

CAPITULO XI

FOTOSÍNTESIS, PRODUCTIVIDAD Y ALGAS MARINAS

Mario Edding^{1,3}, Fadia Tala^{1,4} & Julio Vásquez^{1,2,5}

FOTOSÍNTESIS Y PRODUCTIVIDAD EN EL OCÉANO

La fotosíntesis y la productividad son procesos fundamentales para el océano

La capacidad de las algas de convertir la energía luminosa en energía química es un cambio evolutivo importante (Berg et al. 2002). El proceso de fotosíntesis surge tempranamente en la historia de la tierra. La evidencia geológica indica que la fotosíntesis generadora de oxígeno fue significativa hace 2000 millones de años atrás. La fotosíntesis evolucionó en las bacterias. Los eucariontes a través de la endosimbiosis (Moreira et al. 2000, Stiller & Hall 1997) atraparon las unidades básicas de la fotosíntesis. Componentes como la ubiquinona y citocromo oxidoreductaza están tanto en los sistemas respiratorios como en la cadena transportadora de electrones de la fotosíntesis. Este proceso metabólico de las plantas es una de las actividades más importantes de la célula vegetal y tiene una gran incidencia en la estructura trófica de los ecosistemas, especialmente los acuáticos marinos.

Para el análisis y discusión del proceso de fotosíntesis en las algas marinas a lo largo de la costa sur este del Pacífico utilizaremos la información disponible de trabajos e investigaciones realizadas en algas que crecen y se desarrollan en la costa de Chile.

La productividad en los sistemas acuáticos puede alcanzar altos valores (Tabla 1). Responsables de la productividad primaria en los cuerpos de agua son bacterias, microalgas, macroalgas y macrófitas que utilizan la energía proveniente del sol y los nutrientes disponibles para su crecimiento y desarrollo. El concepto de productividad primaria tiene relación con los fotosintetizadores que se encuentran en un área determinada, como las algas que crecen en el borde costero y que son dominantes *Lessonia nigrescens* Bory y *Lessonia trabeculata* Villouta & Santelices (Edding et al. 1994), *Gelidium chilense* (Montagne) Santelices & Montalva, *Porphyra columbina* Montagne (Hoffmann & Santelices 1997; Ramírez & Santelices 1991), o los pastos marinos *Heterozostera chilensis* Kuo (Gonzalez & Edding 1990, Kuo 2005) de los sectores intermareales, o, en un volumen determinado como las microalgas que se encuentran en la columna de agua en el océano, un lago, un embalse, en los ríos.

¹ Departamento de Biología Marina, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, Chile.

² Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas.

E-mails: medding@ucn.cl³, ftala@ucn.cl⁴, jvasquez@ucn.cl⁵

Tabla 1. Productividad neta estimada de ciertos ecosistemas, algas y pastos marinos. (Modificado de Salisbury & Ross 2000 y Mann 1973).

Ecosistema	Kcal g ⁻¹ m ⁻²	gC m ⁻² año ⁻¹	g m ⁻² año ⁻¹
Bosque templado de hojas caducas	5.000		600 – 2500
Selva tropical	15.000	1.300	1.000 – 3.500
Pradera de hierbas	2.000	1.500	2.000 – 1.500
Desierto	500		10 – 250
Pantano costero	12.000		800 – 3.500
Océano cerca de la orilla	2.500		
Océano abierto	800		2 – 400
Arrecifes y praderas de algas			500 – 4.000
Estuarios			200 – 3.500
Plancton zona costera		20 - 40	
Plancton mar abierto		10 – 20	
Laminaria, Canadá		1.300 – 1.900	
Macrocystis, Océano Indico		1.200 – 2.000	
Thalassia, Caribe		600 – 800	
Macrocystis, California		400 – 700	
Spartina, Atlantico USA		100 - 350	
Zostera, Washington		50 – 300	
Zostera, Alaska		30- 1500	

La productividad es dinámica y depende de las variaciones del ambiente en el tiempo, en un área o un volumen arbitrariamente determinado y de las estrategias de vida de las plantas que allí habitan.

Para profundizar el concepto de fotosíntesis y de productividad en algas marinas, y como éstas responden al ambiente adaptando su metabolismo, analizaremos como funcionan los ecosistemas acuáticos y como responden estas plantas a la alta variabilidad ambiental que ocurre en el ambiente en que ellas se desarrollan y viven. Debemos tener en mente que el crecimiento y la productividad corresponden a la expresión final de múltiples procesos celulares, bioquímicos y fisiológicos, como respuesta y adaptación a la variabilidad ambiental permitiendo el éxito de la especie dentro de su rango de distribución.

La entrada de la energía

El sol emite un amplio rango electromagnético de radiación, medida en la tierra frecuentemente como irradiancia global (directa más difusa) que incide sobre una superficie horizontal y en una unidad de tiempo. La tierra recibe una energía entre 8.000 a 10.000 kilocalorías (Kcal) diarias en cada metro cuadrado (1 m²) de su superficie. Gran parte de la energía se disipa. Una kilocaloría es la cantidad de calor necesitada para calentar 1 kilogramo de agua, en 1 grado centígrado (°C). La luz atrapada en fotosíntesis se pierde en última instancia como calor, y en un menor porcentaje como fluorescencia. Por ello tiene sentido seguir el flujo de la energía en los ecosistemas, en unidades del calor.

Dependiendo de la localización, entre 0 y 5 Joules de energía solar son recibidos en cada

metro cuadrado de la superficie de la tierra cada minuto (Fig. 1). Sin embargo, solamente una proporción pequeña de esta energía es convertida por la fotosíntesis en biomasa de la planta.

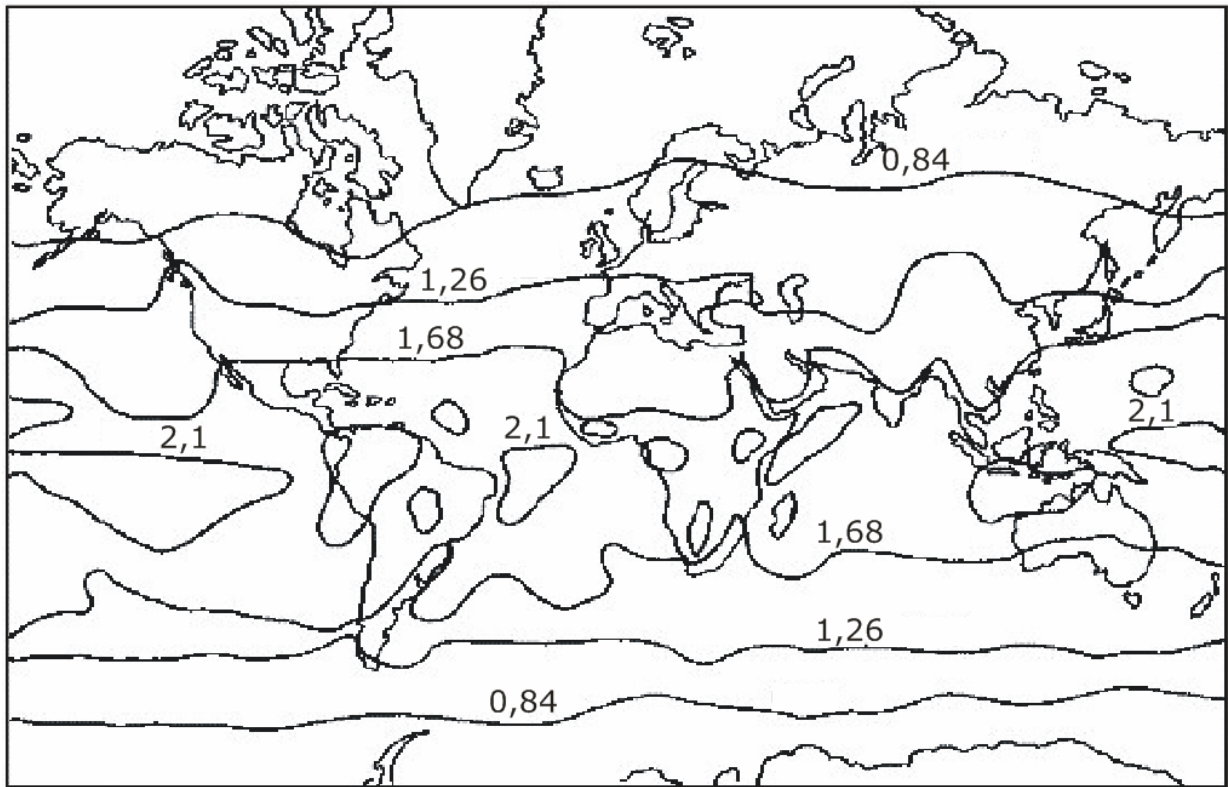


Fig. 1. Isolíneas de la radiación ($\text{Joules cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$) que se absorbe en la superficie del planeta (Modificado de Raushke et al. 1973 en Jones 1997).

Los sistemas acuáticos también tienen importantes factores que determinan su funcionamiento, de acuerdo a Jones (1997) estos son: a) las cantidades de materiales disueltos presentes en el agua (los solutos); b) la profundidad de la columna de agua; c) la disponibilidad y la calidad de la luz; d) la naturaleza del substrato (roca, arena o fango); e) patrones de la circulación de las masas de agua y su temperatura; f) los parámetros conservativos como salinidad, temperatura, nutrientes, pH, turbidez y oxígeno disuelto que permiten caracterizar un cuerpo de agua.

Mediciones de Radiación

Radiómetros y espectroradiómetros son utilizados para cuantificar la radiación solar, ya sea para una banda de longitud de onda determinada (Monobanda, Radiómetro de banda), para diferentes bandas (Multibanda, Radiómetros de filtros) o para un barrido del espectro total (Espectroradiómetro), con intervalos de tiempo entre segundos y varios minutos para el último caso. Las unidades energéticas de expresión corresponden a W m^{-2} ($= 100 \mu\text{W cm}^{-2}$), para radiación ultravioleta, y $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{ s}^{-2}$ en el caso de radiación visible o fotosintéticamente activa (RFA, 400 – 700 nm) ($1 \text{ W m}^{-2} \approx 4.5 \mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{ s}^{-2}$). Antes de la atenuación atmosférica, los valores de irradiancia son cercanos a $6,4 \text{ W m}^{-2}$ para UV-C ($<280\text{nm}$), $21,1 \text{ W m}^{-2}$ para UV-B (280-320nm), y de $85,7 \text{ W m}^{-2}$ para UV-A (320-400nm), correspondiendo aproximadamente al 8,3% de la radiación solar que llega del exterior a nivel de la atmósfera. El resto de la radiación corresponde al rango visible (532 W

m⁻², 38,9%) e infrarrojo (>700nm, 722 W m⁻², 52,8%).

Hay variadas formas de medir la luz en el agua. Algunas son indirectas, como la estimación de la turbidez del agua, empleando el disco de Secchi (Thurman 1994), un disco de 30 m de diámetro dividido en 4 secciones intercalando blanco y negro en cada una de ellas en su parte superior. Este disco se utiliza con una línea que posee los metros y medios metros, marcados. El disco se sumerge en el agua hasta que el observador no pueda verlo, posteriormente se alza hasta que el observador lo ve. Esa distancia (profundidad) se mide y corresponde a la turbidez o transparencia del agua. Otra forma de medir la luz en el agua es utilizando un fotómetro. Pizarro & Santelices (1993) determinaron empleando un fotómetro y un termómetro que las variaciones interanuales de luz y temperatura son parte de un patrón predecible cuando lograron establecer las condiciones ambientales que gatillan la invasión de algas epifitas en los cultivos de *Gracilaria chilensis* Bird, McLachlan & Oliveira que se realizan en el norte de Chile. Para la medición de la luz que utilizan las algas en el agua en forma exacta se debe emplear un quantómetro sumergible, que es un sensor que mide la cantidad de luz que llega expresada en micro Moles de fotones por metro cuadrado y por segundo de radiación visible (Fig. 2).

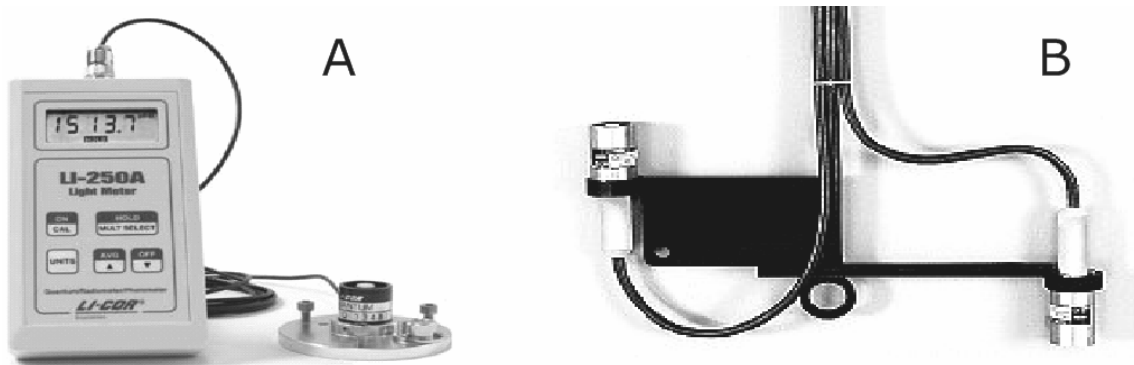


Fig. 2. Quantómetro. Instrumento que mide la cantidad de luz en 1 metro cuadrado y en 1 segundo, integrando en un tiempo determinado la concentración de quantum de luz que se expresan en Moles de fotones. El instrumento permite utilizar sensores de superficie (A) y sensores submarinos (B). En éste ultimo se mide la luz incidente en la columna de agua y la luz reflejada desde el fondo.

La intensidad de la radiación que llega a la Tierra es variable en tiempo y espacio, depende de la hora del día y la época del año (altura del Sol y duración del día), de la latitud (más intensa entre ecuador y trópicos), de la altura (se incrementa con la altura), del espesor de la capa de ozono (a mayor concentración de O₃ menor radiación UV-B), del clima (en un día nublado se recibe en general menos radiación que en un día soleado), de la contaminación atmosférica (mayor contaminación, menor radiación), del horizonte (a más amplios horizontes corresponde mayor radiación) y del "albedo", o capacidad reflectiva de la superficie.

Productividad Bruta

La productividad bruta es la cantidad de energía atrapada en la materia orgánica durante un intervalo de tiempo y área determinados.

El uso de la luz del sol como una expresión funcional o Radiación Fosotintéticamente Activa (RFA) es dependiente del ambiente en que esta luz llega. Las plantas se han adaptado a atrapar los cuantos de luz en diferentes rangos del espectro visible. Aun así es posible que las plantas no logren atrapar toda la luz disponible. Kimball (2005) observó que sólo un 2,2% de la energía que les llega las plantas es atrapada en la fotosíntesis. El resto se pierde en reflexión, transpiración y evaporación (97,8%) (Fig. 3).

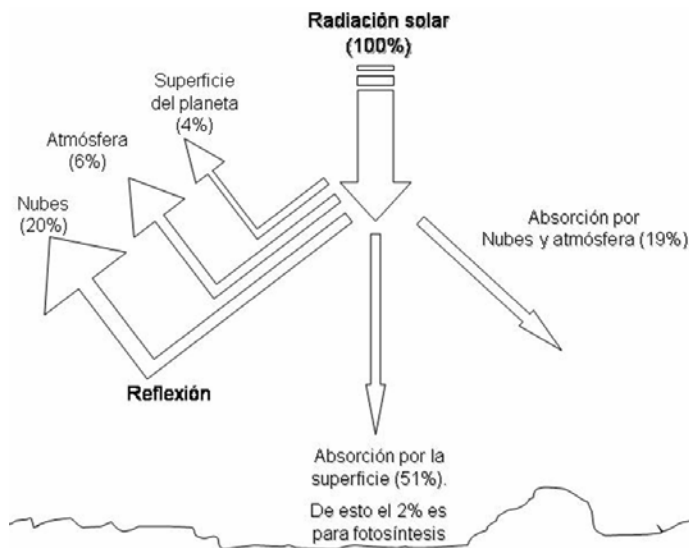


Fig. 3. Diagrama que muestra los diferentes destinos de la radiación solar que llega a la tierra.

Productividad Neta

La productividad neta es la cantidad de energía atrapada en materia orgánica durante un intervalo especificado en un nivel trófico dado menos lo que se perdió por la respiración de los organismos en ese nivel.

Una forma para determinar la productividad neta es recoger y pesar el material vegetal excedente producido en 1 m^2 , en un intervalo de tiempo dado. Un gramo de material de planta, que es en gran parte carbohidratos, rinde cerca de 4.25 Kcal. de energía cuando se está quemado en una bomba calorimétrica (o es respirado).

La Tabla 1 muestra los valores representativos para la productividad neta de una variedad de ecosistemas, naturales y manejados. Estos valores son solamente aproximaciones y están conforme a fluctuaciones marcadas debido a variaciones en temperatura, fertilidad, la disponibilidad del agua en ambientes terrestres, y la disponibilidad de nutrientes en ambientes acuáticos. La productividad alcanzada por algunos ecosistemas dominados por macroalgas y pastos puede llegar a ser tan altos como sistemas productivos terrestres.

¿Qué sucede con la productividad neta de una comunidad de vegetales acuáticos?

Una parte es cosechada por los herbívoros como moluscos ramoneadores, crustáceos y peces. Éste es solamente el comienzo de una serie de transformaciones pues a continuación se encuentran los heterótrofos que en conjunto conforman una cadena o trama de alimentos. Productores: algas; consumidores primarios; consumidores secundarios o carnívoros que se alimentan de herbívoros y consumidores terciarios que son carnívoros que se alimentan de otros carnívoros. Otra parte es consumida por los organismos de la descomposición, e.g., hongos y bacterias. También parte se pueden almacenar, e.g., en una pradera de algas o de pastos marinos, un "bloom" de fitoplancton.

Los océanos

Los océanos representan los cuerpos de agua más importantes del planeta, los estuarios se sitúan entre éstos y los ambientes de aguas continentales. La salinidad (la concentración de sales disueltas en el agua) ejerce una influencia importante en la biota. El agua de mar

completamente salina es muy similar, osmóticamente y iónicamente, a los fluidos corporales de la mayoría de los organismos.

El agua puede interferir con la penetración de la luz, particularmente las longitudes de onda fotosintéticas, así que las formas que hacen fotosíntesis deben permanecer cerca de la superficie para funcionar. La naturaleza del substrato determina qué puede vivir en él. La temperatura y la circulación del agua son determinantes importantes de las características fisicoquímicas del cuerpo del agua y en la distribución y la supervivencia de su biota. Los hábitats acuáticos contienen tres grupos ecológicos principales de los organismos; a) plancton: organismos incapaces de nadar, están flotando y se han subdividido en dos categorías *fitoplancton* (cianobacterias y algas, principalmente diatomeas) que son los productores primarios principales en la mayoría de los sistemas y *zooplancton*, las especies no-fotosintéticas que incluyen el holoplancton, las especies que pasan sus ciclos vitales enteros en el plancton y el meroplancton, formas larvales de especies que no son planctónicas como adultos; b) El Neustón constituido por aquellos organismos que habitan la interfase océano atmósfera tales como algunos insectos, protozoos y copépodos; c) El Pleuston agrupa a organismos que flotan a la deriva y entre los más conocidos están los celenterados *Physallia* y *Vellela*.

FACTORES AMBIENTALES Y SU EFECTO EN LA PRODUCCIÓN ALGAL

Características de la luz en la columna de agua

La luz que llega a la superficie de la tierra es absorbida en parte y parte es reflejada. La disminución de la radiación solar en la columna de agua es determinada principalmente por las propiedades ópticas de las masas de agua, donde tanto las moléculas de agua, la presencia de material orgánico disuelto coloreado (MODc), como clorofila a y otros pigmentos fotosintéticos, y la presencia de partículas en suspensión (e.i. fitoplancton y detritus) influyen en los coeficientes de absorción y dispersión de las diferentes longitudes de ondas (Franklin & Foster 1997, Häder & Figueroa 1997). En los sistemas acuáticos la luz puede penetrar y es filtrada en los primeros 10cm, virtualmente todo el infrarrojo es filtrado y transformado en calor (Gross 1982), dependiendo de las características de la columna de agua. En el primer metro del agua de mar el 60% de la radiación es absorbida y a los 10m el 80%. Por lo general la luz penetra a mayor profundidad en aguas oceánicas que en aguas costeras (Fig. 4), principalmente por la baja concentración de MODc y partículas. Las condiciones costeras favorecen la productividad primaria, por lo tanto las aguas son más turbias producto de las poblaciones de microorganismos que se desarrollan dada la riqueza de nutrientes que aportan los cursos de agua que llegan al mar y de las masas de aguas ricas en nutrientes. Las aguas ecuatoriales sub-superficiales que viajan de norte a sur en la costa del Pacífico Sur Este son las que mayormente aportan nutrientes (Morón & Marquina 1997). Las altas concentraciones de materia particulada, como cuando el fitoplancton es abundante, producen una gran cantidad de dispersión y absorción de la luz. Esto provoca el color verdoso característico de las aguas productivas (Thurman 1994).

Al penetrar la luz en el océano cambia su cantidad y también su calidad (Lobban & Harrison 1994). El agua absorbe la radiación roja e infrarroja en los primeros metros, por lo que muchas algas deben estar adaptadas a capturar esa luz, como complemento de la luz capturada con menores longitudes de onda. En las algas hay 3 clases de pigmentos encargados de capturar la luz para la fotosíntesis: clorofilas, ficobiliproteínas y carotenoides. En las algas se encuentran 4 clases de clorofilas, además de la clorofila a. En las Chlorophytas además se encuentra la clorofila b, absorbiendo con máximos en los 470 y 650 nm (Luning 1990). También se ha observado la clorofila c₁ en las algas café (Heterokontofita: Chrysophyceae, Bacillariophyceae, Phaeophyceae), clorofila c₂ en Chrysophyceae, Bacillariophy-

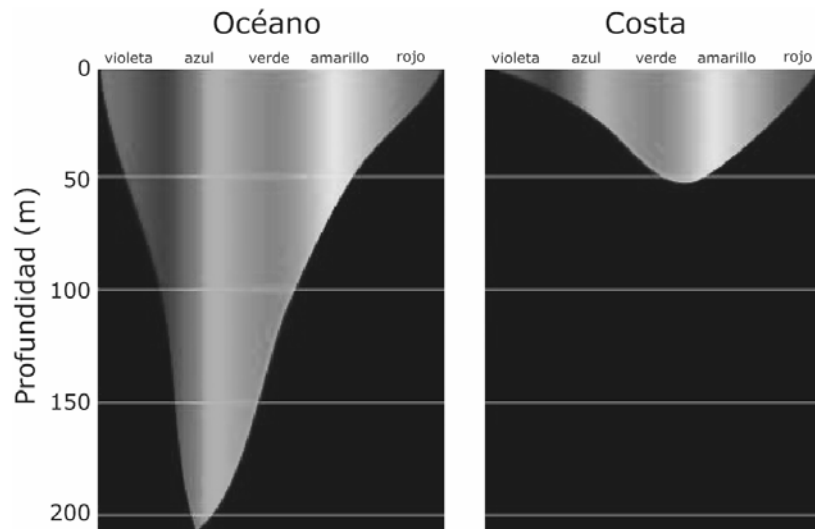


Fig. 4. Penetración del espectro de la luz visible en el mar. La mayor penetración que se observa en el océano abierto se produce por la menor presencia de material particulado y organismos. (Figura modificada de <http://www.oceanexplorer.noaa.gov/>).

ceae, Raphidophyceae, Phaeophyceae, y la clorofila c_3 en Bacillariophyceae y Phaeophyceae (Van den Hoek et al. 1997).

Forster & Dring (1994) sugieren que la luz azul tiene el efecto de estimular la fotosíntesis como resultado de aumentar la tasa de transporte del carbono inorgánico desde el agua de mar al cloroplasto. Las respuestas de las algas café (Heterokontofitas) a este estímulo sustentan esta hipótesis, pues la luz es más frecuente en los habitats que estas plantas ocupan y donde el carbón limita la fotosíntesis.

La eficacia del uso de la radiación solar

De la luz del sol que es recibida en la superficie de la tierra, solamente cerca de 44 % de la radiación de la onda corta del incidente ocurren en las longitudes de onda (conocidas como la radiación, PAR (Radiación fotosintéticamente activa) útiles para la fotosíntesis. Las especies más eficientes de plantas, la mayoría de las cuales son plantas cultivadas, pueden incorporar solamente 3-10 % de radiación fotosintética activa en la producción de la biomasa. De los biomas terrestres, el bosque lluvioso y de coníferas tropical es el que puede convertir entre 1 al 3 % de la radiación solar usable en biomasa. Los bosques de hojas caducas alcanzan eficiencia fotosintética entre 0,5 a 1,0 %. El bioma del desierto tiene la eficiencia más baja del uso solar de la radiación. Las plantas en este bioma convierten solamente 0,01 a 0,2 % de radiación fotosintético activa en biomasa. En promedio, la productividad del bosque tropical lluvioso puede ser semejante a la productividad primaria neta de los bancos de algas y arrecifes que alcanza a $2.500 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ (Salisbury & Ross 2000).

Mediciones de fotosíntesis

Todo método que ha sido efectivo en medir la producción de biomasa vegetal en sistemas biológicos terrestres podría ser adaptado y eventualmente utilizado en especies algales (UNESCO 1973, Israel 1995). La producción primaria, entendida como el incremento en materia orgánica de un organismo fotosintetizador por unidad de tiempo, puede ser estimada de diferentes métodos que incluyen tanto técnicas de laboratorio como de terreno. Sin embargo, considerando la ecuación básica de la fotosíntesis ($6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$), se ha recomendado como los dos métodos más directos a: la cuantificación de pro-

ducción de materia orgánica (hexosas, en la ecuación) y a la evolución del oxígeno (Fase primaria de la fotosíntesis, reacción dependiente de la luz).

La producción de materia orgánica puede ser obtenida desde mediciones directas de biomasa a intervalos de tiempo y en un área determinada (productividad primaria), o estimada desde mediciones indirectas de procesos que estarían conduciendo a incrementos de la biomasa algal. La tasa de producción de biomasa en los organismos fotoautótrofos, generalmente referida como "standing stock", es un reflejo de las tasas de crecimiento y desarrollo, gobernadas principalmente por procesos fisiológicos y bioquímicos. La fotosíntesis es el principal proceso vinculado con la producción de biomasa en los vegetales, y su medición puede ser considerada representativa de tal proceso (Israel 1995).

Durante la fotosíntesis se produce liberación de oxígeno en una proporción cercana a la unidad del índice fotosintético, que expresa el número de moles de CO_2 fijados/número de moles de O_2 liberado. Midiendo la tasa de liberación de oxígeno en un alga es posible obtener la tasa de fijación de carbono, y estimar su productividad en condiciones determinadas de crecimiento. La evolución de la concentración de oxígeno disuelto en botellas claras (producción neta) y oscuras (respiración) puede ser medida con electrodos de oxígeno (Método polarográfico), o por un método químico de titulación clásicamente utilizado (Método de Winkler). Este último método a pesar de ser algo laborioso es de gran precisión y constituye un excelente método alternativo, especialmente cuando las disponibilidades logísticas son limitadas. Por otra parte, la fijación de carbono durante la fotosíntesis también puede ser cuantificada a través de la asimilación de carbono radiactivo ^{14}C (Incorporación de carbón, reacción independiente de la luz) bajo condiciones experimentales. En este caso, se asume que la fijación y reducción del $^{14}\text{CO}_2$ puede igualarse a la tasa de utilización del $^{12}\text{CO}_2$, incluyendo un pequeño factor de discriminación, debido a las distintas velocidades de asimilación y reducción entre estas formas isotópicas (Holm-Hansen & Helbling 1995). Al igual que el método de la liberación de oxígeno, las tasas de fijación de CO_2 radioactivo pueden ser expresadas, con cierto margen de error, en términos de incorporación diaria para permitir estimaciones de productividad primaria a largo plazo (Israel 1995).

En macroalgas, y como ha sido desarrollado en plantas terrestres, investigaciones destinadas a evaluar respuestas fisiológicas y ecofisiológicas, principalmente ante factores ambientales estresantes como altos niveles de RFA/UV son frecuentemente realizadas combinando cambios en la evolución del O_2 y en pulsos de amplitud modulada (PAM) de los parámetros de fluorescencia de la clorofila (Franklin & Forster 1997). Desde mediciones de la fluorescencia de la clorofila, que ocurre principalmente en el Fotosistema II (FSII) de la Cadena transportadora de electrones, es posible obtener una medida indirecta de la capacidad fotosintética. El principio del análisis de fluorescencia de la clorofila radica en que la energía absorbida por las moléculas de clorofila puede tener uno de tres destinos: puede ser usada para direccionar la fotosíntesis (proceso fotoquímico), el exceso de energía puede ser disipado como calor (proceso no-fotoquímico) o este puede ser re-emitido como luz-fluorescente de la clorofila. Estos tres procesos ocurren bajo competencia, por lo que cualquier mejora en la eficiencia de uno de ellos resulta en la disminución del rendimiento de los otros dos procesos. De esta forma midiendo el rendimiento de fluorescencia de la clorofila, es posible obtener información sobre cambios en la eficiencia de las reacciones fotoquímicas (rendimiento quantum del FSII, Φ_{FSII}) y de la disipación de calor (Maxwell & Johnson 2000). Aunque la cantidad total de fluorescencia de la clorofila, es baja, solo entre un 1 y 2% del total de energía absorbida, sus medidas son fáciles y rápidas. El espectro de la fluorescencia es diferente al de la luz absorbida, con un máximo de emisión de fluorescencia en longitudes de onda largas (> 670 nm). Por lo tanto, el rendimiento de fluorescencia puede ser cuantificado exponiendo el tejido fotosintético a una definida longitud de onda y midiendo la cantidad de luz re-emitida a longitudes de onda larga.

La fluorescencia de la clorofila entrega información del estado del FSII, principalmente permitiendo entender como se está usando la energía absorbida por la clorofila, y que tan extenso puede llegar a ser el daño producido en el aparato fotosintético cuando ocurre una perturbación por exceso de luz. Además, permite examinar la habilidad de las plantas a tolerar el estrés ambiental, así como la aclimatación a diferentes microambientes y factores ambientales. El flujo de electrones a través del FSII es indicativo, bajo muchas condiciones, de la tasa global de fotosíntesis, permitiendo estimar el potencial fotosintético bajo condiciones en que muchos otros métodos fallan (Maxwell & Johnson 2000). En términos generales es aceptado que el FSII es la parte más vulnerable del aparato fotosintético al daño inducido por la luz, siendo su decaimiento en el transporte de electrones frecuentemente la primera manifestación del estrés. Aunque la fluorescencia es una técnica poderosa, también es limitada. A pesar de que es fácil de medir y con mínima invasión en la muestra de análisis, si los experimentos no están correctamente diseñados es casi imposible interpretar sus resultados. Además, las mediciones deben ser consideradas como relativas, debido a que la luz se pierde inevitablemente, y el análisis requiere de cierta normalización al calcular una amplia variedad de diferentes parámetros de fluorescencia (Maxwell & Johnson 2000). En la mayoría de los casos, lo recomendable es combinar con otras técnicas, en particular medidas de intercambio gaseoso, para obtener una visión completa de la respuesta fotosintética de un organismo fotoautótrofo al ambiente. Detalles del conocimiento teórico, consideraciones técnicas y de los diferentes parámetros calculados pueden ser obtenidos de Maxwell & Johnson (2000). Problemas particulares asociados a medidas de fluorescencia de clorofila en algas son discutidos por Büchel & Wilhelm (1993) y Schreiber et al. (1995).

Estimaciones de producción primaria en algas, con uno u otro método, son de importancia en estudios biológicos acuáticos, como por ejemplo para estimaciones de productividad en praderas de macroalgas de importancia económica pudiendo estimar los efectos de la explotación pesquera, para evaluar el efecto de factores ambientales en poblaciones algales de gran importancia ecológica, para evaluar impacto ambiental de actividades contaminantes, para realizar interpretaciones de balance energético en ecosistemas locales y eventualmente a gran escala, entre otros. Una descripción más detallada de los diferentes métodos que permiten estimaciones de fotosíntesis y producción primaria, tanto para fitoplancton como macroalgas, pueden ser revisados en Lobban et al. (1988), Holm-Hansen & Helbling (1995) e Israel (1995). Detalles del método Winkler pueden ser consultados en Strickland & Parsons (1972) y Dawes (1988). Con respecto a otros métodos, refiérase a Ulloa et al. (1995) para técnicas satelitales, a Peña & Harrison (1995) para el método del nitrógeno-15, y a Keen & Evans (1988) para Actividad de la enzima Ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa/ oxigenasa.

Luz y productividad

La luz que llega a las zonas templadas sigue un patrón anual bimodal al igual que la temperatura (Fig. 5), con máximos en el verano y mínimos en el invierno. La productividad de algas como *Gracilaria chilensis* sigue estos mismos patrones. Sin embargo, hay un período a fines de la primavera donde el alga logra su máxima productividad. A pesar que la luz y la temperatura se tornan favorables, el crecimiento del alga se detiene durante los meses de enero y febrero. Esto se debe a que los niveles de nutrientes en el agua han disminuido y no logran sustentar la productividad del alga (Edding 1988).

Las agregaciones de grandes algas, altamente productivas de la zona de los bosques de huiros de la costa sureste del Pacífico, de algas tales como *Lessonia* y *Macrocystis*, la última creciendo hasta 50 metros en longitud, con máximas elongaciones registradas hasta 25 centímetros cada día. Dependiendo de la especie, la productividad de *Lessonia* puede alcanzar valores de 42 g seco m⁻² d⁻¹ (254 g frescos m⁻² d⁻¹; 11.46 gC m⁻² d⁻¹) para la especie intermareal *L. nigrescens*, y 11 g seco m⁻² d⁻¹ (64 g frescos m⁻² d⁻¹; 2.46 gC m⁻² d⁻¹) para la especie submareal *L. trabeculata*. En ambos casos, aunque producción de biomasa

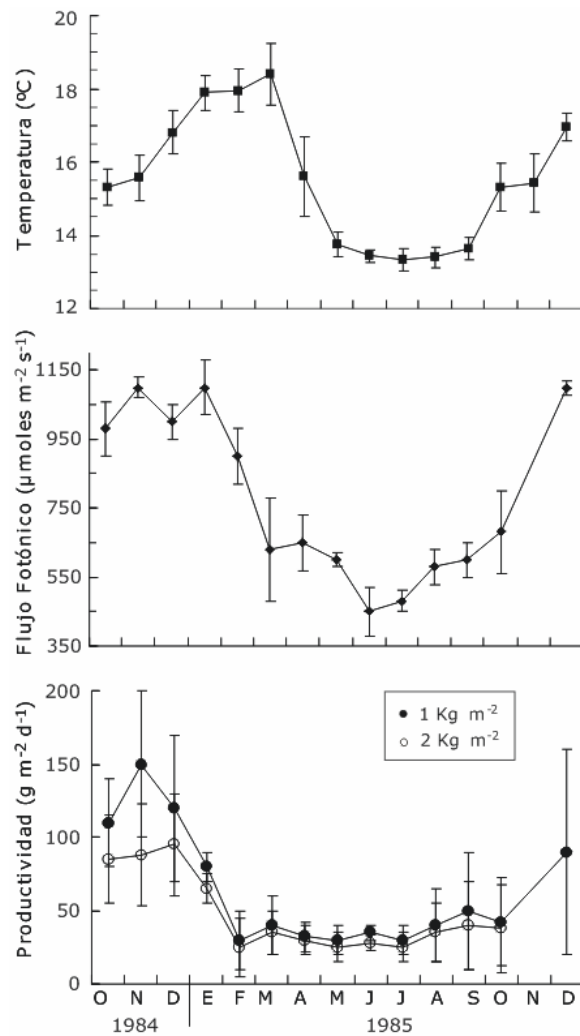


Fig. 5. Patrones de luz y temperatura observados en Bahía La Herradura de Guayacán, Coquimbo (30°S) y curvas de productividad para *Gracilaria chilensis* cultivada en estanques al aire libre. La densidad de flujo fotónico fue medida con un quantómetro Li cor con registro continuo. (Modificado de Edding 1988).

se genera durante todo el año, los máximos valores son registrados en primavera (Fig. 6). De la biomasa producida por estas especies, entre un 20 a 50% es perdido anualmente como materia orgánica particulada, que proviene de la pérdida de tejido en el extremo de sus láminas, generando una gran contribución para organismos filtradores y detritívoros de ambientes intermareales y submareales de la zona costera (Tala & Edding 2005).

En términos generales y considerando la fenología en un ciclo anual, es posible distinguir entre las algas un grupo que se "anticipa" a la estación favorable, mientras otro "responde" a esta (Kain 1989). Especies que responden a la estación, crecen y se reproducen cuando las condiciones ambientales son favorables, mostrando una alta correlación con la luz, donde la fotosíntesis y crecimiento muestran su máximo durante el solsticio de verano, a menos que otro factor sea limitante. Mientras que especies que se anticipan a la estación, crecen y se reproducen en una estrategia conveniente de un ritmo anual, donde interviene un gatillador ambiental, principalmente el fotoperíodo (horas de día versus horas de noche). El crecimiento es bajo aunque la fotosíntesis sea máxima junto con la irradiancia, así el exceso de materia orgánica producida es almacenado como reservas, las que son ocupadas en crecimiento cuando la luz es aún baja pero la disponibilidad de nutrientes es alta como ocurre en invierno (Kain 1989).

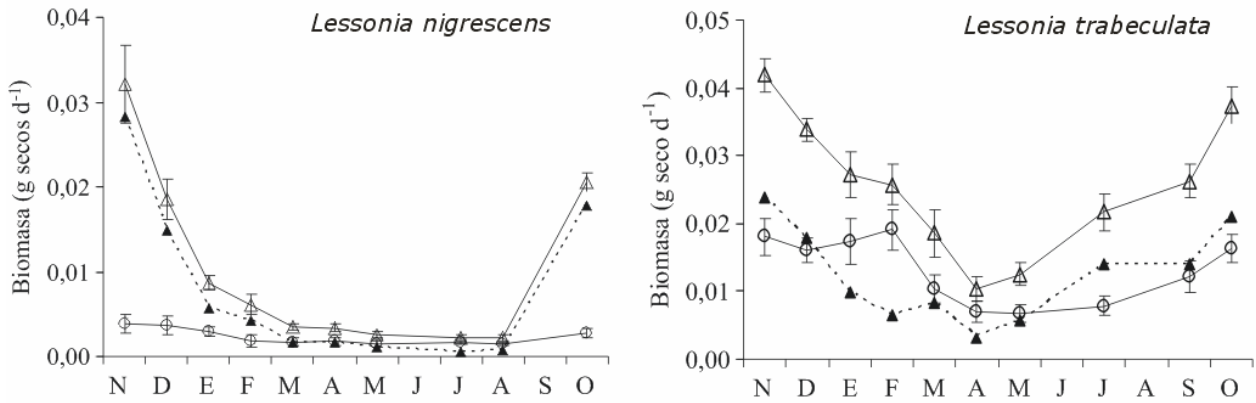


Fig. 6. Patrones anuales de la producción (triángulos abiertos), pérdida de tejido (círculos abiertos) y productividad neta (triángulos cerrados) diaria en unidades de biomasa seca, para *Lessonia nigrescens* y *Lessonia trabeculata* en poblaciones cercanas a Coquimbo (30°S). (Modificado de Tala & Edding 2005).

Radiación Ultravioleta y productividad

Cambios en las condiciones atmosféricas, producto de los aumentos en las concentraciones de gases como dióxido de carbono $-\text{CO}_2$, metano $-\text{CH}_4$, óxido nítrico $-\text{N}_2\text{O}$, clorofluorocarbonos - CFCs y organohalogenados $-\text{OCl}$, $-\text{Obr}$, están estrechamente relacionados con la utilización de combustibles fósiles, actividades agropecuarias y deforestación (Houghton & Woodwell 1989, Kerr 1992). Algunos de estos gases (CH_4 , N_2O y CO_2), radiactivamente activos, absorben y reflejan radiación térmica emitida desde la superficie de la tierra, incrementando la temperatura media superficial contribuyendo al efecto invernadero (Kerr 1992). Por otro lado, algunos compuestos de vida larga, como CFCs, halogenados, carbón tetraclorado (CCl_4), cloroformo metilado y HCFCs (hidroclorofluorocarbonos), acumulados principalmente en la estratosfera, participarían en la destrucción del ozono, molécula que forma una capa protectora del espacio exterior permitiendo la vida en la tierra (Houghton & Woodwell 1989, Kerr & McElroy 1993, Madronich et al. 1995).

El ozono muestra un alto coeficiente de absorción en la región ultravioleta-B, mostrando una clara relación entre la reducción del ozono y el aumento en los niveles de RUV-B que llegan a la superficie de la tierra, desplazando la distribución espectral del sol hacia longitudes de ondas cortas, altamente energéticas (Smith et al. 1992, Kerr & McElroy 1993, Madronich et al. 1995). En los casos más extremos, la disminución de ozono ha alcanzado entre 60-70% para la Antártica a principios de 1990; mientras que para el Ártico, las mayores pérdidas de ozono han sido de un 25% hacia fines de los noventa y principios del 2000 (WMO 2003). Se estiman que la RUV ha aumentado, desde principios de 1980, entre un 6 y 14% en más de 10 sitios distribuidos sobre latitudes medias y altas para ambos hemisferios. La RUV se descompone en tres clases: UV-A ($\lambda = 320\text{-}390\text{ nm}$), UV-B ($\lambda = 280\text{-}320\text{ nm}$), y UV-C (bajo 280 nm). RUV-C no alcanzaría la superficie terrestre ya que es rápidamente absorbida en la estratosfera, aún a bajas concentraciones de ozono (Caldwell et al. 1989). RUV-A, así como RFA (400-700 nm) serían relativamente insensibles a los cambios en la concentración de ozono.

En zonas Antárticas con aguas transparentes, la productividad primaria se ha visto disminuida entre un 6 y 12%, registrando además, la máxima penetración de RUV-B a 70 m de profundidad (Smith et al. 1992). En estos ambientes, la RUV-B afectaría estrategias adaptativas en el fitoplancton, como movilidad y orientación, causando daño en ADN y proteínas, afectando a los organismos en su desarrollo, con cambios en las tasas de crecimiento y supervivencia, disminución en la productividad primaria. Considerando que el fitoplanc-

ton, importantes productores primarios, son la base de las cadenas tróficas, cualquier cambio en su productividad o población estarían afectando a las especies que se encuentran en los niveles tróficos superiores, con cambios principalmente en la biodiversidad (Klisch & Häder 1999).

Al contrario de las zonas oceánicas, en áreas costeras los mayores contenidos de sustancias captadoras de RUV limitan su profundidad de penetración, alcanzando sólo unos centímetros o metros. Áreas de surgencia en la costa centro-norte de Chile han registrado coeficientes de atenuación de un 10% a profundidades promedio de 6.6 m para longitud de onda 308 nm (UV-B), 16 m para 380 nm (UV-A), y 27 m para el rango PAR (Montecino & Pizarro 1995). En la costa de Coquimbo (32°S - 71°W), valores promedios de 18 W m⁻² y 1,3 W m⁻² para UV-A y UV-B respectivamente fueron registrados a 4 cm de profundidad durante el verano 2001, correspondiente a un 60% y 90% de los niveles de radiación superficial (Wahl et al. 2004). Tanto el calentamiento global como la acidificación del ambiente, son factores que disminuyen la cantidad de carbón orgánico disuelto (COD) en las masas de agua, con un incremento en la profundidad de penetración de la RUV dentro de ecosistemas acuáticos (Schindler et al. 1996). El COD es un factor principal que limita la penetración de RUV en la columna de agua, protegiendo a los organismos e influyendo en el límite inferior de la zona eufótica.

A pesar que la RUV representa una pequeña fracción de todo el espectro electromagnético solar tiene un efecto foto-biológico desproporcional. Una de las principales razones es que la RUV es absorbida por importantes macromoléculas como proteínas y ácidos nucleicos, interfiriendo en procesos de replicación y transcripción dentro del ciclo celular (Britt 2004). Por lo tanto, no es sorprendente que tanto la vida vegetal y animal se vea afectada por el incremento en la RUV-B. Las plantas han desarrollado adaptaciones (anatómicas, morfológicas y bioquímicas), para protegerse de la RUV-B, las que han sido relacionadas con el origen geográfico de las especies (Teramura & Sullivan 1991). En plantas terrestres se han identificado 5 respuestas principales a la radiación UV-B que también han sido referidas en fitoplancton y macroalgas: cambios fotomorfogénicos, inactivación de hormonas (e.g. auxinas), destrucción de ATPasa, daño fotosintético (e.g. ruptura en membranas tilacoidales, daños en el FSII), e inducción a la síntesis de compuestos fotoprotectores (e.g. flavonoides).

En conjunto con el efecto del calentamiento global y aumento en los niveles de RUV-B, el incremento en el CO₂ atmosférico también podría tener implicancias en la actividad fotosintética y productividad de los sistemas vegetales (Amthor 1995, Short & Neckles 1999). Bajo el escenario de un incremento en el nivel global de CO₂, los autótrofos deberían tener un mayor suplemento de carbón para el metabolismo secundario, pudiendo incrementar su habilidad para bloquear y protegerse de la RUV-B (Caldwell et al. 1989). Todos los cambios ambientales mencionados anteriormente forman parte de los diferentes procesos descritos dentro de un escenario de Cambio Climático Global, impactando significativamente en la productividad de ambientes terrestres como acuáticos.

Diseños experimentales y cuantificación de dosis efectiva

Los estudios del efecto de la radiación UV pueden ser desarrollados en laboratorio como in situ, dependiendo principalmente de la(s) hipótesis a evaluar y de la infraestructura disponible.

En condiciones de laboratorio, el suplemento artificial de radiación es entregado por lámparas o tubos del tipo UV-A y UV-B (e.g. UVB-313 y UVA-340 Q-Panel), en combinaciones con luz PAR (tubos fluorescentes luz-día). En los experimentos es posible generar distintas dosis energéticas (kJ m⁻²) variando: las proporciones de UV-A, UV-B y RFA; el número de lámparas; el tiempo de exposición; y la distancia entre la fuente de radiación y el organis-

mo a exponer. Los niveles de radiación utilizados en laboratorios no deberían ser superiores a los niveles encontrados en el ambiente natural evitando la sobreestimación de los efectos negativos de la RUV. Los experimentos in situ pueden ser desarrollados bajo las condiciones ambientales de RUV y PAR, o incrementando la irradiancia con lámparas adicionales. Tanto en laboratorio como en terreno, el uso de filtros que cortan la radiación a un cierto nivel específico de longitud de ondas (e.g. Ultraphan 295, Folex 320, Schott WG 320,) permiten generar tratamientos que discriminan principalmente entre el efecto generado por la RUV-B y el espectro total (RFA+UV-A+UV-B). Las irradiancias espectrales de las fuentes de radiación o en el ambiente natural deben ser medidas, tanto con el uso de filtros como sin ellos, confirmando el rango de longitudes de ondas emitidas por las fuentes artificiales de radiación y los niveles de irradiancia a aplicar. La principal desventaja de los experimentos de laboratorios es poder replicar los niveles de radiación y el balance espectral encontrado en el ambiente natural. Mientras que las principales desventajas los experimentos en el ambiente natural están relacionadas con un mayor costo para realizarlos, así como la imposibilidad de controlar todos los factores ambientales. Sin embargo, tienen la ventaja de ser desarrollados en el hábitat abiótico y biótico ocupado por el organismo en estudio.

La efectividad biológica de la irradiancia espectral (BESI) UV utilizada puede ser estimada integrando el producto de la irradiancia espectral (280-319 nm) con el espectro de acción de una respuesta biológica conocida, mediante la siguiente fórmula (Madronich & Flocke 1997):

$$BESI = \int_{280nm}^{319nm} I(\lambda) \cdot \varepsilon(\lambda) \cdot d\lambda$$

donde: $I(\lambda)$ corresponde a la irradiancia por longitud de onda y $\varepsilon(\lambda)$ a la respuesta biológica por longitudes de ondas de un espectro de acción conocido. Los principales espectros de acción utilizados son: daño al ADN en *Escherichia coli* (Setlow 1974) y daño generalizado de la planta (Caldwell 1971), ambos fuertemente dependientes de la RUV-B; y fotoinhibición de la fotosíntesis en cloroplastos aislados (Jones & Kok 1966) con efecto dañino tanto de UV-B como UV-A. Además, al integrar el tiempo de exposición se obtiene una medida de la dosis biológica efectiva (BED, $J m^{-2}$) entregada por tratamiento. Posteriormente, al relacionar linealmente la respuesta biológica estudiada con cada BED es posible estimar una dosis de BED_{50} , causante de un 50% de inhibición. Buenos ejemplos de éstos cálculos pueden ser encontrados en Huovinen et al. (2000), Bañares et al. (2002) y Véliz et al. (en prensa).

Radiación UV en macroalgas marinas

A diferencia del fitoplancton, las macroalgas permanecen gran parte de su ciclo de vida adheridas al mismo lugar físico, por lo cual los mecanismos de respuesta ante situaciones ambientales estresantes son cruciales para la supervivencia. Al contribuir como lugar de hábitat, refugio y alimento para diversas especies de invertebrados y peces, su respuesta influye en otras especies asociadas. La gran mayoría de los estudios del efecto de la RUV se han centrado en los estados adultos vegetativos del ciclo de vida, revelando alteraciones fisiológicas que incluyen modificaciones de las tasas de crecimiento (Altamirano et al. 2000, van de Poll et al. 2001, Bañares et al. 2002); fotoinhibición crónica (sin recuperación) y dinámica (con recuperación) de la fotosíntesis (Gómez et al. 1998, 2004); variaciones en los niveles de pigmentos fotosintéticos (Figuroa et al. 1997); incremento en la síntesis de compuestos fotoprotectores (Gómez et al. 1998, Swanson & Druehl 2003, Huovinen et al. 2004); cambios en la actividad enzimática (Gómez et al. 1998, Figuroa & Viñegla 2001) y daños en el ADN (e.g. formación de dímeros de timina) que impiden la actividad de la ARN polimerasa e inhiben la transcripción (Parkker et al. 2000, Buma et al. 2001, van de Poll

et al. 2001).

Las longitudes de onda de RUV-A han sido relacionadas principalmente con procesos de foto-reactivación de la molécula de ADN, al activar la enzima fotoliasa (Sancar & Sancar 1988). Sin embargo en condiciones de elevada radiación podría ejercer efectos perjudiciales al causar un aumento en el estrés oxidativo celular (Mora et al. 2000). A niveles comunitarios, la RUV-A ejercería un efecto negativo al reducir la biodiversidad en los primeros estados sucesionales de comunidades de fondo duro, mientras que la RUV total (UV-A+UV-B) reduciría la biomasa total (Wahl et al. 2004).

Mecanismos como síntesis y activación de sustancias (ácido ascórbico, vitamina E, glutatión, carotenos, fenoles) y enzimas antioxidantes (superóxido dismutasa, catalasa, glutatión peroxidasa, ascorbato peroxidasa) estarían involucrados en las respuestas de protección (Franklin & Forster 1997, Aguilera et al. 1999). Sin embargo, la actividad de estos procesos en algas ha sido poco estudiada. Por otra parte, si se considera la irradiancia en una base de dosis diaria (kJ m^{-2}), la RUV-A excede en un factor de 10 o más a la dosis total de RUV-B, el mayor efecto dañino de esta última se generaría por unidad de radiación, mientras que el daño generado por UV-A es incrementado por la mayor dosis diaria total recibida por los organismos (Cullen & Neale 1994, Wahl et al. 2004).

A pesar que Chile representa un buen lugar para evaluar la respuesta a la RUV en un gradiente latitudinal y en profundidad, pocos estudios han sido desarrollados en macroalgas. Gómez et al. (2004) muestra patrones de fotosíntesis para 18 especies de macroalgas intermareales del sur de Chile (Valdivia, 39°S), concluyendo que las especies muestran características de plantas adaptadas al sol, con una reducción del rendimiento quantum efectivo (ϕ_{PSII}) hacia el mediodía, con una marcada tolerancia a los niveles altos de radiación que ocurren en verano, y la capacidad fotosintética estaría determinada por la posición batimétrica de las algas. La compuestos fotoprotectores del tipo amino-ácidos Micosporinas (MAAs) han sido descritos para algas rojas, con concentraciones generalmente altas en localidades geográficas con altas intensidades de irradiación solar (Huovinen et al. 2004).

La gran mayoría de las algas muestran en sus ciclos de vidas una alternancia entre estados ontogénicos, en algunos casos con diferentes morfológicas y tamaño. Los estados tempranos de desarrollo (microscópicos) constituyen etapas claves para la mantención de poblaciones adultas a través del reclutamiento y crecimiento de una nueva generación (Reed 1990, Coelho et al. 2000). Respuestas a la RUV, tanto de los estados adultos como tempranos, han sido relacionadas con los patrones de distribución batimétrica de las distintas especies (Swanson & Druehl 2000, Wiencke et al. 2000), y con una reducción del reclutamiento en condiciones de elevada intensidad solar (Huovinen et al. 2000, Makarov & Voskoboinikov 2001), en desmedro de la renovación, crecimiento y productividad de la población. La temprana simplicidad morfológica, estructural y fisiológica de los estados tempranos facilitaría la transmisión y absorción de radiación a través del citoplasma causando daño celular. La habilidad y éxito de aclimatación a elevadas condiciones lumínicas incrementarían con la edad y tamaño del talo (Hanelt et al. 1997). Para Chile, Véliz et al. (en prensa) reporta para los primeros estados del desarrollo de dos especies de *Lessonia*, grandes Laminariales de importancia ecológica y económica, una respuesta diferencial a la RUV asociada principalmente al rango de distribución batimétrica (intermareal vs. submareal) y al estado de desarrollo ontogénico (esporas móviles, esporas asentadas, gametofitos, esporofitos juveniles) recibiendo la radiación. La Figura 7 muestra los BED_{50} estimados para ambas especies de *Lessonia* y en diferentes estados del desarrollo, apreciándose un incremento en la tolerancia a la RUV-B con el aumento en el desarrollo del organismo, y para la especie intermareal, *L. nigrescens*. Para esporas del alga roja *Chondracanthus chamissoi* (C.Agardh) Kützing existe antecedentes que indicarían que tetrasporas (2n) serían más resistente que cistocarpos (n), ambas con una mayor resistencia que esporas de *Lessonia* y sin efecto a largo plazo del UV (Véliz & Bulboa, datos sin publicar).

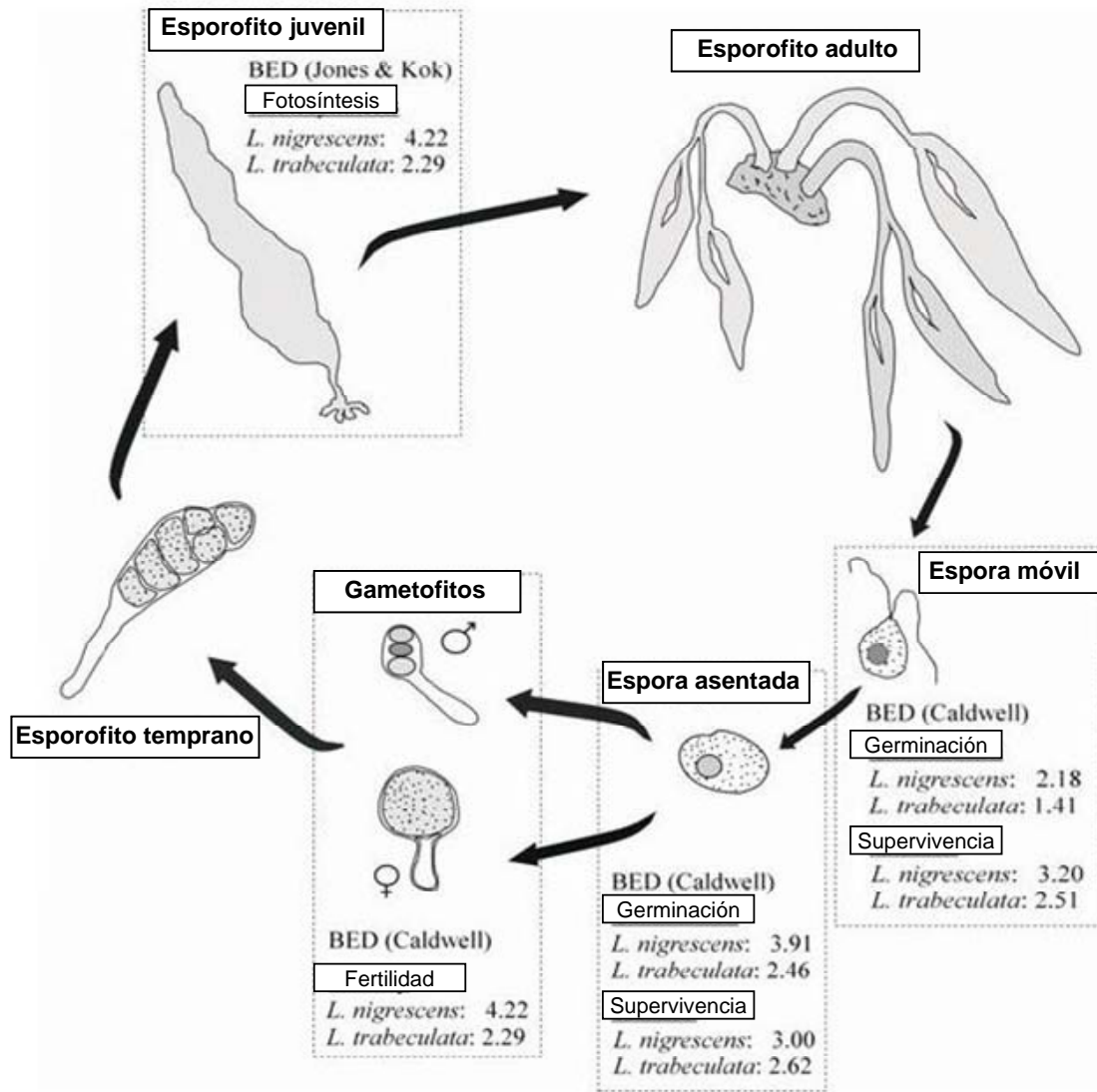


Fig. 7. Dosis Biológica Efectiva (BED_{50} , $J m^{-2}$) para distintos estados del ciclo de vida de *Lessonia nigrescens* y *L. trabeculata* estimados en laboratorio que generan una disminución de un 50% en las variables estudiadas (Modificado de Véliz et al., en prensa).

Mecanismos como: a) fotoinhibición dinámica, foto-protegiendo al FSII a través de la disipación del exceso de energía como energía termal; b) actividad del ciclo de las xantofilas, con la formación de zeaxantina en algas verdes (Chlorophytas) y pardas (Phaeophyceae); c) movimiento de cloroplastos, movimiento hacia posiciones paralelas con respecto a la luz, disminuyendo el daño; d) síntesis de compuestos pantallas o protectores como caroteonides, fenoles, MAAs (Hanelt et al 1997, Häder & Figueroa 1997, Swanson & Druehl 2003, Huovinen et al. 2004), estarían actuando como importantes mecanismos de foto-protección ante condiciones de exceso de radiación solar, principalmente UV-B. De que forma logren sobrevivir y adaptarse durante su todas sus etapas del desarrollo las algas a agentes estresante, podrá repercutir en cambios del crecimiento, reproducción y productividad, así como especies relacionadas dentro de la comunidad.

Factores que limitan la productividad primaria

Aunque toda la actividad biológica en plantas es en última instancia dependiente en la ra-

diación solar recibida, es obvio que la radiación solar por si sola no determina la productividad primaria. Todas las plantas requieren luz del sol, el dióxido de carbono, y el agua para la fotosíntesis. La fotosíntesis es también dependiente de la temperatura y los alimentos.

Temperatura

La temperatura (calor) controla el índice del metabolismo de la planta que alternadamente determina la cantidad de fotosíntesis que puede ocurrir. La mayoría de la actividad metabólica biológica en el océano ocurre entre 0 y 27 °C. Hay poca actividad sobre o debajo de este rango. Las temperaturas óptimas para la productividad coinciden con 15 a 20 °C para la fotosíntesis.

Durante el período de marea alta en el intermareal, la temperatura es relativamente constante y no hay problemas de desecación. El oxígeno y el dióxido de carbono están disponibles, la luz disponible es reducida, permitiendo la fotosíntesis. Los nutrientes son abundantes, la locomoción se facilita y la filtración ayuda a la alimentación de numerosos invertebrados. No hay fluctuación osmótica o iónica. Sin embargo, al bajar la marea las fluctuaciones de la temperatura pueden ser considerables y existe el riesgo de la desecación (Rico & Fredriksen 1996) especialmente cuando hay mareas bajas durante el medio día de los meses de verano. El oxígeno puede ser abundante pero no es utilizable. Los niveles de carbono se reducen y aumenta considerablemente la intensidad de la luz produciendo fotoinhibición de la fotosíntesis (Gómez et al. 2004, Robledo & Freile-Pelegri 2005). Los problemas osmóticos y los iónicos comunes pueden llegar a ser severos, afectando la captación de nutrientes. Por otra parte las temperaturas invernales afectan el metabolismo y el crecimiento de algunas algas que recurren a moléculas antioxidantes, como superóxido dismutasa, ácido ascórbico, peroxidasa y glutatiónina reductasa, para adaptarse a las bajas temperaturas (Lohrmann et al. 2004).

Los eventos globales como son los fenómenos de El Niño (Enfield 1989) y La Niña (Schwing et al. 2002) provocan cambios en las masas de aguas. Aumento en la temperatura y baja en los nutrientes. Edding & Blanco (2001) observaron que *Gracilaria chilensis* cultivada en la Bahía Herradura de Guayacán, Coquimbo (33° S), modificó su producción de agar y productividad (Fig. 8) durante los meses, en que producto de El Niño 1997, se elevó la temperatura del agua. Probablemente este resultado no sólo está relacionado con el aumento de la temperatura del agua, sino que también con la disminución de nutrientes. Otro de los efectos de El Niño cuando aumenta significativamente la temperatura del agua, como fue en el Niño de 1982 – 83, es la gran mortalidad de algas, especialmente del grupo de las Laminariales (Edding 2001).

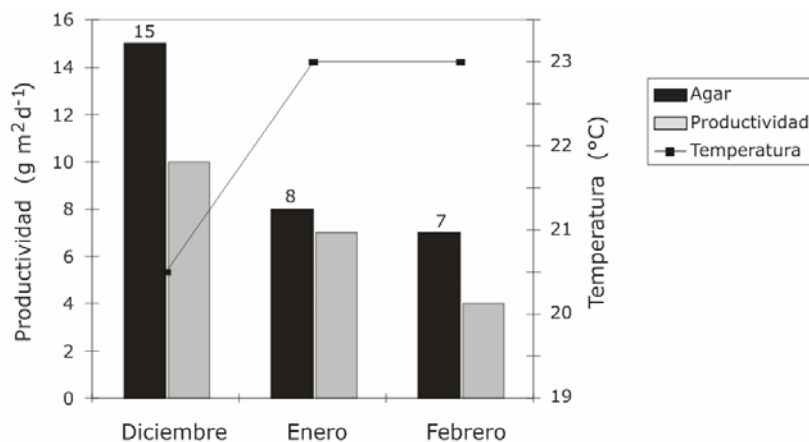


Fig. 8. Variación del rendimiento de agar y la productividad de *Gracilaria chilensis* cultivada entre diciembre de 1997 y febrero de 1998 en Bahía Herradura de Guayacán.

Salinidad y desecación

Las variaciones en salinidad que se encuentran en el océano son consecuencia del origen de las masas de agua y su proximidad a desembocadura de cursos de aguas continentales. La economía en el uso del agua en las algas marinas, pareciera no tener problemas. Estos vegetales han debido adaptar su fisiología y morfología para sobrevivir en el ambiente que habitan. Littler & Littler (1980) analizaron las diferencias morfológicas de las algas y su posición en el hábitat que ocupan, comprobando que utilizando una estrategia de costo/beneficio la planta adapta su funcionalidad y estructuras al ambiente que ocupa. Un buen ejemplo está dado por la observación de Gacia et al. (1996) que establecieron que las variaciones en la fotosíntesis de la polimórfica alga *Caulerpa*, se encuentra condicionada por la morfología. Ellos concluyeron que la productividad del alga disminuye en la medida que aumenta la complejidad morfológica del alga, pero que ésta se encuentra condicionada por la disponibilidad de nutrientes en el ambiente. Los resultados de experimentos de cultivo realizados por Matsuyama-Serizawa et al. (2004) con el alga filamentosa verde *Rhizoclonium* que habita en un amplio rango de salinidades (10-40 ppm), no afectan su crecimiento y maduración. Sólo se observó un baja de la fotosíntesis en los extremos de 0 y 40 ppm. Para curvas de fotosíntesis - salinidad a 20°C con irradiancias de 20 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ la tasa de fotosíntesis fueron similares en rangos de 0 a 40 ppm. Por lo tanto *Rhizoclonium* sería capaz de crecer, reproducirse y hacer fotosíntesis en un amplio rango de salinidades que demuestran su adaptación a aguas estuarinas. Cambios morfológicos en el alga *Fucus vesiculosus* Linnaeus fueron estudiados en una gradiente de salinidades (2 a 24 psu) en el estuario del río Keret en Rusia. Ruuskanen & Baeck (2002) observaron que las características vegetativas medidas del alga mostraron un disminución a medida que la salinidad descendió.

Los procesos reproductivos en muchas especies de algas dependen de las condiciones del ambiente. Factores como la desecación, el movimiento del agua, la luz y la temperatura pueden provocar en el alga la liberación de esporas. Santelices (2002) ha encontrado que la salinidad puede afectar la poliespermia y viabilidad de los gametos, o el movimiento del agua provocar su dilución. La germinación de las esporas también puede necesitar de condiciones ambientales apropiadas en el caso de carposporas de *Hypnea* observadas en el laboratorio. Thiruppathi & Ganesan (2002) encontraron que las esporas de *Hypnea valentiae* (Turner) Montagne pueden tolerar un amplio rango de salinidades (15 a 55 ppm), mostrando su mejor crecimiento entre 25 y 45 ppm de salinidad. Para el caso de *Chondrus canaliculatus* cultivado en estanques en la costa de Coquimbo se observó que las bajas y altas salinidades pueden afectar la tasa de fotosíntesis (Fig. 9).

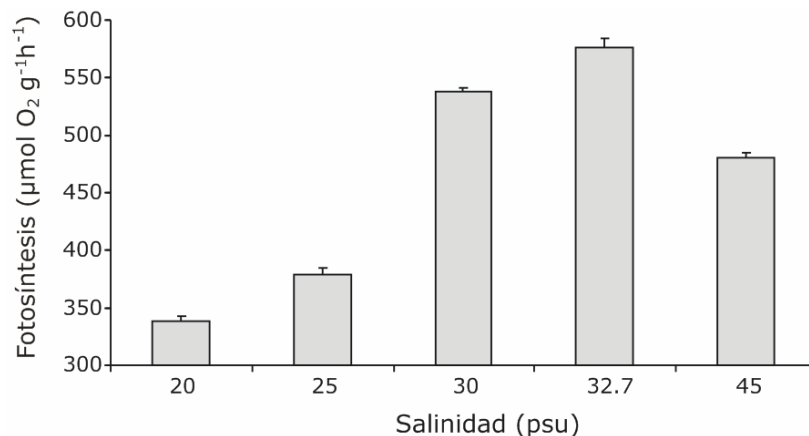


Fig. 9. Efecto de la salinidad en la fotosíntesis de *Chondrus canaliculatus* cultivado en estanques.

El término desecación aplicado a las algas marinas es equivalente al de deshidratación (Lobban & Harrison 1994). La desecación también afecta a las algas marinas, especialmente aquellas que pueblan la zona de la playa que queda entre las mareas (intermareal). La desecación se relaciona con el área superficial y el volumen del alga (AS: V). La evaporación del agua desde las algas se encuentra relacionada directamente con la temperatura. Se ha observado en 3 especies de *Gelidium* que coexisten en el intermareal que aquella que se encuentra distribuida en sectores bajos es menos resistente a la desecación y a la temperatura alcanzando menores valores de fotosíntesis neta (Rico & Fredriksen 1996). Ganesan & Rao (1997) observaron que las carposporas de *Asparagopsis delilei* Montagne se liberan en mayor cantidad cuando el alga se somete a un período de desecación de 30 minutos. Cuando la desecación es por un tiempo mayor disminuye el número de carposporas liberadas. Fonck et al. (1998) también observaron que dependiendo del tratamiento empleado los Laminariales de la costa norte de Chile, *Lessonia nigrescens* y *Lessonia trabeculata* liberan un mayor número de meiosporas tras un cambio osmótico al lavar las láminas reproductivas con agua potable, con períodos de desecación de 6 horas para *L. nigrescens* y de 12 horas para *L. trabeculata*, con temperaturas que variaron entre los 5 y 15°C para cada una de estas especies. Las diferencias osmóticas provocadas llevaron a la liberación de 1.417.000 esporas ml⁻¹ para *L. nigrescens* y de 1.067.000 esporas ml⁻¹ para *L. trabeculata*.

La actividad fotosintética de las algas bentónicas que viven sumergidas puede ser afectada en aquellos períodos en que quedan expuestas al aire, viento y temperatura de la superficie, cuando baja la marea. Mediciones realizadas por Abea et al. (2001) en Japón indicaron que las algas expuestas a la desecación disminuyeron su potencial hídrico de 0 a 214 MPa. El alga que soportó mejor la desecación fue *Porphyra dentata* Kjellman (el nombre vernáculo en Chile para algas de este género, es Luche) que vive en el intermareal alto, cuyo potencial hídrico alcanzó 2158 MPa. Esta alga se recuperó de la desecación y realizó fotosíntesis normalmente. Este estudio concluyó que la capacidad de las algas para resistir la desecación varía entre las especies y correlaciona con su posición vertical en la zona intermareal.

La humedad en sectores intermareales puede ser medida con la utilización de bloques de agar, previamente calibrados, pesados y su humedad determinada, los que posteriormente se colocan en diferentes sectores del intermareal y luego del período de baja marea son retirados para hacer las comparaciones con sus controles (Brawley & Johnson 1993).

Movimiento del agua

El movimiento del agua tiene un efecto en el metabolismo de las algas. Littler (1979) observó en *Ulva* y *Colpomenia* que variaron su fotosíntesis de acuerdo al movimiento del agua. En general, el movimiento del agua facilita el transporte de iones desde y hacia la célula (Hurd 2000). El movimiento de agua puede ser estimado con correntómetros, sin embargo estos instrumentos sólo puede ser ubicados en sectores profundos y sin la turbulencia costera. Doty (1971) utilizando una metodología de terreno simple, que consistió en calibrar bloques de yeso (peso) que se fabricaron en un molde casero para hacer cubos hielo. Un grupo de cubos se mantiene como control en un balde con agua de mar y el grupo de cubos que se colocan en el terreno donde se desea saber la tasa de dilución del bloque. Esta tasa de dilución indica en forma indirecta el movimiento del agua, al comparar los pesos del control con los cubos de terreno después de 24 horas de exposición al agua. Venegas et al. (1993) transplantaron *Lessonia trabeculata* desde sectores protegidos de la Bahía de la Herradura de Guayacán, Coquimbo a lugares con mayor movimiento de agua en Playa El Francés y viceversa. Las plantas al cambiar de ambiente modificaron su metabolismo y también variaron su morfología. En lugares protegidos las láminas tienden a ser más anchas y delgadas, mientras que en sectores con mayor movimiento de agua las láminas son más gruesas y angostas. Estos cambios morfológicos van acompañados con cambios bio-

químicos en la configuración molecular del ácido algínico que se ubica en las paredes celulares.

Nutrientes

Los nutrientes son fundamentales para el crecimiento de las algas. Estos presentan diferentes denominaciones de acuerdo a su concentración. Los macronutrientes son aquellos nutrientes que se encuentran en el agua de mar en concentraciones superiores a $0,02 \text{ mmol Kg}^{-1}$. Los micronutrientes se encuentran en concentraciones desde $0,5 \times 10^{-6} \text{ mmol Kg}^{-1}$ (Tabla 2). La captación de estos iones desde el mar por las células de las algas es dependiente de las concentraciones de estos iones, del movimiento del agua, de la temperatura, de la salinidad y también de la disponibilidad de ellos en los tejidos del alga. Las algas pueden almacenar estos nutrientes en sus células y utilizarlos de acuerdo a los requerimientos que ellas tengan. Sin embargo, en los mares templados hay fluctuaciones de la disponibilidad de nutrientes y en determinadas condiciones ellos son limitantes para el crecimiento de las algas debido a su escasez. Esta situación se presenta habitualmente a fines del verano cuando el aporte de nutrientes de las masas de agua es pobre. Martin et al. (1994) desarrollaron experimentos en el Pacífico ecuatorial donde comprobaron la hipótesis del hierro. ¿Cuál es la importancia de este micronutriente? De acuerdo a Martin la baja disponibilidad del hierro limita el crecimiento del fitoplancton en extensas zonas del océano. El equipo de Martin agregó hierro en forma iónica, en una zona de 64 km^2 y observó que se duplicó la biomasa fitoplanctónica y se triplicó la concentración de clorofila, demostrando que el hierro es necesario para la producción primaria.

Tabla 2. Concentración de elementos esenciales en el agua de mar y en algas. (Modificado de Lobban & Harrison 1994).

Elemento	Concentración promedio en el agua de Mar		Concentración en materia seca
	(mmM Kg ⁻¹)	(µg g ⁻¹)	Promedio y rango (µg g ⁻¹)
Macronutrientes			
H	105.000	10.500	49.500 (22.000 – 72.000)
Mg	53,2	1.293	7.300 (1.900 – 66.000)
S	28,2	904	19.400 (4.500 – 8.200)
K	10,2	399	41.100 (30.000 – 82.000)
Ca	10,3	413	14.300 (2.000 – 360.000)
C	2,3	27,6	274.000 (140.000 – 460.000)
B	0,42	4,5	184 (15 – 910)
N	0,03	0,42	23.000 (500 – 65.000)
P	0,002	0,071	2.800 (300 – 12.000)
Micronutrientes			
Zn	6×10^{-6}	0,0004	90 (2 – 680)
Fe	1×10^{-6}	0,00006	300 (90 – 1.500)
Cu	4×10^{-6}	0,0002	15 (0,6 – 80)
Mn	$0,5 \times 10^{-6}$	0,00003	50 (4 - 240)

Se ha observado que la falta de nutrientes reduce la sensibilidad a la luz, y en *Chaetoceros brevis* Schütt que vive en agua antárticas una exposición repentina a una alta irradiancia puede ser fatal (van de Poll et al. 2005). La luz ultravioleta tiene efectos deletéreos en las algas que se exponen a esta radiación. En la costa de la Patagonia se observó que *Porphyra columbina* en presencia de amonio es capaz de sintetizar más aminoácidos del tipo de las micosporinas que cuando hay carencia de este nutriente, al mismo tiempo la síntesis de micosporinas aumentó cuando el alga fue expuesta a la radiación UVB (Peinado et al. 2005). La captación de compuestos nitrogenados puede estar condicionada por su disponibilidad y por factores ambientales del momento. Tyler et al. (2005) observaron que *Ulva lactuca* Linnaeus y *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss son capaces de captar nitrógeno disuelto en el agua de mar en su forma orgánica de urea. De estas, *U. lactuca* fue la especie capaz de captar más nitrógeno. La transferencia de N desde el sedimento es relativamente rápida. Evrard et al. (2005) observaron que utilizando ^{15}N , éste fue captado e incorporado rápidamente en 1 día, en los tejidos de pastos marinos, indicando que la captación de nitrógeno no es intermediada por bacterias.

El nitrógeno disponible en el agua puede ocurrir en pulsos. Esto es frecuente en sistemas estuarinos. Las algas pueden captar el nitrógeno del agua y transportarlo a sus células. La cinética de ésta absorción posee una fase acelerada y luego llega a un máximo donde la velocidad de absorción disminuye hasta detenerse, en ese momento se dice que la célula tiene sus reservas de nitrógeno completas. Por más nitrógeno que se agregue, la célula no lo absorberá. Lartigue & Shermann (2005) observaron esta situación en el alga *Enteromorpha sp.*, cuando fue expuesta a pulsos de nitrato. Cuando las reservas de nitrógeno se fueron completando la absorción del NO_3^- disminuyó. Estos autores complementaron su observación al determinar la actividad de la enzima Nitrato Reductaza (NR) que intermedia la transformación de NO_3^- en NO_2^- , y que sería el paso que limita la absorción del NO_3^- . El ensayo para determinar la actividad de la NR propuesto por Hurd et al. (1995) ha sido modificado por Young et al. (2005), indicando que este nuevo ensayo ha demostrado que es posible determinar la actividad de la enzima en la mayoría de las algas analizadas. Young et al. (2005) observó que las algas epifitas realizan una contribución significativa a la productividad primaria al fijar el N de la columna de agua y transferirlo como N orgánico a los sedimentos, al estudiar una pradera de pastos marinos en la costa oeste de Australia.

Factores físicos que afectan la captación de N

La captación de iones desde el medio por las algas está condicionada por procesos de transporte pasivo a través del plasmalema y por los de transporte activo por la pared celular. La mayoría de los nutrientes son transportados activamente al interior de la célula. El ingreso puede ser perturbado por el grosor de la capa limítrofe (Lobban & Harrison 1994). En ese sentido aquellas algas que viven en ambientes de gran movimiento de agua poseen una capa limítrofe delgada que facilita la incorporación de los iones. Por el contrario si el ambiente es calmo, la capa limítrofe aumenta su grosor y el tránsito de iones se dificulta. Inicialmente el ingreso de iones ocurre por simple difusión. Las moléculas gaseosas disueltas como CO_2 , NH_3 , O_2 y N_2 pueden cruzar la membrana con relativa facilidad, disolviéndose en la porción lipídica de la membrana y difundiendo a la zona acuosa al otro lado de la membrana.

El transporte activo permite el paso de moléculas e iones a través de la membrana del alga en contra del gradiente de potenciales electroquímicos. Por lo general se ha observado el paso de iones que se encuentran en un rango de concentración en μmol a través de la membrana al interior de la célula que posee una concentración en mmol . Este paso activo requiere de energía, por lo que los cambios ambientales pueden afectar este transporte. Entre los efectos que tiene la luz en el metabolismo del N inorgánico en las algas, a través de la fotosíntesis (Lobban & Harrison 1994) están:

- a) Al disminuir la producción de ferredoxina puede ocurrir:
 - Reducción del NO_2
 - Reducción del NADPH
 - Activación/desactivación de enzimas vía la Tiorredoxina.
- b) Generación de ATP a través de la fotofosforilación que:
 - Participa en el transporte activo de NO_3 , NO_2 , NH_4 .
 - Detiene la reoxidación del NADH mitocondrial por el O_2 .
 - Activa la fijación de N_2 en la Cianobacterias.
- c) La fijación de CO_2 permite que los aceptores de C queden disponibles para la asimilación de NH_4 .
- d) Activación/desactivación de enzimas por luz azul, posiblemente a través de flavoproteínas.

Dado que el óptimo de la actividad enzimática está determinada por condiciones ambientales, un aumento o disminución de la temperatura afecta el transporte activo aumentando o disminuyendo la velocidad de la absorción. En la Figura 10 se observa la captación de N y P que realiza en el tiempo el alga roja *Gracilaria chilensis*. En la medida que las reservas de nitrógeno se completan, disminuye la velocidad de absorción. Los compuestos nitrogenados que liberan los ostiones (*Argopecten purpuratus* Lamarck) cultivados en conjunto con *Gracilaria chilensis* tienen un efecto significativo en la productividad del alga (Fig. 11) (Ambler et al. 1988).

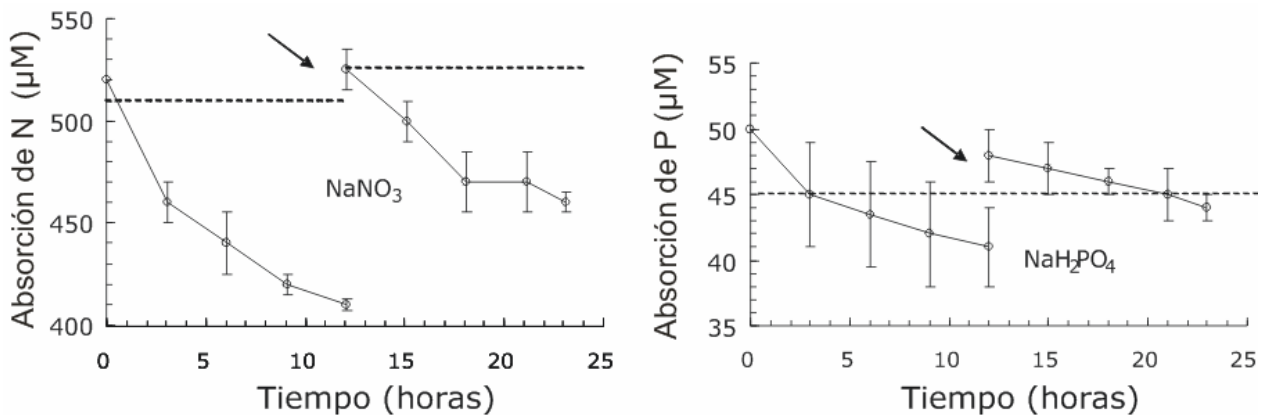


Fig. 10. Captación de Nitrógeno y Fosfato realizado por *Gracilaria chilensis* cultivada en estanques al aire libre en Bahía La Herradura de Guayacán, Coquimbo.

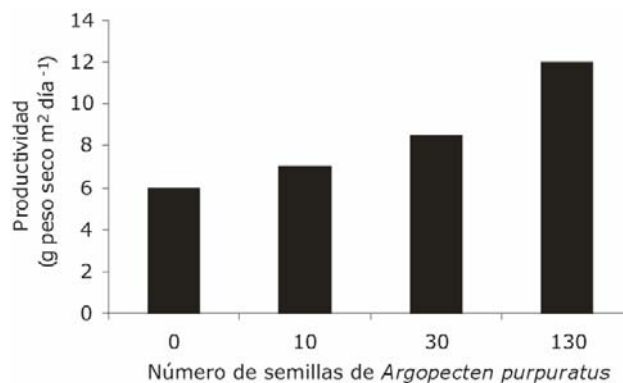


Fig. 11. Captación de compuestos nitrogenados por *Gracilaria chilensis* en cultivo mixto con el ostión *Argopecten purpuratus*.

POLISACÁRIDOS ESTRUCTURALES Y PRODUCTOS DE ALMACENAMIENTO

Las algas marinas han sido utilizadas como alimento en humanos, y en menor proporción como fertilizantes y aditivos para alimentos de animales. Además, las algas marinas producen compuestos que son utilizados en las industrias de los alimentos, textil, cosmética y farmacéutica, entre otras. El uso de algas como alimento tiene fuertes raíces en países asiáticos como China, Japón y Korea, pero la demanda por algas como alimento ha aumentado en países de Norte América, Sudamérica y Europa, principalmente por la gran migración de asiáticos a otros países del mundo. Las algas rojas (Rhodophytas) y café (Phaeophyceae) son utilizadas para la extracción de hidrocoloides (ficocoloides); agar, carragenanos y alginato, los cuales son utilizados principalmente como agentes espesantes, emulsionantes y gelificantes. La industria global de algas utiliza aproximadamente 8 millones de ton de algas frescas, provenientes casi en un 90% de centros de cultivos. Se estima una producción total anual del orden de los US\$ 6 billones, de los cuales el 90% esta representado por productos alimenticios para humanos. En la actualidad, aproximadamente un millón de toneladas de algas son utilizadas para producir cerca de 55.000 ton de ficocoloides, con un valor cercano a US\$ 600 millones (Mc Hugh 2003).

Un hidrocoloide es una sustancia no cristalina formada por grandes moléculas, las cuales se disuelven en agua para dar viscosidad a la solución. Sus principales usos son: para espesar una solución acuosa incrementando la viscosidad, para formar geles con diferentes grados de firmeza, para formar películas solubles al agua, y para estabilizar algunos productos como el helado, impidiendo la formación de grandes cristales de hielo conservando su textura suave. Alginato, agar y carragenano son carbohidratos solubles en agua que se encuentran en la pared celular de las algas. A diferencia de las plantas superiores, los hidrocoloides de las algas marinas poseen polisacáridos sulfatados, indicando una adaptación al ambiente salino, con un significado fisiológico aún estudiado. Los polisacáridos de la pared celular presentan una conformación más compleja que los polisacáridos fibrilares o de reserva, con polímeros en forma de hélice y se arreglan de diferentes formas dando un estado de gel.

Acido algínico

Las sales de ácido algínico (nombre comercial, alginatos) se encuentran en todas las algas Phaeophyceae (pardas) como componentes estructurales de la pared celular. Comercialmente los alginatos son extraídos principalmente desde los ordenes: Fucales y Laminariales, destacándose los géneros *Macrocystis*, *Lessonia*, *Laminaria*. Además, algunas especies de estos géneros son usadas para observar sus propiedades de viscosidad, producción de geles y como estabilizantes de productos químicos. Otros géneros como *Fucus* y *Ascophyllum*, presentan fucan, un heteropolímero formado principalmente por fucosa.

En Chile las estadísticas muestran una comercialización importante de algas pardas para extracción de alginatos, lo cual constituye a las algas productoras en recursos pesqueros importantes. La extracción esta basada en la conversión de una mezcla insoluble de sales de ácido algínico de la pared celular, en una sal soluble para la extracción acuosa. El ácido algínico consiste en tres bloques de polímeros derivados del ácido urónico (azúcar con un grupo carboxilo en C-6), esencialmente residuos de β -D-ácido manurónico unidos por enlaces (1-4) a residuos α -L-ácido gulurónico, pudiendo formar bloques MM, GG y MG. La proporción de los diferentes bloques se correlacionan con las propiedades del alginato. La fuerza de los alginatos depende de la unión con iones Ca^{+2} , teniendo el ácido gulurónico una mayor afinidad por estos iones. Alginatos firmes y ricos en ácido gulurónico son predominantes de discos de adhesión de las grandes algas, mientras que alginatos elásticos ricos en ácido manurónico predominan en las frondas de las algas.

La hidrólisis parcial separa la mezcla en bloques de homopolímeros, de esta forma, luego podrán ser separados por solubilidad diferencial en ácido. La proporción de estos bloques depende de la fuente de alginato del alga. Las propiedades y funciones de los alginatos aislados, desde diferentes tipos de algas pardas, reflejan las estructuras conformacionales para estos bloques de polímeros en solución. Los procedimientos de preparación están basados en las propiedades de solubilidad de los alginatos, según su estado iónico y su poder de unión con el calcio. Un tratamiento preliminar de las algas con un ácido, permite eliminar los iones calcio unidos al alginato. La solubilización de las macromoléculas se obtiene a continuación al neutralizar con una base (generalmente NaOH) formando una sal alcalina. El alginato se precipita por reacidificación, bajo la forma de ácido algínico o por la adición de cloruro cálcico, bajo forma de alginato cálcico. En algunos casos el calcio se elimina por un nuevo tratamiento ácido.

El producto terminado presenta características de filamentos finos o gruesos, o de polvo incoloro o ligeramente amarillo, de sabor y olor característicos. Los alginatos se comercializan en forma de sales sódicas, las cuales sirven de base para la preparación de alginato de propilenglicol, el cual se utiliza en la industria alimenticia.

Carragenanos

La pared celular de las Rhodophytas esta constituida de dos componentes, uno fibrilar y otro mucilaginoso. El componente mucilaginoso, generalmente contiene polisacáridos, que está compuesto de secuencias repetitivas de D-galactosa. Su valor comercial, esta en su propiedad gelificante o la suspensión de agentes en solución. Estas macromoléculas producen un estado de gel por la formación de estructuras terciarias dispuestas de manera espiral, o en rollos como hélices ampliamente estabilizadas por puentes de hidrogeno unidas a través de O-6 y O-2, de las unidades complementarias de D-galactosa.

Los carragenanos están presentes en los géneros *Chondrus*, *Gigartina*, *Euchema*, *Hypnea* e *Iridaea* relacionados taxonómicamente con la familia Gigartinaceae. Las carrageninas, o carragenanos, son polímeros sulfatados de unidades de D-galactosa, unidos alternadamente α -(1-3) y β -(1-4), según el grado de sulfatación y la posición de los carbonos sustituidos por los ésteres - sulfatos, los cuales son fuertemente aniónicos. Los carragenanos de importancia comercial tienen un alto contenido (>20%) de ester-sulfatados. Las mayores diferencias entre las formas de carragenano están relacionadas con la posición de los grupos sulfatos en las unidades α - y β -galactosa y la ocurrencia de 3,6-anhidro- α -D-galactosa entre C-3 y C-6 de la cadena. Grupos piruvato y O-metil están a veces presentes pero en baja proporción y sin implicancia en la industria. Se distinguen diferentes fracciones, las principales son: la kappa (κ), la iota (ι) y la lambda (λ). Lo anterior caracteriza las fases del ciclo de vida de los géneros: *Gigartina* e *Iridea* (haploide, de la fase diploide). Cada especie está caracterizada por una composición diferente en sus diversas fracciones, y las carrageninas comerciales son mezclas más o menos enriquecidas de una u otra de estas tres fracciones.

El proceso de extracción, para su producción industrial, se basa en dos propiedades de la carragenina: su solubilidad en agua caliente y su insolubilidad en solventes orgánicos polares. El producto final de este proceso es un polvo fino o granulado insípido e inodoro, de color blanco a beige.

Agarinos

Los agarinos comúnmente conocidos como agar - agar, son coloides hidrofílicos que forman parte de la familia de galactanos, y son extraídos desde algunas algas rojas. Los agarinos se extraen principalmente de la familia Gracilariaceae (*Gracilaria*) y Gelidiaceae (*Gelidium*), entre los géneros explotados podemos nombrar: *Gelidium*, *Gracilaria*, *Pterocla-*

dia, *Acanthopeltis* y *Ceramium*. Se caracterizan por ser los mayores agentes formadores de geles y su gelificación es detectada a muy bajas concentraciones. Se ubican en la matriz intercelular, formando parte de la pared celular, la que está constituida esencialmente por fibras de celulosa entre mezclada con polisacáridos entre los que se encuentran los agaros. Su estructura química es muy parecida a la de la carragenina. Las cadenas consisten en unidades alternadas de β -D-galactosa y α -L-galactosa, y no la forma D. Además, presentan bajo grado de sulfatación, y la unión del residuo 3,6-anhidro- α -galactosa es en forma L.

El agar está compuesto por dos fracciones: la agarosa, un polímero neutro y la agaropectina, un polímero sulfatado con grupos iónicos. La proporción de estos dos polímeros varía ampliamente y el porcentaje de agarosa en algas productoras de agar fluctúa de 50 a 90 %.

La agarosa neutra, libre de sulfato, corresponde al mejor agar comercial. Posee mayor capacidad de gelificación; es un complejo de unidades alternadas de L-galactosa y 3,6-anhidro-L-galactosa. La agaropectina tiene la misma estructura esencial, pero algunas unidades son sustituidas en el complejo por 4,6-O-(1-carbolxililideno)-D-galactosa o residuos de azúcar sulfatados o metilados. Sin embargo, este concepto de agar es considerado una simplificación, ya que varía de especie en especie, e incluso intra-específicamente.

El agar es insoluble en agua fría pero soluble en agua caliente. En bajas concentraciones (menos del 20 %) forma un gel firme a 35- 43° C, el cual solo retorna a su estado soluble a temperaturas elevadas (aproximadamente 85° C) lo cual lo hace comercialmente interesante.

Los métodos de producción se basan en la solubilización de estas gomas en agua a 100° C durante varias horas, a veces en medio alcalino. Para su recuperación se logra a partir de la solución filtrada por congelación, que produce una separación de fases.

MODELOS DE PRODUCTIVIDAD EN ALGAS MARINAS CHILENAS DE IMPORTANCIA ECONÓMICA

Hay un grupo de algas marinas de la costa del Pacífico sureste que tienen importancia económica. A lo largo de la costa chilena destacan *Gracilaria chilensis* (Pelillo); *Lessonia nigrescens* (Huiro negro); *Lessonia trabeculata* (Huiro Palo); *Macrocystis integrifolia* Bory (Huiro) y *Gigartina skottsbergii* Setchell & Gardner (Luga roja), entre otras (Tabla 3). El volumen que se explota de estas algas ha incrementado entre los años 1994 y 2004 en un 225%. Esta cifra indica el esfuerzo que se realiza para obtener la materia prima que se genera de estas algas. Además del interés comercial que tienen estos recursos, ellos tienen un papel ecológico relevante. Por ello es importante modelar las poblaciones que se explotan con el fin de establecer normas adecuadas de extracción y evitar que el recurso se dañe, y la comunidad que se genera en su entorno.

De las algas rojas que se explotan hay información de investigaciones realizadas en el sur de Chile. Westermaier et al. (1999) describieron las fluctuaciones poblacionales de *Gigartina skottsbergii*, encontrando que su mayor crecimiento, biomasa, densidad, reclutamiento y sobrevivencia se encuentra en primavera y verano, recomendando que las cosechas se efectúen en noviembre - diciembre. Al mismo tiempo Ávila et al. (1999) encontraron que *G. skottsbergii* se encuentra reproductiva todo el año, pero con mayor densidad de cistocarpos entre octubre y febrero. Otra de las algas rojas cuyo conocimiento se ha desarrollado en el tiempo es *Gracilaria chilensis*. Su conocimiento ha permitido desarrollar cultivos en playas de fondos arenosos y también en estanques al aire libre. El cultivo comercial de esta

Tabla 3. Desembarque de algas marinas entre 1994 y 2004. Valores expresados en toneladas. (Anuario Estadístico de Pesca 2004).

ESPECIE	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004
TOTAL ALGAS	182.542	299.221	322027	281.606	265.881	261.481	280.847	299.791	315.668	349.008	410.850
AHNFELTIA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CAROLA	0	0	49	11	73	84	56	5	123	5	10
CHASCA	1.500	1.144	867	405	762	491	525	402	533	392	402
CHASCÓN	72.029	123.772	140.770	125.535	136.313	111.766	61.954	87.508	96428	108.899	151.752
CHICOREA DE MAR	4.572	6.389	6.690	11.745	15.453	23.458	24.778	3.325	5.677	4.986	4.642
COCHAYUYO	2.283	464	1.924	1.691	3.934	4.567	2.122	2.098	2.312	1.764	2.733
HUIRO	4.325	12.451	18.333	11.903	10.104	11.928	6.084	9.672	9.774	11.501	9.543
HUIRO PALO	0	0	0	0	0	0	18.107	18.457	25.956	69.272	65.290
LIQUEN GOMOSO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	93
LUCHE	119	6	3	53	45	9	0	0	8	31	16
LUGA CUCHARA O CORTA	0	0	0	0	0	0	0	0	7.329	6.247	5.954
LUGA NEGRA O CRESPA	0	0	0	0	0	0	0	0	20.047	21.135	18.414
LUGA - LUGA	28.331	37.736	32.438	22.679	26.181	23.099	30.118	37.606	99	9	24
LUGA - ROJA	0	0	0	0	0	0	0	22.717	21.301	30.952	33.308
PELILLO	69.383	117.619	120.950	107.576	72.987	86.078	137.100	117.969	126.184	93.809	118.669
OTRAS ALGAS	0	0	3	8	29	1	3	32	8	6	0

alga se desarrolla entre Chiloé (41° 51'S; 73° 49'O) y Caldera (27° 05' S; 70° 50' O). *G. chilensis* crece vegetativamente y puede afirmarse al sustrato arenoso con parte de sus ramificaciones que actúan como anclaje. El máximo crecimiento de *G. chilensis* ocurre entre la primavera y el verano (Edding 1988). *G. chilensis* puede crecer por esporas y se han desarrollado cultivos a partir de esporas fijadas a cuerdas (Alvear et al. 1997) y también a través de explantes (Collantes et al. 2004). Una completa revisión del cultivo comercial de algas rojas ha sido realizado por Buschmann et al. (2001). El modelo de producción de *Gracilaria chilensis* puede ser determinado a través de su cultivo en estanques, donde es factible controlar diversos factores que inciden en la productividad del alga (Edding 1995). Aún en estas condiciones es posible observar que *Gracilaria chilensis* sigue un patrón bimodal en su productividad, con mayores crecimientos en primavera y verano. Hacia fines del verano se observa una caída en su productividad (Fig. 5) debido a un empobrecimiento de los nutrientes en el agua de mar.

Los Laminariales que crecen en la costa norte de Chile son importantes por su contribución en biomasa y cobertura de una franja costera que se encuentra entre el intermareal de las playas rocosas hasta el submareal, a una profundidad de 8 - 15 m. Tala (1999) observó que los procesos de crecimiento y productividad de *Lessonia trabeculata* y *Lessonia nigrescens* siguen un modelo que está representado en la Figura 12. Tanto el crecimiento como la productividad de estas algas muestra un patrón estacional con una disminución hacia fines del verano. Un hecho interesante de destacar es que al crecer las láminas de estas algas lo hacen a través de una zona de crecimiento meristemático que se encuentra entre la base de la lámina y el estipe. Es posible observar en estas algas que parte de su biomasa se pierde, mientras el alga crece, a través de una desagregación del ápice liberando material

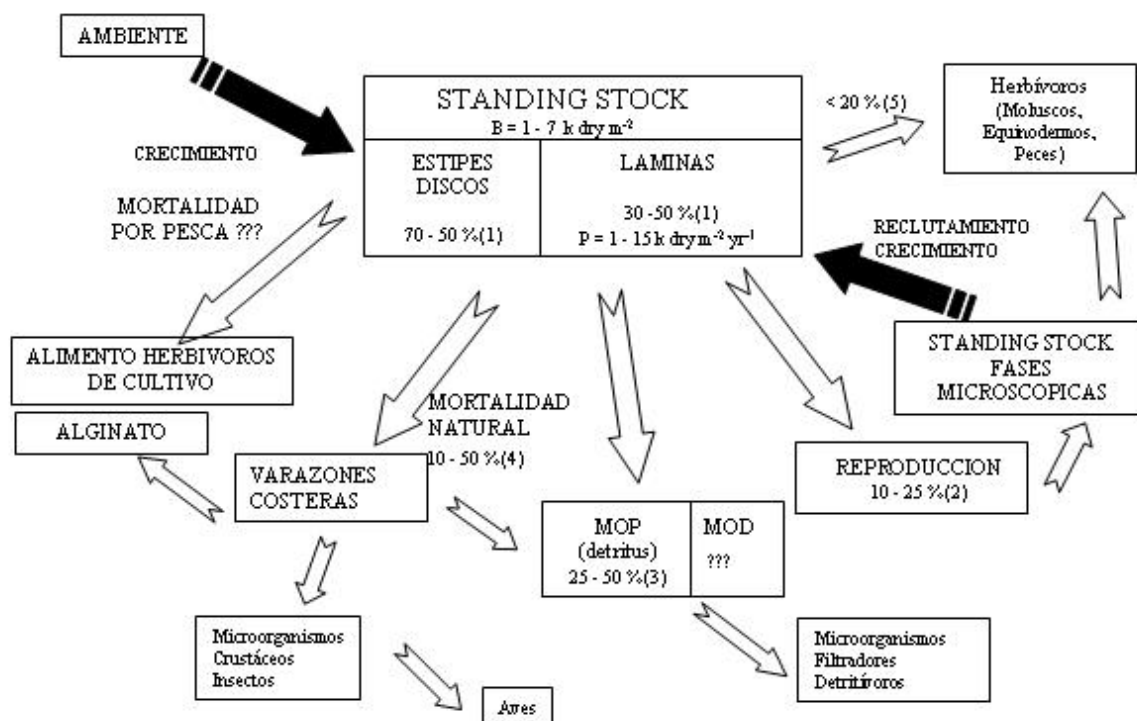


Fig. 12. Modelo de los principales destinos de la biomasa generada por *Lessonia nigrescens* y *Lessonia trabeculata*. Las flechas de entrada a la caja principal indican los principales estímulos en la producción de biomasa. Las flechas de salida sugieren el destino de esta biomasa (Tala, 1999; Referencias: (1) Tala 1999; (2) Tala et al. 2004; (3) Tala & Edding 2005; (4) Edding 1998; (5) Pizarro 1981. B = biomasa seca por superficie; P = productividad neta anual; MOP = materia orgánica particulada; DOM = materia orgánica disuelta).

particulado y disuelto al medio. Productividades netas aproximadas de 30 y 15k de tejido húmedo por metro cuadrado de fronda se generan al año, con pérdidas de un 20 y 50% para *L. nigrescens* y *L. trabeculata*, respectivamente (Tala & Edding 2005). En términos de materia orgánica y carbón estas algas producen entre 3,8 y 1,3 K de materia orgánica por metro cuadrado al año; y 1477 y 488 g de Carbón por metro cuadrado al año para *L. nigrescens* y *L. trabeculata*.

CONTAMINACIÓN

Impacto de la minería en ambientes costeros

Se ha sostenido que la mayor debilidad de la sociedad contemporánea ha sido su falencia en utilizar los principios ecológicos para minimizar los impactos negativos de las actividades humanas. En este contexto, el conocimiento de los patrones y procesos de la organización biológica, donde la actividad antrópica es la que genera los mayores impactos sobre las comunidades biológicas, es fundamental en el desarrollo de procedimientos que aseguren la protección y la conservación de los recursos vivos.

Chile es un país de un enorme potencial minero, en la que el cobre constituye su principal rubro de exportación constituyendo más del 50 % del producto geográfico bruto (PGB). Entre las I y la IV Región, existen extraordinarios yacimientos que concentran más del 25% de las reservas mundiales de Cobre, el 40% de las reservas mundiales de Molibdeno, y el 30% de las reservas mundiales de Litio. Además, en esta zona se encuentran importantes yacimientos de Au, Fe, Ag, Mn, Co, Hg, Tu, Pb y Zn (Corvalán 1985). La extracción de estos recursos no-renovables produce severas modificaciones significativas en los ecosistemas terrestres y marinos por: la remoción de materiales, el uso de aguas superficiales y subterráneas, la ocupación de terrenos y la descarga de residuos sólidos y líquidos (Gallardo 1984). Estos residuos, cuando no son depositados en tranques, son vertidos directamente a cursos de aguas o al mar, produciendo perturbaciones catastróficas en la biota marina. En un análisis sistematizado de los problemas ambientales en Chile, Hajek et al. (1990) sostienen que la reducción de la diversidad orgánica de las comunidades marinas litorales, producto de la contaminación de la actividad minera industrial, es uno de los problemas de mayor relevancia en la II, III y IV Región del país.

Por otro lado, algunas áreas del mundo como la costa del Pacífico Sur Oriental, presentan altos niveles naturales de metales pesados. Esta región del Pacífico, posee en su conformación geológica, ambientes altamente adecuados para la metalogénesis. Así, en el norte de Chile es común la presencia de cinturones metalogénicos de Fe en la costa, de Cu-Mo y Ag-Pb-Zn en la zona central y de cinturones de Sn-Sb-Bi-W en los Andes (Frutus 1987). Si aceptamos que el proceso de metalogénesis no es un fenómeno reciente en la escala geológica, podemos inferir que los organismos debieran estar adaptados a este tipo de ambientes. En la costa norte de Chile los valores de Cu, Ni, As, Ag en el agua de mar y organismos marinos son inusualmente altos, en comparación con otros lugares del mundo y comparativamente mayores que en el resto del país (Vásquez & Guerra 1996, Vásquez et al. 2000, 2001a).

Los metales son componentes naturales del agua de mar y muchos de ellos participan en procesos esenciales de los organismos marinos (Tabla 2). Estos elementos son requeridos como micronutrientes por muchas enzimas y en sistemas de transporte de electrones en muchos sistemas vivos (Coale 1991). Por ejemplo, proteínas cuyas matrices incorporan Cu se encuentran en bacterias, plantas y animales (Abdel-Mageed & Oeheme 1990). Los organismos han desarrollado mecanismos evolutivos para la captación, transporte, utilización y tolerancia de estos iones metálicos. Una vez que la capacidad de asimilación es excedida, ya sea por un exceso del ión o por presencia inusual de altos niveles de metales no esenciales como Ag, Cd,

Hg y Pb, pueden ocurrir numerosos y deletéreos efectos en los organismos expuestos.

La mayoría de los metales anteriormente mencionados son componentes frecuentes de los desechos mineros en el norte de Chile. Recientemente, 17 elementos químicos derivados de los procesos de reducción de Cu y Fe han sido reportados en 14 especies de macroalgas en el norte de Chile (Vásquez & Guerra 1996). Sin embargo, la mayoría de estos metales son también resultante de procesos orogénicos, de actividad volcánica y de eventos climáticos locales, en consecuencia, dado las especiales condiciones de la costa de Chile no es fácil definir su origen.

Organismos indicadores de perturbaciones químicas y efecto sobre los individuos

El análisis de sedimentos y/o aguas circundante ha sido comúnmente usado en la detección y evaluación de procesos contaminantes. Durante los últimos años, se ha demostrado que organismos marinos como peces (Beder 1989, Weis & Weis 1989, Gray et al. 1992, Otway 1992) e invertebrados filtradores (Zauke & Harms 1992, Gerhardt 1993) son excelentes indicadores de los niveles de concentración de metales y han sido usados en la detección y evaluación de focos de contaminación en ambientes marinos. En general, estos trabajos evalúan el nivel de acumulación de metales pesados en distintas partes del cuerpo de los organismos indicadores.

Las algas, a pesar de presentar ventajas comparativas como indicadores naturales, han sido escasamente utilizadas como indicadores de contaminación. Estos organismos, tienen una gran capacidad para acumular metales pesados del medio circundante (Foster 1976, Drude de Lacerda et al. 1985, Munda & Hudnik, 1991, Güven et al. 1992). Se ha sugerido que estos organismos, principalmente el grupo de las algas pardas, no presentan mecanismos reguladores en la concentración de metales, lo cual las hace aptas para ser utilizadas como biosensores de metales pesados (Bryan 1969, Fuge & James 1974, Hagerhall 1973, Haug et al. 1974, Morris & Bale 1975). Fucales como *Fucus serratus* Linnaeus, *F. spiralis* Linnaeus, *F. vesiculosus* Linnaeus y *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis y algunas especies de Laminariales, pueden ser considerados en general buenos bioindicadores de contaminación (Foster 1976, Drude de Lacerda et al. 1985, van Der Ber et al. 1990). Entre las Chlorophytas, *Enteromorpha* spp y *Ulva lactuca*, presentan correlaciones positivas entre las concentraciones de metales en el agua y en el tejido algal (Foster 1967, Drude de Lacerda et al. 1985, Stromgrem 1980, Ho 1990).

Aunque la literatura documenta que la contaminación por metales pesados puede causar impactos ecológicos de gran magnitud en los ambientes marinos costeros, es sorprendente la falta de evidencia de tales efectos, otros que no sean los documentados en casos extremos de contaminación (Bryan & Langston 1992). Como ha sido sugerido por Morrisey et al. (1996), la falta de evidencia es en parte consecuencia de la forma en la cual estas perturbaciones han sido investigadas. Tradicionalmente, los efectos de los contaminantes en el ambiente marino han seguido dos aproximaciones: (1) estudios eco-toxicológicos, que permiten identificar los efectos de los contaminantes bajo condiciones controladas de laboratorio. Desafortunadamente tales estudios no reproducen el rango de potenciales y relevantes factores ambientales, que inciden en la magnitud del efecto. Como consecuencia de esto, los efectos reales de los contaminantes en la naturaleza, son muy diferentes de los mismos reportados en condiciones de laboratorio. (2) Estudios de terreno, basados en correlaciones entre la distribución de los contaminantes y la composición de los ensamblajes faunísticos bentónicos, que ha diferencia de los estudios de laboratorio incorporan la variabilidad ambiental. Estos, la mayoría de las veces, no incluyen la identificación de los efectos intermedios propios de un gradiente ambiental de distribución de la perturbación, y de las eventuales respuestas de las poblaciones y/o comunidades a este gradiente. Bryan & Langston (1992) sugieren que los efectos del Cu y del Zn en la distribución de especies aunque evidentes, no son tan dramáticos ni obvios como los que predicen los experimentos en condiciones controladas de laboratorios. Así, en terreno, ejemplos de efectos deletéreos en orga-

nismos bénticos que pueden ser directamente atribuidos a efectos específicos de contaminantes metálicos son comparativamente muy escasos, en comparación con los equivalentes ensayos de laboratorio.

A través de protocolos experimentales *in situ*, los cambios en la biodiversidad de comunidades de macroinvertebrados submareales asociadas a discos de adhesión de *L. trabeculta*, han sido documentados en áreas afectadas por vertidos de la minería de Cu y Fe en el norte de Chile (Vásquez et al. 1999, 2001a). Estos experimento *in situ*, han permitido evaluar los efectos de estas perturbaciones antrópicas sobre la biodiversidad marina costera, sin aislar efectos de co-variación como la temperatura, la salinidad, la exposición al oleaje, y el movimiento de agua. Estas variables ambientales generalmente han sido excluidas o minimizadas en estudios experimentales en condiciones controladas (e.g. bioensayos).

A pesar del impacto que los desechos de la minería han generado en las comunidades litorales, existe escasa información relacionada con el efecto de estas perturbaciones sobre la estructura y la organización de las comunidades intermareales, y más aún, sobre las comunidades submareales someras aledañas.

Comunidades intermareales

Los trabajos pioneros de Castilla & Nealler (1978) y Castilla (1983), demostraron que las descargas de la minería del cobre afectan significativamente la mayoría de las actividades litorales como: la navegación, la geomorfología de la costa, los ecosistemas marinos, la extracción de los recursos de importancia comercial y las actividades recreacionales. Entre 1938 y 1974, 150 millones ton de sedimentos no tratados, provenientes de las minas de cobre de El Salvador y Potrerillos, fueron depositados en Bahía Chañaral (26° 15' S – 69° 34' O). En 1975, las descargas fueron reubicadas en dirección norte (Caleta Palito a 8 km de Chañaral), acumulando sedimentos a una tasa de 25.000 ton de sedimento fino por día (Castilla & Nealler 1978). Los efectos en la estructura de las comunidades intermareales, especialmente la dramática reducción de la diversidad específica en la costa de Chañaral, ha sido documentada por Castilla & Nealler (1978) y Vásquez & Guerra (1996). Los estudios en Caleta Palito sugieren adaptaciones fisiológicas de las macroalgas a altas concentraciones de cobre, como también una leve recuperación de la riqueza de especies intermareales, 65 años después de iniciado el vertimiento de las colas de la minería en las costas de Chañaral (Correa et al. 1996). Reportes de la biodiversidad de macroalgas intermareales en 14 playa rocosas del norte de Chile entre Antofagasta (c.a. 23° 40' S) y Puerto Aldea (c.a. 30° 16' S), muestran que en áreas contaminadas por relaves de Cu (Caleta Palito, Santo Domingo y Chañaral) la única especie presente es *Enteromorpha compressa* (Linnaeus) Nees. En contraste, playas no contaminadas rocosas tienen entre 10 a 22 especies de macroalgas (Vásquez & Guerra 1996).

En el litoral de Taltal (c.a. 24° S), estudios de la estructura de comunidades rocosas intermareales muestran dramáticas reducciones de la composición, cobertura y diversidad de especies sésiles en áreas contaminadas con Cu, en comparación con áreas aledañas de control (Fariña & Castilla 2001). Al igual que en Caleta Palito, las localidades impactadas por relave de la minería de Cu en el litoral de Taltal (Enami, Santo Domingo), constituyen ensamblajes monoespecíficos dominados en cobertura y biomasa por *E. compressa* (Correa et al. 1996, Fariña & Castilla 2001, Fariña et al. 2003). Estos cambios en composición específica están asociados a la concentración de metales trazas y partículas inorgánicas de los desechos de la minería. Diferentes hipótesis han sido sugeridas para explicar estas diferencias: (1) alta concentración de cobre en la matriz de agua de mar, (2) combinación y concentración de metales trazas (Cu, Zn y Cd) en agua de mar, y (3) densidad de herbívoros pastoreadores. En contraste a la reducción de la riqueza específica, las comunidades rocosas intermareales contaminadas por relaves de Cu en el norte de Chile han mostrado una alta productividad primaria, promoviendo el aumento de consumidores secundarios como reptiles, peces intermareales de gran tamaño y crustáceos decápodos. Por el contrario, estos ambientes estructuralmente simples carecen

de la ocurrencia de aves. Esta comunidad altamente contaminada por relaves de Cu, constituye un escenario teórico que ha permitido demostrar la relación entre la riqueza de especies y la productividad en ecosistemas marinos fuertemente perturbados (Fariña et al. 2003).

Comunidades submareales

La franja costera de algunas localidades del norte de Chile, que aloja gran parte de la biodiversidad marina y la mayoría de los organismos bentónicos de importancia económica, el efecto de los desechos de la minería del Cu y Fe ha sido estudiado a distintos niveles de organización: en la columna de agua y sedimentos (Vásquez et al. 1999, Hernández 1998, Ahumada 1998, Carrasco 1998), en especies (Correa et al. 1996, Vásquez & Guerra 1996), poblaciones (Vásquez et al. 1999, 2001a), y en comunidades bentónicas (Vásquez et al. 1999, 2001a). Exceptuando las pocas bahías protegidas cuyo sustrato es predominantemente de arena (Bahía Coquimbo, Huasco, Mejillones del Sur), los ambientes submareales someros de la costa expuesta del norte de Chile son rocosos. Estos ambientes submareales someros están dominados por macroalgas pardas de los géneros *Lessonia* y *Macrocystis*, a las que se asocian numerosas especies de invertebrados y peces, formando ensamblajes submareales altamente diversos (Vásquez et al. 2001b, Vásquez & Vega 2005).

En el norte de Chile, entre los 18° y los 42° S, los ambientes submareales someros de fondos rocosos (0-30 m de profundidad) están dominados por *Lessonia trabeculata*. Los discos adhesivos de esta alga parda poseen ensamblajes de macroinvertebrados asociadas, que representan aproximadamente el 80% de la biodiversidad de los macroinvertebrados de fondos rocosos (Vásquez et al. 2001b). En este contexto, la biodiversidad contenida en los discos adhesivos es representativa de su entorno y en consecuencia útil para evaluar el efecto de los vertidos de la minería de Cu y Fe sobre biodiversidad de ambientes submareales del norte de Chile (Vásquez & Vega 2005). Las comunidades de macroinvertebrados asociados a discos de adhesión de distintas especies de Laminariales han sido usadas como bioindicadores para monitorear el efecto del vertido de contaminantes antrópicos en un gradiente espacial a pequeña (kms) y gran escala (cientos de kms). A escala geográfica, Jones (1973) encontró diferencias en la estructura de las comunidades asociadas a la macroalga *Laminaria hyperborea* (Gunn) Fosle entre sitios impactados y controles a lo largo de un gradiente de contaminación de distinto origen antrópico. A escala local, se ha utilizado la fauna asociada a discos adhesivos de *Durvillaea antarctica* (Chamisso) Hariot para evaluar los daños de derrames de petróleo en la costa de las Islas Macquarie (Smith 1996), la fauna asociada a discos de adhesión de *Ecklonia radiata* (C. Agardh) J. Agardh para evaluar el efecto del vertido de aguas servidas en la costa este de Australia (Smith & Simpson 1993, Smith 1996), y la fauna asociada a discos adhesivos de *L. trabeculata* para evaluar el efecto de los vertidos de la minería de Cu y Fe en un gradiente latitudinal (2000 km de costa) en el norte de Chile (Vásquez et al. 1999, Vásquez et al. 2001a, Vásquez & Vega 2005).

La diversidad biológica de ambientes submareales evaluada a través de la fauna asociada a discos adhesivos de *L. trabeculata*, es afectada tanto por la contaminación de los vertidos de la actividad minera del Cu como la del Fe. En general, los cambios en la composición de especies causados por contaminación en estos hábitat discretos se debe a procesos de extinción y colonización de especies, y a la persistencia de especies raras (oportunistas), menos sensibles a la perturbación. Experimentos de trasplantes, diseñados para evaluar el efecto de los desechos de la minería en la estructura y organización de las comunidades marinas bentónicas, muestran que además de la pérdida de biodiversidad se generan patrones de sucesión ecológica que resultan en comunidades con baja riqueza de especies. Estos procesos sucesionales generan en el largo plazo, comunidades dominadas por ampípodos peracaridos que son altamente persistentes en el tiempo (Vásquez et al. 2001a). Experimentos de trasplante hacia lugares contaminados sugieren que durante la primera semana, la abundancia relativa de los omnívoros y herbívoros disminuyen significativamente, incrementándose la abundancia y diversidad de carnívoros. A cuatro meses de iniciados

los experimentos, los grupos dominantes en abundancia son detritívoros y filtradores. Es importante destacar estos eventos de sucesión ecológica post-perturbación, no sólo significan una disminución de la biodiversidad específica, sino también, un importante reemplazo de especies por otras menos sensibles a altas concentraciones de metales pesados (Vásquez et al. 2001a).

En Chile aún cuando los valores de Cu^{2+} y Fe^{2+} (Vásquez et al. 1999, 2000) superan los "valores normales" determinados para el agua de mar en otras latitudes (Lewis 1994), estos no parecen generar modificaciones tan significativas como las reportadas en otras latitudes. Comunidades submareales someras dominadas por *Lessonia* ocurren en áreas con altas concentraciones de Cu^{2+} y Fe^{2+} , como en Carrizal Bajo (28°05' S) y Caleta Constitución (23°25' S), en áreas intermareales entre Antofagasta y Coquimbo (Vásquez & Guerra 1996) y submareales del norte de Chile (Vásquez et al. 1999, 2001a). En estas localidades, el efecto de los sedimentos que acompañan a las altas concentraciones de metales pesados de los relaves mineros parecen tener un mayor efecto que los cationes tóxicos *per se*, limitando la cantidad de luz y maximizando la abrasión. Estas perturbaciones que afectan la expresión local de la biodiversidad, no han sido evaluadas en las costas de Chile y escasamente documentado en otras partes del mundo.

En ambientes submareales, los desechos de la minería del Fe parecen no generar perturbaciones ecológicas tan severas en las poblaciones y comunidades bentónicas submareales, como los vertimientos de la minería del Cu (Vásquez 1999, 2001a). Análisis de las poblaciones de *L. trabeculata* en las inmediaciones de los ductos de vertimiento en Bahía Chapaco (Husco 28° 28' S), muestran plantas sin alteraciones morfológicas y las comunidades de macroinvertebrados asociadas a sus discos de fijación no difieren de la estructura de comunidades en situaciones sin contaminación (Vásquez et al 2000).

Numerosos factores ambientales inciden en la magnitud y residencia de las perturbaciones asociadas a los desechos de la minería del Cu y Fe. Estos factores, podrían ser tanto o más importantes que los niveles de metales pesados o los volúmenes de sedimentos finos acumulados en sectores de la costa. En este contexto, la temperatura superficial del mar, la dirección de los vientos predominantes, regímenes de marea, impacto del oleaje y movimiento de agua, patrones de circulación costera, procesos orogénicos locales, movimientos tectónicos, morfología de la costa, y la frecuencia e intensidad de eventos de surgencia costera pueden maximizar o diluir las perturbaciones los desechos de la minería de Cu y Fe. Perturbaciones oceanográficas de gran escala (El Niño Oscilación Sur) podrían también incidir en la magnitud de las perturbaciones de la gran minería, especialmente en zonas costeras del norte de Chile donde este tipo de eventos oceanográficos tienen su mayor expresión.

RESUMEN

(escribir un resumen de una pagina)

X

X

X

X

X

X
X
X
X
X
X
X
X
X
X
X
X
X

Preguntas y Problemas

1. ¿Qué es un espectro de absorción? ¿Cómo es el espectro de absorción de la clorofila? ¿Qué relación hay entre el espectro electromagnético de la radiación solar y el espectro de absorción de la clorofila?
2. ¿Qué es un espectro de acción? ¿Hay alguna relación entre el el espectro de acción de la fotosíntesis y el espectro de absorción de la clorofila?
3. La fotosíntesis se dice que involucra la acción de dos fotosistemas diferentes. Describa esos fotosistemas e investigue sobre las líneas experimentales que llevaron a su descubrimiento.
4. ¿Cuál es el rol de la cadena transportadora de electrones en la fotosíntesis? Nombre el aceptor y dador de electrones final en la fotosíntesis.
5. ¿Cuál es el rol de los principales pigmentos y proteínas que se encuentran en la membrana de la tilacoides durante la fotosíntesis?
6. Describa el proceso de la síntesis del ATP en la membrana de las tilacoides. Nomine los reactantes, las fuentes de energía y el rol de la luz en el proceso. ¿Es posible que la síntesis del ATP que se produce en la membrana de las tilacoides ocurra en oscuridad?. Explique su respuesta.
7. Investigue como ocurre el ciclo de formación y destrucción del ozono estratosférico.
8. ¿Cómo es posible estimar la concentración de ozono en la atmósfera?
9. Considere el impacto de la contaminación urbana y de desechos industriales en (a) un estero, (b) en un estuario (c) una playa rocosa. ¿Cómo pueden los organismos que viven en estos ecosistemas adaptarse a la llegada de material orgánica y otros contaminantes?
10. Realice un diagrama a escala que muestre la biosfera en términos de las dimensiones físicas de la tierra.
11. Identifica las adaptaciones estructurales y funcionales de 2 algas que viven en el intermareal rocosa y 2 plantas del desierto de Atacama.

Lecturas Generales

(indicar 2 a 3 lecturas generales)

Literatura Citada

- ABDEL-MAGEE AB & FW OEHME. 1990. A review of the biochemical roles, Toxicity and interactions of Zinc, Copper and Iron: II. Copper. *Human Toxicology* 32: 230-234.
- ABEA S, A KURASHIMAB, Y YOKOHAMAC & J TANAKAD. 2001. The Cellular Ability of Desiccation Tolerance in Japanese Intertidal Seaweeds. *Botanica Marina* 44: 125-131.
- AGUILERA J, U KARSTEN, H LIPPERT, B VÖGELE, E PHILIPP, D HANELT & C WIENCKE. 1999. Effects of solar radiation on growth, photosynthesis and respiration of marine macroalgae from the Arctic. *Marine Ecology Progress Series* 191: 109-119.
- AHUMADA R. 1998. Metales traza en los sedimentos: Una Herramienta de Gestión Ambiental para la Zona Costera. En: Arcos D (ed) *Minería del cobre, ecología y ambiente costero*: 297-315. Editorial Aníbal Pinto S.A. Chile.
- ALTAMIRANO M, A FLORES-MOYA & F L FIGUEROA. 2000. Long term effects of natural sunlight under various ultraviolet radiation conditions on growth and photosynthesis of intertidal *Ulva rigida* (Chlorophyceae) cultivated *in situ*. *Botanica Marina* 43: 119-126.
- ALVEAL K, H ROMO, C WERLINGER & EC OLIVEIRA. 1997. Mass cultivation of the agar-producing alga *Gracilaria chilensis* (Rhodophyta) from spores. *Aquaculture* 148: 77-83.
- AMBLER R, M EDDING, A RODRIGUEZ, S ESCOBAR. 1988. Excreción de amonio por *Argopecten purpuratus* (Mollusca, Pectinidae) y su utilización por *Gracilaria sp.* (Rhodophyta, Gracilariaceae): una posibilidad de policultivo. *Gayana Botanica* 1-4: 309-315.
- AMTHOR JS. 1995. Terrestrial higher-plant response to increasing atmospheric (CO₂) in relation to the global carbon cycle. *Global Change Biology* 1: 243-274.
- AVILA M, C CANDIA, M NÚÑEZ & H ROMO. 1999. Reproductive biology of *Gigartina skottsbergii* (Gigartinaceae, Rhodophyta) from Chile. *Hydrobiologia* 398/399: 149-157.
- BAÑARES E, M ALTAMIRANO, F FIGUEROA & A FLORES-MOYA. 2002. Influence of UV radiation on growth of sporelings of three non-geniculate coralline red algae from Southern Iberian Peninsula. *Phycological Research* 50: 23-30.
- BEDER S. 1989. Toxic fish and sewer surfing. Allen & Unwin, Sydney, Australia.
- BERG JM, JL TYMOCZKO & L STRYER. 2002. Biochemistry. Fifth Edition. W.H. Freeman. New York, 1050 pp.
- BRAWLEY SH & LE JOHNSON. 1993. Predicting desiccation stress in microscopic organisms: The use of agarose beads to determine evaporation within and between intertidal microhabitats. *Journal of Phycology* 29: 528-535
- BRITT A. 2004. Repair of DNA damage induced by solar UV. *Photosynthesis Research* 81: 105-112.
- BRYAN GW. 1969. The absorption of Zinc and other metals by the brown seaweed *Laminaria digitata*. *Journal of the Marine Biological Association UK* 49: 225-243.
- BRYAN GW & WJ LANGSTON. 1992. Bioavailability, accumulation and effects of heavy metals in sediments with special reference to United Kingdom estuaries: a review. *Environmental Pollution* 76: 89-131.
- BUMA AGJ, MK DE BOER & P BOELEN. 2001. Depth distributions of DNA damage in Antarctic marine phyto- and bacterioplankton exposed to summertime UV radiation. *Journal of Phycology* 37: 200-208.
- BUSCHMANN AH, JA CORREA, R WESTERMEIER, MDC HERNANDEZ-GONZALEZ & R NORAMBUENA (2001). Red algal farming in Chile: a review. *Aquaculture* 194: 203-220.
- BÜCHEL C & C WILHELM. 1993. *In vivo* analysis of slow fluorescence kinetics in algae: progress, problems and perspectives. *Photochemistry and Photobiology* 58: 137-148.

- CALDWELL MM. 1971. Solar ultraviolet radiation and the development of high plants. En: Giese AC (ed) *Photophysiology* 6: 131-177. Academic Press, New York.
- CALDWELL MM, AH TERAMURA & M TEVINI. 1989. The changing solar ultraviolet climate and the ecological consequences for higher plants. *TREE* 4: 363-367.
- CARRASCO F. 1998. Macrobentos marino y vigilancia ambiental: El Sublitoral de Fondos Blandos de Punta Coloso. En: Arcos D (ed) *Minería del cobre, ecología y ambiente costero*: 245-275. Editorial Aníbal Pinto S. A. Chile.
- CASTILLA JC. 1983. Environmental impact in sandy beaches of copper mine Tailings at Chañaral, Chile. *Marine Pollution Bulletin*. 14: 459-464.
- CASTILLA JC & E NEALLER. 1978. Marine environmental impact due to mining activities of El Salvador Copper Mine, Chile. *Marine Pollution Bulletin*. 9:67-70.
- COALE KH. 1991. Effects of iron, manganese, copper and zinc enrichments on productivity and biomass in the subarctic Pacific. *Limnology and Oceanography* 36: 1851-1864.
- COELHO S, JW RIJSTENBIL & MT BROWN. 2000. Impacts of anthropogenic stresses on the early development stages of seaweeds. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery* 7: 317-333.
- COLLANTES G, C MELO & A CANDIA. 2004. Micropropagation by explants of *Gracilaria chilensis* Bird, McLachlan and Oliveira. *Journal of Applied Phycology* 16: 203-213.
- CORREA JA, P GONZÁLEZ, P SÁNCHEZ, J MUÑOZ & MC ORELLANA. 1996. Copper-algae interactions: inheritance or adaptation?. *Environmental Monitoring and Assessment* 40: 41-54.
- CORVALAN J. 1985. Recursos no renovables. En: Soler F (ed) *Medio Ambiente en Chile*: 165-181. Ediciones Universidad Católica de Chile.
- CULLEN J & P NEALE. 1994. Ultraviolet radiation, ozone depletion, and marine photosynthesis. *Photosynthesis Research* 39: 303-320.
- DAWES C. 1988. The Winkler procedure for measurement of dissolved oxygen. En: Lobban C, D Chapman & B Kremer (eds) *Experimental Phycology: A Laboratory Manual*: 78-82. Cambridge University Press, USA.
- DOTY MS. 1971. Measurement of water movement in reference to benthic algal growth. *Botanica Marina* 14: 32-35.
- DRUDE DE LACERDA L, VL TEIXEIRA & R CUINARAES. 1985. Seasonal variation of Heavy Metals in Seaweeds from Conceicoa de Jacarei (R.J), Brazil. *Botanica Marina*. 28: 339-343.
- EDDING M. 1988. Cultivo de *Gracilaria* en estanques: un proceso de domesticación. *Investigaciones Pesqueras (Chile)* 35: 83-87.
- EDDING M. 1995. . Cultivo de *Gracilaria* en estanques. En: Alveal K, E Ferrario, EC Oliveira & ME Sar (eds) *Manual de Métodos Ficológicos*: 577 - 597. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- EDDING M. 2001. Diversidad biológica y perturbación ambiental. En: K Alveal & T Antezana (eds) *Sustentabilidad de la Biodiversidad. Un problema actual. Bases científico técnicas. Teorizaciones y proyecciones*. Universidad de Concepción, Concepción. Pp 807 - 821
- EDDING M, E FONCK & J MACCHIAVELLO. 1994. *Lessonia*. En: Akatzuka I (ed) *Biology of Economic Algae*: 407-446. SPB Academic Publishing, The Netherlands.
- EDDING M & M BLANCO. 2001. Estrategias de vigilancia biológica del evento El Niño. En: J Tarazona, W.E. Arntz y E. Castillo de Maruenda (eds). *El Niño en América Latina: Impactos Biológicos y Sociales*. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Lima, pp: 127 - 136
- ENFIELD D. 1989. El Niño, past and present. *Reviews of Geophysics* 27: 159 - 187
- EVRRARD V, W KISWARA, J BOUMAT & JJ MIDDELBURG. 2005. Nutrient dynamics of seagrass ecosystems: ¹⁵N evidence for the importance of particulate organic matter and root systems. *Marine Ecology Progress Series* 295: 49-55
- FARIÑA JM & JC CASTILLA. 2001. Temporal variation in the diversity and cover of sessile species in rocky intertidal communities affected by Copper mine tailings in northern Chile. *Marine Pollution Bulletin* 42: 554-568.
- FARIÑA JM, JC CASTILLA & FP OJEDA. 2003. On the relationship between species richness and productivity: the "idiosyncratic" effect of a "sentinel" species on rocky intertidal communities in northern Chile affected by copper mine tailings. *Ecological Applications* 13: 1533-1552.
- FIGUEROA FL & B VIÑEGLA. 2001. Effects of solar radiation on photosynthesis and enzyme activities (carbonic anhydrase and nitrate reductase) in marine macroalgae from southern Spain. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 237-249.
- FIGUEROA FL, S SALLES, J AGUILERA, C JIMÉNEZ, J MERCADO, B VIÑEGLA, A FLORES-MOYA & M ALTAMIRANO. 1997. Effects of solar radiation on photoinhibition and pigmentation in the red alga *Porphyra leucosticta*. *Marine Ecology Progress Series* 151: 81-90.
- FONCK E, M VENEGAS, F TALA & M EDDING. 1998. Artificial induction of sporulation in *Lessonia* (Phaeophyta, Laminariales). *Journal Applied of Phycology* 10: 399-403.

- FOSTER P. 1976. Concentrations and concentration Factors of Heavy Metals in Brown algae. *Environmental Pollution* 10: 45-52.
- FORSTER RM & MJ DRING. 1994. Influence of blue light on the photosynthetic capacity of marine plants from different taxonomic, ecological and morphological groups. *European Journal of Phycology* 29: 21-27.
- FRANKLIN L & RM FORSTER. 1997. The changing irradiance environment: consequences for marine macrophyte physiology, productivity and ecology. *European Journal of Phycology* 32: 207-232.
- FRUTUS J. 1987. Andean metallogeny related to the tectonic and petrologic evolution of the Cordillera, Some remarkable Points. In: Amstorf, G.C. et al. (eds) *Ore Genesis The State of the Art*: 493-507.
- FUGE R & KJ JAMES. 1974. Trace metal concentrations in *Fucus* from the Bristol Channel. *Marine Pollution Bulletin* 5: 9-15.
- GACIA E, MM LITTLER & DS LITTLER DS. 1996. The relationships between morphology and photosynthetic parameters within the polymorphic genus *Caulerpa*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 204: 209-224.
- GALLARDO VA. 1963. Notas sobre la diversidad de la fauna bentónica en el submareal del norte de Chile. *Gayana Zoológica (Chile)* 10: 3-15.
- GANESAN M & PVS RAO. 1997. Effect of salinity and *desiccation* on carpospore liberation in marine red alga *Asparagopsis delilei* (Rhodophyta/ Bonnemaisoniales). *Indian Journal of Marine Sciences* 26: 312-314.
- GERHARDT A. 1993. Review of Impact of Heavy Metals on Stream Invertebrates with special emphasis on acid conditions. *Water, Air and Soil Pollution* 66: 289-314.
- GÓMEZ I, E PÉREZ-RODRÍGUEZ, B VIÑEGLA, FL FIGUEROA & U KARSTEN. 1998. Effects of solar radiation on photosynthesis, UV-absorbing compounds and enzyme activities of the green alga *Dasycladus vermicularis* from southern Spain. *Journal of Phytochemistry and Photobiology, Biology* 47: 46-57.
- GÓMEZ I, F LÓPEZ-FIGUEROA, N ULLOA, V MORALES, C LOVINGREEN, P HUOVINEN & S HESS. 2004. Patterns of photosynthesis in 18 species of intertidal macroalgae from southern Chile. *Marine Ecology Progress Series* 270: 103-116.
- GONZALEZ SA & ME EDDING. 1990. Extension of the range of *Heterozostera tasmanica* (Martens ex Aschers.) den Hartog in Chile. *Aquatic Botany* 38: 391-395.
- GRAY CA, NM OTWAY, FA LAURENSEN, AG MISKIEWICZ & RL PETHEBRIDGE. 1992. Distribution and abundance of marine fish larvae in relation to effluent plumes from sewage outfalls and depth of water. *Marine Biology* 113: 549-559.
- GROSS M GRANT. 1982. *Oceanography: A View of the Earth*. Prentice Hall Inc. Englewood Cliffs, NJ, 497 pp.
- GÜVEN K, S TOPCUOGLU, D KUT, N ESEN, N ERENTÜRK, N SAYGI, E CEVHER, B GÜVENER & B ÖZTÜRK. 1992. Metal Uptake by Black Sea Algae. *Botanica Marina* 35: 337-340.
- HÄDER D & F L FIGUEROA. 1997. Photoecophysiology of marine macroalgae. *Photochemistry and Photobiology* 66: 1-14.
- HANELT D, C WIENCKE, U KARSTEN & W NULTSCH. 1997. Photoinhibition and recovery after high light stress in different development and life history stages of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta). *Journal of Phycology* 33: 387-395.
- HAGERHALL B. 1973. Marine botanical-hydrographical trace element studies in the Öresund Area. *Botanica Marina* 16: 53-64.
- HAJEK ER, P GROSS & GA ESPINOSA. 1990. *Problemas Ambientales de Chile*. Ediciones Pontificia Universidad Católica de Chile. 205pp.
- HAUG A, S MELSOM & S OMANG. 1974. Estimation of heavy metal pollution in two Norwegian fjord areas by analysis of the brown alga *Ascophyllum nodosum*. *Environmental Pollution* 7: 179-192.
- HERNANDEZ A. 1998. Análisis espacio-temporal de la concentración de cobre disuelto y total en Punta Coloso, Antofagasta, Chile. En: Arcos D (ed) *Minería del cobre, ecología y ambiente costero*: 317-331. Editorial Aníbal Pinto S. A. Chile.
- HERNANDEZ A & M LANDAETA. 1998. Concentración de cobre en tejidos blandos de *Perumytilus purpuratus* y *Pyura praeputialis* en Punta Coloso, Antofagasta, Chile. En: Arcos D (ed) *Minería del cobre, ecología y ambiente costero*: 333-348. Editorial Aníbal Pinto S. A. Chile.
- HO YB. 1990. *Ulva lactuca* as bioindicator of metal contamination in intertidal waters in Hong Kong. *Hydrobiologia* 203: 73-81.
- HOFFMANN A & B SANTELICES. 1997. *Flora marina de Chile Central*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile, 434 pp.
- HOLM-HANSEN O & EW HELBLING. 1995. Técnicas para la medición de la productividad primaria en el fitoplancton. En: Alveal K, ME Ferrario, EC Oliveira & E Sar (eds) *Manual de Métodos Ficológicos*: 329-350. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

- HOUGHTON RA & GM WOODWELL. 1989. Global climatic change. *Scientific American* 260: 36-44.
- HUOVINEN P, A OIKAR, M SOIMASUO & G CHERR. 2000. Impact of UV radiation on the early development of the giant kelp (*Macrocystis pyrifera*) gametophytes. *Photochemistry and Photobiology* 72: 308-314
- HUOVINEN P, I GOMEZ, F FIGUEROA, N ULLOA, V MORALES & C LOVENGREEN. 2004. Ultraviolet-absorbing mycosporine-like amino acids in red macroalgae from Chile. *Botanica Marina* 47: 21-29.
- HURD C. 2000. Water motion, marine macroalgal physiology, and production. *Journal of Phycology* 36: 453-472.
- HURD C, JA BERGES, J OSBORNE & PJ HARRISON. 1995. An in vitro nitrate reductase assay for marine macroalgae: optimization and characterization of the enzyme for *Fucus gardneri* (Phaeophyta). *Journal of Phycology* 31: 835-843.
- ISRAEL A. 1995. Determinación de producción primaria en macroalgas marinas. En: Alveal K, ME Ferrario, EC Oliveira & E Sar (eds) *Manual de Métodos Ficológicos*: 397-416. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- JONES DJ. 1973. Variation in the trophic structure and species composition of some invertebrate communities in polluted kelp forest in the North Sea. *Marine Biology* 20:351-365.
- JONES AM. 1997. . *Environmental Biology*. Routledge. New York, 215 pp.
- JONES LW & KOK. 1966. Photoinhibition of chloroplast reactions. (1) Kinetics and spectrum action. *Plant Physiology* 41: 1037-1043.
- KAIN J. 1989. The seasons in the subtidal. *British Phycology Journal* 24: 203-215.
- KEEN JN & LV EVANS. 1988. Extraction and assay of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase from *Fucus*. En: Lobban C, D Chapman & B Kremer (eds) *Experimental Phycology: A Laboratory Manual*: 141-149. Cambridge University Press, USA.
- KERR RA. 1992. Global change: Greenhouse science survives skeptics. *Science* 256: 1138-1140.
- KERR JB & CT McELROY. 1993. Evidence for large upward trends of ultraviolet-B radiation linked to ozone depletion. *Science* 262: 1032-1034.
- KIMBALL JW. 2005. Photosynthesis: the role of light. <http://users.rcn.com/jkimball.ma.ultranet/BiologyPages/L/LightReactions.html#antenna> (Visto Diciembre 2005)
- KLISCH M & D-P HÄDER. 1999. Effects of solar radiation on phytoplankton. *Recent Research Development Photochemistry and Photobiology* 3: 113-121.
- KUO J. 2005. A revision of the genus *Heterozostera* (Zosteraceae). *Aquatic Botany* 81: 97-140.
- LARTIGUE J & TD SHERMAN. 2005. Response of *Enteromorpha* sp. (Chlorophyceae) to a nitrate pulse: nitrate uptake, inorganic nitrogen storage and nitrate reductase activity. *Marine Ecology Progress Series* 292: 147-157.
- LEWIS AG. 1994. Copper in water and aquatic environment. International Copper Association, Ltda. New York, NY. USA 72 pp.
- LIETH H. 1973. Primary production: terrestrial ecosystems. *Human Ecology* 1: 303-332.
- LITTLER MM. 1979. The effects of bottle volume, thallus weight, oxygen saturation levels, and water movement on apparent photosynthetic rates in marine algae. *Aquatic Botany* 7: 21-34.
- LITTLER MM & DS LITTLER. 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *American Nature* 116: 25-44.
- LOBBAN CS & PJ HARRISON. 1994. . *Seaweed ecology and physiology*. Cambridge University Press. New York. 366 pp.
- LOBBAN CS, DJ CHAPMAN & BP KREMER (eds). 1988. *Experimental Phycology: A laboratory manual*. Cambridge University Press, USA. 295 pp.
- LOHRMANN NL, BA LOGAN & AS JOHNSON. 2004. Seasonal acclimatization of antioxidants and photosynthesis in *Chondrus crispus* and *Mastocarpus stellatus*, two co-occurring red algae with differing stress tolerances. *Biological Bulletin, Marine Biological Laboratory, Woods Hole (USA)* 207: 225-232.
- LÜNING K. 1990. *Seaweeds: Their Environment, Biogeography, and Ecophysiology*. John Wiley & Sons Inc. New York, 527 pp.
- MADRONICH S & S FLOCKE. 1997. Theoretical estimation of biologically effective UV radiation at the Earth's surface. In: Zerefos CS & AF Bais (eds) *Solar ultraviolet radiation. Modelling, Measurements and Effects*, NATO ASI, Series I: Global Environmental Change 52: 23-48. Springer-Verlag, Berlin.
- MADRONICH S, L MCKENZIE, M CADWELL & O BJÖRN. 1995. Changes in ultraviolet radiation the Earth's surfaces. *Ambio* 24: 143-152.
- MAKAROV M & G VOSKOBOINIKOV. 2001. The influence of Ultraviolet-B radiation on spore release and growth of the kelp *Laminaria saccharina*. *Botanica Marina* 44: 89-94.

- MARTIN JH, KH COALE, KS JOHNSON, SE FITZWATER, RM GORDON, SJ TANNER, CN HUNTER, VA ELROD, JL NOWICKI, TL COLEY, RT BARBER, S LINDLEY, AJ WATSON, K VAN SCOY & CS LAW. 1994. Testing the *iron* hypothesis in ecosystems of the Equatorial Pacific Ocean. *Nature* 371: 123-129.
- MANN KH. 1973. Seaweeds: Their productivity and strategy for growth. *Science* 182: 975-981.
- MATSUYAMA-SERISAWA K, Y SERISAWA & J TANAKA. 2004. Growth, maturation and photosynthesis of the brackish water alga *Rhizoclonium* sp. (Cladophoraceae, Chlorophyta) in relation to *salinity*. *Phycological Research* 52: 204-210.
- MAXWELL K & GN JOHNSON. 2000. Chlorophyll fluorescent-a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51: 659-668.
- McHUGH D. 2003. A guide to the seaweed industry. FAO Fisheries Technical Paper Nº 441. Roma, Italia.
- MONTECINO V & G PIZARRO. 1995. Phytoplankton acclimation and spectral penetration of UV irradiance off the central Chilean coast. *Marine Ecology Progress Series* 121: 261-269.
- MORA S, S DEMERS & M VERNET. 2000. The effects of the UV radiation in the Marine Environment. Cambridge University Press, Cambridge. 324 pp
- MOREIRA D, H LE GUYADER & H PHILLIPPE. 2000. The origin of red algae and the evolution of chloroplasts. *Nature* 405: 69-72.
- MORON O & R MARQUINA HERRERA. 1997. Peruvian sea oceanographical aspects during pelagic resources survey from Callao to Paita, Cr. RV Humboldt 9704, Informe Instituto del Mar del Perú, Callao, Perú 127: 31-39.
- MORRIS I & AJ BALE. 1975. The accumulation of Cadmium, Copper, Manganese and Zinc by *Fucus vesiculosus* in the Bristol Channel. *Estuarine and Coastal Marine Science*. 3: 153-163.
- MORRISEY DJ, AJ UNDERWOOD & L HOWITT. 1996. Effects of copper on the fauna of marine soft sediments: an experimental field study. *Marine Biology* 125: 199-213.
- MUNDA IM & V HUDNIK. 1991. Growth response of *Fucus vesiculosus* to heavy metals, single and in dual combinations, as related to accumulation. *Botanica Marina* 29: 401-412.
- OTWAY NM. 1992. Bioaccumulation studies on fish: choice of species, sampling designs, problems and implications for environmental management: 103-113. Water Board and Australian Marine Sciences Association Inc, Sydney.
- PARKER H, RS MARTINS, P BOELEN & AG BUMA. 2000. Effects of temperature on the photoreactivation of ultraviolet-B induced DNA damage in *Palmaria palmata* (Rhodophyta). *Journal of Phycology* 36, 334-341
- PEINADO NK, RTA DÍAZ, FL FIGUEROA FL & EW HELBLING. 2004. Ammonium and UV radiation stimulate the accumulation of mycosporine-like amino acids in *Porphyra columbina* (Rhodophyta) from Patagonia, Argentina. *Journal of Phycology* 40: 248-259.
- PEÑA MA & WG HARRISON. 1995. Determinación de producción primaria mediante el método de nitrógeno-15. En: Alveal K, ME Ferrario, EC Oliveira & E Sar (eds) Manual de Métodos Ficológicos: 387-396. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- PIZARRO A & B SANTELICES. 1993. Environmental variation and large-scale *Gracilaria* production. *Hydrobiologia* 260/261: 357-363.
- RAMÍREZ ME & B SANTELICES. 1991. Catálogo de las Algas Marinas Bentónicas de la Costa Templada del Pacífico de Sudamérica. *Monografías Biológicas (Chile)* 5: 1-440.
- REED D. 1990. The effects of variable settlement and early competition on patterns kelp recruitment. *Ecology* 71: 776-787.
- RICO JM & S FREDRIKSEN. 1996. Effects of environmental factors on net photosynthesis and growth of intertidal species of the genus *Gelidium* (Gelidiaceae, Rhodophyta) in northern Spain *Scientia Marina (Barcelona)* 60: 265-273.
- ROBLEDO D & Y FREILE-PELEGRIN. 2005. Seasonal variation in photosynthesis and biochemical composition of *Caulerpa* spp. (Bryopsidales, Chlorophyta) from the Gulf of Mexico. *Phycologia* 44: 312-319.
- RUUSKANEN A & S BAECK. 2002. Morphological changes in submerged *Fucus vesiculosus* (L) (Phaeophyta) along the salinity gradient of the River Keret Estuary, Russia. *Sarsia* 87: 185-188.
- SALISBURY FB & CW ROSS. 2000. Fisiología de las Planta. International Thompson Editores Spain. Paraninfo S.A. Madrid, España 988 pp.
- SANCAR A & GB SANCAR. 1988. DNA repair enzymes. *Review of Biochemistry* 57: 29-67.
- SANTELICES B. 2002. Recent advances in fertilization ecology of macroalgae. *Journal of Phycology* 38: 4-10.
- SCHINDLER DW, JP CURTIS, BR PARKER & MP STANTON. 1996. Consequences of climate warming and lake acidification for UV-B penetration in North American boreal lakes. *Nature* 379: 705-708.

- SCHREIBER U, T ENDO, H MI & K ASADA. 1995. Quenching analysis of chlorophyll fluorescence by the saturation pulse method: particular aspects relating to the study of eukaryotic algae and cyanobacteria. *Plant Cell Physiology* 36: 873-882.
- SCHWING FB, T MURPHREE, L de WITT & PM GREEN. 2002. The evolution of oceanic and atmospheric anomalies in the northeast Pacific during the El Niño and La Niña events of 1995-2001. *Progress in Oceanography* 54: 459 - 491
- SETLOW R B. 1974. The wavelength in sunlight effective in producing skin cancer: a theoretical analysis. *Proceeding Natural Academic Science USA* 71: 3363-3366.
- SHORT F & HA NECKLES. 1999. The effects of global climate change on seagrasses. *Aquatic Botany* 63: 169-196.
- SMITH SDA. 1996. The macrofaunal community of *Eklonia radiata* holdfasts: description of the faunal assemblage and variation associated with differences in holdfast volume. *Australian Journal of Ecology* 21: 81-95.
- SMITH SDA & RD SIMPSON. 1993. Effects of pollution on holdfast macrofauna of the kelp *Eklonia radiata*: discrimination at different taxonomic levels. *Marine Ecology Progress Series* 96: 199-208
- SMITH RC, BB PREZELIN, KS BAKER, RR BIDIGARE, NP BOUCHER, T COLEY, D KARENTZ, S MACINTYRE, HA MATLICK, D MENZIES, M ONDRUSEK, Z WAN & KJ WATERS. 1992. Ozone depletion: ultraviolet radiation and phytoplankton biology in Antarctic waters. *Science* 255: 952-959.
- STILLER JW & BJ HALL. 1997. The origin of red algae: Implications for plastid evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94: 4520-4525.
- STRICKLAND JDH & TR PARSONS. 1972. *A Practical Handbook of Seawaters Analysis*. Bulletin 167, Fisheries Research Board of Canada, Ottawa, 310 pp.
- STROMGREN T. 1980. The effect of dissolved Copper and the increase in length of four species of intertidal Fucoid algae. *Marine Environmental Research* 3: 5-13.
- SWANSON AK & LD DRUEHL. 2000. Differential meiospore size and tolerance of ultraviolet light stress within and among kelp species along a depth gradient. *Marine Biology* 136: 657-664.
- SWANSON AK & LD DRUEHL. 2003. Induction, exudation and the UV protective role of kelp phlorotannins. *Aquatic Botany* 73: 241-253.
- TALA F. 1999. Crecimiento, productividad y pérdida de tejido en frondas de *Lessonia trabeculata* y *Lessonia nigrescens* (Laminariales, Phaeophyta). Tesis de Magíster en Ciencias del Mar, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, 126 pp.
- TALA F, M EDDING & J VASQUEZ. 2004. Aspects of the reproductive phenology of *Lessonia trabeculata* (Laminariales: Phaeophyceae) from three populations in northern Chile. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 38: 255-266.
- TALA F & M EDDING. 2005. Growth and loss of distal tissue in blades of *Lessonia nigrescens* and *Lessonia trabeculata* (Laminariales). *Aquatic Botany* 82: 39-54.
- TERAMURA AH & JH SULLIVAN. 1991. Potential impacts of increased solar UV-B on global plant productivity. En: Riklis E (ed) *Photobiology*: 625-634. Plenum Press, New York.
- THIRUPATHI S & M GANESAN. 2002. Effect of salinity and light intensity on growth of carpospores of *Hypnea valentiae* (Turn.) Mont (Gigartinales, Rhodophyta) under laboratory conditions. *Seaweed Research and Utilisation* 24: 139-144.
- THURMAN HV. 1994. *Introductory Oceanography*. Seventh Edition. Macmillan Publishing Company. New York. 550 pp.
- TYLER AC, KJ McGLATHERY & SA MACKO. 2005. Uptake of urea and amino acids by the macroalgae *Ulva lactuca* (Chlorophyta) and *Gracilaria vermiculophylla* (Rhodophyta). *Marine Ecology Progress Series* 294: 161-172.
- ULLOA O, T PLATT & S SATHYENDRANATH. 1995. Determinación de la producción primaria mediante información satelital. En: K Alveal, ME Ferrario, EC Oliveira & E Sar (eds) *Manual de Métodos Ficológicos*:375-386. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- UNESCO 1973. *A Guide to the Measurement of Marine Primary Production under some Special Conditions*. UNESCO (Ed.) Paris. 73 pp.
- VAN DEN HOEK C, DG MANN & HM JAHNS. 1997. *Algae, An Introduction to Phycology*. Cambridge University Press. Cambridge, UK, 627 pp.
- VAN DE POLL WH, A EGGERT, AGJ BUMA & AM BREEMAN. 2001. Effects of UVB induced DNA damage and photoinhibition on growth of temperate marine red macrophytes: habitat related differences in UVB tolerance. *Journal of Phycology* 37: 30-37.
- VAN DE POLL WH, MA VAN LEEUWE, J ROGGEVELD & AGJ BUMA. 2005. Nutrient limitation and high irradiance acclimation reduce PAR and UV-induced viability loss in the Antarctic diatom *Chaetoceros brevis* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology* 41: 840-850.
- VAN DER BER, M COGNEAU, V ROBBRECHT, G MUYTS, A BOSSUS, C HURTGEM & S BONOTTO. 1990.

- Factors influencing the uptake of technetium by the brown alga *Fucus serratus*. Marine Pollution Bulletin 21: 84-86.
- VÁSQUEZ JA & N GUERRA. 1996. The use of seaweeds as bioindicators of natural and anthropogenic contaminants in northern Chile. Hydrobiologia 326/327: 327-333.
- VÁSQUEZ JA, JMA VEGA, B MATSUHIRO & C URZÚA. 1999. The ecological effects of mining discharges on subtidal habitats dominated by macroalgae in northern Chile: population and community level studies. Hydrobiologia 398/399: 217-229.
- VÁSQUEZ JA, B MATSUHIRO, MA VEGA, LM PARDO & D VÉLIZ. 2000. The effects of mining pollution on subtidal habitats of northern Chile. International Journal of Environment and Pollution 13: 453-472.
- VÁSQUEZ JA, JMA VEGA & C CERDA. 2001a. Evaluaciones *in situ* del efecto de los desechos de la minería en la biodiversidad de ambientes submareales someros del norte de Chile: ensambles de macroinvertebrados asociados a discos de adhesión de *Lessonia trabeculata* (Phaeophyta: Laminariales). En: Alveal K. & T. Antezana (eds) Sustentabilidad de la biodiversidad: 615-634. Universidad de Concepción, Chile.
- VÁSQUEZ JA, D VELIZ & LM PARDO. 2001b. Biodiversidad de macroinvertebrados bajo las grandes algas. En: Alveal K. & T. Antezana (eds) Sustentabilidad de la biodiversidad: 293-308. Universidad de Concepción, Chile.
- VÁSQUEZ JA & JMA VEGA. 2005. Macroinvertebrados asociados a discos de algas pardas: biodiversidad de comunidades discretas como indicadora de perturbaciones locales y de gran escala. En: Figueroa E (ed) Valoración, uso y perspectivas de la biodiversidad marina: ¿Hacia donde va Chile?: 429-450. Programa Interdisciplinario de Estudios en Biodiversidad PIEB. Universidad de Chile.
- VELIZ K, M EDDING, F TALA & I GOMEZ. Influence of the ultraviolet radiation on different development stages of the microscopic phases of south pacific Laminariales, *Lessonia nigrescens* and *Lessonia trabeculata* (Phaeophyceae). Marine Biology: en prensa.
- VENEGAS M, B MATSUHIRO & ME EDDING. 1993. Alginate composition of *Lessonia trabeculata* (Phaeophyta: Laminariales) growing in exposed and sheltered habitats. Botanica Marina 36: 47-51.
- WAHL M, A MOLIS, A DAVIS, S DOBRETSOV, S DÜRR, J JOHANSSONS, J KINLEY, D KIRUGARA, M LANGER, H LOTZE, M THIEL, J THOMASON, B WORM & D ZEEVI. 2004. UV effects that come and go: a global comparison of marine benthic community level impacts. Global Change Biology 10: 1962-1972.
- WEIS JS & P WEIS. 1989. Effects of environmental pollutants on early fish development. Review of Aquatic Science 1: 45-73.
- WESTERMEIER R, A AGUILAR, J SIGEL, J QUINTANILLA & J MORALES. 1999. Biological basis for the management of *Gigartina skottsbergii* (Gigartinales, Rhodophyta) in southern Chile. Hydrobiologia 398-399: 137-147.
- WIENCKE C, I GÓMEZ, H PAKKER, A FLORES-MOYA, M ALTAMIRANO, D HANELT, K BISCHOF & FL FIGUEROA. 2000. Impact of UV Radiation on viability, photosynthetic characteristics and DNA of brown algal zoospores: implications for depth zonation. Marine Ecology Progress Series 197: 217-229.
- WMO (World Meteorological Organization). 2003. Scientific Assessment of Ozone Depletion: 2002, Global Ozone Research and Monitoring Project-Report No. 47, Geneva, Suiza, 498 pp.
- YOUNG EB, PS LAVERY, B van ELVEN, MJ DRING & JA BERGES. 2005. Nitrate reductase activity in macroalgae and its vertical distribution in macroalgal epiphytes of seagrasses. Marine Ecology Progress Series 288: 103-114.
- ZAUKE GP & J HARMS. 1992. Cadmiun, lead, copper and zinc in *Elminius modestus* Darwin (Crustacea, Cirripedia) from Waitemata and Manukau Harbours, Auckland, New Zealand. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. 26: 405-415.