

Productividad primaria en ecosistemas límnicos*

Primary Productivity in Limnic Ecosystems

SERGIO CABRERA¹ y VIVIAN MONTECINO²

¹ Departamento de Biología Celular y Genética, Facultad de Medicina,
Universidad de Chile, Casilla 70061, Correo 7. Santiago, Chile.

² Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias,
Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile.

Analysis of primary productivity variability in six Chilean water bodies distributed between 18° and 62° S is done together with literature data.

The theoretical and practical importance of total carbon fixation in the euphotic water column, relationship between P^B versus I , photosynthetic efficiency (E), quantum yield (Φ) and the light climate characterization parameters (\bar{e} , k_c , k_w) are discussed.

Finally, the convenience of using primary productivity data in aquatic environments is proposed to take proper management decisions.

INTRODUCCION

En ecosistemas acuáticos es posible medir la velocidad de fijación de carbono durante la fotosíntesis, lo cual se conoce como productividad primaria.

La productividad primaria fitoplanctónica, en la columna iluminada de agua, se puede describir como un transporte de electrones impulsado por la energía de la luz (Margalef y Estrada, 1980).

La energía luminosa es utilizada para transformar químicamente el dióxido de carbono (CO_2) en hidratos de carbono $(CH_2O)_n$, que son fuente de carbono orgánico para otros niveles tróficos de la cadena alimentaria. Esta fijación de carbono es el primer paso en la transferencia de energía y de materia en los ecosistemas.

La productividad primaria se ha cuantificado tradicionalmente midiendo la liberación de oxígeno, producto de la fotólisis del agua. A partir de la década del cincuenta Steemann Nielsen (1952) introdujo la técnica de fijación de ^{14}C por el fitoplancton con este mismo objeto. Este método, aunque no considera la respiración, ni la fotorrespiración, permite obtener estimaciones más cercanas a lo que se entiende, ahora, por fotosíntesis.

En las últimas décadas se han realizado innumerables estimaciones de productivi-

dad primaria en ecosistemas acuáticos y su tipología se ha enriquecido con el uso de métodos que incluyen desde investigaciones de tipo fisiológico hasta experimentos con la totalidad de un lago (Talling, 1984). Estos estudios se orientan hacia la comprensión de los factores del ambiente, que influyen significativamente en este proceso, y hacia la cuantificación de la energía que fluye a través del primer nivel trófico.

CLIMA LUMINICO

El rango del espectro electromagnético que utilizan los vegetales para realizar fotosíntesis está comprendido entre 400 y 700 nm y se denomina radiación fotosintéticamente activa (R.F.A.). Sus unidades son los fotones y la energía (cuanto) de cada uno depende de su longitud de onda (λ).

Cuando esta radiación (luz) llega a la superficie de un cuerpo de agua parte de ella es reflejada; el resto pasa por la interfase aire-agua y penetra. La magnitud de la reflexión depende del ángulo de incidencia de los rayos solares y de las características ópticas del agua como, por ejemplo, su color. En general, se considera que se refleja un 10% de la luz que

* Este estudio forma parte del Programa MAB-5 UNESCO/ROSTLAC, de los Proyectos N-1083 al N-1577 del Departamento de Investigación y Bibliotecas (D.I.B.) de la Universidad de Chile y del Proyecto a-2 del Instituto Antártico Chileno (INACH).

llega a la superficie del agua. La intensidad de luz, sinónimo de densidad de flujo de fotones o irradiancia ($\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$), está determinada por la altura del sol, que depende de la declinación terrestre y de la latitud del lugar. La irradiancia en días despejados aumenta desde un mínimo, al amanecer, hasta el máximo cuando el sol está en el cenit; de manera inversa disminuye hacia el atardecer. En un ciclo anual los máximos se dan en verano y los mínimos en invierno en latitudes intermedias (Fig. 1). Estas variaciones anuales en la irradiancia pueden cambiar en una misma latitud, según la posición altitudinal y la cobertura de nubes. Así, por ejemplo, en el caso de la Estación Parinacota del Parque Nacional Lauca (Lat. 18°S), donde está situado el lago Chungará, la curva de radiación media mensual es bimodal debido al clima del altiplano que presenta lluvias estivales (Fig. 2).

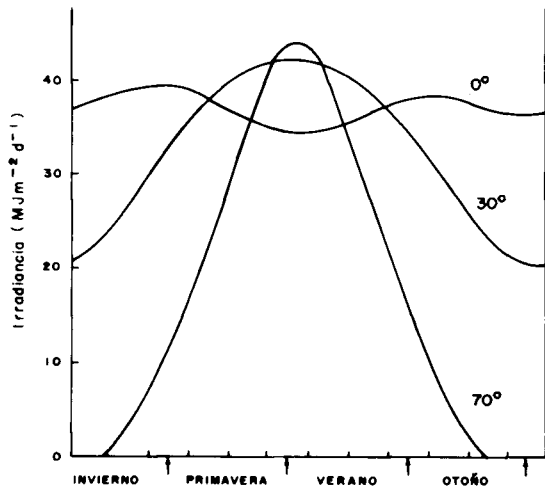


Fig. 1: Insolación promedio diaria anual, en tres latitudes diferentes: 0° , 30° y 70° . (Modificado de Kirk, 1983).

Penetración de la luz en el agua

Las variaciones diarias de luz se reflejan al trazar las isolíneas de irradiancia en los cuerpos de agua, siendo posible observar en un día despejado que las isolíneas se van profundizando en el transcurso de la mañana hasta que el sol alcanza el cenit y luego se mueven en sentido contrario hacia el atardecer (Fig. 3).

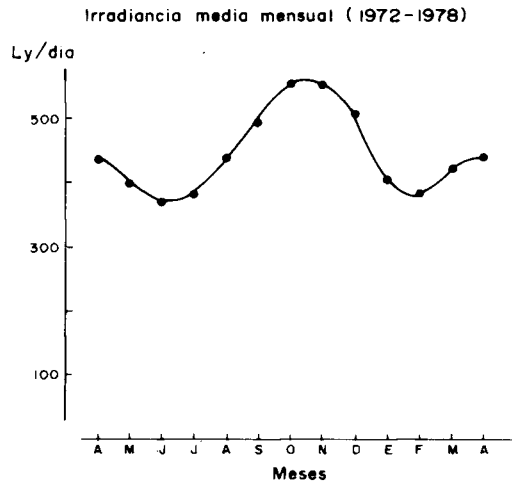


Fig. 2: Promedios de irradiancia durante el año, en Langley por día, en la Estación de Parinacota (ENDESA) I Región, Chile. (18°S), 4.392 m.s.n.m.

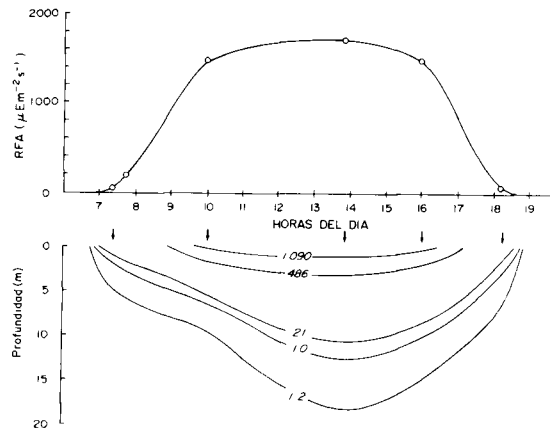


Fig. 3: Radiación fotosintéticamente activa (R.F.A.), incidente y profundización de las isoplethas de irradiancia en el agua en el transcurso iluminado del día (Embalse Rapel, Estación N° 2, abril 1981).

La disminución de la densidad del flujo fotónico al aumentar la profundidad se produce de acuerdo con la ecuación:

$$I_z = I_0 \cdot e^{-\bar{\epsilon} Z}$$

donde:

- I_z = irradiancia a profundidad "z".
- I_0 = irradiancia inmediatamente debajo de la superficie.
- $\bar{\epsilon}$ = valor promedio del coeficiente de atenuación vertical de la luz (R.F.A.) entre "0" y "z" metros.

Por definición, el límite de la zona eufótica (z_{eu}) es aquella profundidad donde llega el 1% de la luz incidente (I_0).

Si se observa el comportamiento de la luz en diferentes cuerpos de agua, el coeficiente promedio de atenuación vertical muestra pendientes diversas (Fig. 4). Así, por ejemplo, se observa una drástica extinción de la luz (R.F.A.) en el primer metro de profundidad en el caso de la Laguna de Aculeo, que tiene un $\bar{\epsilon} = -5,57 \text{ m}^{-1}$; el otro extremo aparece en la Laguna Negra con un coeficiente de extinción $\bar{\epsilon} = -0,12 \text{ m}^{-1}$, situación en la cual el 1% de I_0 se alcanza a 38 m de profundidad. En el lago antártico Kitiesh (62°S) aproximadamente el 5% de I_0 llega a la zona más profunda del lago (11 m), lo cual ha permitido el desarrollo de musgos en la mayor parte del área bentónica. Algo semejante ocurre en el Lago Chungará, donde a 15 m aún llega el 5% de I_0 . Allí se desarrolla gran cantidad de macrófitas. Este lago tiene extensas zonas con fondos menores a esta profundidad, siendo su profundidad máxima de aproximadamente 35 m. En otro lago altiplánico, el Titicaca, el 1% de la I_0 se alcanza a 20 m de profundidad (Lazzaro, 1981, Vincent *et al.* 1984).

Dada la trascendencia del rol ecológico de la luz, es necesario conocer qué componentes influyen sobre $\bar{\epsilon}$.

Según Kirk (1983) son:

- el agua misma
- los compuestos "amarillos" disueltos, "gelbstoff" o "gilvin".
- los compuestos particulados, entre los cuales está el plancton, fundamentalmente el fitoplancton, y la fracción particulada inerte llamada "tripton".

Para estudios de fotosíntesis relacionados con productividad primaria es necesario obtener el valor de la energía radiante captada por los pigmentos fotosintetizadores (radiación fotosintética utilizable).

La relación entre el coeficiente de extinción vertical de la luz ($\bar{\epsilon}$) y la concentración de clorofila, por ser generalmente significativa, puede utilizarse para

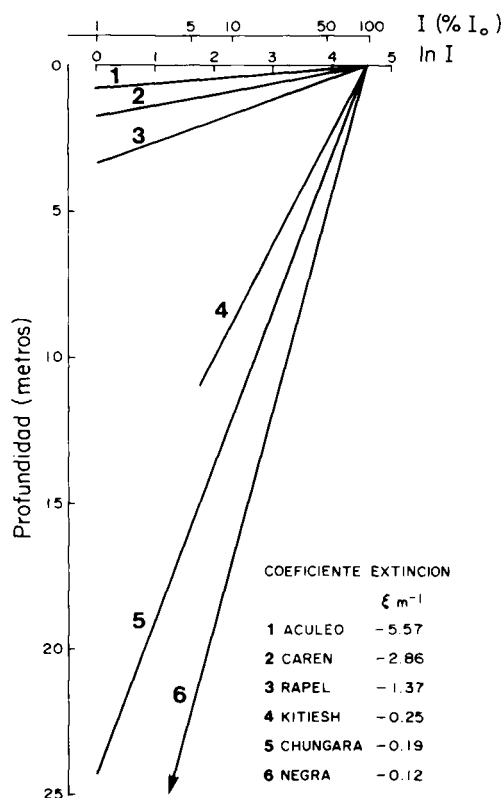


Fig. 4: Función \ln de la penetración de la luz (R.F.A.) en el agua *versus* profundidad desde 100% y hasta 1% para 6 lagos chilenos: Kitiesh, Aculeo y Negra en enero, Rapel (marzo), Chungará (abril) y Carén (mayo). Se señalan los coeficientes de extinción ($\bar{\epsilon}$) para cada caso. Línea inconclusa significa fondo del lago y punta de flecha significa que el 1% llega a 38,4 m.

estimar la proporción de luz que es absorbida por el fitoplancton.

$\bar{\epsilon}$ está determinado por dos fracciones: $k_w + k_b$.

" k_w " es la fracción atribuible a la absorción del agua y a los compuestos disueltos.

" k_b " depende de la densidad de la biomasa fitoplanctónica.

Esta última fracción puede obtenerse conociendo la concentración de clorofila a (C) y el coeficiente promedio de atenuación específica de la R.F.A. utilizada por las algas, " \bar{k}_c ".

$$k_b = \bar{k}_c \cdot C \quad (\text{Tilzer, 1984})$$

El valor \bar{k}_c es variable y depende de los cambios en las especies del fitoplancton y la fracción de luz absorbida por ellos

son probablemente aproximaciones. Según Tilzer *et al.* (1985) la cantidad de luz absorbida por una capa de agua de un metro de altura es igual a:

$$I_z - I_{z+1} = I_z (1 - e^{-\bar{\epsilon}})$$

y la cantidad de luz realmente absorbida por las algas (R.F.U.) es igual a:

$$R.F.U. = I_z (1 - e^{-\bar{\epsilon}}) (\bar{k}_c C)$$

Es posible entonces distinguir una cantidad de radiación fotosintética activa disponible y una fracción que es realmente absorbida. La energía transformada y almacenada como energía química se relaciona según Morel (1978) de la siguiente forma con las anteriores.

R.F.A.	>	R.F.U.	>	R.F.a1.
Radiación fotosintética activa		Radiación fotosintética utilizable		Radiación fotosintética almacenada

Para calcular el rendimiento cuántico es necesario estimar cada una de estas cantidades, es decir, el número de moléculas de CO₂ fijado por cuanto de luz absorbido.

Para medir disponibilidad de la luz en el agua en cada profundidad se utiliza tradicionalmente el disco de Secchi, disco plano de 20 ó 30 cm de diámetro, blanco o blanco y negro. Al hundir este disco en el agua se mide la profundidad promedio entre la desaparición y reaparición de su imagen.

Este límite es inversamente proporcional al coeficiente promedio de atenuación¹ vertical de la luz en el agua ($\bar{\epsilon}$). Si las condiciones ópticas en la distribución vertical no cambian mucho en un cuerpo de agua, la profundidad de visión del Disco Secchi ($z_{D.S.}$) puede utilizarse para calcular $\bar{\epsilon}$ según la fórmula:

$$\bar{\epsilon} = \frac{1.44}{z_{D.S.}} \quad (\text{Kirk, 1983})$$

¹ $\bar{\epsilon} \equiv K$: Coeficiente promedio de extinción de la luz en el agua o coeficiente promedio de atenuación de la luz en el agua.

Otros instrumentos sumergibles que se han utilizado para medir son fotómetros, cuantómetros planos o esféricos y espectrorradiómetros de barrido.

Este último tipo permite medir o cuantificar rangos pequeños (5 nm) del espectro electromagnético a las distintas profundidades. Se conoce así la densidad del flujo de fotones para cada rango de longitud de onda a diferentes profundidades (Jewson, *et al.*, 1984) (Fig. 5).

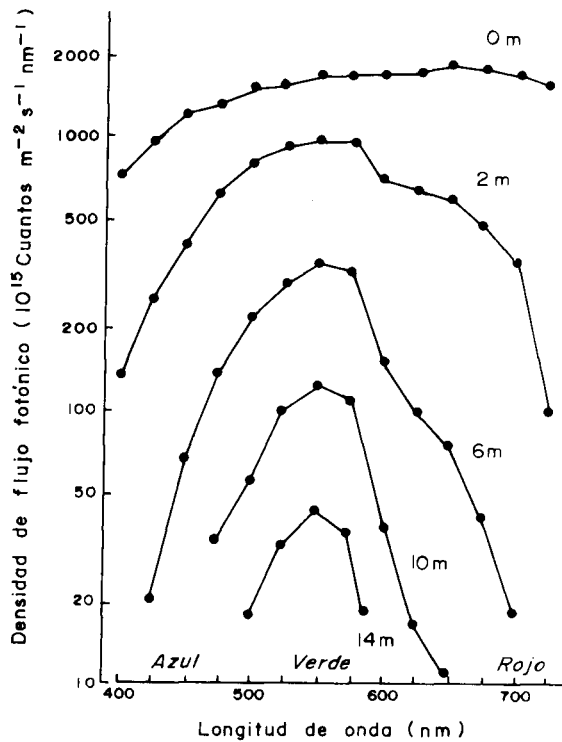


Fig. 5: Variación espectral en profundidad de la densidad de flujo fotónico en el lago Constanza, medido con un espectrorradiómetro Techum. (Modificado de Jewson *et al.*, 1984).

La profundidad z_{eu} , la cantidad de luz y su calidad son factores relevantes para explicar la distribución vertical de la productividad primaria (Fig. 6).

Distribución de la productividad primaria en profundidad

En perfiles verticales de productividad primaria en lagos se observan frecuentemente:

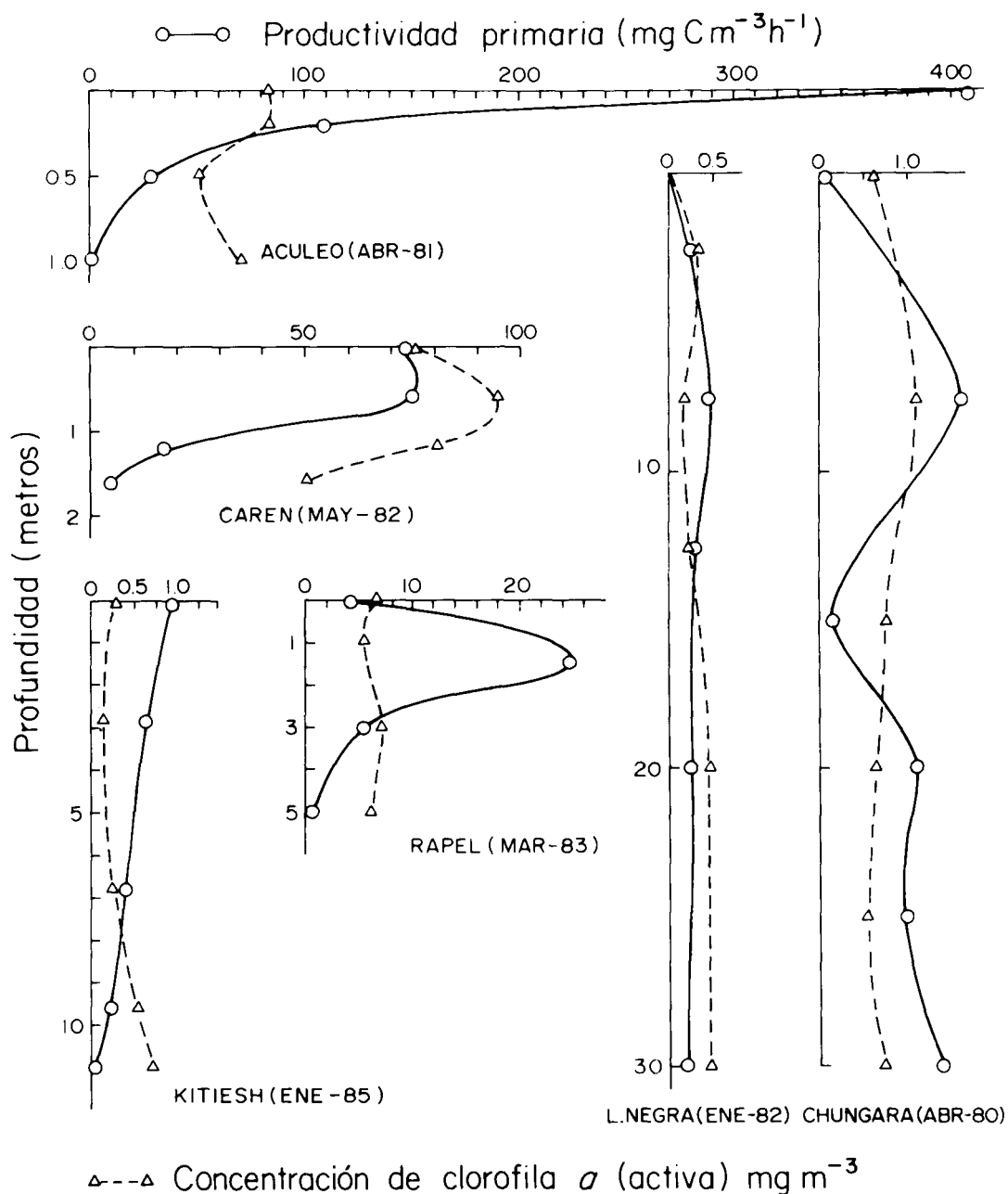


Fig. 6: Perfiles verticales de productividad primaria $\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$, concentración de clorofila $a \text{ mg m}^{-3}$. La escala es diferente para tres lagos. Entre paréntesis las fechas de los experimentos.

- a) una marcada disminución de la fotosíntesis cerca de la superficie (fotoinhibición).
- b) máximos subsuperficiales.
- c) valores de fijación de carbono progresivamente menores con la profundidad, pero detectables incluso a profundidades superiores al límite de z_{eu} .

En un lago de altura, el Titicaca, destacan dos hechos: elevados valores de fotoinhibición y existencia de actividad fitoplanctónica aún con densidades bajas de flujo fotónico, como es, por ejemplo, el caso de fitoplancton que fija $1 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ en profundidades mayores que 25 m, donde hay alrededor de 1% de I_0 incluso en invierno (Lazzaro, 1981).

es aproximadamente igual. En cambio para clorofila *b* el máximo de absorción en el rango del azul es 2,85 veces mayor que en el rojo, y para clorofila *c* esta relación es 10 veces mayor. Es decir, clorofila *c* capta mejor el rango azul del espectro electromagnético. Este hecho podría indicar que las microalgas que tienen clorofila *a* y *c* estarían mejor adaptadas para sobrevivir en profundidades mayores; en cambio, las que tienen clorofila *a* y *b* lo estarían en zonas cercanas a la superficie. Sin embargo, Richardson *et al.* (1983) señala que en el ambiente marino la densidad del flujo fotónico desempeña un rol más importante en el control de la distribución de las microalgas en la columna iluminada de agua que la calidad de la luz. Hay datos experimentales, en plantas verdes, que demuestran que la calidad de luz puede influir sobre el control del transporte de electrones y la actividad enzimática en la fotosíntesis (Voskresenskaya *et al.*, 1977). Wallen & Geen (1971) al realizar experimentos en el campo y en el laboratorio con *Cyclotella nana* observó que la luz blanca favorece la producción de hidratos de carbono; en cambio, la luz azul y verde permite fijar carbono hasta proteínas.

Estos antecedentes permiten concluir que existe una estrecha relación entre calidad y cantidad de luz que llega a una determinada profundidad, lo cual permitiría el desarrollo de grupos de microalgas capaces de sintetizar pigmentos que captan las radiaciones electromagnéticas que llegan hasta esa profundidad.

Se ha demostrado que la mayor parte de los organismos fitoplanctónicos tienen una historia de luz, condición a la cual se han adaptado (Morris, 1980). Esto implica la necesidad de tomar precauciones al realizar experimentos con densidades de flujo fotónico muy distintas a las que recibían las algas antes de la determinación experimental de la fijación de car-

bono. Por ejemplo, evitar excesos de luz, en el caso de microalgas que se desarrollan con escasa luz, ya que como resultado de cambios en la intensidad de flujo fotónico hay una rápida respuesta adaptativa, que influye en la síntesis o degradación de la clorofila *a*. Sería incluso necesario estimar las variaciones de concentración de clorofila *a*² durante el período de incubación.

El análisis mediante satélites del color de las aguas límnicas y oceánicas, que contienen clorofila *a*, permite estimar ya, en forma experimental, la productividad primaria y sus cambios (Platt, 1986). En este campo se esperan avances promisorios en el futuro cercano.

COMPARACION DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA DE CUERPOS DE AGUA

Si se expresa la fijación de carbono por unidad de pigmento (clorofila *a*) a irradiancias saturantes se obtiene el número de asimilación, fotosíntesis específica³ o capacidad fotosintética $P^B = \text{mg C (mg Cl a)}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

Para los cuerpos de agua señalados en la Tabla 2 se ha seleccionado una medición puntual⁴ con el objeto de compararlos. Se observa que P^B_{max} para las microalgas de Aculeo, Kitiesh y Carén las condiciones óptimas se encuentran cerca de la superficie, lo cual está fundamentalmente determinado por la disponibilidad de luz. En el caso de Rapel el P^B_{max} es subsuperficial (1,5 m) y el factor responsable es la mezcla de la columna de agua que determina la circulación de las microalgas en el gradiente de luz, produciendo una adaptación de estos organismos a bajos niveles promedios de densidad de flujo fotónico (Reynolds *et al.*, 1986). En la Laguna Negra también el P^B_{max} es subsuperficial (7,5 m) y puede atribuirse en este caso a la situación de altura (2.600

² Para ello es necesario cuantificar el valor de clorofila *a* libre de feofitina *a*, molécula que es inactiva en el proceso fotosintético, pues ha perdido su átomo de Mg^{++} , pero mantiene un espectro de absorción similar a la clorofila *a* (Cabrera, 1984).

³ $P^B = A$

⁴ La variabilidad de cada uno de los datos no se incluye, por ser no significativa en relación a las diferencias entre los sistemas.

TABLA 2

Valores de clorofila *a* (B), productividad (P) primaria y N° de asimilación (A), según profundidad, en seis cuerpos de aguas continentales chilenos

	Profundidad (m)	(B) mgClam ⁻³	(P) mgCm ⁻³ h ⁻¹	(A) mgC(mgCl _a) ⁻¹ h ⁻¹
<i>Laguna de Aculeo</i>				
Abril, 1981				
Latitud 33° S.	0	82,7	408,0	4,9*
Altitud 360 m	0,2	83,4	109,0	1,3
z _{máx.} = 8 m	0,5	50,9	28,0	0,5
z _{eu} máx. = 4,5 m	1,0	70,6	0,8	0,01
<i>Embalse Rapel</i>				
Marzo, 1983				
Latitud 34° S.	0	6,4	4,2	0,6
Altitud 200 m	1,5	5,5	24,7	4,5*
z _{máx.} = 90 m	3,0	7,6	5,6	0,7
z _{eu} máx. = 14 m	5,0	6,4	0,6	0,09
<i>Kitiesh, Antártica</i>				
Enero, 1985				
Latitud 62° S.	0	0,26	0,97	3,7*
Altitud 8 m	2,8	0,20	0,62	2,8
z _{máx.} = 11 m	6,8	0,27	0,39	1,4
z _{eu} máx. = 11 m	9,6	0,67	0,22	0,3
	11,0	0,71	0,01	0,01
<i>Lago Chungará</i>				
Abril, 1980				
Latitud 18° S.	0	0,64	0,0	—
Altitud 4.600 m	7,5	1,15	1,6	1,4
z _{máx.} = 35 m	15	0,76	0,1	0,1
z _{eu} máx. = 24,2 m	20	0,64	1,1	1,7
	25	0,52	1,0	1,9*
	30	0,76	1,4	1,8
<i>Laguna Negra</i>				
Enero, 1982				
Latitud 33° S.	2,5	0,30	0,2	0,7
Altitud 2.688 m	7,5	0,20	0,5	2,4*
z _{máx.} = 320 m	12,5	0,30	0,3	1,2
z _{eu} máx. = 50 m	20	0,45	0,3	0,6
	30	0,46	0,2	0,4
<i>Laguna Carén</i>				
Mayo, 1982				
Latitud 33° S.	0	75,4	73,0	0,97*
Altitud 500 m	0,6	95,0	75,0	0,78
z _{máx.} = 4 m	1,2	81,0	18,0	0,21
z _{eu} máx. = 3 m	1,6	52,0	5,0	0,09

* pB_{máx.}

metros sobre el nivel del mar) con elevadas irradiancias (I_0) que generalmente contienen importantes porcentajes de radiación ultravioleta, responsable del proceso de fotoinhibición, acoplado a los bajos coeficientes promedios de extinción vertical de la luz en el agua de estos lagos.

El gradiente que se obtiene según los valores de P_{\max}^B es:

Laguna de Aculeo	4,9 mg C (mg Cla) ⁻¹ h ⁻¹
Embalse Rapel	4,5 mg C (mg Cla) ⁻¹ h ⁻¹
Lago Kitiesh	3,7 mg C (mg Cla) ⁻¹ h ⁻¹
Laguna Negra	2,4 mg C (mg Cla) ⁻¹ h ⁻¹
Lago Chungará	1,9 mg C (mg Cla) ⁻¹ h ⁻¹
Laguna Carén	0,9 mg C (mg Cla) ⁻¹ h ⁻¹

Estos valores discretos no siempre son representativos de la productividad primaria de la columna iluminada del cuerpo de agua.

El gradiente que se obtiene integrando los valores discretos de fijación de carbono ($\text{mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1} = P$) para la zona fótica es:

Laguna de Aculeo	79,4 mg C m ⁻² h ⁻¹
Laguna Carén	76,9 mg C m ⁻² h ⁻¹
Embalse Rapel	50,6 mg C m ⁻² h ⁻¹
Lago Chungará	26,6 mg C m ⁻² h ⁻¹
Laguna Negra	9,6 mg C m ⁻² h ⁻¹
Lago Kitiesh	5,3 mg C m ⁻² h ⁻¹

En esta secuencia aparecen como los más productivos Aculeo, cuya zona fótica (z_{eu}) es de 0,8 m, Carén con un z_{eu} de 1,6 m y Rapel con un z_{eu} de 3,36 m.

Comparando con la primera ordenación la Laguna Carén presentaba un P_{\max}^B cinco veces menor que la Laguna de Aculeo; sin embargo, su productividad primaria integrada para la columna iluminada de agua ($\int_0^{z_{\text{eu}}} P_{d_z}$) es similar (79,4 – 76,9 mg C m⁻² h⁻¹).

El Embalse Rapel presenta el doble de fijación de carbono que el lago Chungará ($z_{\text{eu}} = 24,2$ m), pero también P_{\max}^B es dos veces mayor. Esto permite señalar que a diferencia del caso anterior puede haber correspondencia entre P integrado y P_{\max}^B .

En el último par se observa aproximadamente el doble de productividad en la Laguna Negra ($z_{\text{eu}} = 38,4$ m) que en el Lago Kitiesh, en el cual el 5% de I_0 llega al fondo. Este hecho contribuye al desa-

rollo de musgos en la mayor parte de la zona bentónica de este lago. En este caso, para comparar su productividad con la de otros cuerpos de agua es indispensable adicionar a la productividad fitoplanctónica la fijación de carbono de estos vegetales (musgos). El razonamiento es válido también para el Lago Chungará, donde existen zonas bentónicas iluminadas con gran desarrollo de macrófitas sumergidas.

Una relación inversa entre magnitud de la zona fótica y concentración de clorofila a fue ilustrada y discutida por Montecino y Cabrera, en 1984, para cuerpos de agua en Chile Central. Esta relación también se observa respecto a su productividad; los cuerpos de agua con zonas fóticas reducidas presentan valores altos de $f_0^{z_{\text{eu}}} P_{d_z}$.

Sin considerar aún el factor irradiancia que incorporará los conceptos de eficiencia se presenta una tercera modalidad de comparación:

El cociente entre los valores de P integrados en todo el gradiente de luz ($\text{mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) y los valores de B integrados ($\text{mg de clorofila } a \text{ m}^{-2}$) lo hemos denominado "Número Integral de Asimilación" (N.I.A.)*.

Ordenando estos valores se obtiene:

Embalse Rapel	1,54 mg C (mg Cla) ⁻¹ h ⁻¹
Lago Kitiesh	1,37 mg C (mg Cla) ⁻¹ h ⁻¹
Laguna de Aculeo	1,18 mg C (mg Cla) ⁻¹ h ⁻¹
Lago Chungará	1,13 mg C (mg Cla) ⁻¹ h ⁻¹
Laguna Negra	0,93 mg C (mg Cla) ⁻¹ h ⁻¹
Laguna Carén	0,58 mg C (mg Cla) ⁻¹ h ⁻¹

Para estos ejemplos Rapel resultó ser el cuerpo de agua que tiene una fotosíntesis específica integral mayor, es decir, fija más carbono por mg de clorofila a en la zona fótica. La Laguna Carén, que en la ordenación anterior aparecía con altos valores de fijación en la columna de agua, presenta el N.I.A. más bajo.

El N.I.A. incluye la fotosíntesis que se realiza en la zona limitada por luz, lo que discrepa con el concepto de número de asimilación original utilizado sólo para los

* Este cociente corresponde a lo que Platt (1986) describe como ($\Lambda = \int P_{d_z} / \int B_{d_z}$).

valores discretos y en condiciones de saturación de luz.

PARAMETROS QUE PERMITEN ESTUDIAR LA
RESPUESTA FOTOSINTETICA A LA LUZ
EN LAS COMUNIDADES DE MICROALGAS

Los parámetros que se derivan de las tasas fotosintéticas normalizadas por unidad de clorofila (número de asimilación o capacidad fotosintética), y que están controlados principalmente por la fisiología de las algas, permiten estudiar su eficiencia en la utilización de los cuantos de luz absorbidos por los pigmentos (Tilzer, 1984).

Cualesquiera que sean las características ambientales, al establecer la relación entre P^B versus intensidad de la luz es posible obtener:

P^B_{\max} : número de asimilación máximo a profundidad de luz óptima (siempre a densidades saturantes de flujo fotónico).

α^B : pendiente de la curva de fotosíntesis específica versus intensidad de luz en la región en que la luz es limitante.

I_k : intensidad de luz donde teóricamente se establece el inicio de la condición saturante para el sistema captador de energía ($I_k = P^B_{\max} / \alpha^B$).

E_z : eficiencia fotosintética. Razón entre la radiación fotosintéticamente almacenada al total de R.F.A. disponible.

$$E_z = \frac{(1) \quad R.F.a I \text{ (mol C m}^{-3} \text{ h}^{-1})}{R.F.A. (E \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1})} = \frac{\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}}{12 \cdot m E \text{ (R.F.A.)}}$$

(Dubinsky *et al.*, 1984)

Φ_z : rendimiento cuántico de la fotosíntesis a profundidad z. Razón entre la radiación fotosintéticamente almacenada y aquella fracción de R.F.A. realmente absorbida por la clorofila a, R.F.U.

$$\Phi_z = \frac{\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}}{\text{mol (RFA) m}^{-2} \text{ h}^{-1} (1 - e^{-\epsilon \Delta z})} \cdot \frac{\epsilon \Delta z}{\bar{k}_c C}$$

Si Δz tiende a cero, $e^{-\epsilon \Delta z}$ es cero y $1 - e^{-\epsilon \Delta z}$ se aproxima a 1, tenemos entonces que

$$(2) \quad \Phi_z = \frac{\text{mg C (mg Cla)}^{-1} \text{ h}^{-1}}{12 \cdot I_z \text{ mol (R.F.A.) m}^{-2} \text{ h}^{-1} \cdot \bar{k}_c}$$

(Tilzer, 1984)

En un experimento realizado en junio de 1985 (Embalse Rapel) es posible observar un aumento lineal de la productividad primaria específica a medida que aumenta la intensidad de luz, desde $I = 0 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ hasta $I = I_k$. Se obtuvo un P^B_{\max} o capacidad fotosintética de $3,59 \text{ mg C (mg Cla)}^{-1} \text{ h}^{-1}$, un I_k de $242 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Fig. 7) con un $\alpha^B = 0,0041 \text{ mg C (mg Cla)}^{-1} \text{ mmol R.F.A. m}^{-2}$, valor que es intermedio entre los obtenidos para fitoplankton marino antártico y para el Lago de Constanza (Tilzer, 1984; 1985).

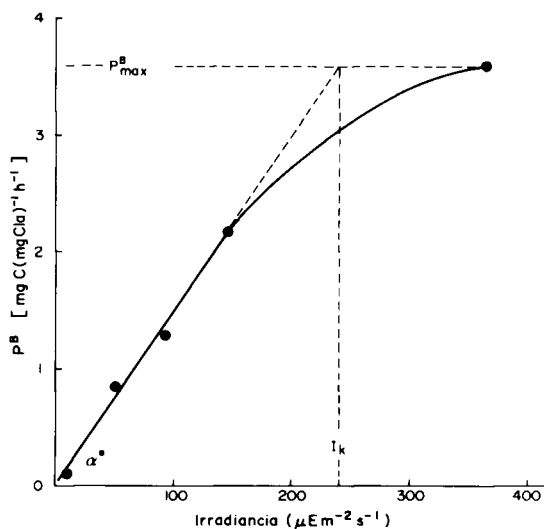


Fig. 7: Fotosíntesis por unidad de clorofila a (P_z) versus intensidad de luz (I). Embalse Rapel. Junio 1985. Se señala I_k ($= 242 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$); P^B_{\max} . ($= 3,59 \text{ mg C (mgCla)}^{-1} \text{ h}^{-1}$) y α^B ($= 0,0148 \text{ mg C (mgCla)}^{-1} \mu\text{E, R.F.A. m}^{-2}$; ó $0,0041 \text{ mg C (mgCla)}^{-1} \text{ mmol R.F.A. m}^{-2}$).

La diferencia entre rendimiento fotosintético (1) y rendimiento cuántico (2) es que este último parámetro incorpora: la capacidad fotosintetizadora y el coeficiente promedio de extinción espectral \bar{k}_c , que en este caso se consideró igual a $0,016 \text{ m}^{-2} (\text{mg Cla})^{-1}$. Al observar la Tabla 3 es posible comprobar que los valores de rendimiento fotosintético (E) son 10 veces menores que los de rendimiento cuántico (Φ).

TABLA 3

Eficiencia fotosintética (E) y eficiencia cuántica (Φ) en fitoplancton del Embalse Rapel (junio 1985) a 5 niveles de irradiancia (I_z)

I_z $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$	$\text{mEm}^{-2}\text{h}^{-1}$	P_z $\text{mg Cm}^{-3}\text{h}^{-1}$	A $\text{mgC}(\text{mgCl}a)^{-1}\text{h}^{-1}$	E mol C E^{-1}	Φ mol C E^{-1}
363	1 307	24,7	3,59	0,00157	0,0143
145	522	15,0	2,18	0,00238	0,0217
93	335	8,8	1,28	0,00218	0,0199
50	180	5,8	0,84	0,00267	0,0243
9	32	0,7	0,10	0,00181	0,0161

La concentración de clorofila *a* (Cl*a*) de la muestra era de $6,87 \text{ mg m}^{-3}$ y se consideró un $\bar{k}_c = 0,016 (\text{mgCl}a)^{-1} \text{ m}^2$.

P_z = Fijación de carbono por nivel.

A = Número de asimilación por nivel.

Es importante destacar que los valores absolutos de fijación tendieron a disminuir con las irradiancias menores. Sin embargo, las microalgas sometidas a $50 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ (cuarto nivel) son las que muestran el rendimiento cuántico mayor a pesar de que todos los valores son muy similares. Los moles de carbono fijados en este experimento expresados en porcentaje respecto a cada mol de R.F.A. disponible oscilaron entre 2,43 y 1,43%. En el cuarto nivel se aprovechan 1,7 veces mejor los cuantos de luz, en relación con los inmediatamente cercanos a la superficie.

En el último nivel donde llegan $9 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ el rendimiento cuántico es de 1,6%, valor muy similar al de las algas situadas cerca de la superficie 1,4%, que reciben $363 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$.

CONCLUSIONES

1. En ninguno de los ecosistemas límnicos aquí señalados, con excepción del lago antártico, la luz es limitante; las variaciones de la productividad primaria fitoplanctónica están determinadas más bien por factores de tipo hidrográfico e hidrológico.

2. Si se desea comparar la cantidad absoluta de carbono fijado en dos cuerpos de agua deben usarse valores integrados de la zona eufótica de ambos.

3. Para establecer comparaciones en el proceso de productividad primaria es necesario conocer el coeficiente promedio de extinción de la radiación fotosintética-

mente activa y la batimetría del cuerpo de agua.

4. Antes de realizar comparaciones entre cuerpos de agua es necesario definir el criterio a utilizar de acuerdo con las necesidades del usuario. Es así como los resultados relativos a la productividad primaria en Laguna de Aculeo muestran un sistema capaz de fijar gran cantidad de carbono que, aunque desde el punto de vista de calidad de sus aguas, sólo es recomendable para riego y deportes náuticos.

5. Los parámetros de: fijación de carbono, capacidad fotosintética, capacidad máxima de fotosíntesis (P_{max}^B), fijación de carbono por m^{-2} de la zona eufótica, rendimiento fotosintético (E) y rendimiento cuántico (Φ) son de gran utilidad para comprender el proceso de fotosíntesis en ecosistemas acuáticos.

6. El parámetro (Φ) permite comparar la actividad de las algas en distintas profundidades de la columna de agua y también entre lagos diferentes.

7. La actividad fotosintética de la vegetación sumergida en los fondos iluminados es desconocida. Sin embargo, su magnitud en los lagos oligotróficos de altura y antárticos podría ser significativa para la mantención de niveles tróficos superiores. En el caso del Lago Chungará, si el nivel de la superficie del agua bajara debería esperarse que, si se mantiene el coeficiente de extinción promedio, la luz alcanzará todo el fondo, el que se colonizaría por macrófitas sumergidas, proceso que es factible de comprobar experimentalmente.

8. Las microalgas están sometidas permanentemente a la acción de un conjunto de factores como: recambio de elementos nutritivos modulado por las distintas profundidades de los lagos, temperatura, actividad antrópica aledaña, capacidad de penetración de la luz, etc. La presencia de las actuales comunidades fitoplanctónicas en un determinado cuerpo de aguas ha sido resultado de un largo proceso evolutivo de adaptación y selección. La resistencia o fragilidad de estos ecosistemas a cambios por su manejo debería ser evaluado experimentalmente.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Prof. Nivaldo Bahamonde N. su constante estímulo y sus sugerencias al manuscrito. A Cecilia Fernández por la elaboración de las figuras; Ana Valdés, Marta Cariceo y Natacha Salgado por su labor mecanográfica y, en general, a todos los que han colaborado en el terreno con nuestras investigaciones, especialmente la Corporación Nacional Forestal (CONAF) de la Primera Región, Chile, y Empresa Nacional de Electricidad S.A. (ENDESA).

BIBLIOGRAFIA

- CABRERA, S. (1984) Estimación de la concentración de clorofila *a* y feopigmentos. Una revisión metodológica. En: *Embalses, fotosíntesis y productividad primaria*. Bahamonde, N. y Cabrera, S. (Editores) Universidad de Chile. AlfaBeta Impresores. Santiago-Chile, 198-200.
- DUBINSKY, Z.; BERMAN, T. & SCHANZ, F. (1984) Field experiments for *in situ* measurement of photosynthetic efficiency and quantum yield. *J. Plankton Res.* 6: 339-349.
- JEWSON, D.H.; TALLING, J.F.; DRING, M.J.; TILZER, M.M.; HEANEY, S.I.; CUNNINGHAM, C. (1984) Measurement of photosynthetically available radiation in freshwater: comparative tests of some current instruments used in studies of primary production. *J. Plankton Res.* 6: 259-273.
- KIRK, J.T.O. (1983) *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge University Press. 401 pp.
- LAZZARO, X. (1981) Biomasses, peuplement phytoplantoniques et production primaire du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 14: 349-380.
- MARGALEF, R. & ESTRADA, M. (1980) Las áreas oceánicas más productivas. *Ciencia y Tecnología* 49: 8-20.
- MONTECINO, V.; CABRERA, S.; PINTO, T.; VILA, I. (1982) Taxocenosis de algas en un lago altiplánico chileno. IV Reunión Nacional de Botánica, Santiago, Resúmenes, p. 140.
- MONTECINO, V. & CABRERA, S. (1984) Limnological pilot project for the characterization of temperate lakes in Central Chile. *Verh. Internat. Verein Limnol.* 22: 1332-1334.
- MOREL, A. (1978) Available, usable and stored radiant energy in relation to marine photosynthesis. *Deep-Sea Res.* 25: 673-688.
- MORRIS, T. (1980) *The physiological ecology of phytoplankton*. Studies in Ecology 7. Blackwell Sc. Publ. 625 pp.
- PLATT, T. (1986) Primary production of the ocean water column as a function of surface light intensity: Algorithms for remote sensing. *Deep-Sea Res.* 31: 1-11.
- PREZELIN, B. (1981) Light Reactions in Photosynthesis. In (Platt, T., Ed.) *Physiological Bases of Phytoplankton Ecology*. *Can. Bull. Fish. Aqu. Sc.*, 210: 1-43.
- REYNOLDS, C.S.; MONTECINO, V.; GRAF, M.E.; CABRERA, S. (1986) Short-term dynamics of a *Melosira* population in the plankton of an impoundment in Central Chile. *J. Plankton Res.* 8: 715-740.
- RICHARDSON, K.; BEARDALL, J.; RAVEN, J.A. (1983) Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies. *New Phytol.* 93: 157-191.
- SMITH, R.C.; BAKER, K.S.; HOLM-HANSEN, O.; OLSON, R. (1980) Photoinhibition of photosynthesis in natural waters. *Photochem. Photobiol.* 31: 585-92 (fide Vincent *et al.*, 1984).
- STEEMANN-NIELSEN, E. (1952) The use of radioactive carbon (¹⁴C) for measuring organic production in the Sea. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 18: 117-140.
- TAKAHASHI, M.; SHIMURA, S.; YAMAGUCHI, Y.; FUJITA, Y. (1971) Photoinhibition of phytoplankton photosynthesis as a function of exposure time. *J. Oceanog. Soc. Japn.* 27: 43-50 (fide Vincent *et al.*, 1984).
- TALLING, J.F. (1984) Past and contemporary trends and attitudes in work on primary productivity. *J. Plankton Res.* 6: 203-217.
- TILZER, M. (1984) The quantum yield as a fundamental parameter controlling vertical photosynthetic profiles of phytoplankton in Lake Constance. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 69: 2, 169-198.
- TILZER, M.; BODUNGEN, B.; SMETACEK, V. (1985) Light-dependence of Phytoplankton Photosynthesis in the Antarctic Ocean: Implications for regulating productivity. En *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*. Siegfried, Condy & Laus (eds.), Springer Verlag, Heidelberg, pp. 60-69.
- VINCENT, W.F.; NEALE, J.P.; RICHESON, P. (1984) Photoinhibition: algal responses to bright light during diel stratification and mixing in a tropical alpine lake. *J. Phycol.* 20: 201-211.
- VOSKRESENSKAYA, N.P.; DROZDOVA, I.S.; KRENDELEVA, T.E. (1977) Effect of light quality on the organisation of photosynthetic electron transport chain of pea seedlings. *Plant. Physiol.* 59: 151-154 (fide Richardson *et al.*, 1983).
- WALLEN & GEEN. (1971) Light quality and concentration of protein RNA, DNA and photosynthetic pigments in two species of marine plankton algae. *Mar. Biol.* 10: 44-51 (fide Kirk, 1983).