

FLUJO DE CARBON EN UN MODELO TROFICO PELAGICO PARA BAHIA DE CONCEPCION, CHILE*

CARBON FLUX IN A PELAGIC TROPHIC MODEL TO CONCEPCION BAY, CHILE

Patricio Bernal¹, Ramón Ahumada, Humberto González², Silvio Pantoja³ y Alfredo Troncoso

RESUMEN

Utilizando información recopilada durante años con propósitos descriptivos en la bahía de Concepción y mediante la cuantificación de tasas de cambio y biomásas instantáneas de algunos procesos ecológicos, se realiza una primera aproximación holística de un modelo trófico para esta bahía. Se usó como variable de estado el carbono orgánico, como una forma de estimar el flujo de masa. La información base ha sido reprocesada para obtener tendencias promedio, caracterizar flujos, tasas de producción y transferencia de carbón en el ambiente pelágico, asociado a un sistema de surgencia costera. Los compartimentos utilizados en el modelo fueron: fitoplancton, bacterioplancton, microflagelados y ciliados, zooplancton y peces. Además se consideraron dos reservorios: carbón orgánico particulado (COP) y carbón orgánico disuelto (COD). Estos componentes fueron enlazados por cinco procesos: producción primaria, producción bacteriana, producción de microflagelados y ciliados, producción secundaria, y tasa de sedimentación.

Palabras claves: Flujo de carbón, modelos de caja, ecosistema pelágico, bahías, Chile.

ABSTRACT

Data base compiled from descriptive studies carried out during several years in Concepción Bay, were used in order to estimate ecological fluxes. We used organic carbon as the state variable for build-up a carbon budget, in the first holistic approach to a trophic model to this bay. Data were reprocessed and improved in order to obtain averages, defined fluxes, estimated production rates, and used to calculate transferencies in pelagic ecosystem. In the model we use the five following compartment: phytoplankton, bacterioplankton, microflagellates and ciliates, zooplankton and pelagic fishes. Furthermore we considered two reservoirs: particulate organic carbon (POC) and dissolved organic carbon (DOC). The five processes that link these compartments are: primary production, zooplanktonic production, bacterial production, microflagellate production and sedimentation rate.

Key words: Carbon flow, box model, pelagic ecosystem, embayment, Chile.

INTRODUCCION

Durante la década de los ochenta, se ha puesto cada vez mayor énfasis en la cuantificación de flujos de materia y energía en ecosistemas marinos (Platt *et al.*, 1981; Longhurst, 1984; Fasham, 1985). Descripciones cuantitativas de flujos de materia o energía entregan información de la estructura de los ecosistemas

y delimitan la eficiencia con que la materia o energía es transferida, disipada y/o asimilada (Baird and Ulanowicz, 1989).

La cuantificación de los cambios que ocurren en la estructura del ecosistema son lentos, y pueden considerarse como eventos transcendentales, cercanos al equilibrio, y que en su conjunto tienden al estado estable. Un elemento común, que mantiene la condición

*Contribución al Proyecto FONDECYT 0374/88.

Dirección Actual:

¹Instituto de Fomento Pesquero. Casilla 1287. Santiago, Chile.

²Institut Fur Polar und Meeresforschung. Am Handelshafen 12. D-2850. Bremerhaven. RFA.

³Marine Sciences Reseach Center. State University of New York, Stony Brook, New York. USA.

de "equilibrio", son los flujos de materia y energía en su interior y a través de sus límites.

Los flujos son un fenómeno común a prácticamente todas las disciplinas científicas, de tal forma que muchos objetos de estudio científico pueden ser descritos en términos de diagrama de flujos. Los ecosistemas no son una excepción, y pueden ser estructurados en base a flujos y considerados como un sistema abierto, con intercambio de materia y energía con el exterior. La conservación de masa de un sistema abierto debe ser ajustado al intercambio de masa del componente ∂ , entre la masa que entra al sistema $d_e m_a$ desde el exterior y los cambios ocurridos en su interior $d_i m_a$, donde una parte de la energía pasa a formar la masa permanente del compartimento y otra parte se disipa como calor. Prigogine (1961) expresa esta relación como:

$$dm_a = \sum_{\varnothing=1}^r Tm_a r\varnothing + \sum_{l=1}^n d_e m_a n p Qi - \sum_{k=1}^p dSm_a p.$$

Sumando sobre ∂ y considerando las relaciones del cambio estequiométrico, se puede obtener el cambio total: $dm = d_e m$. Esta relación expresa el principio de conservación de masa en sistemas abiertos e indica que el cambio de masa total es igual al intercambio con el exterior.

La reconstrucción de un balance de materia y energía de un ecosistema es un ejercicio laborioso, debido a que el procedimiento no cae sólo dentro del concepto de la teoría calórica; esto es, deben hacerse algunas interconversiones entre calor y trabajo, con diferencias entre energía interna y entalpía (Ulanowicz, 1986).

El presente trabajo es una primera aproximación para establecer una visión holística de la transferencia de masa, estimada como carbón, de un sistema altamente productivo.

Descripción del área

El modelo propuesto fue delimitado a la bahía de Concepción, una zona costera restringida de 167,4 km² de superficie, con forma rectangular; 18,5 m de profundidad promedio y con dos conexiones con el océano. La bahía estacionalmente está influenciada por un sistema de surgencia costero que

$$dm_a = d_e m_a + d_i m_a$$

la masa al interior del sistema se define como:

$$d_i m_a = \sum_{\varnothing=1}^r Tm_a r\varnothing - Qi - \sum_{k=1}^p dSm_a p.$$

1 2 3

Donde:

1. Producción y transformación de biomasa al interior del sistema.
2. Pérdida de masa por disipación de energía debida a trabajo biológico.
3. Salidas de masa a través de los bordes del sistema.

y considera el cambio total de un sistema como:

aporta nutrientes preformados a la fertilización del sistema (Ahumada, en este número). La surgencia se define como el ascenso de la masa de Agua Ecuatorial Subsuperficial (AEES), generada por el forzamiento físico ejercido por los vientos dominantes del S y SW. Estos eventos (activación y relajación) prevalecen durante 210 días de un ciclo anual (período de surgencia = 0,57 año) (Ahumada y Chuecas, 1979).

El volumen de la bahía es de ca., $3,09 \times 10^9$ m³, donde el área de intercambio con la zona costera adyacente (sección de la Boca Chica + Boca Grande) corresponde a una superficie de ca. 0,18 km². Para este período se estimó un tiempo de residencia de las aguas en la bahía de 3 a 5 días (Arcos y Wilson, 1984; Mesías y Salinas, 1986).

La Tabla 1 muestra los valores que caracterizan las aguas de la bahía durante el período de surgencia. La salinidad superior a 34,4 y de distribución homogénea en la columna de agua, delimita la extensión en el tiempo de este período. La temperatura muestra diferencias entre la capa superficial y de fondo, siendo esta última característica de las AEES. En cambio, la temperatura superficial resulta del intercambio térmico de las aguas afloradas y calentamiento por radiación solar.

Tabla 1
Parámetros ambientales que definen el período de surgencia de las AESS
en la bahía de Concepción. Se considera dos estratos definidos por la isopícnica
de $\sigma_t=26,5$

Variables	Promedios		Unidades	Comentarios
	Capa superf.	Capa fondo		
Espesor	0-10	<12	m	Estratos más frecuentes
Salinidad	34,50	34,60	g kg^{-1}	Columna homogénea
Temperatura	13,60	11,10	$^{\circ}\text{C}$	Valores máximos de $16,5^{\circ}\text{C}$ se alcanzan en diciembre
Densidad	1.026,3	1.026,7	g dm^{-3}	La mayor estratificación se logra en otoño por dilución superficial
Oxígeno Dis	6,4	<1,0	ml l^{-1}	En la capa superficial son comunes los valores sobresaturados
pH	8,4	7,6	$-\log [\text{H}]$	Valores $>8,6$ en la capa superficial están asociados a máximos de biomasa de fitoplancton
Nitratos	0,2	24,4	$\mu\text{mol l}^{-1}$	Limitante del crecimiento del fitoplancton
Nitritos	0,5	3,5	$\mu\text{mol l}^{-1}$	Aumentan su concentración hacia la cabeza de la bahía
Amonio	0,3	5,0	$\mu\text{mol l}^{-1}$	Valores máximos exceden los $50 \mu\text{mol l}^{-1}$ en el área adyacente a la Marisma Rocuant
Fosfatos	0,5	2,9	$\mu\text{mol l}^{-1}$	Valores máximos en áreas adyacentes a la Marisma Rocuant
Silicatos	2,0	26,8	$\mu\text{mol l}^{-1}$	
COP	3.800	700	mg m^{-3}	Máximos de 4.960 mg m^{-3}

La diferencia de temperatura producida entre la capa superficial y de fondo durante el período, determina la estratificación de densidad de las aguas. La capa superficial, que alcanza los 14 m en las estaciones con profundidades mayores de 25 m, muestra una mayor actividad autotrófica y se caracteriza por una menor concentración de nutrientes, debido a la remoción de éstos por consumo, sobresaturación de oxígeno, altas concentraciones de COP y de biomasa fitoplanctónica. En cambio, la capa de fondo se caracteriza por una rápida disminución en la concentración de oxígeno, alcanzando valores menores a 1 ml l^{-1} y un gradiente positivo de nutrientes con la profundidad.

Compartimentos y flujos de masa en el modelo

El modelo fue definido por cinco compartimentos que mantienen relaciones de dependencia en relación a la transferencia de masa. Los componentes son: i) fitoplancton, ii) bacterioplancton, iii) microflagelados y ciliados, iv) zooplancton, y v) peces pelágicos. Estos compartimentos están enlazados por cinco procesos: producción primaria, producciones secundarias (bacteriana, microflagelados

y ciliados, zooplancton, peces pelágicos), y tasa de sedimentación. Además se consideró dos reservorios: carbón orgánico particulado (COP) y disuelto (COD). Los parámetros ambientales, a pesar de que no fueron incorporados al modelo, permiten la delimitación espacial y temporal del sistema y entregan una buena aproximación para la verificación de los resultados de los procesos (radiación solar, productividad potencial a partir de los nutrientes, sustrato para las bacterias, etc.).

De esta forma, se establece un modelo de siete componentes (cinco compartimentos y dos reservorios):

1) Fitoplancton, definido por protistas autótrofos, solitarios o formando cadenas, constituido mayoritariamente por 6 taxas de diatomeas que constituyen más del 80% del total de células para el período (los taxas que ocupan las tres primeras abundancias son: *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira* spp. y *Detonula pumila* (González et al., 1987).

2) Zooplancton, definido por animales $>$ de $335 \mu\text{m}$, representados en su mayoría por copépodos herbívoros (80%), donde los zooplanctones dominantes para el período fueron: *Calanoides patagoniensis*, *Acartia tonsa* y *Centropages braquiatatus*.

3) Bacterioplancton, definido operacionalmente por organismos menores de $2 \mu\text{m}$ y retenidos por un filtro de $0.2 \mu\text{m}$. Este componente consideró bacterias heterotróficas libres, que dan cuenta de más del 90% del total en el área.

4) Micropastoreadores, constituido por microflagelados y ciliados.

5) Peces pelágicos, principalmente constituidos por clupeiformes (*Strangomera bentincki*, *Engraulis ringens* y, ocasionalmente, *Norranichthys crokeri*).

6) Carbón orgánico particulado (COP), definido operacionalmente como el carbón contenido en las partículas menores de $300 \mu\text{m}$ y retenidos por un filtro de $1.2 \mu\text{m}$.

7) Carbón orgánico disuelto (COD). Formado por carbón orgánico en solución y constituido de una gran variedad de moléculas. Entre los procesos conocidos que aportan al COD figuran: exudados, lisis celular y *sloppy feeding*.

Estimación de compartimentos y flujos

La información corresponde a datos obtenidos en la bahía de Concepción para el "Período de Surgencia" de diferentes años (i.e., 1979, 1982, 1983, 1986, 1987 y 1988) y publicados por los autores en diferentes artículos específicos. El número de muestras consideradas para los promedios por estrato de profundidad excede los 120 valores, con excepción del pH y amonio, que sólo tienen 86 y 65 por estrato, respectivamente.

Los diferentes compartimentos del modelo fueron estimados de la siguiente manera:

a) Fitoplancton. La biomasa fitoplanctónica promedio fue cuantificada a partir de conteo de células por litro en muestras de la bahía. A partir de este valor y de la estimación de un valor promedio de volumen plasmático, se estimó el contenido de carbón orgánico (Strathmann, 1967). Con estimaciones a partir de $C1_a$ (biomasa) y de la relación $C/C1_a$, se obtuvieron valores concordantes en el orden de magnitud. La productividad primaria bruta (PPB) fue estimada como la fijación de carbono a través de la fotosíntesis y medida a través de incubaciones, de acuerdo a la técnica del ^{14}C modificada por Lewis y Smith (1983), parte de los resultados fueron publicados por Pantoja et al. (1987).

b) Zooplancton. La biomasa zooplanctónica fue medida como volumen desplazado (ml m^{-3}) a partir de arrastres oblicuos, utilizando una red Bongo y posteriormente transformada a carbón, empleando las ecuaciones

de Wiebe et al. (1975). La producción zooplanctónica fue calculada a partir de la relación P/B usada por Brylinsky (1976) para el Canal Inglés.

c) Bacterioplancton. La biomasa bacteriana fue determinada a través de mediciones de volúmenes bacterianos (cocos y bacilos), empleando para ello epifluorescencia y la tinción de anaranjado de acridina (Hobbie et al., 1977).

Posteriormente, fue transformada a carbón usando la relación de Frey (1989) ($308 \text{ fg C } \mu\text{m}^{-3}$). La producción bacteriana fue estimada a través de la incorporación de ^3H -timidina al ADN, según la técnica de Fuhrman & Azam (1982) en experimentos de incubación (Pantoja et al., 1989 y Daroch, 1988).

d) Microflagelados y ciliados. La biomasa fue estimada a partir de relaciones P/B dada por Baird & Ulanowicz (1989), y una tasa de recambio de seis días. La producción secundaria de microflagelados y ciliados, dada por los mismos autores, es de un 10% de la Producción Secundaria Bacteriana.

e) Peces pelágicos. La biomasa de clupeiformes para la bahía de Concepción fue estimada en carbón como el 4% de las capturas desembarcadas para el período en el puerto de Talcahuano, de acuerdo a la estadística del SERNAP (1982, 1983). La producción fue estimada a través de relaciones P/B y tasas de recambio de 378 días.

f) Carbón orgánico disuelto (COD). La concentración de COD fue estimada a través de la relación Utilización Aparente de Oxígeno (AOU) y COD dada por Sugimura & Suzuki (1988).

g) Carbón orgánico particulado (COP). La concentración de COP fue medida a través de la oxidación húmeda con dicromato de potasio (Strickland & Parsons, 1972).

La estimación de la pérdida de material orgánico por sedimentación se cuantificó, en forma experimental, usando trampas de sedimento ancladas de $24,5 \text{ cm}$ de diámetro interno y una relación de $1 : 5 = \text{diámetro} : \text{longitud}$. La información obtenida en trampas de sedimento corresponde a la concentración de clorofila $_a$ y carbón de las partículas colectadas (ej., fecas y agregados moleculares).

Las pérdidas metabólicas (respiración, exudados, producción de fecas, etc.) que suponen pérdidas de masa, fueron estimadas según distintos autores (i.e., Brylinsky, 1976; Peterson, 1984; Parsons et al., 1984).

RESULTADOS

En el modelo el componente autotrófico resulta de la tasa de producción primaria como

entrada y del promedio de biomasa para el período (Tabla 2). El primero fue medido como tasa de incorporación de carbón y el segundo como células por litro.

Tabla 2
Variables y biomasa relacionadas a los procesos que ocurren en la bahía de Concepción

Variables	Promedio	Unidades	Comentarios
Profundidad	18	m	Para toda la bahía
Radiación	465.7	cal cm ⁻²	Datos experimentales
Fricción viento	0.45	dinas cm ⁻²	Componente sur
Clorofila _a	309.8	mg m ⁻³	Datos experimentales
C-Fitoplancton	10.5	g C m ⁻²	Datos de biovolumen transformados a carbón (Strathmann, 1967)
Biomasa bacteriana	1.20	g C m ⁻²	Datos experimentales
Biovolumen zooplancton	17.63	ml m ⁻²	Datos experimentales
Biomasa del zooplancton	1.03	g C m ⁻²	Calculado a partir del biovolumen (Wiebe <i>et al.</i> , 1975)
Biomasa peces pelágicos	0.45	g C m ⁻²	Estimado a partir de capturas
Biomasa microflagelados	0.12	g C m ⁻²	Estimado a partir de relación P/B
COP	37.4	g C m ⁻²	Datos experimentales
COD	67.5	g C m ⁻²	Estimado a partir del AOU (Sugimura & Suzuki, 1988)

Las estimaciones de biomasa fitoplanctónica medida como clorofila pueden ser transformadas a carbón a través de un valor de ajuste lineal, calculado empíricamente para la zona, y es de 42,5 veces la concentración de clorofila_a en mg l⁻¹. Por otra parte, el recuento de cel/litro como estimación de la biomasa fue convertida a carbón usando el método del biovolumen (Strathmann, 1967). Los valores estimados a través de clorofila_a y recuento de cel/litro, son del mismo orden de magnitud en el cálculo final. Los flujos de

salida están de acuerdo al balance entre la producción del nuevo compartimento, los aportes de diferentes orígenes y sus pérdidas por disipación de energía, debidas a las actividades metabólicas (respiración).

El balance para cada componente resulta de la información experimental de producción, que establece el flujo de entrada y la sumatoria de entradas y salidas de ese compartimento. Es así como se va estableciendo el balance de cajas y las estimaciones de entradas y salidas para cada proceso (Tabla 3).

Tabla 3
Valores de producción y sedimentación de los compartimentos utilizados en este modelo

Procesos	Valor promedio	Unidades	Comentarios
Prod. primaria	3,5	g C m ⁻² d ⁻¹	Datos experimentales
Prod. secundaria	0,021	g C m ⁻² d ⁻¹	Estimada de biomasa (Brylinky, 1976)
Prod. bacteriana	0,63	g C m ⁻² d ⁻¹	Datos experimentales
Prod. microflag.	0,02	g C m ⁻² d ⁻¹	Estimada (Baird & Ulanowicz, 1989)
Prod. peces pelág.	0,0012	g C m ⁻² d ⁻¹	Estimada por datos de captura
Tasa sedimentación*	1,39	g C m ⁻² d ⁻¹	Datos de trampas de sedimentos (Ahumada, com. pers.)

*Se estimó una resuspensión de un 40% para efectos de cálculo. Tasa real 0,83 g C m²d⁻¹.

Así, por ejemplo, el componente bacterial resulta de la información experimental de producción bacteriana que establece el flujo de entrada y las salidas de la caja por concepto de respiración, eliminación de compuestos y transferencia a otras cajas consideradas en el modelo. La biomasa bacteriana obtenida experimentalmente sirve para tener una idea del "stock" del compartimento y para calcular la tasa de recambio. El mayor pro-

blema de estimación lo constituyeron los peces pelágicos, por su capacidad migratoria. Su biomasa fue estimada a partir de las capturas, asumiendo que éstas representan sólo el 30% del total del stock.

Una vez realizados los cálculos correspondientes al período considerado en el modelo, los resultados se presentan resumidos en la Tabla 4.

El cálculo de la tasa de recambio y de fre-

Tabla 4
Información considerada para el balance de compartimentos bióticos del ecosistema de la bahía de Concepción. El balance está considerado para primavera-verano ($T = 210$ días / 365 días = $0,57$ año⁻¹)

Compartimentos	Biomasa	Producción	Respiración	Excedentes*
Fitoplancton	10,50	735,00	183,70	47,18
Bacterioplancton	1,20	132,30	52,92	69,40
Microflagelados	0,12	4,20	1,68	1,93
Zooplancton	1,03	4,33	1,30	1,45
Peces pelágicos	0,45	0,25	0,08	0,04

*Sin balance conocido.

Unidades: Biomasa g C m⁻²; Producción g C m⁻² 0,57 año⁻¹.

cuencia de doblaje por día de cada compartimento, resulta de las producciones experimentales, los flujos de salida y la biomasa. Su cálculo es un buen ejercicio para corroborar

la dinámica del modelo, pues la tasa de recambio es un valor que debería mantenerse dentro de ciertos rangos (Tabla 5).

Una vez obtenida las tasas de recambio, se

Tabla 5
Estimación de la tasa de recambio y de la frecuencia de doblaje por día en el período para los distintos compartimentos considerados en el modelor

Compartimentos	Tasa de recambio*	Frecuencia doblaje**
Fitoplancton	3 días	0,33
Bacterioplancton	1,9 días	0,53
Microflagelados	6 días	0,17
Zooplancton	50 días	0,02
Peces pelágicos	378 días	0,00265

*0,57 año⁻¹.

**día.

procedió a construir un diagrama de flujo de carbón, considerando cinco componentes, dos compartimentos reservorios (COP y COD), y dos salidas del sistema. Las salidas corresponden a la sedimentación y la salida de los excedentes producidos por el sistema pelágico a través de las secciones de las bocas de la bahía por procesos advectivos (Figura 1).

El excedente generado por el modelo es de 320,18 g C m⁻² 0,57 años, que equivale al 43,6% de la producción primaria bruta. El principal componente del excedente corresponde al COD, con un 56,76% del material exportable, y el 43,24% es a la forma de carbón particulado (COP+organismos) (Tabla 6).

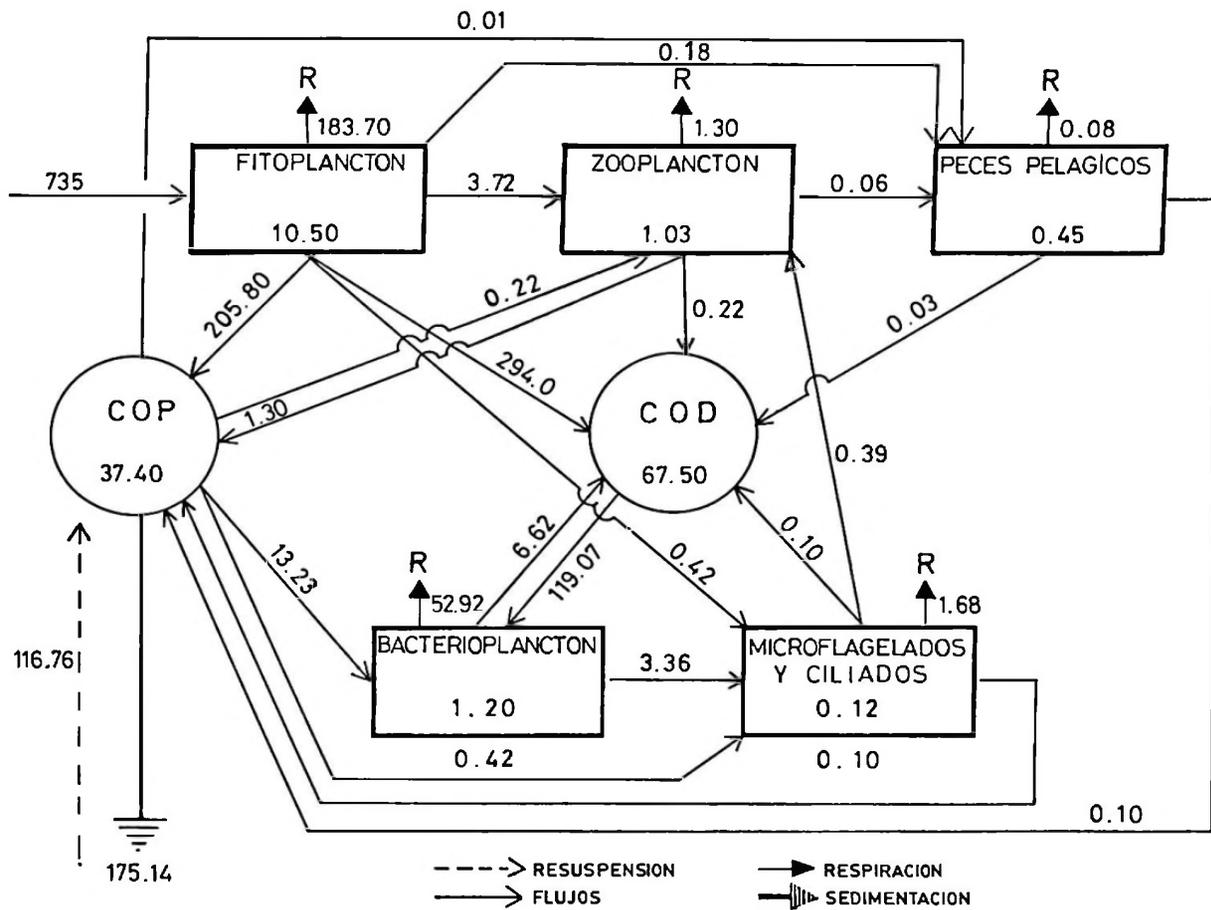


Figura 1. Diagrama del flujo de carbón a través de la comunidad pelágica de acuerdo al modelo de cajas propuesto para la bahía de Concepción.

Tabla 6
Carbón excedente (g C m^{-2} 0,57 año) del balance de masa para la bahía de Concepción

	Excedente*	% de la producción del compartimento	% de la producción primaria bruta
Fitoplancton	47,18	6,42	6,42
Zooplancton	1,45	34,64	0,20
Bacterias	69,40	52,46	9,44
Microflagelados	1,93	45,95	0,26
Peces pelágicos	0,04	16,00	0,01
COP	18,28	8,82	2,49
COD	181,90	60,44	24,75
Σ	320,18		43,57

*Excedente no explicado en el presente balance que puede ser exportado a la zona costera adyacente.

DISCUSION

Los ecosistemas de alta producción (costeros, surgencia o estuarinos) son estructuras dis-

cretas, con áreas puntuales de alta entropía y gradientes de organización de energía. Sin embargo, eficiencias tróficas de transferencia de carbón o energía entre un nivel y otro

del ecosistema, son del orden del 15% o menos, por tanto, son estructuras que disipan calor (respiración) y masa (catabolitos). Bajo estas circunstancias, una retroalimentación positiva es el único mecanismo suficientemente vigoroso para mantener la estructura en frente de tales "pérdidas" (Ulanowicz, 1986). Dentro de los ecosistemas, los "ecosistemas de surgencia" son considerados como áreas de activo intercambio de materia y energía con áreas vecinas, donde el intercambio es asimétrico: entrada de nutrientes en profundidad y exportación de organismos en la superficie (Margalef, 1978). La bahía de Concepción es un sistema litoral semicerrado, marginal, pero acoplado a un área de surgencia costera (Ahumada et al., 1983) y su patrón de comportamiento se asemeja, en general, al sistema de surgencia descrito por Margalef (*op cit.*). La diferencia está en que la energía de advección se transforma en turbulencia al interior de la bahía, por las dimensiones del sistema y los efectos de límite. Energías de frecuencias más bajas (mareas, ondas internas, brisas nocturnas, etc.), ayudan a conformar un patrón y establecer el estado estable, para el período. Dos componentes son importantes en el comportamiento dinámico del sistema: el tiempo de residencia de las aguas y los períodos de duración de los eventos de surgencia. El tiempo de residencia fue estimado en 3 a 5.5 días, valores concordantes con los calculados por Arcos & Wilson (1984) y Mesías & Salinas (1986). En cambio, la duración de un evento de surgencia es de 5 a 9 días, con períodos de relajación de 2 a 3 días. Estas diferencias dinámicas en el acoplamiento entre el sistema de surgencia y la residencia de las aguas en la bahía, se deben balancear a través de flujos más lentos en su interior. Se produce una desaceleración de los flujos en la bahía, respuestas lentas, menor variabilidad en escala de días (relajación de la surgencia) y una alta producción en escalas de tiempo de semanas y meses (Ahumada, 1989). La alta producción orgánica tiene como rutas la sedimentación *in situ*, incorporación a la cadena trófica, donde se presentan importantes fracciones sin balance conocido y posible transferencia de masa a la zona costera adyacente por advección.

El modelo de flujo de carbón, construido sobre una importante base de datos experimentales, es coherente con los resultados y cálculos de frecuencia de doblaje y tasa de recambio (ver Tabla 5) realizados para los

diferentes componentes. Por otra parte, existe correspondencia aceptable entre el porcentaje de excedentes totales en relación a la producción primaria (43,7%) y la tasa de sedimentación (39,7%).

Uno de los aspectos interesantes que muestra el modelo, después de establecido el balance, es la existencia de excedentes en el sistema pelágico de la bahía. Por una parte, la tasa de sedimentación muestra que una parte importante de la producción se incorpora a los sedimentos, apreciación que es consistente con la información de contenido de materia orgánica de los sedimentos (Gallardo et al., 1970; Rudolph et al., 1984; Carrasco & Oyarzún, 1986); por otra parte, se producen excedentes que son exportados por advección hacia la zona costera adyacente. En cuanto a un análisis jerárquico del modelo, predominan los componentes con rápidas tasas de recambio (los peces que tienen la tasa más lenta de recambio son migratorios). Por tanto, se puede inferir que este sistema tiene un bajo nivel de organización y está sometido a drásticos cambios de las variables ambientales (O'Neill et al., 1986). En el caso de la bahía de Concepción, los cambios son estacionales y con variaciones significativas de los parámetros ambientales. Los mayores rangos son de 3% para salinidad, más de 5 ml de oxígeno disuelto y un orden de magnitud para la concentración de nutrientes, entre verano e invierno (ver Ahumada et al., 1983). Evidentemente que estos patrones de comportamiento estacional producen cambios significativos en la composición y abundancia de la biota de la bahía, generando estrategias de crecimiento poblacional que permitan soportar estas condiciones. Como resultado, las comunidades que viven en este sistema tienen cadenas tróficas cortas, jerárquicas, poco ramificadas y poblaciones de estrategia r (reproducción en estado temprano, gran cantidad de huevos, gran esfuerzo en la reproducción, períodos cortos de vida y baja eficiencia de asimilación).

Respecto del material sedimentado, se asume que una parte de él es resuspendido o reincorporado al sistema pelágico (ca. 40%) a través de diferentes procesos (ej.: bioperturbación, transformación química, arrastre por gases, disolución, etc.), la otra parte es acumulada con lentos procesos de remineralización. Estos procesos pueden exceder el límite de tiempo para el cual hemos definido el balance. Por lo tanto, en escala de tiempo anual (i.e., período de surgencia-período de

convergencia), la condición de la bahía establece estados de falta de equilibrio y se convierte en un sistema altamente productivo en primavera-verano, donde las aguas de surgencia proveen los nutrientes. En cambio, en otoño-invierno el sistema remineraliza la materia orgánica sedimentaria, fertilizando las aguas y manteniendo en parte la fertilidad de esta bahía. Uno de los resultados del largo periodo es un proceso de eutrofización natural irreversible, por los efectos residuales de estos mecanismos de fertilización y alta producción de la bahía. Sin embargo, mantiene el equilibrio estable en la escala de meses y entrega una parte importante de su producción al sistema costero adyacente.

En periodos más cortos de tiempo, los procesos de coprofagia y utilización de exudados y productos de excreción por parte de bacterias, se transforman en un elemento de retroalimentación del sistema, ya que éstas son posteriormente consumidas por flagelados y ciliados, vía *loop* bacteriano. Estos mecanismos estarían reutilizando las "pérdidas" tradicionales vía excreción (González & Biddanda, en prensa) y sedimentación de fitoplancton senescente y agregados. Esto aumentaría la eficiencia del sistema pelágico de la zona costera, con condiciones de tensión interna debido a los requerimientos de oxígeno por alta concentración de detritus orgánico. A esto debe sumarse el material orgánico de origen antropogénico, que está siendo incorporado a la bahía por la actividad de la industria pesquera (Rudolph & Ahumada, 1987; Ahumada & Rudolph, 1989).

AGRADECIMIENTOS

A los árbitros que revisaron el manuscrito por sus acertadas críticas.

LITERATURA CITADA

AHUMADA, R. 1989. Producción y destino de la biomasa fitoplanctónica en un sistema de bahías, en Chile Central: una hipótesis. *Biol. Pesq.* 18: 53-66.

AHUMADA, R. y L. CHUECAS. 1979. Algunas características hidrográficas de la bahía de Concepción (36° 40'S; 73° 02'W) y áreas adyacentes, *Gayana, Miscelánea*, 8: 1-56.

AHUMADA, R., A. RUDOLPH & V. MARTÍNEZ. 1983. Circulation and fertility of Concepcion Bay. *Est. Coast. and Shelf Sci.* 16: 95-105.

AHUMADA, R. y A. RUDOLPH. 1989. Residuos líquidos de la industria pesquera: alteraciones ambientales y estrategias de eliminación. *Amb. y Des.*, 5(1): 147-161.

ARCOS, D.F. & R.E. WILSON. 1984. Upwelling and the

distribution of Chlorophyll-a within the Bay of Concepcion, Chile. *Est. Coast. and Shelf Sci.* 18: 25-35.

BAIRD, D. & R. ULANOWICZ. 1989. The seasonal dynamics of the Chesapeake bay ecosystem. *Ecological Monographs*, 59(4): 229-374.

BRYLINSKY, M. 1976. Steady-state sensivity analysis of energy flow in marine system. In: B.C. Patten (ed.), *Systems analysis and simulation in ecology*, (2): 81-101. New York, NY., Academic Press.

CARRASCO, F.D. & C. OVARZÚN. 1988. Diet of the polychaete *Lumbrineris tetraura* (Schmarda) (Lumbrineridae) in a polluted soft-bottom environment. *Bulletin of Marine Science*, 42(3): 358-365.

DAROCH, A. 1988. Cuantificación de la Materia Orgánica Utilizable (UDOM) y su relación con la producción bacteriana y biomasa fitoplanctónica y bacteriana. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Pontificia Universidad Católica de Chile, Sede Talcahuano. 85 pp.

FASHAM, M.J.R. 1985. Flow of materials in the marine euphotic zone. En: R.E. Ulanowicz & T. Platt (eds.), *Ecosystem theory for biological oceanography*. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 213: 139-162.

FRY, J.C. 1989. Determination of biomass. En: B. Austin (Ed.), *Methods in Aquatic Bacteriology*. John Wiley & Sons. New York, pp. 27-72.

FURIMAN, J.A. & F. AZAM. 1982. Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: Evaluation an field results. *Mar. Biol.* 66: 109-120.

GALLARDO, V.A., J.G. CASTILLO & L.A. YÁÑEZ. 1972. Algunas consideraciones preliminares sobre la ecología bentónica de los fondos sublitorales blandos en la Bahía de Concepción. *Bol. Soc. Biol. de Concepción*, 44: 169-190.

GONZÁLEZ, H., P. BERNAL y P. AHUMADA. 1987. Desarrollo de la dominancia local en la taxocenosis de fitoplancton de la bahía de Concepción, Chile, durante un evento de surgencia. *Revista Chilena de Historia Natural*. 60(1): 19-35.

GONZÁLEZ, H., S. PANTOJA, J.L. IRIARTE & P. BERNAL. 1989. Winter - spring variability of size - fractioned autotrophic biomass in Concepcion Bay, Chile. *J. Plankton Res.* 11: 1157-1167.

GONZÁLEZ, H. & B. BIDDANDA. (En prensa). Microbial transformation of isopod (*Idotea granulosa*) feces. *Mar. Biol.*

HOOBIE, J.E., R.J. DALEY & S. JASPER. 1977. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.*, 37: 805-812.

LEWIS, M.R. & J.C. SMITH. 1983. A small volume, short-incubation-time method for measurement of photosynthesis as a function of incident irradiance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 13: 99-102.

LONGHURST, A. 1984. Importance of measuring rates and fluxes in marine ecosystems. En: M.J.R. Fasham (ed.), *Flows of energy and materials in marine ecosystems: Theory and practice*. Plenum Press, New York. pp. 3-22.

MARGALEF, R. 1978. What is an Upwelling ecosystem? En: Boje, R. & M. Tomczack (eds.), *Upwelling ecosystem*. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 10-15 pages.

MESÍAS, J. & S. SALINAS. 1986. Corrientes en la bahía de Concepción, Chile. *Biología Pesquera*, 15: 55-62.

O'NEILL, R.V., D.L. DE ANGELIS, J.B. WAIDE & T.F.H. ALLEN. 1986. A Hierarchical Concept of Ecosystems. *Monographs in Population Biology* (Ed. R. May). Princeton University Press. New Jersey. 255 pp.

- PANTOJA, S., H. GONZÁLEZ & P.A. BERNAL. 1987. Size-fractionated photoautotrophic production in a shallow bay. *Biol. Pesq.* 16: 99-105.
- PANTOJA, S., H. GONZÁLEZ & P.A. BERNAL. 1989. Bacterial biomass and production in a shallow bay. *J. Plankton Res.*, 11(3): 599-604.
- PARSONS, T.R., M. TAKAHASHI & B. HARGRAVE. 1984. *Biological oceanographic processes*. Pergamon Press. Oxford, New York. 331 pp.
- PETERSON J. 1984. Synthesis of carbon stock and flows in the open ocean mixed layer. Pages: 547-554. En: J.E. Hobbie & P.J. 1eB Williams. *Heterotrophic Activity in the Sea*. Plenum Press, 569 pp.
- PLATT, T., K.H. MANN & E. ULANOWICZ. 1981. *Mathematical models in biological oceanography*. UNESCO Monographs on Oceanographic Methodology 7. UNESCO Press. Paris.
- PRIGOGINE, I. 1961. *Thermodynamics of irreversible processes*. Second Revised Edition. Interscience Publishers. London. 120 pp.
- RUDOLPH, A., R. AHUMADA & S. HERNÁNDEZ. 1984. Distribución de la materia orgánica, carbono orgánico y fósforo total en los sedimentos recientes de la bahía de Concepción, Chile. *Biología Pesquera*, 13: 71-82.
- RUDOLPH, A. & R. AHUMADA. 1987. Intercambio de nutrientes entre una marisma con una fuerte carga de contaminantes orgánicos y las aguas adyacentes. *Bol. Soc. Biol. Concepción, Chile*. Tomo 58: 151-169.
- Servicio Nacional de Pesca (SERNAP). 1982. *Anuario Estadístico de Pesca*.
- Servicio Nacional de Pesca (SERNAP). 1983. *Anuario Estadístico de Pesca*.
- STRATHMANN, R. 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.*, 12: 411-418.
- STRICKLAND, J.D. & T.R. PARSONS. 1972. *A Practical Handbook of Seawater analysis*. Bull. Fish. Res. Bd. Canada. 167: 1-310.
- SUGIMURA, Y. & Y. SUZUKI. 1988. High-Temperature Catalytic Oxidation Method for the Determination of Non-Volatile Dissolved Organic Carbon in Seawater by Direct Injection of Liquid Sample. *Mar. Chem.*, 24: 105-131.
- ULANOWICZ, R.E. 1986. *Growth and Development. Ecosystems Phenomenology*. Springer-Verlag, New York. 203 pp.
- WIEBE, P.H., S. BOYD & J.L. COX. 1975. Relationships between zooplankton displacement volume, wet weight, dry weight and carbon. *Fish. Bull.* 73(40): 777-786.