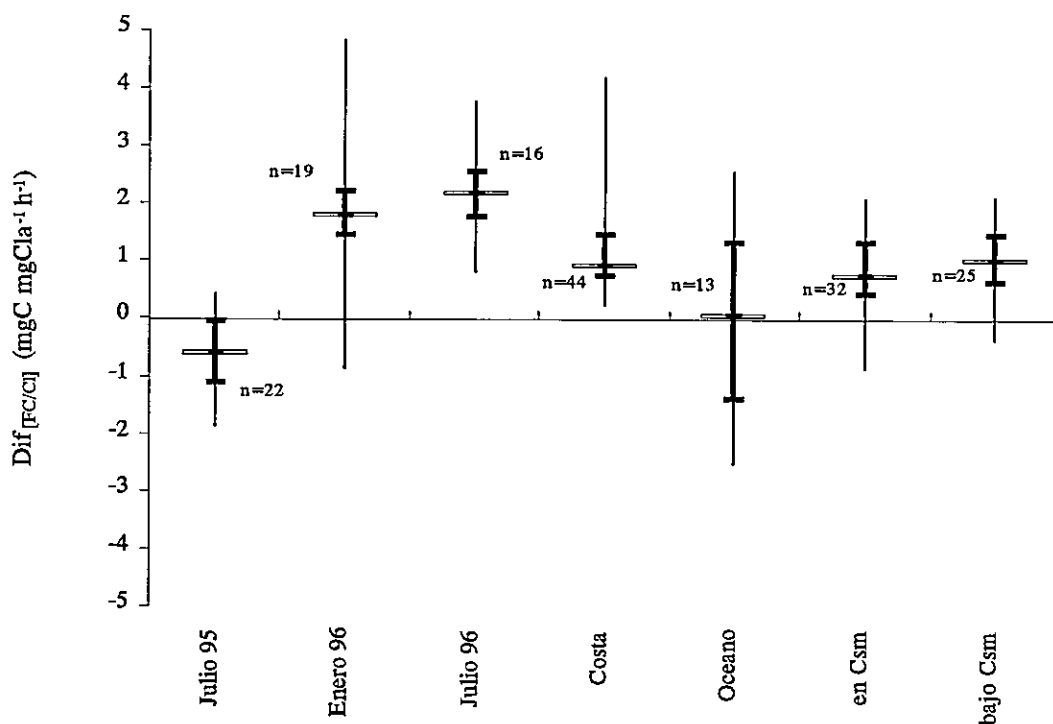


Figura 8: Mediana (línea horizontal), intervalo de confianza del 50% (sombreado) e intervalo de confianza del 95% (línea fina) de $Dif_{FC/CI}$ para las distintas agrupaciones analizadas: periodo de observación (Julio 95, Enero 96 y Julio 1996), distancia desde la costa (Costa: < 50 km, Océano: 80-200 km) y profundidad de origen de la muestra (en Csm, bajo Csm).

Tabla 5: Comparaciones múltiples *a posteriori* no paramétrico (Prueba tipo Tukey) entre la sumatoria de los valores rankeados de [FC/CI] de los distintos crucesos realizados (Julio 95, Enero 96 y Julio 1996).

	Diferencia	E.E.	Q	Q{0.05,3}	P
Ene96-Jul95	272	5,198	52,33	2,39	P<0,001
Ene96-Jul96	10	5,632	1,78	2,39	P>0,20
Jul95-Jul96	262	5,454	48,04	2,39	P<0,001

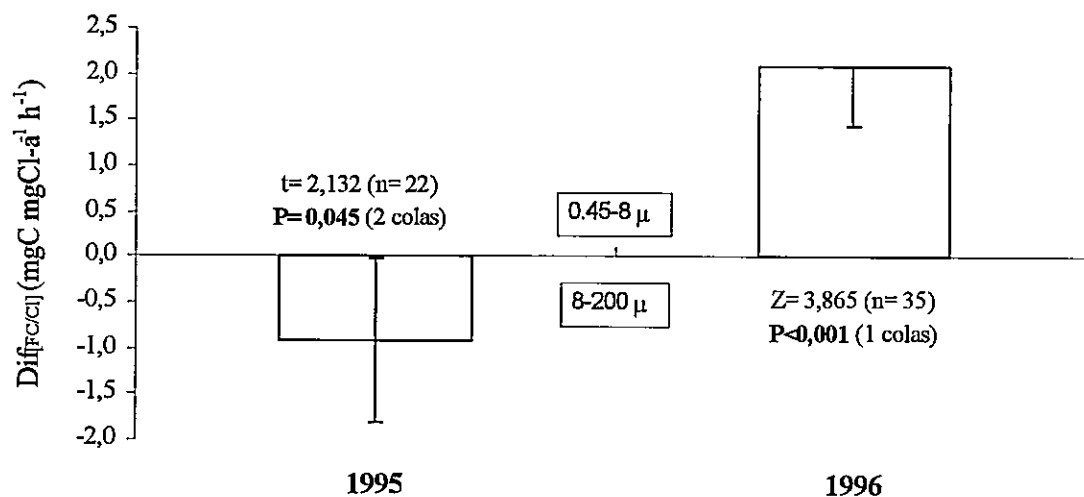


Figura 9: Mediana e intervalo de confianza (95%) de la variable $Dif[FC/CI]$ para los datos de 1995 ($n=22$) y de 1996 ($n=35$). Z: aproximación valor de desviación estándar normalizada. t: estadístico t de student. P: probabilidad de la prueba estadística. $0.45-8\ \mu$: tasa específica de la fracción $0.45-8\ \mu$ es mayor que la tasa específica de la fracción $8-200\ \mu$. $8-200\ \mu$: tasa específica de la fracción $0.45-8\ \mu$ es menor que la tasa específica de la fracción $8-200\ \mu$.

variable $\text{Diff}_{\text{FC/CI}}$ varió en función de la distancia desde la costa (Prueba Mann-Whitney, aproximación chi-cuadrado= 6.62, $P= 0.01$) de manera que la $[\text{FC/CI}]$ del fitoplancton de la fracción 0.45-8 μm es menor a la $[\text{FC/CI}]$ del fitoplancton de la fracción 8-200 μm en el océano (Prueba t de student; $t= 2,525$; $P= 0.045$), pero en la zona costera la $[\text{FC/CI}]$ de ambas fracciones no se diferencian (Prueba t de student; $t= 0,604$; $P= 0.556$).

2. Análisis de los parámetros fotosintéticos en relación al tamaño.

El Anexo 3 muestra los diagramas de dispersión con las curvas P versus I ajustadas y los parámetros fotosintéticos Alfa, P_s y Beta derivados del modelo de Platt *et al.* (1980), con sus respectivos errores estándar (EE), para un total de 15 experimentos ($N_{\text{Julio 95}}= 4$, $N_{\text{Enero 96}}= 8$, $N_{\text{Julio 1996}}= 3$; $N_{\text{Costa}}= 10$, $N_{\text{Oceano}}= 5$).

Al considerar el total de los experimentos (5 en la zona oceánica y 10 en la zona costera) se tiene que en el 53% de ellos, la fracción 0.45-8 μm presenta un valor de Alfa significativamente mayor. Cuando cada experimento se considera como una réplica del área de estudio, se concluye que el valor de Alfa de la fracción 0.45-8 μm es significativamente mayor al de la fracción 8-200 μm (Tabla 6; Prueba Wilcoxon, aproximación a $Z= 2.272$, $P< 0.02$). Lo mismo ocurre, en los experimentos de enero y julio de 1996 (Tabla 6; Enero 1996: Prueba t de student= 2.141, $P<0.05$; Julio 1996: Prueba t de student= 3.975, $P<0.05$). En enero de 1996, el 75% de los casos, el parámetro Alfa fue mayor en la fracción 0.45-8 μm del fitoplancton (Figura 10) de manera que el valor de $\text{Alfa}_{0.45-8 \mu\text{m}}$ fue 3.14 veces el valor de $\text{Alfa}_{8-200 \mu\text{m}}$ ($\text{Alfa}_{0.45-8 \mu\text{m}}$: 0.0503 y $\text{Alfa}_{8-200 \mu\text{m}}$: 0.0160 $\text{mgC mgCl-a}^{-1} \text{h}^{-1}$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) $^{-1}$). Durante julio de 1996, en el 67% de los casos el fitoplancton de la fracción 0.45-8 μm presentó un Alfa significativamente mayor que el del fitoplancton de la fracción 8-200 μm (Figura 11), de manera que el valor de $\text{Alfa}_{0.45-8 \mu\text{m}}$ fue 2.5 veces el valor de $\text{Alfa}_{8-200 \mu\text{m}}$ ($\text{Alfa}_{0.45-8 \mu\text{m}}$: 0.1067 y $\text{Alfa}_{8-200 \mu\text{m}}$:

200 μm : 0.0426 mgC mgCl-a⁻¹ h⁻¹ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)⁻¹). Sin embargo, al igual que en el análisis de la [FC/Cl], en julio de 1995 (Figura 12) no se encuentra diferencia de los valores de Alfa entre las dos fracciones de tamaño (Tabla 6; Prueba Wilcoxon, aproximación a Z= 0.365, P>0.50).

Los valores promedios de Alfa, ya sea en la fracción 0.45-8 o 8-200 μm , varían significativamente entre los periodos de observación (Tabla 7). Al analizar el parámetro fotosintético en la fracción 0.45-8 μm , se tiene que el Alfa de julio de 1995 y julio de 1996 son iguales, y los Alfa promedio de estos dos periodos de observación, mayores al de enero de 1996 (Tabla 8, AlfaJulio1995:0.114 = Julio1996:0.097 > Enero1996:0.043). Sin embargo, en cuanto a los valores de Alfa de la fracción grande (8-200 μm), el Alfa promedio de julio de 1995 es mayor al de julio de 1996, y el Alfa promedio de julio de 1996 mayor al de enero de 1996 (Tabla 8, AlfaJulio1995:0.114 > Julio1996:0.046 > Enero1996:0.021).

3. Implicancia de la estructura de tamaños en la FC del fitoplancton.

Al modelar el logaritmo de la FC en función del logaritmo de la Cl, se tiene que independiente de la localización espacial del fitoplancton (Figuras 13 y 14) y sin importar el periodo de observación en el cual se realiza la observación (Figura 15), la variabilidad de los valores de fijación de carbono (FC) se debe en gran parte a la variabilidad de la concentración de biomasa del fitoplancton. La clorofila-a explica entre el 32 al 79 % de la varianza existente en la fijación de carbono (coeficiente de determinación, r^2 : 0.79 - 0.32). En la zona costera, la biomasa fitoplanctónica explica un mayor porcentaje de la variabilidad de la FC que en la zona oceánica ($r_{\text{costa}} = 0.87 > r_{\text{oceánica}} = 0.57$; $P < 0.005$).

De la Tabla 9, se observa que el logaritmo de la FC se correlaciona a la ET sólo en la zona oceánica y en el periodo de observación de Enero 1996 y Julio 1996, en donde la ET explica entre el 23 y el 56 % de la varianza en FC. No obstante, al considerar la

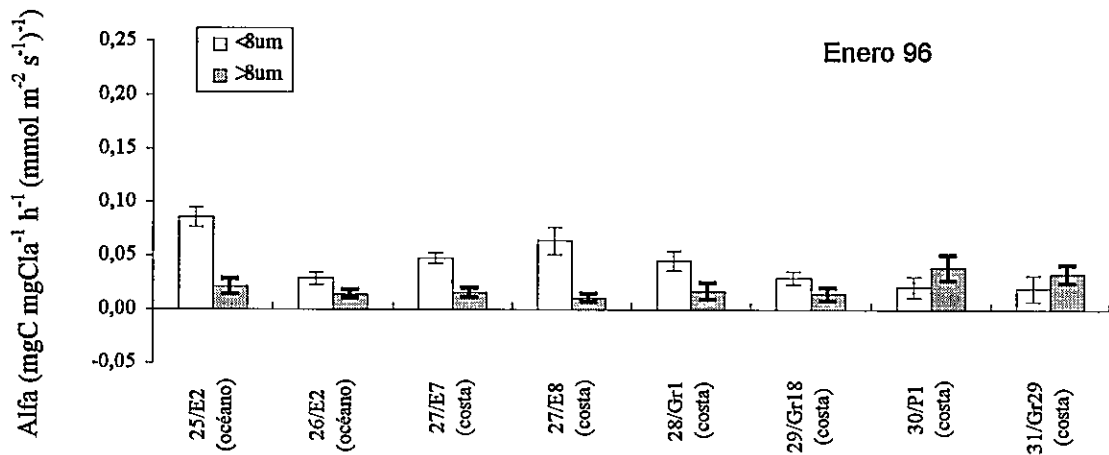


Figura 10: Eficiencia fotosintética por unidad de luz (α : $X \pm EE$) entre fitoplancton $<8\mu\text{m}$ y $>8\mu\text{m}$ para distintas estaciones de muestreo del periodo de observación Enero 96. (F1: experimento que considera muestras desde varias profundidades entre 0 y 80 m; F2: muestra de una sola profundidad).

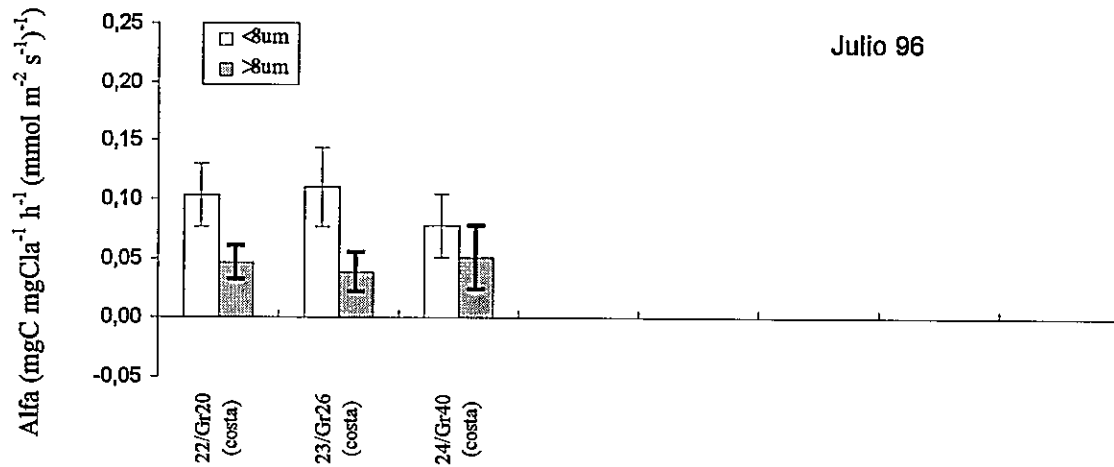


Figura 11: Eficiencia fotosintética por unidad de luz (α : $X \pm EE$) entre fitoplancton $<8\mu\text{m}$ y $>8\mu\text{m}$ para distintas estaciones de muestreo del periodo de observación Julio 1996. (F1: experimento que considera muestras desde varias profundidades entre 0 y 80 m; F2: muestra de una sola profundidad).

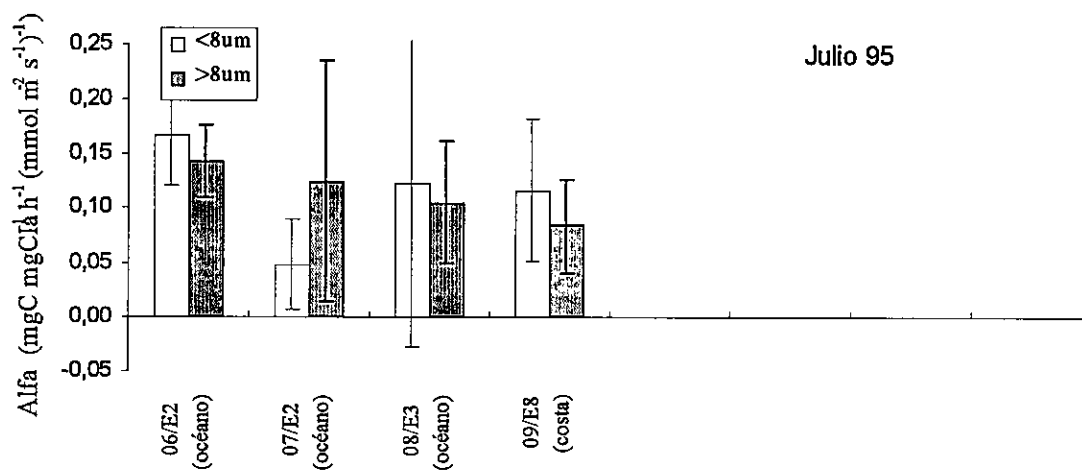


Figura 12: Eficiencia fotosintética por unidad de luz (α : $X \pm EE$) entre fitoplancton $<8\mu\text{m}$ y $>8\mu\text{m}$ para distintas estaciones de muestreo del período de observación Julio 95. (F1: experimento que considera muestras desde varias profundidades entre 0 y 80 m; F2: muestra de una sola profundidad).

Tabla 6: Probabilidad de la prueba de normalidad Lilliefors, estadístico de análisis de datos pareados (Z: Aproximación Z de la Prueba Wilcoxon o t: t de student), y probabilidad de los estadísticos del análisis de datos pareados, para comparar los valores de Alfa, Ps y Beta, entre las dos fracciones analizadas (0.45-8 μm y 8-200 μm) para el total de los experimentos de curvas P versus I y según período de observación (Julio 95, Enero 96 y Julio 1996).

	Probabilidad Prueba de normalidad	Estadístico prueba de datos pareados	Probabilidad
Alfa			
Total (n= 15)	0,048	Z= 2,272	P<0,02
Julio 1995 (n= 4)	0,033	Z= 0,365	P>0,50
Enero 1996 (n= 8)	1,000	t= 2,141	P<0,05
Julio 1996 (n= 3)	1,000	t= 3,975	P<0,05
Ps			
Total (n= 15)	0.181	t= 0.564	P> 0.25
Julio 1995 (n= 4)	0.186	t= -1.433	P> 0.10
Enero 1996 (n= 8)	0.456	t= 0.762	P> 0.10
Julio 1996 (n= 3)	1000	t= 0.381	P> 0.25
Beta			
Total (n= 15)	0.043	Z= 0.534	P> 0.29
Julio 1995 (n= 4)	0.029	Z= 0.535	P> 0.29
Enero 1996 (n= 8)	0.010	Z= -0.140	P> 0.44
Julio 1996 (n= 3)	1000	Z= -0.595	P> 0.29

Tabla 7: Análisis de la varianza en la variable dependiente Alfa entre los distintos períodos de observación para la fracción 0.45-8 μm y 47-200 μm). Los valores de Alfa están transformados con el logaritmo en base e.

Fuente Variación	Suma Cuadrados	Grados Libertad	Cuadrados Medios	Valor F	Probabilidad
Fracción 0.45-8					
Período de observación	3,488	2	1,744	7,496	P=0.008
Error	2,792	12	0,233		
Fracción 8-200					
Período de observación	8,391	2	4,195	33,012	P<0.001
Error	1,525	12	0,127		

Tabla 8: Comparaciones múltiples *a posteriori* (Prueba Tukey) de los valores promedios de Alfa entre los distintos períodos de observación (Julio de 1995, Enero de 1996 y Julio de 1996). Los valores de Alfa están transformados con el logaritmo en base e.

	Diferencia	E.E.	Q	Q{0.05,3}	P
Fracción 0.45-8					
Jul95 - Ene96	-0,998	0,107	-9,33	3,53	P=0,014
Jul95 - Jul96	-0,076	0,112	-0,68	3,53	P=0,977
Ene96 - Jul96	0,922	0,116	7,95	3,53	P=0,038
Fracción 8-200					
Jul95 - Ene96	-1,756	0,107	-16,41	3,53	P<0,001
Jul95 - Jul96	-0,909	0,112	-8,12	3,53	P=0,015
Ene96 - Jul96	0,847	0,116	7,31	3,53	P=0,011

concentración de biomasa y la estructura de tamaños del fitoplancton en conjunto, como variables independientes de la FC, entonces sólo la varianza explicada de la FC en la zona oceánica se explica significativamente mejor (Figura 16, Tabla 9, $0.82 > 0.57$, $P = 0.047$). En efecto, la concentración de biomasa explica el 32 % de la varianza en la FC, sin embargo, al adicionar la estructura de tamaños como variable independiente, se explica el 67 % de la varianza en la FC del fitoplancton (Tabla 9), en tanto, en la agrupación Enero 1996 y Julio 1996, el incorporar la estructura de tamaños, en adición a la CI como variables independientes de la FC, no mejora significativamente la explicación de la variabilidad en la FC (Enero 1996: $0.84 = 0.91$, $P > 0.10$, Julio 1996: $0.89 = 0.90$, $P > 0.25$) (Tabla 9). Al observar las relaciones entre FC y CI de la zona oceánica (Figura 13b) y de Julio 1996 (Figura 15d), se aprecia que la variabilidad de la FC, entre biomazas de $0.1 - 0.8 \text{ mgCl-a m}^{-3}$, de la zona oceánica (coeficiente de variación, $CV = 1.01$) es mayor al de los datos de Julio 1996 ($CV = 0.80$). Por otro lado, en cuanto a la estructura de tamaños (ET), el CV de la zona oceánica fue significativamente mayor al CV de Julio 1996 ($CV_{\text{océano}}: 0.68 > CV_{\text{Julio1996}}: 0.27$, $F = 14.1$, $P < 0.001$). Sin embargo, el resultado de regresión múltiple obtenido para la zona oceánica se contradice con el resultado de comparación de $[FC/CI]$ entre las fracciones de tamaño $0.45-8$ y $8-200 \mu\text{m}$ en la zona oceánica, ya que de la Figura 8, se observa que el promedio de la $\text{Diff}_{[FC/CI]}$ no es significativamente distinto de cero (Prueba t de student, $t = -0.430$; $P = 0.675$), por lo cual no es esperable que la ET se relacione a la FC por causa directa del tamaño de los individuos del fitoplancton. Sin embargo, al considerar los valores de la zona oceánica de Enero 1996 y Julio 1996, en donde la $[FC/CI]$ de la fracción $0.45-8 \mu\text{m}$ fue significativamente mayor a la $[FC/CI]$ de la fracción $8-200 \mu\text{m}$, el coeficiente de correlación de Pearson de la relación entre FC y CI (0.42), no es significativamente mayor al incorporar la ET como variable independiente (0.43) ($P > 0.25$).

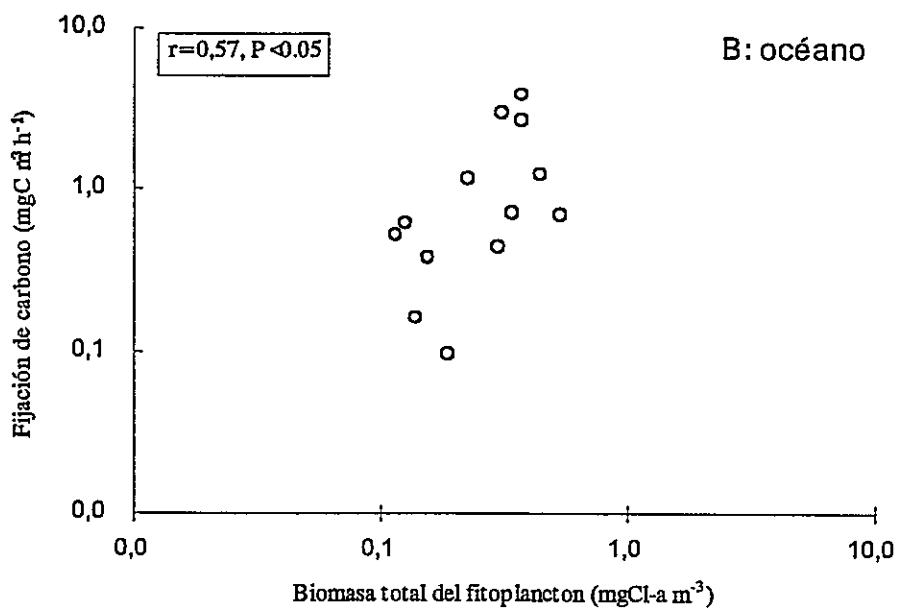
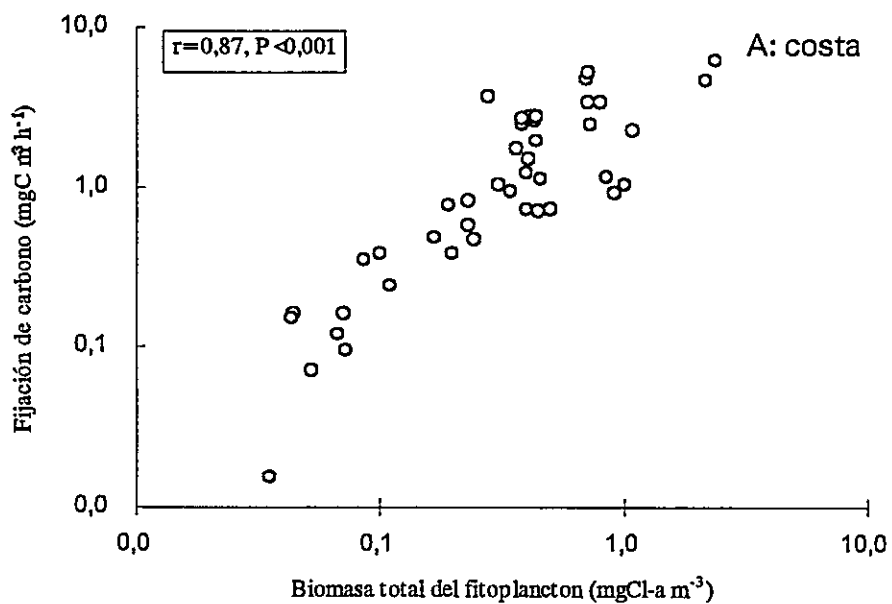


Figura 13: Diagrama de dispersión de la FC en relación a la biomasa total del fitoplancton para: A. zona costera ($n=44$), B. zona oceánica ($n=13$). r : Índice de correlación de Pearson, P : probabilidad para prueba de dos colas.

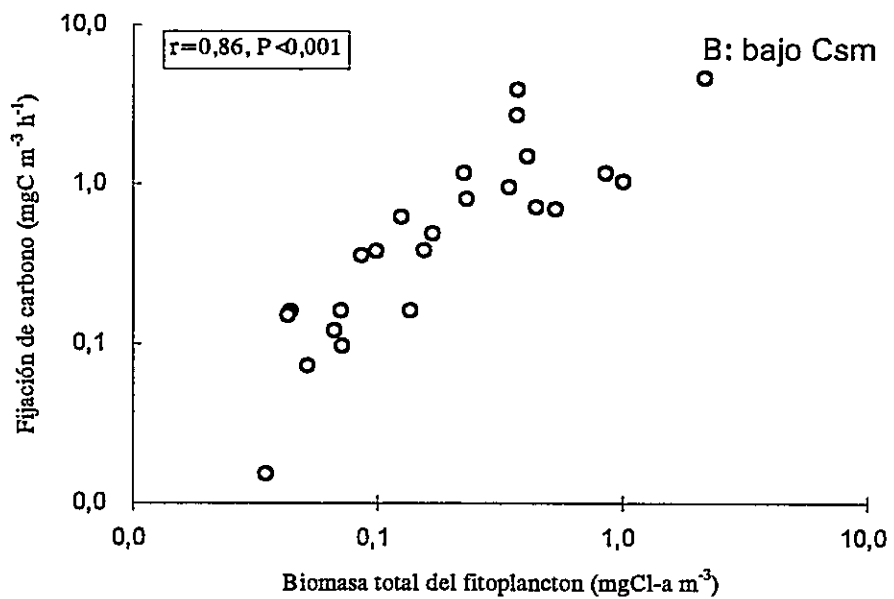
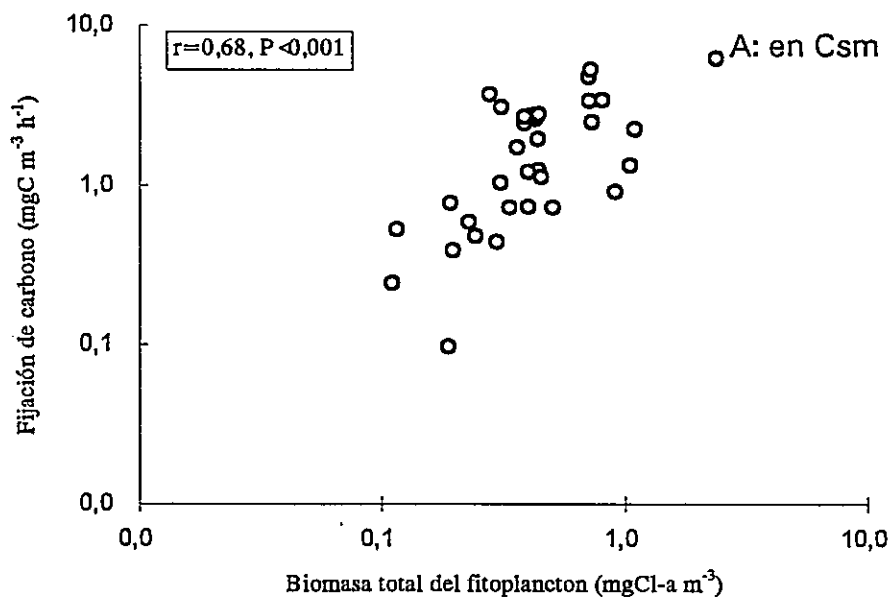
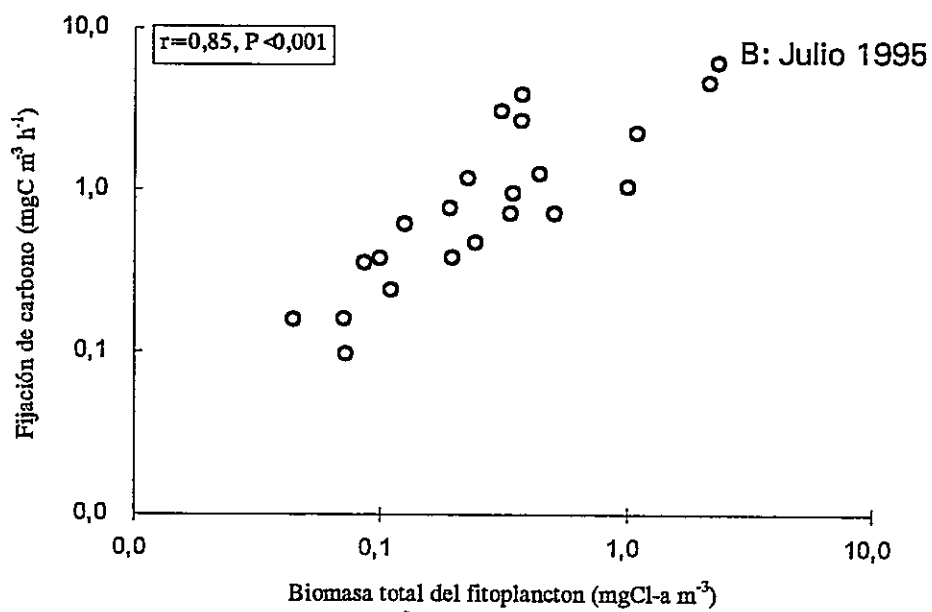
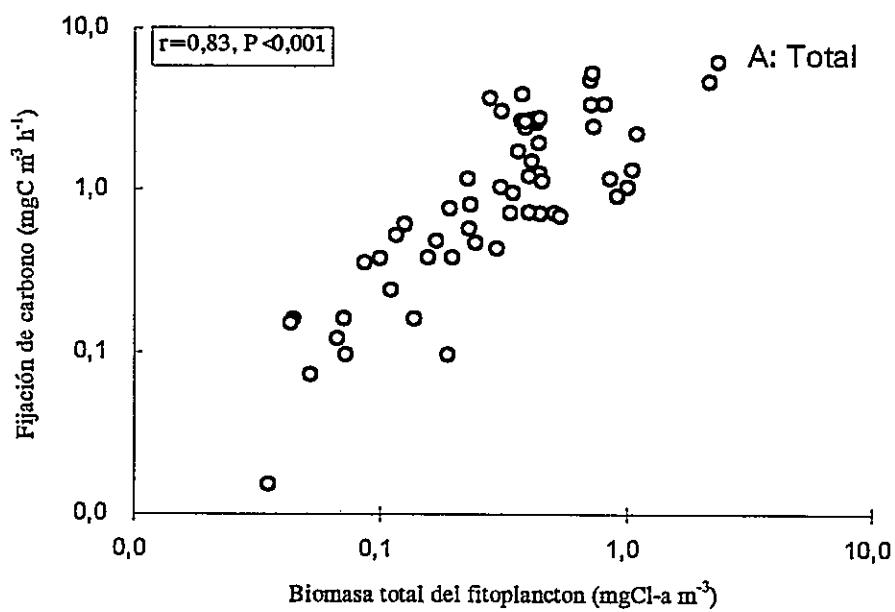


Figura 14: Diagrama de dispersión de la FC en relación a la biomasa total del fitoplancton para: A. en la Csm (n= 32), B. bajo la Csm (n=25). r: Índice de correlación de Pearson, P: probabilidad para prueba de dos colas.



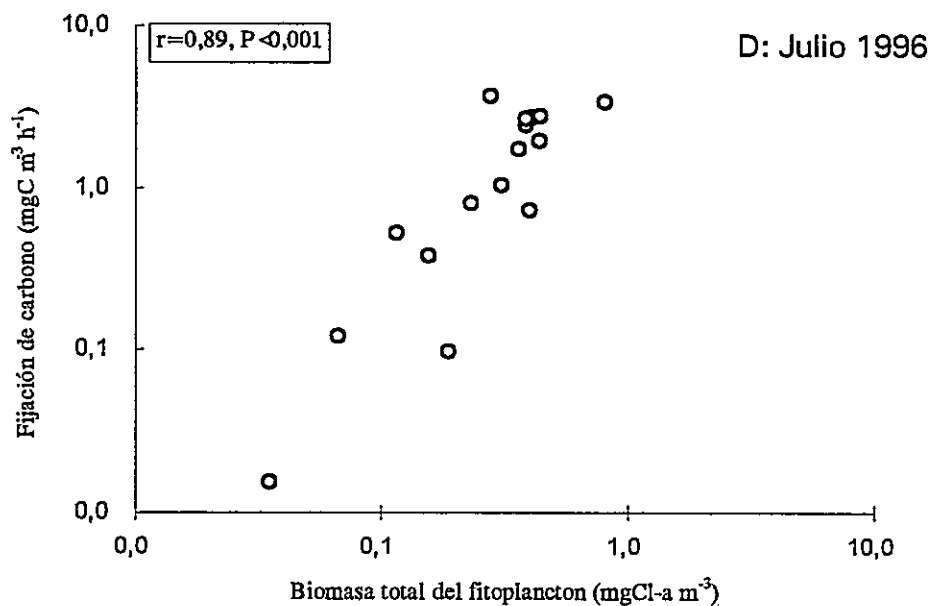
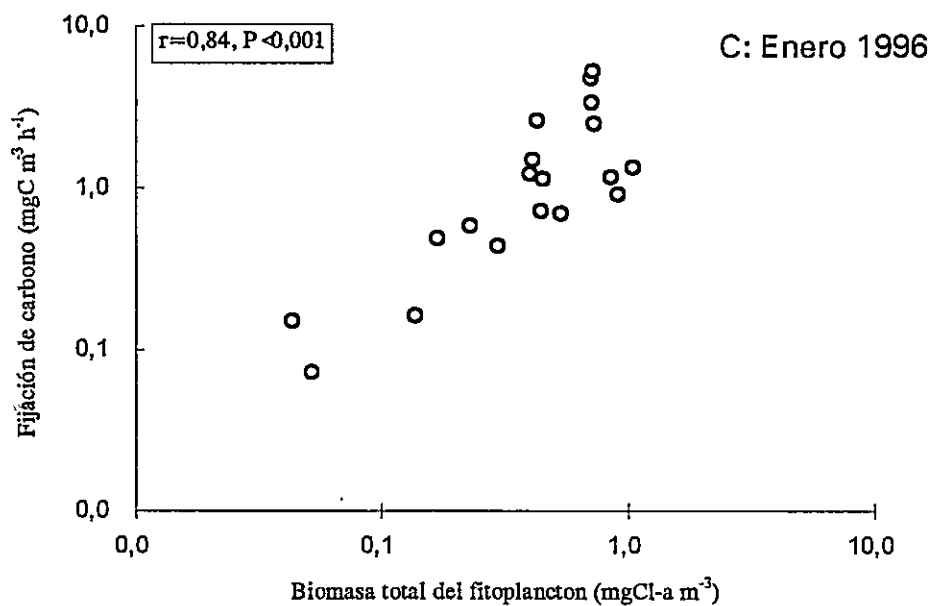


Figura 15: Diagrama de dispersión de la FC en relación a la biomasa total del fitoplancton para: A. total de los datos ($n=57$), B. Julio 95 ($n=22$), C. Enero 96 ($n=19$), D. Julio 1996 ($n=16$). r : índice de correlación de Pearson, P : probabilidad para prueba de dos colas.

Tabla 9: Índices de correlación de Pearson de los modelos $r_1: \log FC = f(\log B)$, $r_2: \log FC = f(ET)$ y $r_3: \log FC = f(\log B, ET)$, y la probabilidad de la prueba de comparación entre dos índices de correlación ($H_1: r_1 < r_3$). Los valores entre paréntesis corresponden a los coeficientes de determinación.

Agrupación	r_1	r_2	r_3	$H_1: r_1 < r_3$
Total (n=57)	**0,83 (0,68)	0.14 (0.02)	# 0,86 (0,75)	$P > 0,25$
Julio 95 (n=22)	**0,85 (0,72)	0.02 (0.00)	# 0,90 (0,81)	$P > 0,25$
Enero 96 (n=19)	**0,84 (0,70)	*0.56 (0.31)	# 0,91 (0,82)	$P > 0,10$
Julio 96 (n=16)	**0,89 (0,79)	*0.48 (0.23)	# 0,90 (0,82)	$P > 0,25$
Costa (n=44)	**0,87 (0,76)	-0.06 (0.00)	# 0,88 (0,78)	$P > 0,25$
Oceano (n=13)	* 0,57 (0,32)	**0.75 (0.56)	# 0,82 (0,67)	$P < 0,025$
sobre Csm (n=32)	**0,68 (0,46)	0.10 (0.01)	# 0,72 (0,52)	$P > 0,25$
bajo Csm (n=25)	**0,86 (0,73)	0.25 (0.06)	# 0,91 (0,89)	$P > 0,10$

* $P < 0.05$ en $H_0: r = 0$

** $P < 0.01$ en $H_0: r = 0$

$P < 0.01$ en regresión múltiple

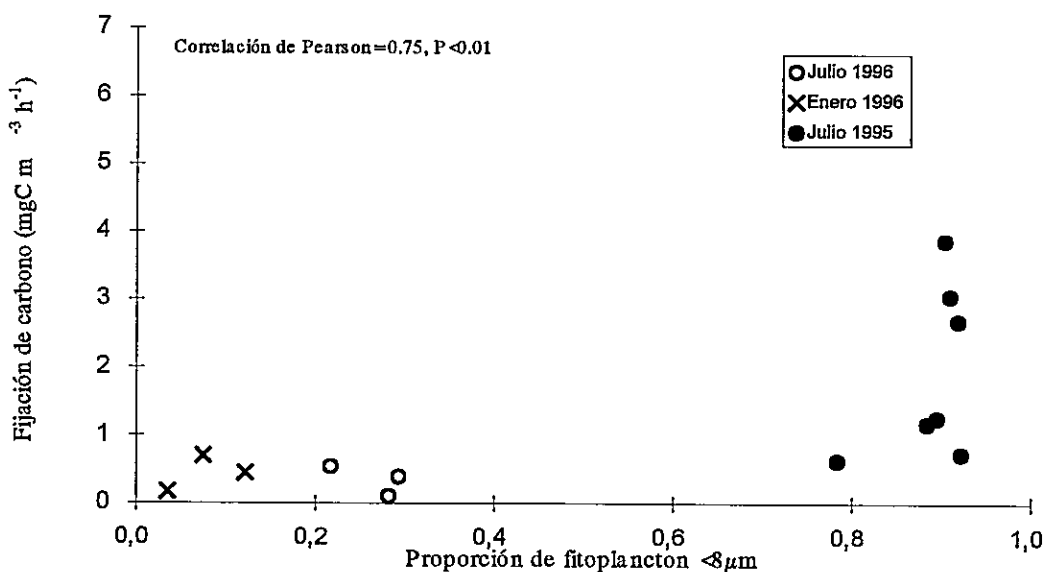


Figura 16: Relación entre la fijación de carbono (FC) y la proporción de células $< 8 \mu\text{m}$ (ET) en la zona oceánica, para los distintos periodos de observación (Julio 1995, Enero 1996 y Julio 1996). El índice de correlación se obtiene a partir del total de los datos en el océano ($n=13$).

DISCUSIÓN

1. Tamaño y Tasa Específica de Fijación de Carbono ([FC/CI]).

El tamaño corporal de los individuos determina una serie de procesos fisiológicos de los seres vivos tal como el metabolismo específico (Peters, 1983; Schmidt-Nielsen, 1991). De lo anterior, es consecuente encontrar que la productividad específica también se relaciona al tamaño (Banse & Mosher, 1980). En particular, se ha encontrado que el tamaño promedio de las especies de microalgas se relaciona negativamente con la [FC/CI] (Taguchi, 1976) y con la tasa de crecimiento poblacional (Banse, 1976; Banse, 1982; Raven *vide* Reynolds, 1997).

Otra aproximación metodológica compara los valores de la [FC/CI] del fitoplancton de distintas clases de tamaño (fracciones de tamaño). Estas fracciones de tamaño siguen una clasificación logarítmica ya que las abundancias numéricas tienden a decrecer exponencialmente con el incremento del tamaño. La mayoría de las especies del fitoplancton marino se encuentra entre los 0.2 y 200 μm (Malone, 1980), por lo cual una de las clasificaciones más usadas es aquella en que los individuos se agrupan como componentes del picoplancton (0.2-2 μm), nanoplancton (2-20 μm) o microplancton (20-200 μm) (Malone, 1980; Reynolds, 1997). Por lo tanto, al comparar la [FC/CI] entre las distintas fracciones, es esperable que el picoplancton presente una [FC/CI] mayor al nanoplancton, y el nanoplancton una [FC/CI] mayor al del microplancton. No obstante, el uso de fracciones de tamaño, ya sea para comparar valores de la [FC/CI] o estimaciones de regresión, supone que la varianza de la [FC/CI] dentro de una fracción de tamaño no se debe al tamaño de las distintas microalgas que componen la fracción de tamaño. Este supuesto no es válido si i) existe tamaño dependencia de la [FC/CI] de los

distintos tamaños de microalgas y ii) la estructura de tamaños dentro de cada fracción varía en las distintas muestras. Si el supuesto no se cumple, entonces la varianza del error se sobrestima por lo que el análisis estadístico pierde capacidad de detectar diferencia significativa entre los valores promedios de la [FC/CI] para distintas fracciones de tamaño o de detectar una pendiente distinta de cero en un análisis de regresión lineal (error tipo II, Sokal & Rohlf, 1980; Zar, 1984). En consecuencia, el uso de fracciones de tamaño contiguas sólo permite rechazar la hipótesis nula, ya que en circunstancias en que la hipótesis nula no es rechazada (e.g.: que los valores de [FC/CI] entre las distintos tamaños es igual), no se puede determinar si este corresponde a un artefacto como consecuencia de la sobreestimación en la varianza del error. Sin embargo, el uso de una mayor cantidad de fracciones de tamaño disminuye la probabilidad de error tipo II.

Al igual que en los trabajos de Malone (1977), Malone (1980) y Malone & Neale (1981), utilizando dos fracciones de tamaño (0.45-8 μm y 8-200 μm), este estudio encontró evidencia que la [FC/CI] del fitoplancton de menor tamaño es significativamente mayor que la [FC/CI] del fitoplancton de mayor tamaño ($[FC/CI]_{<8\mu\text{m}} = 1.56 * [FC/CI]_{>8\mu\text{m}}$) (Figura 6). Dado que con dos fracciones se encontró diferencia, era esperable que ocurriera lo mismo con tres fracciones de tamaño. En efecto, el análisis de los valores de [FC/CI] para las fracciones 0.45-8, 8-47 y 47-200 μm , es consistente con el resultado anterior; sin embargo, la [FC/CI] de la fracción 0.45-8 μm no es significativamente mayor a la [FC/CI] de la fracción 8-47 μm . La alta probabilidad del análisis de comparación múltiple entre los valores promedio de las [FC/CI] de las dos fracciones de tamaño más pequeñas ($P= 0.279$, Tabla 3), permite sugerir que el resultado parece no estar afectado por lo señalado anteriormente sobre una posible sobreestimación de la varianza del error. En efecto, al observar los intervalos de confianza con un 90% de las dos fracciones, se observa que estos aún se sobreponen (Figura 7). De lo anterior, se sugiere que las [FC/CI] de microalgas de tamaño entre 0.47 y 47 μm son iguales, pero

significativamente mayores a las [FC/CI] de las microalgas entre 47 y 200 μm . Takahashi & Bienfang (1983), estudiando un ecosistema subtropical cerca de Hawai (aguas costeras oligotróficas, $< 6.31 \text{ mgN l}^{-1}$), concluyen al igual que en este estudio, que las fracciones de tamaño pequeño (0.45-3 μm y 3-20 μm) no presentan valores de [FC/CI] significativamente distintos, sin embargo, estos son significativamente mayores a la [FC/CI] de la fracción $>20 \mu\text{m}$.

Al revisar la data obtenida, durante el período Enero 1996 (ver Anexo II), se observan tres datos de clorofila-a de la fracción 0.45-8 μm ($< 0.017 \text{ mgCl-a m}^{-3}$) que son demasiado bajos para el área de estudio (Francisco Chávez *com. pers.*). La importancia de esta observación radica en que éstos valores de clorofila anormalmente bajos generan valores altos de la [FC/CI] de estas muestras los cuales pueden sesgar el resultado final obtenido en este estudio. Para evaluar el efecto de sesgo que podría haber tenido la incorporación de dichos valores se analizó la información sin los resultados extremos. Sin embargo, al obviar dichos valores, de los análisis estadísticos se mantiene que la [FC/CI] de la fracción 0.45-8 μm es significativamente mayor a la [FC/CI] de la fracción 8-200 μm (Anexo V).

2. Tamaño y Parámetros Fotosintéticos.

Del análisis de las curvas *P versus I*, se obtuvo que la "eficiencia fotosintética en luz limitante" (Alfa) es el único parámetro fotosintético que se relaciona en forma negativa con el tamaño del fitoplancton (Tabla 6). La primera consecuencia de este resultado es que cualquier tamaño dependencia de la [FC/CI] debe ocurrir bajo condiciones de limitación de luz. Por otro lado, que la fracción 0.45-8 μm presente un Alfa mayor que el fitoplancton de la fracción 8-200 μm , y que P_s sea el mismo entre las fracciones, implica que la irradianza a la cual el fitoplancton alcanza su máxima [FC/CI],

es menor en la fracción 0.45-8 μm que en la fracción 8-200 μm ($I_{k0.45-8 \mu\text{m}} < I_{k8-200\mu\text{m}}$). De lo anterior, se desprende que la fracción 8-200 μm tiene una mayor probabilidad de estar en irradiación limitante que el fitoplancton de 0.45-8 μm . Por lo tanto, que la variable $\text{Diff}_{[\text{FC}/\text{CI}]}$ tienda a aumentar desde el océano a la costa, o bien desde la C_{sm} hacia bajo la C_{sm} , se debería a un desplazamiento hacia una condición limitante de irradiación para la fracción 8-200 μm . Al considerar que en la zona costera el recurso luz sería más limitante, dado que los procesos de mezcla son más intensos y que las zonas costeras del área de estudio presentan zonas eufóticas menos profundas (Montecino *et al.*, 1996), y que en relación con "en C_{sm} y bajo C_{sm} ", la luz incidente en la superficie del agua disminuye en función de la profundidad, entonces el mecanismo propuesto explicaría las tendencias en los cambios de los valores de la $[\text{FC}/\text{CI}]$ del fitoplancton de 8-200 μm y 0.45-8 μm , observadas entre zonas "costera-oceánica" por un lado y "en C_{sm} y bajo C_{sm} " por otro. En efecto, al disminuir el recurso luz, el fitoplancton 8-200 μm disminuye su $[\text{FC}/\text{CI}]$, y el fitoplancton 0.45-8 μm mantiene constante o disminuye en menor grado la $[\text{FC}/\text{CI}]$ debido a que la menor disponibilidad de luz no compromete, al menos en gran parte, su intervalo de intensidades de luz que son limitante para la $[\text{FC}/\text{CI}]$ (Figura 17).

Taguchi (1976), utilizando 7 especies de Diatomeas entre 5 y 170 μm , encontró que la eficiencia fotosintética a luz limitante (Alfa) se relaciona inversamente al tamaño de las células, en tanto que la $[\text{FC}/\text{CI}]$ máxima (PB_{max}) sólo se relaciona en forma inversa al tamaño en células pequeñas que no son retenidas por un filtro de 10 μm . En esta tesis, la relación encontrada entre el parámetro fotosintético Alfa y la fracción de tamaño es consistente con las observaciones de Taguchi (*op. cit.*), así como también con las observaciones de Malone & Neale (1981), quienes encuentran que los valores de Alfa en la fracción $<22 \mu\text{m}$ es significativamente mayor al Alfa en la fracción $>22 \mu\text{m}$, en ambientes costeros y estuarinos de la costa del Atlántico de América del Norte, y las

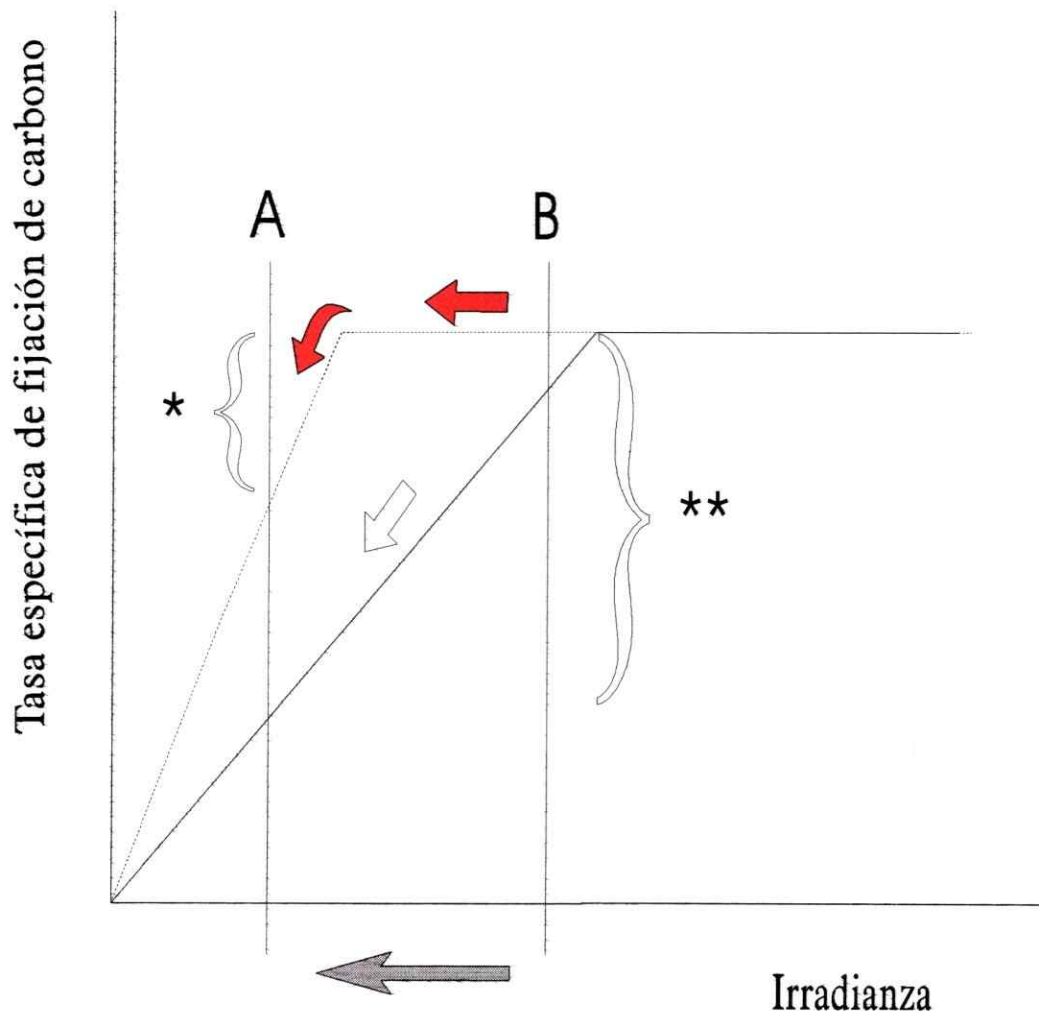


Figura 17: Relación entre irradiación de luz y $[FC/CI]$ para dos fracciones de tamaño del fitoplancton (línea discontinua: $<8\mu\text{m}$, línea continua: $>8\mu\text{m}$) que esquematiza cambios en Alfa, y su disminución en la $[FC/CI]$ como resultado en la disminución de la irradiación (flecha negra), desde una zona con altos valores (B: zona oceánica y/o en la capa de mezcla) a otra de bajos valores (A: zona costera y/o bajo la capa de mezcla). Flecha roja indica la disminución en la $[FC/CI]$ de la fracción $<8\mu\text{m}$ y Flecha clara indica la disminución de la $[FC/CI]$ de la fracción $>8\mu\text{m}$. (*disminución de $[FC/CI]$ de la fracción $<8\mu\text{m}$; **disminución de $[FC/CI]$ de la fracción $>8\mu\text{m}$).

observaciones de Platt *et al.* (1983), quienes encuentran que el Alfa del picoplancton es significativamente mayor al del netplancton y microplancton. Otra evidencia es la gran correlación entre el valor de Alfa y la proporción de células pequeñas de un ensamble fitoplanctónico (Pierson *et al.*, 1992). En relación a lo anterior, en un estudio de la dinámica de los parámetros fotosintéticos, en el área de surgencia frente a Coquimbo, durante cruceros JGOFS-Chile previos entre 1992 y 1995, se observó que los valores de Alfa en la Csm y bajo la Csm, y entre la zona costera y oceánica, son indistinguibles; no obstante, el valor de Alfa varía en el tiempo (Montecino *et al.*, 1996). En el período de estudio de esta tesis, los valores promedios de estructura de tamaños en relación a la profundidad de origen (Prueba t de student= 0.413, P= 0.68), o la distancia desde la costa (Prueba Mann-Whitney = 217, P= 0.23) no se diferencian significativamente, pero sí en relación del período de observación (Prueba Kruskal-Wallis, K= 31.86, P< 0.001). Por lo tanto, a pesar de la asincronía de los datos observados desde el mismo sistema en diferentes años, se propone que los valores de Alfa del ensamble fitoplanctónico del sistema de surgencia frente a Coquimbo serían dependientes del tamaño de las células del fitoplancton (ET).

Por último, los resultados son consistentes con los fundamentos teóricos que predicen que las células pequeñas deberían ser más eficientes en la [FC/CI] en irradiación limitante como consecuencia de la menor intensidad de autosombreamiento⁵ que se produciría entre los pigmentos fotosintéticos y/o accesorios de las células autótrofas de menor tamaño (Platt & Jassby, 1976; Morel y Bricaud, 1981; Geider y Osborne, 1992; Kirk, 1995).

⁵Se refiere al grado de obstaculización de la luz por parte de un pigmento interferente sobre otro interferido determinando la disponibilidad de luz del último, lo que trae por consecuencia el cambio en el valor promedio de luz recibida por unidad de pigmento (enfardamiento).

3. **Tamaño y Tasa Específica de Fijación de Carbono en función del período de observación, distancia desde la costa y profundidad de origen de la muestra.**

Los resultados muestran que la localización espacial del fitoplancton, ya sea en términos de la profundidad de origen de la muestra (en la C_{sm} o bajo la C_{sm} ; 35m en zona oceánica y 12 m en zona costera) o de la distancia desde la costa (zona costera: <50 km o zona oceánica: 150-200 km), no afecta la relación entre la [FC/CI] y el tamaño del fitoplancton. Los resultados obtenidos no serían artefacto de la varianza de los datos, ya que aún con intervalos de confianza de un 50% de la variable $Dif_{<8\mu m \rightarrow 8\mu m}$, se observa que estos se superponen entre las agrupaciones en y bajo la C_{sm} por un lado, y entre las agrupaciones Costa y Océano por otro (Figura 8). Con respecto a la distancia desde la costa, la mayor extensión del intervalo de confianza que contiene al 50% de los datos centrales de la agrupaciones que corresponde a la agrupación Océano, respecto de la agrupación Costa, facilitaría una conclusión de igualdad cuando en realidad hay diferencia entre los promedios comparados (error tipo II). No obstante, si se considera que tal aumento de la variabilidad se debe a la mayor ponderación de los datos de julio de 1995 en la zona oceánica, entonces se puede sugerir que para los períodos de observación de 1996 (enero y julio), la relación entre [FC/CI] y el tamaño del fitoplancton de las zonas costera y oceánica, no presentan una diferencia significativa. Es decir, tanto en la zona costera como en la zona oceánica, la fracción 0.45-8 μm presenta un valor de [FC/CI] significativamente mayor que la fracción 8-200 μm .

El único factor de agrupamiento que produjo diferencias significativas entre los valores promedios de la variable $Dif_{<8\mu m \rightarrow 8\mu m}$ fue el período de observación, dado que el promedio en Julio 95 fue significativamente menor al promedio de los otros cruceros (Enero 96 y Julio 1996) (Tabla 4). Más aún, durante Julio 95, la fracción 8-200 μm presentó una [FC/CI] significativamente mayor que el fitoplancton 0.45-8 μm ($P=0.045$). Sin embargo, durante Julio 95 los valores de los parámetros fotosintéticos entre las

fracciones fueron iguales. La contradicción entre los resultados de [FC/CI] y de los parámetros fotosintéticos, entre las dos fracciones de tamaño para Julio 1995, no tiene explicación ya que no es posible que una fracción tenga un valor de [FC/CI] distinto de otra fracción, si los parámetros fotosintéticos entre éstas fracciones son los mismos. No obstante, el mayor número de datos de la [FC/CI] para las dos fracciones de tamaño analizadas (n=22), en relación a los experimentos de curvas P *versus* I (n=4), permite señalar que la fracción 8–200 μm presentaría una fijación de carbono específica significativamente mayor que el fitoplancton de la fracción 0.45–8 μm . Por tanto, en el sistema existen períodos de tiempo en que la relación inversa entre [FC/CI] y tamaño no se da. Sin embargo, al considerar una escala temporal mayor a 6 meses (duración promedio entre cruceros) se observa la relación negativa entre [FC/CI] y tamaño. En relación a lo anterior, algunas observaciones realizadas en ambientes límnicos, han mostrado evidencia que ya sea las células pequeñas o grandes del fitoplancton pueden tener una mayor [FC/CI], en escalas de tiempo de una semana, dependiendo del tiempo en que se realiza el muestreo así como también de la localización espacial desde la cual la muestra es obtenida (Frenette *et al.* y Hall & Vincent *vide* Frenette *et al.*, 1996). En particular, Frenette *et al.* (1996), llaman la atención que la ausencia de una tamaño dependencia inversa de los parámetros fotosintéticos Alfa y PBmax, se asocia con una disponibilidad de nutrientes no limitante para el crecimiento del fitoplancton. Jochem & Zeitzschel (1993), en un estudio de un sistema planctónico oceánico post-surgencia (Atlántico Norte Subtropical 33°N, 21°W), encuentran que los valores de [FC/CI] no son significativamente distintos entre las fracciones 0.2–2, 2–20 y >20 μm . Tremblay & Legendre (1994), recopilan datos de [FC/CI] fraccionado obtenidos desde la literatura, y muestran que en zonas neríticas tropicales (sistemas oligotróficos), la fracción <10 μm tiende a tener una [FC/CI] mayor; en tanto en zonas de surgencia (sistemas principalmente eutróficos) en la mayoría de las muestras, el fitoplancton >10 μm presenta

una [FC/Cl] mayor; no obstante, también existen ocasiones en que la fracción $<10 \mu\text{m}$ presenta una [FC/Cl] mayor. Durbin *et al.* (1975), quienes no encuentran diferencia significativa en las [FC/Cl] entre cuatro fracciones de tamaño (<20 , 20-60, 60-100 y $>100 \mu\text{m}$), concluyen que en el sistema estudiado los nutrientes no serían limitantes debido a las altas tasas de crecimiento y [FC/Cl] del fitoplancton.

Por otro lado, la propuesta de un modelo el cual predice el tamaño óptimo de los individuos, en función de las relaciones alométricas de la tasa de adquisición del recurso y tasa de transformación del recurso adquirido en reproducción (Brown *et al.*, 1993), permite plantear que la relación alométrica de [FC/Cl] estaría restringida por un componente fisiológico, pero también existiría una restricción que tiene relación con la disponibilidad de recurso en el ambiente, el cual podría explicar la variabilidad en la relación alométrica de la [FC/Cl] (Maurer & Brown, 1988). Por otro lado, el efecto de la disponibilidad de recurso (e.g.: nutrientes) en los individuos sería tamaño dependiente. Chisholm (1992), explica que la concentración mínima de nutrientes no limitante para el crecimiento del fitoplancton, aumenta cuando el tamaño de las células aumenta; por lo tanto, las tasas de crecimiento de las células de mayor tamaño serían las más afectadas bajo limitación de nutrientes. De hecho Agustí *et al.* (1990) encuentran que cuando en el ambiente los recursos de tipo nutrientes, se tornan menos importantes que los recursos "no nutrientes" como factores restrictivos del desarrollo del fitoplancton, las células grandes del fitoplancton predominan el ensamble fitoplanctónico. En consecuencia, al suponer variabilidad en la disponibilidad de los recursos y un efecto tamaño dependiente de la disponibilidad de los recursos sobre la [FC/Cl] del fitoplancton, del modelo del tamaño óptimo se desprende que bajo un escenario en donde los recursos son limitantes, la tasa de adquisición de recurso de las células grandes se afectaría negativamente en mayor grado y por lo tanto la pendiente de la tamaño dependencia de la tasa de adquisición de recurso disminuye (ver pendiente b1 en Figura 18A), y como consecuencia

el tamaño que maximiza la $[FC/CI]$ se desplaza hacia las células pequeñas del fitoplancton (ver relación II en Figura 18C). Por el contrario, si el recurso no es limitante, entonces las células de mayor tamaño (e.g. : $>8\mu\text{m}$) aumentan su tasa de adquisición de recursos (en relación a condiciones de recurso limitante) y con ello desplazan el tamaño que maximiza la $[FC/CI]$ hacia las células grandes del fitoplancton (ver b1' en Figura 18A y relación I en Figura 18C), de manera que la variable $\text{Dif}_{<8\mu\text{m}>8\mu\text{m}}$ de la $[FC/CI]$ se hace menor.

Las zonas costeras y de surgencia se caracterizan por la existencia de una relación entre la productividad primaria y la biomasa de la fracción grande del fitoplancton (e.g. : Diatomeas) (Malone, 1980). Bajo el supuesto que otros factores ecológicos (e.g.: advección, herbivoría) no alteran la estructura de tamaños generada por el proceso de tasa de crecimiento poblacional de las distintas especies que componen el fitoplancton, entonces la productividad del sistema fitoplanctónico podría estar relacionado a una mayor tasa de crecimiento poblacional, y por ende una mayor $[FC/CI]$ del fitoplancton de tamaño mayor (e.g.: $> 47 \mu\text{m}$). Además de lo anterior, si se considera que la mayor productividad se correlaciona a mejores condiciones y mayor disponibilidad de recursos (e.g.: nutrientes, Platt *et al.*, 1992), entonces es posible proponer que la variabilidad de la relación alométrica de la $[FC/CI]$ podría estar explicado por la disponibilidad de algún recurso limitante y/o condición que afecte en forma diferencial a los distintos tamaños de microalgas que componen el fitoplancton.

Un análisis de $[FC/CI]$ en tres fracciones de tamaño del fitoplancton (0.7-2, 2-23 y $>23 \mu\text{m}$) en la zona costera y oceánica de Antofagasta en verano (Gemita Pizarro *com. pers.*), muestra que la fracción 2-23 μm tiene una $[FC/CI]$ significativamente mayor a las $[FC/CI]$ de las fracciones 0.7-2 y $>23 \mu\text{m}$. Al comparar estos resultados con los obtenidos de julio de 1996 en esta tesis (con tres fracciones de tamaño), se observa que la $[FC/CI]$ de las fracciones pequeñas en ambos estudios es el mismo ($\approx 6 \text{ mgC mgCl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$

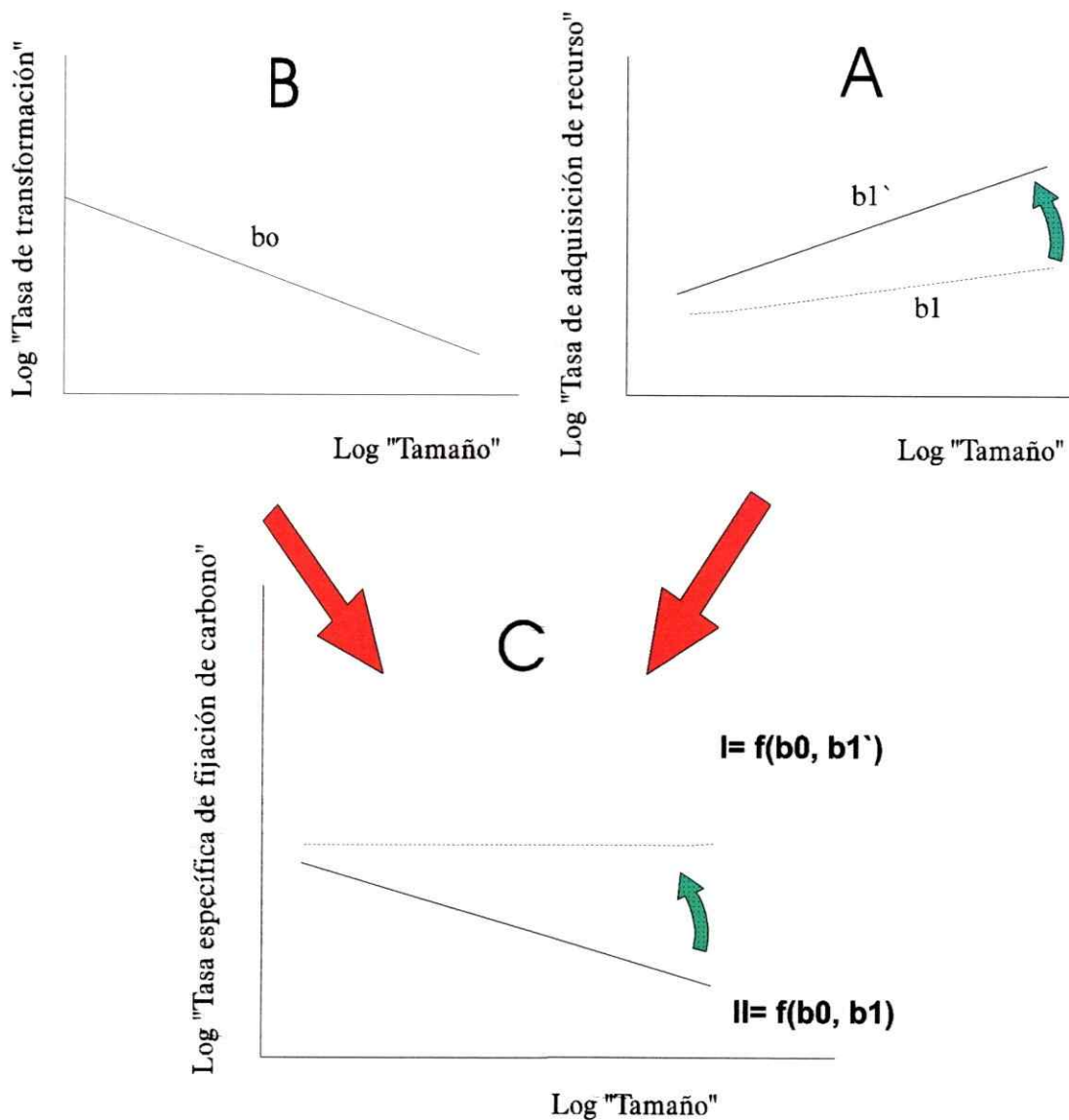


Figura 18: Esquema que relaciona A. la tamaño dependencia de la tasa de adquisición de recurso y B. la tamaño dependencia de la tasa de transformación del recurso para determinar el tamaño que maximiza la variable dependiente $[FC/CI]$, y por ende afectando la tamaño dependencia de la $[FC/CI]$ (C). b_0 : coeficiente alométrico de la tamaño dependencia de la tasa de transformación del recurso en FC (bajo condiciones de recurso no limitante y limitante), b_1 y b_1' coeficientes alométricos de la tamaño dependencia en la tasa de adquisición de recurso bajo condiciones de recurso limitante y recurso no limitante, respectivamente. Las flechas verdes indican el cambio de la pendiente en las relaciones alométricas en la medida que la disponibilidad de recurso se hace no limitante.

¹⁾, por lo cual, en las fracciones mayores del fitoplancton de Antofagasta, la [FC/CI] es mayor. Al comparar los valores de Alfa entre las fracciones de tamaño y los períodos Julio 1995 y Enero 1996-Julio 1996, de los datos de esta tesis, se concluye que la falta de una relación negativa entre tamaño y [FC/CI] en Julio 1995 se debió a que las microalgas de mayor tamaño aumentaron su [FC/CI] y no a una disminución de la [FC/CI] de las células pequeñas del fitoplancton. Es decir, el fitoplancton de mayor tamaño ($>5 \mu\text{m}$) es el que aumenta su tasa específica de fijación de carbono cuando la relación inversa tamaño-[FC/CI] no se da. Este aumento en la [FC/CI] podría ser atribuible a una mejor condición ambiental o una mayor disponibilidad de un recurso determinado. Una condición ambiental de gran importancia en el metabolismo de los seres vivos es la temperatura. Reynolds (1997), ha mostrado la gran sensibilidad de la tasa de crecimiento de las microalgas a los cambios de temperatura del ambiente. En particular la mayor sensibilidad a la temperatura se relaciona negativamente a la razón superficie volumen; por lo tanto, es esperable que el fitoplancton de mayor tamaño incremente en mayor grado su tasa de crecimiento o [FC/CI] en áreas de aguas más cálidas (e.g.: Antofagasta). Sin embargo, lo anterior no excluye la hipótesis que la disponibilidad de algún recurso (e.g. : nutrientes) determine la tamaño dependencia de la [FC/CI], de manera que en condiciones de recurso no limitante la [FC/CI] de las fracciones mayores pueda aumentar, produciendo como consecuencia una tamaño independencia de la [FC/CI].

Otro mecanismo que permite explicar la variabilidad de la relación tamaño-[FC/CI] tiene relación con el rango de tamaños de las microalgas presentes en el fitoplancton. Al considerar la tamaño dependencia de la tasa de crecimiento específica del fitoplancton, creciendo en saturación de luz, el valor del exponente alométrico es -0.28 (Banse, 1976; Langdon, 1988); sin embargo, cuando se examinan grupos específicos del fitoplancton (Diatomeas, Dinoflagelados), bajo condiciones experimentales idénticas a cultivos con mayor riqueza de grupos sistemáticos de

microalgas (cultivados en laboratorio con recurso luz y nutrientes no limitante y analizados en la fase exponencial de su crecimiento poblacional), el valor de la pendiente disminuye significativamente (de -0.16 a -0.08)⁶ (Banse, 1982; Blasco *et al.*, 1982; Chisholm, 1992). Bajo el supuesto que, al considerar la mayoría de los componentes del fitoplancton (0.2 - 200 μm *fide* Malone, 1980), existe una relación tamaño-[FC/CI] con una varianza de error constante para cada tamaño, entonces es esperable que la razón entre la varianza explicada por el tamaño y la varianza del error disminuya (e.g.: varianza de la regresión/varianza del error) (hipótesis limitación por tamaños). En consecuencia, al disminuir el rango de tamaños considerado, la varianza explicada por la regresión pierde significancia en relación a la varianza del error. Por lo tanto, los resultados mostrados por Banse, (1982), Blasco *et al.* (1982) y Chisholm (1992), pueden ser explicados por el menor rango de tamaños utilizados al centrarse sobre un grupo sistemático particular. Por otro lado, si se considera que en las zonas costeras y de surgencia, existen eventos en que las células de mayor tamaño predominan en el fitoplancton (e.g.: Diatomeas) (Malone, 1980 ; Chisholm, 1992), es posible proponer que la predominancia o ausencia de Diatomeas afecta el rango de tamaños de las microalgas presentes en el fitoplancton, y por las razones señaladas anteriormente también la diferencia entre las [FC/CI] de las fracciones de tamaño analizadas.

4. Relación entre estructura de tamaños y fijación de carbono (FC).

Como consecuencia de la tamaño dependencia de la [FC/CI] del fitoplancton, la FC que está en función de la [FC/CI] (Figura 1), debiera estar relacionada significativamente a la estructura de tamaños (abundancia relativa de ambas fracciones

⁶Se presentan los valores de las pendientes sólo para esquematizar el grado de variabilidad y no por los valores en sí.

consideradas: $Cl < 8\text{mm}/Cl_{\text{total}} = ET$). Sin embargo, la FC se correlaciona con la ET sólo en las agrupaciones Julio 1996, Enero 1996 y zona oceánica, y no en el resto de las agrupaciones, a pesar que existe tamaño dependencia de la $[FC/Cl]$ (Tabla 9). En relación a lo anterior, uno de los patrones clásicos de la ecología del fitoplancton, es la relación entre estructura de tamaños y biomasa del ensamble fitoplanctónico: la contribución de las células pequeñas a la biomasa fitoplanctónica total se incrementa en la medida que la biomasa total del fitoplancton disminuye (Malone, 1980; Chisholm, 1992). Además, a medida que la biomasa disminuye también aumenta la variabilidad de la ET, pero de una forma tal que el intervalo de valores de ET en ensambles con altas biomásas (e.g. : $> 1,0 \text{ mg Cl-a m}^{-3}$), se contiene en el intervalo de ET de ensambles con bajas biomásas (e.g. : $< 1,0 \text{ mg Cl-a m}^{-3}$) (ver Figura 8 en Chisholm, 1992). Este patrón implica que cuando las biomásas son bajas existe una mayor probabilidad de presentar gran variedad de estructuras de tamaños (varianza grande con valor de media mayor), en tanto cuando las biomásas son altas el promedio de la proporción de células pequeñas y el rango de posibles estructuras de tamaños disminuye (baja varianza con valor de media menor). Los datos obtenidos en esta tesis son totalmente consistentes con las observaciones de Chisholm (1992) y Malone (1980), ya que la varianza de la ET de ensambles con bajas biomásas ($< 1,0 \text{ mg Cl-a m}^{-3}$) es significativamente mayor a la varianza de la ET de ensambles con altas biomásas. En consecuencia, es posible plantear que la ET tiene más probabilidades de relacionarse con la FC en ensambles donde la biomasa es baja, es decir, el grado de influencia de la ET sobre la variabilidad de la FC, depende de la biomasa total del fitoplancton. Valores bajo $1,0 \text{ mg Cl-a m}^{-3}$, como lo ocurrido en Julio 1996 (valor máximo de biomasa = $0,439 \text{ mg Cl-a m}^{-3}$) y Enero de 1996 (valor máximo de biomasa = $1,0 \text{ mg Cl-a m}^{-3}$), generan la existencia de una relación significativa entre la ET y la FC. Por el contrario, gran variabilidad en la biomasa fitoplanctónica, que considere concentraciones $> 1,0 \text{ mg Cl-a m}^{-3}$, como también un

menor rango de ET posibles, implicaría que la FC no se relacione a la ET de un ensamble fitoplanctónico, ya que predominancia de células grandes se pueden dar tanto en bajas como en altas concentraciones de clorofila-a. En conclusión, aunque la $[FC/CI]$ esté en función del tamaño (y por ende la $[FC/CI]$ se correlacione significativamente con la ET), la presencia de valores altos de clorofila-a generan que la correlación entre ET y FC no sea significativa.

La FC depende de la biomasa (CI) y de la $[FC/CI]$, por ende la variabilidad de la FC en el tiempo y el espacio se debería a variaciones de uno o los dos factores mencionados. En este trabajo se encontró que la biomasa explica entre el 32 y el 79 % de la varianza en la FC (Tabla 9). En particular, en la zona costera la biomasa explica un mayor porcentaje de la varianza en FC que en la zona oceánica (Tabla 9). Este resultado es consistente con el patrón general que en las zonas costeras la variabilidad de concentración de clorofila es mayor que en zonas oceánicas, ya que es esperable que la variabilidad de la FC dependa en mayor grado de la CI en la zona costera si esta última presenta una mayor variabilidad respecto de la zona oceánica (Malone, 1980; Francisco Chávez *com. pers.*). Brown & Field (1986), concluyen que la biomasa es más relevante que la luz y la temperatura para determinar la FC en un sistema costero de surgencia en la costa occidental de Sudáfrica. En este contexto, cuando las concentraciones de clorofila-a son bajas de manera que la FC se correlacione con la ET, según lo señalado anteriormente, entonces es esperable encontrar que las ET de las agrupaciones Enero 1996, Julio 1996 y zona oceánica mejoren el nivel de explicación de la varianza de la FC por parte de la CI. Sin embargo, al incorporar la ET como segunda variable independiente de la regresión entre la FC y la CI, se concluye que la ET no mejora la explicación de la varianza de FC debido a la biomasa del fitoplancton (CI) en las agrupaciones de Enero 1996 y Julio 1996, pero sí en la zona oceánica. No obstante, la mejor correlación obtenida en la zona oceánica no puede ser atribuido al tamaño del

fitoplancton *per se*, ya que en dicha agrupación el tamaño no se relaciona a la [FC/Cl] (Figura 8). De la Figura 16 (FC en función de la ET para los datos de la zona oceánica), se observa que los valores de FC de los períodos de observación en donde se encontró tamaño dependencia de la [FC/Cl] (Enero 1996 y Julio 1996) no se relacionan con la ET. Sin embargo, al incorporar los datos de Julio 1995 la correlación se hace significativa, debido a la presencia de tres valores de FC altos respecto de los medidos para los períodos de observación de 1996 (Figura 16). Esta correlación genera un aumento significativo del índice de correlación múltiple (ET y Cl como variables independientes) respecto del índice de correlación obtenido de la relación entre FC y Cl en la zona oceánica. La causa de los valores altos de FC en Julio 1995 no se deberían al tamaño ni tampoco a la concentración de clorofila (Anexo II), por lo cual existiría otro factor ambiental que se correlaciona con la estructura de tamaños y que sería responsable de la variabilidad en la FC. Además, la gran variabilidad de FC para iguales ET en julio de 1995, confirma que los valores altos de FC tendrían una causa distinta de la ET.

En la agrupación Julio 1996, ET se correlaciona con el logaritmo natural de Cl lo cual explica que la ET no de cuenta de la variabilidad de la FC cuando ya se ha considerado la CL. Sin embargo, en Enero 1996, la Cl y la ET son independientes, y aún así la ET no explica la variabilidad de la FC cuando ha sido considerado la Cl. Esto indica que la ET a pesar de relacionarse con la FC (factor controlador), la variabilidad de concentración de clorofila-a sería de mayor importancia para explicar la varianza de la FC.

En resumen, esta tesis muestra evidencia que permite concluir que el tamaño de los individuos del fitoplancton determina su Tasa Específica de Fijación de Carbono (FC/Cl), ya sea en la zona costera u oceánica e independiente de la profundidad de origen de la muestra en la columna de agua. No obstante, también se encontró que esta relación varía en el tiempo, ya que en julio de 1995 la [FC/Cl] fue independiente del

tamaño. Se sugieren dos explicaciones que podrían dar cuenta de la variabilidad en la relación [FC/Cl] - tamaño (limitación de nutrientes y limitación por tamaño). Finalmente, se plantea que a pesar de la importancia del tamaño en las tasas de procesos energéticos de un ecosistema, ello no implica necesariamente que la estructura de tamaños del fitoplancton mejore la explicación sobre la variabilidad espacial y temporal de la producción primaria ó FC observada en el sistema pelágico frente a Coquimbo.

ANEXO I : Evaluación del proceso de fraccionamiento.

1. Análisis de la FC en botellas claras (fraccionado: Bot.Cl. 1, Bot.Cl. 2, y total: Bot.Cl. 3).

El análisis de los requisitos de normalidad y homocedasticidad de las varianzas entre las distintas réplicas (Bot.Cl. 1, Bot.Cl. 2 y Bot.Cl. 3)⁷ no se cumplió totalmente, dado que los datos no presentan una distribución normal (Prueba Kolmogorov-Smirnov, $P < 0.001$ para los tres casos); no obstante sus varianzas son iguales (Varianza_{Bot.Cl. 1} = 2.139, Varianza_{Bot.Cl. 2} = 2.213, Varianza_{Bot.Cl. 3} = 1.812; Prueba Bartlett, $P > 0.50$). Considerando lo anterior, al utilizar un diseño no paramétrico, se concluye que los valores de FC en las distintas botellas difieren significativamente (Prueba Friedman, $P < 0.001$). Este resultado implica que de los 3 valores de mediana, existe al menos un par de valores que difieren significativamente. El análisis *a posteriori* de comparación múltiple no paramétrico para diseño de bloques, reveló que los valores de FC obtenidos por la suma de las fracciones son iguales, pero difieren del obtenido de la tercera réplica, sin fraccionar el fitoplancton (Tabla 1, Figura 1).

Utilizando los valores de cada crucero por separado, el mismo análisis anterior concluye, en cuanto a los requisitos del ANDEVA, que los datos de Julio 1996 pueden ser evaluados mediante una prueba paramétrica (ANDEVA diseño bloques) y los datos de Julio 95 y Enero 96 mediante la prueba de varianza no paramétrica Friedman (Tabla 2). Por consiguiente el uso de los análisis adecuados, concluye que la suma de las fracciones $< 8\mu\text{m}$ y $> 8\mu\text{m}$ es igual al valor de la tercera réplica no fraccionada de FC en los cruceros de Julio 95 (Prueba Friedman = 2.016, $P = 0.365$) y Julio 1996 (ANDEVA

⁷Bot.Cl. 1 y Bot.Cl. 2 corresponden a valores de FC total obtenidos por la suma de las fracciones $> 8\mu\text{m}$ y $< 8\mu\text{m}$; en tanto, el valor de FC de la Bot.Cl. 3 no fue fraccionado.

bloques $F= 0.946$, $P= 0.40$); en tanto que en Enero 96 los valores de FC no son iguales en las 3 botellas experimentadas (Prueba Friedman = 41.019, $P< 0.001$). El análisis *a posteriori* de comparación múltiple no paramétrico para diseño de bloques de ésta, reveló que los valores de FC obtenidos por la suma de las fracciones (Bot.Cl. 1 y Bot.Cl. 2) son iguales, pero difieren del obtenido de la tercera réplica (Bot.Cl. 3), sin fraccionamiento del fitoplancton (Tabla 3, Figura 2).

2. Análisis de la absorción de carbono en botellas oscuras (fraccionado: Bot.Ob. 1, y total: Bot.Ob. 2).

El análisis de normalidad de las diferencias entre la absorción de carbono de la botella fraccionada (Bot.Ob. 1)^a, y la botella no fraccionada (Bot.Ob. 2), no mostró evidencia de una distribución normal para el total de los datos ($n= 74$; Prueba Kolmogorov-Smirnov = 0.151; $P< 0.001$), así como tampoco mostró normalidad para los datos separados por período de observación (Julio 95: $n= 32$; Prueba Kolmogorov-Smirnov = 0.197; $P< 0.005$. Enero 96: $n= 26$; Prueba Kolmogorov-Smirnov = 0.245; $P< 0.001$. Julio 1996: $n= 16$; Prueba Kolmogorov-Smirnov = 0.221; $P< 0.05$). Considerando lo anterior, se concluye que en todos los períodos de observación la cantidad de absorción de carbono ^{14}C total de la Bot.Ob. 1, sumadas las fracciones, fue significativamente mayor que la absorción de ^{14}C medido en la Bot.Ob. 2, en donde no se fraccionó la muestra (Julio 95: Prueba Wilcoxon, aproximación $Z= -7.23$; $P< 0.001$. Enero 96: Prueba Wilcoxon, aproximación $Z= -4.94$; $P< 0.001$. Julio 1996: Prueba Wilcoxon, aproximación $Z= -2.64$; $P< 0.01$) (Figura 3).

^aobtenida por la suma de la absorción de carbono de la fracción $>8\mu\text{m}$ ($\text{AC}_{>8\mu\text{m}}$) y de la absorción de carbono de la fracción $<8\mu\text{m}$ ($\text{AC}_{<8\mu\text{m}}$).

Tabla 1: Comparaciones múltiples *a posteriori* no paramétrico para análisis de varianza no paramétrico de diseño bloques entre las 3 botellas claras utilizadas en los experimentos de FC (Bot.Cl. 1, Bot.Cl. 2 y Bot.Cl.3).

	Dif	EE	Q	Q{0.05,3}	P
Bot.Cl. 2 - Bot.Cl. 3	75,5	14,21	5,31	3,314	P<0.001
Bot.Cl. 2 - Bot.Cl. 1	2,5	14,21	0,17	3,314	P>0.50
Bot.Cl. 1 - Bot.Cl. 3	73,0	14,21	5,14	3,314	P<0.001

Tabla 2: Normalidad y homogeneidad de varianzas de los tratamientos FC Bot.Cl. 1, Bot.Cl. 2 y Bot.Cl. 3 para los distintos cruces (Julio 95, Enero 96 y Julio 1996). Obs = número de observaciones; KS = estadígrafo Kolmogorov-Smirnov; P = probabilidad asociada al estadígrafo.

JULIO 95	Obs	KS	P	Normal
Bot.Cl. 1	32	0,201	P<0.005	no
Bot.Cl. 2	32	0,227	P<0.001	no
Bot.Cl. 3	32	0,258	P<0.001	no
ENERO 96				
Bot.Cl. 1	53	0,175	P<0.001	no
Bot.Cl. 2	53	0,194	P<0.001	no
Bot.Cl. 3	53	0,186	P<0.001	no
JULIO 96				
Bot.Cl. 1	16	0,195	P>0.10	sí
Bot.Cl. 2	16	0,171	P>0.20	sí
Bot.Cl. 3	16	0,149	P>0.40	sí

Julio 95: Prueba Bartlett = 1.136; g.l.= 2; P>0.50

Enero 96: Prueba Bartlett = 5.685; g.l.= 2; P>0.05

Julio 1996: Prueba Bartlett = 0.115; g.l.= 2; P>0.75

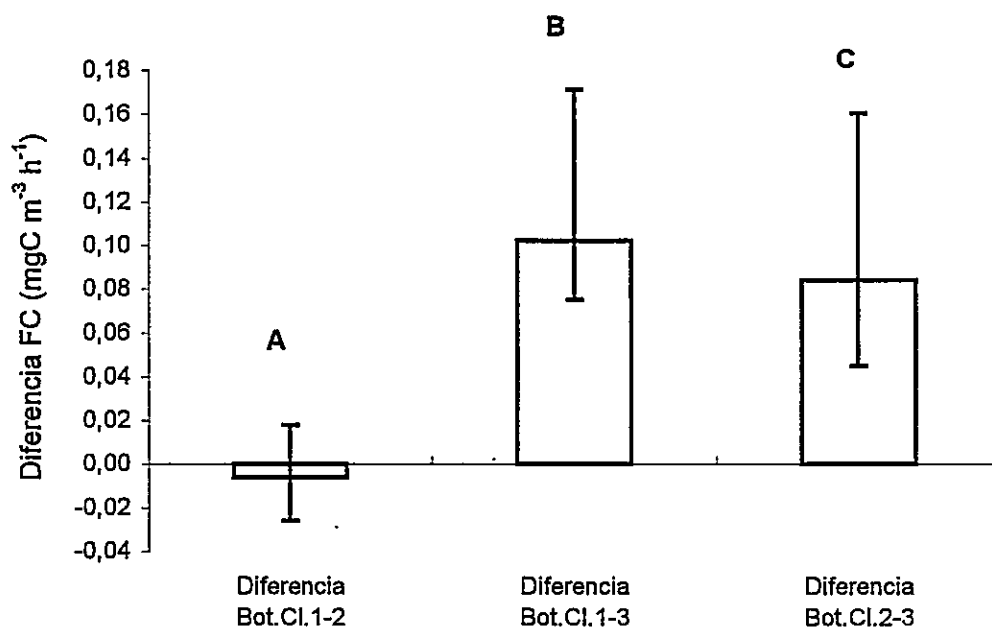


Figura 1: Diferencia de FC entre dos botellas claras para las tres combinaciones posibles (A botella clara 1 - botella clara 2, B botella clara 1 - botella clara 3, C botella clara 2 - botella clara 3). Mediana e intervalo de confianza (95%).

Tabla 3: Comparaciones múltiples *a posteriori* no paramétrico para análisis de varianza no paramétrico de diseño bloques entre la sumatoria de los valores rankeados de FC (Bot.Cl. 1, Bot.Cl. 2 y Bot.Cl.3) durante el crucero de Enero 96.

	Dif.	EE	Q	Q{0.05,3}	P
Bot.Cl. 1 - Bot.Cl. 3	59,0	5,657	10,43	3,314	P<0.001
Bot.Cl. 1 - Bot.Cl. 2	4,0	5,657	0,71	3,314	P>0.50
Bot.Cl. 2 - Bot.Cl. 3	55,0	5,657	9,72	3,314	P<0.001

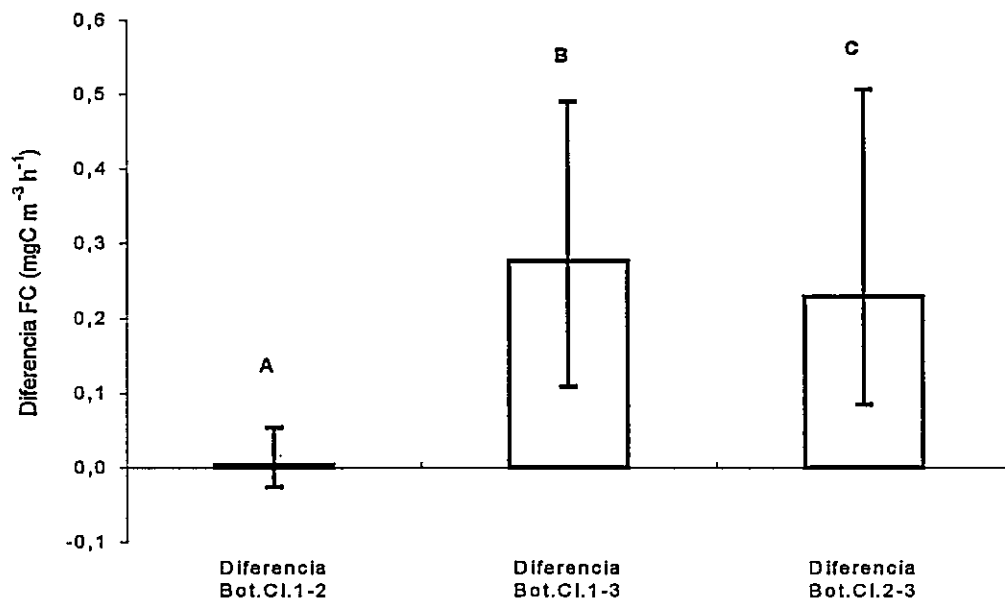


Figura 2: Diferencia de FC entre dos botellas claras para las tres combinaciones posibles durante el crucero de Enero 96 (A botella clara 1 - botella clara 2, B botella clara 1 - botella clara 3, C botella clara 2 - botella clara 3). Mediana e intervalo de confianza (95%).

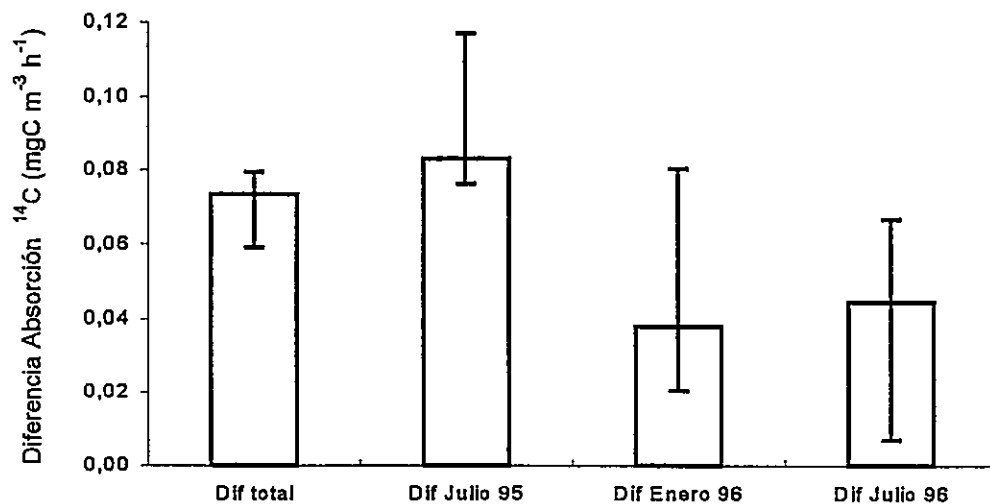


Figura 3: Diferencia de Absorción de ¹⁴C entre las dos botellas oscuras (Bot. Ob. 1 y Bot. Ob. 2) para los 3 cruceros Julio 95 (n= 32), Enero 96 (n= 26) y Julio 1996 (n= 16), y para el total de los datos agrupados (n= 74). . Mediana e intervalo de confianza (95%).

ANEXO II: FC, CI y [FC/CI] de las fracciones 0.45-8 μm y 8-200 μm , en los cruceros de julio de 1995 y enero y julio de 1996.

Valores de biomasa (CI), fijación de carbono (FC) y tasa específica de fijación de carbono ([FC/CI]) fraccionado (0.45-8 y 8-200 μm) y total, proporción de fitoplancton 0.45-8 μm (estructura de tamaño, ET) y diferencia de [FC/CI] entre las fracciones 0.45-8 y 8-200 μm ($\text{Dif}_{[\text{FC/CI}]}: [\text{FC/CI}]_{0.45-8 \mu\text{m}} - [\text{FC/CI}]_{8-200 \mu\text{m}}$). Todas estas variables están ordenadas en cuanto al período de observación, distancia desde la costa y profundidad de muestreo.

Tabla 1: Valores de biomasa (clorofila-a, Cl), fijación de carbono (FC) y tasa específica de fijación de carbono ([FC/Cl]), del total y fracciones de tamaño del ensamble fitoplanctónico en el crucero JGOFS (XI) de julio de 1995.

Julio 1995	Cl		FC		FC/Cl				
	total	0,45-8 um	total	0,45-8 um	total	0,45-8 um			
Océano / en Csm	0,308	0,280	0,028	0,028	0,351	0,351	9,87	9,61	12,53
	0,335	0,309	0,026	0,026	0,116	0,116	2,13	1,93	4,47
	0,439	0,393	0,046	0,046	0,211	0,211	2,83	2,63	4,60
Océano / bajo Csm	0,370	0,340	0,030	0,030	0,432	0,432	7,20	6,57	14,41
	0,373	0,337	0,036	0,036	0,371	0,371	10,36	10,36	10,30
	0,225	0,199	0,026	0,026	0,166	0,166	5,15	4,99	6,39
	0,125	0,098	0,027	0,027	0,147	0,147	4,92	4,77	5,44
Costa / en Csm	0,242	0,091	0,151	0,151	0,269	0,269	1,94	2,20	1,78
	0,190	0,075	0,115	0,115	0,429	0,429	4,03	4,48	3,73
	0,110	0,051	0,059	0,059	0,109	0,109	2,20	2,61	1,85
	2,349	0,947	1,402	1,402	4,966	4,966	2,60	1,22	3,54
	1,091	0,326	0,765	0,765	1,672	1,672	2,04	1,70	2,19
	0,503	0,219	0,284	0,284	0,375	0,375	1,42	1,54	1,32
	0,195	0,141	0,054	0,054	0,150	0,150	1,96	1,65	2,77
Costa / bajo Csm	0,099	0,050	0,049	0,049	0,142	0,142	3,82	4,72	2,90
	0,086	0,057	0,029	0,029	0,129	0,129	4,11	3,94	4,45
	0,071	0,037	0,034	0,034	0,059	0,059	2,26	2,74	1,73
	0,044	0,026	0,018	0,018	0,057	0,057	3,61	3,92	3,16
	0,072	0,059	0,013	0,013	0,037	0,037	1,34	1,00	2,88
	1,002	0,241	0,761	0,761	0,918	0,918	1,03	0,47	1,21
	2,150	0,717	1,433	1,433	3,083	3,083	2,13	2,10	2,15
	0,344	0,292	0,052	0,052	0,202	0,202	2,75	2,55	3,88

Tabla 2: Valores de biomasa (clorofila-a, Cl), fijación de carbono (FC) y tasa específica de fijación de carbono ([FC/Cl]), del total y fracciones de tamaño del ensamble fitoplanctónico en el crucero JGOFS (XII) de enero de 1996.

Enero 1996	Cl		FC		FC/Cl		FC/Cl	
	total	0,45-8 µm	total	0,45-8 µm	total	0,45-8 µm	total	0,45-8 µm
Océano / en Csm	0,296	0,036	0,435	0,094	0,341	1,47	2,62	1,31
Océano / bajo Csm	0,534	0,040	0,687	0,106	0,581	1,29	2,65	1,18
	0,136	0,005	0,161	0,061	0,100	1,18	12,86	0,76
Costa / en Csm	0,730	0,017	2,457	0,341	2,116	3,37	20,26	2,97
	0,227	0,023	0,577	0,160	0,417	2,64	6,89	2,04
	0,426	0,115	2,584	0,595	1,990	6,07	5,17	6,41
	0,908	0,067	0,905	0,180	0,725	1,00	2,67	0,86
	0,708	0,253	4,711	1,144	3,567	6,65	4,51	7,85
	0,712	0,270	3,331	0,963	2,368	4,68	3,57	5,36
	0,721	0,306	5,212	1,487	3,725	7,23	4,85	8,99
	0,451	0,166	1,119	0,289	0,830	2,48	1,74	2,91
	0,399	0,064	1,208	0,312	0,896	3,03	4,91	2,67
Costa / bajo Csm	1,046	0,038	1,325	0,203	1,122	1,27	5,28	1,11
	0,443	0,028	0,709	0,206	0,503	1,60	7,28	1,21
	0,043	0,002	0,150	0,055	0,096	3,51	24,63	2,35
	0,407	0,068	1,479	0,370	1,109	3,63	5,47	3,26
	0,167	0,030	0,484	0,140	0,343	2,89	4,61	2,51
	0,052	0,010	0,072	0,025	0,047	1,39	2,59	1,12
	0,851	0,222	1,156	0,244	0,912	1,36	1,10	1,45

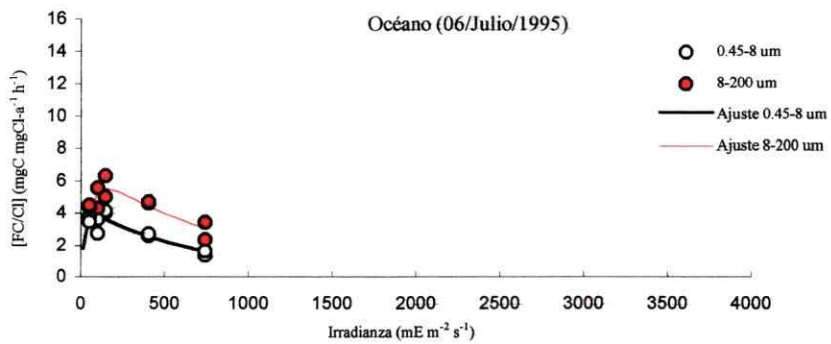
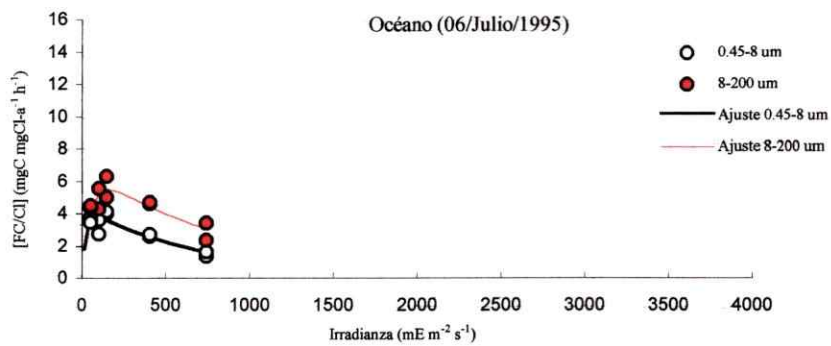
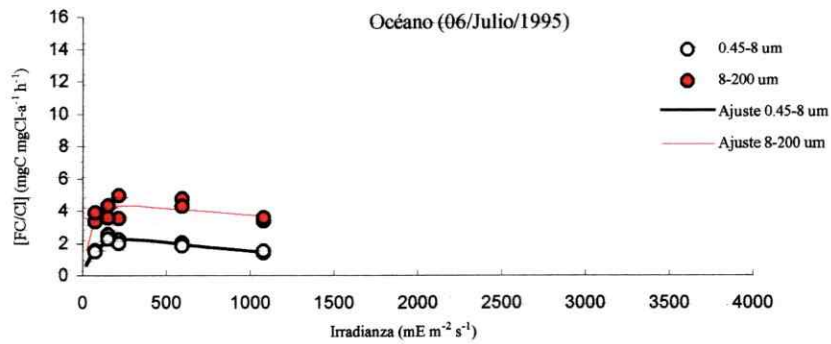
Tabla 3: Valores de biomasa (clorofila-a, Cl), fijación de carbono (FC) y tasa específica de fijación de carbono (FC/Cl), del total y fracciones de tamaño del ensamble fitoplanctónico en el crucero JGOFS (XIII) de julio de 1996.

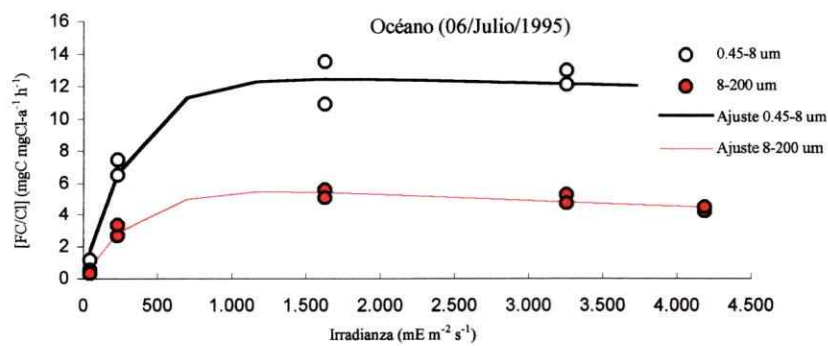
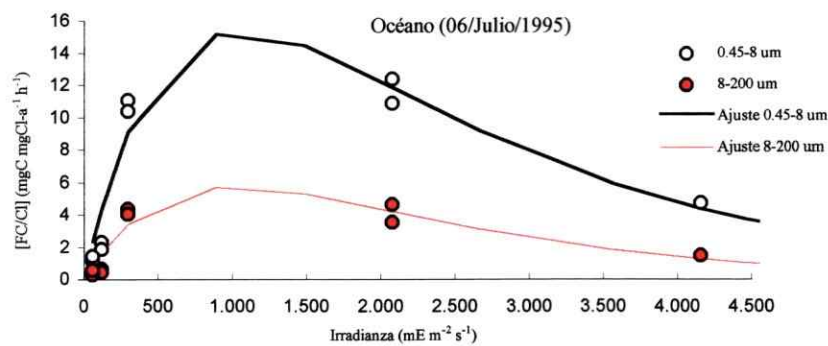
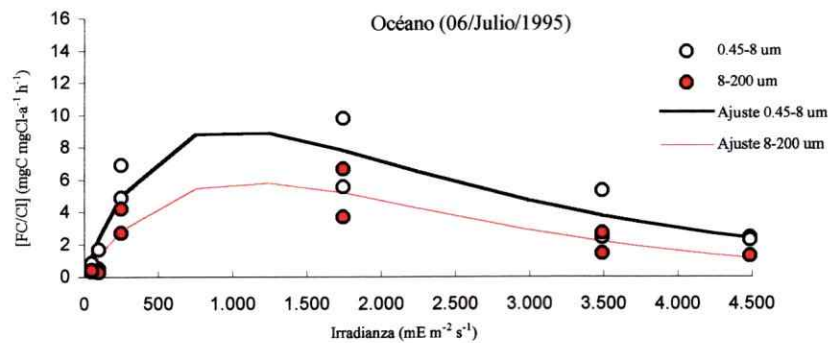
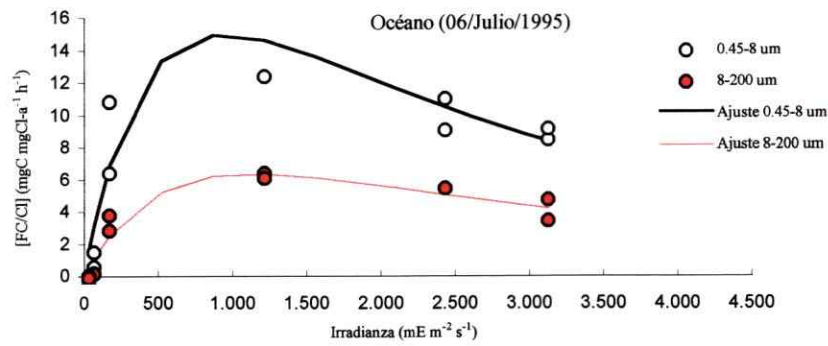
Julio 1996	Cl		FC		FC/Cl	
	total	0.45-3um	total	0.45-3um	total	0.45-3um
Océano / en Csm	0,115	0,025	0,09	0,248	0,276	9,91
	0,187	0,053	0,134	0,046	0,050	0,88
Océano / bajo Csm	0,155	0,045	0,109	0,194	0,187	4,26
Costa / en Csm	0,276	0,156	0,120	2,178	1,490	13,94
	0,409	0,139	0,269	1,835	0,866	13,18
	0,385	0,226	0,159	1,553	0,865	6,88
	0,383	0,208	0,175	1,514	1,133	7,28
	0,805	0,286	0,518	1,961	1,400	6,85
	0,399	0,199	0,201	0,370	0,355	1,86
	0,437	0,209	0,228	1,177	0,761	5,62
	0,438	0,218	0,220	1,786	0,975	8,19
	0,306	0,138	0,168	0,622	0,408	4,51
Costa / bajo Csm	0,359	0,192	0,166	1,175	0,544	6,11
	0,067	0,028	0,038	0,096	0,025	3,37
	0,231	0,111	0,120	0,483	0,321	4,36
	0,035	0,011	0,024	0,009	0,006	0,88
	4,56		4,56			
	0,52		0,52			
	2,46		2,46			
	13,29		13,29			
	6,61		6,61			
	6,28		6,28			
	6,90		6,90			
	4,18		4,18			
	1,81		1,81			
	4,44		4,44			
	6,30		6,30			
	3,37		3,37			
	4,79		4,79			
	1,81		1,81			
	3,48		3,48			
	0,44		0,44			
	3,07		3,07			
	0,37		0,37			
	1,71		1,71			
	12,43		12,43			
	3,21		3,21			
	5,44		5,44			
	6,46		6,46			
	2,70		2,70			
	1,77		1,77			
	3,35		3,35			
	4,42		4,42			
	2,43		2,43			

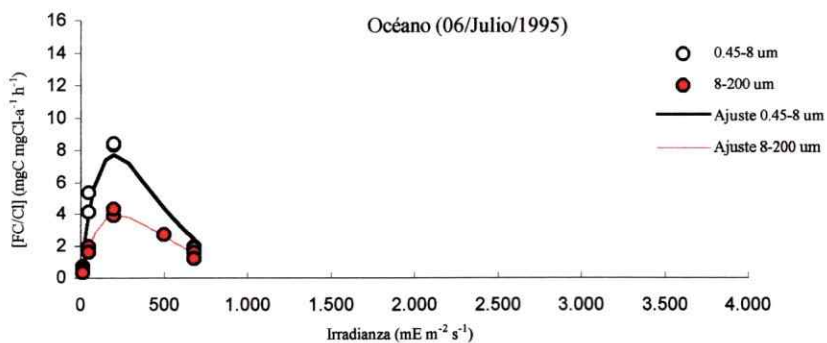
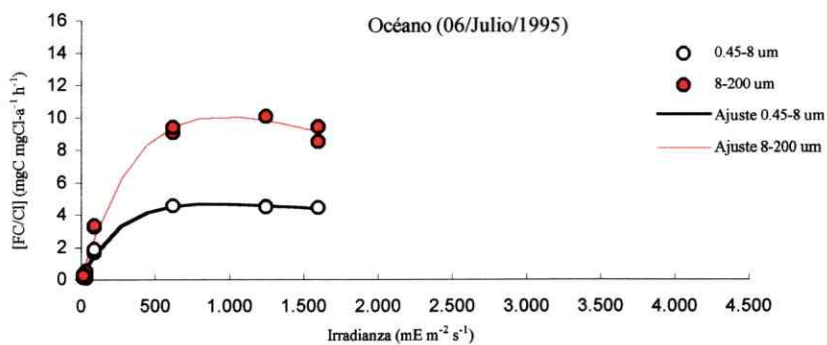
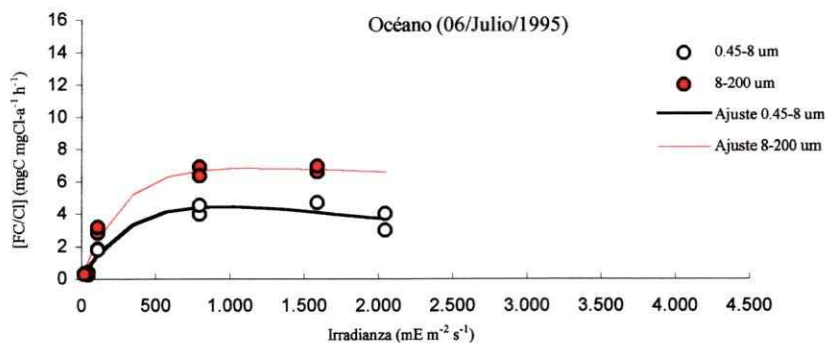
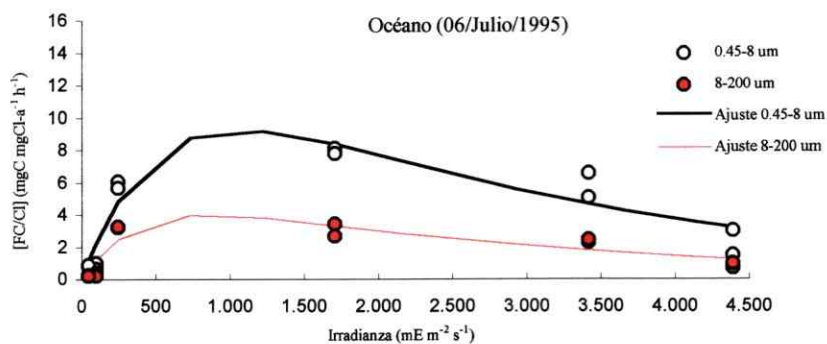
ANEXO III: FC, Cl y [FC/Cl] de las fracciones 0.45-8 μm , 8-47 μm y 47-200 μm , en julio de 1996.

	Fracción 0,45-8 mm	Fracción 8-47 mm	Fracción 47-200 mm
Bloque 1	9,913	3,325	1,968
Bloque 2	4,263	1,917	1,019
Bloque 3	13,939	14,825	0,267
Bloque 4	13,182	3,262	1,477
Bloque 5	6,879	5,832	0,649
Bloque 6	7,278	6,808	0,665
Bloque 7	6,854	4,247	0,021
Bloque 8	1,859	1,780	1,492
Bloque 9	5,620	3,456	0,614
Bloque 10	6,106	3,468	0,439
Bloque 11	3,371	0,556	0,975
Bloque 12	1,293	1,126	1,057
Bloque 13	4,357	2,818	0,915

ANEXO IV : Diagrama de dispersión y ajuste de las curvas P versus I.







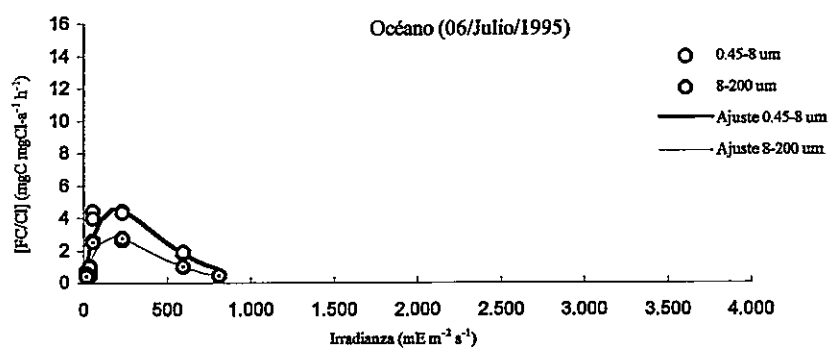


Tabla 1: Parámetros fotosintéticos Alfa, Beta y P_s , derivados del modelo de Platt *et al.* (1980), para el fitoplancton de la fracción 0.45-8 mm (área sombreada) y el fitoplancton de la fracción 8-200 mm (área clara). El valor corresponde a la estimación y el número en paréntesis al error estándar de la estimación.

	Alfa	Beta	P_s
Julio 95			
06/E2 (océano)	0.1668 (0.0235)	0.0025 (0.0028)	8.8135 (0.8959)
	0.1431 (0.0169)	0.0243 (0.0188)	18.6513 (6.1587)
07/E2 (océano)	0.0481 (0.0212)	0.0031 (0.0029)	3.0412 (1.0253)
	0.1249 (0.0567)	0.0013 (0.0015)	4.5238 (0.6773)
08/E3(océano)	0.1230 (0.0767)	0.0048 (0.0023)	4.4287 (0.7443)
	0.1050 (0.0286)	0.0060 (0.0028)	6.8463 (1.1431)
09/E8 (costa)	0.1165 (0.0330)	0.0034 (0.0015)	5.2362 (0.6520)
	0.0835 (0.0222)	0.0034 (0.0016)	4.5769 (0.6729)
Enero 96			
25/E2 (océano)	0.0858 (0.0047)	0.0056 (0.0008)	23.6636 (1.1978)
	0.0217 (0.0037)	0.0023 (0.0006)	9.5345 (0.9759)
26/E2 (océano)	0.0291 (0.0029)	0.0079 (0.0016)	18.2672 (2.1475)
	0.0147 (0.0021)	0.0271 (0.0168)	37.2999 (19.2989)
27/E7 (costa)	0.0478 (0.0023)	0.0456 (0.0171)	67.6903 (18.8479)
	0.0161 (0.0023)	0.0133 (0.0073)	20.4142 (8.0428)
27/E8 (costa)	0.0637 (0.0065)	0.0094 (0.0023)	17.2468 (2.0693)
	0.0110 (0.0019)	0.0114 (0.0046)	21.0919 (6.3626)
28/Gr1 (costa)	0.0454 (0.0045)	0.0002 (0.0002)	13.3250 (0.6303)
	0.0175 (0.0040)	0.0005 (0.0001)	6.3236 (0.4100)
29/Gr18 (costa)	0.0301 (0.0030)	0.0058 (0.0010)	16.7405 (1.5651)
	0.0149 (0.0032)	0.0024 (0.0004)	6.4020 (0.7651)
30/P1(costa)	0.0215 (0.0050)	0.0018 (0.0008)	7.7658 (1.1420)
	0.0392 (0.0058)	0.0005 (0.0009)	10.3585 (1.2899)
31/Gr29 (costa)	0.0202 (0.0062)	0.0008 (0.0008)	5.5516 (1.0159)
	0.0336 (0.0042)	0.0048 (0.0025)	15.4355 (2.9308)
Julio 96			
22/Gr20 (costa)	0.1034 (0.0136)	0.0400 (0.0292)	19.3741 (8.4878)
	0.0466 (0.0072)	0.0601 (0.1153)	22.5201 (33.5987)
23/Gr26 (costa)	0.1101 (0.0170)	0.0094 (0.0096)	11.7554 (3.4098)
	0.0386 (0.0085)	0.0139 (0.0294)	10.1919 (11.1359)
24/Gr40 (costa)	0.0776 (0.0137)	0.0404 (0.0496)	12.5351 (9.8126)
	0.0509 (0.0136)	0.0310 (0.0578)	8.5633 (10.6097)

ANEXO V : Análisis de [FC/CI] con dos fracciones de tamaño sin considerar valores extremos.

Al analizar el total de los datos, pero sin considerar los valores extremos de $Dif_{[FC/CI]}$ ($n= 54$), se tiene que 34 muestras presentan valores positivos de un total de 54 (Figura 1). Al postular que la frecuencia de eventos $Dif_{[FC/CI]}$ positivos y negativos es producto del azar, entonces se considera que la probabilidad de cada uno de estos dos eventos es de 0,5. Desde una distribución binomial, la probabilidad de obtener 36 muestras positivas (de un total de 54), es 0,962. Por lo tanto, dado que la probabilidad de obtener 36 o más muestras con valores $Dif_{[FC/CI]}$ positivos es muy baja (0.048), es posible concluir que tal resultado no es producto del azar, es decir, existiría un mecanismo tal que la [FC/CI] del fitoplancton 0.45-8 mm es significativamente mayor a la [FC/CI] del fitoplancton 8-200 mm.

El resultado del análisis de datos pareados (Prueba t de student), corrobora lo obtenido del análisis de la distribución binomial. El promedio de la $Dif_{[FC/CI]}$ es un valor positivo (media aritmética = $0.74 \text{ mgC mgCl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$) que se diferencia significativamente de cero (Figura 2; $P<0.05$).

Como conclusión, los valores extremos de $Dif_{[FC/CI]}$ originados por una concentración de clorofila-a extremadamente baja, en la fracción 0.45-8 mm, no sesga el resultado final: la fracción 0.45-8 mm presenta una [FC/CI] significativamente mayor que la fracción 8-200 mm.

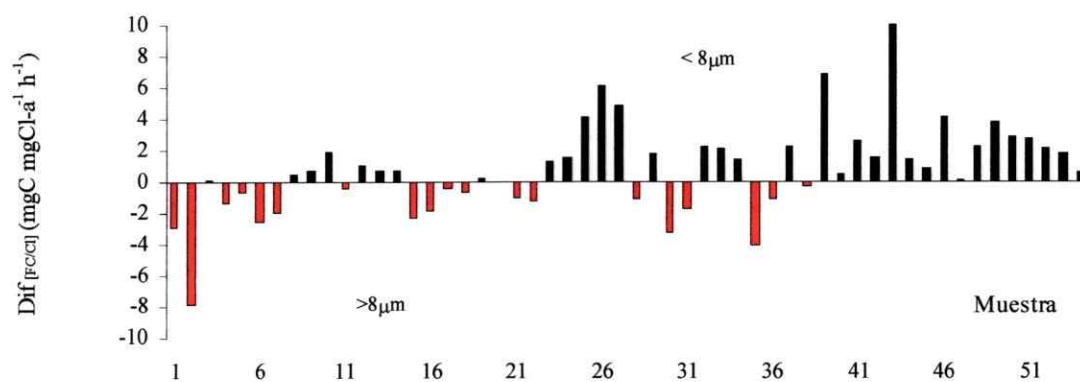


Figura 1: Valores de Dif[FC/Cl] para 54 mediciones realizadas en el área de estudio durante los cruceros Julio 1995, Enero 1996 y Julio 1996 (n= 57).

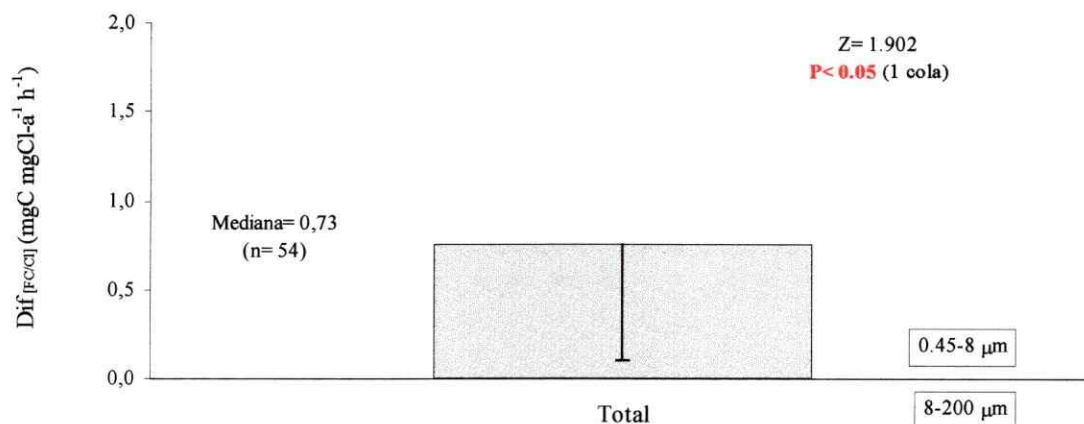


Figura 2: Mediana e intervalo de confianza (95%) de la variable Dif[FC/Cl] para 54 muestras. Z: aproximación valor de desviación estándar normalizada. P: probabilidad de Z. 0.45-8 μm : tasa específica de la fracción 0.45-8 μm es mayor que la tasa específica de la fracción 8-200 μm . 8-200 μm : tasa específica de la fracción 0.45-8 μm es menor que la tasa específica de la fracción 8-200 μm .

BIBLIOGRAFIA

- Agustí, S.; C.M. Duarte y J. Kalff. 1987. Algal cell size and the maximum density and biomass of phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 32(4): 983-986.
- Agustí, S. y J. Kalff. 1989. The influence of growth conditions on the size dependence of maximal algal density and biomass. *Limnol. Oceanogr.*, 34(6): 1104-1108.
- Agustí, S; C.M. Duarte y D.E. Canfield. 1990. Phytoplankton abundance in Florida lakes: Evidence for the frequent lack of nutrient limitation. *Limnol. Oceanogr.*, 35(1): 181-188.
- Allen, P.M. 1985. Ecology, thermodynamics, and self organization: Towards a new understanding of complexity. En: Ulanovics & T. Platt. (Eds.), *Ecosystem theory for biological oceanography*. pp:
- Alpine, A.E. & J.E. Cloern. 1992. Trophic interactions and direct physical effects control phytoplankton biomass and production in an estuary. *Limnol. Oceanogr.*, 37(5): 946-955.
- Banse, K. 1976. Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size- A Review. *J. Phycol.* 12: 135-140.
- Banse, K. y S. Mosher. 1980. Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecological Monographs*, 50(3): 355-379.
- Banse, K. 1982. Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in the marine pelagial. *Limnol. Oceanogr.*, 27(6): 1059-1071.
- Banse, K. 1994. Grazing and Zooplankton Production as Key Controls of Phytoplankton Production in the Open Ocean. *Oceanography* 7(1): 13-20.
- Begon M., J. Harper y C. Townsend. 1986. *Ecology: Individuals, populations, and communities*. Cambridge, Massachusetts. Segunda Edición. U.S.A. 929 pp.

- Berger, W.H.; H. Fischer; C. Lai & G. Wu. 1987. Ocean Productivity and Organic Carbon Flux: Part I. Overview and Maps of Primary Production and Export Production. SIO Reference Series. 87-30, Scripps Institution of Oceanography. University of California. 67pp.
- Bidigare, R.R.; B.B. Prezelin and R.C. Smith. 1991. Bio-optical models and the problems of scaling. Manuscripto.
- Blasco, D.; T.T. Packard & P.C. Garfield. 1982. Size dependence of growth rate, respiratory electron transport system activity, and chemical composition in marine diatoms in the laboratory. *J. Phycol.* 18: 58-63.
- Brown, J.H. & B.A. Maurer. 1986. Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature* 324 : 248-250.
- Brown, J.H.; P.A. Marquet y M.L. Taper. 1993. Evolution of Body Size: Consequences of an energetic definition of fitness. *American Naturalist*. 142: 573-584.
- Brown, P.C. & J.G. Field. 1986. Factors limiting phytoplankton production in a nearshore upwelling area. *J. Plankton Res.* 8 (1): 55-68.
- Calder, W.A. 1985. Size and Metabolism in Natural Systems. *En: R.E. Ullanowicz y T. Platt (eds.), Ecosystem Theory for Biological Oceanography.* *Can. Bull. Fish Aquat. Sci.* 213: 65-75.
- Carpenter, S.; T.M. Frost; J.F. Kitchell; T.K. Kratz; D.W. Schindler; J. Shearer; W.G. Sprules; M.J. Vanni & A.P. Zimmerman. 1991. Patterns of Primary Production and Herbivory in 25 North American Lake Ecosystems. *En J. Cole; G. Lovett & S. Findlay (eds.), Comparative Analyses of Ecosystems: Patterns, Mechanisms, and Theories.* Springer-Verlag. pp:67-96.
- Chávez, F.P. 1989. Size distribution of phytoplankton in the central and eastern tropical pacific. *Global Biogeochemical Cycles*, 3(1): 27-35.
- Chisholm, S.W. 1992. Phytoplankton Size. *En: Falkowski & Woodhead (eds.), Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea.* pp 213-237. Plenum Press, New York.

- Cotê, B. y T. Platt. 1983. Day-to-day variations in the spring-summer photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 28(2): 320-344.
- Damuth, J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature* 290: 699-700.
- Damuth, J. 1991. Of size and abundance. *Nature* 351: 268-269
- Damuth, J. 1993. Cope's rule, the island rule and the scaling of mammalian population density. *Nature* 365: 748-750.
- Dokulil, M. 1984a. La influencia de la luz en la fotosíntesis. *En: N. Bahamonde & S. Cabrera (eds.), Embalses Fotosíntesis y Productividad Primaria.* pp 111 - 121. Universidad de Chile. .
- Dokulil, M. 1984b. Metodología de medición de fotosíntesis en fitoplancton. *En: N. Bahamonde & S. Cabrera (eds.), Embalses Fotosíntesis y Productividad Primaria.* pp 73 - 84. Universidad de Chile. .
- Durbin, E.G.; R.W. Krawiec & T.J. Smayda. 1975. Seasonal studies on the relative importance of different size fractions of phytoplankton in Narragansett Bay (USA). *Mar. Biol.* 32: 271-287.
- Duarte, C.M.; S. Agustí y H. Peters. 1987. An upper limit to the abundance of aquatic organisms. *Oecologia (Berlin)* 74: 272-276.
- Fee, E.J.. 1984. Productividad Primaria. *En: N. Bahamonde & S. Cabrera (eds.), Embalses Fotosíntesis y Productividad Primaria.* pp 51-55. Universidad de Chile.
- Fenchel, T. 1974. Intrinsic Rate of Natural Increase: The Relationship with Body Size. *Oecología (Berl.)* 14: 317-326.
- Frenette, J.; W.F. Vincent; L. Legendre & T. Nagata. 1996. Size-dependent phytoplankton responses to atmospheric forcing in Lake Biwa. *J. Plankton Res.* 18 (3): 371-391.
- García, C.M.; F. Jiménez-Gómez & J. Rodríguez. 1994. The size structure and functional composition of ultraplankton and nanoplankton at a frontal station in the Alboran

- Sea. Working Group 2 and 3 Report. *En*: J.Rodríguez & W.K.W. Li (eds.), The size structure and metabolism of the pelagic ecosystem. *Sci. Mar.* 58 (1-2): 43-52.
- Geider, R.J. y B.A. Osborne. 1992. *Algal Photosynthesis: The Measurement of Algal Gas Exchange*. Chapman and Hall, N.Y. 256 pp.
- González, H.; S. Pantoja; J.L. Iriarte & P.A. Bernal. 1989. Winter-spring variability of size-fractioned autotrophic biomass in Concepción Bay, Chile. *Journal of Plankton Research*, 11(6): 1157-1167.
- Harrison, W.G. and T. Platt. 1986. Photosynthesis-irradiance relationships in polar and temperate phytoplankton populations. *Polar Biology*. *Polar Biol.* 5: 153-164.
- Harding, L.W., B.B. Prézelin, B.M. Sweeney and J.L. Cox. 1982. Diel oscillations of the photosynthesis-irradiance (P-I) relationship in natural assemblages of phytoplankton. *Marine Biology*, 67: 167-178.
- Jassby A.D. and T. Platt. 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. and Oceanogr.* (21) 4: 540-547.
- Jochem, F.J. & B. Zeitzschel. 1993. Productivity regime and phytoplankton size structure in the tropical and subtropical North Atlantic in spring 1989. *Deep-Sea Research* 40(1/2): 495-519.
- Joint, I.R. & A.J. Pomroy. 1988. Allometric estimation of the productivity of phytoplankton assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 47: 161-168.
- Joint, I. 1991. The allometric determination of pelagic production rates. *J. Plankton Res.* 13 (Supplement): 69-81.
- Kahru, M. & A. Leeben. 1991. Size structure of planktonic particles in relation to hydrographic structure in the Skagerrak. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 76: 159-166.
- Kirk, J.T.O. 1995. *Light & Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. Second edition. Cambridge University Press. pag: 252-270.

- Langdon, C. 1988. On the causes of interspecific differences in the growth-irradiance relationship for phytoplankton. II. A general review. *J. Plankton Res.*, 10: 1291-1312.
- MacCaull, W.A. & T. Platt. 1977. Diel variations in the photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 22: 723-731.
- Malone, T.C. 1977. Light-saturated photosynthesis by phytoplankton size fractions in the New York Bight, USA. *Mar. Biol.* 42: 281-292.
- Malone, T.C. 1980. Algal Size. *En: I. Morris (ed.), The Physiological ecology of phytoplankton.* pp 433-463. Blakwell.
- Malone, T.C. & P.J. Neale. 1981. Parameters of light-dependent photosynthesis for phytoplankton size fractions in temperate estuarine and coastal environments. *Mar. Biol.* 61:289-297.
- Margalef, R. 1969. Ecological Correlations and the Relationship between Primary Productivity and Community Structure. *En: Goldman, C.R. (ed.), Primary Productivity in Aquatic Environments.* University of California Press, USA. pp 355-364.
- Marquet, P.A.; S.A. Navarrete & J.C. Castilla. 1990. Scaling population density to body size in rocky intertidal communities. *Science* 250: 1125-1127.
- Martin, J.H.; R.M. Gordon & S.E. Fitzwater. 1991. The case for iron. *Limnol.Oceanogr.* 36(8): 1793-1802.
- Maurer, B.A. & J.H. Brown. 1988. Distribution of energy use and biomass among species of North American terrestrial birds. *Ecology*, 69(6): 1923-1932.
- Montecino, V.; G. Pizarro y D. Quiroz. 1996. Dinámica fitoplanctónica en el sistema de surgencia frente a Coquimbo (30° S) a través de la relación funcional entre fotosíntesis e irradiación (P-I). *Gayana Oceanol.*, 4(2): 139-151.

- Morel, A. & A. Bricaud. 1981. Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium, and application to specific absorption of phytoplankton. *Deep-Sea Res.*, 28: 1375-1393.
- Peters, R.H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press, New York. 329 pp.
- Pierson, D.C.; K. Pettersson & V. Istvanovics. 1992. Temporal changes in biomass specific photosynthesis during the summer: regulation by environmental factors and the importance of phytoplankton succession. *Hydrobiol.* 243/244: 119-135.
- Platt, T. y A.D. Jassby. 1976. The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. *J. Phycol.* 12: 421-430.
- Platt, T.; K.L. Denman y A.D. Jassby. 1977. Modeling the productivity of phytoplankton. *En: E.D. Goldberg (ed.), The Sea: ideas and observations on progress in the study of the seas.* pp 807-856. John Wiley, N.Y.
- Platt, T.; C.L. Gallegos and W.G. Harrison. 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research* (38) 4: 687-701.
- Platt, T; D.V. Subba Rao & B. Irwin. 1983. Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean. *Nature* 301: 702-704.
- Platt, T; S. Sthyendranath ; O. Ulloa ; W.G. Harrison ; N. Hoepffner & J. Goes. 1992. Nutrient control of phytoplankton photosynthesis in the Western North Atlantic. *Nature.* 356 : 229-231.
- Platt, T. 1986. Primary production of the ocean water column as a function of surface light intensity: algorithms for remote sensing. *Deep Sea Res.*, 33: 149-163.
- Platt, T.; S. Sthyendranath y A. Longhurst. 1995. Remote sensing of primary production in the ocean: promise and fulfillment. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 348: 191-202.

- Prézelin, B. & A. Ley. 1980. Photosynthesis and and chlorophyll a fluorescence rhythms of marine phytoplankton. *Mar. Biol.* 55: 295-307.
- Prézelin, B.; M. Tilzer; O. Schofield & C. Haese. 1991. The control of the production process of phytoplankton by the physical structure of the aquatic environment with special reference to its optical properties. *Aquat. Sci.*, 53: 136-185.
- Pugh, P.R. 1978 . The Application of particle counting to an understanding of the small-scale distribution of plankton. *En: J.H. Steele (ed.), Spatial Pattern in Plankton Communities.* pp 111-129.
- Quiñones, R.A. 1994a. A comment on the use of allometry in the study of pelagic ecosystem processes. *En: J.Rodríguez & W.K.W. Li (eds.), The size structure and metabolism of the pelagic ecosystem.* *Sci. Mar.* 58 (1-2): 11-16.
- Quiñones, R.A. 1994b. Matabolic size spectra at a frontal station in the Alboran Sea. Working Group 4 Report. *En: J.Rodríguez & W.K.W. Li (eds.), The size structure and metabolism of the pelagic ecosystem.* *Sci. Mar.* 58 (1-2): 53-58.
- Ramos-Jiliberto, R. 1995. Alometría y producción de zooplanctontes herbívoros. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 477-488.
- Reynolds, C.S. 1997. Growth of Pelagic Plants. *En: Reynolds, C.S. (de.), Vegetation processes in the pelagic : A model for ecosystem theory.* pp. 101-128
- Ricklefs, R.E. 1990. *Ecology.* Third edition. New York. W.H. Freeman and Company. pp: 173-209. Richardson, K; J. Beardall y J.A. Raven. 1983. Adaptation on unicellular algae to irradiance: An analysis of strategies. *New Phytol.* 93:157-191.
- Rodríguez, J. 1994. Some comments on the size-based structural analysis of the pelagic ecosystem. *En: J.Rodríguez & W.K.W. Li (eds.), The size structure and metabolism of the pelagic ecosystem.* *Sci. Mar.* 58 (1-2): 1-10.
- Schmidt-Nielsen, K. 1991. *Scaling: Why is animal size so important ?* Cambridge University Press.

- Smith, R.C.; B.B. Prézelin; R.R. Bridigare and K.S. Baker. 1989.. Bio-optical modelling of photosynthetic production in coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* (34) 8: 1524-1544.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1981. *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. Second Edition. W.H.Freeman and Company. San Francisco, U.S.A. 859 pp.
- Strickland J.D.H. & T.R. Parsons. 1968. *A practical handbook of seawater analysis*. Fisheries Research Board of Canada. Bulletin 167. 311 pp.
- Taguchi, S. & E.A. Laws. 1987. Patterns and causes of temporal variability in the physiological condition of the phytoplankton community in Kaneohe Bay, Hawaii. *J. Plankton Res.* 9 (6): 1143-1157.
- Taguchi, S. 1976. Relationship between photosynthesis and cell size of marine diatoms. *J. Phycol.* 12: 185-189.
- Takahashi, M. y P.K. Bienfang. 1983. Size structure of phytoplankton biomass and photosynthesis in subtropical Hawaiian waters. *Mar. Biol.* 76: 203-211.
- Tremblay, J. & L. Legendre. 1994. A model for the size-fractionated biomass and production of marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 39(8): 2004-2014.
- Williams, R.B. 1964. Division rates of Salt Marsh Diatoms in relation to salinity and cell size. *Ecology* 45 (4): 877-880.
- Williams, P.J. 1993. On the definition of plankton production terms. *En: Li, W.K.W. and S.Y Maestrini (eds), Measurement of Primary Production from the Molecular to the Global Scale. ICES mar.SciSymp.*, 197: 9-19.
- Yentsch, C.S. y D.A. Phinney. 1989. A bridge between ocean optics and microbial ecology. *Limnol. Oceanogr.*, 34(8): 1694-1705.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. 2^{da} edición. Prentice-Hall, INC, New Jersey, USA. 718 pp.