

Estacionalidad de la productividad primaria en Bahía Mejillones del Sur (Chile): una aproximación proceso-funcional

Seasonality of primary productivity in Mejillones del Sur Bay (Chile): a process-functional approach

VICTOR H. MARIN¹ y GONZALO R. OLIVARES

Depto. Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile
Casilla 653, Santiago, e-mail:¹ vmarin@antar.uchile.cl

RESUMEN

Estudiamos la variabilidad estacional de la productividad primaria en Bahía Mejillones y su relación con los eventos de surgencia costera a través de una aproximación proceso-funcional. Se tomaron muestras quincenales de variables físicas, químicas y biológicas, en una estación fija, entre noviembre de 1989 y noviembre de 1991. Durante todo el año se observó la entrada, bajo los 20 m, de agua fría ($<14^{\circ}\text{C}$), con bajo contenido de oxígeno ($<3\text{ ml L}^{-1}$) y alto contenido de nitrato ($>10\text{ mg-at N-NO}_3\text{ m}^{-3}$). La clorofila-a y productividad primaria mostraron un patrón en pulsos durante todo el año, asociado a la entrada de agua fría. Se encontraron diferencias estacionales significativas en los valores de temperatura y nitrato a 20 m, temperatura a 30 m, clorofila-a superficial y estabilidad de la columna de agua. Usando análisis de componentes principales, se identificó como componentes mínimos (sensu O'Neill et al. 1986) del proceso de productividad primaria (a) la biomasa fitoplanctónica, representada por la concentración de clorofila-a; (b) la estabilidad de la columna de agua, dependiente del ambiente térmico; y (c) la concentración de nitrato bajo la zona fótica, representada por el nitrato a 20 y 30 m. Las curvas suavizadas, mostraron una variación estacional de la productividad primaria, con máximos durante primavera-verano, y su relación directa con la estabilidad térmica y la concentración profunda de nitrato. En base a los antecedentes anteriores proponemos un modelo conceptual en el que la variación estacional de la productividad primaria depende de la alternancia de los fenómenos de mezcla vertical y estabilización de la columna de agua, existiendo una amplificación del efecto fertilizador de la surgencia costera debido a que ella ocurre en el exterior de Bahía Mejillones y a que dentro de ella, por la posición de Bahía con respecto al viento dominante, se favorecería la estratificación.

Palabras clave: teoría jerárquica, ecosistemas marinos, productividad primaria.

ABSTRACT

We studied the seasonal variability of the primary productivity of Mejillones Bay, and its relationship with coastal upwelling events using a process-functional approach. Biweekly samples of physical, chemical and biological variables were collected at a single station, between November 1989 and November 1991. Results show a year-round input of water, below 20 m, with low temperature ($<14^{\circ}\text{C}$), low oxygen content ($<3\text{ ml L}^{-1}$) and high nitrate concentration ($>10\text{ mg-at N-NO}_3\text{ m}^{-3}$). Chlorophyll-a and primary productivity showed pulses year-round, associated with the input of cold water. We found seasonal differences in surface chlorophyll-a, temperature and nitrate at 20 m, temperature at 30 m and stability of water column. We identified, using concepts derived from hierarchical theory of ecosystems, the minimum components (sensu O'Neill et al. 1986) of the primary productivity process: (a) the phytoplankton biomass, represented by chlorophyll-a, (b) the water column stability, and (c) the nitrate concentration below 20 m, represented by the nitrate at 20 m and 30 m. Smoothed curves show a seasonal variation of primary productivity, with its maximum during the spring-summer period, and its direct relationship with the thermal stability and the deep nitrate concentration. As a result of the analysis, we propose a conceptual model where the seasonal variation of the primary productivity depends on the switching of two phenomena: vertical mixing and water column stabilization. We propose that there is an amplification of the fertilizing effect of the coastal upwelling at Mejillones Bay, given by the geographic configuration of the Bay in relation to prevailing winds.

Key words: hierarchical theory, marine ecosystems, primary productivity.

INTRODUCCION

El ecosistema marino de la corriente de Humboldt es una de las zonas del planeta con más alta productividad biológica, la cual es atribuida principalmente a la ocurrencia periódica de eventos de surgencia costera (Alheit & Bernal 1993, Barber & Chavez 1983, Shermann 1994). Las condiciones oceanográficas en el norte de Chile parecen ser diferentes en términos de estacionalidad, composición de las masas de agua así como características biológicas (Morales et al. 1996), a aquellas reportadas para la región del Perú (Calienes et al. 1995) y de Chile central (Avaria et al. 1989). Thomas et al. (1994) muestran que la región comprendida entre los 20° S y 32° S presenta una baja estacionalidad en la concentración de clorofila-a superficial, coincidente con vientos favorables a la surgencia costera durante todo el año. Por otra parte, en el área costera de Antofagasta, se han realizado estudios tendientes a caracterizar la variación estacional de las condiciones oceanográficas (Navea & Miranda 1980) y biológicas (Rodríguez et al. 1986, 1991, Marín et al. 1993). Estos estudios describen los eventos de surgencia en Pta. Angamos y sus efectos sobre las bahías de Antofagasta y Mejillones. Rodríguez et al. (1986) reportan una marcada estacionalidad de la biomasa y productividad del fitoplancton en Bahía Mejillones. Marín et al. (1993) muestran que la dinámica primaveral de Bahía Mejillones depende de los eventos de surgencia en Pta. Angamos, lo que determinaría la variación temporal, a escala diaria, de la biomasa y productividad fitoplanctónica. Pizarro et al. (1994) estudiando el área costera de Península de Mejillones (23° S), describen una estacionalidad del viento favorable a la surgencia, siendo de mayor intensidad y de menor variabilidad durante primavera y verano.

Los antecedentes expuestos nos sugieren que, a escala estacional, la variabilidad de la productividad primaria en la región marina costera del norte de Chile, es aún poco clara. Desde la perspectiva de la teoría jerárquica, el estudio de los ecosistemas requiere analizar su organización a distin-

tas escalas (O'Neill et al. 1986). Por tanto, el dilucidar el régimen de variación estacional de la productividad de este ecosistema es, desde nuestra perspectiva, un punto clave en la identificación de los factores que la regulan. Este trabajo tuvo como objetivo principal analizar la variabilidad estacional de la productividad primaria de Bahía Mejillones e identificar los componentes ecosistémicos que la explican.

MATERIALES Y METODOS

Muestreo oceanográfico y análisis de datos

Se estableció una estación de muestreo oceanográfico en Bahía Mejillones del Sur (Fig. 1). Los muestreos se realizaron a intervalos regulares, cada 15 días aproximadamente, entre noviembre de 1989 y noviembre de 1991. Para establecer este intervalo se consideró tanto aspectos logísticos, como de temporalidad de los eventos de surgencia en zonas costeras

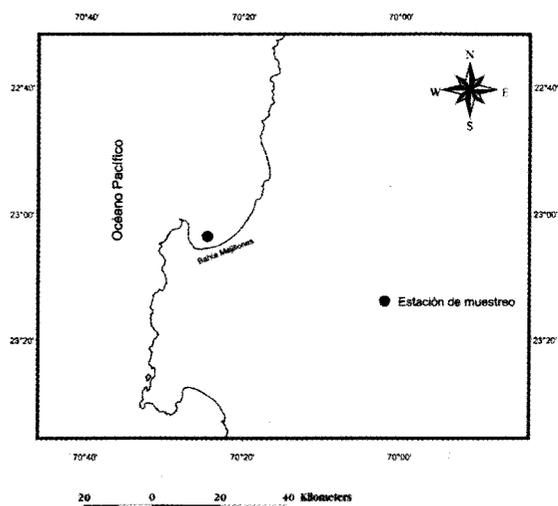


Fig. 1. Localización geográfica de la estación de muestreo oceanográfico. Las muestras de las distintas variables se colectaron entre la superficie y el fondo (40 m), entre noviembre de 1989 y noviembre de 1991.

Geographical location of the sampling station. Samples for measuring the oceanographic variables were collected between the surface and the bottom (40 m) from November 1989 to November 1991.

(McIsaac et al. 1985). Se midió temperatura con termómetros de inversión y se tomaron muestras de agua con botellas Niskin para análisis de nitrato, oxígeno, clorofila-a y productividad primaria a distintas profundidades entre superficie y fondo (40 m). Para medir la productividad primaria se tomaron muestras de agua correspondientes a 100%, 50%, 25% y 1% de luminosidad superficial (I_0), determinadas mediante el método del disco Secchi (Parsons et al. 1984). En estas profundidades, además de las variables mencionadas, se tomó una muestra de agua para incubación con ^{14}C .

La concentración de nitrato fue determinada por espectrofotometría, y la de oxígeno por el método de Winkler (Strickland & Parsons 1972). Para la determinación de la concentración 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 según el método descrito por Strickland & Parsons (1972). La productividad primaria fue medida in situ por el método de incorporación de ^{14}C , los detalles de número de muestras para determinación, incubación y medición se encuentran en Marín et al. (1993).

Descripción y análisis de la variabilidad estacional.

Para describir la variabilidad temporal de las variables oceanográficas se confeccionaron gráficos de isolineas mediante interpolación espacio-temporal (tiempo en el eje x, profundidad en el eje y) por el método kriging (Jongman et al. 1995). Para estudiar su estacionalidad se consideró como verano los meses de diciembre- febrero; otoño los de marzo- mayo; invierno los de junio- agosto; y primavera los de septiembre- noviembre. Las comparaciones estacionales se realizaron en los estratos de 0 m, 20 m y 30 m, debido a que en ellos se logró acumular la mayor cantidad de datos. Además se compararon los valores integrados (promedio ponderado por profundidad) para la columna de agua de

nitrato, clorofila-a y productividad primaria. Se realizó un cálculo aproximado de la estabilidad de la columna de agua (E) usando la ecuación (modificada de Knauss, 1978):

$$E = \frac{1}{\rho_s} * \frac{\rho_{30} - \rho_s}{30}$$

Donde ρ_s y ρ_{30} corresponden a la densidad del agua de mar en 0 m y a 30 m; las densidades se calcularon usando la temperatura medida in situ y considerando una salinidad constante de 35 PSU para toda la columna de agua (ecuación de estado de doble precisión, UNESCO, 1981). Las medianas estacionales de cada variable fueron comparadas mediante un ANOVA no paramétrico Kruskal-Wallis (Fry, 1994).

Aproximación proceso- funcional y análisis estadístico

Desde la perspectiva de la teoría ecológica, los ecosistemas se pueden considerar como sistemas multiescalares de números medios, en los que las relaciones entre variables de estado dependen de la escala a la cual se realiza el estudio, así como de la aproximación ecosistémica empleada (Jørgensen 1992; O'Neill et al. 1986). Una de las aproximaciones es la denominada proceso- funcional, la cual considera los ecosistemas como procesadores de materia y energía, y propone su estudio mediante la identificación de los componentes, vivos o no vivos, que forman parte de tal proceso (O'Neill et al. 1986). Una de las técnicas posibles de emplear en esta aproximación es la de componentes mínimos. Esta técnica consiste en identificar el mínimo conjunto de componentes funcionales que puedan explicar la dinámica del proceso bajo estudio, e.g. productividad primaria (O'Neill et al. 1986). Desde esta perspectiva, el proceso se considerará como explicado si se puede demostrar que es el resultado de la interacción de los componentes identificados. Una de las técnicas estadísticas usadas para resolver este tipo de problemas es la de componentes principales (Jongmann et al. 1995). Nosotros empleamos esta técnica con el fin de definir el

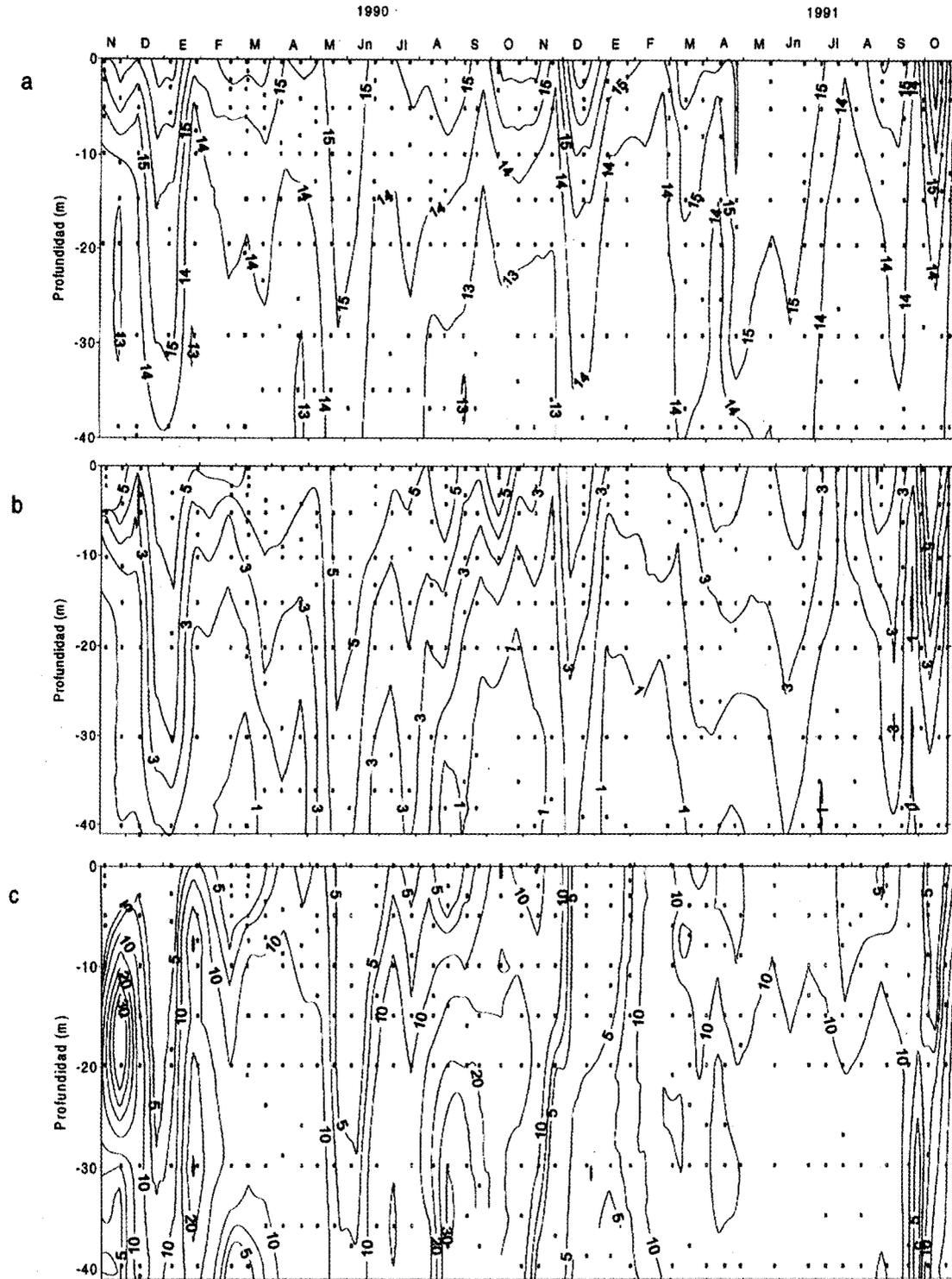


Fig. 2. Distribución temporal de las isóneas de (a) temperatura ($^{\circ}\text{C}$), (b) oxígeno (ml L^{-1}) y (c) nitrato ($\text{mg-at N-NO}_3 \text{ m}^{-3}$). Las isóneas fueron generadas mediante interpolación kriging de los datos colectados en Bahía Mejillones noviembre de 1989 y noviembre de 1991.

Temporal distribution of the isolines of (a) temperature ($^{\circ}\text{C}$), (b) oxygen (ml L^{-1}) and (c) nitrate ($\text{mg-at N-NO}_3 \text{ m}^{-3}$). The isolines were generated using Kriging interpolation method on the data collected in Mejillones Bay between November 1989 and November 1991.

conjunto mínimo de componentes asociadas al proceso de productividad primaria a una escala estacional. Posteriormente empleamos técnicas de series de tiempo, específicamente una media móvil de tres puntos (Ord- 1976), para describir la variación temporal de las variables seleccionadas en el proceso anterior.

RESULTADOS

Variación temporal de las variables oceanográficas

Las temperaturas máximas ocurrieron en superficie durante Enero (20,1 °C en 1991)

y las mínimas cerca del fondo durante los meses de septiembre (12,6 °C en 1990) y noviembre (12,8 °C en 1989 y 1991). El gráfico de isoclinas de temperatura (Fig. 2a) muestra que durante todo el año se producen eventos en los que ingresa agua fría en la bahía, caracterizados por el ascenso de la isoterma de 14,0 °C a profundidades menores a 20 m. Se observó estos eventos en septiembre, noviembre, fines de enero, abril y junio. El agua de menor temperatura, cercana al fondo, presentó niveles bajos de oxígeno (Fig. 2b). De hecho, el ascenso de la isoterma de 14,0 °C presentó una correspondencia temporal con el ascenso de la isolínea de 2,0 ml L⁻¹ de oxígeno. Las mayores incursiones vertica-

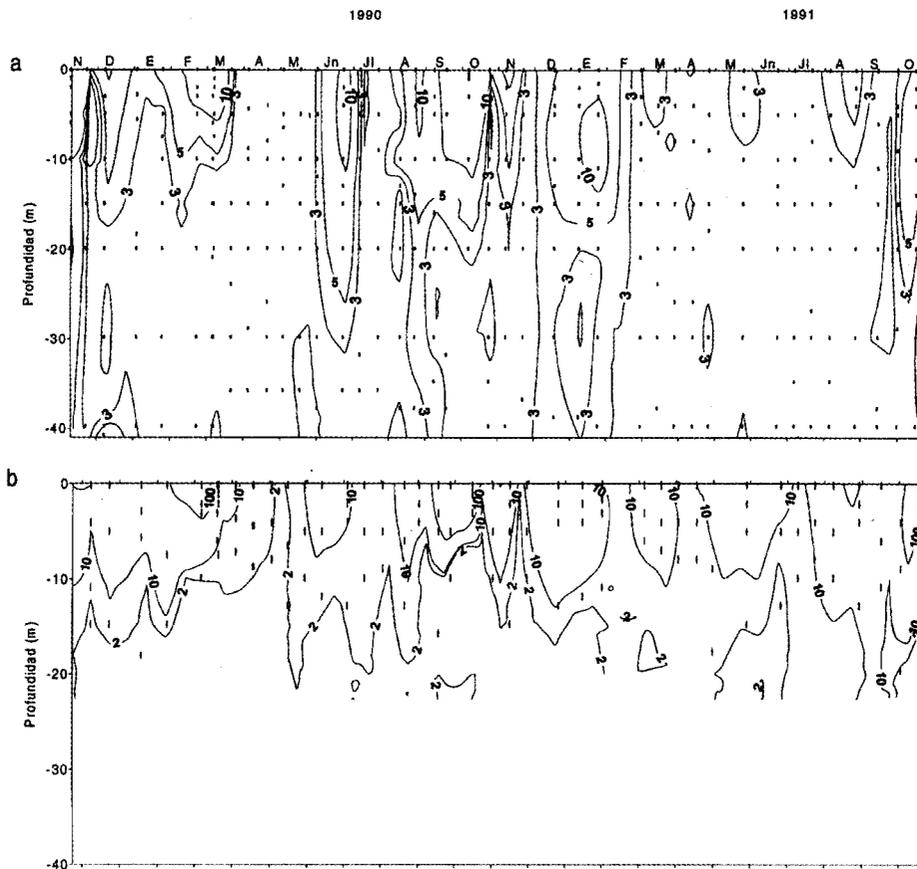


Fig. 3. Distribución temporal de las isolíneas de (a) clorofila-a (mg m^{-3}), y (b) productividad primaria ($\text{mgC m}^{-3} \text{h}^{-1}$). Las isolíneas fueron generadas mediante interpolación kriging de los datos colectados en Bahía Mejillones noviembre de 1989 y noviembre de 1991. Los valores máximos de clorofila ($> 100,0 \text{ mg m}^{-3}$) y productividad primaria ($> 100 \text{ mgC m}^{-3} \text{h}^{-1}$) no aparecen representados como isolíneas.

Temporal distribution of the isolines of (a) chlorophyll-a (mg m^{-3}), and (b) primary productivity ($\text{mgC m}^{-3} \text{h}^{-1}$). The isolines were generated using Kriging interpolation method on the data collected in Mejillones Bay between November 1989 and November 1991. The maximum chlorophyll values ($> 100.0 \text{ mg m}^{-3}$) and primary productivity ($> 100 \text{ mgC m}^{-3} \text{h}^{-1}$) are not shown as isolines.

les de la isoterma de 14,0 °C estuvieron caracterizadas por la aparición cerca del fondo de concentraciones de oxígeno inferiores a 1,0 ml L⁻¹.

El ingreso de aguas frías a la bahía estuvo también acompañado por un incremento en la concentración de nitrato (Fig. 2c), caracterizado por el ascenso de la isolínea de 10,0 mg-at N-NO₃ m⁻³ a profundidades menores a 20 m. Las mayores concentraciones se observaron cerca del fondo durante noviembre de 1989 (43,35 mg-at N-NO₃ m⁻³), agosto de 1990 (17,48 mg-at N-NO₃ m⁻³) y primeros días de noviembre de 1991 (23,16 mg-at N-NO₃ m⁻³). Estas altas concentraciones coincidieron con los eventos más intensos de intrusión de agua fría. Los valores más bajos de nitrato se encontraron en superficie durante los períodos de mayor temperatura en la columna de agua. Las concentraciones de nitrato integrado para la columna de agua fluctuaron entre 27,54 mg-at N-NO₃ m⁻² en febrero de 1991 y 735,0 mg-at N-NO₃ m⁻² en enero de 1990, con una media (± 1 DE) de 359,87 (±164,48) mg-at N-NO₃ m⁻².

Las mayores concentraciones de clorofila-a ocurrieron en superficie (Fig. 3a), con un máximo de 307,6 mg m⁻³, mientras que bajo los 20 m de profundidad los valores fueron generalmente inferiores a 4,0 mg m⁻³. La distribución temporal se caracterizó por presentar pulsos discretos, delimitados por la isolínea de 3 mg m⁻³, que ocurrieron durante todo el año. Sin embargo, los pulsos más intensos (> 100,0 mg m⁻³) ocurrieron durante la primavera. El valor integrado de clorofila-a para la columna de agua fluctuó entre 46,75 mg m⁻² en noviembre de 1990 y 888,6 mg m⁻² en noviembre de 1989, con una media (± 1 DE) de 131,7 (± 141,96) mg m⁻². Por otra parte, la productividad primaria se restringió fundamentalmente a los 20 primeros metros de la columna de agua (Fig. 3b) y estuvo caracterizada por pulsos discretos que siguen, en líneas generales, el patrón de la clorofila-a. Las tasas más elevadas se presentaron desde la primavera hasta comienzos de otoño, con valores extremos en octubre-noviembre (e.g., 930,7 mgC m⁻³ h⁻¹ en octubre de 1990), y enero-marzo (155,1 mgC m⁻³ h⁻¹). Los valo-

TABLA 1

ANOVA no paramétrica de Kruskal-Wallis para comparar las variables oceanográficas medidas entre estaciones del año, con datos obtenidos quincenalmente en Bahía Mejillones entre noviembre de 1989 y noviembre de 1991. H corresponde al estadístico del test (* indica P < 0,05 y ** = P < 0,01)

Non-parametric Kruskal-Wallis ANOVA comparing oceanographic variables measured between seasons to those obtained every 15 days from November 1989 to November 1991 in Mejillones Bay. H is the test statistic (*indicates P < 0.05 and ** = P < 0.01)

Variable	N	Comparación entre estaciones	
		H	P
T ° 0 m	43	6,679	0,083
T ° 20 m	40	11,162	* 0,011
T ° 30 m	37	11,357	* 0,010
O ₂ 0 m	43	2,527	0,470
O ₂ 20 m	40	7,118	0,169
O ₂ 30 m	37	5,127	0,163
NO ₃ Integrado	40	4,248	0,236
NO ₃ 0 m	39	2,654	0,448
NO ₃ 20 m	36	8,323	*0,039
NO ₃ 30 m	34	4,360	0,225
Clorofila-a 0 m	43	10,098	*0,018
Clorofila-a Integrada	43	4,865	0,182
PP Integrada	42	5,460	0,141
Estabilidad	37	15,500	**0,001
Profundidad Zona fótica (m)	54	6,279	0,098

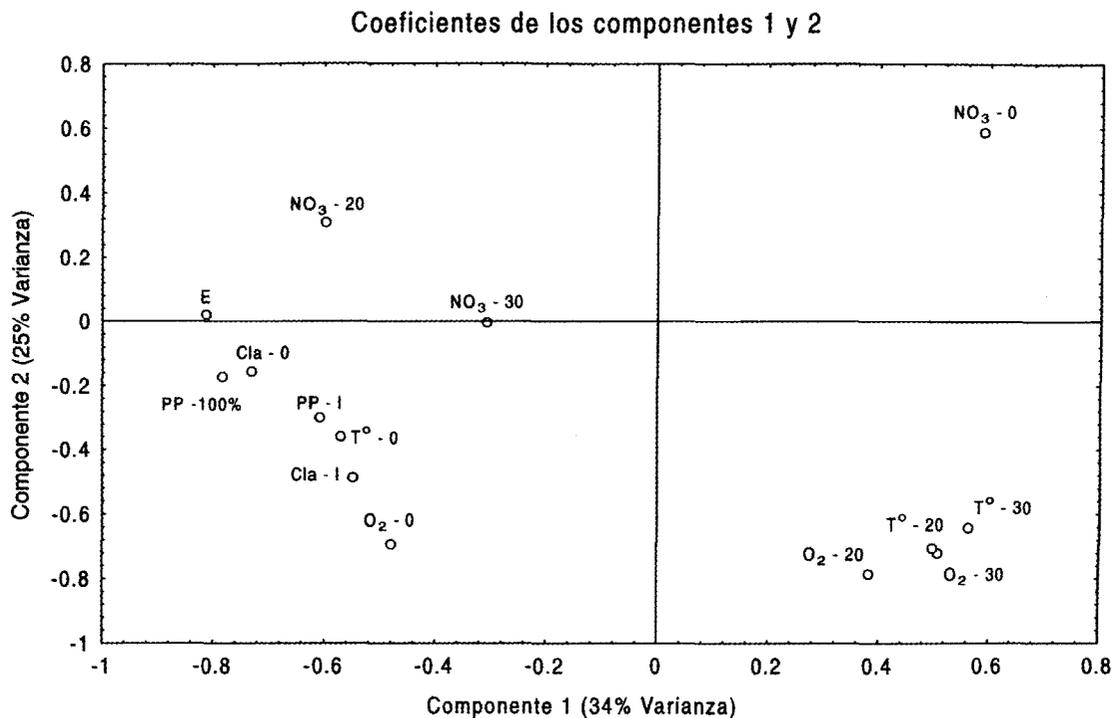


Fig. 4. Coeficientes de los componentes principales 1 y 2, para las mediciones quincenales de temperatura superficial ($T^{\circ} - 0$), a 20 m ($T^{\circ} - 20$), a 30 m ($T^{\circ} - 30$), nitrato superficial ($\text{NO}_3 - 0$), a 20 m ($\text{NO}_3 - 20$), a 30 m ($\text{NO}_3 - 30$), oxígeno superficial ($\text{O}_2 - 0$), a 20 m ($\text{O}_2 - 20$), a 30 m ($\text{O}_2 - 30$), clorofila-a superficial (Cla - 0), clorofila-a integrada (Cla - I), productividad primaria superficial (PP - 100%), productividad primaria integrada (PP - I) y estabilidad (E).

Coefficients of the principal components 1 and 2 of the measurements taken every 15 days for : temperature at surface ($T^{\circ} - 0$), 20 m ($T^{\circ} - 20$), and 30 m ($T^{\circ} - 30$); nitrate at surface ($\text{NO}_3 - 0$), 20 m ($\text{NO}_3 - 20$), 30 m ($\text{NO}_3 - 30$); oxygen at surface ($\text{O}_2 - 0$), 20 m ($\text{O}_2 - 20$), 30 m ($\text{O}_2 - 30$); chlorophyll-a at surface (Cla - 0), integrated chlorophyll-a (Cla - I); surface primary productivity (PP - 100%), integrated primary productivity (PP - I); and, water column stability (E).

res extremos encontrados en primavera correspondieron a eventos de marea roja (para más detalles ver Marín et al. 1993). Durante el invierno se presentaron pulsos de menor intensidad (e.g., $89,9 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$).

La mayoría de las variables agrupadas por estación del año, no mostró diferencias estacionales significativas (Tabla 1). Sin embargo, se observaron diferencias significativas en los valores de temperatura y nitrato a 20 m, temperatura a 30 m, clorofila superficial y estabilidad de la columna de agua.

Variación temporal de los componentes funcionales mínimos

Los componentes funcionales mínimos asociados al proceso de la productividad primaria fueron establecidos mediante análisis

de componentes principales (ver métodos). Los tres primeros componentes principales dieron cuenta del 70% de la varianza total en los datos. Los coeficientes de los dos primeros componentes (Fig. 4) muestran una asociación positiva de la clorofila y productividad primaria (superficiales e integradas) con la temperatura y oxígeno superficial, estabilidad de la columna de agua y nitrato bajo los 20 m. El nitrato en superficie se presentó asociado negativamente a las variables biológicas. Los componentes 1 y 3 mostraron la misma agrupación de variables anterior. La interpretación de la información presentada se basó en los siguientes supuestos: (1) la concentración de oxígeno en la columna de agua es el resultado de fenómenos físicos (e.g., transporte de masas de agua, mezcla turbulenta) y biológicos (e.g., fotosíntesis, con-

sumo por heterótrofos), por lo que no se consideró como componente modificador de la productividad primaria, (2) las restantes variables oceanográficas que aparecen positivamente asociadas a la productividad en el análisis de componentes principales, se consideraron como sus componentes funcionales mínimos. De esta forma, los componentes mínimos de la productividad primaria son: (a) la biomasa fitoplanctónica, representada por la concentración de clorofila-a; (b) la estabilidad de la columna de agua, que depende del ambiente térmico de la bahía y está representada por la temperatura a 0 m, y (c) la concentración de nitrato bajo la zona

eufótica, representada por el nitrato a 20 m.

La temperatura superficial mostró un ciclo estacional clásico, con los mayores valores durante el verano y menores durante el invierno (Fig. 5a). La concentración de nitrato profundo se caracterizó por altos valores al inicio de la primavera y disminución hacia fines del verano (Fig. 5b). El análisis de la variación temporal de las variables biológicas mostró que la biomasa fitoplanctónica y la productividad primaria covarían significativamente a una escala estacional (Fig. 5c y d). De hecho la correlación entre estas variables fue altamente significativa ($P < 0,001$). La tendencia,

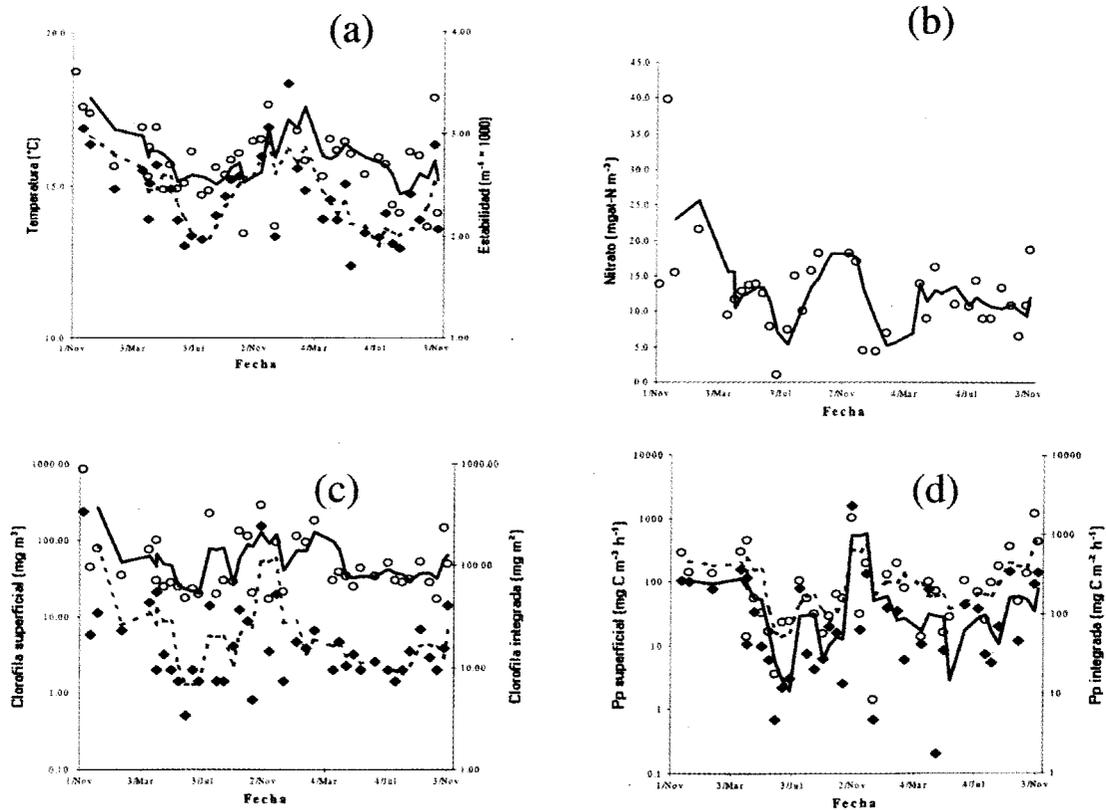


Fig. 5. Variación temporal de los componentes explicativos mínimos de la productividad primaria en Bahía Mejillones. (a) temperatura superficial (línea continua, círculos) y estabilidad (línea entrecortada, cuadrados), (b) concentración de nitrato a 20 m, (c) clorofila-a superficial (línea entrecortada, cuadrados) e integrada (línea continua, círculos), (d) productividad primaria superficial (línea continua, cuadrados) e integrada (línea entrecortada, círculos). Todas las líneas corresponden a medias corridas de tres puntos.

Temporal variation of the minimum explanatory components of the primary productivity in Mejillones Bay. (a) surface temperature (continuous line, circles) and stability (broken line, squares), (b) nitrate concentration at 20 m, (c) surface chlorophyll-a (broken line, squares) and integrated chlorophyll-a (continuous line, circles), (d) surface primary productivity (continuous line, squares) and integrated primary productivity (broken line, circles). All lines correspond to moving averages of three points.

evidenciada por la media corrida de tres puntos, es a un aumento durante primavera-verano y una disminución durante otoño-invierno. Para una mejor visualización de la variación estacional de las variables antes descritas, se graficó las medias corridas de las anomalías estandarizadas. Esto es, a cada punto se le restó el promedio de la serie y se dividió por su desviación estándar. A las series resultantes se le calculó una media corrida de tres puntos. El resultado de este análisis (Fig. 6), muestra la variación estacional de la productividad primaria de la bahía y su relación con el campo térmico superficial y la concentración profunda de nitrato.

DISCUSION

Variabilidad estacional de la productividad primaria de Bahía Mejillones y eventos de surgencia costera

La información oceanográfica obtenida en Bahía Mejillones durante 1989-1991, muestra la presencia durante todo el año de agua fría ($< 14\text{ }^{\circ}\text{C}$) con bajo contenido de oxígeno ($< 3,0\text{ ml L}^{-1}$) y rica en nitrato ($> 10,0\text{ mg-at N-NO}_3\text{ m}^{-3}$). Estas características corresponden a aguas originadas en eventos de surgencia costera, los cuales han sido registrados y caracterizados previamente en esta Bahía (Navea & Miranda

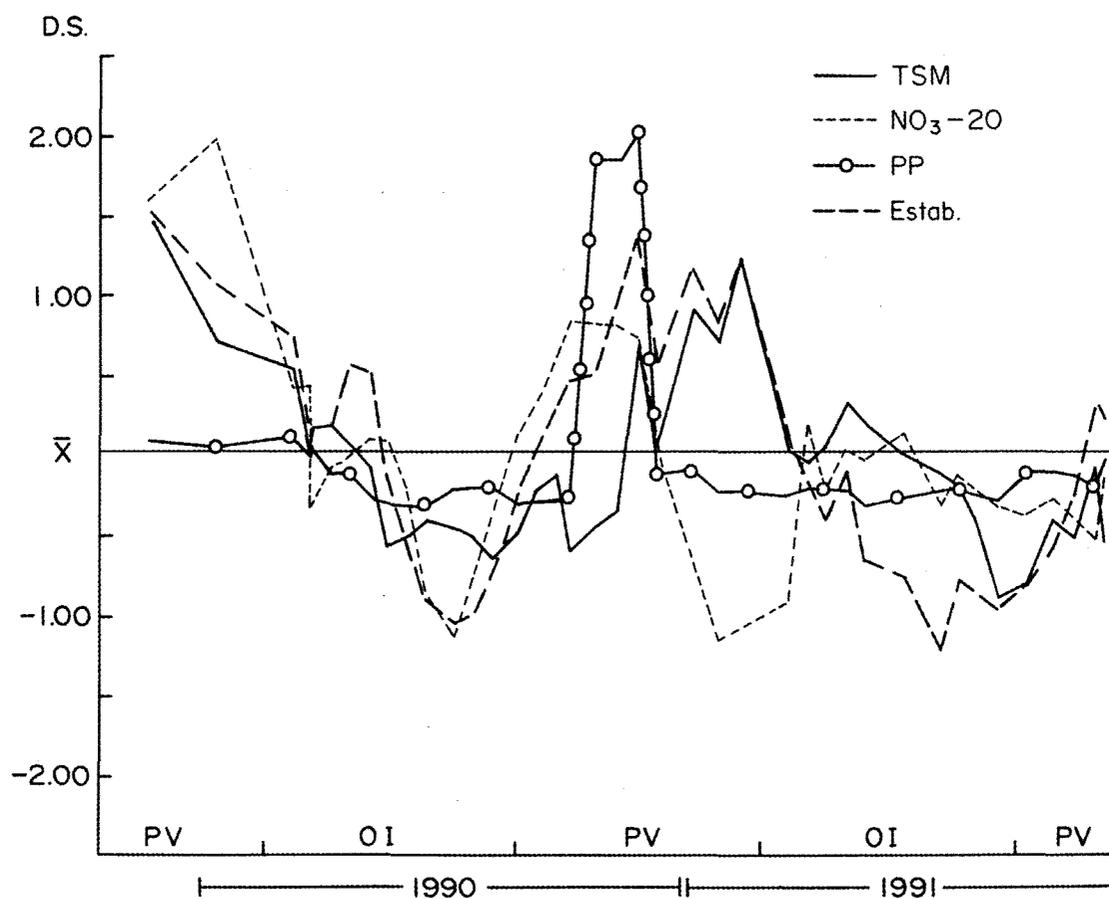


Fig. 6. Variación estacional (media corrida de tres puntos) de las anomalías estandarizadas de la productividad primaria (PP) y de los componentes explicativos mínimos, temperatura superficial (TSM), estabilidad (Estab) y concentración de nitrato a 20 m ($\text{NO}_3 - 20$).

Seasonal variation (moving average of three points) of the standardized anomalies of primary productivity (PP) and of the minimum explanatory components, surface temperature (TSM), stability (Estab) and nitrate concentration at 20 m ($\text{NO}_3 - 20$).

1980, Rodríguez et al. 1986, Rodríguez et al. 1991). Navea y Miranda (1980) muestran que, en superficie, las temperaturas máximas y el mayor contenido de oxígeno se presentan en verano y las mínimas en invierno. Esto coincide con nuestras observaciones, aunque difiere de lo encontrado por Rodríguez et al. (1986). Las concentraciones de nitrato observadas, son similares a las encontradas en la zona de surgencia costera en Perú (MacIsaac et al. 1985, Small & Menzies 1981). Las máximas de oxígeno se encuentran en superficie y descienden rápidamente, en tanto que la concentración de nitrato presenta un patrón inverso, con las máximas cercanas al fondo donde se pueden presentar condiciones anóxicas; ambos patrones concuerdan con estudios previos para esta Bahía (Navea & Miranda 1980, Rodríguez et al. 1986, Rodríguez et al. 1991, Marín et al. 1993).

Dado que la disminución de la temperatura y oxígeno, y el aumento en la concentración de nitrato son más evidentes en profundidades mayores de 20 m y anteceden temporalmente a su expresión en superficie, proponemos que el agua que asciende como resultado de los eventos de surgencia frente a Pta. Angamos ingresa a Bahía Mejillones cerca del fondo. Navea y Miranda (1980), proponen que las aguas de la Contracorriente de Günther ingresan a Bahía Mejillones y caracterizan su condición oceanográfica bajo los 30 m. Su descripción sugiere que sus observaciones corresponderían más bien a eventos de surgencia costera, probablemente asociados a la Contracorriente de Günther, y refuerzan la idea del ingreso no-superficial de las aguas surgentes a la Bahía. La mayor preponderancia de estos eventos durante primavera-verano (Navea & Miranda 1980, Rodríguez et al. 1991) podría explicar las variaciones estacionales significativas encontradas a profundidades de 20 m (Tabla 1).

Marín et al. (1993) postulan que el principal factor que controla el nivel de la productividad primaria en escala diaria es la surgencia costera. Los resultados encontrados en el análisis agrupando los datos por estación del año (ANOVA), confirman que los procesos más importantes en el control de la productividad primaria ope-

ran en escalas inferiores a la estacional, a la vez que dificultan el uso de este análisis en el estudio del proceso de productividad primaria a escala estacional. Cuando se elimina la variabilidad de mayor frecuencia usando medias corridas de 3 puntos, es posible observar una componente estacional de la productividad (Fig. 5a), que es consistente con el patrón estacional de la clorofila-a superficial descrito por otros autores (Pizarro et al. 1994, Barbieri et al. 1995).

La concentración de clorofila-a reportada en este estudio (Fig. 3a) es coincidente con lo reportado por Rodríguez et al. (1986) y comparable con los máximos de clorofila-a en la costa peruana (12,0 mg m⁻³; Calienes et al. 1995), y en la Bahía de Concepción durante eventos de surgencia (10,0 – 18,0 mg m⁻³; Peterson & Bellantoni 1987). Por otra parte, las tasas de productividad primaria encontradas (Fig. 3b) se encuentran dentro del rango propuesto para áreas de surgencia (Valiela 1984) y son comparables con los registros de la zona de surgencia costera del Perú (Calienes et al. 1995). Los pulsos de producción más intensos se observaron durante primavera-verano (Fig. 3b y 5d), de hecho nuestros resultados muestran una variación estacional significativa de la clorofila-a superficial (Tabla 1). El examen conjunto de las variables bióticas y abióticas sugiere que la variación estacional de la productividad primaria puede estar asociada a la mayor preponderancia de eventos de surgencia costera durante primavera-verano, fenómeno observado anteriormente por Rodríguez et al. (1986) y Marín et al. (1993), así como también al régimen estacional de la estabilidad térmica de la columna de agua. Esta proposición la presentamos como un modelo conceptual, basado en el concepto de componentes mínimos (ver métodos) y es desarrollado en los siguientes párrafos.

Modelo ecosistémico de la variación estacional de la productividad primaria en Bahía Mejillones

De acuerdo al análisis de componentes mínimos, la dinámica de la productividad

en bahía Mejillones estaría influenciada por dos variables principales: nitrato disponible y estabilidad de la columna de agua (Fig. 7). El comportamiento temporal de dichas variables estaría determinado por dos procesos asociados a capas distintas de la columna de agua. El suministro de nitrato a la bahía estaría dirigido por la entrada de agua proveniente de la surgencia costera en profundidades superiores a 20 m; en tanto que la estratificación de la columna estaría asociada al calentamiento de la capa superficial por acción de la radiación solar y a la mezcla vertical derivada de la acción directa del viento sobre la Bahía. A pesar de operar durante todo el año, ambos procesos presentan una estacionalidad en sus intensidades (Fig. 6). Por una parte el viento que favorece la surgencia incrementa su fuerza durante primavera-verano (Pizarro

et al. 1994, Rodríguez et al. 1991) y por otra lo hace el calentamiento superficial y estabilización, lo que daría como resultado un incremento de la productividad respecto de otoño-invierno.

Los principales factores limitantes de la productividad primaria en el océano son la luz, el suministro de nutrientes y la temperatura (Parsons et al. 1977, Valiela 1984). La hipótesis de profundidad crítica de Sverdrup, incorpora estos factores y los integra describiendo satisfactoriamente las variaciones en la productividad fitoplanctónica (Wyatt 1980). Es así como las condiciones para el desarrollo explosivo de fitoplancton se basan en una alternancia de los fenómenos de mezcla vertical, que enriquecen la capa superficial de la columna de agua, seguido por una estabilización de esta, que permite que el fitoplancton se

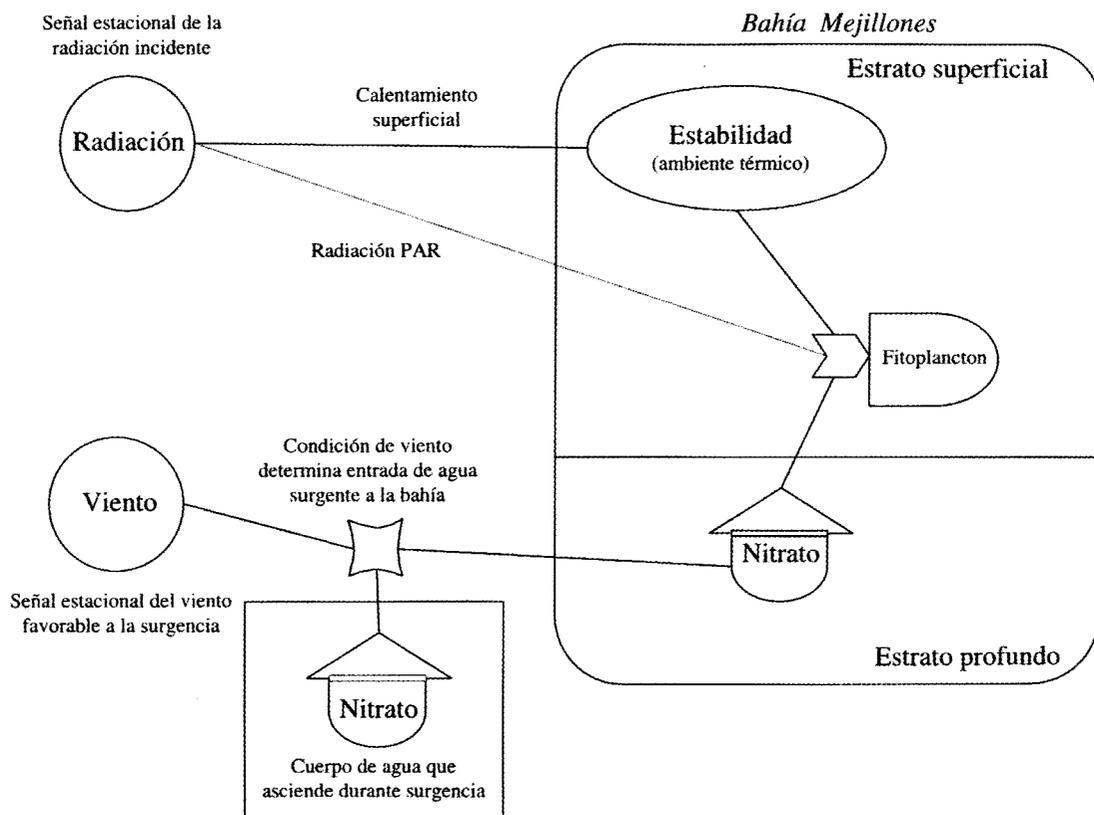


Fig. 7. Modelo esquemático para explicar la variación estacional de la productividad primaria en Bahía Mejillones. Los símbolos usados corresponden a un lenguaje de circuito para materia y energía. Se indican los factores forzantes (○); organismos autótrofos (⊕); almacenaje pasivo de materia (⊕); controladores que dan paso o cortan un flujo (□).

Schematic model explaining the seasonal variation of primary productivity in Mejillones Bay. Symbols used correspond to circuit language for matter and energy. Driving factors (○); autotrophs (⊕); passive matter storage (⊕); controls cutting off or opening up fluxes (□).

mantenga en la zona fótica el tiempo suficiente para utilizar los nutrientes (Smetacek & Passow 1990). Nuestro análisis de componentes mínimos representado esquemáticamente en la Figura 7, concuerda con la descripción anterior y es aplicable a la variación estacional de la productividad primaria en Bahía Mejillones. El incremento en la fuerza y frecuencia de los eventos de surgencia costera en la zona externa de Bahía Mejillones, generaría durante primavera y verano un incremento en el suministro de nutrientes a la capa fótica de la Bahía. Por otro lado, este mismo proceso impide la estabilización que permite el aprovechamiento de los nutrientes por parte del fitoplancton. Desde esta perspectiva, nuestro modelo difiere de aquel de Sverdrup (Smetacek & Passow 1990), en el sentido que el nuestro sitúa al proceso principal de enriquecimiento, i.e. surgencia, en el exterior de Bahía Mejillones (Fig. 7). Vale decir, la Bahía presenta una configuración geográfica que la protege de la acción directa de los vientos responsables de la surgencia costera (Fig. 1), viéndose afectada sólo por los eventos de mayor intensidad (Marín et al. 1993). Ello permite períodos más largos entre mezcla y reestratificación de la capa superficial. De esta forma, existiría una amplificación del efecto fertilizador de los eventos de surgencia sobre la productividad del sistema, debido a la discontinuidad representada por la morfología de la costa y topografía de fondo, como ha sido propuesto para otras regiones (Margalef 1978). Esta condición topográfica podría explicar el desarrollo relativamente frecuente de pulsos de productividad extremadamente elevados y de mareas rojas durante el período primavera-verano en Bahía Mejillones (Marín et al. 1993).

Los ecosistemas son sistemas únicos. Sin embargo, su dinámica debería ser explicada sobre la base de conceptos generales provenientes de la teoría ecológica (Breckling 1992). Lo anterior, requiere no sólo la descripción de las propiedades de un ecosistema en cuanto a un proceso particular, sino que de su posterior modelación basada en conceptos teóricos. Esta es la perspectiva bajo la cual hemos enfocado el

estudio de la variación estacional de la productividad primaria en la costa chilena.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el Proyecto FONDECYT 89/268 y por el Proyecto Environmental Information and Modelling System (EIMS) financiado por la IBM International Foundation. Los autores agradecen los comentarios críticos de Luisa Delgado y de dos evaluadores anónimos.

LITERATURA CITADA

- ALHEIT J & P BERNAL (1993) Effects of physical and biological changes on the biomass yield of the Humboldt Current ecosystem. En: Sherman K, LM Alexander, BD Gold (eds) Large Marine Ecosystems: Stress, Mitigation, and Sustainability: 53-58, AAAS Press, Washington DC.
- AVARIA S, S PALMA, H SIEVERS & N SILVA (1989) Revisión sobre aspectos oceanográficos físicos, químicos y planctónicos de la Bahía de Valparaíso y áreas adyacentes. *Biología Pesquera* (Chile) 18: 67-96.
- BARBER R & F CHAVEZ (1983) Biological consequences of El Niño. *Science* 222: 1203-1210.
- BARBIERI M, M BRAVO, M FARIAS, A GONZALEZ, O PIZARRO & E YAÑEZ (1995) Fenómenos asociados a la estructura térmica superficial del mar observados a través de imágenes satelitales en la zona norte de Chile. *Investigaciones Marinas* (Chile) 23: 99-122.
- BRECKLING B (1992) Uniqueness of ecosystems versus generalizability and predictability in ecology. *Ecological Modelling* 63: 13-27.
- CALIENES R, O GUILLEN & N LOSTAUNAU (1995) Variabilidad espacio-temporal de clorofila, producción primaria y nutrientes frente a la costa peruana. *Boletín del Instituto del Mar del Perú-Callao* 10: 1-44.
- FRY J, ed (1994) *Biological Data Analysis, A Practical Approach*. Oxford University Press, New York, USA. 418 pp.
- JONGMAN RGH, CJF TER BRAAK & ORF VAN TONGEREN Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge Univ. Press., London. xxi + 229 pp.
- JØRGENSEN SE (1992) *Integration of ecosystems theories: A pattern*. Kluwer Academic Publishers, London. 383 pp.
- KNAUSS J (1978) *Introduction to Physical Oceanography*. Prentice-Hall Inc, New Jersey, USA. 338 pp.
- MACISAAC J, R DUGDALE, T BARBER, D BLASCO & T PACKARD (1985) Primary production cycle in an upwelling center. *Deep-Sea Research* 32: 503-529.
- MARGALEF R (1978) What is an upwelling ecosystem? En: Borje R & M Tomszak (eds) *Upwelling Ecosystems*: 12-14. Springer-Verlag Heidelberg, New York.

- MARIN V, L RODRIGUEZ, L VALLEJO, J FUENTESECA & E OYARCE (1993) Efectos de la surgencia costera sobre la productividad primaria primaveral de Bahía Mejillones del Sur (Antofagasta, Chile). *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 479-491.
- MORALES C, J BLANCO, M BRAUN, H REYES & N SILVA (1996) Chlorophyll-a distribution and associated oceanographic conditions in the upwelling region off northern Chile during the winter and spring 1993. *Deep-Sea Research* 43: 267-289.
- NAVEA E & O MIRANDA (1980) Ciclo anual de las condiciones oceanográficas en Mejillones del Sur (Chile). *Revista de Biología Marina*. 17: 97-133.
- O'NEILL RV, DL ANGELIS, JB WAIDE & TFH ALLEN (1986) A hierarchical concept of ecosystems. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey vii+253 pp.
- PIZARRO O, S HORMAZABAL, A GONZALEZ & E YAÑES (1994) Variabilidad del viento, nivel del mar y temperatura en la costa norte de Chile. *Investigaciones Marinas (Chile)* 22: 85-101.
- PETERSON W & D BELLANTONI (1987) Relationship between water-column stratification, phytoplankton cell size and copepod fecundity in Log Island Sound and off central Chile. *South African Journal of Marine Science* 5: 411-421.
- PARSONS T, M TAKAHASHI & B HARGRAVE (1984) *Biological Oceanographic Processes*. Pergamon Press, Oxford. 330 pp.
- RODRIGUEZ L, O ZARATE & E OYARCE (1986) Producción primaria del fitoplancton y su relación con la temperatura, nutrientes, oxígeno y salinidad en la Bahía Mejillones del Sur. *Revista de Biología Marina*. 22: 75-96.
- RODRIGUEZ L, V MARIN, M FARIAS & 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.
- SHERMAN K (1994) Sustainability, biomass yields, and health of coastal ecosystems: an ecological perspective. *Marine Ecology Progress Series* 112: 277-301.
- SMALL L & D MENZIES (1981) Patterns of primary productivity and biomass in a coastal upwelling region. *Deep-Sea Research*. 28: 123-149.
- SMETACEK V & U PASSOW (1990) Spring bloom initiation and Sverdrup's critical-depth model. *Limnology and Oceanography* 35: 228-234.
- STRICKLAND J & T PARSONS (1972) A practical handbook of seawater analysis. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* 167: 1-130.
- THOMAS A, F HUANG, P STRUB & C JAMES (1994) Comparison of the seasonal and interannual variability of phytoplankton pigment concentrations in the Peru and California Current systems. *Journal of Geophysical Research* 99: 7355-7370.
- UNESCO, 1981. The practical salinity scale 1978 and the international equation of state of seawater 1980. UNESCO Tech. Papers in Marine Science N° 36.
- VALIELA I (1984) *Marine Ecological Processes*. Springer-Verlag, New York, USA. 546 pp.
- WYATT T (1980) The growth season in the sea. *Journal of Plankton Research* 2: 81-97.