

# Desarrollo de dominancia local en la taxocenosis de fitoplancton de Bahía de Concepción, Chile, durante un evento de surgencia

Development of local dominance in the phytoplanktonic taxocene of Bahía de Concepción, Chile, during a coastal upwelling event

HUMBERTO GONZALEZ, PATRICIO BERNAL y RAMON AHUMADA

BIOTECMAR, Pontificia Universidad Católica de Chile, Sede Regional Talcahuano,  
Casilla 127, Talcahuano, Chile

## RESUMEN

Se estudia la distribución espacial y la variación temporal (menor que 12 días) de la abundancia de los taxa del fitoplancton de la Bahía de Concepción, Chile (36°40' Lat. S., 73°01' Long. W.). Las observaciones se realizaron a lo largo de un transecto de 14 kilómetros en el eje principal de la Bahía, en 5 estaciones distantes menos de 5 km entre sí, muestreando seis niveles de profundidad. Además de la abundancia de los taxa, se midieron las concentraciones de nutrientes (NO<sub>3</sub>, PO<sub>4</sub>), oxígeno disuelto, clorofila-a y la transparencia del agua.

La distribución vertical del fitoplancton mostró, durante todo el período de estudio, pronunciados máximos a profundidades de 10 ó 5 m a lo largo de todo el transecto. Se discuten los posibles mecanismos físicos y/o biológicos generadores de tal microdistribución agregada.

La lista de especies fue común para toda el área de muestreo y se mantuvo esencialmente constante durante el período en que se realizó el estudio (35 ± 5 especies/estación). En cada estación del transecto se observó variación en la secuencia de ordenamiento de la abundancia de los 6 taxa más abundantes (> = 80% número total de células): *Detonula pumila* ((Castracane) Schuett 1896), *Skeletonema costatum* ((Greville) Cleve 1879), *Chaetoceros socialis* (Lauder 1864), *Ch. curvisetus* (Cleve 1889), *Thalassiosira* sp. 1 y *Thalassiosira* sp. 4. Esto contrasta con la estabilidad observada en la secuencia de ordenamiento de la abundancia al considerar la taxocenosis (55 taxa) o el conjunto de los 16 primeros taxa de la lista de especies (Concordancia de Kendall P < 0.01). Ambas observaciones prestan apoyo a la hipótesis de que el desarrollo de diferentes patrones de dominancia (secuencia de ordenamiento decreciente del número de individuos por especie) es un fenómeno local y de pequeña escala.

Palabras claves: Distribución de fitoplancton, microescala, dominancia, alta frecuencia, variabilidad.

## ABSTRACT

The spatial distribution and temporal variation (less than 12 days) of phytoplankton abundance in Concepción Bay (36°40' Lat. S.; 73°01' Long. W.) was studied. The observations were made along a 14 km section in the main axis of the bay, in 6 sampling levels at 5 stations, less than 5 km apart. In addition to the abundance of taxa, the concentration of nutrients (NO<sub>3</sub>, PO<sub>4</sub>), dissolved oxygen, chlorophyll-a and water transparency were measured.

The vertical distribution of phytoplankton over the whole study period, showed a large peak of biomass located at the 5 or 10 m depth, along the whole section. The possible physical and biological mechanisms generating this aggregated micro-distribution are discussed.

The list of species is common for the whole area and it did remain relatively constant during the sampling period (35 ± 5 species/station). The rank order of abundance of the 6 most abundant species (80% of total cell numbers) within each station of the transect changed; these taxa were: *Detonula pumila* ((Castracane) Schuett 1896), *Skeletonema costatum* ((Greville) Cleve 1879), *Chaetoceros socialis* (Lauder 1864), *Chaetoceros curvisetus* (Cleve 1889), *Thalassiosira* sp 1 and *Thalassiosira* sp 4. This is in sharp contrast with the stability observed in the rank order of abundance both when both the whole taxocenosis (55 taxa) or the 16 most abundant taxa of the species list were considered (Kendall concordance P < 0.01). Both observations lend support to the hypothesis that the development of different dominance patterns (the sequence of decreasing rank-order of the number of cells per species) is a local, and small scale phenomenon.

Key words: Phytoplankton distribution, microscale, dominance, high frequency, variability.

## INTRODUCCION

Los microorganismos planctónicos en su evolución han desarrollado una gama de respuestas biológicas estrechamente acopladas a las escalas dominantes de variación temporal del ambiente fisicoquímico (para dos revisiones recientes ver: Falkowski 1980, Platt 1981). Por esta razón, en los estudios de ecología fitoplanctónica es de particular importancia que las escalas de medición sean consistentes con las frecuencias dominantes de variabilidad ambiental (Harris 1980).

En el presente estudio de la distribución del fitoplancton en la Bahía de Concepción, Chile (36°40' Lat. S.; 73°01' Long. W.), la escala de medición en relación al objetivo de la investigación considera una frecuencia de muestreo cada 48 horas. Esta frecuencia de muestreo es consistente con el tiempo generacional de las poblaciones de fitoplancton (24-48 horas). La duración del estudio, 12 días, permite además, discriminar la influencia de factores físicos tales como la advección (el tiempo de residencia de las aguas en la bahía es de 56 horas, Arcos & Wilson 1984) y condiciones de convergencia y divergencia locales (la persistencia de los vientos dominantes tiene un período característico de 72 horas).

La distribución espacial del fitoplancton en un sistema costero semicerrado, como la Bahía de Concepción, y sus cambios en el tiempo se ven afectados por la gran heterogeneidad espacio-temporal del ambiente costero, donde las perturbaciones de variables físicas se manifiestan con mayor intensidad (Cote & Platt 1983), determinando cambios en la dinámica de producción primaria por efecto del viento (Walsh *et al.* 1977), de las mareas (Kamykowski 1974) y de la circulación local (Platt & Conover 1971).

La localización, orientación geográfica, profundidad y topografía de la plataforma adyacente hacen de Bahía Concepción una bahía altamente productiva en el período de surgencias costeras (septiembre a febrero), recibiendo, por una parte, un alto suministro de nutrientes por advección desde el exterior y, por otra, el aporte local originado por procesos químicos en los sedimentos y su posterior mezcla mareal (Ahumada *et al.* 1984). Estos mecanismos de reciclamiento ocurren en diferentes escalas espacio-temporales, por

lo que el aporte externo de nutrientes al ecosistema es muy heterogéneo en el espacio y variable en el tiempo.

Los objetivos de este trabajo son tres: i) describir la composición específica de la taxocenosis fitoplanctónica de Bahía Concepción durante un evento de surgencia costera; ii) detectar si existen cambios espaciales (m en el plano vertical y km en el plano horizontal) y temporales ( $48 < T < 288$  horas) de la abundancia de los taxa que la componen; iii) interpretar los cambios observados, en caso que existan, en base a sus correlaciones con la distribución espacial y con las variaciones temporales de la concentración de nitratos y fosfatos disueltos.

## MATERIALES Y METODOS

En los días 10, 12, 14, 16, 18 y 21 de diciembre de 1982 se efectuaron 6 cruces en la Bahía de Concepción. Las estaciones muestreadas se indican en la Fig. 1.

Las muestras de fitoplancton fueron recolectadas con botellas tipo Van Dorn desde la superficie y a las profundidades de 5, 10, 15, 20, 30 y 40 m; éstas fueron fijadas con una solución de lugol para su posterior análisis cuantitativo en un microscopio invertido (Utermohl 1959). Se obtuvieron, además, muestras accesorias integradas de la columna de agua con red (80  $\mu$ m) para el análisis taxonómico. Las especies que no pueden ser determinadas con certeza en el microscopio invertido, por poseer caracteres diagnósticos observables sólo con microscopía de alta resolución, fueron consideradas como representantes de un pseudotaxon; *i.e.* *Thalassiosira* sp. 1, corresponde en su gran mayoría a *T. subtilis* ((Ostenfeld) Gran emend. Hasle 1972) y unas pocas células de *T. diporocyclus* (Hasle 1972); *Thalassiosira* sp. 4, corresponde en su gran mayoría a las especies *T. mendiolana* (Hasle & Heimdal 1970) y *T. aestivalis* (Gran & Angst 1931) y unos muy pocos representantes de *T. poro-irregularata* (Hasle & Heimdal 1970) y *T. gerlofii* (Rivera 1981).

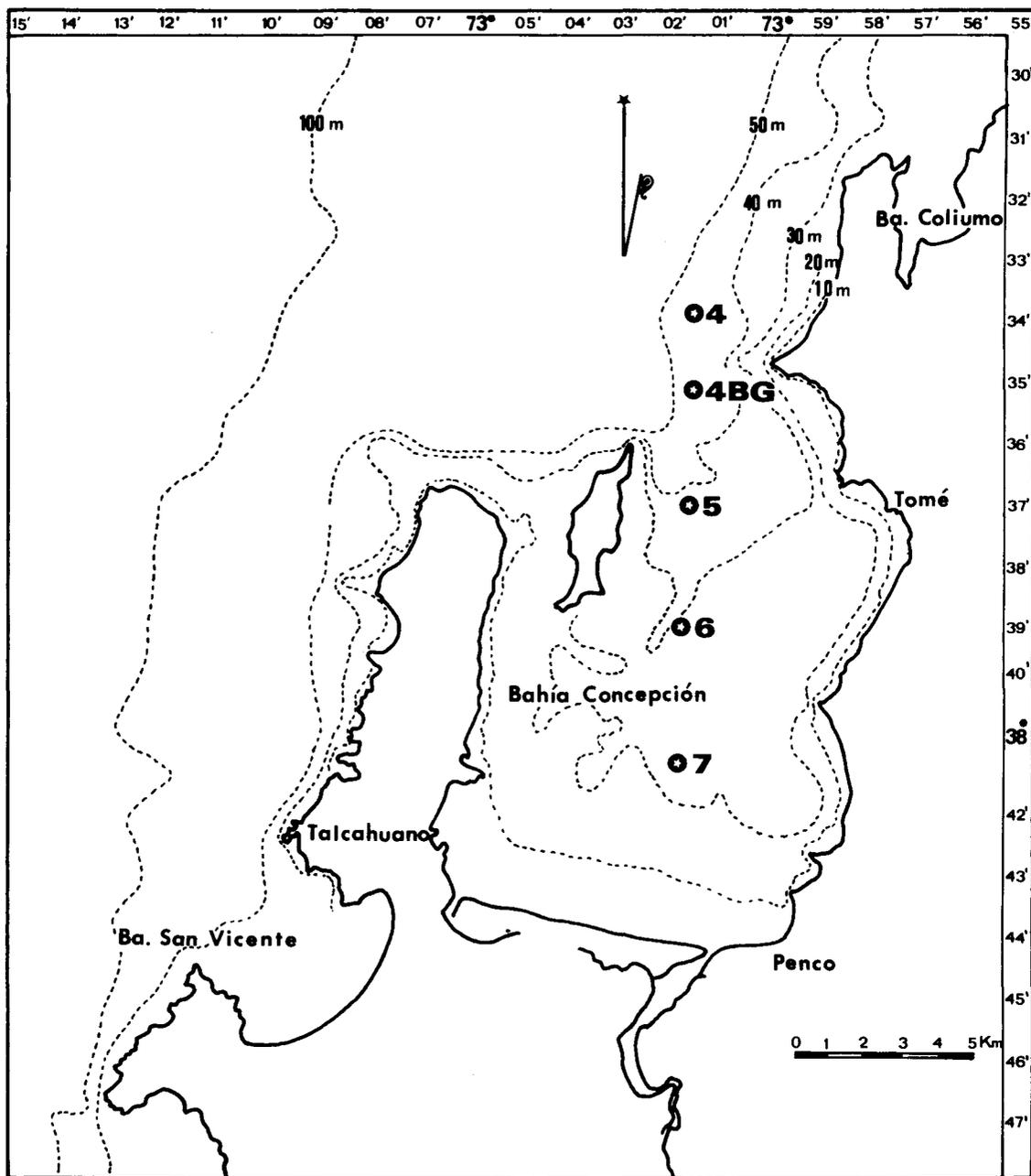
De cada muestra de agua de botella Van Dorn se recolectaron submuestras para análisis de nutrientes (nitratos, fosfatos), clorofila-a, oxígeno disuelto (Strickland & Parsons 1972), y se midió la temperatura del agua. En cada estación se

midió, además, la transparencia del agua con disco de Secchi.

La diversidad de la taxocenosis se estudió haciendo uso de 3 índices: el índice de diversidad de Margalef  $d = S - 1 / \ln N$ , el índice de dominancia de Simpson

$D = \sum_{i=1}^S n_i (n_i - 1) / N (N - 1)$ , y el índice

de Probabilidad de Encuentro Interspecifico (Probability of Interspecific Encounter, PIE, Hurlbert 1971),  $PIE = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$ , donde  $p_i^2 = (n_i/N)^2$ .



*Fig. 1:* Area de estudio en la Bahía de Concepción, mostrando la localización de las estaciones y la topografía del fondo.

The area of study in Concepción Bay, showing the localization of stations and the bottom topography.

Se calculó, además, el componente de equitabilidad ( $E_s$ ) de las probabilidades de encuentro interespecífico. Este índice "Es" compara la uniformidad de las abundancias ( $n_i$ ) de las especies de cada muestra, respecto a la máxima probabilidad de encuentro posible ( $PIE_{max}$ ) calculada para el número total de individuos ( $N$ ) bajo el supuesto de que estos se reparten equitativamente entre las "s" especies de la muestra, es decir, cuando  $n_i = N/s$ . Por lo tanto, el valor máximo posible fue calculado como:  $PIE_{max} = (s - 1/s) (N/N - 1)$  y la equitabilidad, como  $E_s = PIE/PIE_{max}$ .

La estructura de la taxocenosis, tanto en el espacio (entre estaciones) como en el tiempo (entre cruceros sucesivos), se analizó en base a los cambios observados en la Secuencia de Ordenamiento de Abundancias por Especie (*Rank Order of Species Abundances*, ROSA, Venrick 1982). La ROSA, al ordenar las especies según sus abundancias decrecientes, establece el orden de dominancia en una muestra de la

taxocenosis e identifica las especies dominantes. En el análisis de la estructura se utilizó las abundancias totales integradas para la columna de agua en cada estación (número de células/10 ml).

Para este análisis se consideró el número total de taxa observados (55) (Tabla 1), y los 16 y 6 taxa más abundantes, subconjuntos de taxa que dan cuenta de más del 93% y 80% del número total de células, respectivamente. Para el período de estudio todos los taxa de cada subconjunto presentan una probabilidad  $> 0,5$  de ocupar uno de los 16 ó 6 primeros rangos de dominancia, respectivamente (ver Fig. 2).

Las variaciones de la ROSA fueron contrastadas mediante estadística no-paramétrica. Para cada estación se aplicó un análisis de correlación de Spearman ( $r_s$ ) entre pares de cruceros consecutivos y un análisis de concordancia de Kendall ( $W_c$ ) para el período completo de muestreo (Tate & Clelland 1959).

TABLA 1

Lista alfabética de taxa determinados en la Bahía de Concepción. [Abrev.]: Abreviaciones. [f]: frecuencia de ocurrencia en el total de muestras (154). [R] Rango promedio en la lista acumulada de especies  
Alphabetic list of taxa determined in Concepción Bay. [Abrev.]: Abbreviations. [f]: frequency of occurrence in the total number of samples (154). [R]: Average Rank in the accumulated list of species.

Abrev.	Taxon	f	R	Abrev.	Taxon	f	R
A. g.	<i>Asterionella glacialis</i>	(57)	14	O. a.	<i>Odontella aurita</i>	(3)	53
B. l.	<i>Biddulphia longicuris</i>	(97)	10	P. a.	<i>Protoperidinium aspidiotum</i>	(52)	15
Cen.	<i>Centrica</i>	(44)	20	P. cl.	<i>Protoperidinium claudicans</i>	(15)	35
Ce. p.	<i>Cerataulina pelagica</i>	(107)	8	P. co.	<i>Protoperidinium conicum</i>	(12)	41
Cer. f.	<i>Ceratium furca</i>	(16)	38	P. d.	<i>Protoperidinium depressum</i>	(16)	45
Ch. ci.	<i>Chaetoceros cinctus</i>	(5)	48	P. e.	<i>Protoperidinium excentricum</i>	(46)	27
Ch. co.	<i>Chaetoceros constrictus</i>	(6)	43	P. g.	<i>Protoperidinium grani</i>	(31)	32
Ch. cu.	<i>Chaetoceros curvisetus</i>	(116)	6	P. m.	<i>Protoperidinium monoveium</i>	(34)	29
Ch. d.	<i>Chaetoceros diadema</i>	(16)	30	P. ob.	<i>Protoperidinium obtusum</i>	(62)	11
Ch. di.	<i>Chaetoceros didymus</i>	(37)	18	P. oc.	<i>Protoperidinium oceanicum</i>	(37)	23
Ch. e.	<i>Chaetoceros eibonii</i>	(8)	44	P. pl.	<i>Protoperidinium pellucidum</i>	(34)	28
Ch. l.	<i>Chaetoceros lorenzianus</i>	(46)	19	P. pe.	<i>Protoperidinium pentagonum</i>	(26)	34
Ch. r.	<i>Chaetoceros radicans</i>	(46)	17	P. s.	<i>Protoperidinium steini</i>	(34)	25
Ch. s.	<i>Chaetoceros socialis</i>	(120)	4	P. ap.	<i>Protoperidinium aff. punctulatum</i>	(16)	36
Ch. t.	<i>Chaetoceros teres</i>	(3)	52	P. sp 1	<i>Protoperidinium sp. 1</i>	(37)	22
Ch. ad.	<i>Chaetoceros aff. debilis</i>	(6)	49	P. sp 2	<i>Protoperidinium sp. 2</i>	(10)	42
Ch. sp.	<i>Chaetoceros sp.</i>	(7)	40	Pr. mi.	<i>Prorocentrum micans</i>	(5)	55
Co. j.	<i>Coscinodiscus janischii</i>	(15)	51	Rh. d.	<i>Rhizosolenia delicatula</i>	(51)	12
Co. sp.	<i>Coscinodiscus sp.</i>	(7)	54	Rh. s.	<i>Rhizosolenia setigera</i>	(12)	37
Cy. c.	<i>Cylindrotheca closterium</i>	(123)	9	Rh. st.	<i>Rhizosolenia stolterfothii</i>	(15)	31
Det. p.	<i>Detonula pumila</i>	(141)	5	S. t.	<i>Scrippsiella trochoidea</i>	(12)	39
Di. a.	<i>Dinophysis acuminata</i>	(7)	47	Sk. c.	<i>Skeletonema costatum</i>	(153)	1
Di. r.	<i>Dinophysis rotundata</i>	(26)	33	St. t.	<i>Stephanopyxis turris</i>	(15)	50
D. m.	<i>Diplopsalis minor</i>	(36)	24	Th. sp 1	<i>Thalassiosira sp. 1</i>	(127)	2
Eu. c.	<i>Eucampia cornuta</i>	(7)	46	Th. sp 2	<i>Thalassiosira sp. 2</i>	(37)	26
Eu. z.	<i>Eucampia zodiacus</i>	(102)	7	Th. sp 3	<i>Thalassiosira sp. 3</i>	(44)	21
L. d.	<i>Leptocylindrus danicus</i>	(51)	13	Th. sp 4	<i>Thalassiosira sp. 4</i>	(148)	3
N. p.	<i>Nitzschia pseudoseriata</i>	(52)	16				

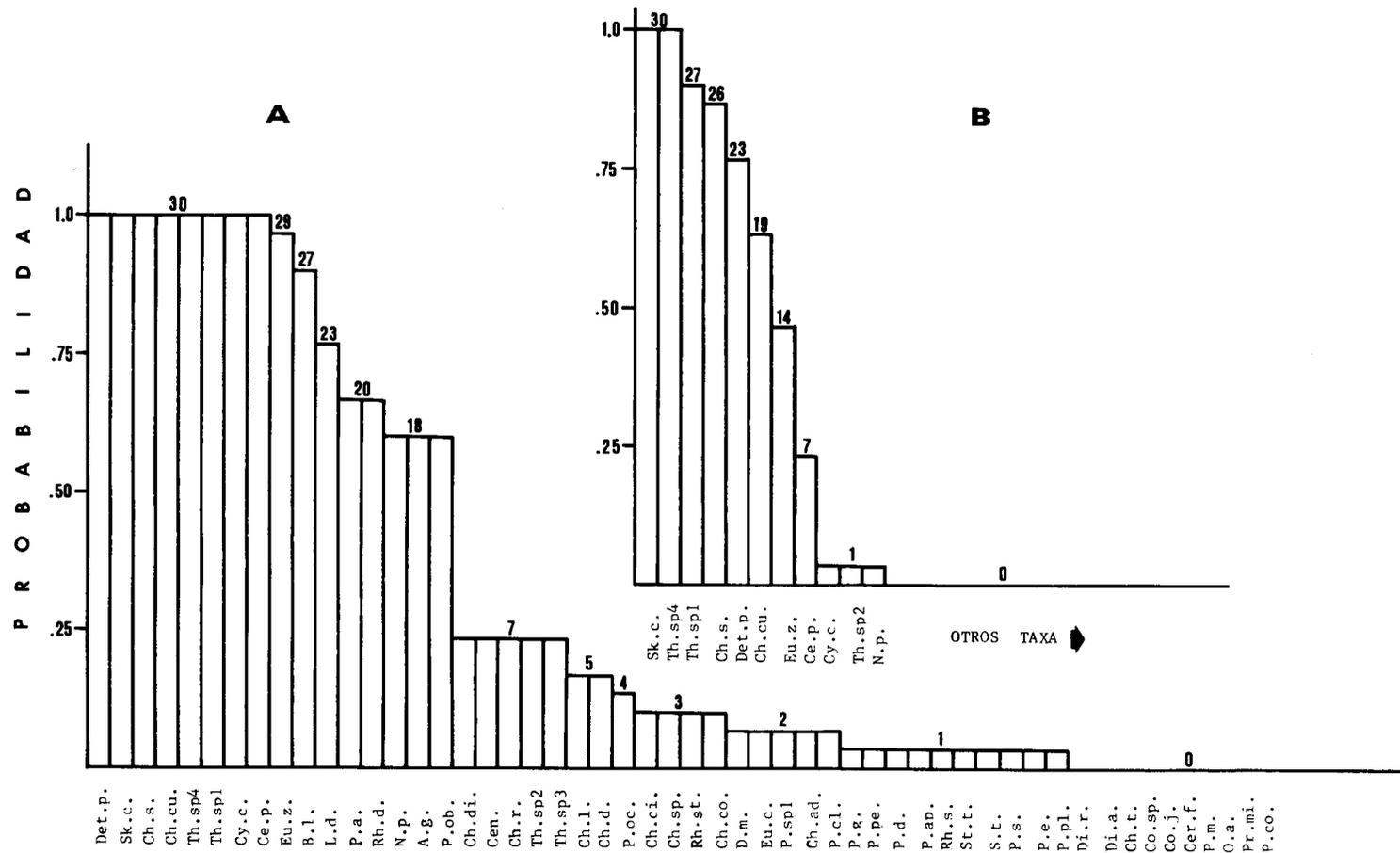


Fig. 2: Frecuencia observada de dominancia.

Los gráficos muestran la probabilidad observada que una especie ocupe los n primeros rangos de abundancia por estación, *i.e.*, el número de veces que una especie ocupó uno de los primeros n-rangos;  $P(1,0) = 30$  estaciones. A) Sp. entre los 16 primeros rangos. B) Sp. entre los primeros 6 rangos.

Las abreviaciones para cada taxa aparecen en la Tabla 1.

Observed Frequency of dominance.

Graphs show the observed probability for a given species to be included among the first n ranks of abundance per station, *i.e.*, the number of times it ranked among the first n dominants;  $P(1.0) = 30$  stations. A) Sp. among the first 16 dominants. B) Sp. among the first 6 dominants.

Abbreviations for each taxa are given in Table 1.

La relación entre la concentración de nutrientes (nitratos y fosfatos) y la abundancia total de los 6 primeros taxa dominantes fue analizada mediante el cálculo del coeficiente de correlación de Spearman.

## RESULTADOS

### Condiciones Oceanográficas

La comparación de los valores observados de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, concentración de clorofila y nutrientes ( $\text{NO}_3$ ,  $\text{NO}_2$  y  $\text{PO}_4$ ), con los valores típicos del período estacional de surgencias en la Bahía Concepción (Ahumada *et al.* 1983), permite establecer que durante la realización de este estudio predominaron condiciones de surgencia costera. Por ejemplo, para la capa subsuperficial (>10 m) el promedio de los valores de oxígeno observados en todas las estaciones y niveles del transecto durante el período de estudio fue de 0,95 ml  $\text{O}_2$ /l con una desviación estándar de 0,32. El oxígeno disuelto durante períodos de convergencias alcanza valores de saturación; en cambio, durante la estación de surgencias los valores característicos son < 1,0 ml  $\text{O}_2$ /l (Tabla 2).

La comparación de los valores observados de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, concentración de clorofila y nutrientes ( $\text{NO}_3$ ,  $\text{NO}_2$  y  $\text{PO}_4$ ), con los valores típicos del período estacional de surgencias en la Bahía Concepción (Ahumada *et al.* 1983), permite establecer que durante la realización de este estudio predominaron condiciones de surgencia costera. Por ejemplo, para la capa subsuperficial (>10 m) el promedio de los valores de oxígeno observados en todas las estaciones y niveles del transecto durante el período de estudio fue de 0,95 ml  $\text{O}_2$ /l con una desviación estándar de 0,32. El oxígeno disuelto durante períodos de convergencias alcanza valores de saturación; en cambio, durante la estación de surgencias los valores característicos son < 1,0 ml  $\text{O}_2$ /l (Tabla 2).

TABLA 2

Comparación entre valores observados y tendencias promedio de variables hidrográficas para el período de surgencias costeras en Bahía de Concepción.

Comparison between observed values and average trends of hydrographic variables for the coastal upwelling season in Concepción Bay.

Capa superficial: 0 - 10 m								
Fecha:	10/12/82	12/12/82	14/12/82	16/12/82	18/12/82	Promedio		
So/oo	34,42 (0,13)*	34,54 (0,04)	34,41 (0,23)	34,52 (0,09)	34,54 (0,03)	34,49 (0,06)		
$\text{O}_2$ **	4,80 (0,24)	4,87 (0,47)	4,31 (0,91)	3,83 (1,60)	6,87 (0,71)	4,93 (1,15)		
$\text{NO}_3$	6,25 (2,61)	6,78 (2,30)	8,90 (4,87)	8,09 (1,66)	1,83 (1,60)	6,37 (2,74)		
$\text{PO}_4$	1,88 (0,38)	2,08 (0,35)	2,02 (0,41)	2,18 (0,78)	1,54 (0,66)	1,94 (0,24)		
Temp.	13,55 (0,40)	13,28 (0,53)	12,92 (0,43)	13,23 (0,49)	13,98 (0,35)	13,39 (0,39)		
Clorf.	11,21 (8,24)	12,30 (9,03)	5,26 (3,71)	8,26 (2,42)	13,93 (1,67)	10,19 (3,44)		
Capa subsuperficial: > 10 m								
Fecha:	10/12/82	12/12/82	14/12/82	16/12/82	18/12/82	Promedio	Surgencia	Convergencia***
So/oo	34,59 (0,03)	34,60 (0,02)	34,64 (0,03)	34,61 (0,03)	34,57 (0,03)	34,60 (0,02)	> 34,40	< 34,30
$\text{O}_2$	0,74 (0,33)	0,75 (0,38)	0,72 (0,32)	1,11 (0,72)	1,46 (0,81)	0,95 (0,32)	< 1,00	Saturada
$\text{NO}_3$	21,89 (2,32)	22,37 (3,29)	20,48 (4,89)	19,46 (4,79)	20,01 (7,29)	20,84 (1,24)	> 26,00	< 3,00
$\text{PO}_4$	2,70 (0,15)	2,93 (0,10)	3,00 (0,19)	2,97 (0,42)	3,07 (0,52)	2,93 (0,14)	> 2,00	< 0,50
Temp.	12,36 (0,13)	11,78 (0,03)	11,87 (0,10)	11,90 (0,21)	12,10 (0,37)	12,02 (0,24)	< 11,50	> 12,00
Clorf.	4,58 (3,96)	7,41 (9,46)	2,65 (1,91)	3,30 (3,49)	4,39 (3,72)	4,47 (1,82)	-	-

(\*) 00,00 (0,00) = Promedio (Desviación Estándar)

Promedio espacial calculado sobre todas las estaciones y niveles

(\*\*) Unidades:  $\text{O}_2$  = ml/l;  $\text{NO}_3$ ,  $\text{PO}_4$  =  $\mu\text{mol/l}$ ; Temp. =  $^{\circ}\text{C}$ ; Clorf. =  $\text{mg/m}^3$ .

(\*\*\*) Ahumada *et al.* 1983.

La Figura 3 muestra el stress del viento superficial, calculado en base a observaciones horarias obtenidas en la Estación Meteorológica de Bellavista (Universidad de Concepción). Durante el período de estudio se observaron 96 horas con stress superior a  $25 \times 10^{-4}$  Pascal de signo positivo (vientos del sur, favorables a surgencias) comparadas con 36 horas de stress superior a  $25 \times 10^{-4}$  Pascal de signo nega-

tivo (vientos del norte). Durante los días 10-11 y 13-14 de diciembre se observan dos claros eventos de stress favorables a surgencias con valores máximos de  $160 \times 10^{-4}$  y  $400 \times 10^{-4}$  Pascal, respectivamente.

El promedio espacial de la concentración de nitratos en la capa superficial (0-10 m) de la Bahía de Concepción fluctuó entre 1,83 y  $8,90 \mu\text{mol/l}$  estando las menores concentraciones en superficie

(Fig. 4). En la capa subsuperficial (> 10 m) los promedios espaciales de nitratos fluctuaron entre 19,46 y 22,37  $\mu\text{mol/l}$ . Horizontalmente, los valores de nitratos aumentan ligeramente hacia el exterior de la bahía. Bajo los 20 m de profundi-

dad se evidencia una lengua de alta concentración (25  $\mu\text{mol/l}$ ) cuyos desplazamientos parecieran reflejar la influencia de las mareas, aunque la frecuencia de muestreo no permite resolver el efecto de este factor.

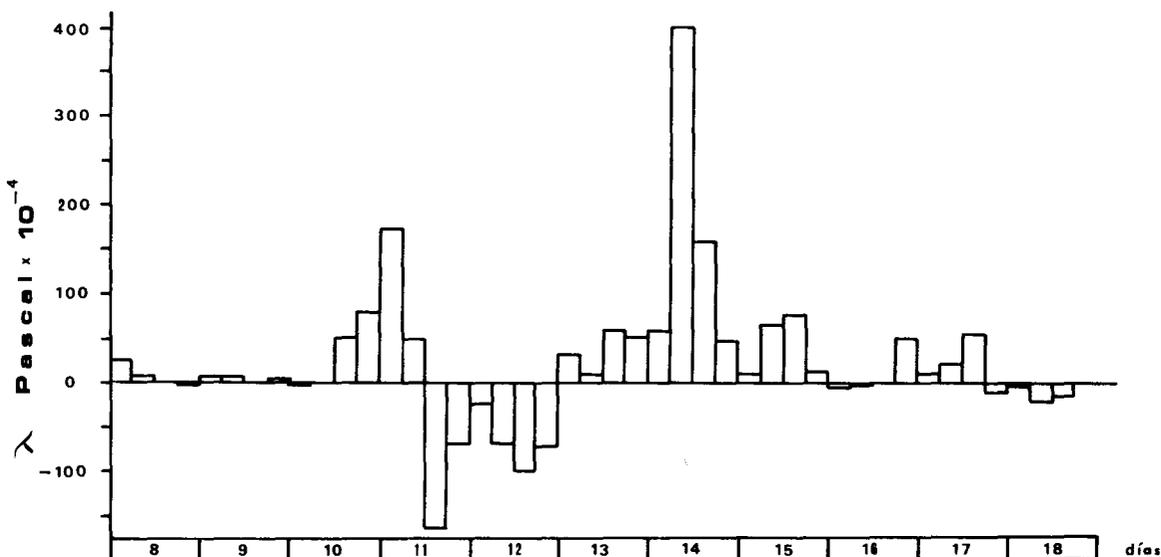


Fig. 3: Stress superficial del viento durante el período de estudio.

Unidad: Pascal  $\times 10^{-4}$ , valores positivos indican vientos del sur, favorables a las surgencias costeras. Cálculo del stress basado en datos horarios de intensidad y dirección del viento obtenidos por la Estación Meteorológica de Bellavista, Departamento de Física, Universidad de Concepción.

Wind stress during the study period.

Units: Pascal  $\times 10^{-4}$ , positive values indicate southern winds, favourable for coastal upwelling. Stress calculation is based on hourly data on wind speed and direction from Estación Meteorológica de Bellavista, Departamento de Física, Universidad de Concepción.

La concentración de fosfatos durante el período de muestreo (Fig. 5) fluctuó aproximadamente entre 1 y 3,5  $\mu\text{mol/l}$ , estando las menores concentraciones en superficie. La distribución horizontal evidencia pequeños núcleos de alta concentración en la cabeza de la bahía (estación 7).

#### Análisis de la Taxocenosis

La distribución de células totales (Fig. 6) sigue el mismo patrón que la distribución de clorofila-a ( $r = 0,772$ ;  $P < 0,001$ ;  $n = 121$ ), lo que valida el uso de la concentración de clorofila-a como índice de biomasa y abundancia fitoplanctónica. En los cru-

ceros iniciales (10 y 12 de diciembre) se evidencia la existencia de dos núcleos de alta biomasa hacia el interior y exterior de la bahía, los que no se mantienen en los muestreos consecutivos (14 y 16 de diciembre), para luego reaparecer un núcleo de alta biomasa en la cabeza de la bahía (18 de diciembre).

A pesar de la heterogeneidad horizontal descrita en el párrafo anterior, la distribución vertical del número total de células (Fig. 7) presenta una clara tendencia a la estratificación, con pronunciados máximos (peaks) en los 10 ó 5 m de profundidad en todas las estaciones, condición que se mantuvo durante todo el período de muestreo.

## E S T A C I O N

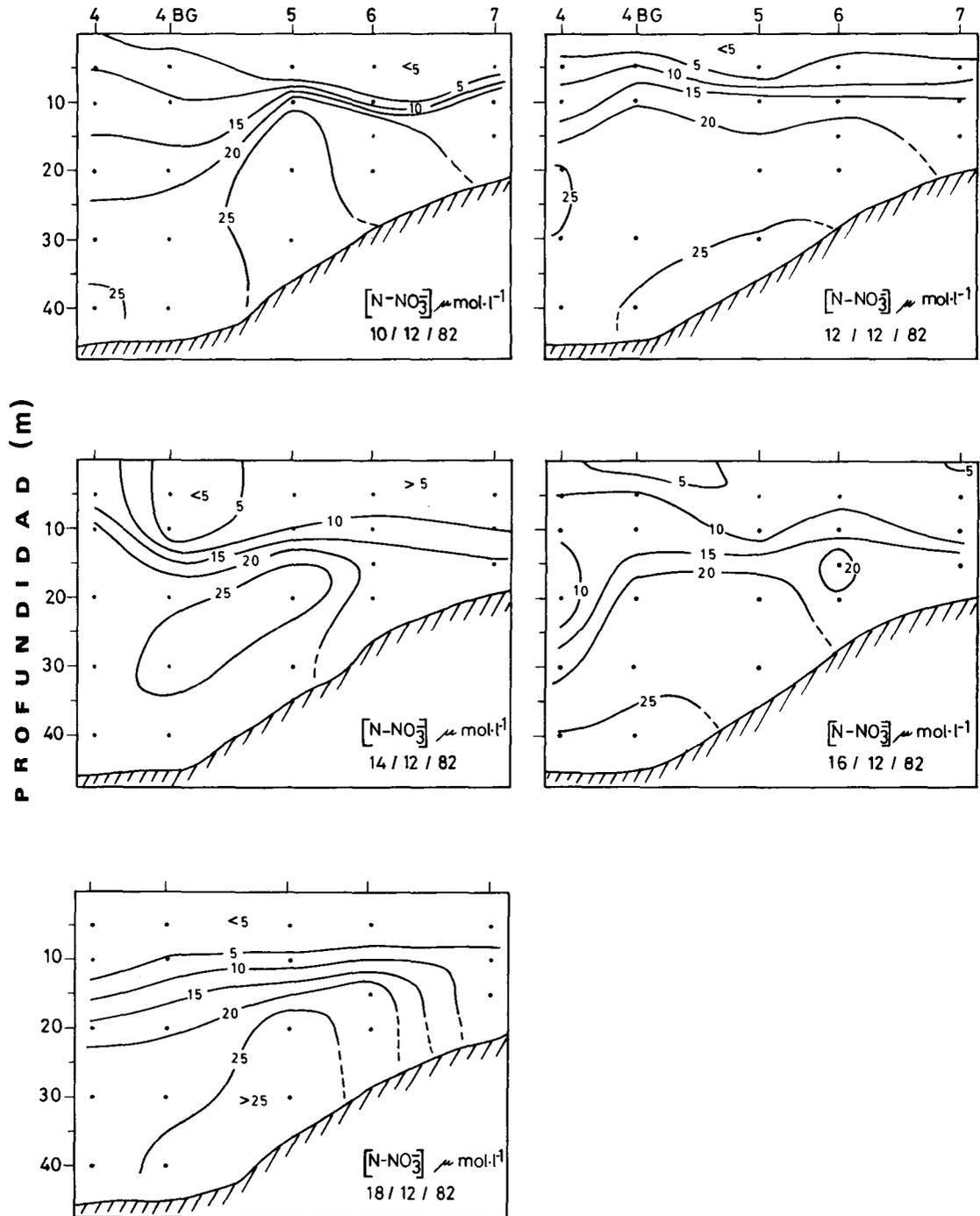


Fig. 4: Cambios temporales en la distribución espacial de la concentración de nitratos ( $\text{N-NO}_3$ ) en la Bahía de Concepción.

Temporal changes of the spatial distribution of nitrate ( $\text{N-NO}_3$ ) concentration in Concepción Bay.

E S T A C I O N

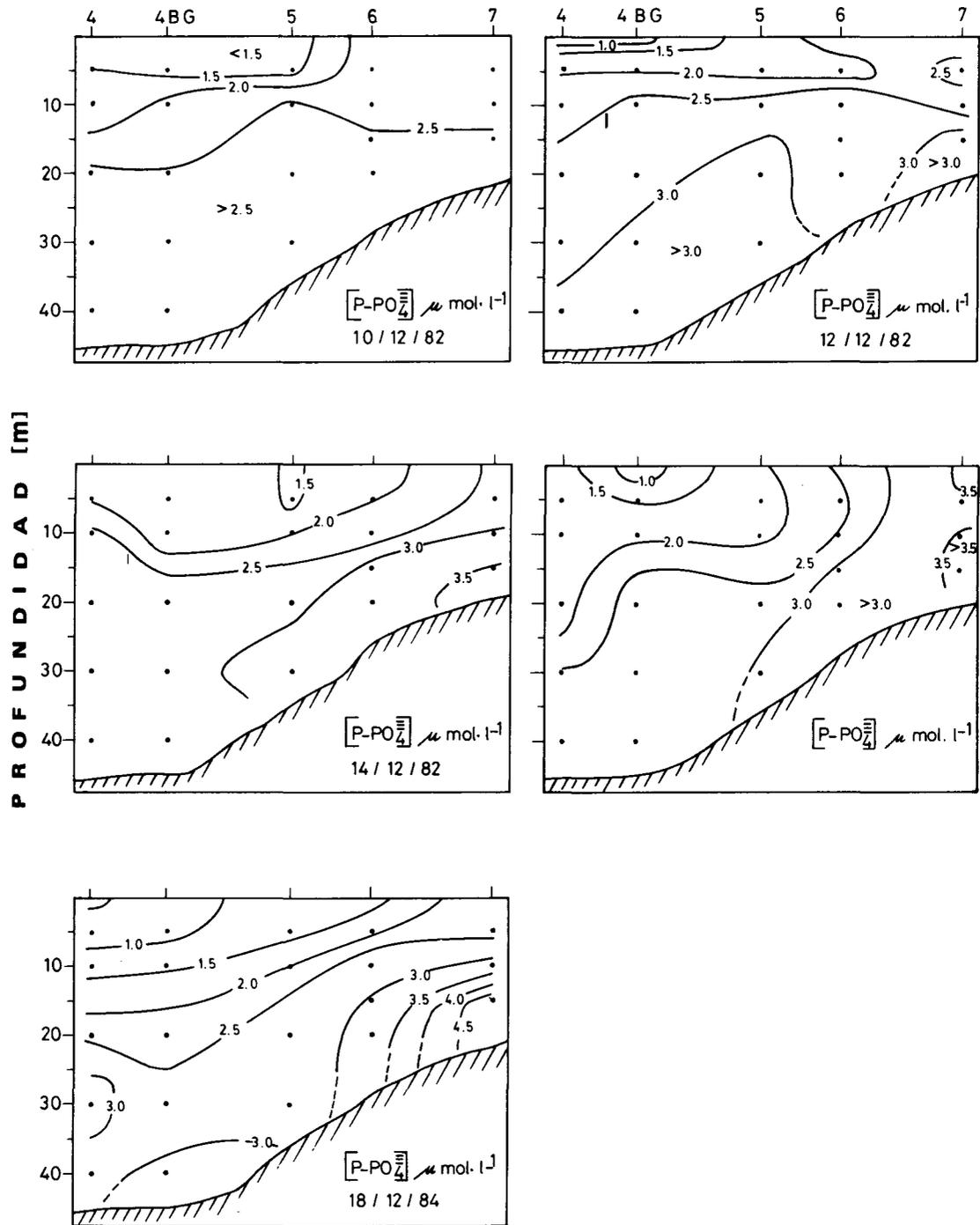
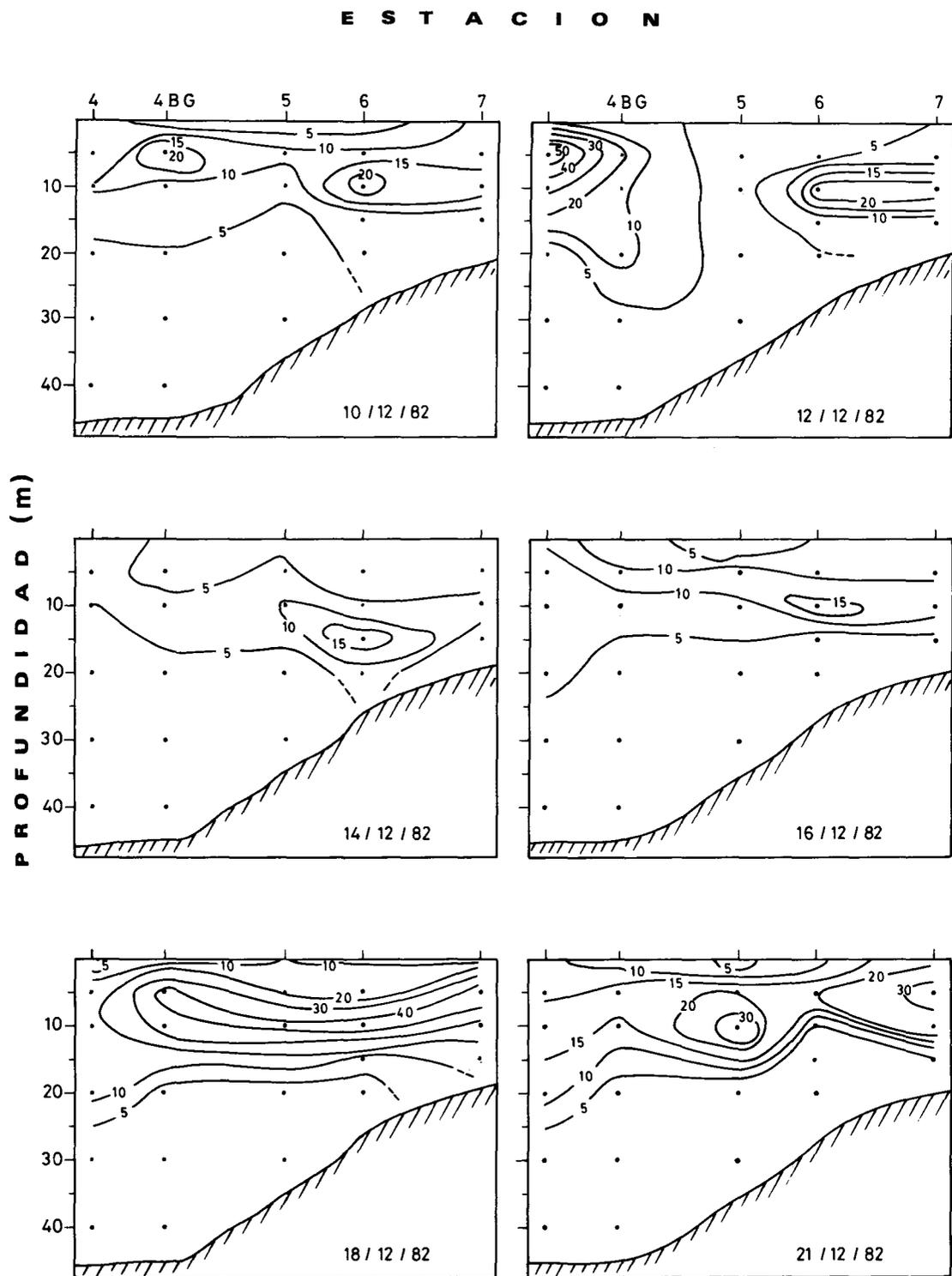


Fig. 5: Cambios temporales en la distribución espacial de la concentración de fosfatos (P-PO<sub>4</sub>) en la Bahía de Concepción.

Temporal changes of the spatial distribution of phosphate concentration in Concepción Bay.



*Fig. 6:* Distribución espacio-temporal del número total de células fitoplanctónicas en la Bahía de Concepción ((células/10 ml) 1000).

Spatial and temporal distribution of the total number of phytoplankton cells in Concepción Bay ((cells/10 ml) 1000).

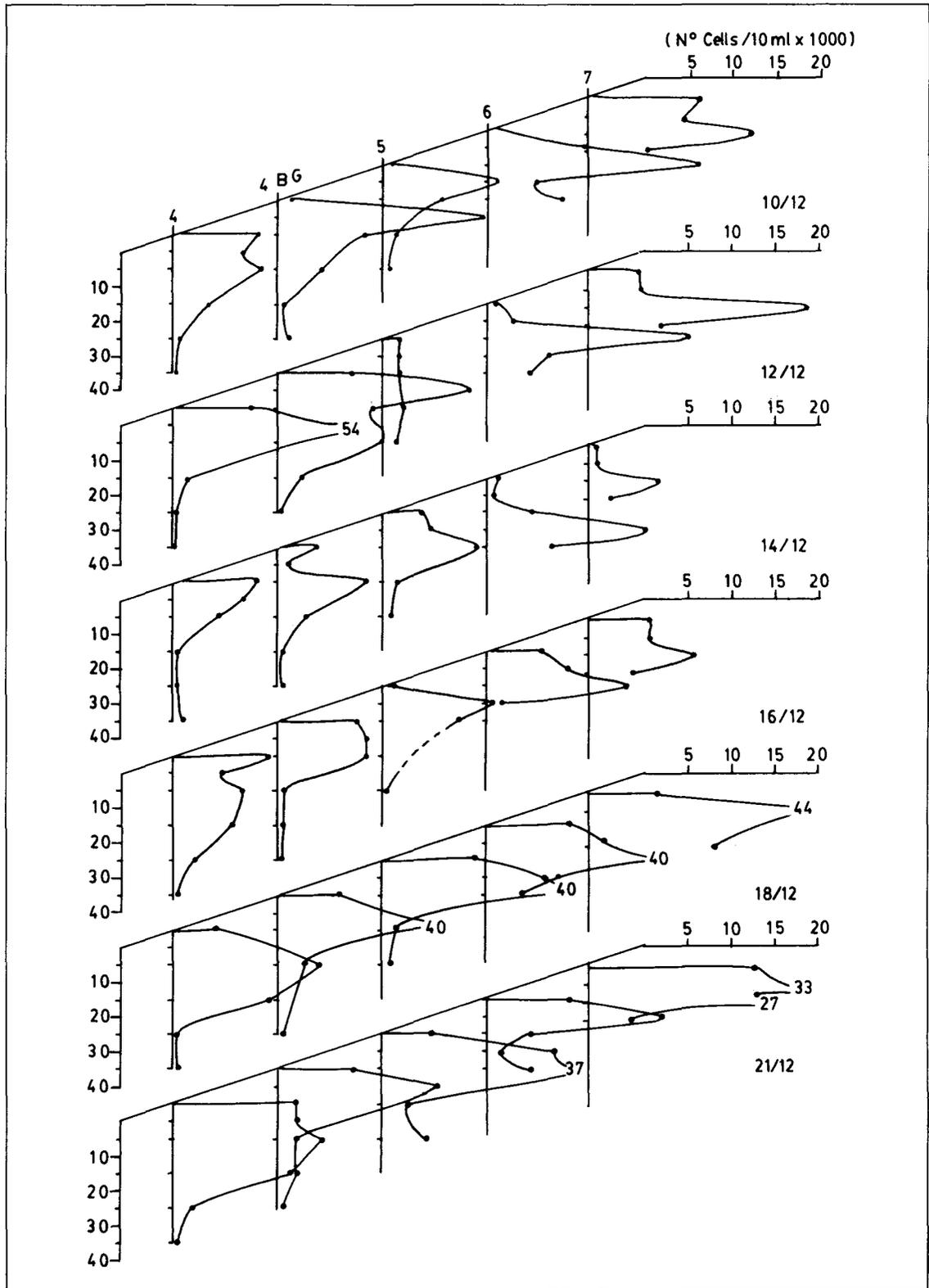


Fig. 7: Variación temporal del patrón de estratificación vertical, del número total de células fitoplanctónicas ((células/10 ml) 1000).

Temporal variation of the vertical stratification pattern of the total number of phytoplankton cells ((cells/10 ml) 1000).

En el análisis de la relación entre la abundancia del fitoplancton y la concentración de nutrientes no se encontró correlación significativa entre la abundancia de los 6 taxa dominantes y la concentración de nitratos para todas las estaciones, y sólo en un caso la correlación entre dicha abundancia y la concentración de fosfatos fue significativa (Tabla 3).

TABLA 3

Coefficientes de Correlación de Spearman entre la concentración de nutrientes (nitratos y fosfatos) y el número de células/10 ml de los 6 taxa dominantes.

Spearman Correlation Coefficients between nutrient concentration (nitrate, phosphate) and the number of cells/10 ml of the 6 most abundant taxa.

	nitratos $r_s$ (n = 86)	fosfatos $r_s$ (n = 85)
<i>D. pumila</i>	0.22520	-0.13374
<i>S. costatum</i>	-0.05671	0.00531
<i>Thalassiosira</i> sp. 4	0.28159	0.18077
<i>Thalassiosira</i> sp. 1	-0.03396	0.06301
<i>Ch. curvisetus</i>	0.13724	0.23435
<i>Ch. socialis</i>	0.29276	0.40375*

\*  $P < 0,01$

La diversidad de la comunidad fluctuó entre  $d = 1$  y  $2,5$ , con valores mayores en la mitad superior de la columna de agua durante todo el período de muestreo. En el estrato de máxima abundancia (5 - 10 m) se encontró que no existen diferencias significativas en la diversidad entre estaciones ni entre cruceros. Considerando toda la bahía para el período de estudio, el índice de dominancia de Simpson (D) y la probabilidad de encuentro interespecífico de Hurlbert (PIE) presentaron los siguientes valores promedio:  $D = 0,29$ ;  $PIE = 0,71$ ; ambos con una desviación estándar D.E. =  $0,12$ , (n = 155). Cuando la PIE es calculada sobre una lista de especies estrechamente relacionadas o del mismo nivel trófico, este índice mediría la importancia de la competencia interespecífica en relación a la competencia total (Hurlbert 1971). De acuerdo a esta interpretación, los resultados indicarían que para la taxocenosis fitoplanctónica de la Bahía de Concepción, de ser demostrada la existencia de relaciones competitivas interespecíficas, el componente interespe-

cífico, en promedio, sería más importante que el intraespecífico.

El estudio descriptivo de la abundancia en una taxocenosis adquiere sentido ecológico en la medida que ésta constituya un colectivo de especies con algún grado de clausura. La lista acumulada de especies para el período de estudio fue de 55 taxa. En cada estación (localidad) se observó en promedio un total de  $35 \pm 5$  taxa, existiendo sólo 9 especies representadas en menos de 15 estaciones de un total de 30.

Durante el período del estudio se observó un elevado grado de constancia en la lista acumulada de especies: en todas las estaciones siempre se encontró una proporción mayor al 65% de la lista acumulada de taxa. En términos de las muestras individuales (Botellas Van Dorn), sólo 2 taxa de un total de 55 aparecieron en las muestras 3 veces; los 53 taxa restantes aparecen más de 3 veces (Tabla 1).

El análisis de la taxocenosis fitoplanctónica en relación a los cambios espaciotemporales del patrón de dominancia (ROSA) fue abordado en tres niveles:

i) considerando toda la taxocenosis (55 taxa),

ii) considerando los primeros 16 taxa dominantes (aproximadamente el 93% del número total de células),

iii) considerando sólo los primeros 6 taxa dominantes (aproximadamente el 80% del número total de células, ver Tabla 1).

Cuando se analizan los rankings de la lista completa de taxa o de los 16 primeros taxa para cada localidad (estación), se evidencian correlaciones ( $r_s$ ) positivas significativas entre cruceros sucesivos y concordancias de Kendall ( $W_c$ ) significativas para el período completo de muestreo (Tabla 4). Sin embargo, cuando se restringe el análisis sólo a los 6 taxa más abundantes, la constancia de la ordenación tiende a perderse, lo que en promedio se refleja en menores valores de  $W_c$  y  $r_s$  y en la gran mayoría de los casos (23/30) en resultados no significativos. Estos resultados son posibles sólo si el orden de los rankings entre las especies subdominantes (rangos 7 al 55) es mucho menos variable que el de las 6 dominantes, e indican que la determinación del patrón de dominancia (ROSA) y, en particular, la determinación de la especie más abundante de la taxocenosis son un fenómeno restringido

TABLA 4

Comparación de la estabilidad en la secuencia de ordenamiento del total de taxa (55) y de las 16 y 6 especies más abundantes por estación.

Correlación de Spearman entre pares de cruceros sucesivos ( $r_s$ ), Concordancia de Kendall (Wc) para período completo de muestreo. (\* =  $P < 0,05$ ; \*\* =  $P < 0,01$ ).

Stability of the ordering sequence for the total taxa (55) and for the 16 and 6 most abundant species per station. Spearman correlation between pairs of sequential cruises ( $r_s$ ), Kendall Concordance Coefficient (Wc) for the whole sampling period. (\* =  $P < 0.05$ ; \*\* =  $P < 0.01$ ).

Fecha:			10-XII	12-XII	14-XII	16-XII	18-XII	21-XII
Estación 4:	55 spp	$r_s$	0,711**	0,402**	0,598**	0,683**	0,627**	
		Wc			0,650**			
	16 spp	$r_s$	0,574*	0,539*	0,850**	0,853**	0,935**	
		Wc			0,804**			
	6 spp	$r_s$	0,714	0,829*	-0,324	0,086	0,714	
		Wc			0,575**			
Estación 4BG:	55 spp	$r_s$	0,644**	0,614**	0,641**	0,689**	0,748**	
		Wc			0,615**			
	16 spp	$r_s$	0,962**	0,544*	0,885**	0,921**	0,817**	
		Wc			0,850**			
	6 spp	$r_s$	1,000**	0,657	0,542	0,485	0,770	
		Wc			0,428*			
Estación 5:	55 spp	$r_s$	0,414**	0,575**	0,487**	0,551**	0,613**	
		Wc			0,692**			
	16 spp	$r_s$	0,909**	0,841**	0,835**	0,768**	0,960**	
		Wc			0,875**			
	6 spp	$r_s$	0,300	0,143	-0,371	0,485	0,942**	
		Wc			0,365			
Estación 6:	55 spp	$r_s$	0,553**	0,713**	0,580**	0,695**	0,506**	
		Wc			0,726**			
	16 spp	$r_s$	0,743**	0,900**	0,844**	0,774**	0,679**	
		Wc			0,869**			
	6 spp	$r_s$	0,086	-0,029	0,086	0,371	-0,300	
		Wc			0,311			
Estación 7:	55 spp	$r_s$	0,530**	0,544**	0,390**	0,524**	0,558**	
		Wc			0,650**			
	16 spp	$r_s$	0,671**	0,745**	0,872**	0,909**	0,874**	
		Wc			0,870**			
	6 spp	$r_s$	-0,200	0,771*	0,943**	0,543	0,314	
		Wc			0,390			

localmente (menor a 5 km) y que presenta una rápida variación en el tiempo (menor a 48 horas).

Los resultados anteriores unidos al hecho de que el 80% del número total de células pertenezca a los primeros 6 taxa dominantes señalan que el enriquecimiento por aporte de nutrientes es aprovechado principalmente por estas pocas especies, las que tienden a ser las mismas en todas las estaciones de la Bahía (Figura 2). Esto permite inferir que las tasas de crecimiento de estas especies son en promedio mayores que las del resto de los miembros de la taxocenosis.

Una respuesta numérica uniforme de estas especies ante un evento de enriquecimiento en nutrientes debiera reflejarse en correlaciones positivas de las abundancias. Esta predicción supone que no existen efectos interactivos entre ellas. Las correlaciones observadas de abundancia (número total de células integrado en la columna de agua) entre los seis taxa dominantes (Tabla 5) presentan nueve valores significativos, ocho de los cuales son positivos, incluyendo entre éstos dos pares de especies congénicas: *Ch. curvisetus*-*Ch. socialis* y *Th. sp. 1*-*Th. sp. 4*. La única correlación significativa con signo negativo ( $r =$

TABLA 5

Correlaciones de la abundancia entre los 6 taxa dominantes durante el período de muestreo. Coeficiente de Correlación de Spearman (\* =  $P < 0,01$ ;  $N = 121$ ).

Correlation of abundances between the 6 most abundant taxa during the period of study. Spearman Correlation Coefficient (\* =  $P < 0.01$ ;  $N = 121$ ).

	D. pumila	Th. sp. 4	Th. sp. 1	Ch. curvisetus	Ch. socialis
S. costatum	-0,364*	0,336*	0,693*	0,149	0,448*
	D. pumila	0,167	-0,100	0,370*	0,075
		Th. sp. 4	0,307*	0,339*	0,412*
			Th. sp. 1	-0,023	0,135
				Ch. curvisetus	0,561*

-0,3637;  $P < 0,01$ ;  $n = 121$ ) corresponde a las especies *D. pumila* - *S. costatum*, especies que aparecen como dominantes en los núcleos observados en la boca y cabeza de la bahía, respectivamente.

#### DISCUSION

Utilizando como criterio operacional de clausura la pertenencia de un taxon a la lista acumulada de especies, la aparición de un taxon en una muestra implicaría que todos sus miembros posean una probabilidad de ocurrencia distinta de cero en otro sitio y/o en otro tiempo durante el período de estudio. Este supuesto permite interpretar las ausencias de miembros de la taxocenosis en un sitio y/o tiempo dado como producidas por interacciones biológicas o por efecto de factores físicos conmensurables con las escalas de observación espacial y temporal del estudio. En virtud del grado de clausura observado, es posible descartar del análisis ulterior factores físicos que en otras circunstancias podrían alterar drásticamente la composición de una taxocenosis fitoplanctónica, por ejemplo, cambios advectivos de mediana escala que afectasen toda la bahía.

El estrecho rango de valores de diversidad encontrados ( $d = 1 - 2,5$ ) se debe a la alta dominancia de pocas especies en cada muestra, lo que determina un componente de equitabilidad baja (ver Fig. 8). Esta situación se hace más evidente cuando ocurre la formación de núcleos de alta

biomasa (i.e. estación 4 el 12 de diciembre, D promedio = 0,57; PIE promedio = 0,43; D.E. = 0,09,  $n = 6$ ). Es decir, al seleccionar al azar dos individuos de la taxocenosis existe una probabilidad mayor del 50% que ambos pertenezcan al mismo taxon. Esto pareciera indicar que en condiciones de alta disponibilidad de nutrientes preformados, durante un evento de surgencia, la equitabilidad disminuye y se eleva la dominancia de la taxocenosis por crecimiento masivo de pocas especies capaces de utilizarlos en forma más eficiente, lo que no excluye la presencia de numerosos taxa, los que permanecen pobremente representados (ver Fig. 8). Este desarrollo de dominancia aparece como una situación local, ya que la secuencia de ordenamiento de las primeras 6 especies dominantes es diferente entre estaciones del transecto y entre muestreos sucesivos.

De los resultados de diversidad emergen casos que ilustran las limitaciones inherentes de los índices utilizados. Por ejemplo, en la estación 6 a 10 m de profundidad, los días 10 y 12 de diciembre, los valores de los índices son muy similares [D (10-XII) = 0,237, D (12-XII) = 0,230; PIE (10-XII) = 0,763, PIE (12-XII) = 0,770; y Es (10-XII) = 0,933, Es (12-XII) = 0,945]; sin embargo, algunas especies muestran diferencias consistentes en la distribución de abundancias: *D. pumila* = 9631 y *S. costatum* = 2224 el 10 de diciembre, en comparación con *D. pumila* = 1617 y *S. costatum* = 6267 para el 12 de diciembre. Cabe hacer notar que estas

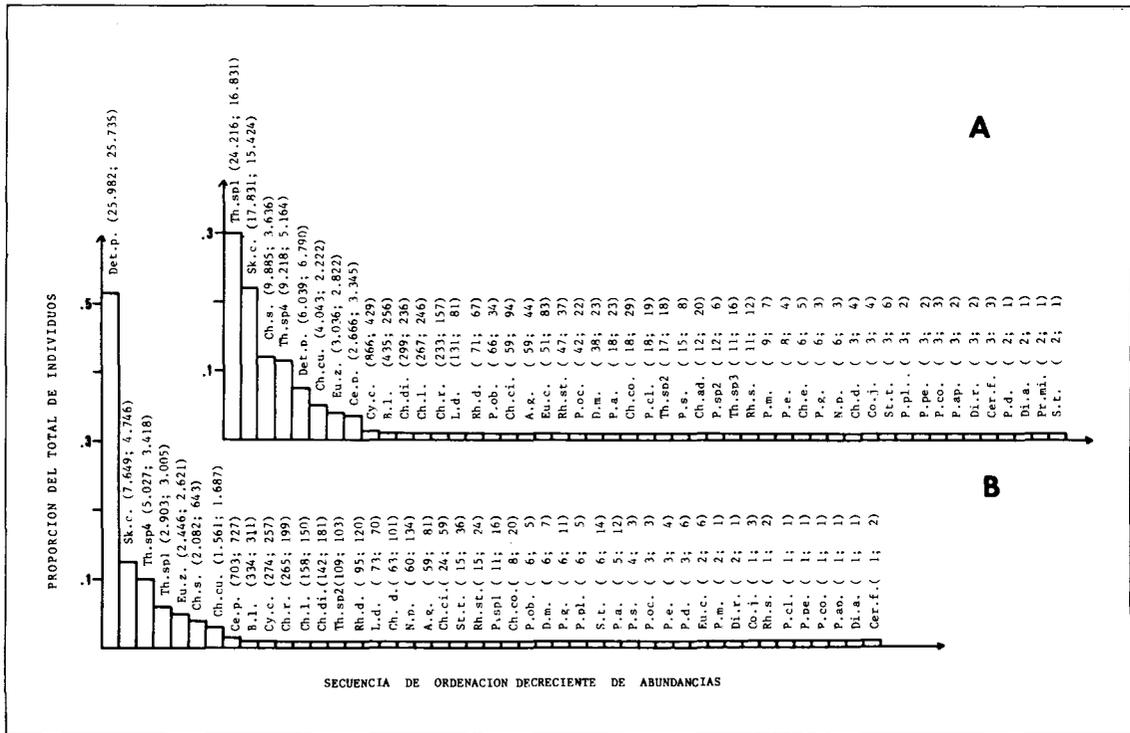


Fig. 8: Secuencia de ordenación promedio de las abundancias por especie para la estación 7 (8-A) y la estación 4 (8-B). Abscisa: secuencia de ordenamiento decreciente de abundancias; ordenada: proporción del total de individuos para cada especie. Entre paréntesis, para cada taxa se indican el número promedio de individuos en 60 ml y la Desviación Estándar, respectivamente.

Las abreviaciones para cada taxa aparecen en la Tabla 1.

Average Rank Order of Species Abundances for station 7 (8-A) and station 4 (8-B). Abscissa: decreasing rankings of species abundances; ordinate: species proportions of the total number of organisms. Averages calculated for the whole period. For each taxa, the average number of cells in 60 ml and the Standard Deviation are given between parentheses. Abbreviations for each taxa are given in Table 1.

dos especies son las únicas que presentan una correlación negativa entre sus abundancias, relación que puede ser ecológicamente importante.

En la Figura 6 aparecen zonas en las que se aprecia la formación de núcleos de alta biomasa. Estos núcleos poseen una elevada riqueza de especies respecto al promedio, observándose, además, una correlación positiva entre el número de células totales (biomasa) y la riqueza de especies ( $r_s = 0,435, P < 0,01$ ) (Tabla 6), siendo muy pocos los taxa dominantes y muchos los "acompañantes" poco representados (Fig. 8). Sin embargo, se observa simultáneamente una disminución significativa de la equitabilidad en función del aumento del número de células (Tabla 6), disminución que tiene lugar en forma paralela al incremento de la riqueza de especies.

TABLA 6

Coefficientes de Correlación de Spearman ( $r_s$ ) del número de células ( $N^{\circ}$  cel), número de especies ( $N^{\circ}$  spp) y equitabilidad ( $Es$ ) para las muestras recolectadas sobre el nivel del 1% de penetración de la luz.

Spearman Correlation Coefficient ( $r_s$ ) between the number of cells ( $N$  cel), the number of species ( $N$  spp) and Equitability ( $Es$ ) for samples collected above the 1% light penetration level.

Variables	n	$r_s$	
$N^{\circ}$ cel versus $N^{\circ}$ spp	102	0,435	$p < 0,01$
$N^{\circ}$ cel versus $Es$	102	-0,235	$p < 0,01$
$N^{\circ}$ spp versus $Es$	102	-0,002	n.s.

Dos mecanismos podrían estar actuando en este aumento de la riqueza de especies en los núcleos: i) acondicionamiento biológico por crecimiento local masivo de Bacillariophyceae (los 6 taxa más abundantes en todas las estaciones y cruceros fueron diatomeas), lo que favorece el crecimiento posterior de Dinophyceae; ii) un efecto de dilución asociado a las densidades poblacionales y al tamaño de las muestras, mediante el cual en los sitios en que se presentan niveles más bajos de biomasa los taxa poco representados se encontrarían ausentes de las muestras, pero no necesariamente del sitio. Evidencia de que el primer mecanismo estaría actuando la provee la diferencia marginalmente significativa del número de especies de Dinophyceae presentes en los rangos mayores a 6 en muestras de un mismo crucero dentro ( $\bar{X} = 8,5$ ,  $s = 4,6$ ) y fuera ( $\bar{X} = 3,5$ ,  $s = 2,6$ ) de los núcleos de alta biomasa ( $t = 1,9$ ,  $P < 0,10$ ,  $n = 6$ ).

La carencia de correlación entre la abundancia de los taxa dominantes y la concentración absoluta de cada uno de los nutrientes por separado (Tabla 3) sugiere que la peculiar distribución espacial de *D. pumila* y *S. costatum* a escala de toda la bahía podría deberse a mecanismos de segregación espacial generados por la utilización diferencial de razones de nutrientes (Tilman 1982). Los promedios y la desviación estándar de la razón  $\text{NO}_3/\text{PO}_4$  en la cabeza y boca de la bahía son  $\bar{X} = 3,10$  ( $s = 2,30$ ) y  $\bar{X} = 6,31$  ( $s = 2,61$ ), respectivamente para un  $n = 20$ .

La estabilidad en los rankings de dominancia de la taxocenosis completa y de las 16 especies más abundantes contrasta y enmascara las rápidas fluctuaciones locales en los rankings de los 6 dominantes entre cruceros. Sin embargo, la alta variación de la ROSA entre estos 6 taxa sugiere que la dominancia se determinaría al interior de manchones ("patches") de composición específica similar y cuya evolución temporal es influenciada por la composición existente al comienzo del evento de enriquecimiento. Esta condición inicial, en razón de la heterogeneidad espacial de fitoplancton, no debiera esperarse que fuera la misma entre distintos sitios.

En términos de la composición específica, el fitoplancton del área estudiada es muy similar a escalas de tiempo menores a 12 días (criterio de clausura). Esto con-

cuerda con lo observado por Mackas & Sefton (1982), para el fitoplancton y zooplancton de la plataforma de British Columbia (Canadá), donde los cambios en la secuencia de ordenamiento de las especies (ROSA) en la comunidad también corresponden sólo a cambios de dominancia dentro de una lista única de especies. Estos cambios de dominancia también han sido observados para Bahía Concepción, donde durante otoño-invierno hemos frecuentemente encontrado por cortos períodos (menos de 5 días) especies tales como *Rhizosolenia imbricata*, *Coscinodiscus janischii* y *Ceratium furca* (ver Fig. 8) como dominantes en la bahía. Sin embargo, en Bahía de Concepción no cabe esperar que la composición específica se mantenga constante a otras escalas de tiempo, ya que la lista de especies sufre alteraciones considerables como resultado del ciclo estacional.

El patrón de distribución vertical del fitoplancton en la Bahía de Concepción durante el período estudiado (Fig. 7) estaría indicando condiciones de estabilidad hidroestática de la columna de agua, con una capa de alta biomasa entre los 5 y 10 m. Se ha demostrado que esta capa es un sitio de alimentación nocturna de copépodos (Castro 1984), lo que permite explicar, en parte, los elevados volúmenes de zooplancton observados en la bahía durante el mismo período (biomasa promedio de zooplancton =  $1,575 \text{ ml/m}^3$ ). Por otra parte, una fracción importante de la biomasa del máximo podría estar siendo transportada en una capa de reflujo intermedio hacia la plataforma adyacente a la bahía (Arcos & Wilson 1984) o siendo sedimentada.

El reducido número de células presentes entre 15 y 20 m seguramente se debe a la baja producción esperable a los niveles de energía luminosa (1% de la intensidad superficial) disponibles por autosombreado. En superficie, por sobre el máximo, la disminución en el número de microalgas estaría determinada por la elevada radiación luminosa que induce procesos de fotoinhibición. La fotoinhibición se evidenció en forma indirecta durante la enumeración microscópica, donde se observó que las células fitoplanctónicas del estrato superficial (0 m) presentaban una menor pigmentación (Kiefer 1973), habiéndose estimado visualmente

que el volumen de los cloroplastos era menor al 50% del volumen celular, lo que contrastaba notoriamente con aquellas de mayores profundidades. Se ha demostrado que cambios en el contenido de pigmentos tienen lugar en cortos períodos de tiempo (desde segundos a horas), en respuesta a cambios en la intensidad de la luz (Falkowski & Owens 1980).

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan sus agradecimientos a Victorino Martínez, Víctor A. Troncoso, Jorge Osses y Guillermo Herrera y a la tripulación del "M/V Tobago", Jaime Martínez y José Cruz por su ayuda en el trabajo de terreno. Agradecemos también a Mario George-Nascimento, y dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios y sugerencias al manuscrito.

Este estudio fue financiado por DIUC, la Dirección de Investigaciones, Pontificia Universidad Católica de Chile, a través del proyecto 184/82 otorgado a P. Bernal.

#### LITERATURA CITADA

- AHUMADA R, A RUDOLPH & V MARTINEZ (1983) Circulation and fertility of waters in Concepción Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 16: 95-105.
- AHUMADA R, A RUDOLPH & P MATRAI (1984) Oxígeno disuelto y su relación con los nutrientes en la Bahía de Concepción, durante un período de surgencia. *Investigaciones Marinas, Valparaíso*, 12: 15-26.
- ARCOS DF & RE WILSON (1984) Upwelling and the Distribution of Chlorophyll-a within the Bay of Concepción, Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 18: 25-35.
- CASTRO L (1984) Patrones de distribución vertical de *Calanoides patagoniensis* (Brady 1883) en Bahía Concepción a fines de invierno y mediados de primavera 1984. Unidad de Investigación para optar al grado de Licenciado en Biología Marina. Universidad de Concepción, 44 p.
- COTE B & T PLATT (1983) Day-to-day variations in the spring-summer photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 28 (2): 320-344.
- FALKOWSKI PG, ed (1980) Primary productivity in the Sea. Plenum Press, New York.
- FALKOWSKI PG & TG OWENS (1980) Light-Shade Adaptation. *Plant Physiology*, 66: 592-595.
- HARRIS GP (1980) Temporal and Spatial Scales in Phytoplankton Ecology. *Mechanisms, Methods, Models, and Management. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 37: 877-900.
- HURLBERT SH (1971) The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52 (4): 577-586.
- KAMYKOWSKI D (1974) Possible interactions between phytoplankton and semidiurnal internal tides. *Journal of Marine Research*, 32: 67-89.
- KIEFER DA (1973) Chlorophyll-a Fluorescence in marine centric diatoms: responses of chloroplasts to light and nutrient stress. *Marine Biology*, 23: 39-46.
- MACKAS DL & HA SEFTON (1982) Plankton species assemblages off southern Vancouver Island: Geographic pattern and temporal variability. *Journal of Marine Research*, 40 (4): 1173-1200.
- PLATT T, ed (1981) Physiological Bases of Phytoplankton Ecology. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Science*, 210: 346 pp.
- PLATT T, LM DICKIE & RW TRITES (1970) Spatial Heterogeneity of Phytoplankton in a Near-Shore Environment. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 27: 1453-1473.
- STRICKLAND JDA & TR PARSONS (1972) A Practical Handbook of Seawater Analysis. *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada*, 167: 1-310.
- TATE MW & RC CLELLAND (1959) Nonparametric and Shortcut Statistics. Second Edition, The Interstate Printers & Publishers, Inc. Illinois.
- TILMAN D (1982) Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- UTERMOHL H (1959) Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton Methodik. *Mitteilungen Internationale Vereinigung Limnologie*, 9: 1-38.
- VENRICK EL (1982) Phytoplankton in an oligotrophic ocean: Observations and questions. *Ecological Monographs*, 52 (2): 129-154.
- WALSH JJ, JC KELLY, TE WHITLEDGE, SA HUNTMAN & RD PILLSBURY (1977) Further transition states of the Baja California upwelling system. *Limnology and Oceanography*, 22: 264-280.