



Universidad Austral de Chile

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología Marina

PROFESOR PATROCINANTE:

Dr. Iván Gómez Ocampo

Instituto de Biología Marina

Facultad de Ciencias

**“ECOFISIOLOGÍA DE *Lessonia nigrescens* BORY (LAMINARIALES,
LESSONIACEAE) DE LA COSTA DE VALDIVIA (CHILE): VARIACIÓN ESTACIONAL
DE PARÁMETROS DE FOTOSÍNTESIS Y CRECIMIENTO”**

**Tesis de Grado presentada como
parte de los requisitos para optar al
Título de Biólogo Marino**

Jimena Arline Landerretche Silva

Valdivia-Chile

2005

*Con amor a mi familia,
en especial a mis padres: Jorge y Zaira,
por enseñarme a entender
que en la vida
no existen imposibles...*

Agradecimientos

Al Dr. Iván Gómez Ocampo, del Instituto de Biología Marina, profesor patrocinante de esta tesis. Gracias por permitirme entrar en el silencioso mundo de las algas. Gracias por sus consejos, orientación y sobre todo estímulo para finalizar este proyecto.

A los profesores informantes de esta tesis, Juan Zamorano y Alejandro Bravo, gracias por sus continuas palabras de entusiasmo y ánimo. A la Dra. Elena Clasing y Gladys Asencio, por sus cariñosos consejos, sugerencias e incentivo para seguir adelante.

A mis hermanas: Javiera, Cristina y Valito, por estar conmigo siempre y compartir grandes e innumerables momentos de felicidad. A mi querida abue Eliana.

A todos quienes me han acompañado entregándome su cariñosa amistad, en especial a: Nancy, Claudio, Farritah, Andrés, Pame (Pailita), Vania María, Andrea Miau, Lupita, Rodrigo, Marcos Geremias, Mario, Mauri, Andre, Carito y Joel. Y a todos aquellos que de alguna u otra forma fueron partícipes de mi hermosa vida universitaria.

A las brujits del laboratorio: Christine, Feña, Flora, Francisca, Marce y Paula Julia. Y a todas las personas que trabajan en el Instituto de Biología Marina, en especial a Alex y Oriana.

Y por su puesto, a mi querida amiga Sandra (mi chanchi), gracias por toodoos los grandes momentos compartidos, buenos y no tanto a veces. Por su infinita paciencia, apoyo constante e innumerables consejos y retos merecidos. Muchas gracias por soportarme durante esta importante etapa de mi vida.

Para finalizar, al proyecto FONDECYT 1030343 que ha permitido el financiamiento de esta tesis.

ÍNDICE

Agradecimientos	III
Índice	IV
Índice de figuras	VI
Índice de tablas	X
Glosario de abreviaturas	XI
Resumen	XII
Abstract	XIV
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Hipótesis de trabajo	4
1.2 Objetivo general	5
1.3 Objetivos específicos	5
2. MATERIALES Y MÉTODOS	6
2.1 Recolección del material y área de estudio	6
2.2. Mantención de las algas	7
2.3 Medidas de fluorescencia de clorofilas	9
2.3.1 Rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m):	10
2.3.2 Tasa de transporte de electrones (ETR):	11
2.5 Determinación de crecimiento y parámetros morfométricos	13
2.6 Medición de la radiación solar	14
2.7 Análisis estadístico	15
3. RESULTADOS	16

3.1 Fluorescencia de la clorofila asociada al PSII	16
3.1.1 Rendimiento cuántico máximo	16
3.1.2 Tasa de transporte de electrones	18
3.2 Crecimiento y parámetros morfométricos	23
3.2.1 Parámetros morfométricos	23
3.2.2 Tasa de crecimiento	24
3.3 Radiación solar en Valdivia	25
3.4 Correlaciones entre los diferentes parámetros estudiados	27
4. DISCUSIÓN	29
4.1 Variación estacional de la fotosíntesis de <i>L. nigrescens</i>	29
4.2 Variación estacional del crecimiento de <i>L. nigrescens</i>	31
5. CONCLUSIONES	34
6. LITERATURA CITADA	35
7. APÉNDICE	44

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Ubicación geográfica de los sitios de colecta de *Lessonia nigrescens*. a) Curiñanco, b) Calfuco y c) Playa Rosada. 6
- Figura 2.** Área de estudio, ubicada en la caleta de Curiñanco, sector donde se encuentran las plantas marcadas. 7
- Figura 3.** Cámara de mantención del material biológico utilizado. 8
- Figura 4.** Ejemplares de *Lessonia nigrescens* utilizados en el estudio, a) alga chica, b) alga mediana y c) alga grande. Se indican las diferentes partes del talo. R: rizoide, F: frondas y E: estipes. 9
- Figura 5.** Instrumento portátil, PAM 2000. Permite medir la cinética de conversión de energía y parámetros fotoquímicos en el aparato fotosintético *in vivo*. 9
- Figura 6.** Cinética de emisión de fluorescencia determinada con el fluorímetro PAM 2000 (Walz, Effeltrich, Alemania). Las flechas negras indican el encendido de la luz de medida. Las flechas negras quebradas indican los pulsos de saturación. Con las flechas rojas se indica el encendido y apagado de la luz actínica y con las lilas el pulso del rojo lejano. Figura extraída de Figueroa & Gómez (2001). 11

Figura 7. Fotosíntesis *versus* Irradiancia. Parámetros que pueden ser determinados a partir de la función: eficiencia fotosintética (α), tasa de transporte de electrones máxima (ETR_{max}) e irradiancia de saturación (E_k). 13

Figura 8. Variación estacional del rendimiento cuántico máximo (F_v / F_m) para las diferentes partes del talo en plantas de diferente tamaño de *L. nigrescens*. Los valores corresponden a promedios estacionales \pm E.S. Ver = verano, Oto = otoño, Inv = invierno y Prim = primavera. ● algas chicas ■ algas medianas; ▲ algas grandes. 17

Figura 9. Estacionalidad de la fotosíntesis vs. Irradiancia en las diferentes partes del talo de *L. nigrescens*, determinada utilizando fluorescencia PAM (ETR). Las diferentes intensidades de luz fueron proporcionadas por el fluorímetro portátil PAM 2000. Los datos corresponden a promedios \pm D.S., $n = 9$. ● frondas; ■ estipes; ▲ rizoides. 19

Figura 10. Variación mensual en el tamaño de plantas marcadas en la playa de Curiñanco, Provincia de Valdivia durante el año 2004. Se indican las diferentes estructuras de *L. nigrescens*. Los valores corresponden a promedios \pm D.S., $n = 20$. ● algas chicas; ■ algas medianas; ▲ algas grandes. 23

Figura 11. Variación estacional de la tasa de crecimiento en plantas marcadas de *L. nigrescens* en la playa de Curiñanco en enero de 2004. Los valores

corresponden a promedios \pm D.S., $n = 3, 5$ y 12 , para algas chicas, medianas y grandes respectivamente. 24

Figura 12. Variación mensual de la dosis diaria de radiación solar, a) UVB (280- 320 nm), b) UVA (320-400 nm) y c) PAR (400-700 nm). Los valores corresponden a promedios \pm D.S., $n =$ al número de días de cada mes, entre enero y diciembre de 2004. 26

Figura 13. Relación entre el diámetro del rizoide de *L. nigrescens* y el rendimiento cuántico máximo. 27

Figura 14. Rendimiento cuántico máximo vs. Dosis diaria (promedio mensual) de radiación solar a) UVB, b) UVA y C) PAR, registrada entre enero y diciembre de 2004. 28

Figura 15. Variación mensual de F_v/F_m en las diferentes partes del talo de *L. nigrescens*. Los valores corresponden a promedios \pm D.S., $n = 10$. ● algas chicas; ■ algas medianas; ▲ algas grandes. 44

Figura 16. Variación mensual de parámetros fotosintéticos determinados a partir de ETR vs. Irradiancia, en frondas de *L. nigrescens*. Las unidades son: a) ETR_{max} ($\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), b) α ($\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)⁻¹ y c) E_k ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Los datos corresponden a promedios \pm D.S., $n = 9$., entre enero y diciembre de 2004. ● algas chicas; ■ algas medianas; ▲ algas grandes. 45

Figura 17. Variación mensual de parámetros fotosintéticos determinados a partir de ETR vs. Irradiancia, en estipes de *L. nigrescens*. Las unidades son: a) ETR_{max} ($\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), b) α ($\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)⁻¹ y c) E_k ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Los datos corresponden a promedios \pm D.S., $n = 9$, entre enero y diciembre de 2004.

● algas chicas; ■ algas medianas; ▲ algas grandes. 46

Figura 18. Variación mensual de parámetros fotosintéticos determinados a partir de ETR vs. Irradiancia, en rizoides de *L. nigrescens*. Las unidades son: a) ETR_{max} ($\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), b) α ($\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)⁻¹ y c) E_k ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Los datos corresponden a promedios \pm D.S., $n = 9$, entre enero y diciembre de 2004.

● algas chicas; ■ algas medianas; ▲ algas grandes. 47

ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 1.** Resultados del análisis de varianza de tres vías para el rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m) en *L. nigrescens*. Factores: parte del alga (fronda, estipe y rizoide), tamaño del alga (chica, mediana y grande) y estación del año (verano, otoño, invierno y primavera). 18
- Tabla 2.** Variación estacional de parámetros fotosintéticos determinados a partir de ETR vs. Irradiancia en *L. nigrescens*. Se indican los tres diferentes tamaños del alga con sus respectivas partes del talo. Las unidades son: ETR_{max} ($\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), α [$(\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}) (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$], E_k ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Los datos corresponden a promedios \pm D.S., $n = 9$, entre enero y diciembre de 2004. 20
- Tabla 3.** Resultados del análisis de varianza de tres vías para los parámetros fotosintéticos: (a) ETR_{max} , (b) α y (c) E_k en *L. nigrescens*. Factores: parte del alga (fronda, estipe y rizoide), tamaño del alga (chica, mediana y grande) y estación del año (verano, otoño, invierno y primavera). 22
- Tabla 4.** Variación estacional de la dosis diaria de UVB, UVA y PAR, en la ciudad de Valdivia durante el año 2004. Los datos son promedios ($\text{kJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$) \pm D.S., $n =$ al número de días de cada mes. Resultados del análisis a varianza de una vía. Letras similares indican diferencias no significativas entre medias para $P < 0,05$ (Tukey HSD). 25

GLOSARIO DE ABREVIATURAS

PSII = Fotosistema II

F_m = Fluorescencia máxima o potencial

F_m' = Fluorescencia máxima real o efectiva

F_0 = Fluorescencia mínima

F_v = Fluorescencia variable

PAR = Radiación fotosintéticamente activa

RUV = Radiación ultravioleta

UVA = Ultravioleta A

UVB = Ultravioleta B

Φ_{PSII} = Rendimiento cuántico efectivo del PSII

F_v/F_m = Rendimiento cuántico máximo del PSII

ETR = Tasa de transporte de electrones

ETR_{max} = Tasa de transporte de electrones máxima

α = Eficiencia cuántica

E_k = Irradiancia o punto de saturación

TC = Tasa de crecimiento

DS = Desviación estándar

ES = Error estándar

RESUMEN

Para la zona sur de Chile (Valdivia 39° S) se ha descrito una marcada variabilidad estacional en la radiación solar, registrándose valores máximos en épocas de primavera-verano. Dicho aumento en las dosis de radiación solar unido a un posible incremento en los niveles de radiación ultravioleta B (UVB: 280-320 nm) podría estar afectando a organismos sésiles de importancia ecológica como *Lessonia nigrescens* Bory, una de las especies dominantes en los ecosistemas intermareales rocosos del sur de Chile. Para evaluar la existencia de patrones estacionales en esta alga parda se determinó la fotosíntesis *in vivo* y el crecimiento basados, en la fluorescencia de las clorofilas del PSII (F_v/F_m y ETR) y en medidas morfométricas de plantas marcadas en terreno. La fotosíntesis evidenció una respuesta diferencial entre plantas de distinto tamaño (chicas, medianas y grandes) y diferentes partes del talo (frondas, estipes y rizoides), presentado los mayores valores en primavera y los menores en otoño e invierno. El mayor crecimiento se observó en verano, siendo las algas de menor tamaño las que registraron las tasas más altas, cercanas al 1,5 % d⁻¹. Las dosis de los diferentes componentes de la radiación solar (UVB, UVA y PAR) en Valdivia, presentaron una disminución cercana al 90% respecto a los meses de mayor y menor radiación. Las correlaciones efectuadas entre la radiación solar y la fluorescencia, reflejan que existe una relación negativa entre ambos factores, en cambio la correlación entre el tamaño de las algas y la fluorescencia indica prácticamente una nula dependencia. Los resultados obtenidos indicaron que *L. nigrescens* efectivamente presenta una respuesta estacional en las variables analizadas, y que además estas se

encuentran relacionadas con la ontogenia y morfología del alga, es decir, son integradas dentro de las adaptaciones a la vida intermareal.

ABSTRACT

In southern Chile (Valdivia 39° S), a marked seasonal variability in solar radiation has been described, with maximum values during the summer season. The increases in incident solar radiation include enhanced levels of ultraviolet B radiation (UVB: 280-320 nm) which might affect to ecological important sessile organisms, such as the macroalgae. The kelp *Lessonia nigrescens* is one of the dominant species at the rocky shores in southern Chile and currently is subject of examination in regard to physiological adaptations to varying light climate. In this study, the seasonal patterns of photosynthesis *in vivo* and growth of *L. nigrescens* were examined through fluorescence of the chlorophylls of the PSII (F_v/F_m and ETR) and measuring of diverse morphometric parameters of marked specimens in the field. The results of photosynthesis showed a different trend among plants of different size (small, medium and big) and different parts of the thalli (fronds, estipes and holdfast), with the highest values of F_v/F_m being found in spring and the lowest in autumn and winter. The highest growth rates were estimated in summer. Here, the small sized individuals exhibited the highest rates, close to 1,5% d⁻¹. The doses of different components of the solar radiation in Valdivia (UVB, UVA and PAR), strongly varied. In general, doses measured in winter were close to 10 % of the values recorded in summer. The seasonal variations in solar radiation were negatively correlated to the variations in fluorescence. No relationships were seen between morphological parameters, e.g. size and patterns of photosynthesis, indicating that photosynthesis and growth of *L. nigrescens* are integrated in the whole suite of morpho-functional adaptations at the intertidal zone.

1. INTRODUCCIÓN

La estacionalidad de parámetros abióticos, tales como radiación, temperatura, nutrientes, etc., determina en gran parte el metabolismo y por ende el crecimiento de las macroalgas (Lobban & Harrison, 2000). La estacionalidad en la cantidad de luz disponible así como la duración del día determinan muchos de los procesos fisiológicos (ejemplo, fotosíntesis), gran parte de los eventos reproductivos y de crecimiento de estos organismos (Lüning, 1990).

Las algas del orden Laminariales (conocidas en el Hemisferio norte como “kelps”) forman comunidades muy exitosas en aguas templadas frías de ambos hemisferios, caracterizadas por marcados regímenes estacionales, pues han desarrollado la capacidad de sincronizar estacionalmente sus periodos de crecimiento con los procesos fisiológicos; ejemplo fotosíntesis, durante primavera-verano concentran su actividad fotoasimilatoria almacenando diversos compuestos orgánicos ricos en energía, tales como manitol y laminarina, mientras que en invierno, desarrollan estructuras reproductivas y comienzan a formar biomasa utilizando en parte las reservas almacenadas en verano (Hatcher *et al.*, 1977; Chapman & Craigie, 1978; Dunton & Jodwallis, 1988; Gómez, 1997). Por ejemplo, en *Laminaria solidungula* (Chapman & Lindley, 1980; Dunton & Schell, 1986) que crece en ambientes polares, el crecimiento ocurre durante completa oscuridad en el invierno, reforzado por la utilización de los compuestos de reserva generados por la fotosíntesis durante los meses de primavera y verano. Los aspectos fundamentales de esta adaptación están dados por las características morfofuncionales de estas algas, debido a su gran tamaño y gran

complejidad estructural, representada por diferentes partes en el talo (rizoide, estipes y frondas).

En años recientes, las concentraciones de ozono estratosférico, especialmente de zonas polares y regiones adyacentes, han disminuido considerablemente debido a la acción de compuestos clorofluorcarbonados, resultando en un aumento de la radiación ultravioleta-B (UVB). Esta fracción de la radiación solar es dañina para la mayoría de las moléculas biológicas (ADN, membranas, aparato fotosintético, etc.), y puede afectar ecosistemas terrestres y acuáticos (Franklin & Forster, 1997; Häder *et al.*, 1998; Boelen *et al.*, 1999). En los ecosistemas costeros, las consecuencias que este aumento de la radiación UVB tiene sobre los organismos se ven exacerbadas, principalmente durante marea baja, siendo mayores en las zonas polares (Antártica) macroalgas que habitan zonas cercanas al vórtice antártico, pueden estar expuestas a episodios de alta radiación solar UV (Madronich *et al.*, 1995). Estudios efectuados en Valdivia, indican que durante la primavera, ocurren algunos episodios con alta radiación UVB (Lovengreen *et al.*, 2000); por otro lado, los niveles de radiación solar en la costa de Valdivia pueden ser fotoinhibitorias para algas intermareales durante los meses estivales (Gómez *et al.*, 2004).

Lessonia nigrescens Bory, 1826, comúnmente conocida como chascón, es un alga parda del orden Laminariales que en Chile se distribuye desde Arica hasta Tierra del Fuego. Esta especie se encuentra en una franja entre la zona intermareal y el submareal somero en hábitats rocosos expuestos y/o semiexpuestos (Hoffmann & Santelices, 1997). En el sur de Chile, *L. nigrescens* habita lugares expuestos donde

logra gran abundancia en términos de individuos y de biomasa, coexistiendo con otras algas pardas como *Durvillaea antarctica* y en algunas zonas, con *Macrocystis pyrifera* (Westermeier *et al.*, 1994). Las plantas son de color verde oliva a pardo oscuro y pueden llegar a medir hasta 6 metros de longitud. Están compuestas por un disco basal masivo que puede alcanzar hasta aproximadamente 50 cm de diámetro desde donde se origina un número variable de estipes cilíndricos, los que se dividen dicotómicamente para luego comprimirse en sentido apical, formando frondas laminares de borde liso (Santelices, 1989). La dinámica poblacional esta fuertemente marcada por eventos de reclutamiento, y la abundancia depende del número y tamaño de los individuos adultos (Santelices & Ojeda 1984; Westermeier *et al.*, 1994).

Lessonia nigrescens, ha sido sometida a grandes presiones de explotación, especialmente en la zona norte de Chile, alcanzando en el año 2002 las 96.000 ton desembarcadas (SERNAPESCA, 2003). Dicha explotación es realizada para la obtención y extracción de ficocoloides (alginatos), importantes tanto en la industria alimentaria, como cosmética y farmacéutica.

Los estudios sobre *L. nigrescens* en la costa centro-sur Chile han sido enfocados al comportamiento ecológico y estructura poblacional, en presencia de especies co-dominantes como *D. antarctica* (Santelices *et al.*, 1980; Westermeier *et al.*, 1994). Aparte de algunos factores bióticos tales como competencia intra e interespecífica (Santelices & Ojeda, 1984), aspectos demográficos y tamaños poblacionales (Ojeda & Santelices, 1984; Westermeier *et al.*, 1994), muy poco se sabe de los aspectos fisiológicos que determinan el éxito ecológico de esta especie. Dentro de estos pocos

estudios, se encuentran los realizados por Westermeier & Gómez (1996), en los cuales describen ciertos patrones estacionales relacionados con la biomasa, contenidos energéticos y principales componentes orgánicos en el alga, los que indican que *L. nigrescens* presenta una marcada estacionalidad en la abundancia y biomasa, además en la concentración de carbohidratos solubles.

A la luz de estos antecedentes, resulta fundamental conocer los patrones de respuesta estacional de la fotosíntesis, en una especie intermareal de la importancia de *L. nigrescens*. Los resultados podrán complementar los estudios ecológicos previos y de este modo integrar la información dentro de la estrategia de vida de esta especie en escenarios de radiación solar altamente cambiantes.

1.1 Hipótesis de trabajo

a) Los procesos ecofisiológicos de fotosíntesis y crecimiento en *Lessonia nigrescens* de la costa de Valdivia están correlacionados a las variaciones estacionales de la radiación solar.

b) La fotosíntesis, medida como fluorescencia de clorofilas, está estacionalmente sincronizada con el crecimiento: mayor fotosíntesis entre primavera-verano y mayor crecimiento entre fines de invierno-primavera.

c) Las tasas de fotosíntesis varían en función de la morfometría de las algas: diferencias entre algas de distinto tamaño y diferencias entre distintas secciones del talo

1.2 Objetivo general

Determinar los patrones de variación estacional de parámetros ecofisiológicos (fotosíntesis y crecimiento) de *Lessonia nigrescens* en relación a las fluctuaciones de radiación solar en la costa de Valdivia.

1.3 Objetivos específicos

- Evaluar la eficiencia fotosintética del fotosistema II (PSII) en *L. nigrescens*, mediante la técnica de fluorescencia, lo cual permitirá obtener información referente al estatus fotoquímico y la capacidad de aclimatación lumínica del alga.
- Determinar algunos parámetros morfométricos de *L. nigrescens* en el área de estudio, ejemplo: variación de tamaño en plantas marcadas; de esta forma se obtendrán estimadores del crecimiento del alga.
- Determinar las tasas de fotosíntesis de acuerdo a parámetros morfométricos de las algas: partes del talo y tamaño del alga.
- Correlacionar los valores morfo-fisiológicos con valores de radiación solar medidos para Valdivia.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Recolección del material y área de estudio

Las plantas fueron recolectadas mensualmente desde enero a diciembre de 2004, en el intermareal rocoso de Curiñanco ($39^{\circ} 49' S$; $73^{\circ} 24' W$), Calfuco ($39^{\circ} 46' S$; $73^{\circ} 24' W$) y Playa Rosada ($39^{\circ} 43' S$; $73^{\circ} 24' W$), localidades ubicadas a 45 Km, 35 Km y 23 Km, respectivamente, al oeste de Valdivia, X Región, Chile (Fig. 1).

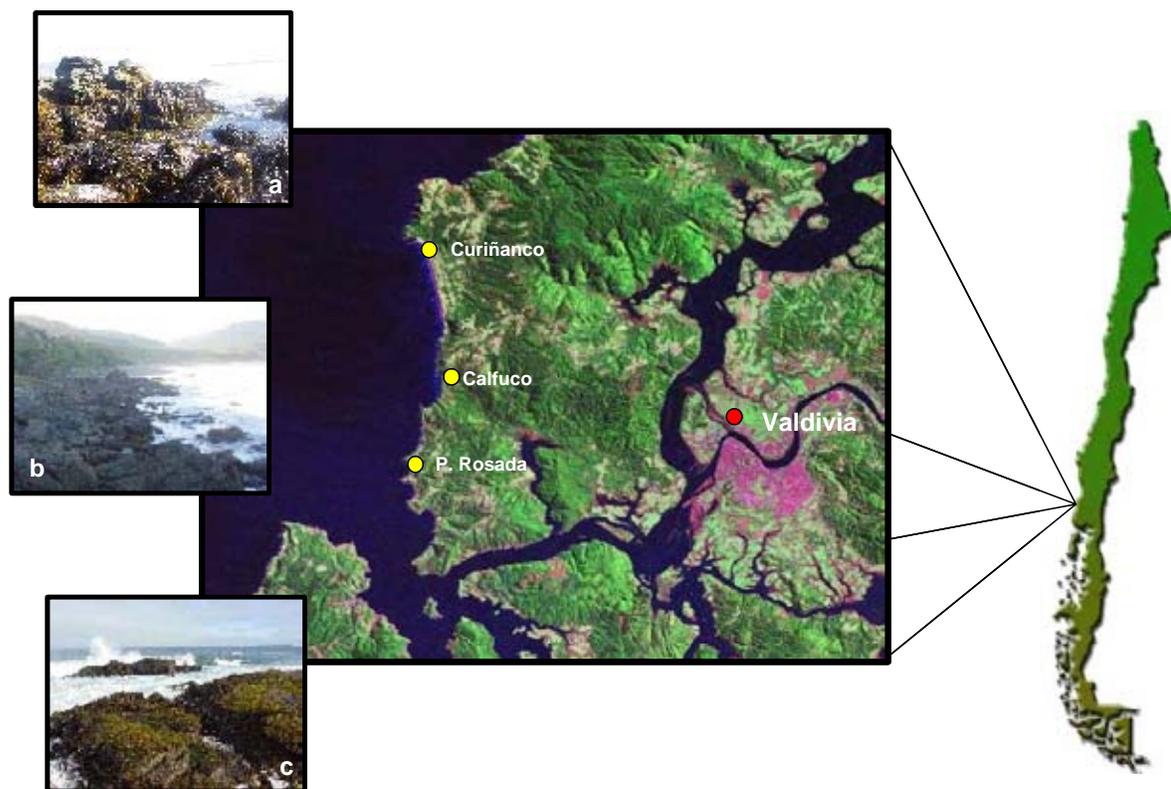


Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de recolección de *Lessonia nigrescens*. a) Curiñanco, b) Calfuco y c) Playa Rosada.

En la localidad de Curiñanco (Fig. 2), se marcaron con sellos plásticos en la base de los estipes, 20 plantas escogidas aleatoriamente y se registraron los parámetros morfométricos longitud de frondas y estipes, diámetro de los rizoides y número de estipes. Se realizaron controles bimensuales desde enero a noviembre de 2004, para determinar el crecimiento. Para la experimentación en el laboratorio se recolectaron adicionalmente entre 6 y 10 ejemplares de distinto tamaño cada vez, los cuales fueron desprendidos con un cincel desde el sustrato. Este material sirvió para una serie de experimentos y análisis de laboratorio, para no intervenir demasiado la población muestreada.



Figura 2. Área de estudio, ubicada en la caleta de Curiñanco, sector donde se encuentran las plantas marcadas.

2.2. Mantención de las algas

Las muestras de *L. nigrescens* fueron transportadas a la sala de acuarios del Instituto de Biología Marina de la Universidad Austral de Chile, en donde se realizó la limpieza de las plantas y eliminación de epifitos y epibiontes, luego se tomaron medidas

morfométricas de rizoides, estipes y frondas. Posteriormente las algas fueron mantenidas en estanques cilíndricos de 20 L con agua de mar, a una temperatura entre 13 y 15 °C, salinidad de 30 PSU, aireación constante e iluminadas a $70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ con lámparas fluorescentes de PAR (en inglés: Photosynthetically Active Radiation) (Philips daylight, 40 W, Holanda), simulando el fotoperiodo según la estación del año (Fig. 3). Bajo estas condiciones las algas fueron aclimatadas durante un periodo de 24 h antes de realizar las mediciones fisiológicas de fotosíntesis.



Figura 3. Cámara de mantención del material biológico utilizado.

Se obtuvo tres individuos de diferente clase etaria según criterios utilizados por Kirkman (1984). Las plantas de rizoide menor a 10 cm de diámetro se designaron como “**algas chicas**”, las de rizoide entre 10 y 20 cm como “**algas medianas**” y las mayores a 20 cm como “**algas grandes**” (Fig. 4).

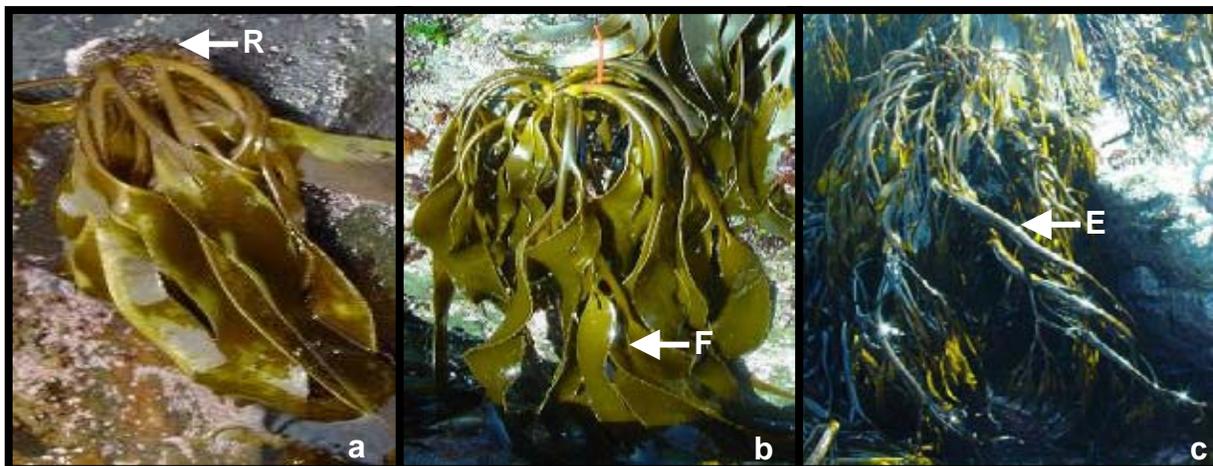


Figura 4. Ejemplares de *Lessonia nigrescens* utilizados en el estudio, a) alga chica, b) alga mediana y c) alga grande. Se indican las diferentes partes del talo. R: rizoide, F: frondas y E: estipes.

2.3 Medidas de fluorescencia de clorofilas

La fluorescencia de clorofilas asociadas al Fotosistema II (PSII) fue registrada mediante un fluorímetro portátil de amplitud modulada (PAM 2000, Walz, Effeltrich, Alemania) (Schreiber *et al.*, 1986) (Fig. 5), conectado a un computador.



Figura 5. Instrumento portátil, PAM 2000. Permite medir la cinética de conversión de energía y parámetros fotoquímicos en el aparato fotosintético *in vivo*.

2.3.1 Rendimiento Cuántico Máximo (F_v/F_m):

Este parámetro representa la eficiencia máxima en los procesos de conversión de la energía fotoquímica de una planta adaptada a oscuridad y es considerado un buen indicador de fotosíntesis ya que está asociado fuertemente a la eficiencia fotosintética medida durante la evolución de O_2 (Figuroa *et al.*, 2003). Corresponde al cociente entre la fluorescencia variable ($F_v = F_m - F_0$) y la máxima fluorescencia de una planta aclimatada a oscuridad (F_m). Fue estimado sometiendo por 30 minutos a incubación de oscuridad, en una cámara de polietileno negro, las diferentes partes del talo de *Lessonia*, para lograr que los centros de reacción se encuentren completamente oxidados (abiertos). Luego, se aplicaron pulsos de luz actínica saturante de alta intensidad (entre 4000-6000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) con una fibra óptica anexada al instrumento PAM 2000, de acuerdo al protocolo mostrado en la Figura 6. La luz actínica de medida de baja intensidad sirve para estabilizar la señal y eliminar posibles efectos de fuentes de luz externas que pudieran ser absorbidas por el alga. En el caso de algas adaptadas a la luz, el rendimiento cuántico máximo es ahora “quencheado” (amortiguado) por dos tipos de disipación de energía (amortiguación no fotoquímica, principalmente como calor) y amortiguamiento fotoquímico (vía del transporte de electrones) que son activos en los centros de reacción, por lo tanto F_v/F_m debe ser reemplazado por la expresión Φ_{PSII} , denominada “rendimiento cuántico efectivo” (ver más adelante para el cálculo de la tasa de transporte de electrones).

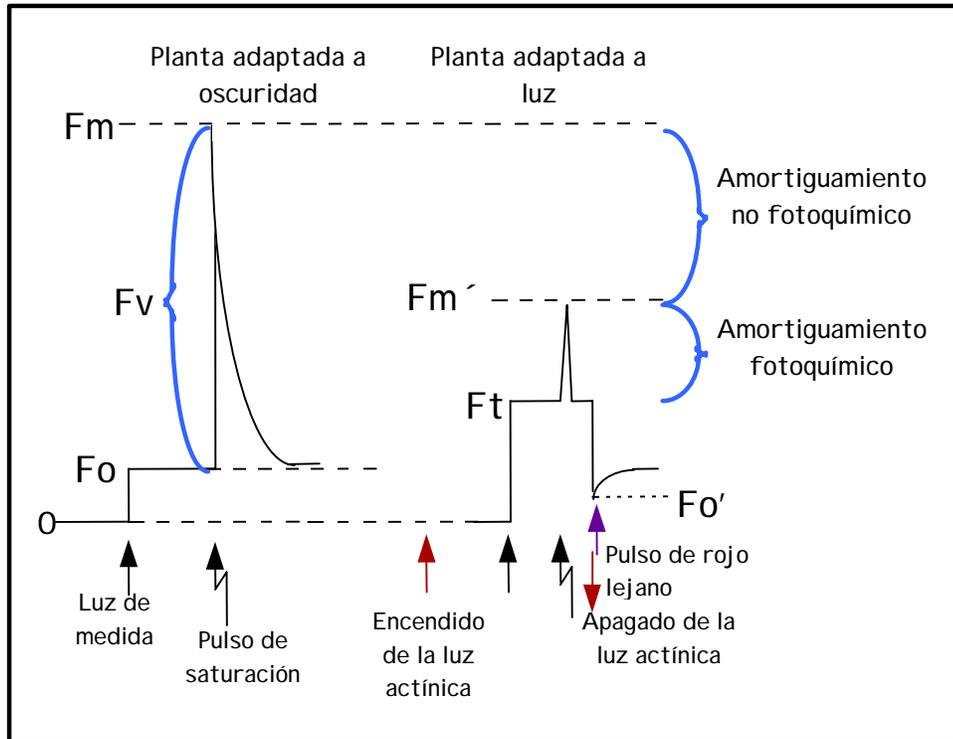


Figura 6. Cinética de emisión de fluorescencia determinada con el fluorímetro PAM 2000 (Walz, Effeltrich, Alemania). Las flechas negras indican el encendido de la luz de medida. Las flechas negras quebradas indican los pulsos de saturación. Con las flechas rojas se indica el encendido y apagado de la luz actínica y con las lilas el pulso del rojo lejano. Figura extraída de Figueroa & Gómez (2001).

2.3.2 Tasa de transporte de electrones (ETR):

Representa la estimación del tránsito de electrones a través de la cadena de transporte fotosintético. Fue estimada utilizando curvas de Fotosíntesis vs. Irradiancia ($P-I$), mediante la exposición de talos del alga a intensidades crecientes ($1-400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de radiación visible PAR, proporcionada por una lámpara LED integrada en el instrumento PAM 2000.

ETR fue calculado relacionando el rendimiento cuántico efectivo (Φ_{PII}), que corresponde a la fluorescencia de una planta no adaptada a la oscuridad, y la intensidad de radiación PAR de acuerdo a la siguiente fórmula modificada a partir de Schreiber *et al.*, (1994):

$$ETR = \Phi_{PII} * E_{PAR} * A * F_{II}$$

Donde, E es la intensidad de la luz actínica, A es la absorptancia del talo y F_{II} es la fracción de quantas efectivamente dirigidas al PSII, que fue estimada determinando la fracción de clorofila a asociada al PSII y su complejo antena (LHC). Para algas pardas este valor ha sido estimado en 0,8 (Grzymiski *et al.*, 1997). La absorptancia (A), que es la fracción de luz realmente capturada por una muestra, fue medida colocando una porción del talo sobre la superficie de un sensor cuántico Licor-190, conectado a un radiómetro Licor-250 (Li-Cor Inc., USA). Fue calculada mediante la fórmula descrita por Mercado *et al.*, (1996):

$$A = 1 - T - R$$

Donde, T es la transmitancia (luz transmitida a través de la muestra) y R la reflectancia (fracción de luz reflejada por la muestra).

Mediante la utilización de un programa de rutina del instrumento PAM 2000 se realizaron curvas de respuesta ETR vs. Irradiancia ($P-I$) y se determinaron los parámetros: eficiencia fotosintética (α), definida como la pendiente inicial de la curva $P-I$

($\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)⁻¹; tasa de transporte de electrones máxima (ETR_{max}) ($\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e irradiancia o punto de saturación (E_k) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). La Figura 7 representa una curva típica de fotosíntesis *versus* irradiancia, en donde se indican los diferentes parámetros analizados.

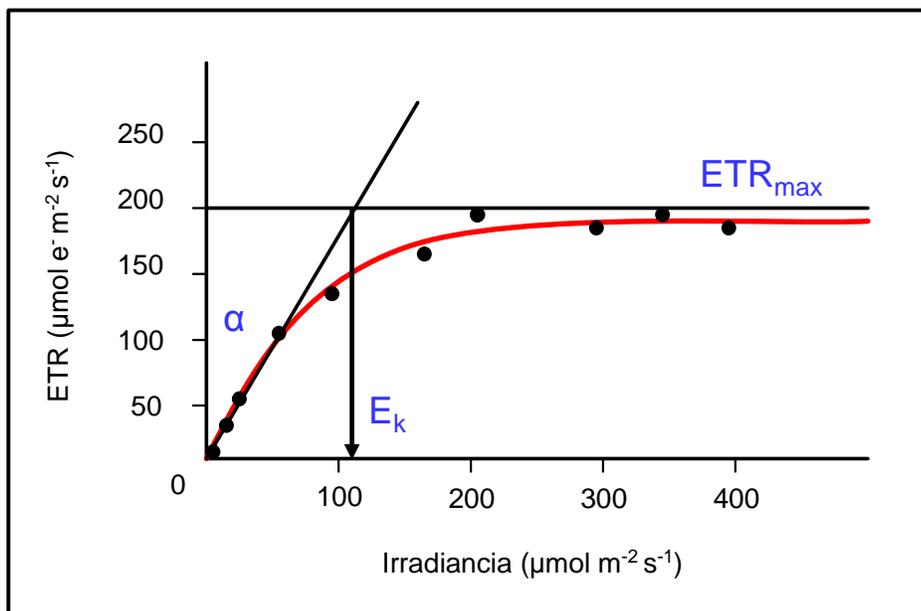


Figura 7. Fotosíntesis *versus* Irradiancia. Parámetros que pueden ser determinados a partir de la función: eficiencia fotosintética (α), tasa de transporte de electrones máxima (ETR_{max}) e irradiancia de saturación (E_k).

2.4 Determinación de crecimiento y parámetros morfométricos

Para la determinación de los patrones de crecimiento se utilizaron los diámetros de los rizoides de las algas, ya que son las estructuras sometidas a menor abrasión. Las tasas de crecimiento estacional se calcularon según la siguiente fórmula:

$$TC (\%) = 100 * (N_t / N_0) / T$$

Donde:

TC = Tasa de crecimiento

N_t = Diámetro final del rizoide

N_0 = Diámetro inicial del rizoide

T = Tiempo (días)

La variación estacional de tamaños en las diferentes partes del talo se determinó en las algas marcadas en Curiñanco en base a mediciones realizadas *in situ*.

2.5 Medición de la radiación solar

El monitoreo del régimen de radiación solar UV y PAR en la ciudad de Valdivia fue obtenida a través de dos radiómetros: un espectroradiómetro de alta resolución SUV-100 (Biospherical Instruments, USA), con rango espectral entre 280 nm y 600 nm. Además se obtuvo registros con un radiómetro de filtros GUV-551 (Biospherical Instruments, USA) que mide en una banda de 10 nm centrada en 305 nm, 320 nm, 340 nm y 380 nm, y un filtro que mide la banda de PAR (400-700nm). Ambos instrumentos se encuentran instalados en la azotea del edificio Emilio Pugín de la Facultad de Ciencias de la Universidad Austral de Chile. La información fue gentilmente entregada por la Prof. Charlotte Lovengreen del Instituto de Física.

2.6 Análisis Estadístico

Los datos de fluorescencia obtenidos (F_v/F_m y ETR), fueron comparados utilizando un análisis de varianza (ANOVA) a tres vías, para evaluar la influencia de los siguientes factores:

1. Las partes del talo, en donde se realizaron las mediciones (frondas, estipes y rizoides).
2. El tamaño de las algas (chicas, medianas y grandes).
3. El tiempo durante el cual se llevó a cabo el estudio (enero a diciembre de 2004, representado como: verano, otoño, invierno y primavera).

Los datos de radiación solar fueron tratados a través de un ANOVA a una vía.

En todos los análisis realizados, la hipótesis nula fue rechazada al 95% de confianza. Previamente, se comprobó homocedasticidad de varianzas mediante un análisis de Barlett y como análisis *a posteriori* se realizó un test de Tukey, el cual permite realizar comparaciones múltiples (Sokal & Rohlf, 1995).

Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa computacional STATISTICA 6.0 (Statsoft, Inc., USA).

3. RESULTADOS

3.1 Fluorescencia de la clorofila asociada al PSII

3.1.1 Rendimiento Cuántico Máximo

Los valores de F_v/F_m obtenidos en *Lessonia nigrescens* variaron estacionalmente entre un rango de $0,593 \pm 0,07$ y $0,780 \pm 0,013$. En general, los menores valores fueron obtenidos durante los meses de verano ($P < 0,05$). Fue posible observar un aumento paulatino de este parámetro durante los meses de otoño, para alcanzar sus valores máximos en invierno. Se observa que durante los meses de primavera, los valores de F_v/F_m sufren un descenso considerable respecto a los valores de invierno ($P < 0,05$); a pesar de lo anterior, los valores obtenidos no fueron tan bajos como los registrados en época estival (Fig. 8). Aplicando el test de Tukey, verano y primavera presentan diferencias estadísticamente significativas con respecto a otoño e invierno.

Frondas, estipes y rizoides de plantas de diferente tamaño de *L. nigrescens* presentan variaciones estacionales similares y siguen los mismos patrones de F_v/F_m . Generalmente los estipes exhiben valores de F_v/F_m levemente mayores a las demás estructuras, por ejemplo: $0,739 \pm 0,02$ en otoño ($P < 0,05$), siendo superados por las frondas solo en primavera ($0,683 \pm 0,04$). Durante toda la época de estudio, los rizoides son las estructuras que presentan los valores más bajos de F_v/F_m ($P < 0,05$) (Fig. 8 y Tabla 1).

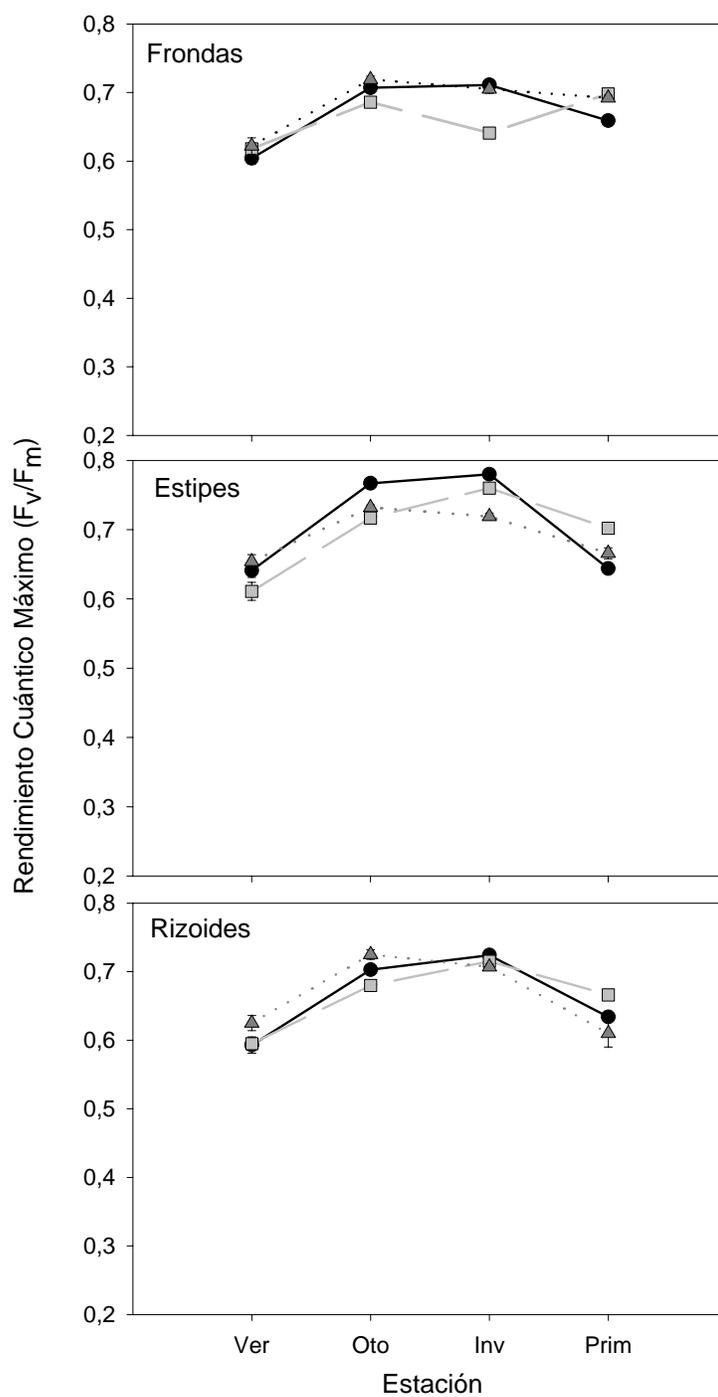


Figura 8. Variación estacional del rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m) para las diferentes partes del talo en plantas de diferente tamaño de *L. nigrescens*. Los valores corresponden a promedios \pm E.S., Ver = verano, Oto = otoño, Inv = invierno y Prim = primavera. ● algas chicas; ■ algas medianas; ▲ algas grandes.

Los resultados del análisis de varianza de tres vías evidenciaron que de los tres factores analizados en forma independiente (estación, tamaño y parte) en forma independiente, solo el factor tamaño del alga no afectó estadísticamente los valores de F_v/F_m ($P > 0,05$). A su vez, es posible inferir que todas las interacciones (estación-tamaño, estación-parte, tamaño-parte y estación-tamaño-parte) presentaron un efecto significativo sobre la varianza de los datos de fluorescencia ($P < 0,05$) (Tabla 1).

Tabla 1. Resultados del análisis de varianza de tres vías para el rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m) en *L. nigrescens*. Factores: parte del alga (fronda, estipe y rizoide), tamaño del alga (chica, mediana y grande) y estación del año (verano, otoño, invierno y primavera).

Fuente de variación	SC	GL	CM	F	P
A (Estación del año)	2,1084	3	0,7028	232,0	< 0,001***
B (Tamaño del alga)	0,0035	2	0,0017	0,6	0,5631NS
C (Parte del alga)	0,2105	2	0,1053	34,8	< 0,001***
A * B	0,2503	6	0,0417	13,8	< 0,001***
A * C	0,4666	6	0,0778	25,7	< 0,001***
B * C	0,0400	4	0,0100	3,3	0,0106*
A * B * C	0,2422	12	0,0202	6,7	< 0,001***
Error	5,0156	1656	0,0030		

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$

(NS) valores no significativos, $P > 0,05$

3.1.2 Tasa de Transporte de Electrones (ETR)

La estacionalidad de la fotosíntesis en términos de transporte de electrones fue determinada utilizando las curvas ETR vs. Irradiancia (luz), como se muestra en la Figura 9. En primavera las algas exhiben las mayores tasas de transporte de

electrones. Durante toda la época de estudio, las frondas son las estructuras que registran los valores más altos, seguidas por estipes y luego por rizoides (Tabla 2).

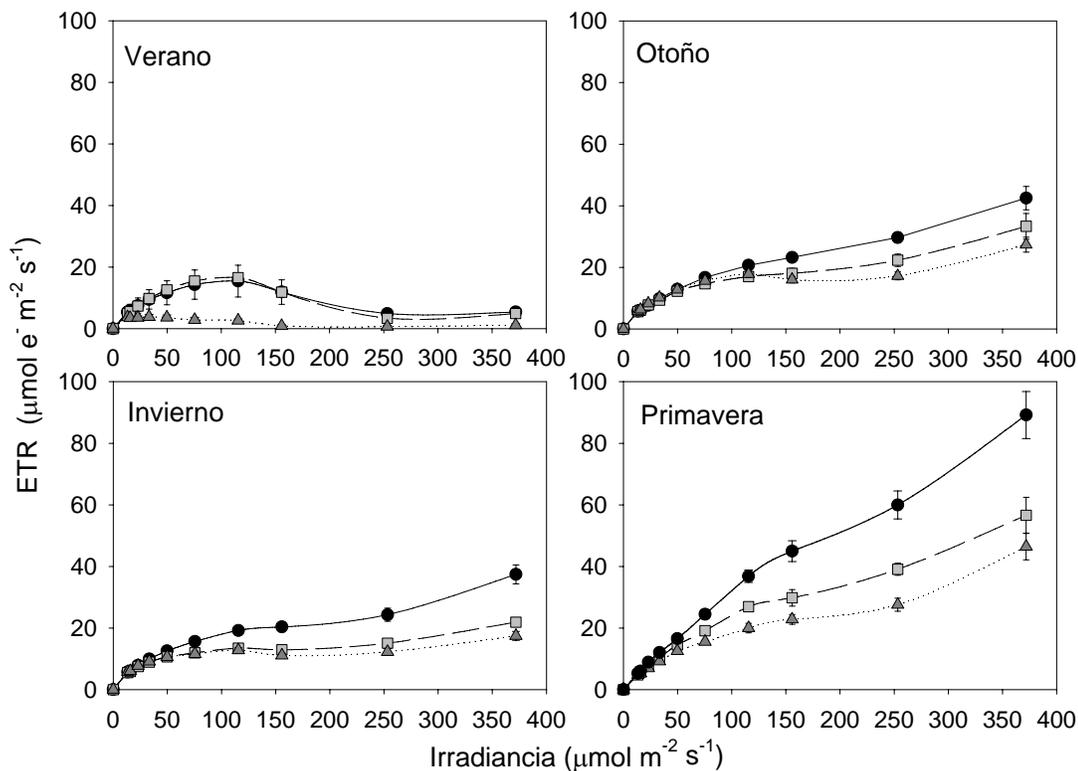


Figura 9. Estacionalidad de la fotosíntesis (ETR) vs. Irradiancia en las diferentes partes del talo de *L. nigrescens*, determinada utilizando fluorescencia. Las diferentes intensidades de luz actínica fueron proporcionadas directamente por el fluorímetro portátil PAM 2000. Los datos corresponden a promedios \pm D.S., $n = 9$. ● frondas; ■ estipes; ▲ rizoides.

La Tabla 2 muestra un resumen detallado de los parámetros fotosintéticos, tasa de transporte de electrones máxima (ETR_{max}), eficiencia fotosintética (α) e irradiancia de saturación (E_k), determinados a partir de ETR vs. Irradiancia en *L. nigrescens*.

Tabla 2. Variación estacional de parámetros fotosintéticos determinados a partir de ETR vs. Irradiancia en *L. nigrescens*. Se indican los tres diferentes tamaños del alga con sus respectivas partes del talo. Las unidades son: ETR_{max} ($\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), α [$(\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}) (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$] y E_k ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Los datos corresponden a promedios \pm D.S., $n = 9$, entre enero y diciembre de 2004.

Estación	Tamaño	Parte	ETR_{max}	α	E_k
Verano	Grande	Fronda	11,4 \pm 0,8	0,6 \pm 0,02	18,9 \pm 1,5
		Estipe	11,0 \pm 0,5	0,6 \pm 0,03	19,2 \pm 1,7
		Rizoide	2,9 \pm 0,4	0,5 \pm 0,15	5,8 \pm 1,0
	Mediana	Fronda	34,9 \pm 11,6	0,6 \pm 0,03	90,9 \pm 35,4
		Estipe	16,6 \pm 1,9	0,5 \pm 0,05	47,3 \pm 9,0
		Rizoide	12,4 \pm 2,5	0,6 \pm 0,23	13,0 \pm 1,5
	Chica	Fronda	55,4 \pm 14,6	0,6 \pm 0,08	166,1 \pm 45,8
		Estipe	44,4 \pm 4,7	0,3 \pm 0,03	163,7 \pm 25,7
		Rizoide	8,8 \pm 2,1	0,5 \pm 0,20	17,6 \pm 8,6
Otoño	Grande	Fronda	74,6 \pm 12,1	0,3 \pm 0,01	245,4 \pm 31,9
		Estipe	55,9 \pm 6,3	0,3 \pm 0,02	185,5 \pm 26,2
		Rizoide	27,7 \pm 1,0	0,2 \pm 0,01	137,3 \pm 9,6
	Mediana	Fronda	92,0 \pm 6,1	0,3 \pm 0,01	302,2 \pm 18,7
		Estipe	20,8 \pm 1,8	0,3 \pm 0,04	92,4 \pm 15,0
		Rizoide	20,9 \pm 1,3	0,4 \pm 0,01	54,3 \pm 4,0
	Chica	Fronda	97,5 \pm 11,5	0,3 \pm 0,02	292,3 \pm 25,2
		Estipe	54,5 \pm 5,0	0,3 \pm 0,01	173,7 \pm 19,9
		Rizoide	37,2 \pm 3,7	0,3 \pm 0,04	128,9 \pm 19,6
Invierno	Grande	Fronda	55,7 \pm 4,7	0,3 \pm 0,01	202,0 \pm 17,5
		Estipe	55,0 \pm 4,7	0,2 \pm 0,01	233,1 \pm 20,6
		Rizoide	24,2 \pm 3,0	0,4 \pm 0,02	68,6 \pm 9,2
	Mediana	Fronda	60,0 \pm 6,0	0,3 \pm 0,01	209,9 \pm 18,4
		Estipe	19,0 \pm 1,2	0,3 \pm 0,03	71,2 \pm 8,8
		Rizoide	16,5 \pm 1,1	0,4 \pm 0,02	46,6 \pm 6,3
	Chica	Fronda	63,0 \pm 3,9	0,3 \pm 0,01	227,6 \pm 11,9
		Estipe	33,0 \pm 4,2	0,3 \pm 0,02	115,7 \pm 18,3
		Rizoide	31,4 \pm 2,7	0,4 \pm 0,02	95,7 \pm 11,0
Primavera	Grande	Fronda	96,6 \pm 3,6	0,3 \pm 0,01	327,1 \pm 13,6
		Estipe	31,5 \pm 4,8	0,3 \pm 0,03	105,8 \pm 18,3
		Rizoide	22,1 \pm 2,0	0,4 \pm 0,03	59,1 \pm 7,8
	Mediana	Fronda	104,4 \pm 6,4	0,3 \pm 0,01	321,4 \pm 21,2
		Estipe	64,5 \pm 4,5	0,3 \pm 0,02	195,2 \pm 17,2
		Rizoide	6,5 \pm 0,4	0,4 \pm 0,03	15,3 \pm 1,3
	Chica	Fronda	64,0 \pm 8,7	0,3 \pm 0,01	199,4 \pm 24,3
		Estipe	88,7 \pm 12,7	0,3 \pm 0,01	328,0 \pm 52,8
		Rizoide	56,6 \pm 10,5	0,2 \pm 0,02	289,8 \pm 52,5

La ETR_{max} fluctuó entre $2,9 \pm 0,4$ y $104,4 \pm 6,4$ ($\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Fue posible encontrar diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$) entre todos los factores e interacciones analizadas (Tabla 3a). En general, las frondas fueron las estructuras que presentaron una mayor ETR_{max} durante toda la época de estudio, por ejemplo: $96,6 \pm 3,6$ para algas grandes en primavera. Los valores más altos fueron registrados durante otoño y primavera.

La pendiente inicial, α , fluctuó entre $0,2 \pm 0,01$ y $0,6 \pm 0,2$ [$(\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}) (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$], y los resultados del análisis de varianza de tres vías (Tabla 3b) arrojaron diferencias estadísticamente significativas relacionadas con la estación del año y con las partes del alga ($P < 0,05$). En cambio, el factor tamaño del alga y las interacciones: tamaño-estación, tamaño-parte y tamaño-estación-parte, no presentaron diferencias estadísticamente significativas ($P > 0,05$). Los valores mas altos $0,6$ [$(\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}) (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$] fueron registrados durante la estación de verano.

El punto de saturación (E_k) varió considerablemente en un rango de $5,8 \pm 1,0$ y $328 \pm 52,8$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Además, presentó diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$) en todos los factores e interacciones analizadas (Tabla 3c). En general, las frondas son las estructuras que presentan mayor E_k , registrando en primavera su mayor valor promedio ($327 \pm 13,6$, en algas grandes).

Tabla 3. Resultados del análisis de varianza de tres vías para los parámetros fotosintéticos: (a) ETR_{max} , (b) α y (c) E_k en *L. nigrescens*. Factores: parte del alga (fronda, estipe y rizoide), tamaño del alga (chica, mediana y grande) y estación del año (verano, otoño, invierno y primavera).

Fuente de variación	SC	GL	CM	F	P
a)					
A (Estación del año)	80873,2	3	26957,7	48,1	< 0,001***
B (Tamaño del alga)	16086,1	2	8043,1	14,3	< 0,001***
C (Parte del alga)	146565,4	2	73282,7	130,7	< 0,001***
A * B	14534,6	6	2422,4	4,3	< 0,001***
A * C	20212,7	6	3368,8	6,0	< 0,001***
B * C	13064,6	4	3266,1	5,8	< 0,001***
A * B * C	49547,2	12	4128,9	7,4	< 0,001***
Error	248396,3	443	560,7		
b)					
A (Estación del año)	1530,8	3	510,3	21,4	< 0,001***
B (Tamaño del alga)	10,3	2	5,2	0,2	0,8061NS
C (Parte del alga)	724,6	2	362,3	15,2	< 0,001***
A * B	28,5	6	4,8	0,2	0,9770NS
A * C	2598,9	6	433,1	18,1	< 0,001***
B * C	18,2	4	4,6	0,2	0,9433NS
A * B * C	52,1	12	4,3	0,2	0,9990NS
Error	10585,2	443	23,9		
c)					
A (Estación)	1117233,4	3	372411,1	62,0	< 0,001***
B (Tamaño del alga)	269094,5	2	134547,2	22,4	< 0,001***
C (Parte del alga)	1303342,5	2	651671,3	108,4	< 0,001***
A * B	293292,0	6	48882,0	8,1	< 0,001***
A * C	175363,2	6	29227,2	4,9	< 0,001***
B * C	205449,1	4	51362,3	8,5	< 0,001***
A * B * C	847316,1	12	70609,7	11,7	< 0,001***
Error	2662389,4	443	6009,9		

*P < 0,05; **P < 0,01; ***P < 0,001

(NS) valores no significativos, P > 0,05

3.2 Crecimiento y parámetros morfométricos

3.2.1 Parámetros morfométricos

La Figura 10 muestra la variación mensual en el tamaño de las algas marcadas en terreno. Se observa que la longitud de frondas y estipes presenta gran variabilidad estacional con valores que oscilan entre 25 y 90 cm en frondas y valores entre 8 y 57cm en estipes. El número de estipes es bastante homogéneo entre los diferentes tamaños de algas (cerca de 18 en promedio). Los rizoides son las estructuras que presentan menor variación mensual, con diámetros que fluctúan entre 6 para algas pequeñas y 31 cm en algas grandes.

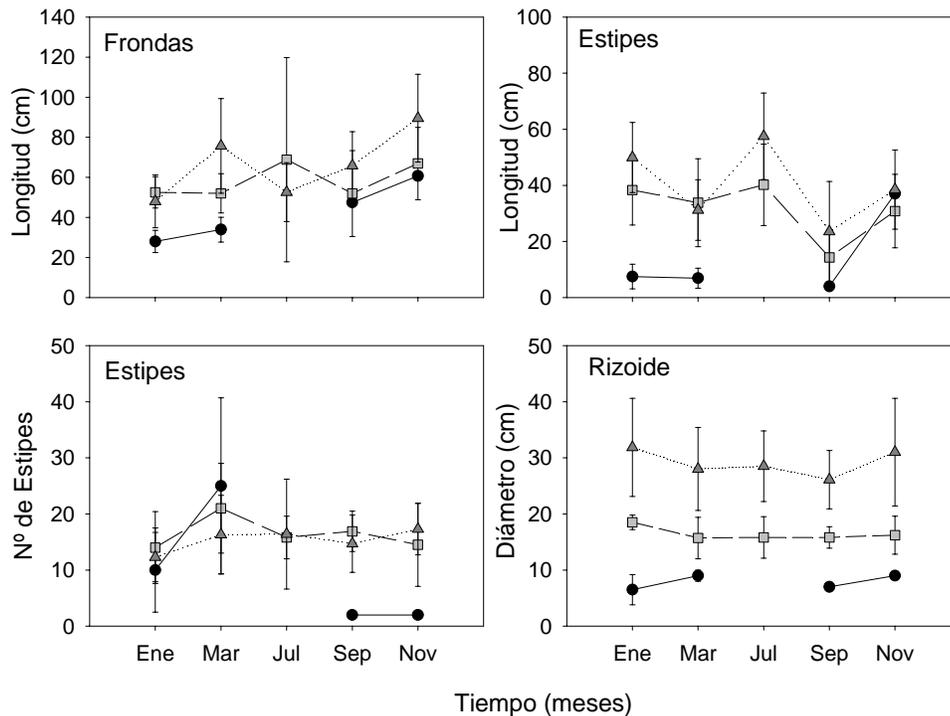


Figura 10. Variación mensual en el tamaño de plantas marcadas en la playa de Curiñanco, Provincia de Valdivia, durante el año 2004. Se indican las diferentes estructuras de *L. nigrescens*. Los valores corresponden a promedios \pm D.S., $n = 20$. ● algas chicas ■ algas medianas; ▲ algas grandes.

3.2.2 Tasa de crecimiento

Las tasas de crecimiento fueron mayores en algas chicas durante toda la época de estudio, alcanzando valores máximos en la estación de verano cercanos a 1,54 %. Algas medianas y grandes, presentan tasas de crecimiento similares, aproximadamente del 0,2 %. Durante la estación de invierno se registraron las menores tasas de crecimiento cercanas al 0,02 %, en algas chicas y grandes. Algas medianas presentaron crecimiento nulo durante primavera (Fig. 11).

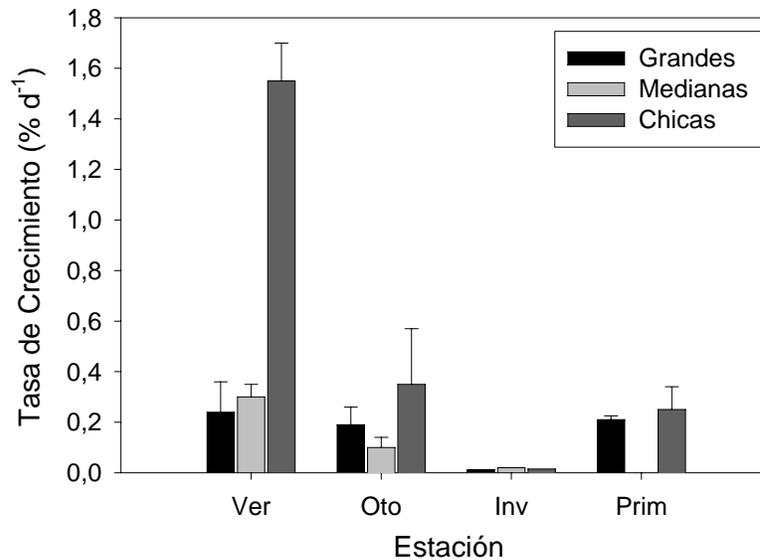


Figura 11. Variación estacional de la tasa de crecimiento en plantas marcadas de *L. nigrescens* en la playa de Curiñanco en Enero de 2004. Los valores corresponden a promedios \pm D.S., $n = 3, 5$ y 12 , para algas chicas, medianas y grandes, respectivamente.

3.3 Radiación solar en Valdivia

La radiación solar registrada en Valdivia durante en año 2004, medida como dosis diaria (valores promedio mensual), presentó diferencias estacionales estadísticamente significativas al realizar un análisis de varianza a una vía para sus distintos componentes (UVB, UVA y PAR) (Tabla 4).

Tabla 4. Variación estacional de la dosis diaria de UVB, UVA y PAR, en la ciudad de Valdivia durante el año 2004. Los datos son promedios ($\text{kJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$) \pm D.S., n = al número de días de cada mes. Resultados del análisis de varianza a una vía. Letras similares indican diferencias no significativas entre medias para $P < 0,05$ (Tukey HSD).

Estación	UVB	UVA	PAR
Verano	65,7 \pm 2,1 c	1295,4 \pm 41,4 c	12044,3 \pm 378,1 c
Otoño	15,7 \pm 1,1 a	399,9 \pm 23,3 a	3805,6 \pm 233,9 a
Invierno	13,4 \pm 0,9 a	384,6 \pm 23,9 a	3714,3 \pm 248,1 a
Primavera	48,4 \pm 0,9 b	1026,1 \pm 24,0 b	9731,9 \pm 249,5 b
ANOVA			
SC	178653,1	57352233,2	4892652193,6
SC _{error}	94143,9	38034753,2	3684968899,3
F	228,984	181,952	160,213
P	< 0,001***	< 0,001***	< 0,001***

Al observar los valores de la dosis diarias (promedios mensuales) de radiación UVB fue posible apreciar que estos variaron entre 13,4 y 76,63 $\text{kJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$, registrándose una disminución de 93,1% entre enero y junio, meses que presentaron los valores máximos y mínimos, respectivamente (Fig. 12a).

La dosis diaria de radiación UVA fluctuó entre $1482,9 \text{ kJ m}^{-2}\text{d}^{-1}$ en enero y $180,3 \text{ kJ m}^{-2}\text{d}^{-1}$ en junio (Fig. 12b), representando una disminución de 87,8%.

La dosis diaria de radiación PAR (Fig. 12c), al igual que las anteriores, presentó sus valores máximos en el mes de enero ($13546,5 \text{ kJ m}^{-2}\text{d}^{-1}$) y los mínimos en junio ($1683,6 \text{ kJ m}^{-2}\text{d}^{-1}$), con una disminución de 87,6 %.

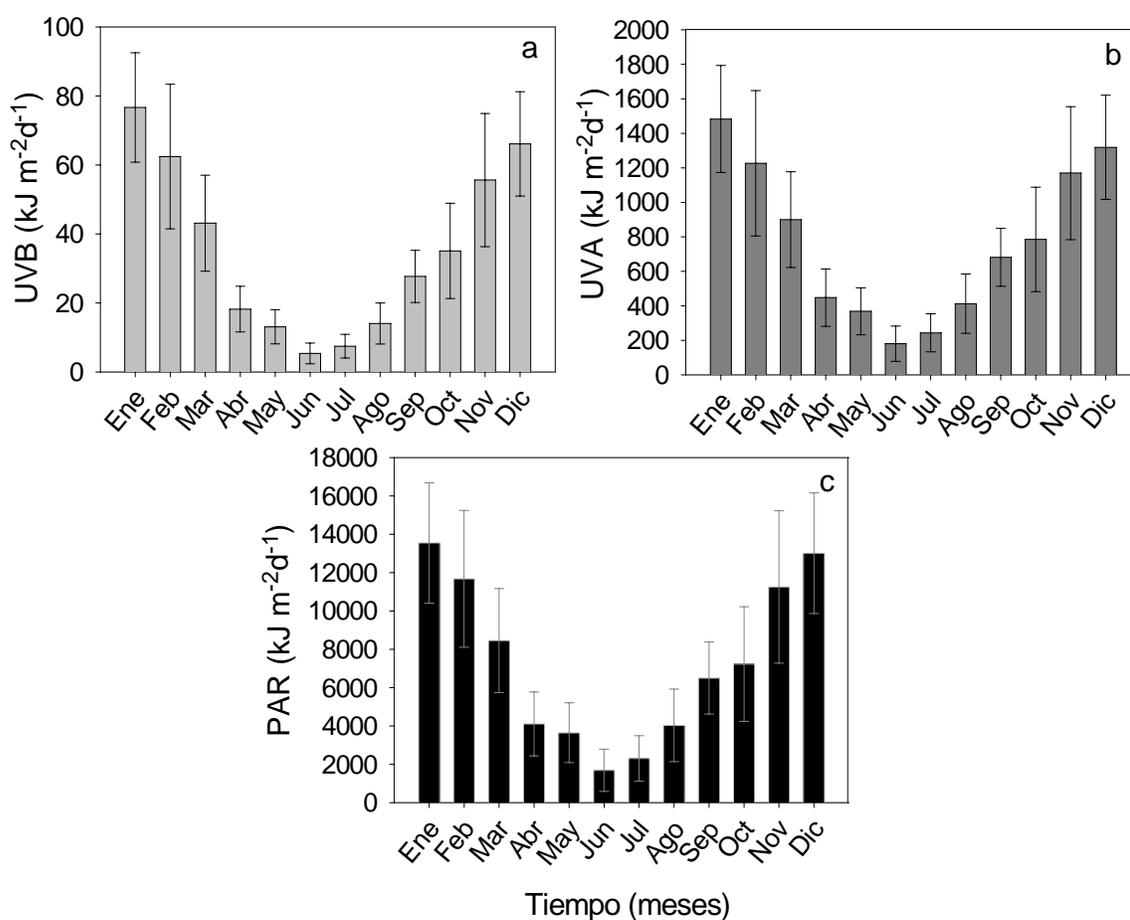


Figura 12. Variación mensual de la dosis diaria de radiación solar, a) UVB (280-320 nm), b) UVA (320-400 nm) y c) PAR (400-700 nm). Los valores corresponden a promedios \pm D.S., n = al número de días de cada mes, entre enero y diciembre de 2004.

3.4 Correlaciones entre los diferentes parámetros analizados

Se relacionó el rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m) con el tamaño de las algas (Fig. 13), utilizando como referencia los valores de los rizoides medidos en las algas a las cuales se les realizó las determinaciones de fluorescencia.

Se estimó una relación estadísticamente significativa ($P < 0,05$) entre las variables analizadas. Esta relación fue explicada solo en un 7 % por el modelo lineal.

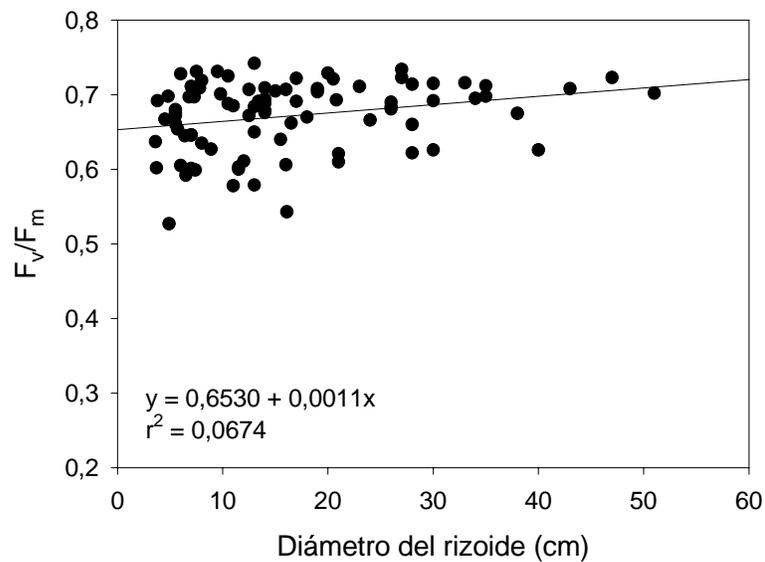


Figura 13. Relación entre el diámetro del rizoide de *L. nigrescens* y el rendimiento cuántico máximo.

Cuando se relacionó el F_v/F_m con la dosis diaria (promedio mensual) de radiación UVB, UVA y PAR registrada en Valdivia durante el año 2004, se observó una correlación estadísticamente significativa con $P < 0,001$ para los tres tipos de radiación (Figs. 14 a, b y c). Los valores del índice de correlación (r^2), muestran que existe una correlación negativa dada por: $r = -0,5193$; $-0,5130$ y $-0,5014$, para UVB, UVA y PAR, respectivamente. Sin embargo, la variación total del F_v/F_m solo puede ser explicada por 27, 26 y 25% de la radiación UVB, UVA y PAR, respectivamente.

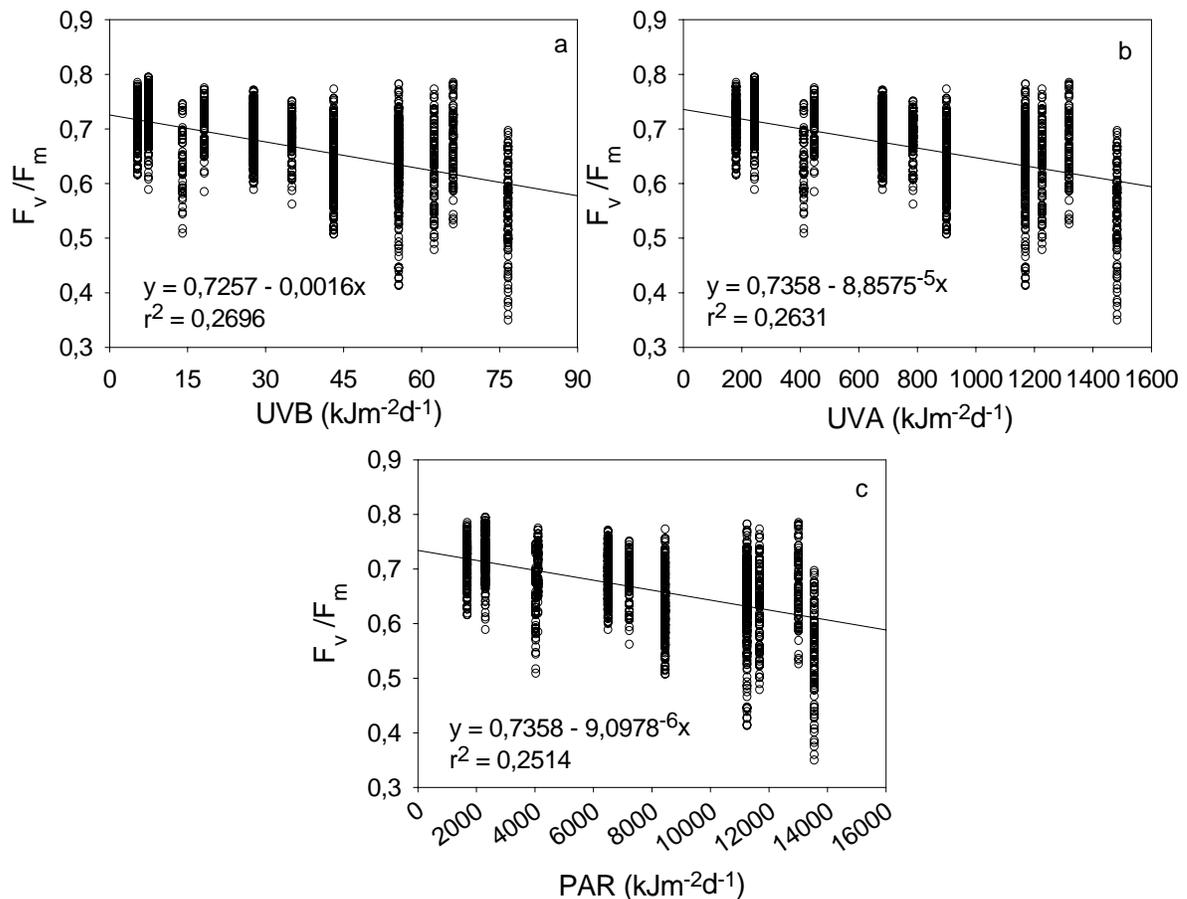


Figura 14. Rendimiento cuántico máximo vs. Dosis diaria (promedio mensual) de radiación solar a) UVB, b) UVA y c) PAR, registrada entre enero y diciembre de 2004.

4. DISCUSIÓN

4.1 Variación estacional de la fotosíntesis en *Lessonia nigrescens*

Los resultados de este estudio revelan que *Lessonia nigrescens* presenta variaciones estacionales de la fotosíntesis. Esto ha sido bastante estudiado en otras especies de Laminariales del hemisferio norte, donde las tasas de fotosíntesis fueron determinadas a través del método de evolución de O₂ y fijación de ¹⁴C, registrándose las máximas tasas de fotosíntesis con el aumento de la duración del día, la temperatura y la radiación solar (irradiancia y dosis) (King & Schramm, 1976; Wallentinus, 1978; Littler & Arnold, 1982; Sakanishi *et al.*, 1990; Campbell *et al.*, 1999). Con el avance en las metodologías de medición de los procesos fotoquímicos, por ejemplo, la fluorescencia de clorofilas, las estimaciones de fotosíntesis en algas han mejorado, se han hecho más rápidas y permiten escudriñar en detalle sobre variables tales como, rendimiento cuántico, eficiencia de conversión de energía, vías de disipación de energía y transporte de electrones fotosintético, entre otros (Büchel & Wilhem, 1993; Schreiber *et al.*, 1994). El rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m) ha sido muy utilizado como un sensible indicador del rendimiento fotosintético (fase fotoquímica de la fotosíntesis) en algas (Maxwell & Johnson, 2000). Los resultados obtenidos en este estudio muestran que el F_v/F_m en las diferentes partes del talo de *L. nigrescens*, fue afectado por las diferencias estacionales en las dosis de radiación solar, presentando una correlación negativa, valores altos de F_v/F_m se asocian a valores bajos de radiación (Gevaert *et al.*, 2002; Gómez *et al.*, 2004), lo que podría estar relacionado al fenómeno denominado “fotoinhibición de la fotosíntesis” durante los meses que registran mayores dosis de

radiación solar. Se ha descrito la fotoinhibición, como la reducción de la eficiencia fotosintética cuando existe un incremento de luz, pudiendo implicar dos estados según la magnitud del stress: (i) fotoinhibición dinámica (disipación de la energía incidente en forma de calor), lo cual puede ser considerado como un mecanismo de fotoprotección, y (ii) fotodaño de los centros de reacción del PSII (fotoinhibición *sensu stricto*) (Krause, 1988; Henley *et al.*, 1991; Osmond *et al.*, 1993; Hanelt *et al.*, 1997; Figueroa & Gómez, 2001; Werner *et al.*, 2001). Valores menores en verano suponen un mayor amortiguamiento no fotoquímico (asociado a una disipación por calor), ya que las plantas deben adecuarse a altos niveles de luz y por ende reducir sus niveles de fotosíntesis. En este sentido, el rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m), disminuye, indicando que el alga es menos receptiva a altos niveles de radiación. Observaciones similares han sido reportadas por Altamirano *et al.*, (2004) en *Eklonia cava*, sometida a alto estrés lumínico, y por Gómez *et al.*, (2004) en 18 macroalgas intermareales de la costa de Valdivia a las cuales se les determinó diversas características fotosintéticas durante ciclos diarios de exposición solar en verano. Por lo tanto, la expresión de un menor rendimiento cuántico estaría regulada por los niveles de radiación solar incidente.

En términos morfo-funcionales, fue posible encontrar que las distintas partes del talo en *L. nigrescens* responden diferencialmente a las condiciones de luz, y por ende presentan diferencias fotosintéticas claras. En general, las frondas son las estructuras que exhiben la mayor actividad fotosintética y mayor susceptibilidad a la radiación (E_k y F_v/F_m , respectivamente). En *L. nigrescens* esta respuesta pareciera ser esperable, ya que existen diferencias constitutivas entre las distintas partes del talo: las frondas son

estructuras planas, más pequeñas y delgadas, formadas por menos capas celulares y por ende la proporción de células fotosintéticas es mayor. Por el contrario, en estipes y rizoides gran parte de la biomasa corresponde a médula, que no presenta actividad fotosintética, ya que las células con los pigmentos fotosintéticos se limitan solamente a la epidermis y al córtex (Hoffmann & Santelices, 1997). Lo anteriormente expuesto, sumado a la ubicación de las frondas en la planta, les otorga una mayor exposición a la radiación solar, en cambio estipes y rizoides permanecen bajo condiciones de sombra (Gómez *et al.*, 2005). Estos resultados ratifican que las frondas son las principales estructuras encargadas de la fotosíntesis, mientras que estipes y rizoides estarían cumpliendo más bien una función mecánica de fijación y sostén en la planta (Westermeier & Gómez, 1996). Por lo tanto es posible argumentar que el crecimiento (cambios ontogénicos) en esta especie modulan sus relaciones fotobiológicas: Por ejemplo, la exposición de estipes y frondas a la radiación solar probablemente será diferente en plantas juveniles que en plantas adultas.

4.2 Variación estacional del crecimiento de *Lessonia nigrescens*

El crecimiento en *L. nigrescens* presentó claras diferencias estacionales, observándose las mayores tasas de crecimiento durante el verano. Desde un punto de vista ecológico, esto parece ser lógico ya que la dinámica poblacional de la especie esta fuertemente marcada por un masivo reclutamiento entre fines de agosto y principios de noviembre (Santelices & Ojeda, 1984), lo que a su vez condiciona una marcada estacionalidad en la densidad y biomasa de la especie. Durante la época en que se observan la mayores

densidades, la proporción de individuos de pequeño tamaño es mayor, registrándose los menores valores de biomasa (Westermeyer & Gómez, 1996).

Los individuos recién asentados en primavera, deben elevar sus tasas de crecimiento para aminorar los efectos de la competencia intra e interespecífica y herbivoría, además del aumento de la frecuencia de bajas mareas, altas dosis de radiación solar y altas temperaturas, ya que estos factores son los causantes de la mayor mortalidad en individuos juveniles durante época estival (Santelices & Ojeda, 1984). Se ha sugerido que episodios de alta intensidad de radiación solar y específicamente en su componente UVB, afectan negativamente el crecimiento en estadios tempranos y esporofitos de pequeño tamaño en distintas especies de *Laminaria* (Han & Kain, 1996; Lüning, 1980), lo que también ha sido recientemente observado en gametofitos y estadios tempranos de *L. nigrescens* y *L. trabeculata* por Véliz *et al.*, (2005).

Existen diversas opiniones acerca de los diferentes patrones de crecimiento en los distintos estados del desarrollo ontogénico; autores como Cabello-Pasini *et al.*, (2003) sugieren que las elevadas tasas de crecimiento en esporofitos de menor tamaño se deben al desplazamiento y competencia por el nicho ecológico, en cambio, Harrison *et al.*, (1986) lo justifican mencionando que son mejores competidoras para la absorción de nutrientes, tales como nitrato y amonio. En Laminariales del hemisferio norte la variación en el crecimiento relacionada con estos factores ha sido vastamente estudiada, por ejemplo: en *Laminaria saccharina*, *L. groenlandica* y *L. bongardina*, donde esporofitos juveniles exhiben altas tasas de crecimiento durante su primer año de vida, en relación a las observadas durante el segundo y tercer año (Parke, 1948;

Druelh, 1968, 1987; Lüning, 1979; Sjøtun, 1993), lo que es esperable ya que una vez que las plantas cesan su crecimiento, la energía es utilizada en estructuras reproductivas que aseguran un reclutamiento posterior. En *L. nigrescens*, los resultados obtenidos no fueron diferentes, ya que los individuos que presentaron altas tasas de crecimiento durante el verano, alcanzaron un tamaño adulto rápidamente y durante la primavera siguiente presentaron crecimiento nulo (algas medianas).

En resumen, los resultados de este estudio revelan que los patrones fotobiológicos de *Lessonia nigrescens* están fuertemente relacionados a sus características morfológicas y de crecimiento. Se debe enfatizar que las variaciones de la radiación solar no son el único factor que regula la dinámica poblacional de *L. nigrescens*. La interacción de otras variables abióticas y bióticas, como son: herbivoría, competencia, etc. afectan el funcionamiento metabólico de *Lessonia*. La importancia de este estudio es que se incorpora ahora una variable ecofisiológica, la fotosíntesis, que puede ser usada para explicar la estacionalidad de las macroalgas de sistemas intermareales.

5. CONCLUSIONES

Los resultados planteados anteriormente permiten concluir que:

1. La fotosíntesis y el crecimiento variaron estacionalmente en *Lessonia nigrescens*. Sin embargo, estas variaciones no presentan una elevada correlación con las dosis de radiación solar medidas en Valdivia.
2. Los procesos ecofisiológicos de fotosíntesis y crecimiento no presentaron la sincronización esperada. Las algas mostraron mayores tasas de fotosíntesis durante primavera y mayores tasas de crecimiento durante verano. El carácter intermareal de la especie y el régimen de nutrientes podrían explicar las discrepancias con Laminariales del hemisferio norte.
3. Las tasas de fotosíntesis variaron en función del desarrollo ontogénico de *L. nigrescens*. Algas de pequeño tamaño presentaron la mayor actividad fotosintética. Además, variaron con respecto a las diferentes secciones del talo, siendo las frondas las estructuras fotosintéticas por excelencia.
4. Debido a que las correlaciones realizadas entre los diferentes componentes de la radiación solar y la fluorescencia no fueron muy elevados. Se recomiendan estudios que contemplen las variaciones estacionales de radiación conjuntamente con otros factores ambientales.

6. LITERATURA CITADA

- Altamirano, M., Murakami, A. & Hawaii. H. (2004) High light stress in the kelp *Eklonia cava*. *Aqua. Bot.* 79: 125-135.
- Boelen, P., Obernosterer, I., Vink, A. A. & Buma, A. G. J. (1999) Attenuation of biologically effective UV radiation in tropical Atlantic waters measured with a biochemical DNA dosimeter. *Photochem. Photobiol.* 69: 34-40.
- Büchel, C. & Wilhem, C. (1993) In vivo analysis of slow chlorophyll fluorescence induction kinetic in algae: progress problems and perspectives. *Photochem. Photobiol.* 58: 137-148.
- Cabello-Pasini, A., Zertuche-González, J. A. & Pacheco-Ruíz, I. (2003) Photosynthesis, growth and nitrogen uptake of competing marine macrophytes in the Gulf of California. *Bot. Mar.* 503-512.
- Campbell, S. J., Bité, J. S. & BurrIDGE, T. R. (1999) Seasonal patterns in the photosynthetic capacity, tissue pigment and nutrient content of different developmental stages of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta: Laminariales) in Port Phillip Bay, south-eastern Australia. *Bot. Mar.* 42: 231-241.
- Chapman, A. R. O. & Craigie, J. S. (1978) Seasonal growth in *Laminaria longicuris*: Relations reserve carbohydrate storage and production. *Mar. Biol.* 46: 209-213.

- Chapman, A. R. O. & Lindley, J. E. (1980) Seasonal growth in *Laminaria solidungula* in the Canadian High Arctic in relation to irradiance and dissolved nutrients concentrations: A year-round study. *Mar. Biol.* 57: 1-5.
- Druelh, L. D. (1968) Taxonomy and distribution of northeast Pacific species of *Laminaria*. *Can. J. Bot.* 46: 539-547.
- Druelh, L. D., Cabot, E. L. & Lloyd, K.E. (1987) Seasonal growth of *Laminaria groenlandica* as a function of a plant age. *Can. J. Bot.* 65: 1599-1604.
- Dunton, K. H. & Schell, (1986) Seasonal carbon budget and growth of *Laminaria solidungula* in the Alaskan High Arctic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 31: 57-66.
- Dunton, K. H. & Jodwallis, C. M. (1988) Photosynthetic performance of *Laminaria solidungula* measured in situ in the Alaskan High Arctic. *Mar. Biol.* 98: 277-285.
- Figueroa, F. L. & Gómez, I. (2001) Photosynthetic acclimation to solar UV radiation of marine red algae from the warm-temperate coast of southern Spain: a review. *J. Appl. Phycol.* 13: 235-248.
- Figueroa, F. L., Escassi, L., Pérez-Rodríguez, E., Korbee, N., Giles, A. D., Johnsen, G. (2003) Effects of short-term irradiation on photoinhibition and accumulation of mycosporine-like amino acids in sun and shade species of red algal genus *Porphyra*. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.* 69: 21-30.

- Franklin, L. A. & Forster, R. M. (1997) The changing irradiance environment: consequences for marine macrophyte physiology, productivity and ecology. *Eur. J. Phycol.* 32: 207-232.
- Gevaert, F., Creach, A., Davoult, D., Holl, A. C., Seuront, L. & Lemoine, Y. (2002) Photo-inhibition and seasonal photosynthetic performance of the seaweed *Laminaria saccharina* during a simulated tidal cycle: chlorophyll fluorescence measurements and pigment analysis. *Plant, Cell and Environm.* 25: 859-872.
- Gómez, I. Weykam, G., Klöser, H. & Wiencke, C. (1997) Photosynthetic light requirements, metabolic carbon balance and zonation of sublittoral macroalgae from King George Island (Antarctica). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 148: 281-293.
- Gómez, I., Figueroa, F. L., Ulloa, N., Morales, V., Lovengreen, C. & Hess, S. (2004) Patterns of photosynthesis performance in intertidal macroalgae from southern Chile in relation to solar radiation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 270: 103-116.
- Gómez, I., Ulloa, N. & Oróstegui, M. (2005) Morpho-functional patterns of photosynthesis and UV sensitivity in the kelp *Lessonia nigrescens* (Laminariales, Phaeophyta). *Mar. Biol.* 148: 231-240.
- Grzymiski, J., Johnsen, G. & Sakshaug, E. (1997) The significance of intracellular self-shading on the biooptical properties of brown and green macroalgae. *J. Phycol.* 33: 408-414.

- Häder, D. P., Kumar, H. D., Smith, R. C. & Worrest, R. C. (1998) Effects on aquatic ecosystems. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.* 46: 53-68.
- Han, T. & Kain, J. M. (1996) Effects of photon irradiance and photoperiod on young sporophytes of four species of the Laminariales. *Eur. J. Phycol.* 31: 233-240.
- Hanelt, D., Wiencke, C., Karsten, U. & Nultsch, W. (1997) Photoinhibition and recovery after high light stress in different developmental and life-history stages of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta). *J. Phycol.* 33: 387-395.
- Hatcher, B. G., Chapman, A. R. O. & Mann, K. H. (1977) An annual carbon budget for the kelp *Laminaria longicuris*. *Mar. Biol.* 44: 85-96.
- Harrison, P. J., Druelh, L. D., Loyd, K.E. & Thompson (1986) Nitrogen uptake kinetics in three years-classes of *Laminaria groenlandica* (Laminariales, Phaeophyta). *Mar. Biol.* 93: 29-35.
- Henley, W. J., Levavasseur, G., Franklin, L. A., Lindley, S. T, Ramus, J. & Osmond C. B. (1991) Diurnal responses of photosynthesis and fluorescence in *Ulva rotundata* acclimated to sun and shade in outdoor culture. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 75: 19-28.
- Hoffmann, A. & Santelices, B. (1997) Flora Marina de Chile Central. Ediciones Universidad Católica de Chile. 434 pp.

- King, R. J. & Schramm, W. (1976). Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations. *Mar. Biol.* 37: 215-222.
- Kirkman, H. (1984) Standing stock and production of *Eklonia radiata* (C. Ag.) J. Agardh. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 76: 119-130.
- Krause, G. H. (1988) Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiol. Plant.* 74: 566-574.
- Littler, M. M. & Arnold, K. E. (1982) Primary productivity of marine macroalgal functional form groups from south-western North America. *J. Phycol.* 18: 307-311.
- Lobban, C. & Harrison, P. (2000) *Seaweed Ecology and Physiology*. Cambridge University. 366 pp.
- Lovengreen, C., Fuenzalida, H. & Villanueva, L. (2000) Ultraviolet solar radiation at Valdivia, Chile (39,8 °S). *Atm. Environm.* 34: 4051-4061.
- Lüning, K. (1979) Growth strategies of three *Laminaria* species (Phaeophyceae) inhabiting different depth zones in the sublittoral region of Helgoland (North Sea). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1: 195-207.
- Lüning, K. (1980) Critical levels of light and temperature regulating the gametogenesis of three *Laminaria* spp. (Phaeophyceae). *J. Phycol.* 16: 1-15.

- Lüning, K. (1990) *Seaweeds: Their Environment, Biogeography, and Ecophysiology*. John Wiley & Sons, Inc. New York Eds. 527 pp.
- Madronich, S., McKenzie, L., Cadwell, M. & Björn, O. (1995) Changes in ultraviolet radiation the Earth's surfaces. *Ambio*. 24:143-152.
- Maxwell, K. & Johnson, G. N. (2000) Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51: 659-668.
- Mercado, J. M., Jiménez, C. Niell, F. X. & Figueroa, F. L. (1996) Comparison of methods for measuring light absorption by algae and their application to the estimation of package effect. *Sci. Mar.* 60: 39-45.
- Ojeda, F. P. & Santelices, B. (1984) Ecological dominance of *Lessonia nigrescens* (Phaeophyta) in central Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 19: 83-91.
- Osmond, C. B., Ramus, J., Levavasseur, G., Franklin, L. A., & Henley, W. J. (1993) Fluorescence quenching during photosynthesis and photoinhibition in *Ulva rotundata*. *Planta*. 190: 97-106.
- Parke, M. (1948) Studies on British Laminariaceae. I. Growth in *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 27: 651-709.

- Sakanishi, Y., Yokohama, Y., & Aruga, Y. (1990) Seasonal changes in photosynthetic capacity of *Laminaria longissima* Miyabe (Phaeophyta). *Jpn. J. Phycol.* 38: 147-153.
- Santelices, B., Castilla, J. C., Cancino, J. & Schmiede. P. (1980) Comparative ecology of *Lessonia nigrescens* and *Durvillaea antarctica* (Phaeophyta) in Central Chile. *Mar. Biol.* 59: 119-132.
- Santelices, B. & Ojeda, F. P. (1984) Recruitment, growth and survival of *Lessonia nigrescens* (Phaeophyta) at various tidal levels in exposed habitats of central Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 19: 73-82.
- Santelices, B. (1989) Algas Marinas de Chile. Ediciones Universidad Católica de Chile. 296 pp.
- Schreiber, U., Schliwa, U. & Bilger, W. (1986) Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynth. Res.* 10: 51-62.
- Schreiber, U., Bilger, W. & Neubauer, C. (1994) Chlorophyll fluorescence as a non-intrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. *Ecol. Stud.* 100: 49-70.
- SERNAPESCA (2003) Anuario Estadístico de Pesca. Servicio Nacional de Pesca, Chile.

- Sjøtun, K. (1993) Seasonal lamina growth in two age groups of *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. In western Norway. *Bot. Mar.* 36: 433-441.
- Sokal, R. & Rohlf, R. (1995) Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. 3^d Ed. Freeman and Company. U.S.A. 887 pp.
- Véliz, K., Edding, M., Tala, F. & Gómez, I (2005) Influence of the ultraviolet radiation on different developmental stages of the microscopic phases of south Pacific Laminariales, *Lessonia nigrescens* and *Lessonia trabeculata* (Phaeophyceae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* (submitted).
- Wallentinus, I. (1978) Productivity studies on Baltic macroalgae. *Bot. Mar.* 21: 365-380.
- Werner, C., Ryel, R. J., Correia, O & Beyschlag, W. (2001) Effects of photoinhibition on whole-plant carbon gain assessed with a photosynthesis model. *Plant, Cell and Environm.* 24: 27:40.
- Westermeier, R., Müller, D. G., Gómez, I., Rivera, P. J. and Wenzel, H. (1994) Population biology of *Durvillaea antarctica* and *Lessonia nigrescens* (Phaeophyta) on the rocky shores of southern Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 110: 187-194.

Westermeier, R. & Gómez, I. (1996) Biomass, energy contents and mayor organic compounds in the brown alga *Lessonia nigrescens* (Laminariales, Phaeophyceae) from Mehuín, South Chile. *Bot .Mar.* 39: 553-559.

7. APÉNDICE

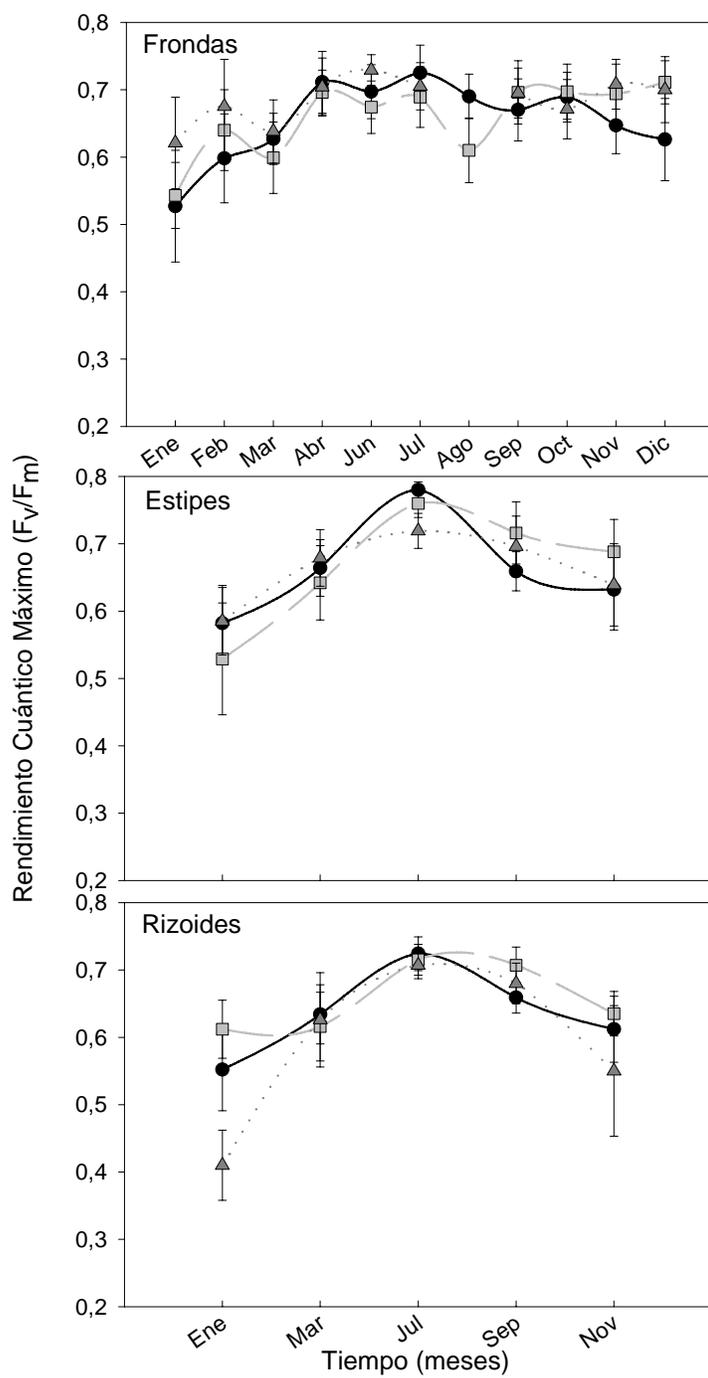


Figura 15. Variación mensual de F_v/F_m para las diferentes partes del talo de *L. nigrescens*. Los valores corresponden a promedios \pm D.S., $n = 10$. ● algas chicas; ■ algas medianas; ▲ algas grandes.

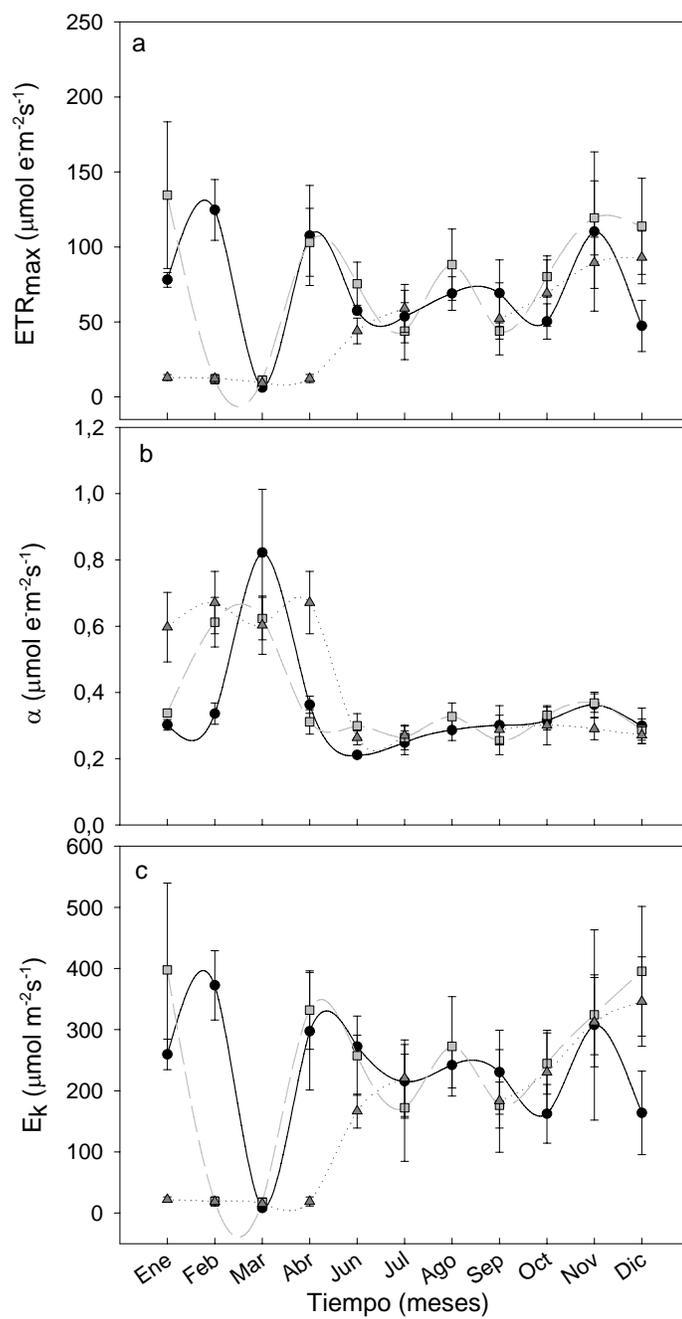


Figura 16. Variación mensual de parámetros fotosintéticos determinados a partir de ETR vs. Irradiancia, en frondas de *L. nigrescens*. Las unidades son: a) ETR_{max} (μmol e⁻ m⁻² s⁻¹), b) α (μmol e⁻ m⁻² s⁻¹) (μmol m⁻² s⁻¹)⁻¹ y c) E_k (μmol m⁻² s⁻¹). Los datos corresponden a promedios ± D.S., n = 9, entre enero y diciembre de 2004. ● algas chicas; ■ algas medianas; ▲ algas grandes.

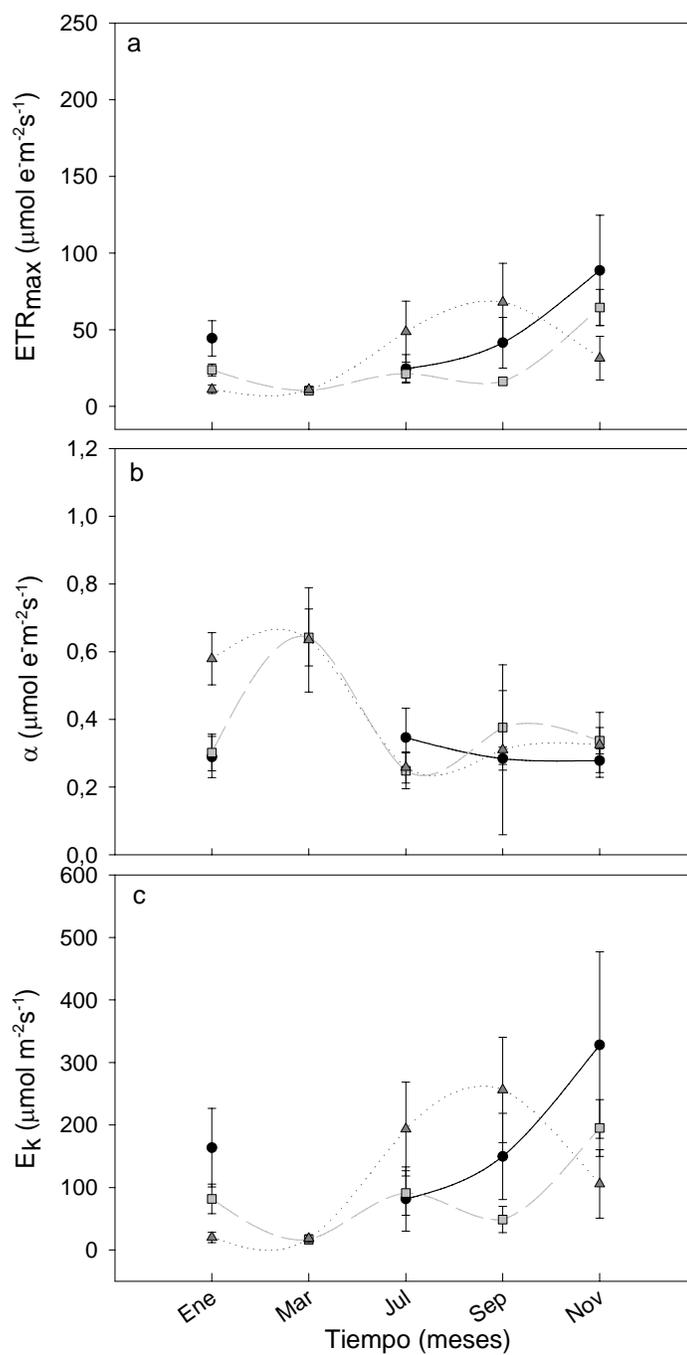


Figura 17. Variación mensual de parámetros fotosintéticos determinados a partir de ETR vs. Irradiancia, en estipes de *L. nigrescens*. Las unidades son: a) ETR_{max} (μmol e⁻ m⁻² s⁻¹), b) α (μmol e⁻ m⁻² s⁻¹) (μmol m⁻² s⁻¹)⁻¹ y c) E_k (μmol m⁻² s⁻¹). Los datos corresponden a promedios ± D.S., n = 9, entre enero y diciembre de 2004. ● algas chicas; ■ algas medianas; ▲ algas grandes.

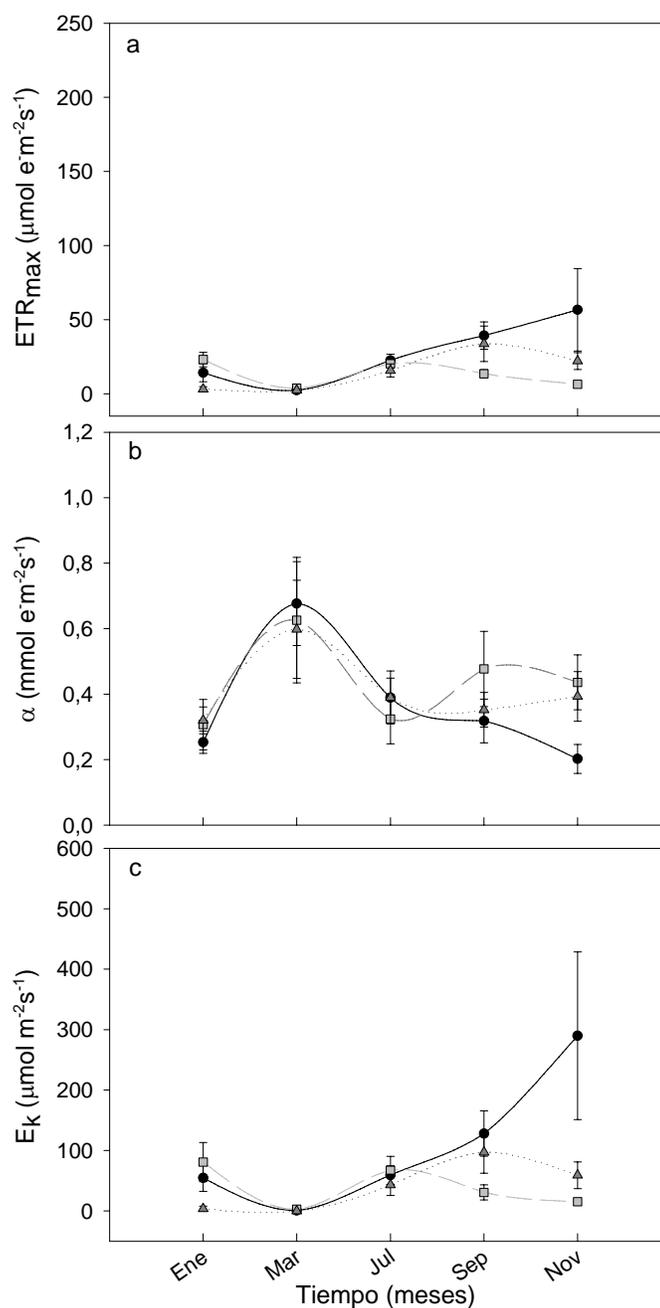


Figura 18. Variación mensual de parámetros fotosintéticos determinados a partir de ETR vs. Irradiancia, en rizoides de *L. nigrescens*. Las unidades son: a) ETR_{max} (μmol e⁻ m⁻² s⁻¹), b) α (μmol e⁻ m⁻² s⁻¹) (μmol m⁻² s⁻¹)⁻¹ y c) E_k (μmol m⁻² s⁻¹). Los datos corresponden a promedios ± D.S., n = 9, entre enero y diciembre de 2004. ● algas chicas; ■ algas medianas; ▲ algas grandes.