



**UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN**  
**Dirección de Postgrado**  
**Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas**  
**Programa de Magíster en Ciencias con mención en Oceanografía**

**Principales forzantes ambientales de la estructura comunitaria del microfitoplancton  
de primavera en el océano costero de la Patagonia chilena**

Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias con mención en  
Oceanografía

Julio Esteban Poblete Ulloa  
Profesor Guía: Marcelo Gutiérrez

Concepción – Chile  
Octubre 2023

## Agradecimientos

Quiero agradecer a todas y cada una de las personas que me han acompañado a lo largo de este proceso académico y emocional, y a cada persona que ha contribuido a poder dar un fin a este trabajo.

Quiero agradecer a mis padres, Javier Poblete y Teresa Ulloa, por el eterno e incondicional apoyo moral y emocional entregado durante mi vida, por esas llamadas, visitas y cuidados que me han permitido mantenerme sereno y con los pies en la tierra durante todo este proceso. Eternas gracias

Agradecer de todo corazón a mis amigos y amigas, quienes, en cercanías o distancias, siempre han manifestado su preocupación, apoyo y ayuda a mi persona. A mis amigos Felipe Mora, Eric Orellana y Rodrigo Maripil por estar siempre y durante tantos años brindándome ganas de seguir adelante, por esas risas y abrazos que me han acompañado desde antes y a lo largo de este periodo. A Daniel Luengo, Pedro Cabrera, Pablo Cerda, Alfonso Colil y Felipe Gamonal por el apoyo, ánimos y risas brindadas cuando las risas eran escasas. A mis amigas Ghyslaine Rivera, Camila Muñoz, Laura Gutiérrez, que han confiado en mí y siempre demostrada preocupación por mi persona. En fin, todos ustedes han sido parte de este proceso y más para mí, son muy importantes en mi vida y los quiero de corazón.

A mi amigo Yerko Zec, por toda la ayuda y paciencia entregada cuando de códigos se trataba, a Perla Quijada, por su cariño y ayuda en mi vida durante este proceso y a Francisca Olivares por su amistad y comprensión.

Agradecer a Fabiola Gaete, por sus respuestas, paciencia y gestión de todas y cada una de las dudas que han surgido durante mi estadía en este programa.

Agradecer al equipo docente que conforma mi comisión evaluadora, a mi profesor guía Dr. Marcelo Gutiérrez por su confianza y oportunidades que me permitieron trabajar en esta investigación y todo lo que conllevo, por la paciencia, apoyo, críticas, revisiones y preocupación otorgada, a la Dra. Carina Lange y al Dr. Diego Narváez, por sus comentarios, sugerencias y apoyo en este trabajo.

Finalmente, agradezco el no haberme rendido, a pesar de los males transcurridos durante este periodo de tiempo, las pérdidas y tristezas no fueron suficientes para impedir que lograra mi cometido, y creo con convicción que, pese a la dificultad, ha valido la pena lo sufrido y aprendido.

## Índice de contenidos

Resumen.....	1
Abstract .....	3
1. Introducción .....	5
1.1. Fitoplancton en el ecosistema de fiordos de la Patagonia chilena .....	5
1.2. Diversidad y distribución del fitoplancton .....	9
1.3. El Margen Continental de la Patagonia Chilena.....	11
2. Hipótesis de trabajo.....	14
3. Objetivos .....	15
3.1 General.....	15
3.2 Específicos: .....	15
4. Metodología.....	16
4.1. Área de estudio y muestreo.....	16
4.3. Procesamiento de imágenes de IFCB y análisis de datos.....	19
5. Resultados.....	21
6. Discusión.....	55
6.1 Principales factores que modulan la variabilidad oceanográfica.....	58
6.2 Diversidad y abundancia del microfitoplancton.....	64
6.3 Agrupaciones de microfitoplancton en la plataforma continental y su contribución a la biomasa autotrófica .....	69
7. Conclusiones .....	75
8. Bibliografía .....	77

## Índice de figuras

Fig. 1: Área de estudio con delimitaciones de las zonas denominadas como Patagonia Norte y Central .....	7
Fig. 2: Concentración de clorofila-a superficial obtenida de datos del satélite AQUA-MODIS para la zona de estudio .....	12
Fig. 3: Interface de usuario para asignación de taxonomía y generación de archivo de clasificación (A). Al lado izquierdo se observan una lista de géneros que son asignados a las imágenes observadas a la derecha. B) Herramienta de trabajo: Imaging FlowCytobot. ....	17
Fig. 4: Intensidad y dirección de vientos obtenidos de imágenes satelitales obtenidos a partir del satélite NAVGEM .....	18
Fig. 5: Abundancia relativa de taxones de fitoplancton (A), temperatura, salinidad y la relación Si:N en las aguas superficiales de la plataforma continental de la Patagonia a lo largo del gradiente latitudinal (B). Regresión lineal entre la latitud y la abundancia relativa de <i>Thalassiosira</i> (C), y la relación diatomeas: dinoflagelados (D).. ....	566
Fig. 6: Área de estudio que incluye la ubicación de las estaciones oceanográficas (A), y secciones verticales hasta 1000 y 200 metros de temperatura (B, C) y salinidad (D, E). Secciones verticales de fluorescencia con isóneas de clorofila-a (F) en los primeros 50 metros, y de nitrato (G), fosfato (H) y ácido silícico (I) hasta 200 metros. ....	599
Fig. 7: Mapas superficiales de temperatura (A, °C) y salinidad (B), y diagrama T-S de las aguas superficiales del área de estudio (C).....	60
Fig. 8: : Mapas superficiales de la abundancia total de fitoplancton (A, en log células L <sup>-1</sup> ) a partir de datos continuos en curso, y de las concentraciones de clorofila-a (B, mg m <sup>-3</sup> ) y nutrientes inorgánicos disueltos (C-F, μM).....	622
Fig. 9: Mapas superficiales de la abundancia (log células L <sup>-1</sup> ) de los principales taxones de fitoplancton identificados (A-G) y del índice de diversidad de Shannon (H). ....	633
Fig. 10: Fotografías de los taxones de fitoplancton más representativos registrados por el Imaging FlowCytobot durante el crucero Taitao en aguas del margen continental de la Patagonia. (A) <i>Ditylum brightwellii</i> , (B) dinoflagelado no identificado, (C) <i>Asterionellopsis glacialis</i> , (D) <i>Dictyocha speculum</i> , (E) <i>Thalassiosira</i> cf. <i>poroseriata</i> , (F) <i>Cerataulina pelagica</i> , (G) Euglenophyta, (H) <i>Chaetoceros</i> sp., (I) <i>Tripos</i> sp., (J) <i>Stephanopyxis turris</i> , (K) <i>Lauderia annulata</i> , (L) ciliado no identificado, (M) <i>Leptocylindrus</i> sp., (N) <i>Pseudo-nitzschia</i> sp. La barra indica 10 μm.....	655
Fig. 11: Diagrama de Boxplot de la abundancia de géneros de fitoplancton identificados en el área de estudio mediante el método tradicional de Utermöhl.....	67
Fig. 12: Análisis de ordenación basado en el Análisis de Componentes Principales de las abundancias relativas de los taxones de fitoplancton identificados en registros	

continuos (**A, C**) y en las estaciones oceanográficas (**B**). Mapas superficiales que muestran la distribución espacial de los tres primeros componentes principales (**D, E, F**). Los colores en A y B representan muestras de la región norte y sur del área de estudio (> y < de 45°S), y en C la escala del gradiente de temperatura. Las flechas representan variables ambientales (**A y B**) y taxones representativos (**C**) correlacionados significativamente ( $p < 0.05$ ) con los ejes de ordenación..... 70

Fig. 13: Promedio de la relación Si:C de las diatomeas predominantes para las macrozonas norte y sur..... 73

## Índice de Tablas

Tabla 1: Coeficientes de correlación de Pearson entre los principales taxones de fitoplancton y los parámetros ambientales ..... 61

Tabla 2. Estimaciones de la biomasa de carbono del fitoplancton en este estudio y en diferentes áreas del ecosistema de fiordos patagónicos y del ecosistema de surgencia costera en la zona central de Chile..... 744

## Resumen

Aunque representan una fracción menor del océano global, los márgenes continentales son considerados ambientes que contribuyen significativamente a la productividad primaria marina. El microfitoplancton cumple un rol fundamental en la síntesis de materia orgánica y la fijación del CO<sub>2</sub> atmosférico en estos ambientes, contribuyendo así al funcionamiento de la bomba biológica de carbono en el océano. La Patagonia chilena, se extiende desde los 41.5 hasta los 56°S, a los cuales llegan aportes de agua dulce provenientes de ríos, glaciares y precipitaciones, con fuertes gradientes latitudinales y longitudinales en las condiciones oceanográficas. El ecosistema de fiordos de la Patagonia se caracteriza por presentar una dinámica estacional en la productividad primaria, con florecimientos hacia finales de invierno y primavera que impactan el flujo de carbono y contribuyen a que esta región se comporte como un sumidero de CO<sub>2</sub> atmosférico. Estos ambientes son temporalmente dinámicos y espacialmente heterogéneos y se encuentran fuertemente influenciados por el ambiente terrestre, la actividad antropogénica y, en las últimas décadas, por el creciente efecto del cambio climático global. El conocimiento actual sobre la estructura de las comunidades de fitoplancton en este ecosistema se basa en observaciones fragmentadas en diferentes áreas y principalmente al interior de fiordos y canales, con escasas observaciones en el margen continental. A pesar de esto, se ha planteado que este extenso ecosistema alberga agrupaciones de fitoplancton que caracterizan diferentes zonas geográficas. En este trabajo se analizó, por primera vez, la distribución espacial de la abundancia y diversidad del microfitoplancton en las aguas del sector norte y central de la plataforma continental de la Patagonia chilena durante la expedición Taitao en noviembre de 2018. Se realizó un muestreo de alta resolución utilizando un Imaging FlowCytobot conectado a la toma de agua continua y al termosalinógrafo del barco, además se complementó con datos biogeoquímicos obtenidos en estaciones oceanográficas ubicadas a lo largo de la zona de estudio. Los resultados evidenciaron dos macrozonas con comunidades específicas de microfitoplancton delimitadas latitudinalmente alrededor de los 45°S e influenciadas por las condiciones hidrográficas de temperatura, salinidad y la abundancia relativa de nutrientes inorgánicos. Se observó una zona de transición en las condiciones hidrográficas hacia el sur de la Boca del Guafo (~43.5°S), la cual registró abundancias relativamente

bajas de células fitoplanctónicas, una alta diversidad y cantidad de dinoflagelados y ciliados comparado con las encontradas en el extremo norte y sur de la zona de estudio. En latitudes superiores a 45°S se evidenció la influencia de aguas de deshielo con bajo contenido relativo de ácido silícico provenientes de los campos de hielo patagónicos, que impactarían potencialmente la silicificación de diatomeas y, consecuentemente, la exportación de carbono en el margen continental de la zona de estudio. Se discuten posibles diferencias en los registros obtenidos por el Imaging FlowCytobot (IFCB) con aquellos determinados con métodos de microscopía tradicional, subrayando la necesidad de considerar estas diferencias para mejorar el registro de datos en futuros estudios. En conclusión, los resultados obtenidos representan los primeros registros de alta resolución de fitoplancton en la plataforma continental frente a la Patagonia chilena y contribuyen a la identificación de patrones espaciales en la variabilidad de productores primarios y a comprender mejor la conexión entre los procesos oceanográficos que dominan el intercambio de aguas entre fiordos y el océano. Finalmente, estos hallazgos permiten proyectar el efecto de probables escenarios resultantes de la acción del cambio climático sobre las comunidades fitoplanctónicas en el ecosistema de la Patagonia.

## Abstract

Although representing a small fraction of the global ocean, continental shelves contribute significantly to marine primary productivity. In these environments, the microphytoplankton plays a key role in the synthesis of organic matter and the fixation of atmospheric CO<sub>2</sub>, thus contributing to the functioning of the biological carbon pump. The Chilean Patagonia (41.5 – 56°S) comprises numerous fjords and channels with significant freshwater inputs from rivers, glaciers, and precipitation, producing strong latitudinal and longitudinal gradients in oceanographic conditions. The fjord ecosystem of Patagonia exhibits a seasonal dynamic in primary productivity, with blooms at the end of winter and spring that influence the carbon fluxes and thus contribute to the sink of atmospheric CO<sub>2</sub>. This environment is temporally dynamic and is strongly influenced by the terrestrial environment, anthropogenic activity, and global climate change. Current knowledge about the structure of phytoplankton communities in this region is based on fragmented observations in different areas, mainly from fjords and inshore channels, with very limited observations in waters on the continental shelf. To address this gap in knowledge, we analyzed the spatial distribution of microphytoplankton abundance and diversity in waters of the continental shelf off the northern and central regions of Chilean Patagonian. A high-resolution, underway sampling of phytoplankton and hydrographic conditions was carried out during the Taitao expedition in November 2018, using an Imaging FlowCytobot and a thermosalinograph. In addition, biogeochemical data was analyzed at oceanographic stations distributed throughout the study area. The results evidenced two macrozones with specific microphytoplankton assemblages, delimited latitudinally around 45°S and influenced by surface temperature, salinity, and the relative abundance of inorganic nutrients. A transitional zone in hydrographic conditions was observed from the Boca del Guafo (~43.5°S) up to ca. 45°S, which displayed relatively low cell abundances, high diversity, and a predominant presence of dinoflagellates and ciliates. South of 45°S, the influence of meltwater from the Patagonian icefields was evidenced by fresh and cold surface waters and relatively low silicic acid content, which could potentially affect the silicification of diatoms and, consequently, carbon export on the continental margin of the study area. This study discusses potential discrepancies between records obtained using the Imaging FlowCytobot (IFCB) and those determined with



traditional microscopy methods, emphasizing the importance of recognizing these differences for improving data records and analysis in future research. In conclusion, this study represents the first high-resolution survey of phytoplankton in waters of the continental shelf off Chilean Patagonia, contributing with spatial patterns of primary producers, and improving our understanding of the oceanographic processes governing water exchange between fjords and the ocean. The results provide valuable information to project the impact of potential climate change scenarios on phytoplankton communities in the Patagonia ecosystem.

## **1. Introducción**

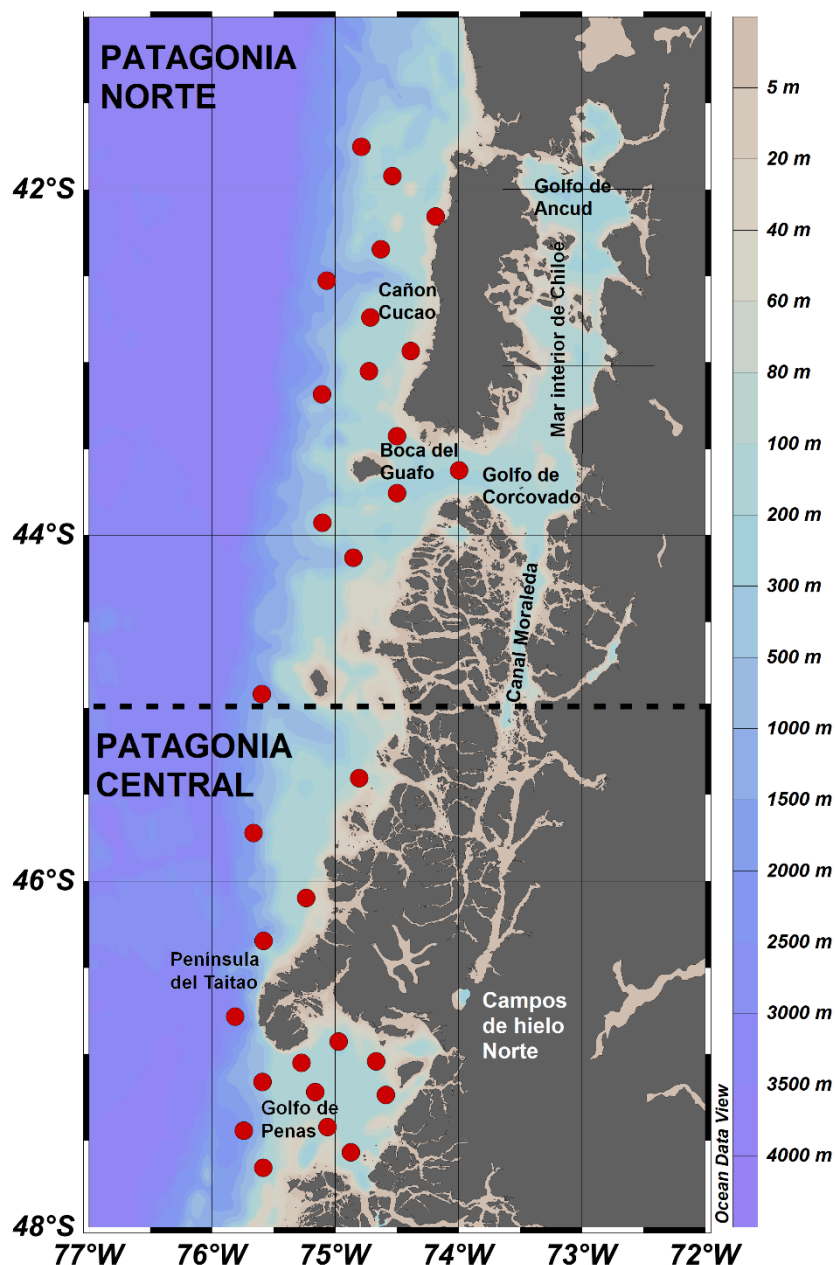
### **1.1. Fitoplancton en el ecosistema de fiordos de la Patagonia chilena**

El fitoplancton marino contribuye con la mitad de la producción primaria total del planeta y es considerado responsable de generar hasta un 50% del oxígeno atmosférico y de fijar casi una tercera parte del CO<sub>2</sub> emitido a la atmósfera (Basu et al., 2018). Por lo anterior se considera un componente biológico fundamental de los ciclos biogeoquímicos y de los balances de carbono en los océanos (Litchman., 2015; Falkowski et al., 1994). Cambios en la estructura de las comunidades fitoplanctónicas, producto de variaciones en las condiciones ambientales como temperatura, salinidad y nutrientes, pueden tener consecuencias en los niveles de producción primaria, la disponibilidad de materia orgánica, los balances de carbono dentro del océano y el intercambio de CO<sub>2</sub> con la atmósfera. Aunque ocupan un área menor del océano, los ecosistemas costeros contribuyen con una fracción significativa de la producción primaria marina y son los que están mayormente sometidos al estrés ambiental asociado al cambio climático y a la acción antropogénica (Sterr et al., 2000; Doney et al., 2010). En este contexto, la identificación de los patrones de distribución y variabilidad de ensamblajes fitoplanctónicos y su relación con las condiciones ambientales, es fundamental para proyectar cambios en el balance trófico (i. e., autotrofia vs. heterotrofia) y flujos de carbono del océano costero en el actual escenario de condiciones oceanográficas cambiantes.

La Patagonia chilena, una extensa región de fiordos y canales que abarca desde los 41.5 hasta los 56°S, alberga una amplia variedad de ambientes con influencia de aguas continentales y oceánicas, dando origen a una variedad de ecosistemas con condiciones oceanográficas singulares (Pantoja et al., 2011; Iriarte et al., 2014). Además, se destaca por ser una de las regiones de fiordos con mayor influencia glaciar (Iriarte et al., 2014) y por actuar como sumidero de CO<sub>2</sub> atmosférico y de carbono orgánico sedimentario (Torres et al., 2011; Sepúlveda et al., 2011; Smith et al., 2015). Se ha evidenciado que, cambios en temperatura, salinidad, turbidez, radiación y carga de nutrientes definen zonas caracterizadas por diferentes niveles de productividad biológica asociados a cambios en la composición fitoplanctónica (e.g., Aracena et al., 2011). Estas diferencias en condiciones son producto del gradiente latitudinal y longitudinal relacionado a la influencia e interacción de agua

dulce, deshielo, precipitaciones e intrusiones de aguas oceánicas (Aiken et al., 2011; Calvete & Sobarzo, 2011; Palma & Silva, 2004; Silva & Guzmán, 2006), así como también a variaciones interanuales de las condiciones oceanográficas y atmosféricas (Narváez et al., 2019). Las descargas de agua dulce aumentan la carga de material suspendido en las aguas superficiales de los fiordos afectando los niveles de productividad primaria al reducir la penetración de la luz en la columna de agua (González et al., 2011; 2013). Además, esta región es considerada altamente vulnerable a los efectos del cambio climático (Aguayo et al., 2019) y enfrenta los efectos de la actividad antropogénica, principalmente asociada a la industria acuícola (Iriarte et al., 2013; Quiñones et al. 2019) que puede alterar las condiciones químicas y el comportamiento trófico en las aguas de esta región (Buschman et al., 2006, Iriarte., 2018; Montero et al., 2022). La combinación de estos factores produce escenarios fisicoquímicos que pueden alterar la productividad biológica y la distribución de los productores primarios en la región, que a escala estacional son predominadas principalmente por el microfitoplancton (Montero et al., 2019).

A lo largo del tiempo se han identificado patrones generales relacionados a la variabilidad hidrográfica, oceanográfica y biológica en la Patagonia. No obstante, esta información ha sido principalmente obtenida en aguas interiores de los fiordos y canales, mientras que, en las aguas con mayor influencia oceánica y de la plataforma continental frente a la Patagonia chilena permanecen escasamente estudiadas, impidiendo una comprensión completa de los procesos biogeoquímicos y su relación con la productividad biológica y flujos de carbono relacionados. Con el propósito de asociar las diferencias hidrográficas y relación de nutrientes entre Patagonia Norte y Central con el cambio en la estructura de las comunidades fitoplanctónicas de estas dos zonas, este estudio se enfocó en el análisis y distribución espacial de la diversidad del microfitoplancton mediante un muestreo de alta frecuencia y resolución espacial de las aguas del sector norte y central de la plataforma continental de la Patagonia chilena (Fig. 1).



**Fig. 1:** Área de estudio con delimitaciones de las zonas denominadas Patagonia Norte y Central. Los puntos rojos, indican las estaciones oceanográficas trabajadas durante es estudio.

En la Patagonia norte, el sector del mar interior de Chiloé, que abarca desde el Fiordo de Reloncaví hasta la Boca del Guafo (41°S – 44°S) y la entrada del Canal Moraleda, destaca por sus altas concentraciones de nutrientes y productividad primaria (González et al., 2013). En contraste, en Patagonia central, las áreas del Canal Moraleda y Golfo de Penas (44°S - 47,5°S) son afectadas por la influencia fluvial y de deshielo. La mayor influencia de agua dulce (en términos de salinidad) a lo largo de

la Patagonia, se encuentra frente a Patagonia central, alrededor de los 46,5°S en el margen continental, coincidiendo esta ubicación con la zona de influencias de la península de Taitao, en donde se ha visto que existe una significativa extensión de estas bajas salinidades en aguas exteriores (Saldías et al., 2019). En esta misma zona, la influencia de agua dulce también se refleja en disminuciones en las condiciones de temperatura y salinidad superficial desde latitudes entre los 45–46°S aproximadamente (Flores et al., 2019). Adicionalmente, es importante señalar que en este sector la Corriente del Pacífico Sur se bifurca hacia el ecuador en la Corriente Perú-Chile (o corriente de Humboldt) y hacia los polos en la Corriente de Cabo de Hornos (Strub et al., 2019). La región de fiordos de la Patagonia está, además, sujeta a la influencia de variaciones interanuales en las condiciones oceanográficas y atmosféricas (Narváez et al., 2019) y a una intensa actividad acuícola (Iriarte et al., 2013) que pueden resultar en escenarios variables respecto a los forzantes físico-químicos como temperatura, salinidad y nutrientes, que determinan el crecimiento y la estructura de comunidades fitoplanctónicas y los regímenes de productividad biológica en la zona.

## 1.2. Diversidad y distribución del fitoplancton en la Patagonia chilena

El conocimiento actual sobre la estructura de las comunidades de fitoplancton en el ecosistema de fiordos de la Patagonia se basa en observaciones espacial y temporalmente limitadas (Iriarte et al., 2001; Pizarro et al., 2005; Alves-de-Souza et al., 2008; González et al., 2010, 2011, 2013; Montero et al., 2017a, 2017b; Pérez-Santos et al., 2021), con una mayor cobertura en aguas interiores dada la dificultad que requiere la observación en aguas de la plataforma continental adyacente con las plataformas de muestreo que actualmente operan en Chile. En fiordos, la composición fitoplanctónica consiste principalmente de distintos grupos de diatomeas y dinoflagelados (Iriarte et al., 2005). Algunas de las especies que han sido registradas con mayores abundancias y detectadas con mayor frecuencia entre el mar interior de Chiloé y Canal Moraleda, corresponden a especies de los géneros: *Skeletonema*, *Chaetoceros*, *Thalassiosira*, *Pseudo-nitzschia*, *Rhizosolenia* y *Guinardia* en el caso de las diatomeas, y *Tripos* y *Protoperdinium* de dinoflagelados (González et al., 2010; 2011; Montecino et al., 2002; Pizarro et al., 2011; Seguel et al., 2010; Valenzuela & Avaria, 2009). En estos ambientes, las comunidades fitoplanctónicas se ven comúnmente reguladas y favorecidas por factores como la radiación solar y un suministro constante de macronutrientes como ácido silícico, ortofosfato y nitrato (Iriarte et al., 2001; 2007). Los cambios en estas y otras variables también pueden controlar la estructura comunitaria del fitoplancton; por ejemplo, se ha observado que ligeros aumentos en la temperatura y una baja salinidad, junto a un aumento del nitrato, pueden generar disminución en la abundancia de algunos géneros representativos como *Pseudo-nitzschia*, así como aumentos en la abundancia de otros como *Skeletonema* (Avaria et al., 2003). Ligeros aumentos en la abundancia de distintas especies del género *Chaetoceros* han sido también asociados a disminuciones de temperatura y salinidad en el ambiente (Avaria et al., 2003) o al aumento en los niveles de nitrato en aguas superficiales (Alves-de-Souza et al., 2008). Otros estudios que comparan la información de distintos sectores en esta región han permitido identificar algunas macrozonas caracterizadas por diferentes niveles de productividad biológica, composición y tamaño del fitoplancton, que aparecen delimitados por cambios latitudinales en los niveles de temperatura, salinidad, turbidez, radiación y macronutrientes (e.g. Aracena et al., 2011, Jacob et al., 2014; Cuevas et al., 2019). Los cambios en estas condiciones a lo largo de fiordos y canales

patagónicos están fuertemente influenciados por el agua dulce producto de la descarga de ríos o deshielo de los glaciares de los campos de hielo patagónicos (Pantoja et al., 2011; Iriarte et al., 2014).

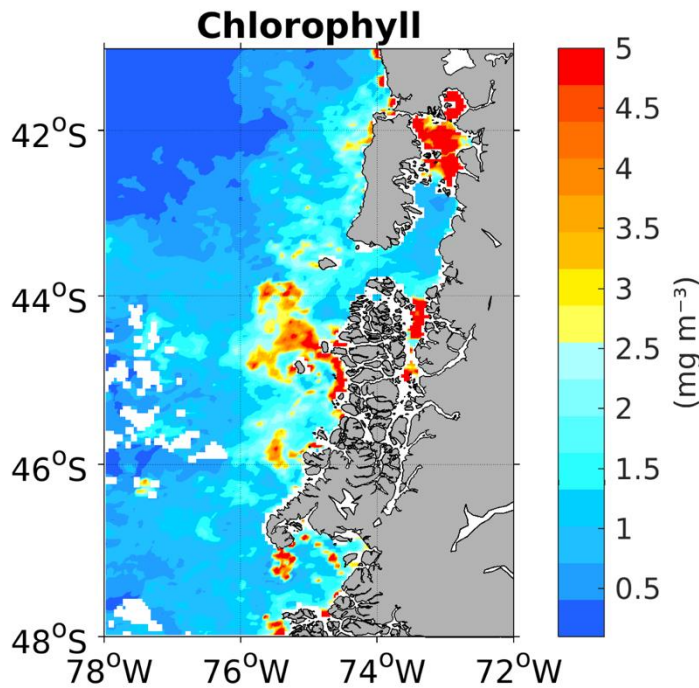
Latitudinalmente, se han encontrado diferencias en las comunidades de fitoplancton desde el norte hasta las regiones del sur de la Patagonia, predominando grupos de fitoplancton de mayor tamaño en áreas como el Mar Interior de Chiloé en la zona más al norte de la Patagonia, y por otro lado el fitoplancton de pequeño tamaño en las aguas de fiordos directamente influenciados por el derretimiento del hielo en Patagonia central (González et al., 2013; Jacob et al., 2014; Cuevas et al., 2019). Los aportes de agua dulce en la región también pueden influenciar la abundancia relativa de nutrientes inorgánicos, como se ha evidenciado para el ácido silícico que disminuiría sus concentraciones desde el norte al sur (Torres et al., 2014), pudiendo influir en la composición de fitoplancton por limitación de nutrientes (Joint et al., 2002). Por ejemplo, las diatomeas consideradas una fracción significativa de biomasa autotrófica en fiordos, pueden verse favorecidas por altas proporciones de Si/P y Si/N, mientras que, por otro lado, los dinoflagelados pueden incrementar su abundancia a bajas proporciones de N/P y bajos niveles de Si (Iriarte et al., 2013; Sommer, 1994). Contrariamente, entradas significativas de ácido silícico producto de la descarga de agua dulce al norte de la Patagonia pueden resultar en limitaciones estacionales de otros macronutrientes que influyen el crecimiento del fitoplancton, como ocurre con el nitrato y el ortofosfato (González et al., 2010; Iriarte et al., 2007). Las aguas de ríos y deshielo influyen en la hidrografía y circulación de los fiordos (Moffat., 2014) produciendo fuertes gradientes verticales de densidad que aíslan las aguas superficiales de las capas subyacentes (Torres et al., 2011). Esta fuerte estratificación impide la fertilización superficial con macronutrientes inorgánicos como el nitrato y el ortofosfato rico en las aguas subantárticas que ingresan al sistema de fiordos y canales. Estos eventos de mezcla vertical asociados a la interacción del agua dulce y de deshielo con las aguas oceánicas pueden modular los patrones de distribución del fitoplancton en las aguas de los fiordos de la Patagonia (Montero et al., 2017b; Pérez-Santos et al., 2021). Por lo tanto, la ocurrencia e intensidad de los procesos de mezcla son también, un importante factor a considerar en la dinámica del fitoplancton y pueden incluso ser un factor favorable para el desarrollo de floraciones algales (Montero et al., 2017, León-Muñoz et al., 2018). Estos factores fisicoquímicos

influenciando la distribución de fitoplancton son aplicables a aguas de fiordos y canales, pero su ocurrencia en aguas de la plataforma continental permanece prácticamente inexplorada.

### **1.3. El Margen Continental de la Patagonia Chilena.**

La plataforma continental del ecosistema de fiordos de la Patagonia está bajo la influencia de forzantes locales y remotas que controlan la dinámica oceánica en el Pacífico Sur Oriental (Strub et al., 2019). En el norte de la Patagonia, la Boca del Guafo es responsable del intercambio de agua entre el océano abierto y el Golfo de Corcovado, el Mar Interior de Chiloé y el Canal Moraleda. De hecho, el área del Golfo de Corcovado ha sido reconocida como una zona importante para la alimentación de ballenas, sustentada por altas concentraciones de clorofila-a (Fig. 2) y una alta abundancia de zooplancton (Buchan y Quiñones, 2016). En la Patagonia central, se espera un intercambio importante en la zona del Golfo de Penas, que sostiene flujos significativos de aguas dulces y oceánicas en un área fuertemente influenciada por los campos de hielo patagónicos del norte y del sur. Esto ha sido evidenciado en estudios que han observado una notable disminución en la temperatura y salinidad del agua superficial en la Península de Taitao y zonas cercanas al Golfo de Penas (Saldías et al., 2019; Galán et al., 2021). Estas variaciones en las condiciones del agua han coincidido con estudios de retención significativa de etapas larvarias de importantes recursos pesqueros, lo que sugiere una importante actividad biológica (Flores et al., 2019, 2020), la que puede representarse también, por los niveles de clorofila-a presentes (Fig. 2).





**Fig. 2: Concentración de clorofila-a superficial obtenida de datos del satélite AQUA-MODIS para la zona de estudio. Los datos representan el promedio de los primeros 15 días de noviembre del año 2018 que coinciden con el periodo de estudio. (<https://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap/erdMH1chlamday.html>)**

En un contexto oceanográfico más amplio, la región cercana a la Península de Taitao también está bajo la influencia de la bifurcación de la Corriente del Pacífico Sur en el Sistema de la Corriente de Humboldt hacia el norte y la Corriente del Cabo de Hornos hacia el sur (Strub et al., 2019), lo que sugiere que esta región representa una importante zona de transición para las condiciones hidrobiológicas en la plataforma continental frente a la Patagonia.

Considerando la escasa información biogeoquímica en la plataforma continental frente a la Patagonia chilena, este estudio se centra en identificar cómo las condiciones hidrográficas de las regiones norte y central de la Patagonia influyen en la abundancia y estructura del fitoplancton. Dada la evidencia del impacto de los extensos canales en los ecosistemas de fiordos patagónicos, y su relación con procesos oceanográficos y biogeoquímicos, el objetivo es analizar cómo la transición oceanográfica en el margen continental patagónico afecta a las comunidades de microfitoplancton. En este contexto, se investigó el impacto de las principales variables medioambientales en la diversidad del microfitoplancton, con especial

atención en cómo los cambios fisicoquímicos derivados de las descargas de agua dulce influyen en la presencia de grupos específicos de fitoplancton. Los hallazgos de este estudio aportarán de manera significativa a la identificación de patrones espaciales en la variabilidad de los productores primarios en los fiordos patagónicos. Además, estos resultados enriquecerán nuestra comprensión sobre la interacción entre los procesos oceanográficos que regulan el intercambio de aguas en la interfaz costa-océano del margen continental de la Patagonia chilena.

## **2. Hipótesis de trabajo**

De acuerdo a los antecedentes mencionados, se plantea la siguiente hipótesis de trabajo:

- Las diferencias en las condiciones de temperatura, y aporte de agua dulce entre Patagonia Norte y Central determinan los patrones de abundancia y estructura comunitaria del fitoplancton de primavera en ambas zonas

### **3. Objetivos**

#### **3.1 General**

- Asociar las diferencias hidrográficas de temperatura, salinidad y relación de nutrientes entre Patagonia Norte y Central con el cambio en la estructura de las comunidades fitoplanctónicas de estas dos zonas

#### **3.2 Específicos:**

- Caracterizar la composición taxonómica de las comunidades fitoplanctónicas y su relación con las condiciones hidrográficas a lo largo del margen continental de la Patagonia entre los 42°S y 48°S
- Analizar la variabilidad latitudinal de temperatura, salinidad y nutrientes en el margen continental de la Patagonia Norte y central
- Relacionar los cambios de diversidad y riqueza de especies de fitoplancton a lo largo del margen continental de la Patagonia entre los 42°S y 48°S con la influencia de aguas continentales
- Contrastar diferencias en la estructura de comunidades fitoplanctónicas entre Patagonia Norte y Central

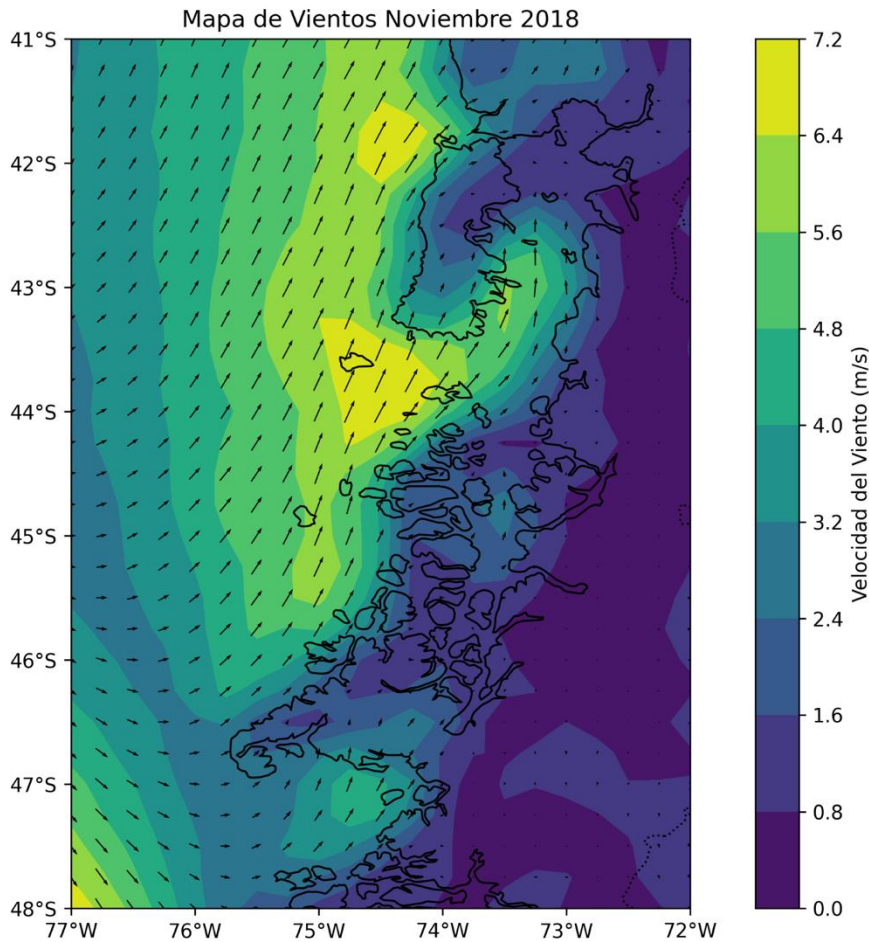
## 4. Metodología

### 4.1. Área de estudio y muestreo

La zona de estudio se ubicó entre los 41,5 y 48°S (Fig.1) y abarcó la plataforma continental de la Patagonia chilena. Esta zona se caracteriza por la presencia de Aguas Subantárticas (SAAW = Subantartic Water, por sus siglas en inglés), Aguas Intermedias Antárticas (AAIW = Antartic intermediate water), Aguas Subantárticas Modificadas (MSAAW=Modified Subantartic Water) y aguas superficiales salobres en aguas interiores (Sievers et al., 2008; Silva et al., 2009). Además, en Patagonia norte se ha evidenciado la presencia de Agua Ecuatorial Subsuperficial de bajo contenido de oxígeno y alta salinidad (EESW = Equatorial subsurface water) en aguas >150m (Silva y Vargas., 2014).

El muestreo se llevó durante el Crucero Taitao realizado entre el 1 y el 15 de noviembre de 2018 a bordo del R/V Cabo de Hornos. Se obtuvieron registros continuos de la variabilidad hidrográfica y de la composición del fitoplancton de manera simultánea, a lo largo del recorrido de la embarcación utilizando como herramientas un termosalinógrafo Seabird SBE-21 y un Imaging FlowCytobot (IFCB, Laboratorio de Investigación MacLane, EE. UU.). El IFCB es un citómetro de flujo sumergible automatizado que permite registrar de manera continua imágenes de fitoplancton *in situ* y de alta resolución en un rango de tamaño aproximado entre 10 y 120  $\mu\text{m}$  de manera continua e *in situ* (Fig. 3). El IFCB se conectó a la toma de agua de mar del barco (~5 m de profundidad) y se configuró para recolectar muestras cada ~20 minutos.





**Fig. 4:** Intensidad y dirección de vientos obtenidos de imágenes satelitales obtenidos a partir del satélite NAVGEM para noviembre 2018

<https://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap/erdNavgem05D10mWind.html>

#### 4.2. Nutrientes, clorofila-a y abundancia de fitoplancton

Se recolectaron muestras de agua en las estaciones oceanográficas mostradas en la Figura 1 y se filtraron a través de filtros de fibra de vidrio de  $0,7 \mu\text{m}$  (GF/F, Whatman). Los filtros se almacenaron a  $-20^\circ\text{C}$  para el análisis de clorofila-a y el filtrado se dejó en tubos de plástico HDPE (lavados con ácido) y se almacenó a  $-20^\circ\text{C}$  para el análisis de nitrato, fosfato y ácido silícico inorgánico disuelto. El amonio se analizó a bordo después de la recolección de agua siguiendo el método de Holmes et al. (1999), utilizando un fluorómetro Turner Designs. Los nutrientes inorgánicos se analizaron en el Laboratorio de Biogeoquímica isotópica de la Universidad de Concepción, Chile, mediante técnicas colorimétricas estándar (Grasshof et al., 1983) y la clorofila-a a través del método fluorométrico (Parsons et al., 1984) en el Laboratorio de

Oceanografía Biológica de la Universidad Austral de Chile. Además, alícuotas de agua superficial (2 m) fueron obtenidas a partir de las botellas Niskin para el análisis del fitoplancton mediante el método Utermöhl (Utermöhl., 1958) mediante microscopia invertida (Carl Zeiss, Axio Observer A1).

### **4.3. Procesamiento de imágenes de IFCB y análisis de datos**

El IFCB registró células en un rango de tamaño aproximado entre 10 y 120  $\mu\text{m}$ . El procesamiento de las imágenes obtenidas por el IFCB fue realizado siguiendo las rutinas y protocolos descritos por Sosik y Olson (2007) usando el software MATLAB R2019a. El procesamiento consistió en entrenar un algoritmo de “Machine learning” para la identificación y clasificación de las categorías de fitoplancton observado en las imágenes (Fig. 3a). La información obtenida de este proceso permitió los cálculos y obtención de las abundancias de cada categoría y para cada uno de los puntos geográficos en los que se registraron estas muestras.

Para las características fisicoquímicas, se realizó un análisis descriptivo de los datos, basado en secciones verticales de variables hidrográficas, químicas y biológicas, utilizando el software Ocean Data View (Schlitzer, 2021). Adicionalmente, se realizaron mapas de distribución superficial de fitoplancton y de la variabilidad física (temperatura y salinidad) a lo largo del gradiente latitudinal, utilizando el software MATLAB R2019a. Se realizó también un Análisis de Componentes Principales (PCA = Principal Component Analysis) para identificar agrupaciones de fitoplancton y relacionarlas con la variabilidad ambiental (Field., et al 1982; Gower, 1996) en Rstudio 4.2.0 (R Core Team., 2021). Las comparaciones de las características hidrográficas y de abundancia de fitoplancton entre regiones se realizaron aplicando el test no paramétrico Mann-Whitney Wilcoxon (Mann & Whitney, 1947; Wilcoxon, 1945), y el análisis de correlaciones mediante el índice de Pearsons. Finalmente, se evaluó la diversidad alfa del fitoplancton mediante el uso del índice de Shannon (Shannon, 1948). Los dinoflagelados, con excepción del género *Triplos*, no fueron identificados al nivel de género, esto debido a que gran parte de las células de esta categoría fueron de pequeño tamaño, limitando la resolución de las imágenes obtenidas y su identificación. Se identificaron otros géneros de dinoflagelados como es el caso de *Dinophysis*, estos fueron identificados de manera ocasional y por ende presentando bajas abundancias en nuestro registro, de modo que fueron agrupados dentro de la



categoría general de “dinoflagelados”. De similar manera se procedió con los ciliados y euglenófitos que no se identificaron a nivel de género, sino que se trataron como grupos generales.

## 5. Resultados

Artículo en revisión a: Journal of Marine Systems

Título: Freshwater discharge drives latitudinal changes of microphytoplankton composition on the continental shelf off Chilean Patagonia

**Julio Poblete-Ulloa<sup>1,2</sup>, Marcelo H Gutiérrez<sup>2,3</sup>, Carina B. Lange<sup>2,3,4,5,6</sup>, Diego Narvaez<sup>2,3</sup>, P Montero<sup>2,7</sup>, Humberto González<sup>4</sup>, Camila Fernández<sup>2,3,8</sup>**

<sup>1</sup> Programa: Magíster en ciencias mención Oceanografía, Universidad de Concepción, Chile

<sup>2</sup> Centro de Investigación Oceanográfica COPAS Coastal, Universidad de Concepción, Chile

<sup>3</sup> Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Chile

<sup>4</sup> Centro de Investigación Dinámica de Ecosistemas Marinos de Altas Latitudes (IDEAL), Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile

<sup>5</sup> Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, CA 92037, USA

<sup>6</sup> Stazione Zoologica Anton Dohrn, Naples, Italy

<sup>7</sup> Centro de Investigación en Ecosistemas de la Patagonia, CIEP, Coyhaique, Chile

<sup>8</sup> CNRS LOMIC UMR7621 Observatoire Oceanologique de Banyuls sur Mer France

e-mail: [jpobletebm@gmail.com](mailto:jpobletebm@gmail.com)

**From:** "Journal of Marine Systems" <[em@editorialmanager.com](mailto:em@editorialmanager.com)>

**Subject:** MARSYS-D-23-00289 - Confirming your submission to Journal of Marine Systems

**Date:** October 6, 2023 at 7:32:49 PM GMT-3

**To:** Marcelo H Gutiérrez <[magutier@udec.cl](mailto:magutier@udec.cl)>

**Reply-To:** "Journal of Marine Systems" <[support@elsevier.com](mailto:support@elsevier.com)>

\*This is an automated message.\*

Freshwater discharge drives latitudinal changes of microphytoplankton composition on the continental shelf off Chilean Patagonia

Dear Dr. Gutiérrez,

We have received the above referenced manuscript you submitted to Journal of Marine Systems. It has been assigned the following manuscript number: MARSYS-D-23-00289.

To track the status of your manuscript, please log in as an author at <https://www.editorialmanager.com/marsys/>, and navigate to the "Submissions Being Processed" folder.

Thank you for submitting your work to this journal.

Kind regards,  
Journal of Marine Systems

More information and support

You will find information relevant for you as an author on Elsevier's Author Hub: <https://www.elsevier.com/authors>

FAQ: How can I reset a forgotten password?  
[https://service.elsevier.com/app/answers/detail/a\\_id/28452/supporthub/publishing/](https://service.elsevier.com/app/answers/detail/a_id/28452/supporthub/publishing/)

For further assistance, please visit our customer service site:

<https://service.elsevier.com/app/home/supporthub/publishing/>

Here you can search for solutions on a range of topics, find answers to frequently asked questions, and learn more about Editorial Manager via interactive tutorials. You can also talk 24/7 to our customer support team by phone and 24/7 by live chat and email

This journal uses the Elsevier Article Transfer Service. This means that if an editor feels your manuscript is more suitable for an alternative journal, then you might be asked to consider transferring the manuscript to such a journal. The recommendation might be provided by a Journal Editor, a dedicated Scientific Managing Editor, a tool assisted recommendation, or a combination.

For more details see the journal guide for authors.

At Elsevier, we want to help all our authors to stay safe when publishing. Please be aware of fraudulent messages requesting money in return for the publication of your paper. If you are publishing open access with Elsevier, bear in mind that we will never request payment before the paper has been accepted. We have prepared some guidelines (<https://www.elsevier.com/connect/authors-update/seven-top-tips-on-stopping-apc-scams> ) that you may find helpful, including a short video on Identifying fake acceptance letters (<https://www.youtube.com/watch?v=o5l8thD9XtE> ). Please remember that you can contact Elsevier's Researcher Support team (<https://service.elsevier.com/app/home/supporthub/publishing/>) at any time if you have questions about your manuscript, and you can log into Editorial Manager to check the status of your manuscript ([https://service.elsevier.com/app/answers/detail/a\\_id/29155/c/10530/supporthub/publishing/kw/status/](https://service.elsevier.com/app/answers/detail/a_id/29155/c/10530/supporthub/publishing/kw/status/)).

#AU\_MARSYS#

To ensure this email reaches the intended recipient, please do not delete the above code

## **Freshwater discharge drives latitudinal changes of microphytoplankton composition on the continental shelf off Chilean Patagonia**

**Julio Poblete-Ulloa<sup>1,2</sup>, Marcelo H Gutiérrez<sup>2,3,\*</sup>, Carina B. Lange<sup>2,3,4,5,6</sup>, Diego Narvaez<sup>2,3</sup>, Paulina Montero<sup>2,7</sup>, Humberto E. González<sup>4</sup>, Camila Fernández<sup>2,3,8</sup>**

<sup>1</sup> Graduate Program in Oceanography, Universidad de Concepción

<sup>2</sup> Centro de Investigación Oceanográfica COPAS Coastal, Universidad de Concepción, Chile

<sup>3</sup> Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Chile

<sup>4</sup> Centro de Investigación Dinámica de Ecosistemas Marinos de Altas Latitudes (IDEAL), Universidad Austral de Chile, Valdivia y Punta Arenas, Chile

<sup>5</sup> Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, CA 92037, USA

<sup>6</sup> Stazione Zoologica Anton Dohrn, Napoli, Italia

<sup>7</sup> Centro de Investigación en Ecosistemas de la Patagonia, CIEP, Coyhaique, Chile

<sup>8</sup> CNRS LOMIC UMR7621 Observatoire Oceanologique de Banyuls sur Mer France

Corresponding author: [\\*magutier@udec.cl](mailto:*magutier@udec.cl)

## ABSTRACT

A high-resolution survey of phytoplankton distribution, abundance and composition in surface waters of the continental shelf off Chilean Patagonia (41–48 °S) was carried out for the first time during the austral spring of 2018 using an Imaging FlowCytobot. Phytoplankton community structure was complemented with continuous underway measurements of temperature and salinity, and physicochemical parameters of the water column at 35 oceanographic stations. Our results evidenced two main macrozones with distinctive microphytoplankton assemblages delimited latitudinally at ~45 °S. The northern macrozone was characterized by higher surface temperature and salinity, Si:N ratio >1, and diatoms of the genera *Thalassiosira* and *Chaetoceros*, and dinoflagellates accounting for over 70% of the total abundance. The southern macrozone, with lower surface temperature and salinity and Si:N ratio <1, was characterized by members of the genera *Guinardia*, *Lauderia* and *Cerataulina*, representing over 60% of the total microphytoplankton. These changes were attributable to the strong influence of freshwater at latitudes higher than 45°S and the enhanced discharge of meltwaters from Patagonian icefields in the area of the Taitao Peninsula and the Gulf of Penas. Fresh and cold waters impacted the water column stratification and the availability of dissolved silicic acid with potential effects on phytoplankton composition and diatom cell silicification and, thus, on carbon exportation. Our estimations of microphytoplankton carbon were comparable to those observed in Patagonian fjords and the highly productive upwelling ecosystem of central Chile. We suggest that the continental shelf off Patagonia can contribute significantly to strengthen the biological carbon pump through the synthesis, exportation, and sequestration of phytoplankton-based organic carbon in the southeastern Pacific Ocean.

Keywords: microphytoplankton, diatoms, nutrients, continental shelf off Chilean Patagonia, photoautotrophic carbon

## 1. Introduction

The fjord ecosystem of Chilean Patagonia is one of the world's most extensive regions of fjords with glacial influence (Pantoja et al., 2011). It displays significant biological productivity and carbon fluxes (Iriarte et al., 2007; González et al., 2010, 2011; Montero et al., 2011, 2017a), and is considered to act as a net sink of atmospheric CO<sub>2</sub> (Torres et al., 2011) as well as a burial of sedimentary organic carbon (Sepúlveda et al., 2011; Smith et al., 2015). The Patagonian fjord region is characterized by strong latitudinal and longitudinal hydrographic gradients associated with variable freshwater input from rivers, meltwater and precipitation as well as the intrusion of oceanic waters from the Pacific (Aiken et al., 2011; Calvete and Sobarzo, 2011; Silva and Vargas 2014). It is also influenced by interannual variability of climatic and oceanographic conditions (Narváez et al., 2019), and is considered highly sensitive to the effects of climate change (Aguayo et al., 2019) and anthropogenic influence through salmon aquaculture (Iriarte et al., 2013; Quiñones et al., 2019), that might impact the biogeochemical and trophic conditions of these fjords (Buschman et al., 2006, Iriarte et al., 2018; Montero et al., 2022). However, while the oceanographic and biogeochemical variability is widely known for the inner fjord waters, the continental shelf off Chilean Patagonia remains poorly studied, thus preventing a complete understanding of the processes governing the biological productivity and carbon fluxes in this large coastal-ocean interface.

The current knowledge on the structure of phytoplankton communities in Patagonia fjords is mostly based on fragmented observations from different areas (Iriarte et al., 2001; Pizarro et al., 2005; Alves-de-Souza et al., 2008; González et al., 2010, 2011, 2013; Montero et al., 2017a,b; Pérez-Santos et al., 2021). Nevertheless, some studies comparing different regions have allowed identifying macrozones characterized by variable levels of biological productivity, and composition and size of phytoplankton, which are mainly defined by latitudinal changes in temperature, salinity, turbidity, radiation, and macronutrients (e.g., Aracena et al., 2011, Jacob et al., 2014; Cuevas et al., 2019). Thus, it is known that diatoms in the size class of microphytoplankton control the regimes of biological productivity during austral spring and summer productive periods (González et al., 2010, 2011; Montero et al., 2017a), and that phytoplankton is highly variable at temporal and spatial scales (Aracena et al., 2011, Montero et al., 2017a, González et al., 2010, 2011, 2013, Cuevas et al., 2019). As a consequence of the variable latitudinal regimes of freshwater input, differences in the predominant groups of phytoplankton have been observed from north to south, with large-size classes of phytoplankton being more abundant in Northern Patagonia in the area of the Inner Sea of Chiloé, and small phytoplankton predominating in fjord waters directly influenced by ice melting in central Patagonia (González et al., 2013; Jacob et al., 2014; Cuevas et al., 2019). Glacial meltwaters influence the hydrography and circulation of proglacial fjords (Moffat., 2014) and are responsible for a high load of suspended material and low concentrations of dissolved inorganic nutrients in surface waters that impact phytoplankton distribution and productivity (Aracena et al., 2011; González et al., 2013; Iriarte et al., 2018). In addition, the strong stratification following the input of freshwater prevents mixing and surface water fertilization with dissolved inorganic nitrate and phosphate highly abundant in oceanic waters entering the fjords (Torres et al., 2011; Iriarte et al., 2018; González et al., 2013). Indeed, the events of vertical mixing associated with the interaction of fresh and oceanic waters are expected to modulate patterns of distribution of phytoplankton

in waters of Patagonia fjords (e.g. Montero et al., 2017b; Pérez-Santos et al., 2021). However, due to the scarce information on the abundance and structure of phytoplankton assemblages, and physical and biogeochemical conditions, a similar model of environmental control on phytoplankton is lacking for waters of the continental shelf off Patagonia.

The water column of the continental shelf off Patagonia is under the influence of local and remote forcing that control the ocean dynamics in the southeastern Pacific (Strub et al., 2019), and under the effect of large channels that support the exchange of waters and inorganic and organic components between the fjords and the ocean (Pantoja et al., 2011). For instance, in northern Patagonia, the Boca del Guafo is responsible for water exchange between the open ocean and the Gulf of Corcovado, the Inner Sea of Chiloé and the Moraleda Channel. Indeed, the area of the Gulf of Corcovado has been recognized as an important zone for whale feeding, supported by high concentrations of chlorophyll-*a* and a high abundance of zooplankton (Buchan and Quiñones, 2016). In central Patagonia, the zone of the Gulf of Penas supports a significant exchange of fresh and oceanic waters in an area strongly influenced by the Northern and Southern Patagonian icefields. Hence, a significant influence of freshwater on the continental shelf has been evidenced here by a remarkable decrease in surface water temperature and salinity (Flores et al., 2019; Galán et al., 2021; Saldías et al., 2019). The variation in water conditions in this area coincide with reports of significant retention of larval stages of some valuable fishery resources (Flores et al., 2019, 2020), suggesting an important biological activity. In a more general oceanographic context, the same area is under the influence of the bifurcation of the South Pacific Current (SPC) into the Humboldt Current System (HCS) to the north and the Cape Horn Current to the south (Strub et al., 2019), suggesting that this region represents an important transitional zone for hydrobiological conditions of the continental shelf off Patagonia.

With the goal of deciphering the main patterns and drivers that control the distribution of primary producers on the continental margin off Patagonia, we analyzed the spatial variability of microphytoplankton abundance and diversity in a high-resolution survey in surface waters of the continental shelf of the northern and central region off Patagonia. We evaluated i) the effect of main environmental variables on abundance and diversity, emphasizing the impact of the large exchange channels and freshwater discharges on the occurrence of specific patterns of phytoplankton associations, and ii) the coherence between the patterns observed on the continental shelf and those in fjord waters. Finally, we calculated the contribution of the continental shelf phytoplankton to the total phytoplankton biomass of the southeastern Pacific off Chile.

## **2. Material and methods**

### **2.1. Study area and sampling**

The study area encompasses the continental shelf of Chilean Patagonia between 41.5 and 48°S (Fig. 1A). Water masses in the area are: Subantarctic Waters (SAAW), Antarctic Intermediate Water (AAIW), Modified Subantarctic Waters (MSAAW), and brackish surface waters (Sievers and Silva, 2008; Silva et al., 2009). In addition, the presence of low oxygen and high salinity Equatorial Subsurface Waters (EESW) have also been evidenced at depths > 150 m (Silva and Vargas, 2014).



The sampling was carried out from November 1st to 15th, 2018, during the Taitao Cruise on board R/V Cabo de Hornos. Continuous underway data of hydrographic variability and phytoplankton composition were recorded simultaneously during vessel tracking using a thermosalinograph Seabird SBE-21 and an Imaging FlowCytobot (IFCB, MacLane Research Laboratory, USA). The IFCB is an automated submersible flow cytometer that allows continuous and *in situ* records of high-resolution images of phytoplankton in a size range between approximately 10 and 120  $\mu\text{m}$ . The IFCB was connected to the seawater intake of the ship ( $\sim 5$  m depth) and was configured to collect samples each  $\sim 20$  minutes. Images from IFCB are available through the COPAS Coastal server [http://152.74.101.21:8000/timeline?dataset=Crucero%20Taitao&bin=D20181029T232312\\_IFCB128](http://152.74.101.21:8000/timeline?dataset=Crucero%20Taitao&bin=D20181029T232312_IFCB128). Additionally, 35 oceanographic stations (Fig. 1) were sampled for physical and biogeochemical parameters at standard depths (2, 5, 20, 50, 100, 300, 500 m) up to 1000 m (or maximum depth depending on bathymetry), including the depth of the chlorophyll-*a* maximum. Hydrographic information of the oceanographic stations was recorded using a CTDO model Seabird SBE 25, and water samples were collected with a Rosette equipped with 10 L Niskin bottles.

## 2.2. Nutrients, chlorophyll-*a*, and phytoplankton abundance

Water samples were collected at the oceanographic stations shown in Fig.1 and filtered through 0.7  $\mu\text{m}$  glass fiber filters (GF/F, Whatman). Filters were stored at  $-20$  °C for chlorophyll-*a* and the filtrate was placed in HDPE plastic tubes (acid-washed) and stored at  $-20$ °C for the analysis of dissolved inorganic nitrate, phosphate, and silicic acid. Ammonia was analyzed on board after water collection according to the method of Holmes et al. (1999), using a Turner Designs fluorometer. Inorganic nutrients and chlorophyll-*a* were analyzed in the laboratory at the University of Concepción by standard colorimetric (Grasshof et al., 1983) and fluorometric (Parsons et al., 1984) techniques, respectively. In addition, aliquots of surface water (2 m) were collected from the Niskin bottles for the analysis of phytoplankton by the Utermöhl method (Utermöhl., 1958) in an inverted microscope (Carl Zeiss, Axio Observer A1).

## 2.3. IFCB images processing and data analysis

The IFCB images were processed using Matlab software following the routines and protocols described by Sosik and Olson. (2007), which includes training a machine learning algorithm for automated identifying and classifying phytoplankton grouped in categories according to taxonomic assignments of a collection of images. Image processing allowed the estimation of abundances for each phytoplankton category. Descriptive hydrography and surface maps of phytoplankton distribution were performed using Ocean Data View (Schlitzer, 2021) and Matlab R2019a. Statistical comparisons (Mann-Whitney Wilcoxon non-parametric test), correlations (Pearson's index) and Principal Component Analysis were carried out in Rstudio 4.2.0 (R Core Team., 2021). In addition, the phytoplankton alpha diversity was evaluated using the Shannon Index.

## 3. Results

### 3.1. Variability of physicochemical conditions

The vertical structure of temperature, based on CTD profiles from oceanographic stations, was characterized by values over  $10$ °C in the top 100 m and a gradual decrease to ca.  $7$  °C at 300

m and  $\sim 4$  °C at  $\sim 1000$  m (Fig. 1B). In the top 50 m, temperatures showed values higher than 11 °C at latitudes between 41 and 45°S, decreasing to values between 10 and 11 °C at latitudes higher than 45°S (Fig. 1C). Salinity showed values lower than 33.7 in the top 100 m, increasing to values of 34.5 at 200 m and ca. 34.25 in waters around 1000 m (Fig. 1D). In the top 50 m, salinity showed values ranging between 33 and 33.5 in waters of the northern region (41 to ca. 45°S), and from 32 to 33 in surface waters south of 45°S (Fig. 1E). Also, at higher latitudes of the study area, the halocline was observed deeper than in the northern region ( $\sim 100$  m vs. 50 m, respectively), coinciding with the zone of influence of the main Patagonian icefields (Fig. 1A, 1D and 1E). Based on salinity distribution we identified the presence of the following water masses: AAIW, SAAW and MSAAW (Fig. 1D, Supplementary material Fig. 1A). In addition, low oxygen ( $< 3$  mL L<sup>-1</sup>) and high salinity waters (ca. 34.5; Fig. 1D, Supplementary material Fig. 1A, B), observed between  $\sim 100$  to 300 m from 42 to 44 °S, evidenced the presence of ESSW. Oxygen showed maximum concentrations (6–7 mL L<sup>-1</sup>) in the top 50 m and values ca. 4 mL L<sup>-1</sup> in waters  $> 300$  m (Fig. 1D). Chlorophyll-*a* ranged between 3 and 7 mg m<sup>-3</sup> in the top 25 m in the northern region (42 to 44 °S), whereas at higher latitudes concentrations decreased to values below 2 mg m<sup>-3</sup>, showing moderate increases (ca. 4 mg m<sup>-3</sup>) between 45 and 46 °S and ca. 47 °S (Fig. 1F). Dissolved inorganic nutrients were characterized by nitrate concentration ranging between  $< 2$  and  $> 15$   $\mu$ M in the top 50 m and maximum concentrations ( $> 20$   $\mu$ M) in waters below 150 m at latitudes higher than 44 °S (Fig. 1G). A similar vertical distribution was observed for phosphate (Fig. 1H). Silicic acid concentrations showed values lower than 3  $\mu$ M in the top 100 m in waters of latitudes higher than  $\sim 43$  °S, whereas in the northern region, values up to 8  $\mu$ M were observed in surface waters (Fig. 1I). Finally, concentrations of silicic acid  $> 8$   $\mu$ M were observed at 100 m depth at ca. 42 °S and in waters deeper than 150 m at latitudes higher than 44 °S (Fig. 1I).

Continuous hydrographic data evidenced a decrease in surface water temperature with latitude, supported by a strong negative correlation (Table 1) and significant differences (Mann-Whitney,  $p$ -value $< 0.05$ ) between the northern and southern regions of the study area delimited at 45 °S ( $> 12.5$  and  $< 12$ °C, respectively; Fig. 2A). A transitional zone between warmer and colder waters was identified between the Boca del Guafo ( $\sim 44$  °S) and  $\sim 45$  °S (Fig. 2A). A negative trend with latitude (Fig. 2B, Table 1) and differences between latitudes higher and lower than 45 °S were also detected for surface water salinity (Mann-Whitney,  $p$ -value $< 0.05$ ). Additionally, higher temperature and salinity were observed offshore compared to inshore waters (Fig. 2A, 2B). Hence, surface salinity increased with distance from the coast (Table 1) and showed higher variability in inshore areas up to ca. 30 km from the coastline (Supplementary material Fig. 1C). A similar but weaker trend was observed for surface water temperature (Table 1), mostly forced by lower temperatures in inshore waters at latitudes higher than 45°S (Fig. 2A). T-S diagram of surface waters was consistent with the differences observed between the northern and southern regions of the study area delimited at 45 °S (Fig. 2C). In addition, latitude was negatively correlated with surface fluorescence, silicic acid concentration, and Si:N and Si:P ratios, and positively with phosphate and ammonia (Table 1). Along the coastal-ocean gradient, distance from the coast was positively correlated with fluorescence and negatively with dissolved inorganic nutrients (Table 1). Finally, the surface temperature was positively correlated with fluorescence, silicic acid, Si:N and Si:P ratios and negatively with phosphate and ammonia; and salinity showed a high negative correlation with ammonia and was positively correlated with fluorescence (Table 1).

### 3.2. Abundance and diversity of microphytoplankton in surface waters

Total phytoplankton cells ranged from less than 1,000 to ca. 400,000 cells L<sup>-1</sup> and peaked around 45.6 °S (Fig. 3A), coinciding with a strong gradient of surface water temperature and salinity (Fig. 2A, B). Increases in cell abundance (~100,000 cells L<sup>-1</sup>) were also observed in offshore waters of Chiloé Island (~42 and 43 °S, Fig. 2C), coinciding with salinities higher than 33 (Fig. 2B). In the northern region (<45 °S), high abundance of phytoplankton cells coincided with low concentrations of dissolved nitrate, phosphate, and silicic acid (Fig. 3B, C, D). At latitudes higher than 45 °S, high cell abundances in surface waters were observed around the Taitao Peninsula (~46.2°S) and in the Gulf of Penas (~47 °S; Fig. 3A), mostly associated with lower salinity and colder waters (Fig. 2A and B), depleted nitrate and silicic acid content and high chlorophyll-*a* south of the Taitao Peninsula (Fig. 3). In the southern region, concentrations of ammonia >1 µM in inshore waters around 46 °S and in the Gulf of Penas coincided with relatively high cell abundance (Fig. 3A, F). No significant statistical differences in cell abundances were seen between the northern and southern regions (Mann-Whitney, *p*-value >0.05); however, a negative correlation between abundance and latitude was observed when data from the northern and southern regions were analyzed separately (Pearson *r* = -0.37 and -0.36, respectively, *p*-value < 0.05). Along a longitudinal gradient, higher cell abundances were observed in offshore (44,145±3,593) than inshore (30,149±1,758) waters (Mann-Whitney, *p*-value <0.05). Consistently, in the southern region, cell abundance showed a negative trend with distance from the coast and salinity (Table 1). The limit of inshore-offshore waters was defined at 30 km from the coast considering the trend in salinity, which evidenced higher variability and lower values in the first 30 km from the coastline (Supplementary material Fig. 1C). Also, in inshore waters of the northern region (~41–45 °S), a high negative correlation was found between phytoplankton abundance and latitude (Pearson *r* = -0.59, *p*-value < 0.05). A similar but weaker trend of decreasing total phytoplankton cells with latitude (Pearson *r* = -0.38, *p*-value < 0.05) was also seen for data from inshore waters of the southern region (~45–47 °S). In addition, in the area of the Taitao Peninsula (~46–47 °S), a positive correlation between cell abundance and distance from the coast was found (Pearson *r* = 0.62 *p*-value<0.05), while in the Gulf of Penas, phytoplankton abundance decreased offshore (Pearson *r* = -0.38, *p*-value < 0.05). Cell abundance was also positively correlated with chlorophyll-*a* and dissolved oxygen concentration (Table 1).

A total of 19 taxa of microphytoplankton were identified from the continuous records of surface waters along the study area, with 14 genera of diatoms, two taxonomic categories of dinoflagellates (including a category of unidentified taxa) and one of ciliates, one silicoflagellate, and one member of the Euglenophyta (Fig. 4). The most abundant genera of diatoms in the entire study area were *Thalassiosira*, *Guinardia* and *Chaetoceros*, averaging 9,923±14,604, 5,653±8,084 and 4,386±5,018 cells L<sup>-1</sup>, respectively (Fig. 5). In addition, the unclassified dinoflagellates averaged 5,880±7,918 cells L<sup>-1</sup>. In the northern region, peaks of cell abundance were mainly attributed to *Thalassiosira* and *Chaetoceros* whereas *Guinardia*, *Lauderia* and *Cerataulina* accounted for abundance peaks in the southern region (Fig. 5). On the other hand, dinoflagellates peaked mainly in the northern region and up to ca. 46 °S, and ciliates were more homogeneously distributed along the study area (Fig. 5C, D). The Shannon index ranged between 0.7 and ca. 2.5 and showed high values between 43 and ca. 47 °S and low levels in the northern and southern limits of the study area (Fig. 5H). A latitudinal trend of increased diversity was also observed from ca. 41 to 44 °S (Pearson *r* = 0.42, *p*-value

<0.05), while a weak negative correlation with latitude was found in the southern region (Pearson  $r = -0.21$ ,  $p$ -value <0.05).

Major and significant differences in phytoplankton composition were found between latitudes lower and higher than 45 °S in the study area (Fig. 6A, Supplementary material Fig. 2), coinciding with the main changes in surface water temperature, salinity and the Si:N ratio (Figs. 2, 6A, B). In latitudes north of 45 °S, *Thalassiosira*, *Chaetoceros* and dinoflagellates predominated, with relative abundances averaging  $32.5 \pm 13.1$ ,  $15.7 \pm 5.7$  and  $20.3 \pm 8.7\%$ , respectively (Fig. 6A, Supplementary material Fig. 2). In contrast, in the southern region, *Chaetoceros* represented ca. 7% and *Thalassiosira* and the dinoflagellates around 12% of relative abundance, while the genera *Guinardia*, *Lauderia* and *Cerataulina* increased their contribution to the total abundance representing  $31.3 \pm 23.5$ ,  $10.1 \pm 12.0$  and  $9.7 \pm 16.7\%$ , respectively (Fig. 6A, Supplementary material Fig. 2). In addition, ciliates accounted for  $14.2 \pm 8.5$  and  $11.0 \pm 8.2\%$  in the northern and southern regions, respectively, and showed high values (>20%) between ~43.7 and 45 °S (Fig. 6A, Supplementary material Fig. 2). The genera *Thalassiosira*, *Chaetoceros* and *Guinardia* also displayed major differences between inshore and offshore waters (Supplementary material Fig. 2).

The relative abundance of *Thalassiosira* was negatively correlated with latitude (Fig. 6C) and positively correlated with surface temperature, salinity, and the distance from the coast (Table 1). The same pattern was seen for *Chaetoceros* (Table 1). A similar trend with latitude and temperature was observed for the proportion of unclassified dinoflagellates, whereas the relative abundances of the genera *Cerataulina*, *Guinardia* and *Lauderia* were positively correlated with latitude and negatively correlated with temperature (Table 1). *Guinardia* and *Lauderia* also were negatively correlated with salinity (Table 1). The ratio of diatoms to dinoflagellates (log scale) showed a negative correlation with temperature (Pearson  $r = -0.48$ ,  $p$ -value < 0.05) in the northern section up to ca. 45 °S, while higher variability without a significant trend characterized the southern region (Fig. 6D).

Concerning nutrients, *Thalassiosira* and *Chaetoceros* were strongly and negatively correlated with ammonia and positively correlated with the Si:N and Si:P ratios and with fluorescence, and *Thalassiosira* was also negatively correlated with phosphate and nitrate (Table 1). *Guinardia*, on the other hand, was negatively correlated with the ratios Si:N and Si:P, and had a strong positive correlation with ammonia (Table 1). *Lauderia* was also positively correlated with ammonia, and *Cerataulina* showed a weaker positive correlation with phosphate; these two taxa also displayed a weak negative correlation with the Si:N ratio (Table 1).

Principal component analysis (PCA), based on the genera relative abundances from continuous records and from oceanographic stations confirmed the differences in microphytoplankton composition between the northern and southern regions of the study area (Fig. 7). PCA also showed that temperature and latitude contributed more significantly to explaining PCA ordination pattern (Fig. 7A), followed by the Si:N and Si:P ratios, and ammonia concentration (Fig. 7B). Additionally, in the southern region the variability in composition appeared also to be associated with changes in the alpha-diversity index (Fig. 7A, B). PCA analysis confirmed that the taxa most representative of latitudes lower than 45 °S were *Thalassiosira*, *Chaetoceros* and dinoflagellates whereas *Lauderia*, *Guinardia* and *Cerataulina* were representative of higher latitudes (Fig. 7C). Changes in PC1 scores (Fig.

7D), representing primarily variations in the two most predominant taxa from the northern and southern regions of the study area (Table 2), showed a similar latitudinal trend as temperature and salinity (Fig. 2A, B). Indeed, PC1 was strongly correlated with latitude and temperature and also showed a significant correlation with salinity (Table 1). In addition, high positive and negative values of PC1 scores in waters off Chiloé Island and at latitudes higher than 46 °S, respectively, coincided with low values in the Shannon index (Fig. 5H). Hence, a negative relationship between diversity and the PC1 was observed in the northern region (Pearson  $r = -0.63$ ,  $p$ -value  $< 0.05$ ), while in waters of the southern region, a strong positive correlation was evidenced (Pearson  $r = 0.77$ ,  $p$ -value  $< 0.05$ ). PC2, representing the covariation of *Cerataulina* and *Lauderia* with respect to the predominant taxa *Thalassiosira* and *Guinardia* (Table 2), tended to decrease from 41 to 45 °S (Pearson  $r = -0.67$ ,  $p$ -value  $< 0.05$ ) and to increase with distance from the coast (Pearson  $r = 0.41$ ,  $p$ -value  $< 0.05$ ), and showed high negative values of scores in the area of the Taitao Peninsula and the Gulf of Penas (Fig. 7E). Additionally, PC3, explaining 11% of the variance and representing changes in the dinoflagellates and ciliates with respect to the most representative diatoms, showed high positive values in the area of influence of the Boca del Guafo between 43 and 45 °S (Fig. 7F), and was positively and strongly correlated with latitude and negatively with distance from the coast in the northern region (Pearson  $r = 0.60$  and  $-0.45$ , respectively,  $p$ -value  $< 0.05$ ). Consistently, PC3 scores were strongly and positively correlated with the ratio (ciliates + dinoflagellates): diatoms (Pearson  $r = 0.77$ ,  $p$ -value  $< 0.05$ ).

#### 4. Discussion

Our results on the spatial distribution of spring microphytoplankton in waters of the continental shelf off Chilean Patagonia (41–48 °S) evidenced two main macrozones delimited latitudinally at ~45 °S. These zones were linked to changes in sea surface water temperature and salinity, ammonia and phosphate concentrations, and the Si:N ratio (Fig. 6). The northern macrozone was characterized by higher surface temperature and salinity, Si:N ratio  $> 1$ , and the predominance of diatoms of the genera *Thalassiosira* and *Chaetoceros*, and dinoflagellates, together representing over 70% of the total cell abundance. In contrast, the southern region with lower surface temperature and salinity and values of the Si:N ratio  $< 1$ , was characterized by members of the genera *Guinardia*, *Lauderia* and *Cerataulina*, accounting for over 60% of the microphytoplankton abundance. A transitional zone of changing hydrographic conditions was observed between the Boca del Guafo (~43.5 °S) and ~45 °S; here, relatively low cell abundances, high alpha diversity, and increased contribution of dinoflagellates and ciliates was observed. Latitudinal changes in the composition of microphytoplankton, from typical diatoms representative of productive coastal regions (e.g., *Thalassiosira* and *Chaetoceros*) to those preferring colder and fresher waters (e.g., *Guinardia*, *Lauderia*, *Cerataulina*), were attributable to the enhanced influence of meltwater from the Patagonian icefields at latitudes higher than 45 °S. Fresh and cold waters impacted the hydrographic structure of the water column and the relative availability of dissolved inorganic nutrients (e.g. lower Si:N and Si:P ratio) in surface waters of the study area. Dissolved Si and iron supplies are considered a driver of the early spring diatom bloom in inner waters of Patagonia (Torres et al., 2023). Our findings suggest a potential effect of meltwaters on phytoplankton composition with possible impacts on diatom cell silicification, and thus, on carbon exportation to deep waters. Higher vertical fluxes of particulate organic carbon have been reported during spring in the northern than southern Patagonian fjords, with

ca. 725 and 234 mgC m<sup>2</sup> d<sup>-1</sup>, respectively (González et al., 2010, 2013). This latitudinal trend may be modified as glacier cover decreases by changing the availability of dissolved Si and iron, impacting the composition and elemental ratio of diatoms in the coastal ocean off Chilean Patagonia.

#### 4.1. Main factors driving environmental variability

A strong influence of freshwater on hydrographic conditions in the water column of the continental shelf off Chilean Patagonia was evidenced by decreased salinity (<33) in surface waters up to ca. 50 m depth (Fig. 1). South of 45 °S even lower salinity and a deepening in the depth of the halocline was recorded (Figs. 1, 2). Latitudinal changes in surface salinity were accompanied by a drop in surface water temperature to values below 12 °C around 45 °S (Figs. 1, 2). Lower salinity and colder waters (<33 and <12 °C) extended over the continental shelf up to the limit of our survey, ca. 76° W (~50 nm from the coastline), especially in the southern region of the study area (Fig. 2). These results are consistent with studies showing permanent influence of freshwater during the whole year in the area around 45 °S (Dávila et al., 2002) and the intensification of freshening in waters off the Gulf of Penas during the austral spring (Saldías et al., 2019). Our observations also agreed with the coastal gradient of salinity and temperature evidenced by Saldías et al. (2019), and with the year-round evolution of these variables observed for the surface waters of the coastal ocean of central Patagonia (Galán et al., 2021). In addition, surface temperature around the Gulf of Penas was in the range of values reported previously for spring conditions (Aiken., 2012; González et al., 2013; Moffat et al., 2018).

Consistent with the nutrient consumption by phytoplankton, waters from the top 50 m of the water column had low concentrations of dissolved inorganic nitrate, phosphate, and silicic acid compared to subsurface waters (Fig. 1). Indeed, a negative correlation between chlorophyll-*a* and surface nitrate and phosphate was observed. The predominant diatom genus identified in the study area, *Thalassiosira*, displayed the same pattern (Table 1). In offshore waters, low surface concentrations of these nutrients were associated with a high abundance of diatoms, especially in the northern section of our survey (Figs. 3 and 5). Additionally, the vertical distribution of nutrients was consistent with low nitrate and phosphate concentrations expected for surface waters influenced by freshwater discharges (Silva and Vargas, 2014). Nevertheless, our results point at high concentrations of nitrate, phosphate, and silicic acid in surface waters of the inshore area influenced by the Boca del Guafo (ca. 44 °S; Fig. 3), suggesting that fjord waters can contribute with dissolved inorganic nutrients to the continental shelf off northern Patagonia. Salmon farming activity, widely distributed in the Inner Sea of Chiloé, the Reloncaví Sound, and along the fjord system associated with the Moraleda Channel, may be an additional source of phosphate and nitrate in Chilean fjords (Soto and Norambuena., 2004; Iriarte et al., 2013; Quiñones et al., 2019). However, quantitative analysis of the role of salmon farms as a source of dissolved inorganic nutrients in this region remains unevaluated. In addition, high concentrations of silicic acid in surface waters of the fjords of northern Patagonia have previously been attributed to river discharges (González et al., 2010; Vargas et al., 2011; Cuevas et al., 2019).

We also observed relatively higher concentrations of silicic acid and phosphate coinciding with salinities <33 in surface waters of the area of the submarine Cucao Canyon (Figs. 1, 2 and 3), suggesting the influence of continental waters from the Chiloé island on the

distribution of nutrients. Consistently, waters with high content of nutrients from the Cucao lake are discharged to the coast by the homonymous river (Villalobos et al., 2003). Hence, it seems that the interaction of freshwater discharge with the dynamics of nutrients associated with submarine canyons (Fernández-Arcaya et al., 2017) might impact the productivity and phytoplankton ecology in this area. In the southern region, a remarkable peak of ammonia was observed in inshore waters of the Taitao Peninsula and in the Gulf of Penas (Fig. 3F), which was accompanied by moderate concentrations of phosphate and silicic acid (Figs. 3D, E). This high level of ammonia ( $>1 \mu\text{M}$ ) coincided with a high abundance of phytoplankton, mainly of diatoms of the genera *Guinardia* and *Lauderia* (Figs. 5E, F). The Taitao Peninsula is considered an important area of spawning and nursery of the southern hake, *Merluccius australis*, a demersal fish supporting an important fishery in the region (Flores et al., 2019, 2020). However, from a biogeochemical point of view, this area remains poorly studied; thus, the mechanisms supporting this biological activity are unknown. Here, we offer evidence for processes associated with organic matter degradation and/or plankton excretion (i.e. high ammonium concentrations) as possible mechanisms influencing the biological activity and phytoplankton biomass in the area. Chain-forming diatoms can uptake ammonium at high rates and thus sustain their nitrogen demand under variable conditions of nitrate availability (Olofsson et al., 2019).

We suggest that the variations in surface water conditions are attributable to the enhanced influence of freshwater at latitudes higher than  $45^\circ\text{S}$ , including river discharges and meltwaters from the Northern and Southern Patagonian icefields. The impact of freshwater increases in the Gulf of Penas, which represents the main route for water exchange between the open ocean and the large Martínez-Baker channel system, which receives waters from the surrounding rivers. In this area, several glaciers have experienced retreat in the last decades (Glasser et al., 2011), releasing a large volume of fresh and cold meltwater (Rignot et al., 2003; Willis et al., 2012) that can reduce the availability of silicic acid in the fjords (Torres et al., 2014). Consistently, we found Si:N ratio  $<1$  at higher latitudes (Fig. 6B), a condition that might limit the growth of diatoms with high silicic acid demand and thus exert pressure on phytoplankton ecology as formerly claimed for Patagonian interior waters. Torres et al. (2014) stated that the southward deficit in dissolved silica may be the responsible factor for southward reductions in plankton biomass and a more frequent occurrence of non-diatom blooms. Moreover, under favorable light conditions the optimal combination of freshwater and ocean nutrients (silicic acid and iron vs. nitrate and phosphate, respectively) that trigger early spring bloom of diatoms might occur at intermediate salinities along the fjord gradient (Torres et al., 2023). At higher salinities, such as the observed for waters of the continental shelf, a stress by deficit of silicic acid is expected with effects on the community structure and physiology of phytoplankton (Torres et al., 2023).

## 4.2. Microphytoplankton diversity and abundance

We identified more than 20 taxa of phytoplankton in the size range of  $\sim 10$  to  $120 \mu\text{m}$  from the IFCB image collection, including diatoms, dinoflagellates, ciliates and silicoflagellates (Fig. 4). The composition of the identifiable phytoplankton in the operational size fraction of the IFCB coincided in ca. 70% with the phytoplankton identified by the traditional microscopic method in the oceanographic stations (Supplementary material Fig. 3). Chain-forming diatoms were the principal component of the phytoplankton in the study area, with the genera *Thalassiosira*, *Chaetoceros* and *Guinardia* being the most abundant, followed by

*Cerataulina* and *Lauderia* (Figs. 5 and 6). Additionally, dinoflagellates and ciliates represented a significant fraction of the total cells in the entire study area (Figs. 5 and 6). Among dinoflagellates, except for *Triplos*, we did not identify taxa to the genera level because of the predominance of small size cells that difficulted their identification (Fig. 4). Some dinoflagellates identified as belonging to the genus *Dinophysis* were present in low abundances, and thus were included in the general “Dinoflagellate” category. Similarly, ciliates were not identified to genus level but treated as a group.

In the following paragraphs we compare our results with phytoplankton data from the inner waters of the Patagonian fjord ecosystem. As stated above, phytoplankton composition and distribution in Patagonian inner waters are plentiful whereas information is scarce for the continental shelf and slope waters off Patagonia.

The abundance and composition of phytoplankton within Patagonian fjords has been described as highly variable (Pizarro et al., 2005; Alves-de-Souza et al., 2008; González et al., 2011; Montero et al., 2017a), with spatial gradients, seasonal cycles, and episodic blooms likely forced by favorable light conditions (Iriarte and González., 2008; González et al., 2010) and nutrient availability following the interaction between fresh and ocean waters (González et al., 2011, 2013; Montero et al., 2017b; Pérez-Santos et al., 2021). In terms of phytoplankton assemblage composition, and although our results show the predominance of diatoms frequently detected in Patagonian fjord waters, there are differences for some taxa reported as conspicuous during productive periods. For example, the genera *Skeletonema* and *Pseudo-nitzschia* have been commonly reported in the stratified inner fjord and channel waters of southernmost Chile (41–55° S) (Pizarro et al., 2005; Alves-de-Souza et al., 2008; Pinto-Torres et al., 2023), but showed low abundances in our study area (Fig. 6, Supplementary material Fig. 3). On the other hand, the prevalence of members of the genera *Lauderia* and *Cerataulina* in surface waters at latitudes higher than 45 °S (Figs. 6 and 7), had minimal contribution in fjord waters of northern and central Patagonia (Vargas et al., 2008; Montero et al., 2017a). The comparison between inshore and offshore microphytoplankton composition suggests a spatial segregation of assemblages, probably associated with different taxa adapted to the variable conditions along the fjords-ocean gradient. However, we are also aware that our observations represent a specific time in the annual cycle of phytoplankton populations, and thus differences are expected under different stages of succession of the phytoplankton community.

In terms of abundance, our results ( $\sim 1,000 - 400,000$  cells  $L^{-1}$ ) are comparable to other published reports on the abundance of total phytoplankton and diatoms in inshore waters of northern and central Patagonia (Pizarro et al., 2005; González et al., 2013, Vargas et al., 2008), but are at least an order of magnitude lower than data ( $10^6$  cells  $L^{-1}$ ) reported for late winter and spring bloom conditions in several Patagonian fjords (Alves-de-Souza et al., 2008; González et al., 2010; Montero et al., 2017b). We believe there may be at least three possible causes that may explain the differences in our IFCB sampling and results with respect to the abundance and richness of phytoplankton derived from traditional methods: 1) The IFCB image analysis routine has limitations in discriminating individual cells of chain-forming diatoms (Oslo and Sosik, 2007), which are widely distributed in Patagonian waters, thus producing an underestimation of abundance. We suggest this reason as a primary explanation for the differences between our results and the estimations of cell abundance derived from microscopy (Supplementary material Fig. 3). 2) The operational size range of the IFCB



between ~10 and 120  $\mu\text{m}$  might omit the fraction of the largest microphytoplankton size. This may have been the case for *Rhizosolenia*, a large diatom (>250  $\mu\text{m}$ ; Alves-de-Souza et al., 2008) reported as highly abundant in waters of Patagonian fjords (Iriarte et al., 2007; González et al., 2011; Pérez-Santos et al., 2021) and showing high density in discrete samples (Supplementary material Fig. 3); *Rhizosolenia* was poorly represented in the IFCB images, and thus was not included in the report after running the routine for imaging processing. Similarly, phytoplankton cells lower than 10  $\mu\text{m}$  were not included in our analysis. This fraction of phytoplankton includes some nano-diatoms such as *Minidiscus* sp. that may contribute significantly to autotrophic biomass of fjords during austral spring (Torres et al., 2023). 3) Our continuous underway sampling at a fixed depth of ~5 m is not necessarily representative of the depth of the peak in phytoplankton biomass, which mostly ranged between 10 and 20 m. Nevertheless, significant correlation between cell abundance and the concentration of surface chlorophyll-*a* (Table 1) and the coherence with nutrients distribution (Fig. 3) support the patterns of phytoplankton abundance observed. Finally, it is important to remark that our comparisons of phytoplankton distribution are with data from fjord waters, which are influenced by other factors and thus follow different dynamics than oceanic waters.

#### **4.3. Contribution of microphytoplankton to autotrophic biomass and carbon fluxes of the continental shelf**

Depending on their demand for silicate, diatoms can be separated into highly or poorly silicified (Brezinski, 1985; Conley et al., 1989; Rousseau et al., 2002), where the level of silicification depends on silicic acid availability and the cell size (Conley et al., 1989), and can be evaluated by the elemental Si:C cell ratio (Rousseau et al., 2002). Thus, based on estimations of cell size derived from data of biovolume obtained from available routines for IFCB image processing (Moberg and Sosik., 2012) and the relation of carbon and silicate content with cell biovolume (Conley et al., 1989; Menden-Deuer and Lessard., 2000), we calculated the theoretical molar Si:C ratio of the representative diatoms of the northern and southern macrozones. Our estimations showed higher mean Si:C ratio values in *Thalassiosira* and *Chaetoceros* than in *Guinardia* and *Cerataulina* (Fig. 8), especially in the southern region of the study area, suggesting lower silicification in the diatoms that dominate in these waters. In contrast, the significant supply of silicic acid by rivers in northern Patagonia (González et al., 2010; Vargas et al., 2011) may result in higher Si:C ratio for the genera representative of this area (*Chaetoceros* and *Thalassiosira*).

Diatoms contribute significantly to carbon export to the deep ocean and thus to the functioning of the biological carbon pump. The size and morphology of diatoms impact carbon exporting, with the elemental composition and silicification being considered factors that modulate carbon transfer (Tréguer et al., 2018). Cell silicification in diatoms depends on the content of dissolved silicic acid and also on iron bioavailability that may induce the growth of thin- or thick-shelled diatoms and thus impact the carbon and silica fluxes (i e., carbon- vs. silica-sinkers; Assmy et al., 2013). Although data on iron distribution are lacking for Patagonian fjords, it is considered that rivers and meltwaters supply iron to the downstream environments. A recent study evidenced that the glacier-fed rivers of Patagonia were relatively poor in the soluble fraction of iron but rich in the colloidal and particulate phases (Pryer et al., 2020), which may account for a fraction of labile iron in the downstream fjords. However, abiotic processes (e g. flocculation and settling; Pryer et al., 2020) and likely biological activity can remove labile iron along the estuarine waters before reaching

the offshore region (Torres et al., 2023), with the consequence of iron limitation in waters of the continental shelf off central Patagonia. In this scenario, and in agreement with our estimations of Si:C ratio and the categories proposed by Assmy et al. (2013), we hypothesize that the diatoms representative of these waters (e.g. *Cerataulina*) may act as carbon-sinker, while those representative of northern Patagonia (e.g. *Chaetoceros*) behave as silica-sinker. Considering the documented retreat of several Patagonian glaciers (Rignot et al., 2003; Glasser et al., 2011) and the expected increase of Si and reduction of iron river export by losing glacier cover (Pryer et al., 2020), we suggest a change from carbon to silica-sinkers in diatoms dominating central Patagonia waters and thus a potential impact on fluxes and exportation of carbon. Our estimations of microphytoplankton carbon were comparable to that observed in waters of Patagonian fjords and of the highly productive upwelling ecosystem of central Chile (Table 3), with diatoms contributing with most of the autotrophic biomass. Thus, we suggest that the continental shelf off Patagonia can contribute significantly to the synthesis, exportation, and sequestration of organic carbon in the southeastern Pacific Ocean.

#### **4.4. Conclusions**

This study represents the first high-resolution spatial analysis of phytoplankton distribution in waters of the continental shelf off Chilean Patagonia and contributes with a baseline for comparative analysis of phytoplankton under changing conditions in this large coastal-ocean interface strongly influenced by glacial fjords. Our findings evidenced the presence of two main assemblages of microphytoplankton during austral spring, distributed in two macrozones delimited by latitude 45 °S. Major changes in phytoplankton composition were associated with changes in the contribution of the predominant genera of diatoms to the total abundance, and with decreasing temperature, salinity, and the Si:N ratio following the strong influence of freshwaters at latitudes south of 45°S attributable to the enhanced discharge of meltwaters from the Patagonian icefields. Our results also support the importance of large channels for exchanging biogeochemical relevant components between the ocean and fjords and place the area of the Taitao Peninsula as a critical oceanographic transition zone of physical and biogeochemical conditions. Finally, increasing meltwaters by glacial melting in central Patagonia can impact silicic acid availability and, thus, phytoplankton diversity in waters of the shelf, with the prevalence of less silicified diatoms. However, as glacier cover decrease over time, this scenario may change and potentially impact the role of the coastal ocean off Patagonia in carbon exporting and sequestration.

#### **Funding**

This research was funded by the Chilean National Agency for Research and Development (ANID) through the research program “Asignación de tiempo de buque oceanográfico AGS-61 Cabo de Hornos 2018” (AUB180003), the FONDEQUIP grant EQM170178, and the research Centers COPAS Sur-Austral AFB170006 and COPAS Coastal FB210021. Data analyses were partially funded by FONDECYT # 1180954. CBL and HG acknowledge support by the Centro IDEAL (FONDAP # 15150003).

#### **Data availability**

Data will be made available on request.

## Acknowledgments

We thank the captain and crew of the R/V Cabo de Hornos for their valuable support during sampling. We also thank technical team of the Laboratorio de Oceanografía Física Aplicada a Ecosistemas Costeros (LOFEC) for help in data analysis.

## Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

## Author contribution

**Julio Poblete-Ulloa:** Formal analysis, Investigation and Writing – original draft; **Marcelo H Gutiérrez:** Conceptualizing, Supervision, Formal analysis, Investigation, Writing – review & editing; **Carina B Lange, Diego Narváez, Paulina Montero, Camila Fernández and Humberto E. González:** Investigation, Writing – review & editing.

## References

- Aguayo, R., León-Muñoz, J., Vargas-Baecheler, J., Montecinos, A., Garreaud, R., Urbina, M., Soto, D., Iriarte, J.L., 2019. The glass half-empty: climate change drives lower freshwater input in the coastal system of the Chilean Northern Patagonia. *Clim. Change* 155, 417–435. <https://doi.org/10.1007/s10584-019-02495-6>
- Aiken, C.M., 2012. Seasonal thermal structure and exchange in Baker Channel, Chile. *Dynam. Atmos. Oceans* 58, 1–19. <https://doi.org/10.1016/j.dynatmoce.2012.07.001>
- Aiken, C.M., Navarrete, S.A., Pelegrí, J.L., 2011. Potential changes in larval dispersal and alongshore connectivity on the central Chilean coast due to an altered wind climate. *J. Geophys. Res. Biogeosci.* 116, 1–14. <https://doi.org/10.1029/2011JG001731>
- Alves-De-Souza, C., González, M.T., Iriarte, J.L., 2008. Functional groups in marine phytoplankton assemblages dominated by diatoms in fjords of southern Chile. *J. Plankton Res.* 30, 1233–1243. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn079>
- Aracena, C., Lange, C.B., Luis Iriarte, J., Rebolledo, L., Pantoja, S., 2011. Latitudinal patterns of export production recorded in surface sediments of the Chilean Patagonian fjords (41–55°S) as a response to water column productivity. *Cont. Shelf Res.* 31, 340–355. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.08.008>
- Assmy, P., Smetacek, V., Montresor, M., Klaas, C., Henjes, J., Strass, V.H., Arrieta, J.M., Bathmann, U., Berg, G.M., Breitbarth, E., Cisewski, B., Friedrichs, L., Fuchs, N., Herndl, G.J., Jansen, S., Krägel, S., Latasa, M., Peeken, I., Röttgers, R., Scharek, R., Schüller, S.E., Steigenberger, S., Webb, A., Wolf-Gladrow, D., 2013. Thick-shelled, grazer-protected diatoms decouple ocean carbon and silicon cycles in the iron-limited Antarctic Circumpolar Current. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 110, 20633–20638. <https://doi.org/10.1073/pnas.1309345110>
- Brzezinski, M.A., 1985. THE Si:C:N Ratio of marine diatoms: Interspecific variability and the effect of some environmental variables. *J. Phycol.* <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1985.00347.x>

- Buchan, S.J., Quiñones, R.A., 2016. First insights into the oceanographic characteristics of a blue whale feeding ground in northern Patagonia, Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 554, 183–199. <https://doi.org/10.3354/meps11762>
- Buschmann, A.H., Riquelme, V.A., Hernández-González, M.C., Varela, D., Jiménez, J.E., Henríquez, L.A., Vergara, P.A., Guíñez, R., Filún, L., 2006. A review of the impacts of salmonid farming on marine coastal ecosystems in the southeast Pacific. *ICES J. Mar. Sci.* 63, 1338–1345. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.04.021>
- Calvete, C., Sobarzo, M., 2011. Quantification of the surface brackish water layer and frontal zones in southern Chilean fjords between Boca del Guafo (43°30'S) and Estero Elefantes (46°30'S). *Cont. Shelf Res.* 31, 162–171. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.09.013>
- Conley, D.J., Kilham, S.S., Theriot, E., 1989. Differences in silica content between marine and freshwater diatoms. *Limnol. Oceanogr.* 34, 205–212. <https://doi.org/10.4319/lo.1989.34.1.0205>
- Cuevas, L.A., Tapia, F.J., Iriarte, J.L., González, H.E., Silva, N., Vargas, C.A., 2019. Interplay between freshwater discharge and oceanic waters modulates phytoplankton size-structure in fjords and channel systems of the Chilean Patagonia. *Prog. Oceanogr.* 173, 103–113. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.02.012>
- Dávila, P.M., Figueroa, D., Müller, E., 2002. Freshwater input into the coastal ocean and its relation with the salinity distribution off austral Chile (35–55°S). *Cont. Shelf Res.* 22, 521–534. [https://doi.org/10.1016/S0278-4343\(01\)00072-3](https://doi.org/10.1016/S0278-4343(01)00072-3)
- Fernandez-Arcaya, U., Ramirez-Llodra, E., Aguzzi, J., Allcock, A.L., Davies, J.S., Dissanayake, A., Harris, P., Howell, K., Huvenne, V.A.I., Macmillan-Lawler, M., Martín, J., Menot, L., Nizinski, M., Puig, P., Rowden, A.A., Sanchez, F., Van den Beld, I.M.J., 2017. Ecological role of submarine canyons and need for canyon conservation: A review. *Front. Mar. Sci.* 4, 1–26. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00005>
- Flores, E.A., Castro, L.R., Narváez, D.A., Lillo, S., Balbontín, F., Osorio-Zúñiga, F., 2019. Inter-annual and seasonal variations in the Outer and Inner Sea spawning zones of southern hake, *Merluccius australis*, inferred from early life stages distributions in Chilean Patagonia. *Prog. Oceanogr.* 171, 93–107. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.12.013>
- Flores, E.A., Parada, C., Castro, L.R., Narváez, D.A., Sepúlveda, H.H., 2020. Connectivity in early life stages of the southern hake, *Merluccius australis*, in northern Chilean Patagonia. *J. Mar. Syst.* 212. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2020.103452>
- Galán, A., Saldías, G.S., Corredor-Acosta, A., Muñoz, R., Lara, C., Iriarte, J.L., 2021. Argo Float Reveals Biogeochemical Characteristics Along the Freshwater Gradient Off Western Patagonia. *Front. Mar. Sci.* 8, 1–9. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.613265>
- Glasser, N.F., Harrison, S., Jansson, K.N., Anderson, K., Cowley, A., 2011. Global sea-level contribution from the Patagonian Icefields since the Little Ice Age maximum. *Nat. Geosci.* 4, 303–307. <https://doi.org/10.1038/ngeo1122>

- González, H.E., Calderón, M.J., Castro, L., Clement, A., Cuevas, L.A., Daneri, G., Iriarte, J.L., Lizárraga, L., Martínez, R., Menschel, E., Silva, N., Carrasco, C., Valenzuela, C., Vargas, C.A., Molinet, C., 2010. Primary production and plankton dynamics in the Reloncaví Fjord and the Interior Sea of Chiloé, northern Patagonia, Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 402, 13–30. <https://doi.org/10.3354/meps08360>
- González, H.E., Castro, L., Daneri, G., Iriarte, J.L., Silva, N., Vargas, C.A., Giesecke, R., Sánchez, N., 2011. Seasonal plankton variability in Chilean Patagonia fjords: Carbon flow through the pelagic food web of Aysen Fjord and plankton dynamics in the Moraleda Channel basin. *Cont. Shelf Res.* 31, 225–243. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.08.010>
- González, H.E., Castro, L.R., Daneri, G., Iriarte, J.L., Silva, N., Tapia, F., Teca, E., Vargas, C.A., 2013. Land-ocean gradient in haline stratification and its effects on plankton dynamics and trophic carbon fluxes in Chilean Patagonian fjords (47–50°S). *Prog. Oceanogr.* 119, 32–47. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.06.003>
- Grasshoff, K., Ehrhardt, M., & Kremling, K. 1983. *Methods of Seawater Analysis*. 2nd Edition. Verlag Chemie Weinheim, New York. 419 p.
- Holmes, R.M., Aminot, A., Kérouel, R., Hooker, B.A., Peterson, B.J., 1999. A simple and precise method for measuring ammonium in marine and freshwater ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56, 1801–1808. <https://doi.org/10.1139/f99-128>
- Iriarte, J., Gonzalez, H., 2008. Phytoplankton bloom ecology of the inner Sea of Chiloé, Southern Chile. *Nova Hedwigia*: 67–79.
- Iriarte, J.L., Kusch, A., Osses, J., Ruiz, M., Iriarte, J.L., 2001. Phytoplankton biomass in the sub-Antarctic area of the Straits of Magellan (53°S), Chile during spring-summer 1997/1998. *Polar Biol.* 24, 154–162. <https://doi.org/10.1007/s003000000189>
- Iriarte, J.L., González, H.E., Liu, K.K., Rivas, C., Valenzuela, C., 2007. Spatial and temporal variability of chlorophyll and primary productivity in surface waters of southern Chile (41.5–43° S). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 74, 471–480. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.05.015>
- Iriarte, J.L., Pantoja, S., González, H.E., Silva, G., Paves, H., Labbé, P., Rebolledo, L., Van Ardelan, M., Häussermann, V., 2013. Assessing the micro-phytoplankton response to nitrate in Comau Fjord (42 S) in Patagonia (Chile), using a microcosms approach. *Environ. Monit. Assess.* 185, 5055–5070. <https://doi.org/10.1007/s10661-012-2925-1>
- Iriarte, J.L., Cuevas, L.A., Cornejo, F., Silva, N., González, H.E., Castro, L., Montero, P., Vargas, C.A., Daneri, G., 2018. Low spring primary production and microplankton carbon biomass in Sub-Antarctic Patagonian channels and fjords (50–53°S). *Arct. Antarct. Alp. Res.* 50. <https://doi.org/10.1080/15230430.2018.1525186>
- Jacob, B.G., Tapia, F.J., Daneri, G., Iriarte, J.L., Montero, P., Sobarzo, M., Quiñones, R.A., 2014. Springtime size-fractionated primary production across hydrographic and PAR-light gradients in Chilean Patagonia (41–50°S). *Prog. Oceanogr.* 129, 75–84. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.08.003>

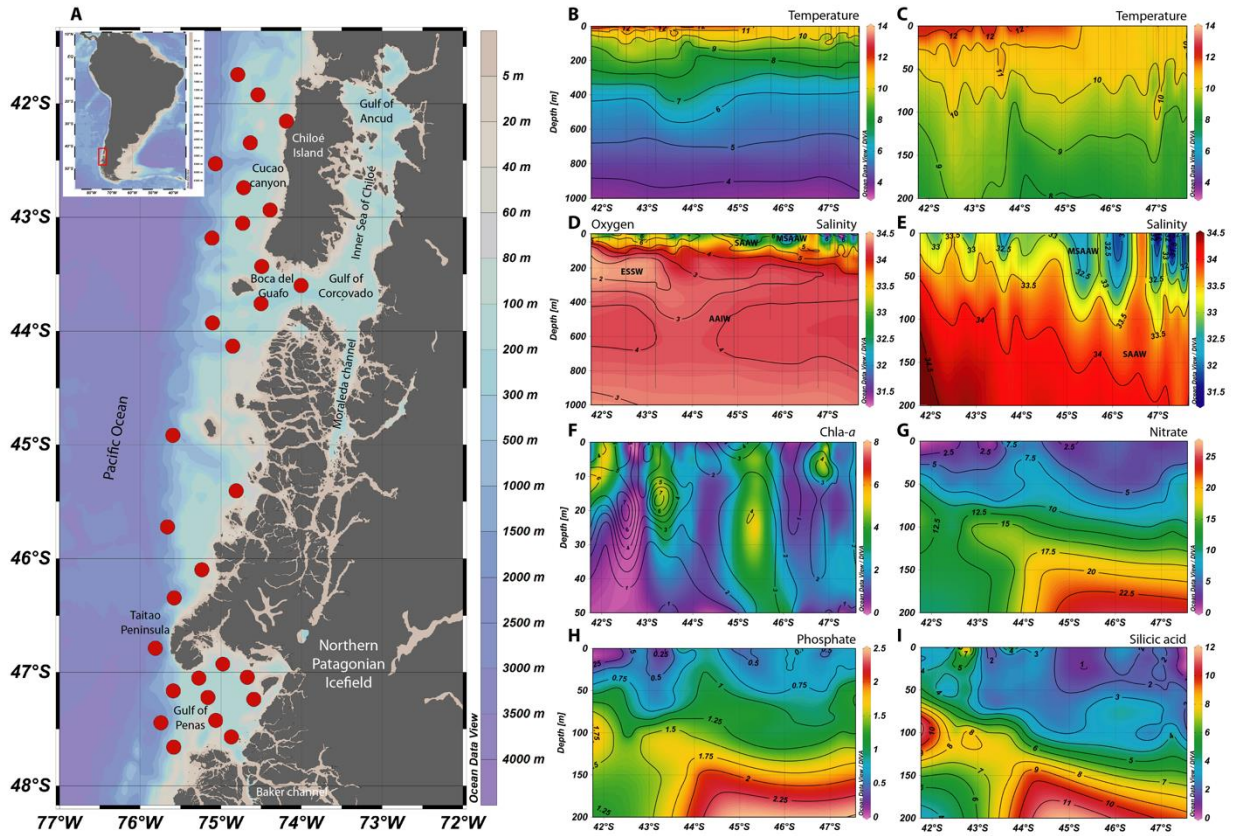
- Menden-Deuer, S., Lessard, E.J., 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnol. Oceanogr.* 45, 569–579. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0569>
- Moberg, E.A., Sosik, H.M., 2012. Distance maps to estimate cell volume from two-dimensional plankton images. *Limnol. Oceanogr. Methods* 10, 278–288. <https://doi.org/10.4319/lom.2012.10.278>
- Moffat, C., 2014. Wind-driven modulation of warm water supply to a proglacial fjord, Jorge Montt Glacier, Patagonia. *Geophys. Res. Lett.* 41, 3943–3950. <https://doi.org/10.1002/2014GL060071>
- Moffat, C., Tapia, F.J., Nittrouer, C.A., Hallet, B., Bown, F., Boldt Love, K., Iturra, C., 2018. Seasonal Evolution of Ocean Heat Supply and Freshwater Discharge From a Rapidly Retreating Tidewater Glacier: Jorge Montt, Patagonia. *J. Geophys. Res. Oceans* 123, 4200–4223. <https://doi.org/10.1002/2017JC013069>
- Montero, P., Daneri, G., González, H.E., Iriarte, J.L., Tapia, F.J., Lizárraga, L., Sanchez, N., Pizarro, O., 2011. Seasonal variability of primary production in a fjord ecosystem of the Chilean Patagonia: Implications for the transfer of carbon within pelagic food webs. *Cont. Shelf Res.* 31, 202–215. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.09.003>
- Montero, P., Daneri, G., Tapia, F., Iriarte, J.L., Crawford, D., 2017a. Diatom blooms and primary production in a channel ecosystem of central patagonia. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 45, 999–1016. <https://doi.org/10.3856/vol45-issue5-fulltext-16>
- Montero, P., Pérez-Santos, I., Daneri, G., Gutiérrez, M.H., Igor, G., Seguel, R., Purdie, D., Crawford, D.W., 2017b. A winter dinoflagellate bloom drives high rates of primary production in a Patagonian fjord ecosystem. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 199, 105–116. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.09.027>
- Montero, P., Gutiérrez, M.H., Daneri, G., Jacob, B., 2022. The Effect of Salmon Food-Derived DOM and Glacial Melting on Activity and Diversity of Free-Living Bacterioplankton in Chilean Patagonian Fjords. *Front. Microbiol.* 12. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.772900>
- Narváez, D.A., Vargas, C.A., Cuevas, L.A., García-Loyola, S.A., Lara, C., Segura, C., Tapia, F.J., Broitman, B.R., 2019. Dominant scales of subtidal variability in coastal hydrography of the Northern Chilean Patagonia. *J. Mar. Syst.* 193, 59–73. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2018.12.008>
- Olofsson, M., Robertson, E.K., Edler, L., Arneborg, L., Whitehouse, M.J., Ploug, H., 2019. Nitrate and ammonium fluxes to diatoms and dinoflagellates at a single cell level in mixed field communities in the sea. *Sci. Rep.* 9, 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-38059-4>
- Pantoja, S., Luis Iriarte, J., Daneri, G., 2011. Oceanography of the Chilean Patagonia. *Cont. Shelf Res.* 31, 149–153. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.10.013>
- Parsons, T.R., Maita, Y. and Lalli, C.M. 1984. A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Oxford, UK, Pergamon, Press, 173pp. DOI: <http://dx.doi.org/10.25607/OBP-1830>

- Pérez-Santos, I., Díaz, P.A., Silva, N., Garreaud, R., Montero, P., Henríquez-Castillo, C., Barrera, F., Linford, P., Amaya, C., Contreras, S., Aracena, C., Pinilla, E., Altamirano, R., Vallejos, L., Pavez, J., Maulen, J., 2021. Oceanography time series reveals annual asynchrony input between oceanic and estuarine waters in Patagonian fjords. *Sci. Total Environ.* 798. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149241>
- Pinto-Torres, M., Pizarro, G., York, R.B., Alves-de-Souza, C., Lundholm, N., Mardones, J.I., Nariño, M.J., Iriarte, J.L., 2023. Unveiling species diversity within the toxic diatom genus *Pseudo-nitzschia* from the fjords and channels of Magallanes (48°- 51° S), Chile. *Prog. Oceanogr.* 211. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102957>
- Pizarro, G., Montecino, V., Guzman, L., Muñoz, V., Chacón, V., Pacheco, H., Frangópulos, M., Retamal, L., Alárcon, C., 2005. Patrones locales recurrentes del fitoplancton en fiordos y canales australes (43°56'S) en primavera y verano. *Cienc. Tecnol. Mar* 28, 63–83.
- Pryer, H.V., Hawkings, J.R., Wadham, J.L., Robinson, L.F., Hendry, K.R., Hatton, J.E., Kellerman, A.M., Bertrand, S., Gill-Olivas, B., Marshall, M.G., Brooker, R.A., Daneri, G., Häussermann, V., 2020. The influence of glacial cover on riverine silicon and iron exports in Chilean Patagonia. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 34, e2020GB006611. <https://doi.org/10.1029/2020GB006611>
- Quiñones, R.A., Fuentes, M., Montes, R.M., Soto, D., León-Muñoz, J., 2019. Environmental issues in Chilean salmon farming: a review. *Rev. Aquac.* 11, 375–402. <https://doi.org/10.1111/raq.12337>
- R Core Team, 2021. R Core Team 2021 R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing. <https://www.R-project.org/>.
- Rignot, E., Rivera, A., Casassa, G., 2003. Contribution of the Patagonia Icefields of South America to Sea Level Rise. *Science* 302, 434–437. <https://doi.org/10.1126/science.1087393>
- Rousseau, V., Leynaert, A., Daoud, N., Lancelot, C., 2002. Diatom succession, silicification and silicic acid availability in Belgian coastal waters (Southern North Sea). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 236, 61–73. <https://doi.org/10.3354/meps236061>
- Saldías, G.S., Sobarzo, M., Quiñones, R., 2019. Freshwater structure and its seasonal variability off western Patagonia. *Prog. Oceanogr.* 174, 143–153. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.10.014>
- Schlitzer, R., 2021. Ocean Data View 5, vol. 2. <https://odv.awi.de>.
- Sepúlveda, J., Pantoja, S., Hughen, K.A., 2011. Sources and distribution of organic matter in northern Patagonia fjords, Chile (~44-47°S): A multi-tracer approach for carbon cycling assessment. *Cont. Shelf Res.* 31, 315–329. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.05.013>
- Sievers, H., Silva, N., 2008. Water masses and circulation in austral Chilean channels and fjords. *Progress in the Oceanographic Knowledge of Chilean Interior Waters, from Puerto Montt to Cape Horn, Comité Oceanográfico Nacional – Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso*, pp. 53-58

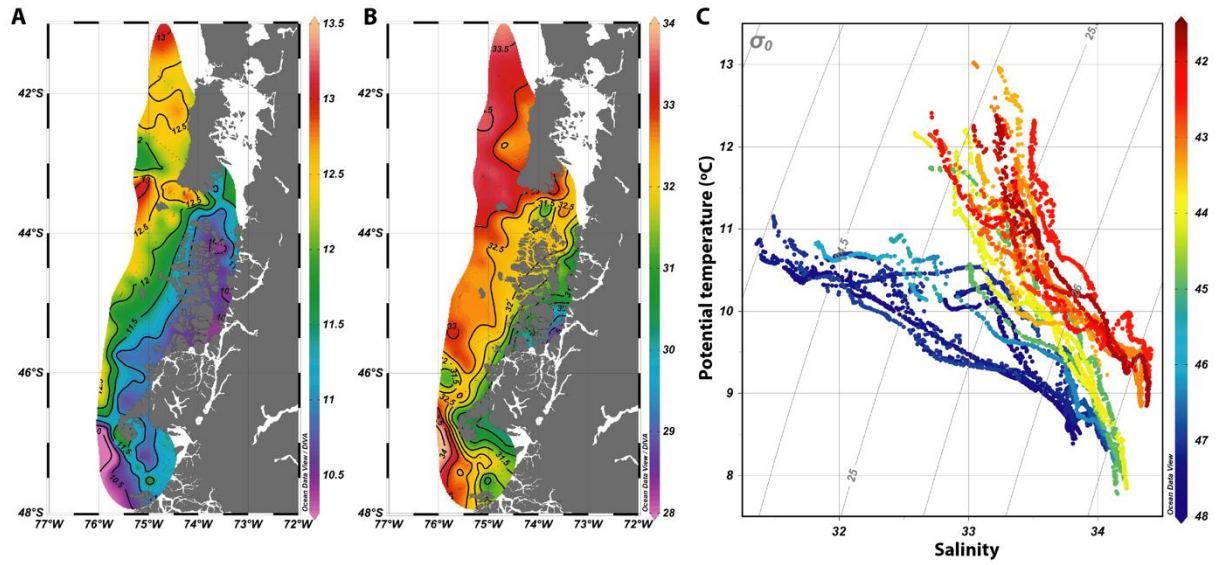
- Silva, N., Vargas, C.A., 2014. Hypoxia in Chilean Patagonian Fjords. *Prog. Oceanogr.* 129, 62–74. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.05.016>
- Silva, N., Rojas, N., Fedele, A., 2009. Water masses in the Humboldt Current System: Properties, distribution, and the nitrate deficit as a chemical water mass tracer for Equatorial Subsurface Water off Chile. *Deep Sea Res. II* 56, 1004–1020. <http://doi:10.1016/j.dsr2.2008.12.013>
- Smith, R.W., Bianchi, T.S., Allison, M., Savage, C., Galy, V., 2015. High rates of organic carbon burial in fjord sediments globally. *Nat. Geosci.* 8, 450–453. <https://doi.org/10.1038/NGEO2421>
- Sosik, H.M., Olson, R.J., 2007. Automated taxonomic classification of phytoplankton sampled with imaging-in-flow cytometry. *Limnol. Oceanogr. Methods* 5, 204–216. <https://doi.org/10.4319/lom.2007.5.204>
- Soto, D., Norambuena, F., 2004. Evaluation of salmon farming effects on marine systems in the inner seas of southern Chile: A large-scale mensurative experiment. *J. Appl. Ichthyol.* 20, 493–501. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2004.00602.x>
- Strub, P.T., James, C., Montecino, V., Rutllant, J.A., Blanco, J.L., 2019. Ocean circulation along the southern Chile transition region (38°–46°S): Mean, seasonal and interannual variability, with a focus on 2014–2016. *Prog. Oceanogr.* 172, 159–198. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.01.004>
- Torres, R., Pantoja, S., Harada, N., González, H.E., Daneri, G., Frangopulos, M., Rutllant, J.A., Duarte, C.M., Rúa-Halpern, S., Mayol, E., Fukasawa, M., 2011. Air-sea CO<sub>2</sub> fluxes along the coast of Chile: From CO<sub>2</sub> outgassing in central northern upwelling waters to CO<sub>2</sub> uptake in southern Patagonian fjords. *J. Geophys. Res. Oceans* 116, 1–17. <https://doi.org/10.1029/2010JC006344>
- Torres, R., Silva, N., Reid, B., Frangopulos, M., 2014. Silicic acid enrichment of subantarctic surface water from continental inputs along the Patagonian archipelago interior sea (41–56°S). *Prog. Oceanogr.* 129, 50–61. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.09.008>
- Torres, R., Reid, B., Pizarro, G., Frangópulos, M., Alarcón, E., Márquez, M., Díaz-Rosas, F., Menschel, E., González, H.E., Moreno-Meynard, P., Montero, P., Pacheco, H., Pinto-Torres, M., Alarcón, C., Ibañez, R., Hawkings, J., 2023. Iron and silicic acid addition effects on early spring macronutrient drawdown and biogenic silica production of Patagonia estuarine waters. *Prog. Oceanogr.* 214. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2023.102982>
- Tréguer, P., Bowler, C., Moriceau, B., Dutkiewicz, S., Gehlen, M., Aumont, O., Bittner, L., Dugdale, R., Finkel, Z., Iudicone, D., Jahn, O., Guidi, L., Lasbleiz, M., Leblanc, K., Levy, M., Pondaven, P., 2018. Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nat. Geosci.* 11, 27–37. <https://doi.org/10.1038/s41561-017-0028-x>
- Utermöhl, H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton Methodik. *Mit. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 9, 1–38. <https://doi.org/10.1080/05384680.1958.11904091>



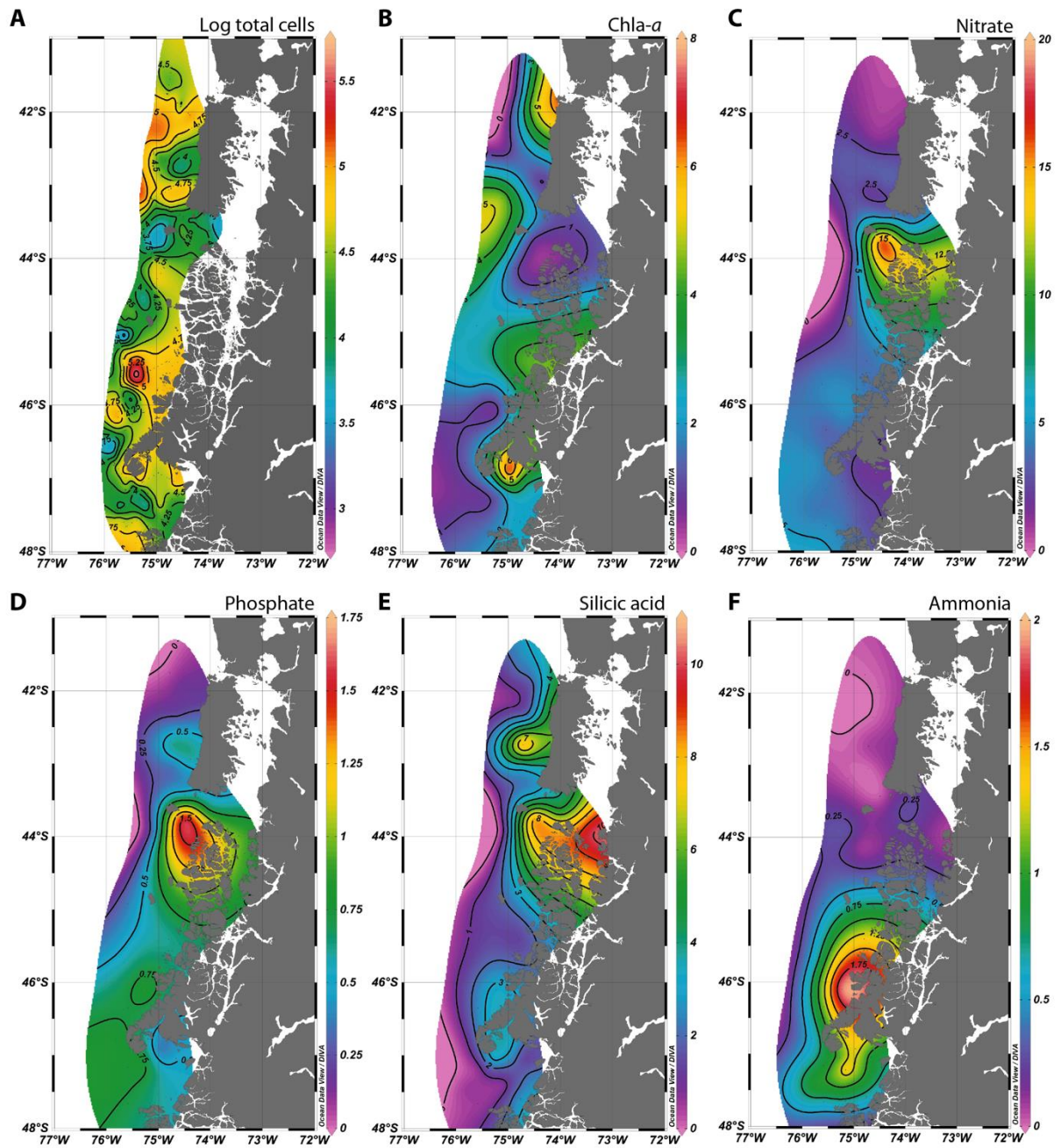
- Vargas, C.A., Martínez, R.A., González, H.E., Silva, N., 2008. Contrasting trophic interactions of microbial and copepod communities in a fjord ecosystem, Chilean Patagonia. *Aquat. Microb. Ecol.* 53, 227–242. <https://doi.org/10.3354/ame01242>
- Vargas, C.A., Martinez, R.A., San Martin, V., Aguayo, M., Silva, N., Torres, R., 2011. Allochthonous subsidies of organic matter across a lake-river-fjord landscape in the Chilean Patagonia: Implications for marine zooplankton in inner fjord areas. *Cont. Shelf Res.* 31, 187–201. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.06.016>
- Villalobos, L., Parra, O., Grandjean, M., Jaque, E., Woelfl, S., Campos, H., 2003. A study of the river basins and limnology of five humic lakes on Chiloé Island. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 76, 563–590. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2003000400003>
- Willis, M.J., Melkonian, A.K., Pritchard, M.E., Rivera, A., 2012. Ice loss from the Southern Patagonian Ice Field, South America, between 2000 and 2012. *Geophys. Res. Lett.* 39, 1–6. <https://doi.org/10.1029/2012GL053136>



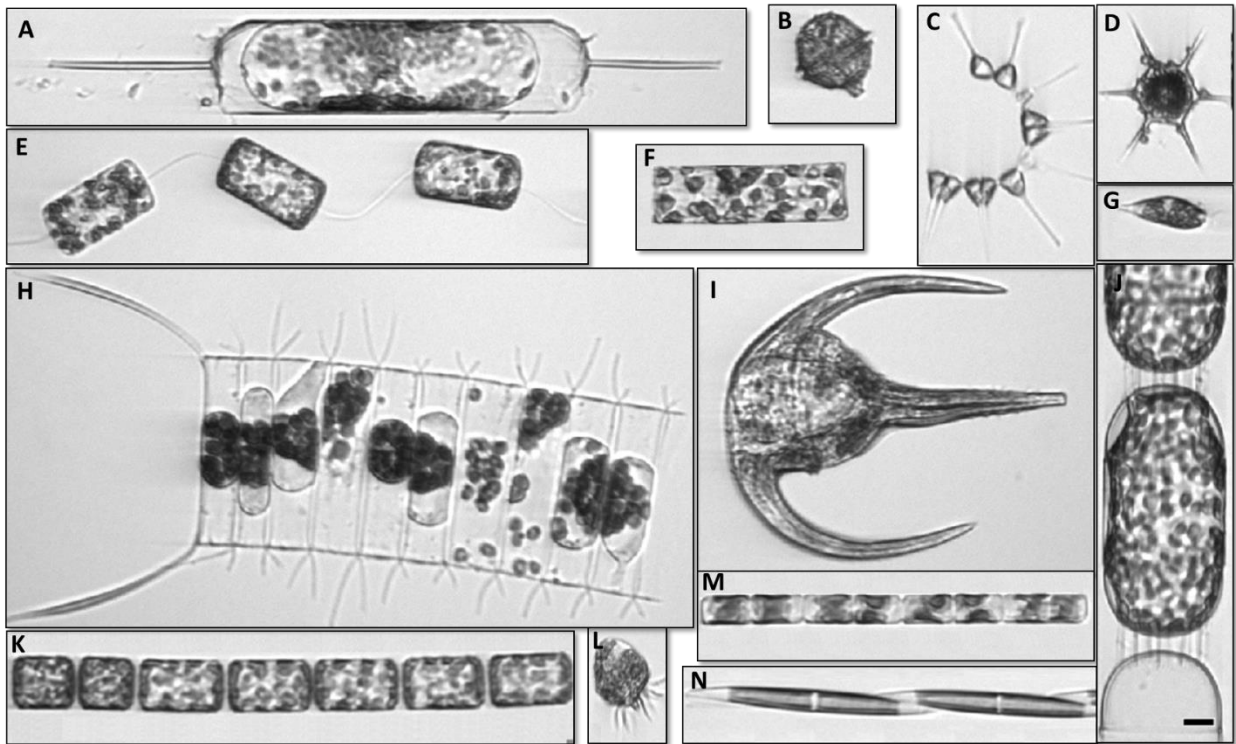
**Figure 1.** Study area including location of oceanographic stations (A), and vertical sections down to 1000 and 200 m of temperature (B, C) and salinity (D, E). Vertical sections of fluorescence with isolines of Chlorophyll-*a* (F) in the upper 50 m, and of nitrate (G), phosphate (H), and silicic acid (I) down to 200 m. Panel D include oxygen isolines in mL L<sup>-1</sup>.



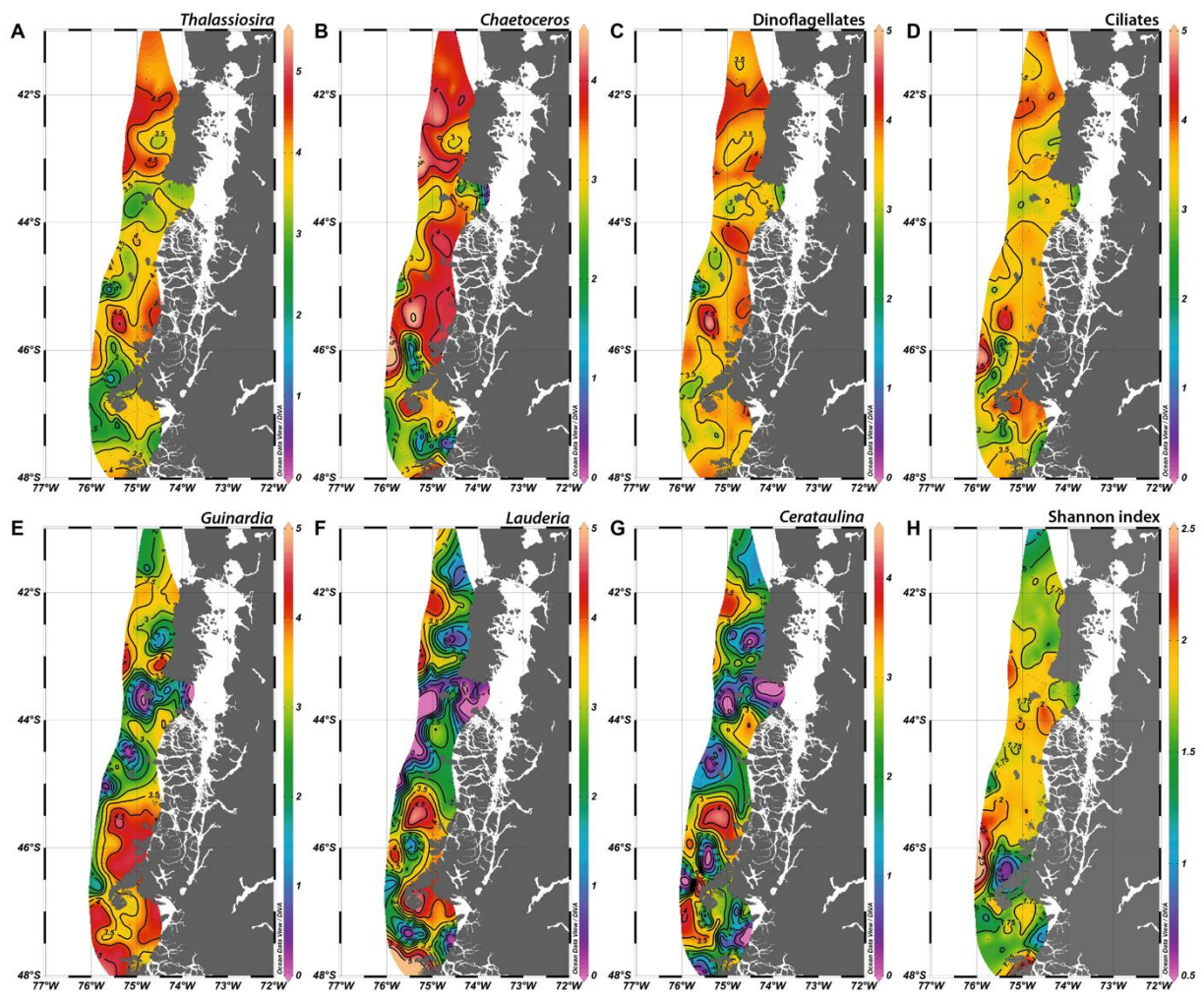
**Figure 2.** Surface maps of temperature (A, °C) and salinity (B), and T-S diagram of surface waters of the study area (C). T-S diagram of surface water showing differences between waters of the northern and southern regions delimited at ~45 °S.



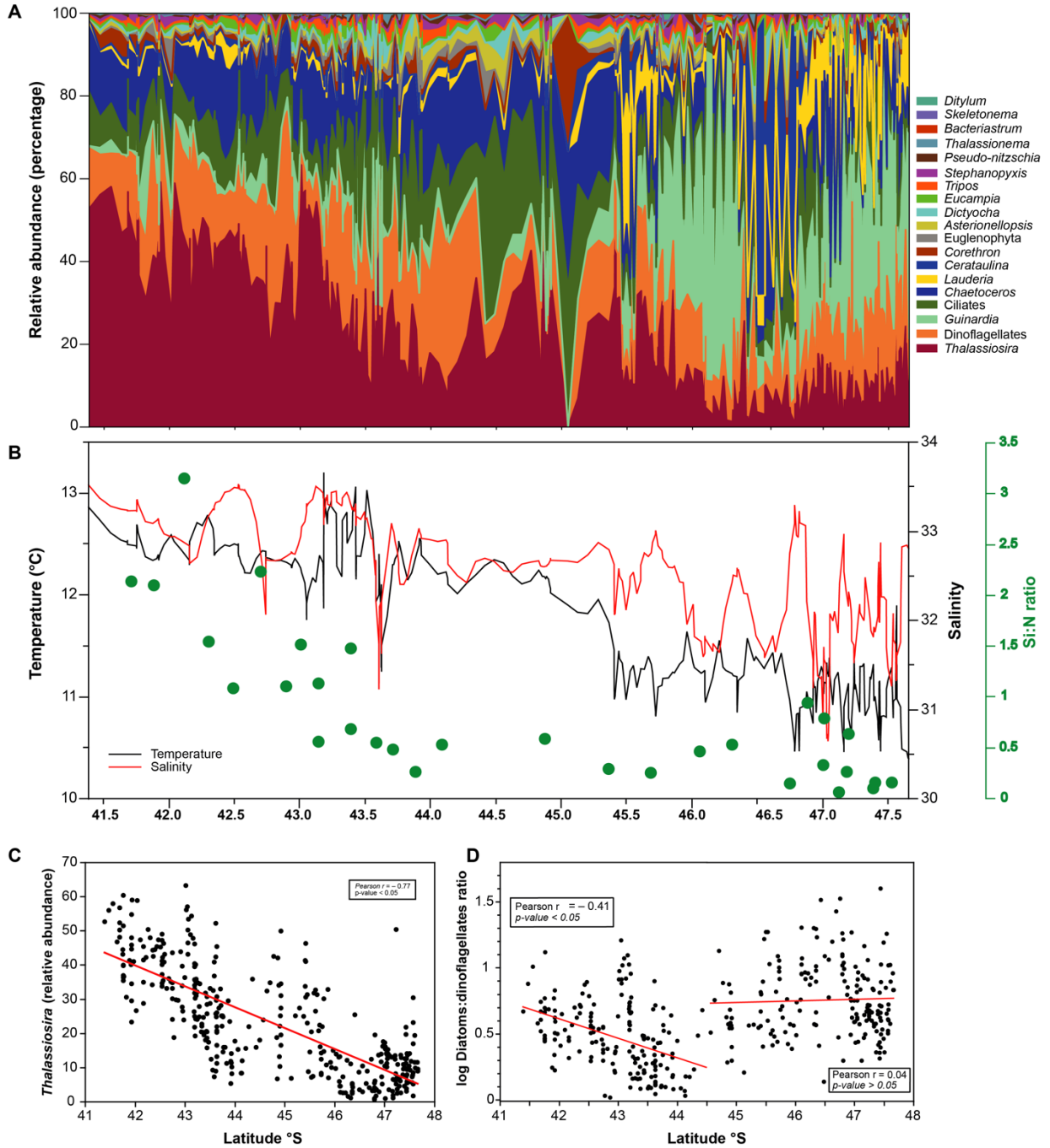
**Figure 3.** Surface maps of total phytoplankton abundance (A, in log cells L<sup>-1</sup>) from continuous underway data, and of chlorophyll-*a* (B, mg m<sup>-3</sup>) and dissolved inorganic nutrients (C-F, μM) concentrations.



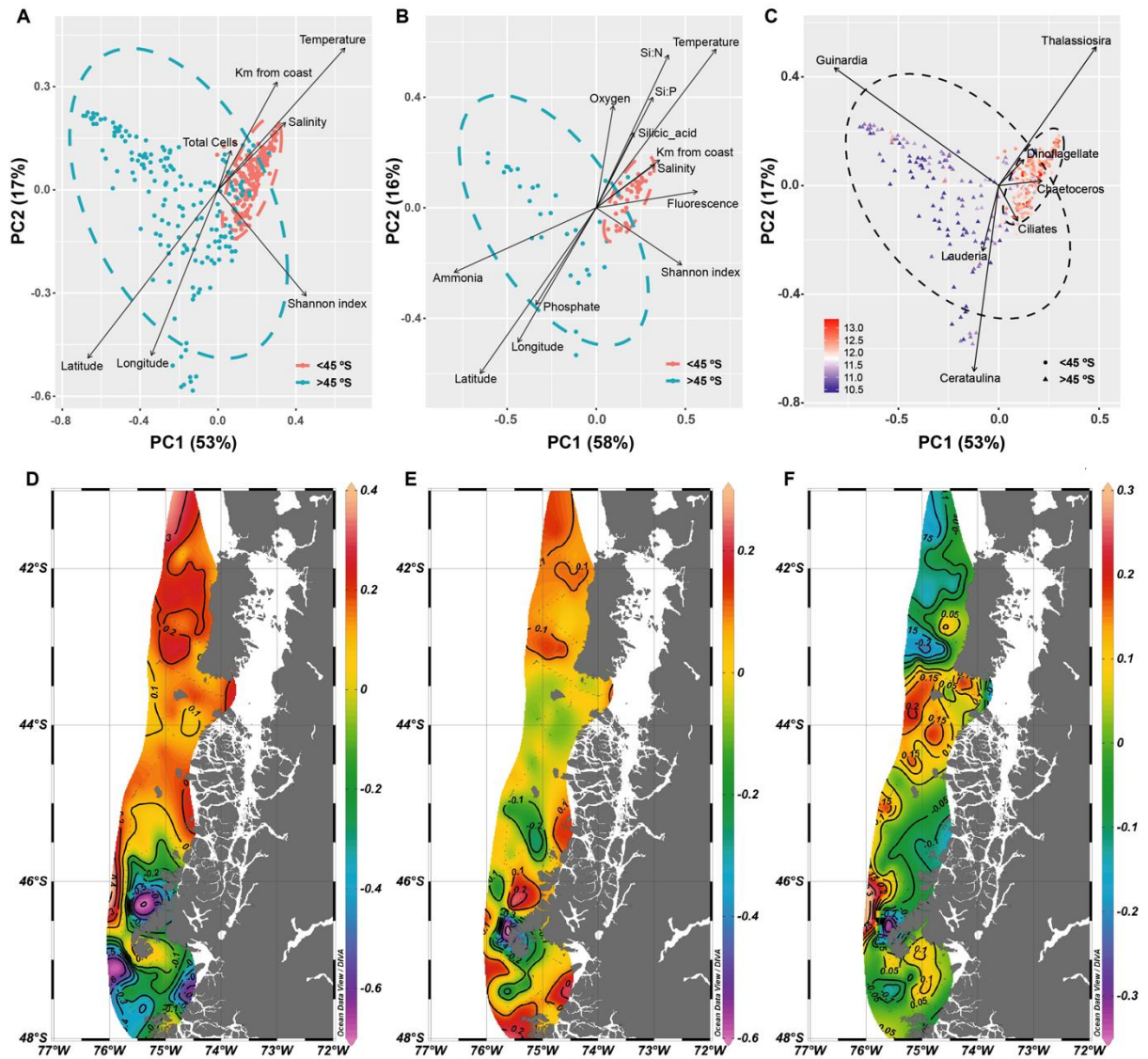
**Figure 4.** Photographs of the most representative phytoplankton taxa collected by the Imaging FlowCytobot during the Taitao cruise in waters of the continental shelf of Patagonia. (A) *Ditylum brightwellii*, (B) unidentified dinoflagellate, (C) *Asterionellopsis glacialis*, (D) *Dictyocha speculum*, (E) *Thalassiosira* cf. *poroseriata*, (F) *Cerataulina pelagica*, (G) Euglenophyta, (H) *Chaetoceros* sp., (I) *Tripos* sp., (J) *Stephanopyxis turris*, (K) *Lauderia annulata*, (L) unidentified ciliated, (M) *Leptocylindrus* sp., (N) *Pseudo-nitzschia* sp. The bar indicates 10  $\mu\text{m}$ .



**Figure 5.** Surface maps of abundance (log cells L<sup>-1</sup>) of the main taxa of phytoplankton identified (A-G) and of the Shannon diversity index (H).

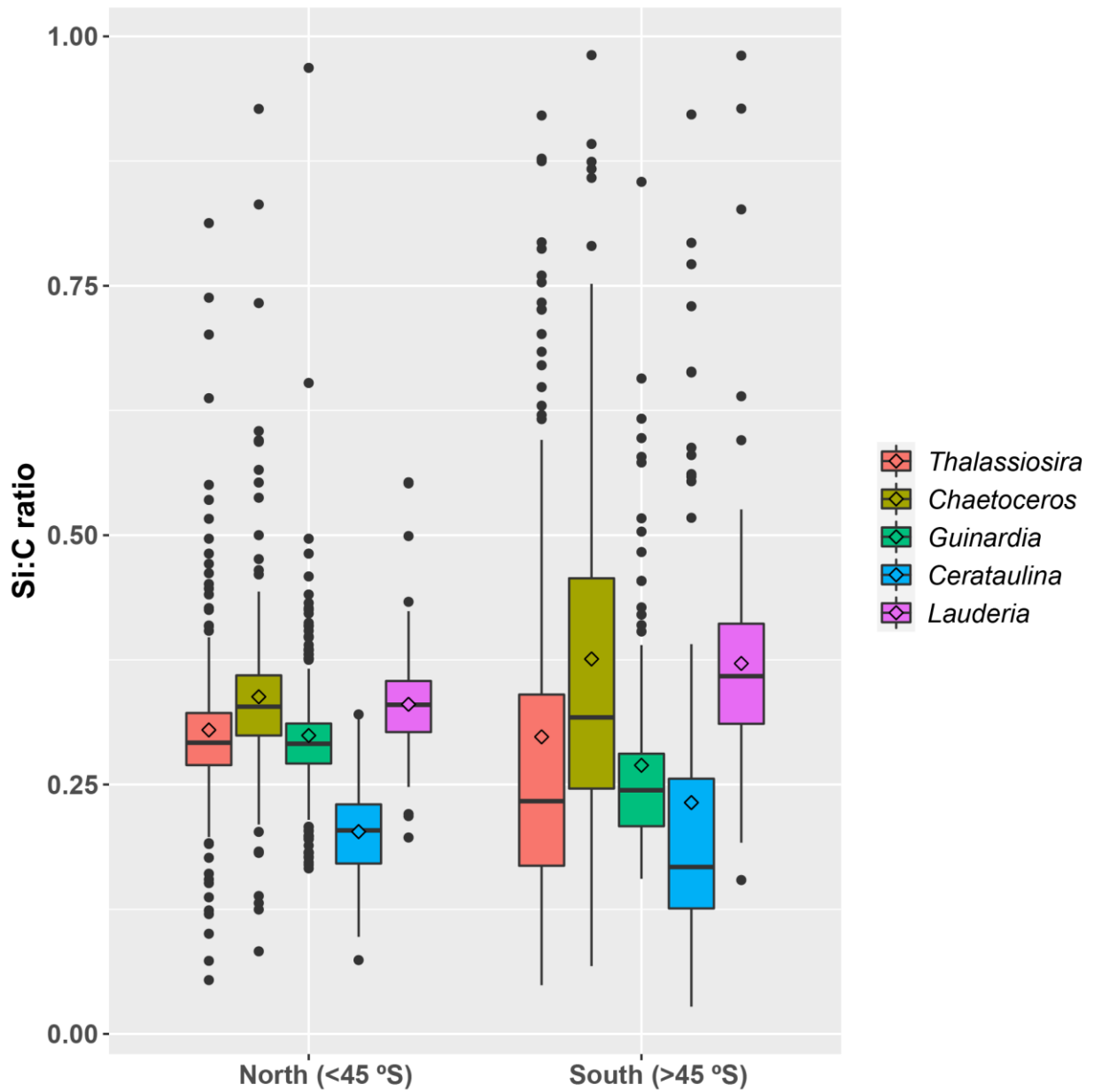


**Figure 6.** Relative abundance of phytoplankton taxa (A), and temperature, salinity, and the Si:N ratio in surface waters of the continental shelf of Patagonia along the latitudinal gradient (B). Linear regression between latitude and the relative abundance of *Thalassiosira* (C), and the diatoms:dinoflagellates ratio (D).



**Figure 7.** Ordination analysis based on Principal Component Analysis of relative abundances of phytoplankton taxa identified in continuous underway records (A, C) and at oceanographic stations (B). Surface maps showing the spatial distribution of the three first principal components (D, E, F). Colors in A and B represent samples from the northern and southern region of the study area (> and < than 45°S), and in C the scale of temperature gradient. Arrows represent environmental variables (A and B) and representative taxa (C) significantly correlated ( $p < 0.05$ ) with the ordination axes. The arrows point the higher gradient in the ordination space and the lengths are indicative of the degree of correlation.





**Figure 8.** Average Si:C ratio of predominant diatoms for the northern and southern macrozones of phytoplankton distribution delimited at 45 °S.

**Table 1.** Pearson correlation coefficients between main taxa of phytoplankton and environmental parameters, and between environmental variables. Values indicate correlation and *p*-value (in italic). In bold significant correlations coefficients with absolute values higher than 0.3.

	Oxygen	Fluorescence	Nitrate	Nitrite	Phosphate	Silicic acid	Si:N ratio	Si:P ratio	Ammonia	Chl-a	Latitude	Longitude	Km from coast	Temperature	Salinity
<i>Thalassiosira</i>	<b>0.46</b> <i>0.00</i>	<b>0.64</b> <i>0.00</i>	<b>-0.33</b> <i>0.01</i>	-0.08 0.53	<b>-0.52</b> <i>0.00</i>	0.24 0.05	<b>0.70</b> <i>0.00</i>	<b>0.50</b> <i>0.00</i>	<b>-0.69</b> <i>0.00</i>	<b>0.33</b> <i>0.01</i>	<b>-0.77</b> <i>0.00</i>	<b>-0.49</b> <i>0.00</i>	<b>0.47</b> <i>0.00</i>	<b>0.59</b> <i>0.00</i>	<b>0.41</b> <i>0.00</i>
<i>Chaetoceros</i>	0.06 <i>0.64</i>	0.28 <i>0.02</i>	0.06 <i>0.60</i>	0.10 <i>0.41</i>	-0.18 <i>0.14</i>	<b>0.31</b> <i>0.01</i>	<b>0.35</b> <i>0.00</i>	0.25 <i>0.04</i>	<b>-0.69</b> <i>0.00</i>	0.19 <i>0.15</i>	<b>-0.54</b> <i>0.00</i>	-0.19 <i>0.00</i>	<b>0.30</b> <i>0.00</i>	<b>0.64</b> <i>0.00</i>	<b>0.38</b> <i>0.00</i>
<i>Guinardia</i>	-0.06 <i>0.60</i>	<b>-0.51</b> <i>0.00</i>	0.10 <i>0.40</i>	0.05 <i>0.70</i>	<b>0.36</b> <i>0.00</i>	-0.22 <i>0.08</i>	<b>-0.41</b> <i>0.00</i>	<b>-0.30</b> <i>0.01</i>	<b>0.76</b> <i>0.00</i>	<b>-0.33</b> <i>0.01</i>	<b>0.63</b> <i>0.00</i>	<b>0.34</b> <i>0.00</i>	<b>-0.28</b> <i>0.00</i>	<b>-0.62</b> <i>0.00</i>	<b>-0.31</b> <i>0.00</i>
<i>Cerataulina</i>	-0.18 <i>0.15</i>	-0.07 <i>0.58</i>	0.16 <i>0.18</i>	0.09 <i>0.45</i>	0.25 <i>0.04</i>	-0.17 <i>0.15</i>	-0.26 <i>0.03</i>	-0.16 <i>0.18</i>	0.11 <i>0.39</i>	-0.19 <i>0.15</i>	<b>0.34</b> <i>0.00</i>	<b>0.41</b> <i>0.00</i>	-0.18 <i>0.00</i>	<b>-0.42</b> <i>0.00</i>	-0.04 <i>0.48</i>
<i>Lauderia</i>	-0.15 <i>0.22</i>	-0.17 <i>0.17</i>	0.01 <i>0.95</i>	-0.18 <i>0.13</i>	0.10 <i>0.43</i>	-0.19 <i>0.13</i>	-0.28 <i>0.02</i>	-0.19 <i>0.12</i>	<b>0.39</b> <i>0.00</i>	0.11 <i>0.43</i>	<b>0.43</b> <i>0.00</i>	<b>0.31</b> <i>0.00</i>	-0.13 <i>0.01</i>	<b>-0.43</b> <i>0.00</i>	<b>-0.33</b> <i>0.00</i>
Dinoflagellates	-0.02 <i>0.84</i>	0.05 <i>0.67</i>	-0.10 <i>0.43</i>	0.21 <i>0.09</i>	-0.16 <i>0.20</i>	0.23 <i>0.06</i>	0.27 <i>0.02</i>	0.18 <i>0.14</i>	<b>-0.47</b> <i>0.00</i>	0.08 <i>0.55</i>	<b>-0.36</b> <i>0.00</i>	<b>-0.49</b> <i>0.00</i>	0.05 <i>0.36</i>	<b>0.41</b> <i>0.00</i>	0.08 <i>0.12</i>
Ciliates	-0.24 <i>0.05</i>	0.10 <i>0.41</i>	0.04 <i>0.74</i>	-0.24 <i>0.05</i>	-0.10 <i>0.39</i>	-0.02 <i>0.89</i>	-0.10 <i>0.40</i>	-0.07 <i>0.56</i>	-0.11 <i>0.40</i>	0.14 <i>0.29</i>	-0.03 <i>0.53</i>	-0.09 <i>0.07</i>	-0.09 <i>0.07</i>	0.20 <i>0.00</i>	-0.12 <i>0.02</i>
Abundance	<b>0.34</b> <i>0.00</i>	0.23 <i>0.06</i>	-0.16 <i>0.20</i>	0.09 <i>0.47</i>	-0.19 <i>0.12</i>	-0.10 <i>0.43</i>	0.13 <i>0.27</i>	-0.02 <i>0.86</i>	-0.03 <i>0.82</i>	<b>0.38</b> <i>0.00</i>	-0.09 <i>0.10</i>	0.03 <i>0.52</i>	0.15 <i>0.01</i>	-0.03 <i>0.63</i>	0.06 <i>0.24</i>
PC1	0.18 <i>0.13</i>	<b>0.58</b> <i>0.00</i>	-0.17 <i>0.17</i>	-0.04 <i>0.76</i>	<b>-0.43</b> <i>0.00</i>	0.27 <i>0.03</i>	<b>0.54</b> <i>0.00</i>	<b>0.39</b> <i>0.00</i>	<b>-0.82</b> <i>0.00</i>	<b>0.35</b> <i>0.01</i>	<b>-0.76</b> <i>0.00</i>	<b>-0.46</b> <i>0.00</i>	<b>0.38</b> <i>0.00</i>	<b>0.73</b> <i>0.00</i>	<b>0.38</b> <i>0.00</i>
PC2	<b>0.37</b> <i>0.00</i>	0.12 <i>0.34</i>	-0.21 <i>0.08</i>	0.02 <i>0.85</i>	-0.23 <i>0.06</i>	0.16 <i>0.18</i>	<b>0.37</b> <i>0.00</i>	0.25 <i>0.04</i>	-0.08 <i>0.54</i>	0.03 <i>0.85</i>	<b>-0.32</b> <i>0.00</i>	<b>-0.37</b> <i>0.00</i>	0.22 <i>0.00</i>	0.26 <i>0.00</i>	0.12 <i>0.02</i>
PC3	-0.06 <i>0.63</i>	-0.05 <i>0.69</i>	-0.09 <i>0.47</i>	-0.23 <i>0.05</i>	-0.12 <i>0.33</i>	-0.03 <i>0.83</i>	-0.05 <i>0.66</i>	-0.04 <i>0.72</i>	0.16 <i>0.22</i>	0.24 <i>0.07</i>	0.11 <i>0.04</i>	-0.11 <i>0.03</i>	-0.20 <i>0.00</i>	0.15 <i>0.00</i>	-0.22 <i>0.00</i>
Oxygen		<b>0.34</b> <i>0.00</i>	<b>-0.31</b> <i>0.01</i>	0.27 <i>0.02</i>	<b>-0.35</b> <i>0.00</i>	0.29 <i>0.02</i>	<b>0.72</b> <i>0.00</i>	<b>0.43</b> <i>0.00</i>	-0.10 <i>0.44</i>	<b>0.49</b> <i>0.00</i>	<b>-0.39</b> <i>0.00</i>	<b>-0.34</b> <i>0.00</i>	0.00 <i>0.98</i>	0.11 <i>0.38</i>	0.09 <i>0.47</i>
Fluorescence			<b>-0.39</b> <i>0.00</i>	-0.29 <i>0.02</i>	<b>-0.53</b> <i>0.00</i>	-0.09 <i>0.48</i>	<b>0.44</b> <i>0.00</i>	0.24 <i>0.05</i>	<b>-0.48</b> <i>0.00</i>	<b>0.40</b> <i>0.00</i>	<b>-0.52</b> <i>0.00</i>	<b>-0.22</b> <i>0.07</i>	<b>0.32</b> <i>0.01</i>	<b>0.34</b> <i>0.00</i>	<b>0.40</b> <i>0.00</i>
Nitrate				0.27 <i>0.02</i>	<b>0.89</b> <i>0.00</i>	<b>0.49</b> <i>0.00</i>	<b>-0.33</b> <i>0.05</i>	-0.24 <i>0.24</i>	0.10 <i>0.45</i>	<b>-0.46</b> <i>0.00</i>	0.18 <i>0.14</i>	-0.02 <i>0.87</i>	-0.26 <i>0.03</i>	-0.12 <i>0.34</i>	-0.10 <i>0.43</i>
Nitrite					<b>0.33</b> <i>0.01</i>	<b>0.39</b> <i>0.00</i>	0.10 <i>0.40</i>	-0.02 <i>0.85</i>	-0.11 <i>0.39</i>	0.13 <i>0.31</i>	0.03 <i>0.79</i>	-0.06 <i>0.61</i>	-0.28 <i>0.02</i>	-0.19 <i>0.13</i>	0.04 <i>0.77</i>
Phosphate						<b>0.39</b> <i>0.00</i>	<b>-0.46</b> <i>0.00</i>	<b>-0.43</b> <i>0.00</i>	<b>0.36</b> <i>0.00</i>	<b>-0.61</b> <i>0.00</i>	<b>0.47</b> <i>0.10</i>	0.20 <i>0.00</i>	<b>-0.35</b> <i>0.00</i>	<b>-0.40</b> <i>0.00</i>	-0.26 <i>0.03</i>
Silicic acid							<b>0.52</b> <i>0.00</i>	0.25 <i>0.04</i>	-0.21 <i>0.10</i>	-0.03 <i>0.82</i>	<b>-0.40</b> <i>0.00</i>	<b>-0.48</b> <i>0.00</i>	-0.12 <i>0.35</i>	<b>0.32</b> <i>0.01</i>	-0.05 <i>0.68</i>
Si:N ratio								<b>0.69</b> <i>0.00</i>	<b>-0.50</b> <i>0.00</i>	<b>0.46</b> <i>0.00</i>	<b>-0.74</b> <i>0.00</i>	<b>-0.58</b> <i>0.00</i>	0.14 <i>0.24</i>	<b>0.49</b> <i>0.00</i>	0.24 <i>0.04</i>
Si:P ratio									<b>-0.36</b> <i>0.00</i>	0.19 <i>0.15</i>	<b>-0.54</b> <i>0.00</i>	<b>-0.35</b> <i>0.00</i>	0.27 <i>0.03</i>	<b>0.36</b> <i>0.00</i>	0.19 <i>0.11</i>
Ammonia										-0.29 <i>0.03</i>	<b>0.79</b> <i>0.00</i>	<b>0.46</b> <i>0.00</i>	<b>-0.42</b> <i>0.00</i>	<b>-0.74</b> <i>0.00</i>	<b>-0.62</b> <i>0.00</i>

**Table 2.** Weights of phytoplankton taxa on the first three principal components. In bold weights higher than 0.2.

	<b>PC1</b>	<b>PC2</b>	<b>PC3</b>
<i>Asterionellopsis</i>	0.020	-0.002	0.038
<i>Bacteriastrom</i>	0.001	0.002	0.001
<i>Cerataulina</i>	-0.123	<b>-0.683</b>	<b>-0.520</b>
<i>Ceratium</i>	0.007	-0.005	0.011
<i>Chaetoceros</i>	<b>0.216</b>	0.018	0.130
Ciliates	0.094	-0.130	<b>0.496</b>
<i>Corethron</i>	0.033	0.006	0.027
<i>Dictyocha</i>	0.009	-0.001	0.052
Dinoflagellates	0.125	0.095	<b>0.364</b>
<i>Ditylum</i>	0.000	0.001	-0.001
<i>Eucampia</i>	0.010	-0.013	0.033
Euglenophyta	0.006	0.010	0.037
<i>Guinardia</i>	<b>-0.818</b>	<b>0.433</b>	-0.103
<i>Lauderia</i>	-0.080	<b>-0.241</b>	-0.014
<i>Pseudo-nitzschia</i>	0.003	-0.001	0.008
<i>Skeletonema</i>	-0.001	0.002	-0.001
<i>Stephanopyxis</i>	0.010	0.000	0.003
<i>Thalassiosira</i>	<b>0.486</b>	<b>0.510</b>	<b>-0.562</b>
<i>Thalassionema</i>	0.003	0.001	0.003

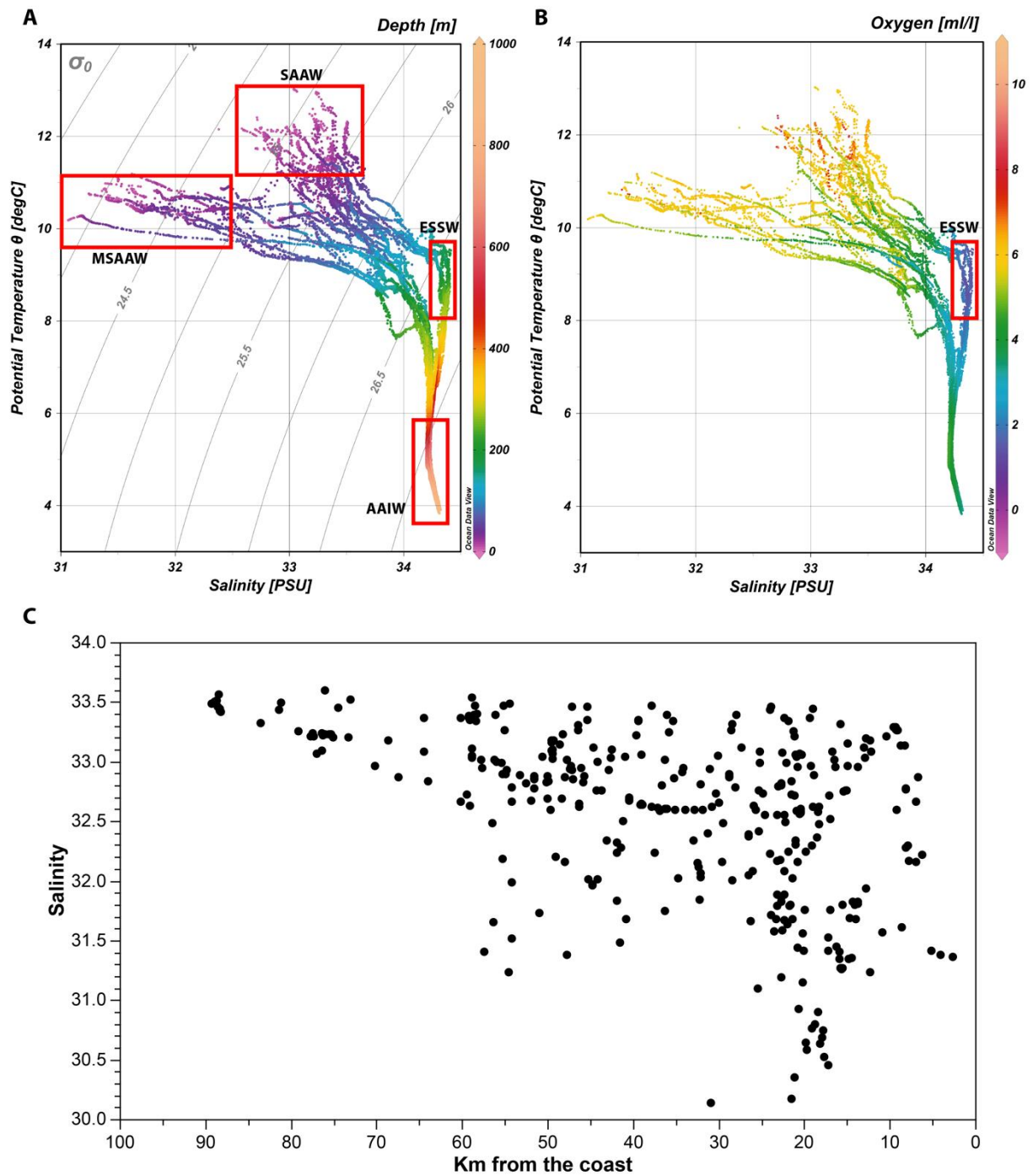
**Table 3.** Estimations of carbon biomass of phytoplankton in this study, and in different areas of Patagonian fjord ecosystem and the coastal upwelling ecosystem off central Chile.

<b>Area of study</b>	<b><math>\mu\text{g C L}^{-1}</math></b>	<b>Reference</b>
Inner Sea of Chiloe, Northern Patagonia	5.2 - 3120 <sup>a</sup>	Iriarte et al., 2007
Strait of Magellan, Southern Patagonia		Iriarte et al., 2001
Diatoms	0.67 - 31.90	
Phytoplankton	0.01 - 189	
Patagonian fjords	~0 - 4160 <sup>a</sup>	Cuevas et al., 2019
Relocaví fjord, Northern Patagonia		Vargas et al., 2008
Upwelling ecosystem, central Chile		González et al., 2007
Diatoms	~0 - 465	
Continental shelf of Patagonia		This study
Total	233 $\pm$ 274	
Northern region	188 $\pm$ 150	
Southern region	283 $\pm$ 362	

<sup>a</sup> Carbon estimated from Chlorophyll-*a* using a C:Chl-*a* ratio of 104 (González et al., 2010).

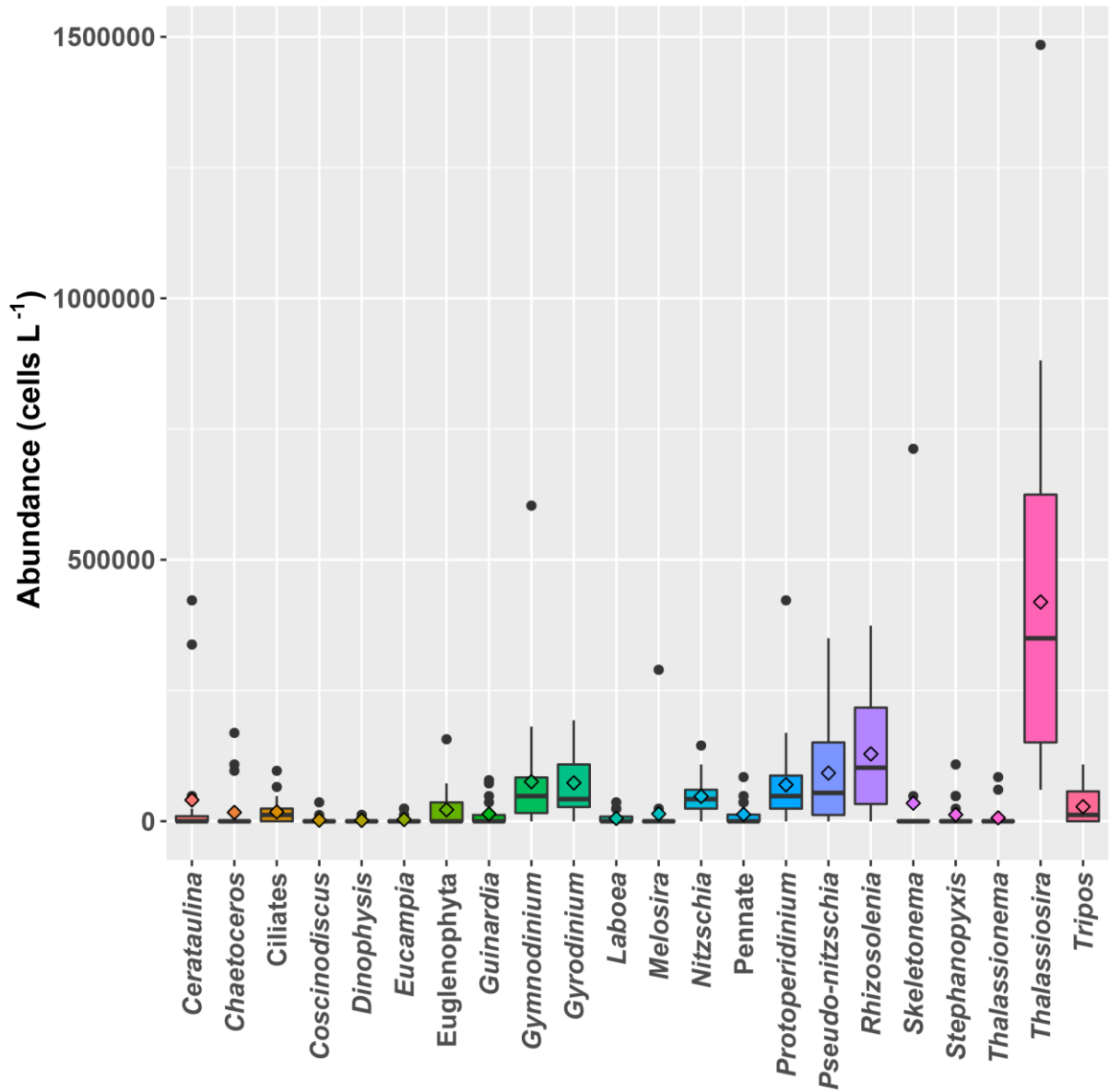
Supplementary material to: Poblete-Ulloa et al. Freshwater discharge drives latitudinal changes of microphytoplankton composition on the continental shelf off Chilean Patagonia.

With 3 figures



**Figure 1.** T-S diagrams showing the predominant water masses in the water column of the study area (A, B) and longitudinal gradient of surface salinity (C).



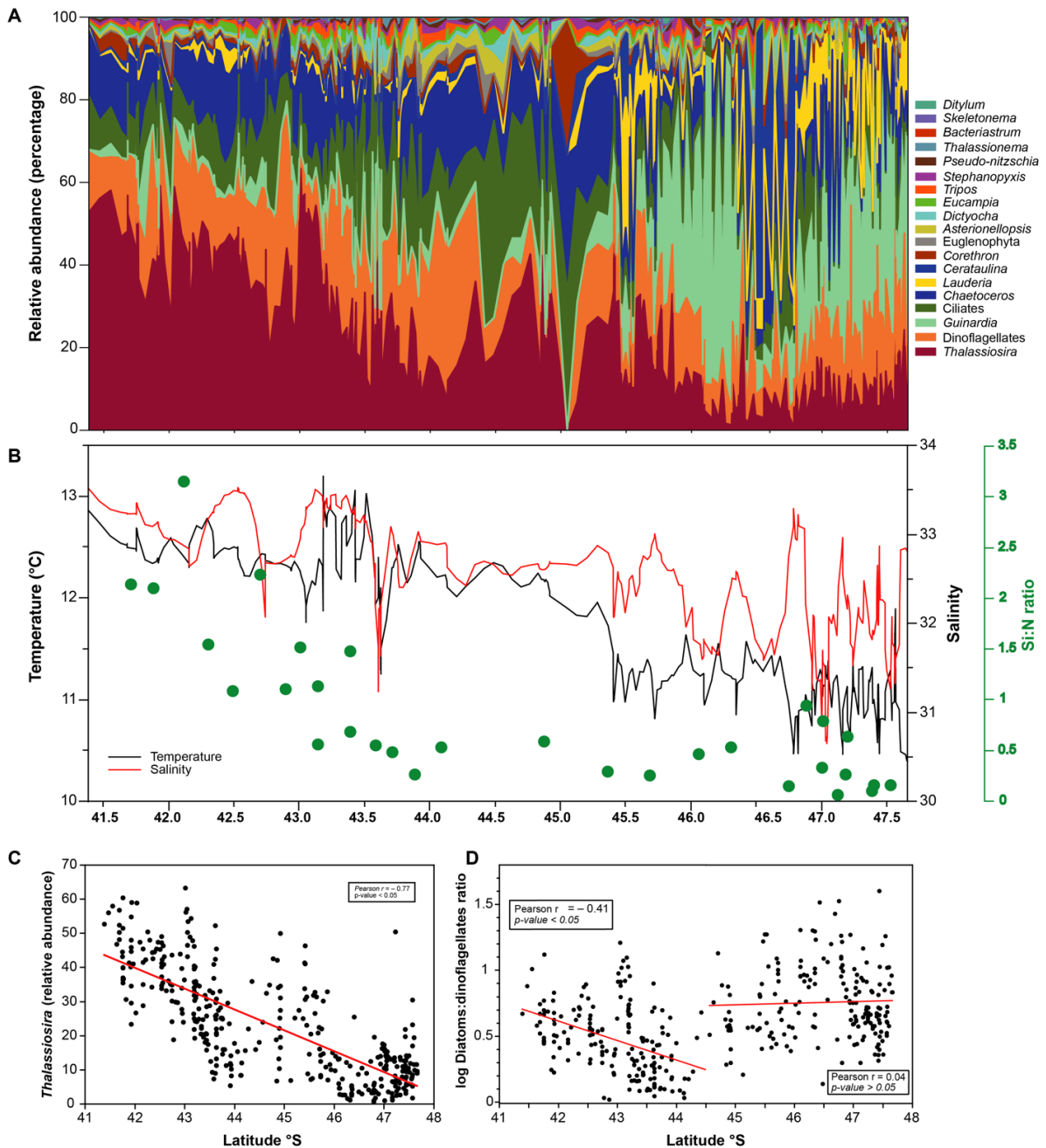


**Figure 3.** Boxplot of abundance of phytoplankton genera identified in the study area by the traditional Utermöhl method (Utermöhl., 1958) using an inverted microscopy.

## 6. Discusión

Se realizó una caracterización e identificación de las comunidades microfitoplanctónicas, y su distribución en aguas de la plataforma continental frente a la Patagonia chilena (41-48°S) durante la primavera del año 2018. Se evidenció la presencia de dos macrozonas principales alrededor de ~45°S, que incluyen las zonas previamente identificadas como Patagonia norte y central. Ambas zonas presentaron cambios en la temperatura y salinidad de las aguas superficiales, concentraciones de amonio y fosfato, y la relación de Si:N (Fig. 5). El sector norte presentó temperaturas y salinidades superficiales más altas, una relación de Si:N > 1, y predominancia de diatomeas de los géneros *Thalassiosira* y *Chaetoceros*, como también de dinoflagelados, grupos que en conjunto representaron más del 70% de la abundancia total de células. Por otro lado, el sector de Patagonia central presentó temperaturas y salinidades superficiales más bajas y valores de la razón Si:N < 1, y se caracterizó por la presencia de miembros del género *Guinardia*, *Lauderia* y *Cerataulina*, que representaron más del 60% de la abundancia de microfitoplancton.





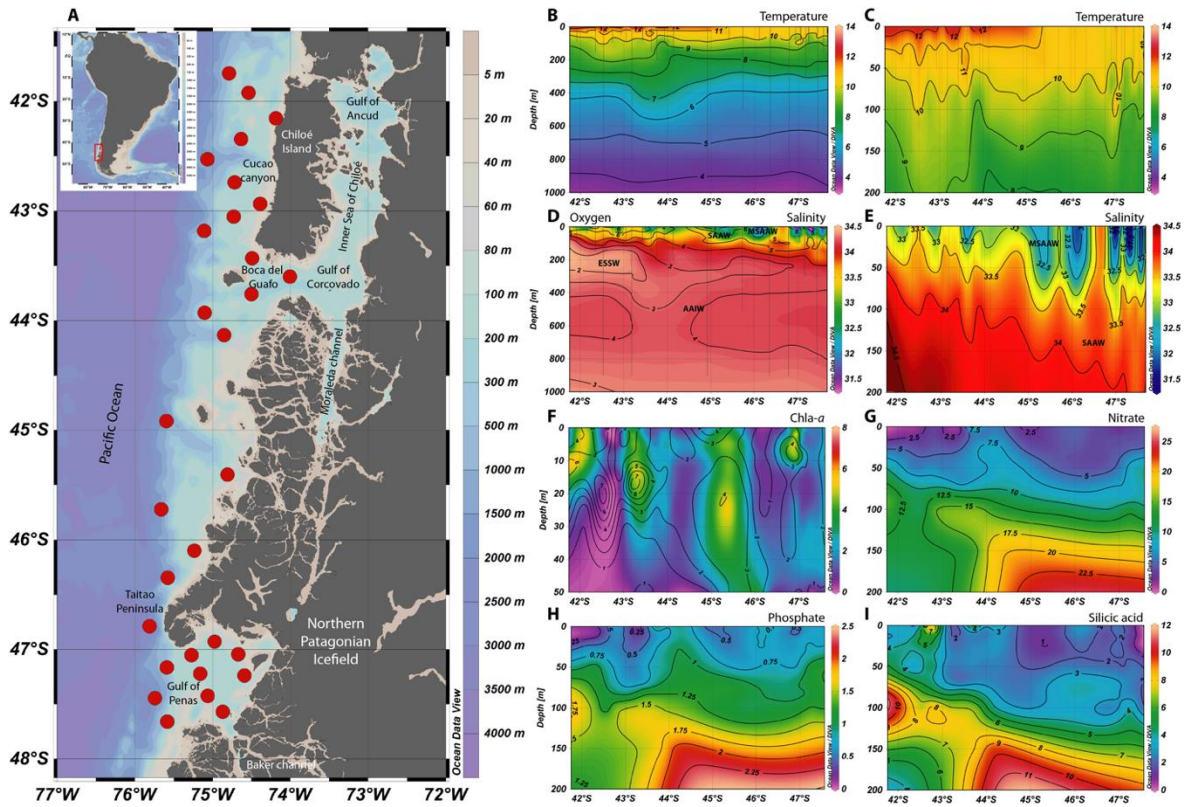
**Fig. 5:** Abundancia relativa de taxones de fitoplancton (A), temperatura, salinidad y la relación Si:N en las aguas superficiales de la plataforma continental de la Patagonia a lo largo del gradiente latitudinal (B). Regresión lineal entre la latitud y la abundancia relativa de *Thalassiosira* (C), y la relación diatomeas: dinoflagelados (D).

Se observó también una zona de transición de las condiciones hidrográficas entre la Boca del Guafo (~43.5°S) y los ~45°S, la cual registró abundancias relativamente bajas de células, una alta diversidad alfa y una mayor abundancia relativa de dinoflagelados y ciliados. Los cambios latitudinales en la composición de

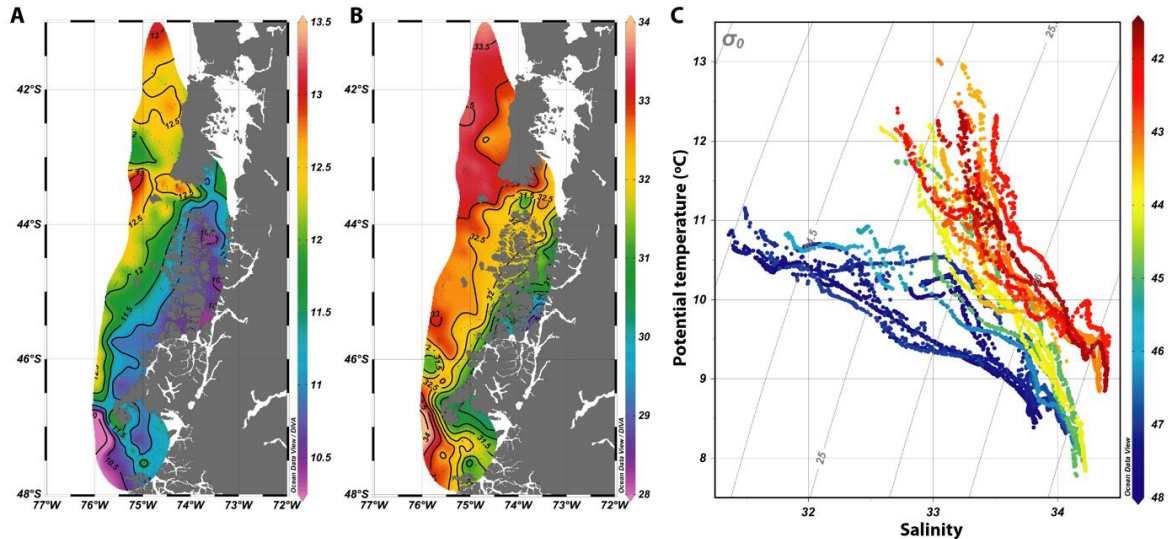
microfitoplancton se atribuyeron principalmente a la influencia de aguas de deshielo provenientes de los campos de hielo patagónicos de latitudes superiores a 45°S. La influencia de estas aguas de baja temperatura afectó la estructura hidrográfica de la columna de agua y la disponibilidad relativa de nutrientes inorgánicos disueltos (relación de Si:N y Si:P más baja) en las aguas superficiales del área de estudio. Los resultados de este trabajo sugieren que la influencia de las aguas provenientes de deshielo podría estar teniendo un impacto en la silicificación de diatomeas, y en consecuencia influyendo también en la exportación de carbono en el océano costero frente a la Patagonia chilena.

## 6.1 Principales factores que modulan la variabilidad oceanográfica

Los resultados de esta investigación indican que una de las principales variables que influye en las características hidrográficas de la columna de agua de la zona de estudio corresponde a la descarga de agua dulce en la región de la plataforma continental frente a la Patagonia chilena. Existe una disminución de la salinidad ( $<33$ ) en aguas superficiales y hasta aproximadamente 50 metros de profundidad en aguas de la zona sur del área de estudio. Esta tendencia en aguas superficiales muestra los mayores cambios a partir de los  $45^{\circ}\text{S}$ , y se refleja en salinidades y temperaturas más bajas y una profundización de la haloclina (Fig. 6). Estas observaciones concuerdan con la literatura previa que ha señalado la existencia de una influencia permanente de agua dulce en torno a los  $45^{\circ}\text{S}$  (Dávila et al., 2002), así como con la intensificación de aguas frías en el Golfo de Penas durante primavera (Saldías et al., 2019), en donde incluso se observaron los menores niveles de salinidad ( $<32$ ). De modo que estos resultados reafirman la existencia de un gradiente latitudinal en las condiciones hidrográficas analizadas, apuntando a la influencia de agua dulce y de deshielo como una de las principales características que definen la dinámica hidrográfica de la zona, lo que se ve reflejado en aguas superficiales más templadas y salinas en Patagonia norte y más frías y menos salinas en Patagonia central (Figs. 6 y 7).



**Fig. 6:** Área de estudio que incluye la ubicación de las estaciones oceanográficas (A), y secciones verticales hasta 1000 y 200 metros de temperatura (B, C) y salinidad (D, E). Secciones verticales de fluorescencia con isolíneas de clorofila-a (F) en los primeros 50 metros, y de nitrato (G), fosfato (H) y ácido silícico (I) hasta 200 metros. El panel D incluye isolíneas de oxígeno en mL L-1.



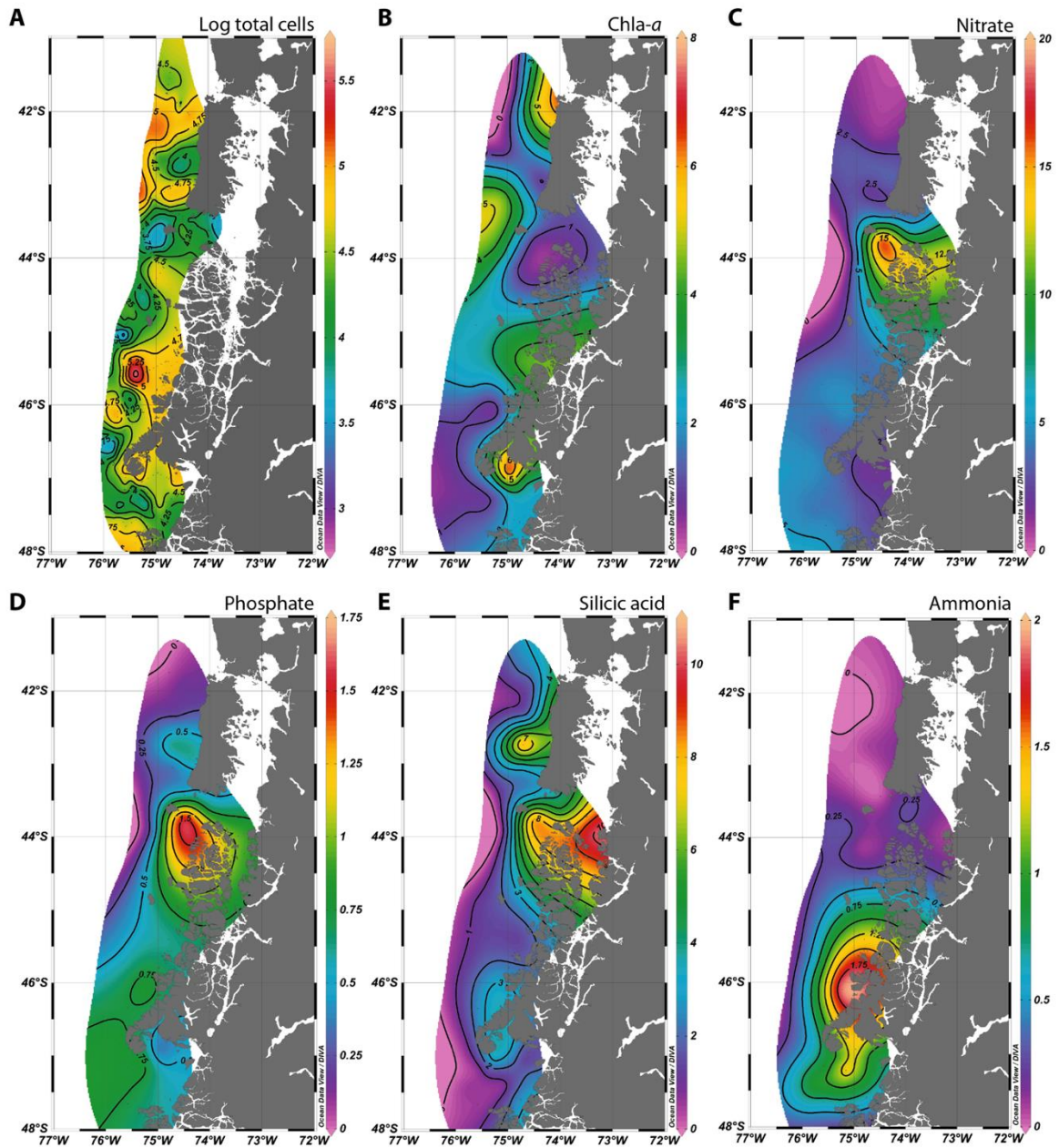
**Fig. 7:** Mapas superficiales de temperatura (A, °C) y salinidad (B), y diagrama T-S de las aguas superficiales del área de estudio (C). Diagrama T-S de aguas superficiales que muestra las diferencias entre las aguas de las regiones norte y sur delimitadas en aproximadamente 45 °S.

Se observó que las aguas de los primeros 50 metros presentaban bajas concentraciones de nutrientes inorgánicos disueltos, consistente con un consumo por parte de fitoplancton; los niveles de clorofila-a presentaron una correlación negativa tanto con el nitrato y el fosfato registrado, de igual manera el género predominante de diatomeas *Thalassiosira* también siguió este mismo patrón (Tabla 1). Las zonas más oceánicas presentaron bajas concentraciones de nutrientes en aguas superficiales y también una alta abundancia de diatomeas, particularmente en la sección norte (Figs. 8 y 9). Además, la distribución vertical de nutrientes fue consistente con las bajas concentraciones de nitrato y fosfato esperadas para aguas superficiales en gran parte de los sectores influenciados por la descarga de agua dulce (Silva y Vargas., 2014). En el sector norte, sin embargo, hubo altas concentraciones de ácido silícico y fosfato en el área del Cañón Submarino de Cucao, lo cual junto con las salinidades superficiales <33, sugieren una influencia de aguas continentales provenientes de la isla de Chiloé. Esta hipótesis se apoya en la conexión de estas aguas con el Lago Cucao, que podría suministrar nutrientes inorgánicos a través del río que lo conecta con la zona costera (Villalobos et al., 2003). También se identificaron concentraciones elevadas de nitrato, fosfato y ácido silícico en aguas superficiales cercanas a la Boca del Guafo, apuntando a este sector como una zona importante en donde los fiordos

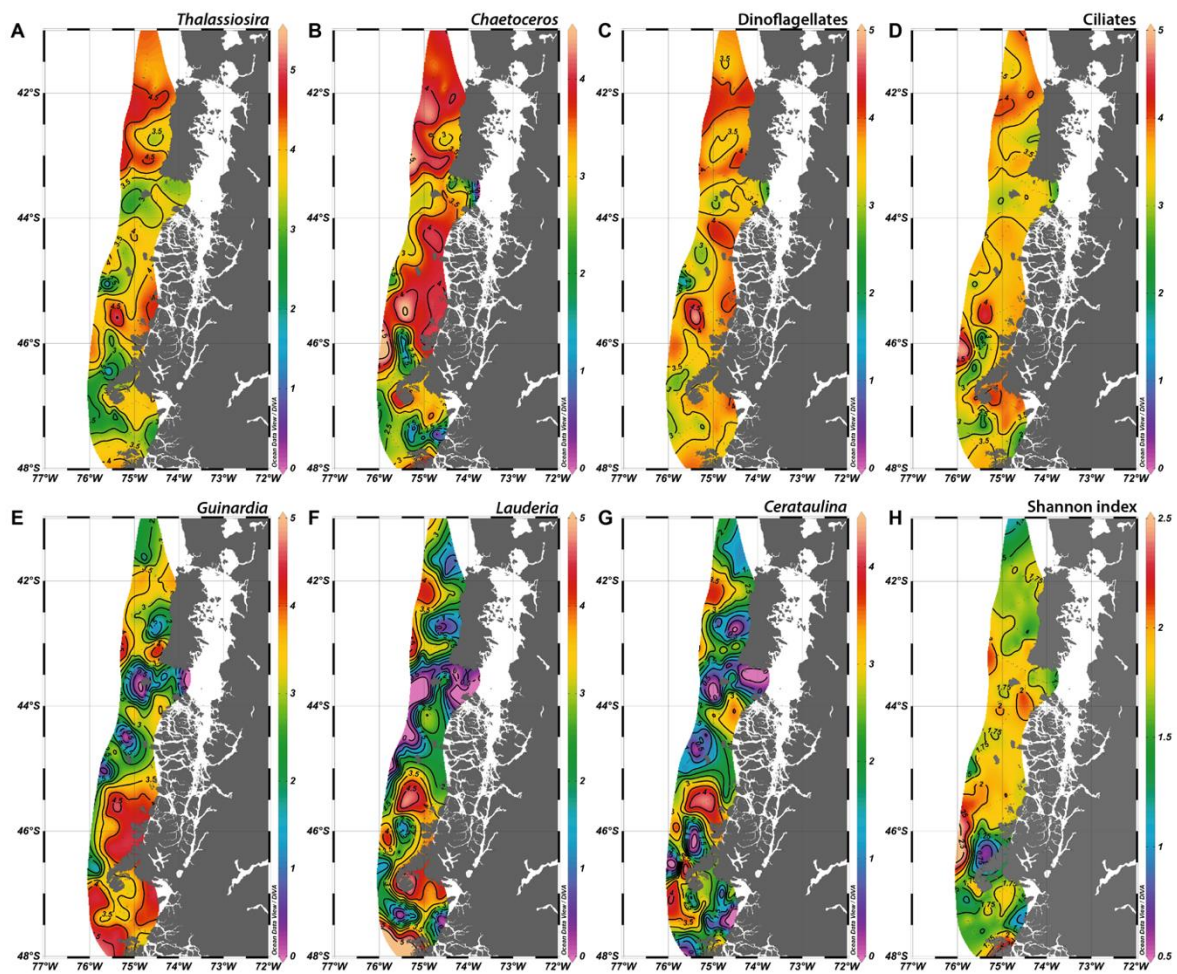
podrían ser una fuente de nutrientes inorgánicos disueltos para la plataforma continental en la Patagonia norte. El análisis de clorofila-a satelital, permite observar que al sur de la Boca del Guafo hay altos niveles de clorofila durante el periodo de estudio (Fig. 2), lo que sugiere que hay uso de estos nutrientes por el fitoplancton de la plataforma continental. Es importante destacar la posible influencia de actividad humana en las cercanías de este mismo sector, a través la salmonicultura que podría representar un aporte de nutrientes en las regiones mencionadas. Si bien la magnitud exacta de esta contribución antropogénica aún requiere análisis, la actividad de la salmonicultura podría contribuir con fosfato y nitrato (Soto y Norambuena, 2004; Iriarte et al., 2013; Quiñones et al., 2019) y por ende influenciar la dinámica del microfitoplancton en la zona.

Tabla 1: Coeficientes de correlación de Pearson entre los principales taxones de fitoplancton y los parámetros ambientales, así como entre variables ambientales. Los valores indican la correlación y el valor p (en cursiva). En negrita, se resaltan los coeficientes de correlación significativos y con valores absolutos mayores de 0.3.

	Oxygen	Fluorescence	Nitrate	Nitrite	Phosphate	Silicic acid	Si:N ratio	Si:P ratio	Ammonia	Chla-a	Latitude	Longitude	Km from coast	Temperature	Salinity
<i>Thalassiosira</i>	<b>0.46</b>	<b>0.64</b>	<b>-0.33</b>	-0.08	<b>-0.52</b>	0.24	<b>0.70</b>	<b>0.50</b>	<b>-0.69</b>	<b>0.33</b>	<b>-0.77</b>	<b>-0.49</b>	<b>0.47</b>	<b>0.59</b>	<b>0.41</b>
	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.01</i>	<i>0.53</i>	<i>0.00</i>	<i>0.05</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.01</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>
<i>Chaetoceros</i>	0.06	0.28	0.06	0.10	-0.18	<b>0.31</b>	<b>0.35</b>	0.25	<b>-0.69</b>	0.19	<b>-0.54</b>	<b>-0.19</b>	<b>0.30</b>	<b>0.64</b>	<b>0.38</b>
	<i>0.64</i>	<i>0.02</i>	<i>0.60</i>	<i>0.41</i>	<i>0.14</i>	<i>0.01</i>	<i>0.00</i>	<i>0.04</i>	<i>0.00</i>	<i>0.15</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>
<i>Guinardia</i>	-0.06	<b>-0.51</b>	0.10	0.05	<b>0.36</b>	-0.22	<b>-0.41</b>	<b>-0.30</b>	<b>0.76</b>	<b>-0.33</b>	<b>0.63</b>	<b>0.34</b>	<b>-0.28</b>	<b>-0.62</b>	<b>-0.31</b>
	<i>0.60</i>	<i>0.00</i>	<i>0.40</i>	<i>0.70</i>	<i>0.00</i>	<i>0.08</i>	<i>0.00</i>	<i>0.01</i>	<i>0.00</i>	<i>0.01</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>
<i>Cerataulina</i>	-0.18	-0.07	0.16	0.09	0.25	-0.17	-0.26	-0.16	0.11	-0.19	<b>0.34</b>	<b>0.41</b>	-0.18	<b>-0.42</b>	-0.04
	<i>0.15</i>	<i>0.58</i>	<i>0.18</i>	<i>0.45</i>	<i>0.04</i>	<i>0.15</i>	<i>0.03</i>	<i>0.18</i>	<i>0.39</i>	<i>0.15</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.48</i>
<i>Lauderia</i>	-0.15	-0.17	0.01	-0.18	0.10	-0.19	-0.28	-0.19	<b>0.39</b>	0.11	<b>0.43</b>	<b>0.31</b>	-0.13	<b>-0.43</b>	<b>-0.33</b>
	<i>0.22</i>	<i>0.17</i>	<i>0.95</i>	<i>0.13</i>	<i>0.43</i>	<i>0.13</i>	<i>0.02</i>	<i>0.12</i>	<i>0.00</i>	<i>0.43</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.01</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>
Dinoflagellates	-0.02	0.05	-0.10	0.21	-0.16	0.23	0.27	0.18	<b>-0.47</b>	0.08	<b>-0.36</b>	<b>-0.49</b>	0.05	<b>0.41</b>	0.08
	<i>0.84</i>	<i>0.67</i>	<i>0.43</i>	<i>0.09</i>	<i>0.20</i>	<i>0.06</i>	<i>0.02</i>	<i>0.14</i>	<i>0.00</i>	<i>0.55</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.36</i>	<i>0.00</i>	<i>0.12</i>
Ciliates	-0.24	0.10	0.04	-0.24	-0.10	-0.02	-0.10	-0.07	-0.11	0.14	-0.03	-0.09	-0.09	0.20	-0.12
	<i>0.05</i>	<i>0.41</i>	<i>0.74</i>	<i>0.05</i>	<i>0.39</i>	<i>0.89</i>	<i>0.40</i>	<i>0.56</i>	<i>0.40</i>	<i>0.29</i>	<i>0.53</i>	<i>0.07</i>	<i>0.07</i>	<i>0.00</i>	<i>0.02</i>
Abundance	<b>0.34</b>	0.23	-0.16	0.09	-0.19	-0.10	0.13	-0.02	-0.03	<b>0.38</b>	-0.09	0.03	0.15	-0.03	0.06
	<i>0.00</i>	<i>0.06</i>	<i>0.20</i>	<i>0.47</i>	<i>0.12</i>	<i>0.43</i>	<i>0.27</i>	<i>0.86</i>	<i>0.82</i>	<i>0.00</i>	<i>0.10</i>	<i>0.52</i>	<i>0.01</i>	<i>0.63</i>	<i>0.24</i>
PC1	0.18	<b>0.58</b>	-0.17	-0.04	<b>-0.43</b>	0.27	<b>0.54</b>	<b>0.39</b>	<b>-0.82</b>	<b>0.35</b>	<b>-0.76</b>	<b>-0.46</b>	<b>0.38</b>	<b>0.73</b>	<b>0.38</b>
	<i>0.13</i>	<i>0.00</i>	<i>0.17</i>	<i>0.76</i>	<i>0.00</i>	<i>0.03</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.01</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>
PC2	<b>0.37</b>	0.12	-0.21	0.02	-0.23	0.16	<b>0.37</b>	0.25	-0.08	0.03	<b>-0.32</b>	<b>-0.37</b>	0.22	0.26	0.12
	<i>0.00</i>	<i>0.34</i>	<i>0.08</i>	<i>0.85</i>	<i>0.06</i>	<i>0.18</i>	<i>0.00</i>	<i>0.04</i>	<i>0.54</i>	<i>0.85</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.02</i>
PC3	-0.06	-0.05	-0.09	-0.23	-0.12	-0.03	-0.05	-0.04	0.16	0.24	0.11	-0.11	-0.20	0.15	-0.22
	<i>0.63</i>	<i>0.69</i>	<i>0.47</i>	<i>0.05</i>	<i>0.33</i>	<i>0.83</i>	<i>0.66</i>	<i>0.72</i>	<i>0.22</i>	<i>0.07</i>	<i>0.04</i>	<i>0.03</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>
Oxygen		<b>0.34</b>	<b>-0.31</b>	0.27	<b>-0.35</b>	0.29	<b>0.72</b>	<b>0.43</b>	-0.10	<b>0.49</b>	<b>-0.39</b>	<b>-0.34</b>	0.00	0.11	0.09
		<i>0.00</i>	<i>0.01</i>	<i>0.02</i>	<i>0.00</i>	<i>0.02</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.44</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.98</i>	<i>0.38</i>	<i>0.47</i>
Fluorescence			<b>-0.39</b>	-0.29	<b>-0.53</b>	-0.09	<b>0.44</b>	0.24	<b>-0.48</b>	<b>0.40</b>	<b>-0.52</b>	<b>-0.22</b>	<b>0.32</b>	<b>0.34</b>	<b>0.40</b>
			<i>0.00</i>	<i>0.02</i>	<i>0.00</i>	<i>0.48</i>	<i>0.00</i>	<i>0.05</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.07</i>	<i>0.01</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>
Nitrate				0.27	<b>0.89</b>	<b>0.49</b>	<b>-0.33</b>	-0.24	0.10	<b>-0.46</b>	0.18	-0.02	-0.26	-0.12	-0.10
				<i>0.02</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.05</i>	<i>0.45</i>	<i>0.00</i>	<i>0.14</i>	<i>0.87</i>	<i>0.03</i>	<i>0.34</i>	<i>0.43</i>
Nitrite					<b>0.33</b>	<b>0.39</b>	0.10	-0.02	-0.11	0.13	0.03	-0.06	-0.28	-0.19	0.04
					<i>0.01</i>	<i>0.00</i>	<i>0.40</i>	<i>0.85</i>	<i>0.39</i>	<i>0.31</i>	<i>0.79</i>	<i>0.61</i>	<i>0.02</i>	<i>0.13</i>	<i>0.77</i>
Phosphate						<b>0.39</b>	<b>-0.46</b>	<b>-0.43</b>	<b>0.36</b>	<b>-0.61</b>	<b>0.47</b>	0.20	<b>-0.35</b>	<b>-0.40</b>	-0.26
						<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.10</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.03</i>
Silicic acid							<b>0.52</b>	0.25	-0.21	-0.03	<b>-0.40</b>	<b>-0.48</b>	-0.12	<b>0.32</b>	-0.05
							<i>0.00</i>	<i>0.04</i>	<i>0.10</i>	<i>0.82</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.35</i>	<i>0.01</i>	<i>0.68</i>
Si:N ratio								<b>0.69</b>	<b>-0.50</b>	<b>0.46</b>	<b>-0.74</b>	<b>-0.58</b>	0.14	<b>0.49</b>	0.24
								<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.24</i>	<i>0.00</i>	<i>0.04</i>
Si:P ratio									<b>-0.36</b>	0.19	<b>-0.54</b>	<b>-0.35</b>	0.27	<b>0.36</b>	0.19
									<i>0.00</i>	<i>0.15</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.03</i>	<i>0.00</i>	<i>0.11</i>
Ammonia										-0.29	<b>0.79</b>	<b>0.46</b>	<b>-0.42</b>	<b>-0.74</b>	-0.62
										<i>0.03</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>



**Fig. 8:** Mapas superficiales de la abundancia total de fitoplancton (A, en log células  $L^{-1}$ ) a partir de datos continuos en curso, y de las concentraciones de clorofila-a (B,  $mg\ m^{-3}$ ) y nutrientes inorgánicos disueltos (C-F,  $\mu M$ ).



**Fig. 9:** Mapas superficiales de la abundancia (log células L<sup>-1</sup>) de los principales taxones de fitoplancton identificados (A-G) y del índice de diversidad de Shannon (H).

En la región más al sur, se observó un marcado aumento en las concentraciones de amonio, junto con concentraciones moderadas de fosfato y ácido silícico, así como una alta abundancia de fitoplancton, en particular, diatomeas de los géneros *Guinardia* y *Lauderia*. Esta zona ha sido identificada por presentar una alta actividad biológica que se refleja en su reconocimiento como área de desove y crianza de peces de importancia económica como la merluza austral (*Merluccius australis*) (Flores et al., 2019; 2020). Sin embargo, las condiciones biogeoquímicas relacionadas a esta actividad han sido menos estudiadas, se sugiere que los mecanismos de degradación de la materia orgánica y la excreción del plancton (i.e. liberación de amonio) podrían ejercer una influencia importante en la productividad y biomasa del fitoplancton en esta área. Diatomeas formadoras de cadenas pueden absorber el amonio resultante de estos procesos a altas tasas y así sostener su demanda de nitrógeno en

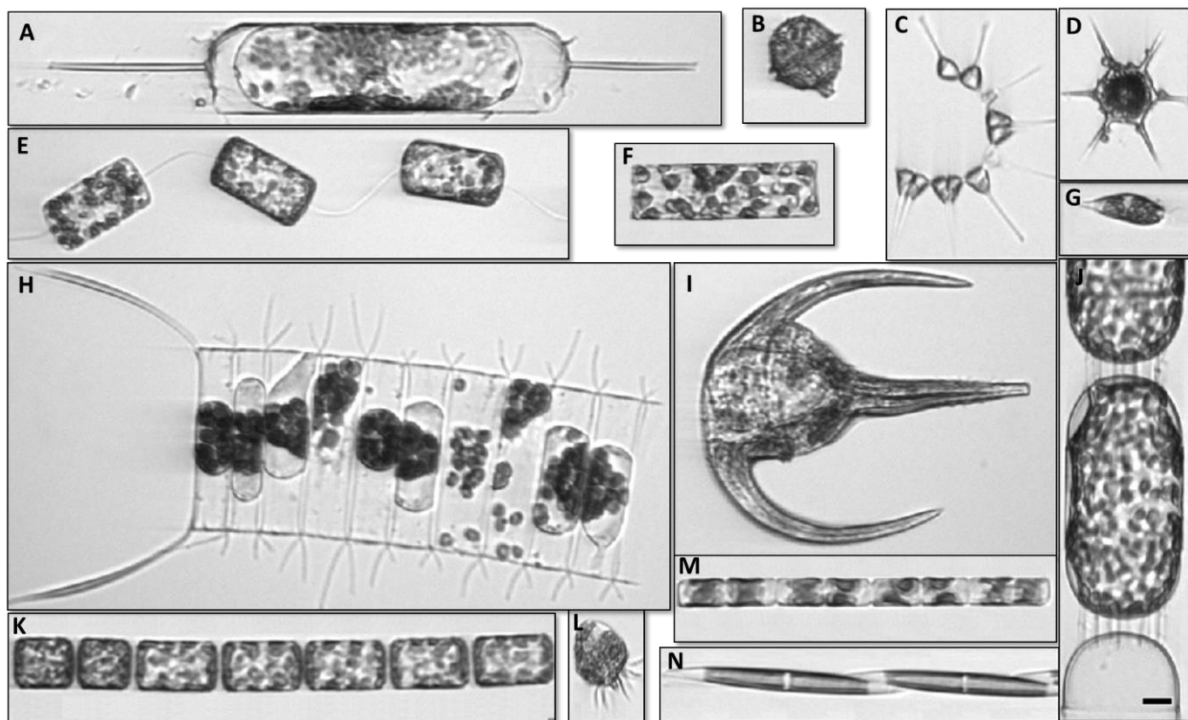


condiciones variables de disponibilidad de nitrato (Olofsson et al., 2019), lo que explicaría la alta abundancia de algunos géneros de diatomeas identificados. El Golfo de Penas también representa una vía de intercambio de aguas entre el océano y el extenso sistema de fiordos Martínez-Baker. En esta zona, varios glaciares han experimentado un retroceso en las últimas décadas (Glasser et al., 2011), lo que se traduce en un gran volumen de agua dulce y fría descargada producto del deshielo (Rignot et al., 2003; Willis et al., 2012) y que puede reducir la disponibilidad de ácido silícico de los fiordos (Torres et al., 2014). Esta afluencia de agua glaciar de alta turbidez puede alterar significativamente la composición de nutrientes en aguas del margen continental en el sector del Golfo de Penas. La relación Si:N <1 identificada en nuestros resultados a latitudes >45°S (Fig. 5B), sugiere un posible desequilibrio en la relación de nutrientes, lo que podría limitar el crecimiento de algunas diatomeas y explicar los patrones de distribución observados en este estudio. Bajo condiciones de luz favorables, una combinación óptima de nutrientes proporcionados por la descarga de agua dulce y oceánicas (ácido silícico y hierro en relación a nitrato y fosfato, respectivamente), desencadenarían la floración de diatomeas a principios de primavera, la que ocurriría a salinidades intermedias a lo largo de los fiordos (Torres et al., 2023). Esto sugiere que, a salinidades más altas como las observadas para las aguas del margen continental, se esperaría un estrés por déficit de ácido silícico con efectos sobre la estructura de la comunidad y fisiología del fitoplancton.

## 6.2 Diversidad y abundancia del microfitoplancton

Se identificaron más de 20 taxones de fitoplancton en el rango de tamaño de ~10 a 120  $\mu\text{m}$  a partir de la colección de imágenes del IFCB, incluyendo diatomeas, dinoflagelados, ciliados y silicoflagelados (Fig. 10). La composición del fitoplancton identificable en la fracción de tamaño operativo del IFCB coincidió en aproximadamente un 70% con el fitoplancton identificado mediante el método microscopía tradicional en las estaciones oceanográficas (Fig. 11). Las diatomeas formadoras de cadenas fueron el componente principal del fitoplancton en el área de estudio, con los géneros *Thalassiosira*, *Chaetoceros* y *Guinardia* siendo los más abundantes, seguidos por *Cerataulina* y *Lauderia* (Figs. 5 y 9). Además, tanto

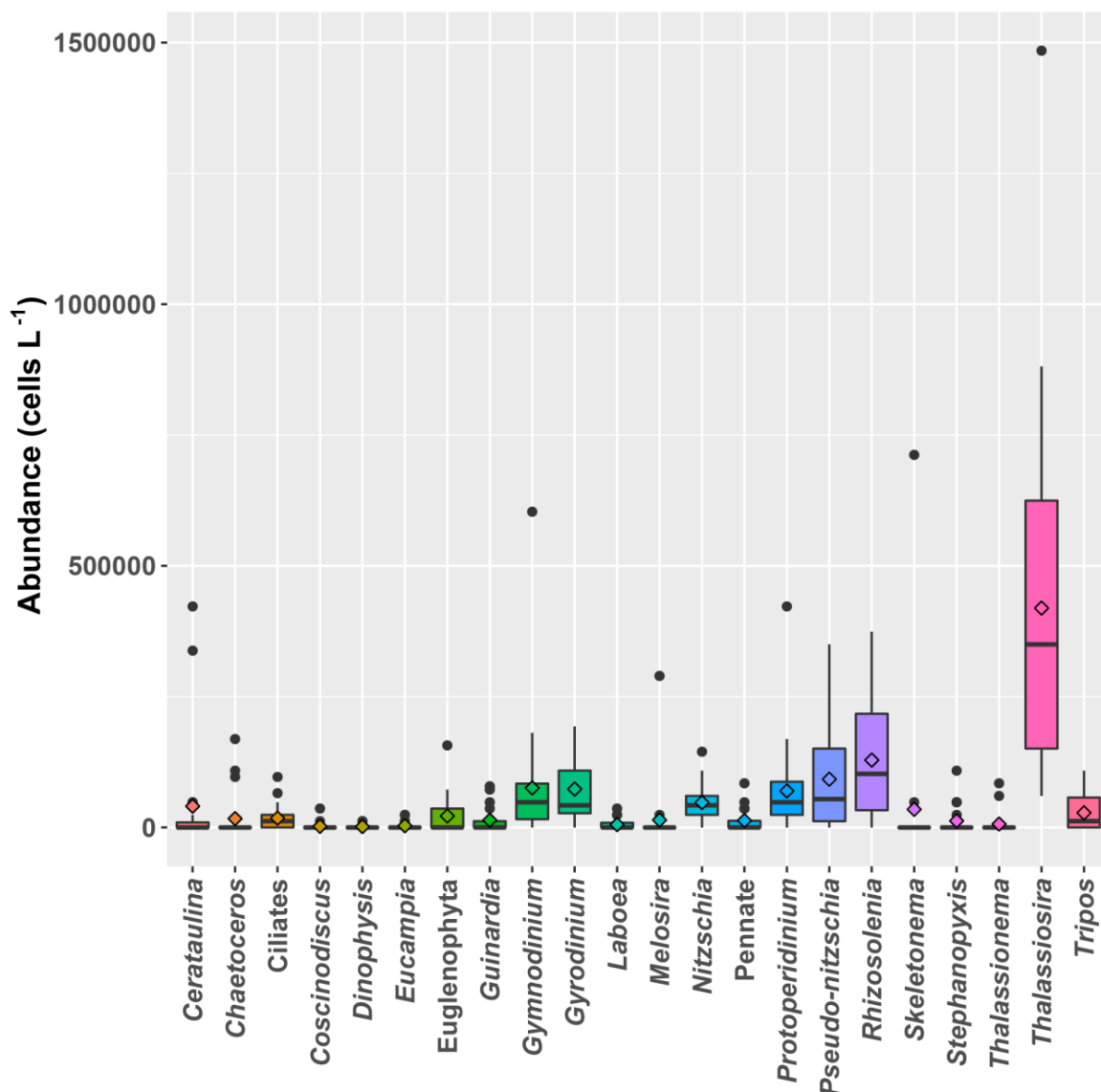
dinoflagelados como ciliados representaron una fracción significativa de células totales en toda el área de estudio (Figs. 5 y 9).



**Fig. 10:** Fotografías de los taxones de fitoplancton más representativos registrados por el Imaging FlowCytobot durante el crucero Taitao en aguas del margen continental de la Patagonia. (A) *Ditylum brightwellii*, (B) dinoflagelado no identificado, (C) *Asterionellopsis glacialis*, (D) *Dictyocha speculum*, (E) *Thalassiosira* cf. *poroseriata*, (F) *Cerataulina pelagica*, (G) Euglenophyta, (H) *Chaetoceros* sp., (I) *Triplos* sp., (J) *Stephanopyxis turris*, (K) *Lauderia annulata*, (L) ciliado no identificado, (M) *Leptocylindrus* sp., (N) *Pseudo-nitzschia* sp. La barra indica 10  $\mu$ m.

Comparado con las aguas interiores de los fiordos patagónicos, la información respecto a la composición y distribución del fitoplancton en aguas de la plataforma continental es escasa. Por esta razón, las comparaciones analizadas en este estudio son principalmente con información proveniente de fiordos y canales. La abundancia y composición del fitoplancton en los fiordos patagónicos se ha descrito como altamente variable (Pizarro et al., 2005; Alves-de-Souza et al., 2008; González et al., 2011; Montero et al., 2017), con gradientes espaciales, ciclos estacionales y floraciones episódicas probablemente impulsadas por condiciones de luz favorables (Iriarte y González, 2008; González et al., 2010) y disponibilidad de nutrientes tras la interacción entre las descargas de agua dulce y la entrada de aguas oceánicas (González et al., 2011, 2013; Montero et al., 2017; Pérez-Santos et al., 2021).

Nuestros resultados muestran a las diatomeas como el grupo predominante, y con diferencias en la distribución de algunos taxones previamente reportados como conspicuos y abundantes durante periodos productivos en aguas interiores. Por ejemplo, los géneros *Skeletonema* y *Pseudo-nitzschia* han sido comúnmente reportados en las aguas estratificadas al interior de los fiordos y canales patagónicos (41-55°S) (Pizarro et al., 2005; Alves-de-Souza et al., 2008; Pinto-Torres et al., 2023), en cambio en nuestros resultados estos géneros mostraron bajas abundancias a lo largo de toda la zona de estudio (Fig. 5 y 11). Por otro lado, géneros tales como *Lauderia* y *Cerataulina* fueron altamente abundantes y representativos en las aguas superficiales de la Patagonia central (Figs. 5 y 11), lo que difiere con registros previos donde han mostrado una contribución mínima en las aguas de fiordos en el norte y centro de la Patagonia (Vargas et al., 2008; Montero et al., 2017). La composición de microfitoplancton en aguas cercanas y alejadas de la costa sugiere una segregación espacial de las comunidades, esto probablemente relacionado a la variabilidad de las condiciones fisicoquímicas a lo largo del gradiente costa-océano, y de la capacidad de algunos grupos fitoplanctónicos para tolerar y sacar ventaja de estos cambios. Sin embargo, es importante considerar en el contexto de esta investigación, que nuestros resultados son de un momento específico en el tiempo, y no considera la variabilidad temporal que influencia la sucesión de las poblaciones fitoplanctónicas en el océano.



**Fig. 11:** Boxplot de la abundancia de géneros de fitoplancton identificados en el área de estudio mediante el método tradicional de Utermöhl (Utermöhl, 1958) utilizando microscopía invertida.

Los resultados obtenidos muestran que los valores de abundancia oscilan entre alrededor de 1,000 y 400,000 células por litro, siendo concordantes con reportes previos de la abundancia total de fitoplancton y diatomeas en las aguas interiores de la Patagonia norte y central (Pizarro et al., 2005; González et al., 2013, Vargas et al., 2008). No obstante, las abundancias obtenidas en esta investigación son al menos un orden de magnitud más bajos que los datos ( $10^6$  células L<sup>-1</sup>) reportados para condiciones de floración en invierno tardío y primavera en varios fiordos patagónicos (Alves-de-Souza et al., 2008; González et al., 2010; Montero et al., 2017).

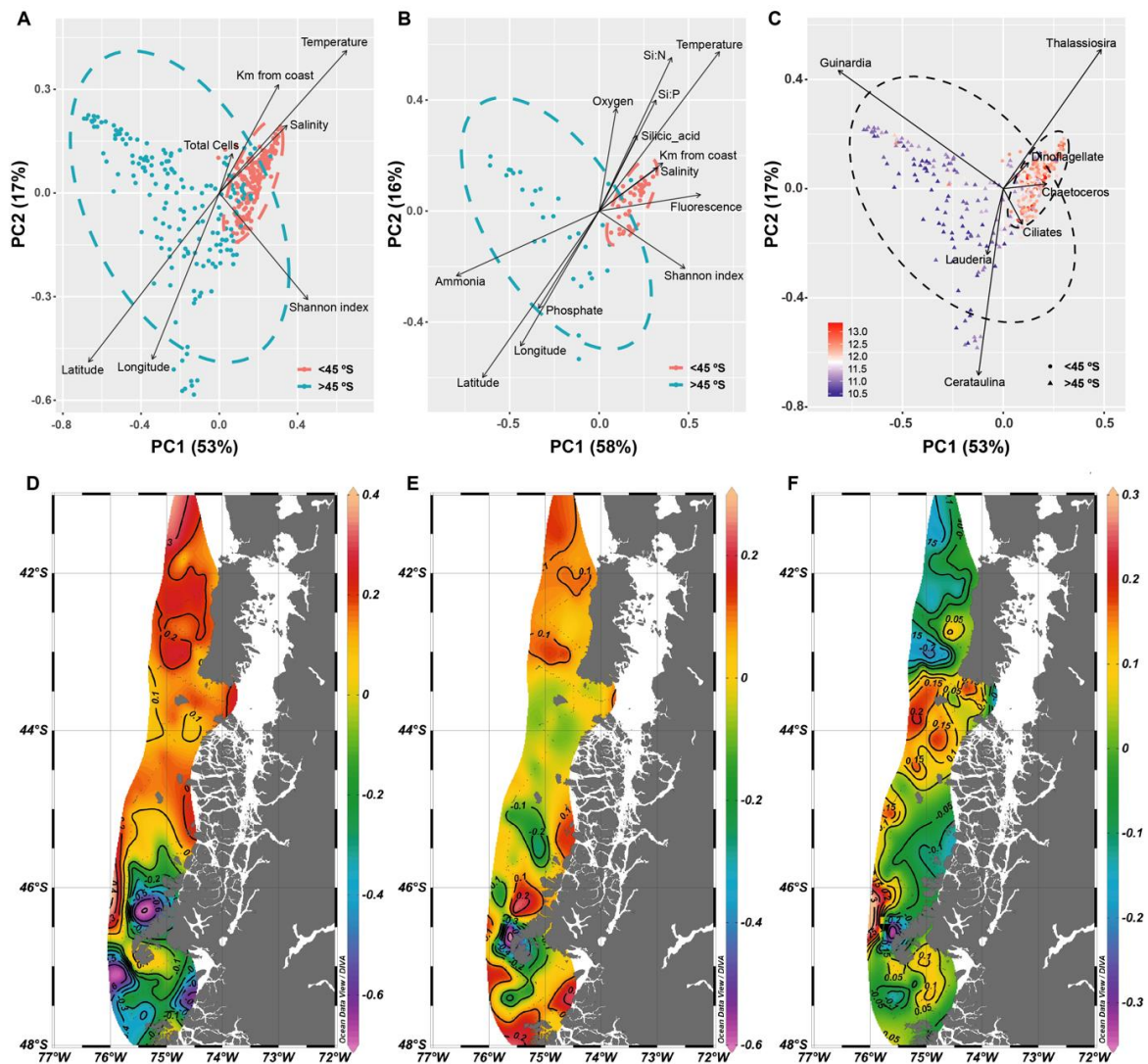
Al analizar la metodología empleada en este estudio, se pueden identificar diversas razones que contribuirían a las discrepancias existentes entre los registros generados por el IFCB en relación a la abundancia y diversidad del fitoplancton que se obtienen por los métodos tradicionales de microscopía. Primero, es esencial reconocer que el proceso de análisis de imágenes realizado por el IFCB presenta limitaciones en la capacidad de distinguir células de diatomeas que forman cadenas (Osion y Sosik, 2007). Estas diatomeas, pueden ser de amplia distribución en las aguas patagónicas, y bajo esta metodología se podría subestimar su abundancia. Consideramos que esta subestimación puede ser una de las causas principales que subyace a las diferencias entre nuestros resultados y las estimaciones de abundancia celular derivadas de la metodología basada en microscopía (Figura 11). En segundo lugar, debe tenerse en cuenta que el rango de tamaño operativo del IFCB, que oscila entre aproximadamente 10 y 120  $\mu\text{m}$ , conlleva la posibilidad de omitir células de fitoplancton de mayor y menor tamaño, las cuales, al momento de analizar las fotografías obtenidas, podrían presentarse como fotografías incompletas cortadas y por ende ignorarse en el protocolo de análisis de imágenes al estar fuera de un rango adecuado. Esto es evidente por ejemplo en el caso de diatomeas como *Rhizosolenia*, que se encuentran en el rango superior de tamaño del microfitoplancton ( $>250 \mu\text{m}$ ; Alves-de-Souza et al., 2008). Este género en particular ha sido informado como abundante y presente en las aguas de los fiordos patagónicos (Iriarte et al., 2007; González et al., 2011; Pérez-Santos et al., 2021) y presentó altas densidades en los resultados de las muestras discretas (Figura 11). La representación de miembros de este género en las imágenes capturadas por el IFCB fue mínima y conllevó a su exclusión en los resultados obtenidos una vez aplicados los procedimientos de procesamiento de imágenes. En tercer lugar, es fundamental considerar el contexto de nuestro muestreo continuo, el cual se realizó a una profundidad constante de aproximadamente 5 m, profundidad la cual podría ser no siempre representativa del máximo de clorofila-a que se encontró mayormente entre los 10 y 25 m de profundidad. A pesar de esto, nuestros resultados presentaron correlaciones significativas entre la abundancia de fitoplancton y las concentraciones superficiales de clorofila-a y nutrientes (Tabla 1), lo que respalda la validez de los patrones de abundancia de fitoplancton que hemos observado. Por último, se debe destacar que nuestras comparaciones en cuanto a la distribución del fitoplancton son mayoritariamente en base a información de datos

obtenidos en aguas de fiordos, las cuales son afectadas por factores distintos a los que influyen la variabilidad en aguas de la plataforma continental.

### **6.3 Agrupaciones de microfitoplancton en la plataforma continental y su contribución a la biomasa autótrófica**

Los antecedentes y resultados obtenidos y analizados durante este estudio han apuntado a que la alta influencia de aguas continentales y frías alrededor de la Península de Taitao y el Golfo de Penas permita caracterizar dos sectores particulares en la Patagonia y que estos estén a su vez relacionados a dos conjuntos principales de microfitoplancton, con un límite geográfico aproximado a los 45°S (Fig. 12). Es posible caracterizar la composición fitoplanctónica del sector de Patagonia norte, con marcadas abundancias y predominancia de las diatomeas de los géneros *Thalassiosira* y *Chaetoceros*, y de dinoflagelados que también fueron representativos. Por otro lado, en el sector de Patagonia central, los géneros *Guinardia*, *Cerataulina* y *Lauderia* fueron los más característicos posiblemente por la limitación de ácido silícico, lo que coincide con nuestras observaciones para el sector del margen continental ya que la relación de Si:N es inferior a 1 y se ha considerado un indicador

de limitación de ácido silícico (Iriarte et al., 2018).



**Fig. 12:** Análisis de ordenación basado en el Análisis de Componentes Principales de las abundancias relativas de los taxones de fitoplancton identificados en registros continuos (A, C) y en las estaciones oceanográficas (B). Mapas superficiales que muestran la distribución espacial de los tres primeros componentes principales (D, E, F). Los colores en A y B representan muestras de la región norte y sur del área de estudio ( $>$  y  $<$  de  $45^{\circ}\text{S}$ ), y en C la escala del gradiente de temperatura. Las flechas representan variables ambientales (A y B) y taxones representativos (C) correlacionados significativamente ( $p < 0.05$ ) con los ejes de ordenación. Las flechas señalan el mayor gradiente en el espacio de ordenación y el largo indican el grado de correlación.

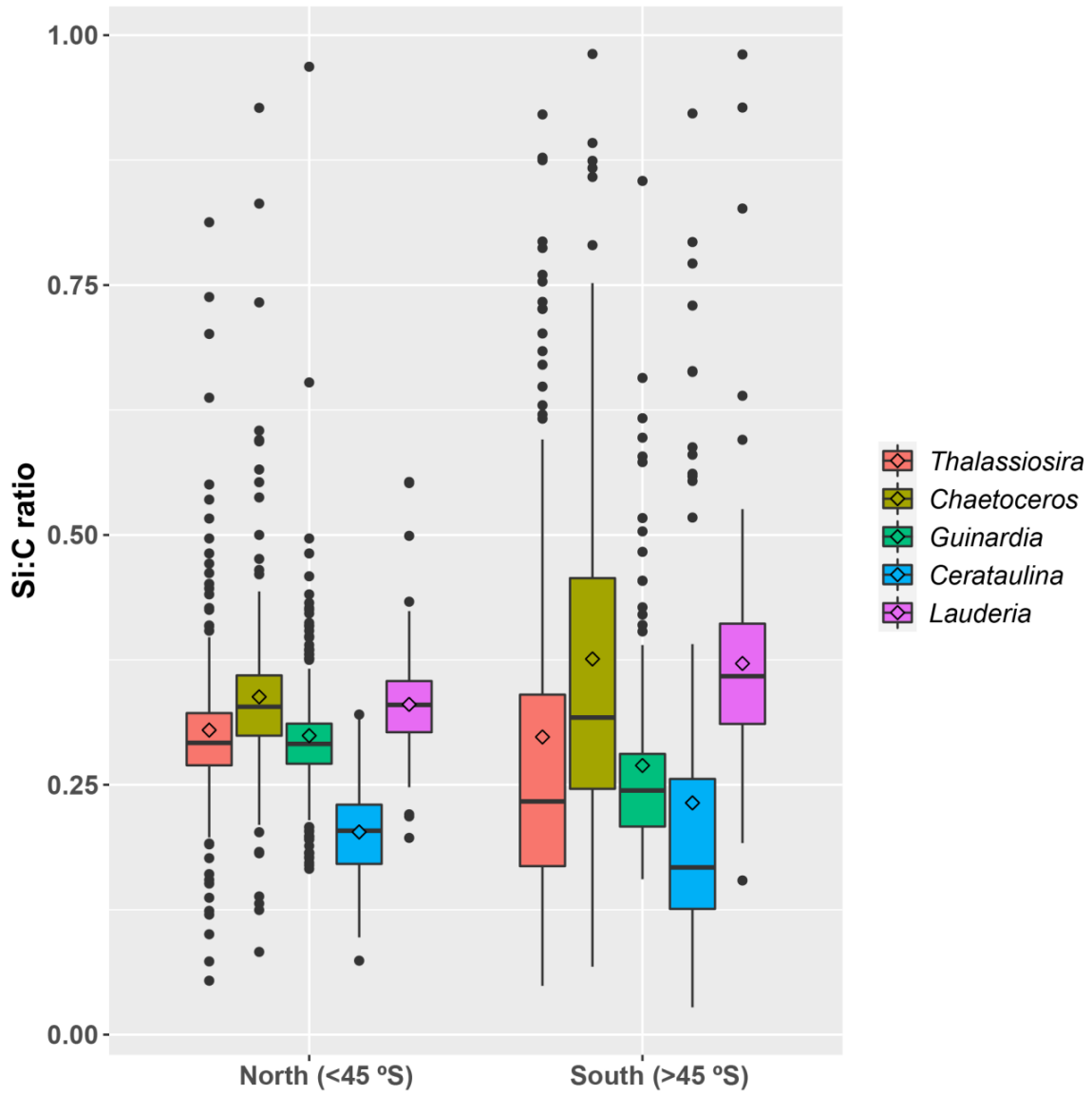
Si bien nuestros resultados se basan en condiciones estudiadas durante un tiempo definido en el sector, es posible considerar otras variables que apoyan la idea de que existen dos zonas con comunidades de fitoplancton características y bien definidas

en cuanto su composición. La data satelital de vientos obtenida para noviembre del 2018 también apoya la idea de que es posible definir dos macrozonas, en donde es posible ver que las direcciones de los vectores del viento en la zona de estudio se ven diferenciada a partir de alrededor de los 45 y 46°S (Fig. 3). Por otro lado, antecedentes previos también han indicado que alrededor de estas mismas latitudes la Corriente del Pacífico Sur se bifurca hacia el Ecuador en la Corriente Perú-Chile (o Corriente de Humboldt) y hacia los polos en la Corriente de Cabo de Hornos (Strub et al., 2019).

Las diatomeas contribuyen significativamente a la exportación de carbono hacia el océano profundo y, por ende, al funcionamiento de la bomba biológica de carbono. Tanto el tamaño y morfología de las diatomeas afectan la exportación de carbono, siendo la composición elemental y la silicificación factores que modulan la transferencia de carbono (Tréguer et al., 2018). La silicificación en diatomeas depende del contenido de ácido silícico disuelto y también de la disponibilidad de hierro presente en las aguas, este puede inducir el crecimiento de diatomeas alta o bajamente silicificadas, impactando así los flujos de carbono y sílice (Assmy et al., 2013) a los fondos oceánicos. Si bien la distribución de hierro en los fiordos patagónicos no ha sido ampliamente estudiada, se considera que los ríos y las aguas de deshielo suministran hierro a las aguas de este ecosistema. Un estudio reciente mostró que los ríos alimentados por glaciares en la Patagonia son relativamente pobres en la fracción soluble de hierro, pero abundantes en cuanto a material particulado (Pryer et al., 2020), esto podría incluir una fracción de hierro lábil disponible para ser utilizada por el fitoplancton. Sin embargo, procesos abióticos como la sedimentación y probablemente la actividad biológica pueden remover el hierro presente a lo largo de las aguas estuarinas antes de llegar a aguas exteriores (Pryer et al., 2020; Torres et al., 2023), lo que se traduce a posibles limitaciones de hierro en las aguas de la plataforma continental de la Patagonia central. En este escenario, y de acuerdo con nuestras estimaciones de la relación Si:C (Fig. 13) y las categorías propuestas por Assmy et al. (2013), es posible hipotetizar que las diatomeas representativas de estas aguas (por ejemplo, *Cerataulina*) pueden contribuir a la transferencia vertical de carbono, mientras que aquellas representativas de la Patagonia norte (por ejemplo, *Chaetoceros*) pueden estar transfiriendo sílice. Considerando el retroceso documentado de varios glaciares patagónicos (Rignot et al., 2003; Glasser et al., 2011) y el aumento esperado de Si y la reducción de la



exportación fluvial de hierro por la pérdida de cobertura glaciar (Pryer et al., 2020), es posible sugerir que así como algunos grupos transfieren carbono al fondo marino, pueden haber cambios en esta condición para otros grupos de diatomeas que se encarguen de transferir sílice en las aguas de la Patagonia central y, por consecuencia tener un impacto potencial en los flujos y exportación de carbono. Nuestras estimaciones del carbono del microfitoplancton en la plataforma continental fueron comparables a las observadas en aguas de fiordos patagónicos y del ecosistema de surgencia costera altamente productivo de Chile central (Tabla 2), con las diatomeas contribuyendo con la mayor parte de la biomasa autotrófica. Por lo tanto, sugerimos que la plataforma continental frente a la Patagonia puede contribuir significativamente a la síntesis, exportación y secuestro de carbono orgánico en el Océano Pacífico Sur Oriental.



**Fig. 13:** Promedio de la relación Si:C de las diatomeas predominantes para las macrozonas norte y sur de la distribución del fitoplancton delimitadas en 45 °S.

Tabla 2. Estimaciones de la biomasa de carbono del fitoplancton en este estudio y en diferentes áreas del ecosistema de fiordos patagónicos y del ecosistema de surgencia costera en la zona central de Chile.

<b>Area of study</b>	<b><math>\mu\text{g C L}^{-1}</math></b>	<b>Reference</b>
Inner Sea of Chiloe, Northern Patagonia	5.2 - 3120 <sup>a</sup>	Iriarte et al., 2007
Strait of Magellan, Southern Patagonia		Iriarte et al., 2001
Diatoms	0.67 - 31.90	
Phytoplankton	0.01 - 189	
Patagonian fjords	~0 - 4160 <sup>a</sup>	Cuevas et al., 2019
Relocaví fjord, Northern Patagonia		Vargas et al., 2008
Upwelling ecosystem, central Chile		González et al., 2007
Diatoms	~0 - 465	
Continental shelf of Patagonia		This study
Total	233 $\pm$ 274	
Northern region	188 $\pm$ 150	
Southern region	283 $\pm$ 362	

<sup>a</sup> Carbono estimado a partir de la clorofila-a utilizando una relación C:Chla-a de 104 (González et al., 2010).

## 7. Conclusiones

En esta investigación se presenta por primera vez una caracterización con alta resolución espacial de las comunidades del microfitoplancton y su distribución en aguas de la plataforma continental frente a la Patagonia chilena durante primavera. Las principales conclusiones derivadas del estudio se resumen a continuación:

- Se evidenciaron dos principales macrozonas delimitadas latitudinalmente a los  $\sim 45^{\circ}\text{S}$  en relación con la distribución espacial del microfitoplancton.
- Estas zonas estuvieron vinculadas a cambios en la temperatura y salinidad del agua superficial, concentraciones de amonio y fosfato, y la relación Si:N.
- La macrozona norte se caracterizó por tener una mayor temperatura y salinidad superficial, una relación Si:N  $> 1$ , y la predominancia de diatomeas de los géneros *Thalassiosira* y *Chaetoceros*, así como dinoflagelados.
- En contraste, la región al sur de los  $45^{\circ}\text{S}$ , con temperaturas y salinidades superficiales más bajas y una relación Si:N  $< 1$ , estuvo caracterizada por miembros de los géneros *Guinardia*, *Lauderia* y *Cerataulina*.
- Se observaron cambios latitudinales en la composición del microfitoplancton, desde diatomeas típicas de regiones costeras productivas hasta aquellas que prefieren aguas más frías y menos salinas.
- Estos cambios se atribuyeron a la mayor influencia del agua de deshielo de los campos de hielo patagónicos en latitudes superiores a  $45^{\circ}\text{S}$ , la que puede tener un potencial efecto en la composición del fitoplancton con impactos en la silicificación de las células de diatomeas y, por lo tanto, en la exportación de carbono a aguas profundas.
- Se sugiere que el aumento de las aguas de deshielo por el derretimiento glaciar en la Patagonia central impacta la disponibilidad de ácido silícico y, por lo tanto, la diversidad del fitoplancton en aguas de la plataforma. A medida que la cobertura glaciar disminuye con el tiempo, este escenario puede cambiar e impactar el papel del océano costero frente a la Patagonia en la exportación y secuestro de carbono.

En resumen, la variación en las condiciones hidrográficas en la plataforma continental de la región de la Patagonia chilena estaría influenciada por flujos de aguas continentales y de deshielo de los campos de hielo patagónicos. Estos cambios en la

hidrografía tienen un impacto directo en la concentración de nutrientes inorgánicos y así en la composición y abundancia del fitoplancton, por lo que la identificación de los patrones de variabilidad oceanográfica en esta zona es fundamental para comprender la dinámica de las comunidades de productores primarios y su contribución a los flujos de carbono.

En relación con la hipótesis planteada, que postula que las diferencias en las condiciones hidrográficas entre la Patagonia Norte y Central determinan los patrones de abundancia y estructura comunitaria del fitoplancton en ambas zonas, los resultados del estudio respaldan esta afirmación, aceptando la hipótesis de trabajo.

## 8. Bibliografía

- Aguayo, R., León-Muñoz, J., Vargas-Baecheler, J., Montecinos, A., Garreaud, R., Urbina, M., Soto, D., Iriarte, J.L., 2019. The glass half-empty: climate change drives lower freshwater input in the coastal system of the Chilean Northern Patagonia. *Clim. Change* 155, 417–435. <https://doi.org/10.1007/s10584-019-02495-6>
- Aiken, C.M., 2012. Seasonal thermal structure and exchange in Baker Channel, Chile. *Dyn. Atmos. Ocean.* 58, 1–19. <https://doi.org/10.1016/j.dynatmoce.2012.07.001>
- Aiken, C.M., Navarrete, S.A., Pelegrí, J.L., 2011. Potential changes in larval dispersal and alongshore connectivity on the central Chilean coast due to an altered wind climate. *J. Geophys. Res. Biogeosciences* 116, 1–14. <https://doi.org/10.1029/2011JG001731>
- Alves-De-Souza, C., González, M.T., Iriarte, J.L., 2008. Functional groups in marine phytoplankton assemblages dominated by diatoms in fjords of southern Chile. *J. Plankton Res.* 30, 1233–1243. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn079>
- Aracena, C., Lange, C.B., Luis Iriarte, J., Rebolledo, L., Pantoja, S., 2011. Latitudinal patterns of export production recorded in surface sediments of the Chilean Patagonian fjords (41-55°S) as a response to water column productivity. *Cont. Shelf Res.* 31, 340–355. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.08.008>
- Basu, S., Mackey, K.R.M., 2018. Phytoplankton as key mediators of the biological carbon pump: Their responses to a changing climate. *Sustain.* 10. <https://doi.org/10.3390/su10030869>
- Brzezinski, M.A., 1985. THE Si:C:N Ratio of marine diatoms: Interspecific variability and the effect of some environmental variables. *J. Phycol.* <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1985.00347.x>
- Buchan, S.J., Quiñones, R.A., 2016. First insights into the oceanographic characteristics of a blue whale feeding ground in northern Patagonia, Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 554, 183–199. <https://doi.org/10.3354/meps11762>
- Buschmann, A.H., Riquelme, V.A., Hernández-González, M.C., Varela, D., Jiménez, J.E., Henríquez, L.A., Vergara, P.A., Guíñez, R., Filún, L., 2006. A review of the impacts of salmonid farming on marine coastal ecosystems in the southeast Pacific. *ICES J. Mar. Sci.* 63, 1338–1345. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.04.021>
- Calvete, C., Sobarzo, M., 2011. Quantification of the surface brackish water layer and frontal zones in southern Chilean fjords between Boca del Guafo (43°30'S) and Estero Elefantes (46°30'S). *Cont. Shelf Res.* 31, 162–171. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.09.013>
- Conley, D.J., Kilham, S.S., Theriot, E., 1989. Differences in silica content between marine and freshwater diatoms. *Limnol. Oceanogr.* 34, 205–212. <https://doi.org/10.4319/lo.1989.34.1.0205>

Cuevas, L.A., Tapia, F.J., Iriarte, J.L., González, H.E., Silva, N., Vargas, C.A., 2019. Interplay between freshwater discharge and oceanic waters modulates phytoplankton size-structure in fjords and channel systems of the Chilean Patagonia. *Prog. Oceanogr.* 173, 103–113. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.02.012>

Dávila, P.M., Figueroa, D., Müller, E., 2002. Freshwater input into the coastal ocean and its relation with the salinity distribution off austral Chile (35-55°s). *Cont. Shelf Res.* 22, 521–534. [https://doi.org/10.1016/S0278-4343\(01\)00072-3](https://doi.org/10.1016/S0278-4343(01)00072-3)

Doney, S.C., 2010. The growing human footprint on coastal and open-Ocean biogeochemistry. *Science* (80-328, 1512–1516). <https://doi.org/10.1126/science.1185198>

Fernandez-Arcaya, U., Ramirez-Llodra, E., Aguzzi, J., Allcock, A.L., Davies, J.S., Dissanayake, A., Harris, P., Howell, K., Huvenne, V.A.I., Macmillan-Lawler, M., Martín, J., Menot, L., Nizinski, M., Puig, P., Rowden, A.A., Sanchez, F., Van den Beld, I.M.J., 2017. Ecological role of submarine canyons and need for canyon conservation: A review. *Front. Mar. Sci.* 4, 1–26. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00005>

Flores, E.A., Castro, L.R., Narváez, D.A., Lillo, S., Balbontín, F., Osorio-Zúñiga, F., 2019. Inter-annual and seasonal variations in the Outer and Inner Sea spawning zones of southern hake, *Merluccius australis*, inferred from early life stages distributions in Chilean Patagonia. *Prog. Oceanogr.* 171, 93–107. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.12.013>

Falkowski, P.G., 1994. The role of phytoplankton photosynthesis in global biogeochemical cycles. *Photosynth. Res.* 39, 235–258. <https://doi.org/10.1007/BF00014586>

Flores, E.A., Parada, C., Castro, L.R., Narváez, D.A., Sepúlveda, H.H., 2020. Connectivity in early life stages of the southern hake, *Merluccius australis*, in northern Chilean Patagonia. *J. Mar. Syst.* 212. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2020.103452>

Galán, A., Saldías, G.S., Corredor-Acosta, A., Muñoz, R., Lara, C., Iriarte, J.L., 2021. Argo Float Reveals Biogeochemical Characteristics Along the Freshwater Gradient Off Western Patagonia. *Front. Mar. Sci.* 8, 1–9. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.613265>

Glasser, N.F., Harrison, S., Jansson, K.N., Anderson, K., Cowley, A., 2011. Global sea-level contribution from the Patagonian Icefields since the Little Ice Age maximum. *Nat. Geosci.* 4, 303–307. <https://doi.org/10.1038/ngeo1122>

González, H.E., Calderón, M.J., Castro, L., Clement, A., Cuevas, L.A., Daneri, G., Iriarte, J.L., Lizárraga, L., Martínez, R., Menschel, E., Silva, N., Carrasco, C., Valenzuela, C., Vargas, C.A., Molinet, C., 2010. Primary production and plankton dynamics in the Reloncaví Fjord and the Interior Sea of Chiloé, northern Patagonia, Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 402, 13–30. <https://doi.org/10.3354/meps08360>

González, H.E., Castro, L., Daneri, G., Iriarte, J.L., Silva, N., Vargas, C.A., Giesecke, R., Sánchez, N., 2011. Seasonal plankton variability in Chilean Patagonia fjords: Carbon flow through the pelagic food web of Aysen Fjord and plankton dynamics in the Moraleda Channel basin. *Cont. Shelf Res.* 31, 225–243. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.08.010>

González, H.E., Castro, L.R., Daneri, G., Iriarte, J.L., Silva, N., Tapia, F., Teca, E., Vargas, C.A., 2013. Land-ocean gradient in haline stratification and its effects on plankton dynamics and trophic carbon fluxes in Chilean Patagonian fjords (47–50°S). *Prog. Oceanogr.* 119, 32–47. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.06.003>

Gower, A.J.C., 1966. Biometrika Trust Some Distance Properties of Latent Root and Vector Methods Used in Multivariate Analysis. *Biometrika* 53, 325–338. <https://doi.org/https://doi.org/10.1093/biomet/53.3-4.325>

Grasshoff, K., Ehrhardt, M., & Kremling, K. 1983. *Methods of Seawater Analysis*. 2nd Edition. Verlag Chemie Weinheim, New York. 419 p.

Holmes, R.M., Aminot, A., Kérouel, R., Hooker, B.A., Peterson, B.J., 1999. A simple and precise method for measuring ammonium in marine and freshwater ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56, 1801–1808. <https://doi.org/10.1139/f99-128>

Iriarte, J., Gonzalez, H., 2008. Phytoplankton bloom ecology of the inner Sea of Chiloé, Southern Chile. *Nova Hedwigia*: 67–79.

Iriarte, J.L., Cuevas, L.A., Cornejo, F., Silva, N., González, H.E., Castro, L., Montero, P., Vargas, C.A., Daneri, G., 2018. Low spring primary production and microplankton carbon biomass in Sub-Antarctic Patagonian channels and fjords (50–53°S). *Arctic, Antarct. Alp. Res.* 50. <https://doi.org/10.1080/15230430.2018.1525186>

Iriarte, J.L., González, H.E., Liu, K.K., Rivas, C., Valenzuela, C., 2007. Spatial and temporal variability of chlorophyll and primary productivity in surface waters of southern Chile (41.5–43° S). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 74, 471–480. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.05.015>

Iriarte, J.L., Kusch, A., Osses, J., Ruiz, M., Iriarte, J.L., 2001. Phytoplankton biomass in the sub-Antarctic area of the Straits of Magellan (53°S), Chile during spring-summer 1997/1998. *Polar Biol.* 24, 154–162. <https://doi.org/10.1007/s003000000189>

Iriarte, J.L., Pantoja, S., González, H.E., Silva, G., Paves, H., Labbé, P., Rebolledo, L., Van Ardelan, M., Häussermann, V., 2013. Assessing the micro-phytoplankton response to nitrate in Comau Fjord (42 S) in Patagonia (Chile), using a microcosms approach. *Environ. Monit. Assess.* 185, 5055–5070. <https://doi.org/10.1007/s10661-012-2925-1>

Jacob, B.G., Tapia, F.J., Daneri, G., Iriarte, J.L., Montero, P., Sobarzo, M., Quiñones, R.A., 2014. Springtime size-fractionated primary production across



hydrographic and PAR-light gradients in Chilean Patagonia (41-50°S). *Prog. Oceanogr.* 129, 75–84. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.08.003>

Litchman, E., de Tezanos Pinto, P., Edwards, K.F., Klausmeier, C.A., Kremer, C.T., Thomas, M.K., 2015. Global biogeochemical impacts of phytoplankton: A trait-based perspective. *J. Ecol.* 103, 1384–1396. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12438>

León-Munõz, J., Urbina, M.A., Garreaud, R., Iriarte, J.L., 2018. Hydroclimatic conditions trigger record harmful algal bloom in western Patagonia (summer 2016). *Sci. Rep.* 8, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-19461-4>

Mann, H.B., Whitney, D.R., 1947. On a Test of Whether one of Two Random Variables is Stochastically Larger than the Other. *Ann. Math. Stat.* <https://doi.org/10.1214/aoms/1177730491>

Menden-Deuer, S., Lessard, E.J., 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnol. Oceanogr.* 45, 569–579. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0569>

Moberg, E.A., Sosik, H.M., 2012. Distance maps to estimate cell volume from two-dimensional plankton images. *Limnol. Oceanogr. Methods* 10, 278–288. <https://doi.org/10.4319/lom.2012.10.278>

Moffat, C., 2014. Wind-driven modulation of warm water supply to a proglacial fjord, Jorge Montt Glacier, Patagonia. *Geophys. Res. Lett.* 41, 3943–3950. <https://doi.org/10.1002/2014GL060071>

Moffat, C., Tapia, F.J., Nittrouer, C.A., Hallet, B., Bown, F., Boldt Love, K., Iturra, C., 2018. Seasonal Evolution of Ocean Heat Supply and Freshwater Discharge From a Rapidly Retreating Tidewater Glacier: Jorge Montt, Patagonia. *J. Geophys. Res. Ocean.* 123, 4200–4223. <https://doi.org/10.1002/2017JC013069>

Montero, P., Daneri, G., González, H.E., Iriarte, J.L., Tapia, F.J., Lizárraga, L., Sanchez, N., Pizarro, O., 2011. Seasonal variability of primary production in a fjord ecosystem of the Chilean Patagonia: Implications for the transfer of carbon within pelagic food webs. *Cont. Shelf Res.* 31, 202–215. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.09.003>

Montero, P., Daneri, G., Tapia, F., Iriarte, J.L., Crawford, D., 2017. Diatom blooms and primary production in a channel ecosystem of central patagonia. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 45, 999–1016. <https://doi.org/10.3856/vol45-issue5-fulltext-16>

Montero, P., Gutiérrez, M.H., Daneri, G., Jacob, B., 2022. The Effect of Salmon Food-Derived DOM and Glacial Melting on Activity and Diversity of Free-Living Bacterioplankton in Chilean Patagonian Fjords. *Front. Microbiol.* 12. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.772900>

Montero, P., Pérez-Santos, I., Daneri, G., Gutiérrez, M.H., Igor, G., Seguel, R., Purdie, D., Crawford, D.W., 2017. A winter dinoflagellate bloom drives high rates of primary production in a Patagonian fjord ecosystem. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 199, 105–116. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.09.027>

Narváez, D.A., Vargas, C.A., Cuevas, L.A., García-Loyola, S.A., Lara, C., Segura, C., Tapia, F.J., Broitman, B.R., 2019. Dominant scales of subtidal variability in coastal hydrography of the Northern Chilean Patagonia. *J. Mar. Syst.* 193, 59–73. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2018.12.008>

Olofsson, M., Robertson, E.K., Edler, L., Arneborg, L., Whitehouse, M.J., Ploug, H., 2019. Nitrate and ammonium fluxes to diatoms and dinoflagellates at a single cell level in mixed field communities in the sea. *Sci. Rep.* 9, 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-38059-4>

Pantoja, S., Luis Iriarte, J., Daneri, G., 2011. Oceanography of the Chilean Patagonia. *Cont. Shelf Res.* 31, 149–153. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.10.013>

Parsons, T.R., Maita, Y. and Lalli, C.M. 1984. A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Oxford, UK, Pergamon, Press, 173pp. DOI: <http://dx.doi.org/10.25607/OBP-1830>

Pérez-Santos, I., Díaz, P.A., Silva, N., Garreaud, R., Montero, P., Henríquez-Castillo, C., Barrera, F., Linford, P., Amaya, C., Contreras, S., Aracena, C., Pinilla, E., Altamirano, R., Vallejos, L., Pavez, J., Maulen, J., 2021. Oceanography time series reveals annual asynchrony input between oceanic and estuarine waters in Patagonian fjords. *Sci. Total Environ.* 798. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149241>

Pinto-Torres, M., Pizarro, G., York, R.B., Alves-de-Souza, C., Lundholm, N., Mardones, J.I., Nariño, M.J., Iriarte, J.L., 2023. Unveiling species diversity within the toxic diatom genus *Pseudo-nitzschia* from the fjords and channels of Magallanes (48°- 51° S), Chile. *Prog. Oceanogr.* 211. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102957>

Pizarro, G., Montecino, V., Guzman, L., Muñoz, V., Chacón, V., Pacheco, H., Frangópulos, M., Retamal, L., Alárcon, C., 2005. Patrones locales recurrentes del fitoplancton en fiordos y canales asutrales (43°56'S) en primavera y verano. *Cienc. y Technol. del Mar* 28, 63–83.

Pryer, H.V., Hawkings, J.R., Wadham, J.L., Robinson, L.F., Hendry, K.R., Hatton, J.E., 746 Kellerman, A.M, Bertrand, S., Gill-Olivas, B., Marshall, M.G., Brooker, R.A., Daneri, G., 747 Häussermann, V., 2020. The influence of glacial cover on riverine silicon and iron exports 748 in Chilean Patagonia. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 34, e2020GB006611. 749 <https://doi.org/10.1029/2020GB006611>

Quiñones, R.A., Fuentes, M., Montes, R.M., Soto, D., León-Muñoz, J., 2019. Environmental issues in Chilean salmon farming: a review. *Rev. Aquac.* 11, 375–402. <https://doi.org/10.1111/raq.12337>

R Core Team, 2021. R Core Team 2021 R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing. <https://www.R-project.org/>. R Found. Stat. Comput.

Rignot, E., Rivera, A., Casassa, G., 2003. Contribution of the Patagonia Icefields of South America to Sea Level Rise. *Science*. 302, 434–437. <https://doi.org/10.1126/science.1087393>

Rousseau, V., Leynaert, A., Daoud, N., Lancelot, C., 2002. Diatom succession, silicification and silicic acid availability in Belgian coastal waters (Southern North Sea). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 236, 61–73. <https://doi.org/10.3354/meps236061>

Saldías, G.S., Sobarzo, M., Quiñones, R., 2019. Freshwater structure and its seasonal variability off western Patagonia. *Prog. Oceanogr.* 174, 143–153. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.10.014>

Schlitzer, R., 2021. *Ocean Data View 5*, vol. 2. <https://odv.awi.de>.

Sepúlveda, J., Pantoja, S., Huguen, K.A., 2011. Sources and distribution of organic matter in northern Patagonia fjords, Chile (~44-47°S): A multi-tracer approach for carbon cycling assessment. *Cont. Shelf Res.* 31, 315–329. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.05.013>

Shannon, C.E., Weaver, W., 1948. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana, p. 96. <http://dx.doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>

Silva, N., Guzmán, D., 2009. Water masses in the Humboldt Current System: Properties, distribution, and the nitrate deficit as a chemical water mass tracer for Equatorial Subsurface Water off Chile. *Deep Sea Res. II.* 56, 1004–1020. <http://doi:10.1016/j.dsr2.2008.12.013>

Silva, N., Vargas, C.A., 2014. Hypoxia in Chilean Patagonian Fjords. *Prog. Oceanogr.* 129, 62–74. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.05.016>

Smith, R.W., Bianchi, T.S., Allison, M., Savage, C., Galy, V., 2015. High rates of organic carbon burial in fjord sediments globally. *Nat. Geosci.* 8, 450–453. <https://doi.org/10.1038/NGEO2421>

Sosik, H.M., Olson, R.J., 2007. Automated taxonomic classification of phytoplankton sampled with imaging-in-flow cytometry. *Limnol. Oceanogr. Methods* 5, 204–216. <https://doi.org/10.4319/lom.2007.5.204>

Soto, D., Norambuena, F., 2004. Evaluation of salmon farming effects on marine systems in the inner seas of southern Chile: A large-scale mensurative experiment. *J. Appl. Ichthyol.* 20, 493–501. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2004.00602.x>

Sterr, Horst; Klein, Richard; Reese, S.W., 2000. Climate change and coastal zones: An overview of the state-of-the-art on regional and local vulnerability assessment *Nota. Econstor* 24.

Strub, P.T., James, C., Montecino, V., Rutllant, J.A., Blanco, J.L., 2019. Ocean circulation along the southern Chile transition region (38°–46°S): Mean, seasonal and interannual variability, with a focus on 2014–2016. *Prog. Oceanogr.* 172, 159–198. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.01.004>

Torres, R., Pantoja, S., Harada, N., González, H.E., Daneri, G., Frangopulos, M., Rutllant, J.A., Duarte, C.M., Rúa-Halpern, S., Mayol, E., Fukasawa, M., 2011. Air-sea CO<sub>2</sub> fluxes along the coast of Chile: From CO<sub>2</sub> outgassing in central northern upwelling waters to CO<sub>2</sub> uptake in southern Patagonian fjords. *J. Geophys. Res. Ocean.* 116, 1–17. <https://doi.org/10.1029/2010JC006344>

Torres, R., Reid, B., Pizarro, G., Frangópulos, M., Alarcón, E., Márquez, M., Díaz-Rosas, F., Menschel, E., González, H.E., Moreno-Meynard, P., Montero, P., Pacheco, H., Pinto-Torres, M., Alarcón, C., Ibañez, R., Hawkings, J., 2023. Iron and silicic acid addition effects on early spring macronutrient drawdown and biogenic silica production of Patagonia estuarine waters. *Prog. Oceanogr.* 214. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2023.102982>

Torres, R., Silva, N., Reid, B., Frangopulos, M., 2014. Silicic acid enrichment of subantarctic surface water from continental inputs along the Patagonian archipelago interior sea (41-56°S). *Prog. Oceanogr.* 129, 50–61. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.09.008>

Tréguer, P., Bowler, C., Moriceau, B., Dutkiewicz, S., Gehlen, M., Aumont, O., Bittner, L., Dugdale, R., Finkel, Z., Iudicone, D., Jahn, O., Guidi, L., Lasbleiz, M., Leblanc, K., Levy, M., Pondaven, P., 2018. Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nat. Geosci.* 11, 27–37. <https://doi.org/10.1038/s41561-017-0028-x>

Utermohl, H., 1958. Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton Methodik. *Mit. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 9, 1–38. <https://doi.org/10.1080/05384680.1958.11904091>.

Valenzuela, M., Avaria, S., 2009. Distribución Del Microfitoplancton Marino Entre El Seno Reloncavi Y Boca Del Guafo En Invierno Y Primavera De 2005 (Crucero Cimar 11 Fjordos) \* Distribution. *Cienc. y Tecnol. del Mar* 32, 43–77.

Vargas, C.A., Martínez, R.A., González, H.E., Silva, N., 2008. Contrasting trophic interactions of microbial and copepod communities in a fjord ecosystem, Chilean Patagonia. *Aquat. Microb. Ecol.* 53, 227–242. <https://doi.org/10.3354/ame01242>

Vargas, C.A., Martinez, R.A., San Martin, V., Aguayo, M., Silva, N., Torres, R., 2011. Allochthonous subsidies of organic matter across a lake-river-fjord landscape in the Chilean Patagonia: Implications for marine zooplankton in inner fjord areas. *Cont. Shelf Res.* 31, 187–201. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.06.016>

Villalobos, L., Parra, O., Grandjean, M., Jaque, E., Woelfl, S., Campos, H., 2003. A study of the river basins and limnology of five humic lakes on Chiloé Island. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 76, 563–590. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2003000400003>

Wilcoxon, F., 1945. Individual comparisons by Ranking Methods. *Biom. Bull.* 1, 80–83. <https://doi.org/10.2307/3001968>

Willis, M.J., Melkonian, A.K., Pritchard, M.E., Rivera, A., 2012. Ice loss from the Southern Patagonian Ice Field, South America, between 2000 and 2012. *Geophys. Res. Lett.* 39, 1–6. <https://doi.org/10.1029/2012GL053136>