## Efectos de la surgencia costera sobre la productividad primaria primaveral de Bahía Mejillones del Sur (Antofagasta, Chile)

Effects of coastal upwelling on the spring primary productivity of Mejillones del Sur Bay (Antofagasta, Chile)

## VICTOR MARIN<sup>3</sup>, LUIS RODRIGUEZ, LUIS VALLEJO<sup>2</sup>, JORGE FUENTESECA<sup>2</sup> y ENRIQUE OYARCE<sup>1</sup>

 <sup>1</sup>Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Facultad de Recursos del Mar, Universidad de Antofagasta, Casilla 170, Antofagasta, Chile.
 <sup>2</sup> Depto. de Física, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad de Antofagasta, Casilla 170, Antofagasta.
 <sup>3</sup>Dirección actual: Depto. Cs. Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile

#### RESUMEN

Se realizaron estudios de productividad primaria en Bahía Mejillones del Sur durante el período septiembre-octubre de 1990. El objetivo principal de este trabajo fue estudiar la influencia de los eventos de surgencia sobre la productividad primaria primaveral de la Bahía, y el rol del nitrato contenido en aerosoles atmosféricos como fuente secundaria de nutrientes. La concentración de nitrato eólico se midió en una estación en el pueblo de Mejillones. Las condiciones oceanográficas se estudiaron en dos estaciones: una al interior de la Bahía, donde se midió la productividad, y la otra en Punta Angamos. Se calculó el Transporte Ekman con datos obtenidos en el aeropuerto Cerro Moreno y en la Bahía. Los resultados muestran que la dinámica primaveral de la productividad primaria está gobernada por los eventos de surgencia. Períodos de alta productividad son precedidos por aumentos en la concentración de nitrato en la zona eufótica producto de la surgencia costera. La mayor tasa (2342 mg C m<sup>-3</sup> hr<sup>-1</sup>) fue medida durante el desarrollo de una marea roja producida por el ciliado autótrofo *Mesodinium rubrum*. El nitrato aportado por el polvo en suspensión no es un factor significativo en la productividad primaria primaveral.

Palabras claves: Chile, Bahía de Mejillones, productividad primaria, surgencia costera.

## ABSTRACT

Primary production studies were conducted during September-October 1990 at Mejillones del Sur Bay. The main objective of this study was to analyze the influence of the upwelling events on the spring primary productivity of the Bay, and the potential rol of atmospheric nitrate. The concentration of nitrate was measure in aerosols at Mejillones; oceanographic conditions were studied in two stations, one in the Bay and the other at Punta Angamos. Coastal upwelling was also studied using hourly wind data from Aeropuerto Cerro Moreno and wind records from the Bay. Results show that the spring dynamic of the primary production of the bay is controlled by the upwelling events occurring at Punta Angamos, the vailability of nitrogen is the most important factor. The highest production rate  $(2342 \text{ mg C m}^{-3} \text{ hr}^{-1})$  was measured during the development of a red tide of the autotrophic ciliate Mesodinium rubrum. The nitrate contained in aerosols plays a minor rol in the primary productivity during spring.

Key words: Chile, Mejillones Bay, primary production, coastal upwelling.

#### INTRODUCCION

La surgencia es uno de los procesos de interacción océano-atmósfera de importancia clave en la productividad de los ecosistemas marinos costeros (Mann & Lazier 1991). Dinámicamente, la surgencia costera resulta de la transferencia de *momentum* desde el viento hacia el océano y del efecto de la rotación terrestre. El resultado es la deriva horizontal de la capa de agua superficial costera (Capa de Ekman) en 90°, a la izquierda en el hemisferio sur, de la dirección del viento. Este movimiento vertical, o surgencia, genera cambios físicos y químicos en la zona eufótica, tales como disminución de la temperatura y del oxígeno y aumento de los nutrientes. Uno de los efectos principales de la surgencia respecto de los procesos productivos es el aumento de los nutrientes, especialmente nitrato. El consecuente aumento de la productividad primaria es un complejo proceso de interacción físico-biológica (Mann & Lazier 1991).

La zona costera del Desierto de Atacama se caracteriza por la presencia de centros de surgencia (D'Aubarede 1967). Rodríguez et al. (1991) han establecido que el área de la Península de Antofagasta y Bahía de Mejillones del Sur (23° 05' S) en la costa chilena corresponde a uno de estos centros. Estimaciones preliminares de la productividad primaria de esta bahía (Rodríguez et al. 1986) muestran valores comparables a los de zonas de surgencia de Perú (Richards 1981, Calienes et al. 1985, McIsaac et al. 1985) y de otras regiones del mundo (Koblentz-Mishke & Vedernikov 1973, Sournia, 1973). Una de las consecuencias de esta alta productividad es la presencia de bajas concentraciones de oxígeno, especialmente cerca del fondo debido a la sedimentación de la materia orgánica por bajo la zona eufótica (Parsons et al. 1984). Bajas concentraciones de oxígeno son características de Bahía Mejillones y han sido asociadas a la surgencia costera de la zona (Navea & Miranda, 1980; Rodríguez et al. 1986).

Por otra parte, antecedentes de otras zonas desérticas muestran la existencia de un arrastre significativo de partículas terrígenas hacia el océano (Seibold & Berger 1982). El Desierto de Atacama es una zona conocida por su riqueza en nitratos (salitre). Si por acción del viento este nitrato, denominado a partir de aquí nitrato eólico, fuera transportado a la zona costera, este sería un mecanismo adicional de enriquecimiento en nutrientes. Este trabajo tuvo como objetivos principales analizar la dinámica primaveral de la productividad primaria de Bahía Mejillones del Sur en relación a los fenómenos de surgencia costera y evaluar la potencial contribución del nitrato eólico a la productividad de la bahía. El estudio se realizó en el período septiembre-octubre de 1990.

#### MATERIALES Y METODOS

## Estimación del transporte de Ekman $(M_{y})$

Uno de los métodos para analizar en forma cuantitativa las fluctuaciones del proceso de surgencia es estimar el volumen o masa de agua desplazada horizontalmente o Transporte de Ekman,  $M_x$  (Bowden 1983).  $M_x$ , expresado en metros cúbicos por segundo por kilómetro lineal de costa fue calculado a partir de la ecuación (Mann & Lazier 1991):

$$M_{X} = \frac{\tau_{Y}}{f}$$
(1)

donde:  $f = parámetro de Coriolis y \tau_y = ten$ sión del viento paralelo a la costa en Pascales(Pa). M<sub>x</sub> es positivo cuando el viento sopladesde el sur generando surgencia, y es negati $vo cuando sopla desde el norte. <math>\tau$  se calculó a partir de la ecuación:

$$\tau_{\mathbf{Y}} = \rho_{\mathbf{a}} * C_{\mathbf{d}} * (V_{\mathbf{Y}} * \left| V_{\mathbf{Y}} \right|)$$
(2)

donde:  $\rho_{a}$  = densidad del aire (=1.22 kg m<sup>-3</sup>),  $C_{d}$ = coeficiente empírico de barrido (=0.0013) y V<sub>Y</sub> es la velocidad de la componente del viento paralelo a la costa en metros por segundo. V<sub>Y</sub> se obtuvo en dos localidades: Aeropuerto Cerro Moreno y Bahía Mejillones del Sur (Fig. 1). En el Aeropuerto, el viento



*Fig. 1:* Localización geográfica de las estaciones de muestreo oceanográfico,  $St_1$  = Estación de Punta Angamos,  $St_2$  = Estación de Bahía Mejillones del Sur.

Geographical positions of oceanographic stations,  $St_1$ = Punta Angamos,  $St_2$ = Bahía Mejillones del Sur.

fue medido cada hora con un anemómetro Väisälä instalado a 15 m sobre el nivel del mar; y en Bahía Mejillones a nivel del mar a las 10:00, 15:00 y 20:00 hr con un anemómetro manual Lambrecht y una veleta. Para los análisis se usó el promedio aritmético de los valores horarios de  $M_x$ . Mediante este procedimiento se eliminó la fluctuación para períodos menores a 24 hr.

## Mediciones de irradiación solar y nitrato eólico

La irradiación solar fue obtenida de la estación meteorológica de la Universidad Católica del Norte en Antofagasta, 60 km al sur de la Bahía. Registros continuos fueron divididos en períodos de 24 horas e integrados gráficamente para obtener la irradiación diaria en calorías cm<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>.

El polvo sedimentable se colectó a 3 m sobre el nivel del mar en períodos de 30 días entre septiembre de 1989 y octubre de 1990. Las muestras se colectaron en recipientes cilíndricos de 20 cm de alto que contenían 200 cc de agua destilada con sulfato de cobre, a una concentración de 15 mg l<sup>-1</sup>, para evitar la proliferación de microalgas. La concentración de nitrato fue determinada por espectrofotometría usando los métodos de Strickland & Parsons (1972).

## Muestreo biooceanográfico

Se estableció una estación de muestreo en Punta Angamos (St<sub>1</sub>, fondo = 60 m) y otra en Bahía Mejillones del Sur (St<sub>2</sub>, fondo=40 m) (Fig. 1). En cada estación se midió temperatura con termómetros de inversión y se tomaron muestras para análisis de nitrato, oxígeno y clorofila a distintas profundidades.

En St<sub>1</sub> se tomaron muestras de agua a siete profundidades, distribuidas de forma de dar mayor cobertura a la zona superficial (0, 5, 10, 15, 20, 30 y 50 m). En St<sub>2</sub>, en que se determinó la productividad primaria, se tomaron muestras correspondientes al 100%, 50%, 25% y 1% de luminosidad superficial (Io) determinadas mediante el método del disco Secchi (Parsons *et al.* 1984). En estas profundidades, además de las variables biooceanográficas antes señaladas, se midió el pH y la alcalinidad y se tomó una muestra de fitoplancton para incubación con <sup>14</sup>C (ver más adelante). Además en St<sub>2</sub> se tomaron muestras de nitrato, oxígeno y clorofila en otras tres profundidades intermedias de forma de cubrir toda la columna de agua. La temperatura y clorofila se midieron aproximadamente cada tres días durante el período de estudio (20 oportunidades en 60 días). La productividad, nutrientes y oxígeno se midieron en 10 oportunidades.

El nitrato fue determinado por espectrofotometría (Strickland & Parsons 1972). La alcalinidad se determinó usando el método y las tablas de Strickland & Parsons (1972). El oxígeno se determinó por el método de Winkler (Strickland & Parsons, *op. cit.*).

Para la determinación de clorofila-a, muestras de agua (1 l) fueron filtradas en filtros Whatmann GF/C de 47 mm de diámetro. La extracción de los pigmentos se hizo en acetona al 90% v/v, a baja temperatura, por 24 horas. El sobrenadante fue medido por espectrofotometría usando el método para una longitud de onda (665 nm). Los feopigmentos fueron determinados por espectrofotometría según el método descrito por Strickland & Parsons (1972).

La productividad primaria fue medida *in situ* por el método de incorporación de <sup>14</sup>C a profundidades correspondientes a 100%, 50% 25% y 1% Io. En cada profundidad se tomó una muestra de agua con una botella tipo Niskin de 4 l, llenándose dos botellas de vidrio transparente y una oscura de 150 ml. Las muestras se mantuvieron en oscuridad y a baja temperatura hasta que se completó el muestreo. Para la incubación se agregaron 2  $\mu$ Ci de NaH<sup>14</sup>CO<sub>3</sub>. En tres muestras tomadas al azar se extrajo inmediatamente una alícuota de 1 ml, para medir la concentración inicial de <sup>14</sup>C.

Las botellas fueron incubadas durante tres horas. Todas las incubaciones se realizaron cercanas al mediodía. La separación del fitoplancton se efectuó en filtros Millipore HATF (0,45  $\mu$ m de tamaño de poro) de 22 mm de diámetro. Los filtros fueron expuestos a vapores de HCL concentrado por un minuto para luego ser puestos en viales de centelleo conteniendo 10 ml de Aquasol.

## RESULTADOS

## Transporte de Ekman $(M_{\chi})$ e irradiación solar

Los datos originales fueron suavizados con una media corrida de un punto (Fig. 2). Ambas series (Co. Moreno y Mejillones) se correlacionaron positivamente (r = 0,60, G.L.=57, p < 0.01), siendo más altos los valores de M<sub>x</sub> estimados a partir de los vientos de Cerro Moreno. Esto es debido a que Bahía Mejillones está protegida de los vientos del SW, dominantes en el área, en tanto que Co. Moreno está expuesto a dichos vientos. Vergara & Zuleta (1992) sugieren que los vientos predominantes del sur en Co. Moreno son consecuencia de la interacción entre la topografía de la costa y la brisa mar/tierra característica del área. Es posible, por tanto, que los vientos que generan los eventos de surgencia de Punta Angamos tengan una intensidad intermedia entre Co. Moreno y Ba. Mejillones. Por otra parte, debido a que usamos promedios diarios, las fluctuaciones de la brisa mar/ tierra no aparecen en nuestro análisis. El resto de los análisis se hizo con los datos de Co. Moreno.

Las variaciones cíclicas observadas en la Figura 2 se estudiaron mediante análisis de Fourier. Los resultados (Fig. 3) muestran que durante el período septiembre-octubre de 1990 las frecuencias dominantes estuvieron en el rango de 0,2 a 0,4 ciclos por día (cpd).

La irradiación solar fluctuó entre un mínimo de 400 Cal cm<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> y un máximo de 700 Cal cm<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>; las frecuencias dominantes fueron cercanas a aquellas de  $M_x$  (Fig. 3). Análisis de correlación cruzada (Platt & Denman, 1975) mostró que la irradiación solar se correlaciona positivamente con  $M_x$ , con retrasos de 0 a 3 días. En resumen, los aumentos de  $M_x$  fueron seguidos por aumentos en la irradiación solar o disminución de la nubosidad.

Según los modelos teóricos, para que un aumento de  $\tau_{\rm Y}$  se traduzca en un evento de surgencia, éste debe ser favorable en períodos mayores que el inercial para esa zona (Barber & Smith 1981). Viento intenso (> 5 m s<sup>-1</sup>) en períodos mayores que el inercial (31 hr) se produjo en cinco oportunidades durante el período de estudio (Tabla 1).



Fig. 2: Fluctuación diaria del transporte Ekman a partir de los vientos medidos en el Aeropuerto Cerro Moreno (Co. Moreno) y Bahía Mejillones (Mejillones), y de la irradiación solar (irradiación) durante el período de estudios.

Diurnal fluctuations of Ekman transport calculated from winds measured at Cerro Moreno's Airport (Cerro Moreno) and Mejillones Bay (Mejillones) and of solar irradiance (irradiation) during the study period.

ESTIMACION DEL ESPECTRO DE LINEA



*Fig. 3:* Estimación del espectro de línea para el transporte Ekman, datos Cerro Moreno y Bahía Mejillones, así como para la irradiación solar. La densidad espectral para el índice de surgencia está dada en  $(m^3 s^{-1} km^{-1})^2$ , la correspondiente a la radiación solar en (cal cm<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>)<sup>2</sup>.

Estimation of line spectrum for Ekman transport, data from Cerro Moreno and Mejillones Bay, and solar irradiance. Espectral density for Ekman transport is given in units of  $(m^3 s^{-1} km^{-1})^2$ , that of solar irradiance in (cal cm<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>)<sup>2</sup>.

## Variables biooceanográficas

*Temperatura*. La temperatura superficial fluctuó entre un mínimo de 13,4° C y un máximo de 16,4° C (Fig. 4). En St<sub>1</sub> (Fig. 4A) se produjo una disminución de la temperatura en los períodos de máximo Transporte Ekman. No es posible calcular en forma precisa la inercia de la respuesta del océano a los aumentos en  $M_x$ , debido a que no se muestrearon perfiles de temperatura día a día. Sin embargo, el aná-

Cronología de eventos intensos de viento sur (> 5 m s<sup>-1</sup>) en períodos mayores que el inercial para la Bahía Mejillones del Sur (31 h). Chronology of intense events of southerm

wind (> 5 ms<sup>-1</sup>) in periods greater than inertial for Bahía Mejillones del Sur (31 h)

PeríodoVelocidad media viento (m s <sup>1</sup> )		
6 - 7 Septiembre	6.9	
28 - 29 Septiembre	5.4	
6 - 8 Octubre	6.7	
22 - 23 Octubre	5.6	
26 - 27 Octubre	5.1	

lisis de las Figs. 2 y 4A sugiere un retardo cercano a 1 día. La distribución vertical de las isotermas sugiere condiciones de surgencia activa los días 7-9 de septiembre, 1, 9-11 y 25 de octubre. Estos correspondieron a los períodos de máxima intensidad de vientos del sur (Tabla 1). Si se usa la inclinación de las isotermas para estimar velocidad de surgencia, ésta habría sido cercana a 3,4 metros día<sup>-1</sup> en el evento del 7 al 11 de octubre. Los datos de St<sub>2</sub> mostraron disminución de la temperatura en el interior de la Bahía en algunos de los eventos anteriormente descritos (Fig. 4B). La situación más clara se observó entre el 9 y el 11 de octubre.

Clorofila-a y feopigmentos. La clorofila-a y los feopigmentos fueron más abundantes en St<sub>2</sub> que en St<sub>1</sub> (Fig. 5). Durante septiembre se desarrolló un máximo de clorofila superficial con valores levemente superiores a 10,0 µg l- $1^{-1}$  en St<sub>2</sub> y 6,0 µg  $1^{-1}$  en St<sub>1</sub> (Fig. 5A y C). Estos máximos ocurrieron en los primeros 10 m y se mantuvieron entre el 11 y el 30 de septiembre. Durante este período los feopigmentos aumentaron bajo los 10 m en ambas estaciones de muestreo (Fig 5B y D). La clorofila-a y los feopigmentos disminuyeron durante la primera semana de octubre. La clorofila-a alcanzó sus valores mínimos entre el 9 y el 11 de octubre ( $\leq 2,0 \ \mu g \ l^{-1}$ ), esto es, durante el período de viento sur más intenso. Bajas concentraciones de clorofila-a se mantuvieron hasta el 23 de octubre en St<sub>1</sub>.

A partir del 19 de octubre se desarrolló en el interior de la Bahía  $(St_2)$  una marea roja constituida por el ciliado autótrofo *Mesodinium rubrum*, que persistió hasta el 31 de octubre. Las manchas más densas estuvieron localiza-



Fig. 4: Distribución de las isotermas en la estación (A) St<sub>1</sub> y (B) St<sub>2</sub>. Los puntos negros muestran la profundidad y fecha de cada dato usado en el análisis; esto es también aplicable a los gráficos de las Figuras 5 a 8. El ascenso de las isotermas durante el 11 de octubre marca el principal evento de surgencia observado.

Distribution of isotherms at (A)  $St_1$  and (B)  $St_2$ . The black dots show the depth and date of each datum used in the analysis; this is also applicable to the graphs in Figures 5 to 8. The slope of the isotherms on October 11th shows the main observed upwelling event.

das en superficie (0,5 m) con concentraciones de clorofila-a superiores a 350,0 µg l<sup>-1</sup>. La marea roja tuvo menor intensidad en St<sub>1</sub>, donde los valores de clorofila-a sólo fueron del orden de los 10,0 µg l<sup>-1</sup>.

La Tabla 2 muestra la productividad primaria y clorofila-a superficial así como la especie de fitoplancton dominante para los muestreos de octubre en  $St_2$ . El 11 de octubre, durante el evento más intenso de viento, no se encontraron células identificables en las muestras de agua. Posteriormente, el 19 de octubre se observaron los primeros indicios de marea roja con concentraciones de clorofi-



*Fig. 5*: Distribución de las isolíneas de clorofila-a en la estación (A)  $St_1$ , y (C)  $St_2$  y de feopigmentos en (B)  $St_1$  y (D)  $St_2$ .

Distribution of chlorophyll-a isolines at station (A) St<sub>1</sub> and (C) St<sub>2</sub> and of phaeopigments at (B) St<sub>1</sub> and (D) St<sub>2</sub>.

TABLA 2

Especies de fitoplancton dominantes, clorofila superficial (Cls) y productividad superficial (Ps) durante el mes de octubre de 1990, en la estación de Bahía Mejillones. Dominant species of phytoplankton, surface chlorophyll (Cls) and surface productivity (Ps) during October 1990, at the station in Bahía Mejillones

Fecha	Ps (mgC m <sup>-3</sup> h <sup>-1</sup> )	Cls (µg l <sup>-1</sup> )	Especie
01-10-91	15,9	8,6	Rhizosolenia fragilissima
05-10-91	44,6	3,8	Leptocylindrus danicus, Rh. fragilissima
11-10-91	2,6	0,8	Muestras sin células identificables
19-10-91	5,6	1,7	Mesodinium rubrum
25-10-91	2342,9	373,5	Mesodinium rubrum
29-10-91	1626,2	151.8	Mesodinium rubrum, microflagelados

la-a todavía bajas  $(1,7 \ \mu g \ l^{-1}$  en superficie); los máximos se observaron el 25 de octubre. Tanto la clorofila-a como la productividad aumentaron en dos órdenes de magnitud en seis días. Cuatro días más tarde ambos valores habían disminuido a casi la mitad del máximo. Nitrato y oxígeno. Las máximas concentraciones de nitrato se observaron en las aguas cercanas al fondo de la Bahía, St<sub>2</sub> (25,0 - 30,0  $\mu$ g-at N-NO<sub>3</sub> l<sup>-1</sup>), durante los períodos de mayor abundancia de fitoplancton (Fig. 6B). En la zona eufótica se observaron concentraciones bajas de nitrato durante septiembre, coincidente con el desarrollo del fitoplancton. En St<sub>1</sub> se produjo un ascenso de las isolíneas de 10,0 y 15,0 µg-at N-NO $\frac{1}{3}$  l<sup>-1</sup> durante los dos períodos de máxima intensidad de viento (Fig. 6A). En St<sub>2</sub> sólo se observó aumento de nitrato superficial en el evento de octubre (Fig. 6B). Durante este período la concentración de nitrato fue relativamente homogénea en la columna de agua con valores entre 17,0 y 20,0 µg-at N-NO $\frac{1}{3}$  l<sup>-1</sup>.

Es importante considerar en este punto el aporte de nitrato eólico. Las tasas de sedimentación medidas durante el período septiembre-1989 a octubre-1990 se muestran en la Tabla 3. La tasa de sedimentación promedio para el período de estudio (sept.-Oct. 1990) fue de 0,22 mg-at N-NO $\frac{2}{3}$  m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>; la cual es similar a la del mismo período durante el año 1989 (0,23 mg-at N-NO $\frac{2}{3}$  m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>).

La concentración de oxígeno en la Bahía fue baja durante todo el período estudiado (Fig. 7). Sólo durante los períodos de aumento de clorofila-a el oxígeno superficial fue mayor que 5,0 ml l<sup>-1</sup>, en tanto que durante los episodios de viento, o surgencia, disminuyó por bajo los 3,0 ml l<sup>-1</sup> (Fig. 7). El oxígeno superficial fue particularmente elevado durante el desarrollo de la marea roja, alcanzando valores en exceso de 10,0 ml l<sup>-1</sup> el 25 de octubre en St<sub>2</sub>. Una comparación de la concentración de oxígeno, así como otras variables, durante las diversas condiciones de surgencia observadas, se presenta en la Tabla 4.

#### TABLA 3

Tasa de sedimentación de nitrógeno eólico como nitrato en Bahía Mejillones del Sur (mg-at N-NO $\frac{1}{3}$  m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>). Mediciones realizadas en polyo sedimentable.

en porto sedimentacio.
Eolic Nitrogen sedimentation rate as nitrate in Bahía
Mejillones del Sur (mg-at N-NO <sub>7</sub> m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> ).
Measurements made in setted dust.

Mes	Nitrógeno
Sep. 1989	0,25
Oct.	0,21
Nov.	0,03
Dic.	0,04
Enc. 1990	0,06
Feb.	0,09
Mar.	0,08
Abr.	0,13
May.	0,21
Jun.	0.22
Jul.	0.34
Ago.	0,20
Sep.	0,24
Oct.	0,19



Fig. 6: Distribución de las isolíneas de nitrato en la estación (A)  $St_1$  y (B)  $St_2$ .

Distribution of nitrate isolines at station (A) St<sub>1</sub> and (B) St<sub>2</sub>.





Distribution of oxygen isolines at station (A) St<sub>1</sub> and (B) St<sub>2</sub>.

*Productividad primaria*. La productividad primaria superficial fluctuó entre un mínimo de 2,60 mgC m<sup>-3</sup> hr<sup>1</sup>, durante la fase activa de la surgencia, hasta un máximo de 2342 mgC m<sup>-3</sup> hr<sup>1</sup> durante la marea roja (Fig. 8). Los



Fig. 8: Distribución de la productividad primaria en la estación St<sup>2</sup>. La profundidad de la zona eufótica (Zeu) ha sido indicada en el gráfico con una línea cortada. El símbolo \* indica tasas superiores a 1gC m<sup>-3</sup> hr<sup>-1</sup>.

Distribution of primary productivity at station  $St_2$ . The depth of the euphotic zone (Zeu) is shown as a dashed line. The symbol \* denotes rates higher than  $1gC m^{-3}hr^{-1}$ .



*Fig. 9:* Distribución temporal del índice Pb/ (E m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>)<sup>-1</sup> en el nivel 50% Io en relación a la del nitrato superficial. Pb = mgC (mg Clorf.-a)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>; E= Einstein.

Temporal distribution of the Pb/ (E m<sup>2</sup> h<sup>-1</sup>)<sup>-1</sup> index at 50% Io in relation to surface nitrate. Pb= mgC (mg Clorf.-a)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>; E= Einstein.

períodos de máxima productividad, aparte de la marea roja, se observaron durante la primera semana de septiembre. Los valores de productividad integrada en la zona eufótica se presentan en la Tabla 4. La máxima productividad integrada fue registrada el 25 de octubre, correspondiente al día de máximo desarrollo de la marea roja de *Mesodinium rubrum*, con valores de 4044 mgC m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>. Esta productividad es dos órdenes de magnitud superior al valor mínimo registrado durante el período de estudio (43,7 mgC m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>).

Para estudiar las variaciones temporales de la productividad primaria, sustrayendo el efecto de las variaciones de la biomasa fitoplanctónica y de la irradiación solar, se elaboró un índice (Pb/E) basado en el coeficiente de producción específica (Pb). El índice Pb/E se obtuvo del cuociente entre la productividad primaria y la concentración de clorofila-a, mg C (mg Cla)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> dividido por la intensidad lumínica al nivel de 50% Io. El propósito de este índice fue aislar los efectos de la variación en la concentración de nitrato sobre la productividad (Fig. 9). Los resultados muestran que una vez que se extrae el efecto de los cambios de luminosidad y de concentración de clorofila sobre la productividad primaria, los valores más altos se presentan después de aumentos en la concentración de nitrato.

La distribución vertical de la productividad primaria se relacionó con la dinámica de los eventos de surgencia. Las Figs. 10 y 11 muestran la distribución vertical de las variables biooceanográficas durante una surgencia activa (11 de octubre) y un período de relajación (15 de septiembre) respectivamente. Durante la surgencia activa los valores son casi homogéneos en la columna de agua para casi todas las variables. La productividad más alta, cercana a 10 mgC m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>, se observó a los 10 m de profundidad, con una zona eufótica del orden de los 30 m. Durante el período de relajación se produjo una capa de mezcla superficial, cercana a los 5 m. En esta capa los valores de oxígeno y clorofila fueron altos. La productividad primaria presentó valores máximos tres veces más altos que durante la surgencia activa.

La Fig. 12 muestra la distribución vertical de las mismas variables durante la marea roja. Este fenómeno fue altamente localizado en la superficie (0 - 1 m), donde la productividad alcanzó valores superiores a  $1 \text{gC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ .

## DISCUSION

## La dinámica de primavera de Bahía Mejillones

Nuestra comprensión sobre la dinámica de los procesos productivos pelágicos ha sufrido grandes cambios en la última década (Fenchel 1987). Sin embargo, la noción de que la proSURGENCIA Y PRODUCTIVIDAD PRIMARIA



*Fig. 10:* Distribución vertical de algunas variables biooceanográficas en la estación  $St_2$  en condiciones de surgencia activa (11 de octubre de 1990).

Vertical distribution of bio-oceanographic variables at Station St, during active upwelling conditions (October 11, 1990).



Fig. 11: Distribución vertical de algunas variables biooceanográficas en la estación  $St_2$  en condiciones de relajación de los vientos SW (15 de septiembre de 1990).

Vertical distribution of bio-oceanographic variables at station St, during relaxation of SW winds (September 15, 1990).

ductividad primaria es limitada por la oferta de nitrógeno no ha sufrido mayores variaciones (Nixon *et al.* 1986, Paasche 1988, Howart 1988, Birrien *et al.* 1991). En particular, en áreas de alta producción (500 - 1000 mgC m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>), como lo son los centros de surgencia costera, estos altos niveles parecen depender del ingreso de nitrato a la zona eufótica (Nixon *et al.* 1986). Los resultados presentados en este trabajo sugieren que los altos niveles de productividad primaria de Bahía Mejillones están relacionados al ingreso de nitrato en la zona eufótica de la Bahía producto de los eventos de surgencia que ocurren en Punta Angamos. Datos obtenidos cada 15 días en la Bahía durante 1990 y 1991 (Marín & Rodríguez, datos sin publicar) sugieren que la producción anual (1070 gC m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>) está dentro de las más altas observadas en zonas de surgencia costera (Nixon *et al.* 1986, Koblentz-Mishke & Vedernikov 1973).

La temperatura en Punta Angamos muestra que la respuesta del océano a variaciones en el viento es la que se espera en eventos de surgencia (Barber & Smith 1981). Esto es, la disminución de la temperatura en la columna de agua se produce cuando el viento ha soplado por un período mayor que el inercial (31 hr

487

## MARIN ET AL.



Fig. 12: Distribución vertical de algunas variables biooceanográficas en la estación St<sub>2</sub> durante un fenómeno de marea roja producida por *Mesodinium rubrum* (25 de octubre de 1990). Vertical distribution of bio-oceanographic variables at station St<sub>2</sub> during a red tide (*Mesodinium rubrum*) phenomenon (October 25, 1990).

para Bahía Mejillones). Durante el período de estudios (60 días) se produjeron cinco de estos eventos, en cuatro de los cuales se observó un ascenso de las isotermas. El análisis de Fourier del Transporte Ekman mostró que la frecuencia dominante en el viento es de 0,2 a 0,4 ciclos d<sup>-1</sup>. Esto concuerda con lo obtenido por Small & Menzies (1981) en el área de surgencia de Oregon. Sin embargo, la frecuencia de eventos de mayor magnitud, definidos aquí como aquellos en los cuales el promedio del viento fue superior a 5,0 m s<sup>-1</sup> en un período mayor que el inercial, es cercano a los 0,1 ciclos d<sup>-1</sup>. La secuencia observada en cada evento y su frecuencia concuerdan con la proposición de Rutlant et al. (en prensa) sobre el origen de los eventos de surgencia como consecuencia del dezplazamiento de centros de baja presión a lo largo de la costa.

Al interior de la Bahía sólo fue detectado el evento más intenso (9-11 octubre). Durante ese evento la clorofila superficial se mantuvo entre 0,8 y 1,4 µg l<sup>-1</sup>, comparado con 10,0 µg l<sup>-1</sup> observado durante los períodos de relajación del viento. Small & Menzies (1981) consideran como aguas "limpias" de fitoplancton a aquellas con niveles de clorofila menores a 1 µg l<sup>-1</sup>. Estudios de la surgencia costera del área de Concepción (Chile), por Peterson *et al* (1988), muestran que durante la fase activa los niveles de clorofila son del orden de 1,3 µg l<sup>-1</sup>. Las aguas de la Bahía durante el 9 y 11 octubre corresponden por tanto a aguas "limpias", características de una surgencia activa.

Concentraciones de clorofila del orden de  $10 \ \mu g \ l^{-1}$  se observaron con posterioridad a los eventos de surgencia tanto en septiembre como en octubre. Estas concentraciones son similares a las reportadas por Peterson et al. (1988) para la zona de surgencia de Concepción en períodos de relajamiento. Sin embargo, los valores obtenidos durante la marea roja, al interior de la Bahía, son anómalamente altos. Estos, sin embargo, coinciden con valores de clorofila-a obtenidos en otras partes del mundo en mareas rojas de Mesodinium rubrum (Lindholm, 1985). Este organismo es un ciliado autotrófico que posee un simbionte criptomónido obligado y es capaz de afectar las condiciones ambientales cuando se encuentra en altas densidades (Owen et al. 1992). Una de las características de las mareas rojas producidas por M. rubrum es la de aumentar la concentración de oxígeno (Owen et al. 1992). Esto concuerda con nuestros resultados, ya que las mayores concentraciones de oxígeno, en exceso de 10 ml l<sup>-1</sup>, se observaron durante los episodios de marea roja (Tabla 4). El rápido desarrollo de la marea roja puede haber sido influido por el alto ingreso de nitratos a la superficie posterior al evento de surgencia del 9-11 de octubre, junto con el aumento en la irradiación solar observada en ese período que estabilizó la columna de agua al interior de la bahía. Lindholm (1985) y Owen et al. (1992)

488

establecen que las grandes concentraciones de M. rubrum requieren de aguas con una alta concentración de nutrientes. Wilkerson et al. (1990) muestran que M. rubrum usa de igual manera al nitrato o amoníaco como fuente de nitrógeno. Estas observaciones concuerdan con el desarrollo de la marea roja de M. rubrum con posterioridad al aumento de nitrato en Bahía Mejillones y sugieren que la Bahía es un ambiente propicio para la proliferación de este ciliado durante la primavera. La distribución temporal de las otras variables (oxígeno, nitrato y producción primaria) refuerzan la idea de que los eventos de surgencia que ocurren durante la primavera en Pta. Angamos fuerzan la dinámica de la Bahía. La concentración de oxígeno disuelto disminuye bruscamente  $(< 2.0 \text{ ml } 1^{-1} \text{ en superficie})$  durante períodos activos de surgencia, aumentado posteriormente durante períodos de relajación (> 5,0 ml l-1) como consecuencia de la actividad autotrófica. Las concentraciones de nitrato observadas son similares a aquellas de otras áreas de surgencia, particularmente la de Perú (Friederich & Codispoti, 1981). Las mayores concentraciones se observaron en los dos períodos cuando el viento promedio fue superior a 6 m s<sup>-1</sup>. Esto refuerza la idea que el enriquecimiento en nitratos del área es función de los eventos de surgencia. Codispoti (1981), estudiando eventos de surgencia en Perú, muestra que se producen aumentos significativos de nitrato en superficie cuando el viento aumenta de 3 m s<sup>-1</sup> a 7 m s<sup>-1</sup>.

La comparación de la productividad primaria integrada de Bahía Mejillones con aquellas de otras zonas de surgencia (Andrews & Hutchings 1980) muestra que los valores medidos  $(0,5 - 6,6 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1})$  son similares a los de Namibia  $(0,61 - 3,3 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1})$  y Perú (1,1 - 9,2 gC m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>). Los valores superficiales más altos (@ 100 mgC m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>) son casi el doble de los máximos valores reportados por Peterson et al. (1988) para el área de Concepción en la costa chilena. Durante el período de estudios los aumentos en la productividad primaria se produjeron con posterioridad al enriquecimiento en nutrientes, lo que confirma nuestra idea que son los eventos de surgencia los que controlan la dinámica de primavera de la Bahía.

La productividad medida en manchas de marea roja de *Mesodinium rubrum* (> 2 gC m<sup>-3</sup>

 $h^{-1}$ ) es de las más altas reportadas en la literatura. Esto concuerda con las observaciones de Taylor (1982), que indican que las más altas tasas de productividad de microorganismos registradas en la literatura corresponden a este ciliado autotrófico.

Rodríguez *et al.* (1991) mostraron que Punta Angamos es un centro de surgencia. Estudios numéricos preliminares sugieren que bajo las condiciones de viento imperantes en la región y, como consecuencia tanto de la topografía de fondo como de la morfología de la costa, las aguas surgentes en Punta Angamos pueden ingresar a la Bahía. Lo anterior es ratificado por los resultados de este trabajo y refuerzan la idea que la dinámica biológica de la Bahía está en gran medida controlada por los eventos de surgencia de Punta Angamos.

# Contribución del nitrato eólico a la productividad de Bahía Mejillones del Sur

Uno de los objetivos de este trabajo fue determinar qué porcentaje de la producción primaria de la Bahía puede ser explicada por el ingreso de nitrato eólico al mar. Lo anterior requiere establecer el uso de nitrato por parte del fitoplancton. Debido a que no se realizaron mediciones de producción primaria con <sup>15</sup>N, el análisis se hizo en base a datos de la literatura más los datos de productividad obtenidos durante este estudio.

Sea,  $\rho C$  la producción primaria medida en base a carbono y  $\rho N$  la correspondiente a nitrógeno. Entonces podemos definir una constante a<sub>1</sub> que corresponde a la razón entre ambas mediciones:

$$a_1 = \frac{\rho C}{\rho N}$$
(3)

MacIsaac *et al.* (1985) realizaron mediciones de  $a_1$  en la zona de surgencia de la costa peruana. A partir de esos datos determinamos un valor promedio para  $a_1$  de 13,3. Por otra parte  $a_1$  se puede obtener a partir de la razón de Redfield ( $C_{106}:N_{16}:P_1$ ), lo cual da un valor de 6,63.

Una vez definida la constante  $a_1$ , se necesita saber qué porcentaje de la producción primaria en base a nitrógeno se debe al uso del  $NO_{\overline{a}}$  (producción nueva). Este análisis se hace por lo general en base al cálculo del factor f(Paasche, 1988). Este factor relaciona la producción nueva (en base a N-NO<sub>3</sub>) con la producción reciclada (en base a N-NH<sup>+</sup><sub>4</sub>). Un valor de f=0,25 implica que 25% del consumo de nitrógeno del fitoplancton es suplementado por el nitrato. Los valores de f en áreas de surgencia han sido discutidos en la literatura (Paasche, 1988), fluctuando entre 0,5 y 0,9.

Para evaluar el consumo de nitrato por parte del fitoplancton se puede entonces definir  $\rho$ N-NO<sub>3</sub> como la fracción de la productividad primaria medida en base a nitrógeno, que depende del nitrato (producción nueva) y relacionarla a  $\rho$ C mediante la fórmula:

$$\rho \text{N-NO}_3^+ = \rho \text{C} * \frac{f}{a_1}$$
(4)

donde todos los términos han sido definidos previamente.

Para el objetivo planteado interesa evaluar el valor mínimo que tendría la ecuación (4) dado los valores para  $a_1$  y f en la literatura y las mediciones de productividad obtenidas en Mejillones. Si el nitrato eólico explica un pequeño porcentaje de la productividad medida, entonces no hay razón para considerar otras combinaciones de ambas constantes. Se consideró por tanto un valor  $a_1 = 13,3$  y un valor f = 0,5.

Considerando los valores discutidos, el consumo de N-NO<sub>₹</sub> fluctuó entre 19,2 y 250,8 mg-at  $m^{-2} d^{-1}$  (media = 102 mg-at  $m^{-2} d^{-1}$ ), excluyendo a la marea roja. La sedimentación de N-NO= eólico promedio para ese período fue sólo de 0,22 mg-at  $m^{-2} d^{-1}$  (Tabla 3). Por otra parte, si se considera una velocidad de surgencia de 3,5 m d<sup>-1</sup> y una concentración de nitrato de 18,4 mg-at N-NO<sup>z</sup> m<sup>-3</sup>; entonces una estimación conservativa del enriquecimiento en nitrato, debido a un evento de surgencia como el registrado durante la segunda semana de octubre, sería de 64,4 mg-at N-NO= m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>. Aún más, el cálculo de la velocidad de surgencia usando la relación basada en el promedio de la velocidad del viento (Andrews & Hutchings, 1980) sugiere que para las condiciones de surgencia observadas entre el 9 y 11 de octubre el enriquecimiento habría alcanzado un valor promedio de 184 mg-at N-NO= m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>. Por tanto, el ingreso de nitrato a la

Bahía mediante el mecanismo de surgencia es del mismo orden de magnitud que el consumo de nitrato por parte del fitoplancton y es al menos dos órdenes de magnitud superior al que ingresaría como consecuencia del arrastre de partículas terrígenas hacia la Bahía.

El nitrato eólico, por tanto, explica menos de un 0,5% del promedio de producción primaria integrada (1,1% del menor valor medido) en base a nitrato. Esto hace del mecanismo de surgencia el proceso más importante de aporte de nitrógeno. Los aportes de partículas terrígenas al océano no parecen jugar un rol significativo en la productividad primaria de zonas costeras del Desierto de Atacama.

En conclusión, la productividad primaria de Bahía Mejillones del Sur durante primavera está altamente relacionada a los fenómenos de surgencia que ocurren en Punta Angamos. Estos afectan todas las variables medidas (temperatura, oxígeno, nitrato, clorofila, productividad). En particular, el desarrollo de mareas rojas producidas por Mesodinium rubrum se relaciona estrechamente a un alto enriquecimiento en nitrato derivado del proceso de surgencia. Dadas las condiciones de protección de los vientos dominantes del SW y la presencia de un centro de surgencia en su exterior, esta Bahía presenta condiciones propicias para el desarrollo primaveral de mareas rojas de este ciliado. Estas mismas condiciones hacen de Mejillones del Sur una bahía con bajos contenido de oxígeno disuelto, con excepción de los aumentos que se producen como consecuencia de la actividad fotosintética.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a la Sociedad Pesquera Mar Azul por facilitar su infraestructura en Bahía Mejillones del Sur, para realizar parte de los muestreos oceanográficos; a la Dirección General de Aeronáutica Civil y al Centro Meteorológico Regional del Aeropuerto Cerro Moreno por facilitar los datos de viento y a la Universidad Católica del Norte en Antofagasta por poner a nuestra disposición los datos de irradiación solar. Igualmente agradecemos a Susan Espinoza, Alejandro González y Carlos Biaggini por su participación en las actividades de terreno, y a los pescadores artesanales de Bahía Mejillones del Sur por colaborar con sus embarcaciones para el trabajo en el mar. Agradecemos a Vivian Montecino por sus sugerencias. Este estudio fue financiado por el Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (Proyecto FONDECYT 268/89).

## LITERATURA CITADA

- ANDREWS WRH & L HUTCHINGS (1980) Upwelling in the southern Benguela Current. Progress in Oceanography 9:1-81.
- BARBER RT & RL SMITH (1981) Coastal upwelling ecosystems. In: Longhurst AR (Ed.) Analysis of Marine Ecosystems: 31-68. Academic Press London.
- BIRRIEN J, MV WAFAR, P LE CORRE & R RISO (1991) Nutrients and primary production in a shallow stratified ecosystem in the Iroise sea. Journal of Plankton Research 13:721-742.
- BOWDEN, KF (1983) Physical oceanography of coastal waters. Ellis Horwood Series in Marine Science. John Wiley & Sons, New York, 302 pp.
- CALIENES R, O UILLEN & N LOSTANAU (1985) Variabilidad espacio-temporal de clorofila, producción primaria y nutrientes frente a la costa peruana. Boletín Instituto del Mar del Perú 10:1-44.
- CODISPOTI LA (1981) Temporal nutrient variability in three different upwelling regions. In: Richards FR (Ed.) Coastal Upwelling, Coastal and Estuarine Sciences 1: 209-220. American Geophysical Union, Washington D.C.
- D'AUBAREDE G (1967) Evaluación de los conocimientos existentes sobre minerales fosfáticos y potásicos. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo. Oficina de Cooperación Técnica. CORFO. Instituto de Investigación de Recursos Naturales.
- FENCHEL T (1987) Ecology- Potentials and limitations. Excellence in Ecology 1:1-186.
- FRIEDERICH GE & LA CODISPOTI (1981) The effects of mixing and regeneration on the nutrient content of upwelling waters off Perú. In: Richards FR (Ed.) Coastal Upwelling, Coastal and Estuarine Sciences 1: 221-227. American Geophysical Union, Washington D.C.
- HOWART RW (1988) Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems. Annual Review of Ecology. 19:89-110.
- KOBLENTZ-MISHKE O & VJ VEDERNIKOV (1973) Tentative comparison of primary production and quantity of phytoplankton of the ocean surface. Oceanology 13:55-62.
- LINDHOLM T (1985) Mesodinium rubrum a unique photosynthetic ciliate. Advances in Aquatic Microbiology. 3: 1-48.
- MACISAAC JJ, RC DUDGALE, RT BARBER, D BLASCO y TT PACKARD (1985) Primary production cycle in an upwelling center. Deep Sea Research 32: 503-529.
- MANN KH & JRN LAZIER (1991) Dynamics of marine ecosystems. Blackwell Scientific Publications, Inc., Oxford.

- NAVEA, E & O MIRANDA (1980) Ciclo anual de las condiciones oceanográficas en Mejillones del Sur (Chile). Revista Chilena de Biología Marina, Valparaíso 17:97-133.
- NIXON SW, CA OVIATT, J FRITHSEN & B SULLIVAN (1986) Nutrients and the productivity of estuarine and coastal marine ecosystems. Journal of the Limnological Society of South Africa. 12:43-71.
- OWEN RW, SF GIANSELLA-GALVAO & MB KUTNER (1992) Discrete, subsurface layers of the autotrophic ciliate *Mesodinium rubrum* off Brazil. Journal of Plankton Research 14:97-105.
- PAASCHE E (1988) Pelagic primary production in nearshore waters. In: Blackburn TH and J Sørensen (Eds.) Nitrogen cycling in coastal marine environments. SCOPE 33:33-57. John Wiley & Sons.
- PARSONS TR, M TAKAHASHI & B HARGRAVE (1984) Biological Oceanographic Processes. Pergamon Press, Oxford, 330 pp.
- PETERSON WT, D'ARCOS, GB MCMANUS, H DAM, D BELLANTONI; TH JOHNSON & P TISELUS (1988) The nearshore zone during coastal upwelling: daily variability and coupling between primary and secondary production off Central Chile. Progress in Oceanography 20: 1-40.
- PLATT T & K DENMAN (1975) Spectral analysis in ecology. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6:189-210
- RICHARDS, F (1981) Coastal Upwelling, Coastal and Estuarine Science 1, AGU, Washington D.C.
- RODRIGUEZ L, O ZARATE & E OYARCE (1986) Producción primaria del fitoplancton y su relación con la temperatura, oxígeno, nutrientes y salinidad en la Bahía de Mejillones del Sur. Revista de Biología Marina, Valparaíso 22: 75-96.
- RODRIGUEZ L, V MARIN, M FARIAS y E OYARCE (1991) Identification of an upwelling zone by remote sensing and *in situ* measurements. Mejillones del Sur Bay (Antofagasta-Chile). Scientia Marina 55:467-473.
- RUTLANT J, V. MONTECINO, J. MORAGA & M FARIAS (En prensa) Coastal air-sea interaction and primary productivity experiments at 29.5° S, 71.5° W. The atmosphere-ocean system.
- SEIBOLD E & WH BERGER (1982) The Sea Floor: An introduction to marine geology. Springer Verlag, Berlin, 288 pp.
- SMALL LF & DW MENZIES (1981) Patterns of primary production and biomass in a coastal upwelling region. Deep-Sea Research 28:123-149.
- SOURNIA A (1973) La production primaire planctonique en Mediterranée. Bulletin de L'Étude en commun de la Mediterranée. 5: 1-128.
- STRICKLAND J & TR PARSONS (1972) A practical handbook of seawater analysis. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada 167:1-130.
- TAYLOR FJR (1982) Symbioses in marine microplankton. Marine Pelagic Protozoa and Microplankton Ecology. Ann. Inst. Oceanogr., París (Nouv. Ser.) 61-90.
- VERGARA JA & R ZULETA (1992) Evolución diaria de los vientos superficiales en la zona de Antofagasta Parte
  2: Estudio numérico. VII Seminario Nacional de Energía Solar y Eólica. Viña del Mar, Chile.
- WILKERSON FP & G GRUNSEICH (1990) Formation of blooms by the symbiotic ciliate *Mesodinium rubrum*: the significance of nitrogen uptake. Journal of Plankton Research 12:973-989.