



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas - Programa de Magíster en Ciencias
mención Oceanografía

Crecimiento del fitoplancton estival en Bahía Maxwell, Península Antártica: Rol de los forzantes físicos



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

VANIA MACARENA CARRERA DE LA BARRA
CONCEPCIÓN-CHILE
2020

Profesor Guía: Dr. Jose Luis Iriarte
Instituto de Acuicultura
Universidad Austral de Chile
Profesor co-Guía: Fabián Tapia
Dpto. de Oceanografía
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado

La Tesis de “Magíster en Oceanografía” titulada “*Crecimiento del fitoplancton estival en Bahía Maxwell, Península Antártica: Rol de los forzantes físicos*”, de la Srta. Vania Macarena Carrera de la Barra y realizada bajo la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, ha sido aprobada por la siguiente Comisión de Evaluación:

Dr. Jose Luis Iriarte
Profesor Guía
Universidad Austral de Chile

Dr. Fabián Tapia
Profesor Co-Guía
Universidad de Concepción

Dra. Andrea Piñones
Miembro Comité de Tesis
Universidad Austral de Chile



Dr. Manuel Castillo
Evaluador Externo
Universidad de Valparaíso

Dr. Fabián Tapia
Director de Programa
Magister en Ciencias mención Oceanografía
Universidad de Concepción

Agradecimientos

La ciencia y su aprendizaje tienen momentos dulces y amargos. Ciertamente es necesaria la guía y el apoyo de personas que con un consejo o una palabra de ánimo, hacen posible llegar al final de esta etapa.

Agradezco al Dr. Jose Luis Iriarte quien ha sido mi guía y quien me ha iniciado en las ciencias antárticas. Por confiarme el trabajo en terreno y permitirme con esto aprender mucho en el camino. También estoy agradecida con la Dra. Andrea Piñones, por su apoyo y por abrir las puertas de su laboratorio para que pudiera involucrarme en el mundo de la modelación. Ha sido una experiencia difícil pero fascinante. Con esto también agradezco la oportunidad de aprender en los cursos con los académicos de la Universidad de Old Dominion. Le doy gracias al Dr. Fabián Tapia quien siempre ha encontrado una forma de mejorar el trabajo. Los consejos y conversaciones han sido realmente motivantes. Gracias a Manuel Castillo con quien ya he trabajado y ha tenido la disposición de revisar esta tesis.

Agradezco el apoyo de las distintas instituciones que han colaborado en el desarrollo de este trabajo. A Conicyt por la beca de magister nacional (2017 y 2018), a la Dirección de Postgrado por la media beca de arancel (2017, 2018 y 1er semestre 2019), a INACH por el proyecto “MG_12_18” con el cual he podido financiar equipo, pasantías y congresos, y en especial al Centro Ideal (FONDAP 15150003) por las campañas en terreno y financiamiento para este trabajo.

No puedo dejar de mencionar a todo el equipo del centro IDEAL, con quienes he trabajado en terreno y han tenido toda la disposición de ayudarme en estos años. Menciono en forma especial a Emilio Alarcón, al Dr. Juan Höfer, Valeska Vásquez, Dayane Osman, Paulina Möller, al Dr. Ricardo Giesecke, y al Dr. Humberto Gonzales. Además, menciono a mis compañeros de generación, con quienes compartimos extensas jornadas de estudio y con quienes aprendí mucho más de lo que hubiese sido sin ellos.

También quisiera agradecer a mi familia y amigos que siempre han sido un apoyo fundamental, y en especial a mi novio Saúl por su interés y compañía. Gracias por siempre animarme y creer en lo que hago. Por último, siempre doy gracias a Dios por permitirme vivir asombrada de lo creado.

Índice de Contenidos

RESUMEN	XII
ABSTRACT	XIII
1.- INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. OCÉANO AUSTRAL.....	1
1.2. PENÍNSULA ANTÁRTICA.....	3
1.3. BAHÍA MAXWELL	5
1.4. PROBLEMA/MOTIVACIÓN	8
2.- HIPÓTESIS Y OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	11
3.- MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
3.1. ÁREA DE ESTUDIO.....	12
3.2. DATOS METEOROLÓGICOS E HIDROGRÁFICOS	12
3.3. MUESTREO QUÍMICO Y BIOLÓGICO.....	14
3.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	16
3.5. MODELO FÍSICO-BIOLÓGICO.....	16
3.6. MODELO NUMÉRICO	18
3.6.1. Descripción del modelo	18
3.6.2. Simulaciones y validación	21
4.- RESULTADOS.....	22
4.1. METEOROLOGÍA E HIDROGRAFÍA	22
4.1.1. Viento.....	22
4.1.2. Radiación, PAR y visibilidad de la columna de agua	24
4.1.3. Hidrografía.....	25
4.2. NUTRIENTES, CLOROFILA Y PRODUCCIÓN PRIMARIA	28
4.3. RELACIÓN ENTRE VARIABLES	31
4.4. MODELO FÍSICO-BIOLÓGICO.....	33
4.5. MODELO NUMÉRICO	34

5.- DISCUSIÓN.....	38
5.1. METEOROLOGÍA E HIDROGRAFÍA	39
5.2. NUTRIENTES, BIOMASA Y PRODUCCIÓN PRIMARIA	41
5.3. MODELO FÍSICO BIOLÓGICO	46
5.4. MODELO NUMÉRICO	47
6.- CONCLUSIONES.....	50
7.- REFERENCIAS	51
ANEXO 1.....	61
ANEXO 2.....	62



Índice de Figuras

Figura 1. 1. Clorofila a superficial de verano y frentes del Océano Austral	2
Figura 1. 2. Descripción general del patrón de circulación de la Península Antártica Occidental (PAO)	4
Figura 1. 3. Modelo conceptual de factores que afectan el crecimiento del fitoplancton en Caleta Potter, Bahía Maxwell.....	6
Figura 1. 4. Esquema que muestra los principales factores físicos que afectan al fitoplancton en la Zona de la Plataforma Continental Antártica	9
Figura 3. 1. Ubicación de Bahía Maxwell, Isla Rey Jorge, Islas Shetland del Sur	12
Figura 3. 2. Modelo conceptual del modelo físico-biológico de la profundidad crítica Z_c y la profundidad de la capa turbulenta (Z_t) en Bahía Maxwell.	18
Figura 3. 4. Diagrama conceptual del modelo numérico. Factores que afectan el crecimiento del fitoplancton en Bahía Maxwell.....	21
Figura 4. 1. Rosas de dirección e intensidad del viento durante el verano en Bahía Maxwell. A) Enero 1990 y 2019; B) Enero 2017; C) Enero 2018; D) Enero 2019.....	22
Figura 4. 2. Distribución de frecuencias de la máxima intensidad de viento diario registrado en los tres periodos estivales en que se enmarca este estudio	23
Figura 4. 3. Datos horarios y promedio diario de la intensidad del viento en Bahía Maxwell durante enero 2017-2019.....	24
Figura 4. 4. Diagrama Θ -S de las estaciones temporales fijas de CTD en Bahía Maxwell (Gin; Gout), durante enero del 2017-2019.	27
Figura 4. 5. Variables físicas y químicas de la columna de agua en superficie durante el 2018 y 2019	27
Figura 4. 6. Concentración de clorofila (Clo-a) y producción primaria bruta (PB) en la columna de agua, durante enero del 2017.	28
Figura 4. 7. Concentración de clorofila (Clo-a), producción primaria bruta (PB), y nutrientes en la columna de agua, durante enero del 2018.....	29
Figura 4. 8. Concentración de clorofila (Clo-a), producción primaria bruta (PB), y nutrientes en la columna de agua, durante enero del 2019.....	30

Figura 4. 9. Mediana de la producción primaria neta (PN) y bruta (PB) integrada entre 0-25 m, durante los veranos 2017-2019..... 31

Figura 4. 10. Primeros 2 componentes principales del análisis PCA de los datos oceanográficos durante enero (2018-2019) en Bahía Maxwell..... 32

Figura 4. 11. Resultados del modelo físico-biológico de la profundidad de la capa de mezcla turbulenta (Z_t) y la profundidad crítica (Z_c) durante los tres veranos del estudio... 34

Figura 4. 12. Resultados del modelo de crecimiento de fitoplancton en términos de biomasa (mg Clo-a m⁻³) durante enero 2018..... 35

Figura 4. 13. Resultados del modelo de crecimiento de fitoplancton en términos de biomasa (mg Clo-a m⁻³) durante enero 2019..... 36

Figura 5. 1. Distribución de la concentración de clorofila-a en una transecta al interior de Bahía Maxwell, en enero del 2017. La imagen muestra la fracción mayor > 20 μm (microfitoplancton)..... 38



Índice de Tablas

Tabla 1. 1. Valores de biomasa fitoplanctónica de estudios realizados en distintos puntos dentro de bahía Maxwell, Antártica, durante condiciones de verano.....	7
Tabla 3. 1. Lista de símbolos y parámetros del modelo, con sus respectivos valores, unidades y referencias.	20
Tabla 4. 1. Rango de intensidades máximas de las componentes del viento en Bahía Maxwell durante los veranos de los años 2017-2019.....	23
Tabla 4. 2. Datos de irradianza y visibilidad en la columna de agua para cada día en que se realizaron estaciones oceanográficas en Bahía Maxwell..	25
Tabla 4. 3. Condiciones hidrográficas de la columna de agua en Bahía Maxwell, en enero del 2017-2019.....	26
Tabla 4. 4. Análisis de componentes principales (PCA) de la data oceanográfica y química en las estaciones temporales y puntos cercanos en Bahía Maxwell..	32



Curriculum Vitae

Vania Macarena Carrera de la Barra

Nacida el 31 de octubre, 1992, en Viña del Mar, Chile

2011-2015: Licenciada en Biología Marina, Universidad de Valparaíso, Chile.

2011-2017: Título de Bióloga Marina, Universidad de Valparaíso, Chile.

2017-2019: Candidata a Magíster en Ciencias con mención en Oceanografía, Universidad de Concepción, Chile.

PUBLICACIONES

J. Höfer, R. Giesecke, M. Hopwood, **V. Carrera**, E. Alarcón & H. González. 2019. The role of water column stability and wind mixing in the production/export dynamics of two bays in the Western Antarctic Peninsula. *Progress in Oceanography* 147: 105-116.

ÁREAS DE INVESTIGACIÓN

Principal: Oceanografía biológica

Secundaria: Oceanografía física

Otras: Biología Marina



EXPERIENCIA DOCENTE

2019. Charla: ¿Por qué estudiar las microalgas antárticas? En Colegio Alemán (4to A y B), Punta Arenas.

2019. Charla: ¿Cómo hacemos ciencia en Antártica? En Escuela Villa Las Nieves, Punta Arenas (5to y 6to); Liceo Nobeliuss, Punta Arenas (5to); y Escuela La Colonia, Laja, Concepción (4to, 5to y 6to).

2018. Ayudantía: Introducción a las ciencias del mar, dictado para alumnos de la carrera de Biología Marina, Universidad de Concepción.

2012-2015. Ayudantía: Física I y II, dictado para alumnos de la carrera de Biología Marina, Universidad de Valparaíso.

CARGOS DESEMPEÑADOS

2020. Campaña Oceanográfica. Apoyo técnico en Expedición Científica Antártica (ECA-56), Centro de investigación: Dinámica de ecosistemas marinos de Altas Latitudes (IDEAL), Chile.

2019. Campaña Oceanográfica. Apoyo técnico en Expedición Científica Antártica (ECA-55), Centro IDEAL, Chile.

2017. Campaña Oceanográfica. Apoyo técnico en Expedición Científica Antártica (ECA-53), Centro IDEAL, Chile.

2016. Crucero Oceanográfico. Apoyo técnico en Expedición a Canal Beagle, a bordo de "Forrest", Centro IDEAL, Chile.

2016. Campaña Oceanográfica. Apoyo técnico en proyecto "PIankton and cold-water Coral ecology in Comau Fjord, Chile (PACOC)", Universidad Austral de Chile.

2016. Crucero oceanográfico. Observador Nacional y Práctica profesional en expedición Antártica PS-97, a bordo de "R/V Polarstern", Alfred Wegener Institute, Alemania.

2015. Crucero oceanográfico MOBIO Zona Norte a bordo de "Abate Molina", Instituto de Fomento Pesquero (IFOP), Chile.



PARTICIPACIÓN EN PROYECTOS

-“Modelación del crecimiento del fitoplancton estival en bahía Maxwell, Antártica”, 2019.

MG_12_18. Investigador Principal (IP): **Vania Carrera**

-“Centro de Investigación: Dinámica de Ecosistemas Marinos de Altas Latitudes (IDEAL)”, 2015-2020. N°15150003. IP: Humberto Gonzales (Tesis de Magíster)

-“Procesos físicos de escala local y de mesoescala que favorecen la retención biológica en la Bahía de Valparaíso.” (2013-2016). N°791220005. IP: Manuel Castillo (Tesis de Pregrado)

FORMACIÓN COMPLEMENTARIA

2019. Austral Winter Institute: "Approaches and tools for numerical modeling of high latitude ecosystems" (ASI XVIII), Universidad Austral de Chile, Valdivia.

2018. Biological Processes in Antarctic Ecosystems. AnT-ERA/SCAR Spring course, Buenos Aires.

2018. Introduction to hydrodynamic models and statistical tools for modeling validation (1); Marine Ecosystem Modeling – Approaches and Challenges (2). Austral Summer Institute (ASI XVIII), Universidad de Concepción, Concepción.

2015. Curso básico de seguridad y familiarización a bordo. Centro de Instrucción y capacitación Marítima (CIMAR), Valparaíso

CONGRESOS

-Ocean Science Meeting 2020, San Diego, California. “Summer phytoplankton growth at Maxwell Bay, west Antarctic Peninsula: role of physical forcings”. **V. Carrera**, A. Piñones, E. Alarcón, J. Höfer, E. Young & J.L. Iriarte. Panel.

-IX Congreso Chileno de Investigaciones Antárticas, Olmué, 2019. “Crecimiento del fitoplancton estival, en Bahía Maxwell, norte de la península Antártica”. **V. Carrera**, A. Piñones, E. Alarcón, J. Höfer, E. Young & J.L. Iriarte. Presentación Oral.

-IX Congreso Latinoamericano de Ciencias Antárticas, Punta Arenas, 2017. “High primary production associated to water column stability in Bahía Fildes, Antarctic Peninsula, summer 2017”. **V. Carrera**, J. Höfer, J. Garcés, A. Piñones & J.L. Iriarte. Panel.

-XXXVII Congreso de Ciencias del Mar, Valparaíso, 2017. “Variabilidad temporal de intrusiones de Agua Circumpolar Profunda (ACAm) en el sector norte de la Península Antártica (64°S)”. **V. Carrera**, A. Piñones & C. Pineda. Presentación Oral.

-VII Jornada de Investigación DIUV, Valparaíso, 2016. "Monitoreo Oceanográfico y Meteorológico de la Bahía de Valparaíso". M. Castillo, **V. Carrera**, D. Alarcón & M. Cáceres. Panel.

-XXXV Congreso de las Ciencias del Mar, Coquimbo, 2015. “Nivel del mar y temperatura estival y su efecto en la estructura del ictioplancton costero frente a Montemar, Chile central”. **V. Carrera**, J. Letelier, M. Alvarado & M. Landaeta. Panel.

RESUMEN

La zona costera de la Península Antártica se considera un área de gran riqueza biológica, donde una alta productividad primaria es clave para sostener altas biomásas de zooplancton y otros grupos de la trama trófica marina. El objetivo principal de este trabajo fue estudiar las condiciones abióticas costeras que afectan la capa eufótica (por ejemplo, estrés del viento, disponibilidad de luz, estratificación del agua) y que influyen en el crecimiento del fitoplancton estival en Bahía Maxwell, Islas Shetland del Sur, Antártica. Específicamente, nos enfocamos en las características del océano superficial que permiten la generación de máximos de biomasa fitoplanctónica durante el verano austral. Para esto, se realizaron campañas oceanográficas en Bahía Maxwell durante tres veranos consecutivos (2017-2019). Utilizando datos de terreno, se desarrolló un modelo simple de crecimiento de fitoplancton. Durante los veranos 2017 y 2019, se observaron altas concentraciones de clorofila-a (hasta $29,2 \text{ mg m}^{-3}$) y tasas de producción primaria (hasta $5 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) asociadas con una columna de agua estratificada, caracterizada por agua menos salina y más cálida ($\sim 2^\circ\text{C}$), y a una disminución de nutrientes en superficie. Eventos de viento de 2-3 días interrumpieron la estratificación de la columna de agua. En contraste, en el 2018, se observaron bajos valores de clorofila-a ($< 2 \text{ mg m}^{-3}$) y producción primaria ($< 1.8 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) durante todo el período de estudio. Estos valores se asociaron a temperaturas más bajas en toda la zona eufótica ($< 1,5^\circ \text{C}$) y a una alta concentración de nutrientes. Desde los resultados de observación y modelización, se observó que Bahía Maxwell puede actuar como un área de alta producción biológica, la cual estaría modulada principalmente, pero no exclusivamente, por eventos de viento de menor intensidad y una mayor estratificación de la columna de agua. Los resultados indican una importante variabilidad interanual en las condiciones de verano, y se destaca la importancia de continuar con estudios a largo plazo para generar una base de datos que permita un mejor diagnóstico del sistema a través de la modelación, especialmente en el escenario climático actual.

ABSTRACT

The coastal zone of the Antarctic Peninsula is considered an area of high biological richness, where a high primary productivity is key to sustain a high biomass of zooplankton and other trophic levels of the marine food web. The main goal of this work was to study coastal abiotic conditions that affect the euphotic layer (e.g. wind stress, light availability, water stratification) and influence phytoplankton growth in Maxwell Bay, South Shetland Islands. Specifically, we focused on surface-ocean features that allow the generation of high phytoplankton biomass during the austral summer. Field campaigns were carried out at Maxwell Bay during three consecutive austral summers (2017-2019). Additionally, a phytoplankton growth model was developed. During summers 2017 and 2019, high chlorophyll-a (up to 29.2 mg m^{-3}) and primary production (up to $5 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) were observed in association with a stratified water column, characterized by less saline and warmer water ($\sim 2^\circ\text{C}$) at the surface, and a drop in the concentration of nutrients was observed. Wind events of 2-3 days disrupted water column stratification. In contrast, lower chlorophyll-a ($< 2 \text{ mg m}^{-3}$) and primary production (less than $1.8 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) were observed during the summer of 2018, in association with lower ocean temperatures throughout the euphotic zone ($< 1.5^\circ\text{C}$), and despite a high concentration of nutrients. Observational and modeling results showed that Maxwell Bay can act as an area of high biological production that would be modulated mainly, but not exclusively, by events of wind relaxation and increased stratification of the water column. In addition, our results revealed substantial interannual variability in summer conditions, which highlights the importance of continuing with long-term studies to generate a database that allows a better diagnosis of the system through modeling, especially under the current climate scenario.

1.- INTRODUCCIÓN

1.1. Océano Austral

El Océano Austral (OA) comprende alrededor de un 20% del área cubierta por los océanos en el mundo, extendiéndose desde el continente antártico hasta la convergencia subtropical (30-50°S) (Boyd 2002). Este es un sistema oceanográfico de gran escala dominado por la Corriente Circumpolar Antártica (CCA) y la Corriente Costera Antártica (CC) (Priddle et al. 1995). Alrededor del continente hay una serie de frentes oceanográficos, entre los que se distinguen masas de agua con características físicas y químicas propias que dan como resultado la definición de diferentes provincias oceanográficas (Zentara and Kamykowski 1981; Boyd 2002; Deppeler and Davidson 2017).

Una clasificación de las provincias oceanográficas se encuentra en el trabajo de Deppeler y Davidson (2017). Ellos agrupan cada zona según sus diferencias en los forzantes ambientales que gatillan las comunidades de fitoplancton. Estas son: (1) Zona Subantártica, limitada al norte por el Frente Subtropical (STF) y al sur por el Frente Polar (FP); (2) Zona de Océano Abierto Permanente, que se encuentra entre el FP y la máxima extensión de hielo marino en invierno, que generalmente coincide con el Frente Sur de la corriente circumpolar Antártica (SACCF); (3) Zona de hielo marino estacional, que abarca la región entre la extensión máxima de hielo marino en invierno y la mínima de verano; (4) Zona de hielo marginal, donde la densa capa de hielo marino pasa al océano abierto; y (5) Zona de la plataforma continental antártica, o Zona costera (Fig. 1.1, Deppeler y Davidson 2017).

El OA es una región de extremos estacionales en productividad biológica. La gran variabilidad que presenta la incidencia de luz durante el ciclo anual (El-Sayed y Fryxell 1993) permite el desarrollo de grandes floraciones de fitoplancton en verano, con tasas de producción primaria que en promedio alcanzan los $400 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y niveles de biomasa autotrófica que alcanzan $1\text{-}2 \text{ mg m}^{-3}$ (Arrigo et al. 1998, 2008), sustentando una compleja trama trófica y afectando los ciclos biogeoquímicos que median el clima global (Deppeler y Davidson 2017). El fitoplancton antártico está compuesto principalmente de los grupos de microfitoplancton ($>20 \text{ }\mu\text{m}$: Diatomeas Céntricas y Pennadas), especies de dinoflagelados (Dinophyceae) y nanofitoplancton ($2 - 20 \text{ }\mu\text{m}$: flagelados) (Chlorophyceae,

Prymnesiophyceae). Estas pueden desarrollarse tanto en el ambiente pelágico como también colonizar y crecer en témpanos de hielo, pack-ice y hielo marino estacional (Heywood y Whitaker 1984).

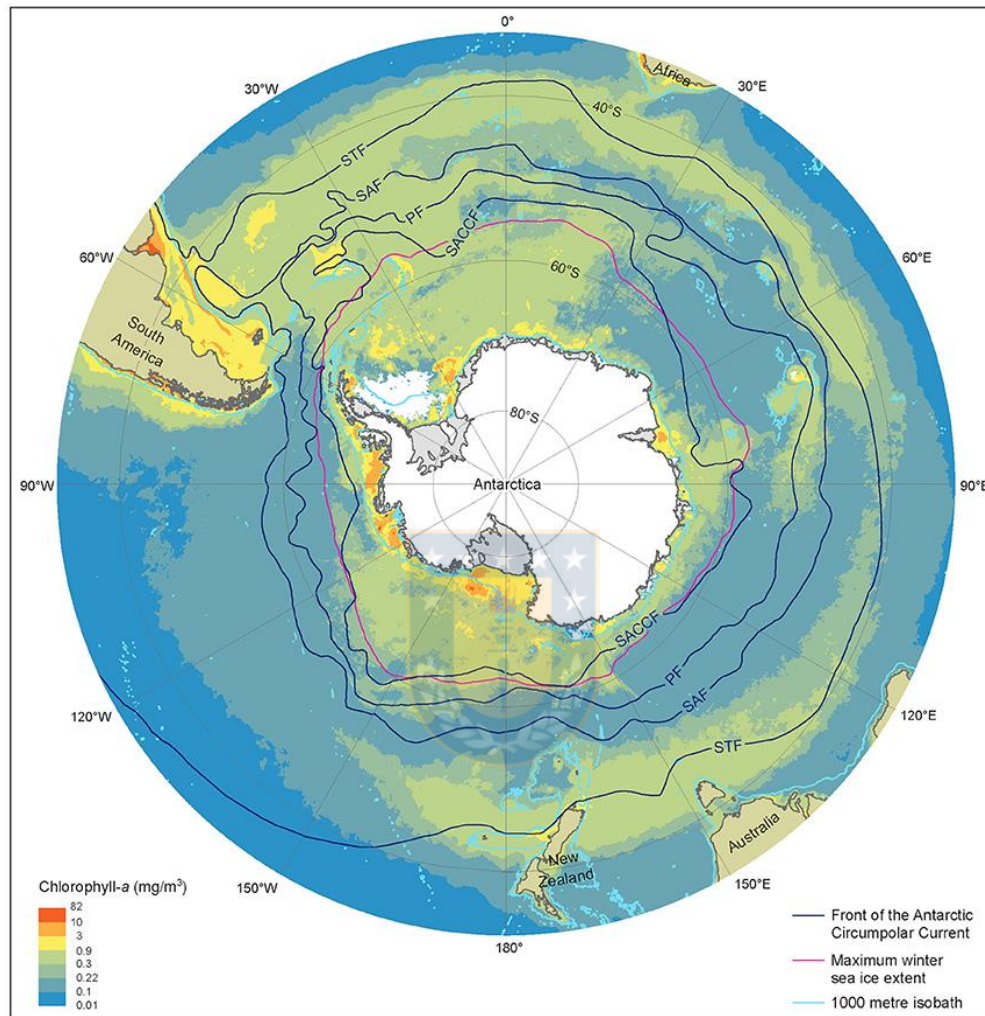


Figura 1. 1. Clorofila-a superficial de verano y frentes del Océano Austral. La clorofila-a fue promediada entre 2002/03 y 2015/16 (MODIS, MODerate-resolution Imaging Spectroradiometer). Líneas azules representan la ubicación de los frentes y las líneas rojas la extensión de hielo marino de invierno, promediada desde 1979/80 al 2007/08. Las líneas de color celeste representan la isóbata de 1000 m de profundidad. Frente Subtropical (STF, Subtropical Front), Frente Subantártico (SAF, Subantarctic Front), Frente Polar (PF, Polar Front), Frente Sur de la Corriente Circumpolar Antártica (SACCF, Southern Antarctic Circumpolar Current Front). Fuente: Deppeler y Davidson (2017).

1.2. Península Antártica

La zona costera de la Península Antártica es considerada un área de gran riqueza biológica (Holm-Hansen y Mitchell 1991), principalmente por las poblaciones de mamíferos que se desarrollan en la Península y en las aguas que la circundan. Los productores primarios son clave en el flujo de carbono para mantener grandes poblaciones de Krill (Villafañe et al. 1995), un componente importante del zooplancton antártico y eslabón fundamental en la trama trófica. Por esto, la riqueza biológica de la zona estaría relacionada con una producción primaria mayor en las aguas de la zona costera de la Península Antártica e Islas Shetland del Sur, incluyendo el Estrecho de Bransfield. Esta región usualmente presenta valores altos en concentración de clorofila-a y desarrolla sus máximas concentraciones de biomasa a fines de primavera e inicios de verano ($>50 \text{ mg m}^{-3}$) (Goldman et al. 2014; Deppeler y Davidson 2017; Mascioni et al. 2019). Por otro lado, en zonas oceánicas como el Paso Drake, Mar de Weddell y Mar de Scotia, la producción primaria tiende a ser baja, con tasas menores que $300 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Huntley et al. 1991; Jacques y Panouse 1991; Schloss y Estrada 1994).

Las aguas costeras de la Península Antártica Occidental (PAO) se asocian con grandes floraciones de fitoplancton dominadas por diatomeas (Nelson y Smith 1991; Prézelin et al. 2000, 2004; Smith et al. 2008), aunque en las últimas décadas se ha reconocido que el nano- ($<20 \text{ m}$) y el picofitoplancton ($<2 \text{ m}$) son un componente de importancia crítica para la comunidad fitoplanctónica de la PAO (Hewes et al. 1990; Jacques y Panouse 1991; Villafañe et al. 1993; Schofield et al. 2017). La alta productividad en esta zona es sostenida por un abundante suministro de nutrientes y la disponibilidad de luz cuando la capa de mezcla (MDL) es poco profunda, permitiendo que el crecimiento del fitoplancton no sean limitado por luz (Mitchell y Holm-Hansen 1991; Vernet et al. 2008; Schofield et al. 2017). Estas floraciones también se asocian a las intrusiones de agua circumpolar profunda, más cálida y con mayor contenido de nutrientes, del límite sur de la CCA hacia la plataforma (Batta-lona et al. 2011) (Fig. 1.2, Moffat y Meredith 2019) y/o por surgencia en el quiebre de la plataforma (Prézelin et al. 2000).

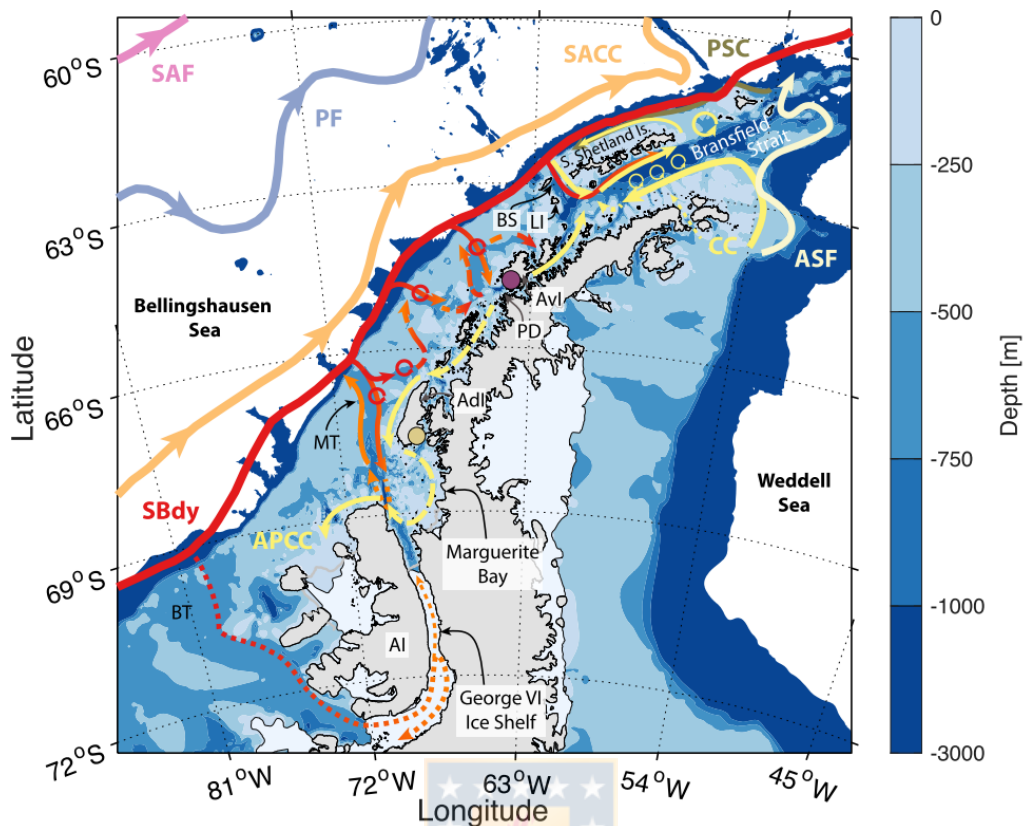


Figura 1. 2. Descripción general del patrón de circulación de la Península Antártica Occidental (PAO). Las principales características ilustradas son: la ubicación climatológica de los frentes, el límite sur de la corriente circumpolar antártica (SBdy), y la Corriente Costera de la Península Antártica (APCC). Las líneas continuas indican corrientes para las cuales existe evidencia directa, y las líneas discontinuas son vías sugeridas. Fuente: Moffat y Meredith (2019).

En el sector norte de la Península Antártica Occidental, en las zonas costeras de las Islas Shetland del Sur (ISS), se ha observado un amplio rango de productividad primaria, con valores que van desde $< 500 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ a $> 6000 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Arrigo et al. 1998, 2008; García-Muñoz et al. 2013; Rozema et al. 2017b; Aracena et al. 2018; Höfer et al. 2019). Se ha propuesto que factores tales como la estabilidad de la columna de agua, la profundidad de la capa de mezcla, y la penetración de la luz actúan como principales moduladores de la producción primaria y biomasa fitoplanctónica en la región costera (Schloss et al. 2002, 2014; Deppeler y Davidson 2017; Egas et al. 2017; Höfer et al. 2019; Lima et al. 2019). Mientras que los macro y micronutrientes (Hierro $< 0,2 \text{ nM}$) controlan la composición del fitoplancton en las aguas oceánicas, las aguas costeras antárticas están

raramente limitadas en ellos (Agawin et al. 2002; Lee et al. 2015; Schofield et al. 2017; Höfer et al. 2019). Por otro lado, se ha indicado que la biomasa y producción primaria es fuertemente modulada por la estabilidad de la columna de agua (Smith et al. 2014), y aunque su respuesta ha sido claramente observada a largo plazo en la PAO, existe poca información para escalas temporales cortas (e.g. Egas et al. 2017; Höfer et al. 2019).

1.3. Bahía Maxwell

La Bahía Maxwell se encuentra ubicada al sur de la Isla Rey Jorge, en las ISS (62°12'S, 58°57'W). Tiene aproximadamente 15 km de largo, 6-15 km de ancho, y una profundidad que varía entre 35 y 500 m (Muñoz y Wellner 2018). Es un típico fiordo en forma de U, el cual se encuentra separado del Estrecho de Bransfield por un umbral de 430 m de profundidad (Chang et al. 1990; Lagos y Manríquez 2014; Lee et al. 2015). La capa superficial de la bahía se congela en invierno y se derrite en verano, aunque este patrón no se repite todos los años, lo que genera condiciones oceanográficas cambiantes dominadas principalmente por una amplia cobertura de icebergs a lo largo del año (Sakurai et al. 1996; Lagos y Manríquez 2014). El régimen de marea es semi-diurno mixto, con una amplitud máxima de 146 cm durante sicigia y de 42 cm en cuadratura (Llanillo et al. 2019). La variabilidad en las condiciones oceanográficas de la bahía puede estar influenciada en gran medida por las condiciones físicas que ocurren en su parte externa. La bahía está abierta hacia el estrecho de Bransfield, área donde el patrón básico de circulación consiste en una entrada ocasional de aguas más cálidas del mar de Bellingshausen, el Estrecho de Gerlache y de la Corriente Circumpolar Antártica, y una entrada por el este de aguas más frías y salinas del Mar de Weddell (Sangrà et al. 2011).

En contraste con otras áreas de las PAO, que muestran grandes floraciones algales en primavera-verano (Holm-Hansen et al. 1989; Huntley et al. 1991), al sur de la Isla Rey Jorge la biomasa fitoplanctónica estimada ha sido baja (como clorofila-a: promedio entre ~0,5 y ~2 mg m⁻³) (Tabla 1) (Schloss et al. 2002; Hewes et al. 2009; Ma et al. 2014; Shengquan et al. 2015), siendo incluso catalogada como una zona “HNLC” (Altos Nutrientes-Baja Clorofila, “HNLC” por sus siglas en inglés) (Shengquan et al. 2015). Se ha mencionado que la baja temperatura junto con la fuerte turbulencia e inestabilidad en la

columna de agua inducida por el estrés del viento, serían los principales factores que provocarían la baja biomasa fitoplanctónica durante el verano austral, ello a pesar de la alta concentración de nutrientes provenientes principalmente del Estrecho de Bransfield (Shengquan et al. 2015). Por otro lado, Schloss et al. (2002, 2014) en Caleta Potter, una ensenada dentro de Bahía Maxwell con una fuerte influencia glacial, indicaron que el viento intenso y la mayor atenuación de la luz por efecto de una mayor carga de partículas terrígenas, podrían explicar esos bajos valores de la biomasa fitoplanctónica. Esto último fue propuesto en un modelo conceptual basado en el modelo de Sverdrup (1953), donde la combinación de factores ambientales prevendría la acumulación efectiva del fitoplancton (Fig. 1.3, Schloss et al. 2002).

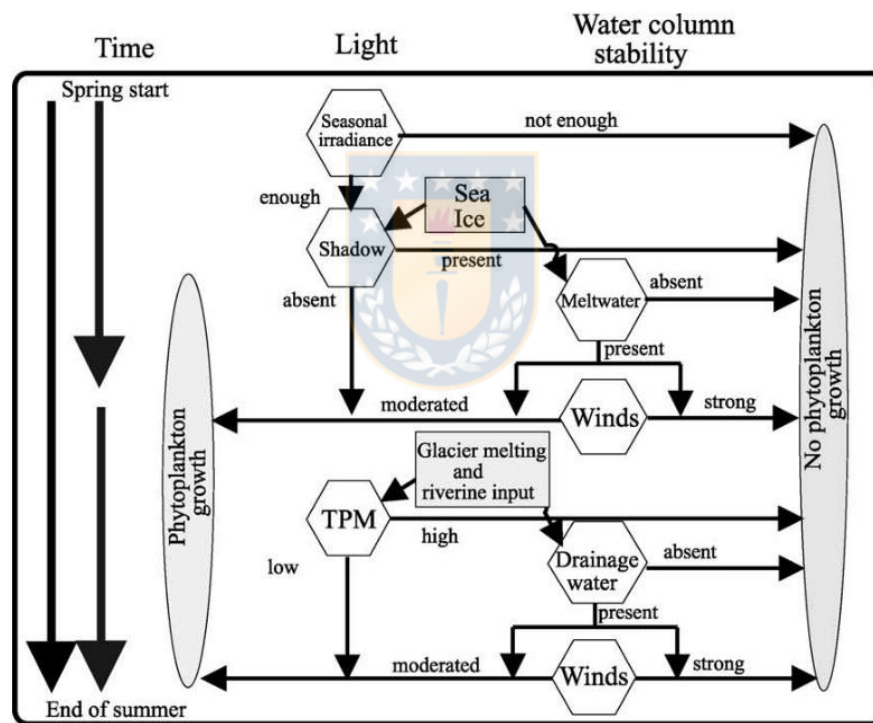


Figura 1. 3. Modelo conceptual de factores que afectan el crecimiento del fitoplancton en Caleta Potter, Bahía Maxwell. Se planteó la hipótesis de que la disponibilidad de luz y/o la estratificación de la columna de agua son factores clave que afectan el crecimiento (óvalo en la parte izquierda de la figura) o no (óvalo en el lado derecho) del fitoplancton. TPM: material particulado total. Fuente: Schloss et al. (2002).

Sin embargo, durante algunos veranos se han registrado aumentos en la biomasa estimada del fitoplancton en la bahía, llegando a superar los rangos usualmente observados

(Tabla 1.1). Se han encontrado concentraciones de clorofila-a en superficie sobre 14 mg m^{-3} , tanto en Bahía Maxwell como en otras zonas al sur de la Isla Rey Jorge (Ahn et al. 1997; Zhu et al. 1999; Schloss et al. 2014). Estas floraciones han sido observadas tanto en muestreos sinópticos como en observaciones periódicas (i.e. series de tiempo) de clorofila-a en distintos puntos de la bahía (Schloss et al. 2014; Egas et al. 2017; Höfer et al. 2019).

Tabla 1. 1. Valores de biomasa fitoplanctónica de estudios realizados en distintos puntos dentro de Bahía Maxwell, Antártica, bajo condiciones de verano.

Región	Fecha	Prof. (m)	Temperatura del agua (°C)	Clo-a (mg m^{-3})		Trabajo
				Promedio	Rango	
Great Wall	Nov.1985-Feb. 1986	Superficie	-1,4-2,2	1,66	0,50-4,91	Lu et al. 1989
Great Wall	Mar. 1988–Feb. 1989	0-15	-0,8-2,9	0,44	0,16-1,33	Wu et al. 1992
Great Wall	Ene. 1989	0-25	1,4-2,2	0,94	0,66-1,19	Lu & Kentaro 1994
Great Wall	Ene. –Feb. 1991	Superficie	0,5-3,0	1,72	0,96-2,61	Chen & He 1994
Maxwell	Dic. 1992-Jan. 1993	0-30	No data	2,5	0,63-11,5	Ahn et al. 1997
Great Wall	Dic. 1992–Mar. 1993	Superficie	0,7-3,8	3,79	1,41-11,51	Zhu et al. 1999
Great Wall	Dic. 1993–Mar. 1994	Superficie	-0,73-1,63	1,80	0,18-6,75	Zhu et al. 1999
Great Wall	Dic. 1994–Mar. 1995	Superficie	No data	1,20	0,82-3,23	Zhu et al. 1999
Great Wall	Dic. 1999–Mar. 2000	0-25	1,6-3,2	0,71	0,10-2,40	Li 2004
Great Wall	Ene. 2005-Feb. 2005	0-10	-	-	1,36-2,24	Dai et al. 2006
Marian Cove	Ene. 2006	Superficie	-	5,29	-	Lee et al. 2015
Potter Cove	Primavera-Verano 1991-2009	Superficie	-	<2	0-6,7	Schloss et al. 2012
Potter Cove	Ene. 2010	Superficie	-	4	<3-14,7	Schloss et al. 2014
Great Wall	Dic. 2010-Mar. 2011	12,9/19,6	-	-	0,05-4,98	Ma et al. 2013
Great Wall	Ene. 2013	0-30	0,50-1,15	1,29	0,42-3,08	Shengquan et al. 2015
Ardley	Ene. 2013	0-30	0,72-1,36	1,08	0,81-1,49	Shengquan et al. 2015

Schloss et al. (2014) reportaron como un fenómeno excepcional el desarrollo de una floración de diatomeas en caleta Potter durante enero 2010, con valores de $>14 \text{ mg m}^{-3}$ y un

promedio de 4 mg m^{-3} , luego de 19 años (1991-2009) con valores máximos de $6,7 \text{ mg m}^{-3}$ y un promedio $<2 \text{ mg m}^{-3}$ (Schloss et al. 2012). En el mismo período, los autores observaron altos valores (hasta 20 mg m^{-3}) en bahía Almirantazgo, también ubicada al sur de la Isla Rey Jorge, y propusieron que la anomalía negativa de la temperatura del aire y la presencia de vientos dominantes del este, podrían explicar el ambiente de luz y mezcla adecuado para el incremento del fitoplancton durante ese año. Por otro lado, Egas et al. (2017) registraron un aumento de biomasa ($>10 \text{ mg m}^{-3}$) en la bahía Maxwell durante febrero de 2012, luego de un evento de mezcla de la columna de agua. Los autores propusieron que el fitoplancton respondería a cambios de corto plazo (días) en la estabilidad de la columna de agua y en la profundidad de la capa de mezcla, pregunta que se intentará responder con esta Tesis desde un enfoque observacional y de modelación.

1.4. Problema/Motivación

El clima de la PAO se encuentra en una transición desde un clima polar frío y seco a uno sub polar más cálido y húmedo (Montes-Hugo et al. 2009). Esta región ha sido una de las más afectadas por el cambio climático, presentando el más rápido calentamiento en la Tierra en los últimos 50 años, con un incremento de 2°C en la temperatura media anual del aire (Ducklow et al. 2007). Esto ha traído consecuencias sobre la dinámica del hielo costero y marino (Moline et al. 2004; Rozema et al. 2017c; Aracena et al. 2018), y sobre la dinámica de las propiedades físicas y químicas del agua de mar, induciendo cambios en la estructura comunitaria y la productividad del fitoplancton (Kopczyńska 2008; Piquet et al. 2011; Deppeler y Davidson 2017; Lima et al. 2019). Estos cambios pueden afectar la cantidad y calidad de alimento disponible (como producción de carbono) para niveles tróficos superiores, alterando la productividad secundaria y la estructura de la trama trófica al norte de la Península Antártica (Moline et al. 2001, 2004). Por lo tanto, conocer en mayor detalle la conexión entre el forzamiento físico y la respuesta biológica en ecosistemas costeros de la zona de la PAO es relevante dado el actual escenario de cambio climático, y el efecto esperado de estos cambios en el forzamiento físico sobre la comunidad fitoplanctónica (Fig. 1.4, Deppeler y Davidson 2017).

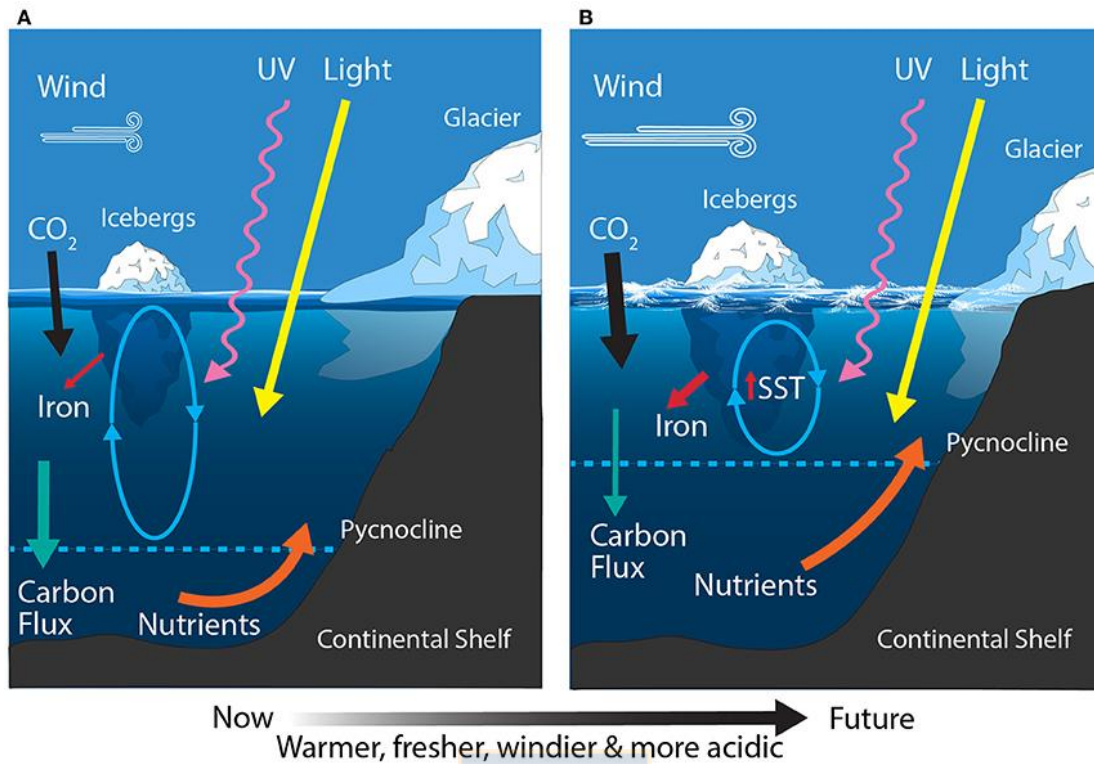


Figura 1. 4. Esquema que muestra los principales factores físicos que afectan al fitoplancton en la Zona de la Plataforma Continental Antártica (A) antes y (B) después del cambio climático. Los óvalos representan la profundidad de mezcla y el grosor de la flecha refleja las tasas relativas de flujo. SST: temperatura superficial del mar. Fuente: Deppeler y Davidson (2017).

Durante las últimas décadas se han investigado las consecuencias del rápido calentamiento y derretimiento glacial en la productividad marina en áreas costeras cercanas a las ISS. Se han monitoreado floraciones algales a largo plazo (Schloss et al. 2014) para observar su variabilidad estacional (Hewes et al. 2009), su composición (Schofield et al. 2017), y su respuesta fisiológica debido a cambios de luz, mezcla vertical y salinidad (Schloss y Ferreyra 2002; Schloss et al. 2002). Sin embargo, la influencia de las variables meteorológicas locales sobre los cambios físicos y químicos en la columna de agua y en las comunidades de fito- y zooplancton, en los ambientes costeros glacio-marinos de las ISS, sigue siendo una interrogante (Aracena et al. 2018).

Por otro lado, los estudios de la oceanografía costera y de las interacciones biofísicas a pequeña escala, tanto espacial como temporal en la Península Antártica (e.g. Schloss et al. 2002, 2012, 2014; Kohut et al. 2014, 2018; Bernard et al. 2017; Egas et al. 2017; Höfer et

al. 2019; Llanillo et al. 2019), han sido escasos en comparación a los estudios a nivel regional (programas multidisciplinarios e.g. LTER, AMLR) por el difícil acceso a las observaciones *in situ* en esta zona remota. Sin embargo, la importancia de las áreas costeras se ha discutido en la reunión MEASO (Marine Ecosystem Assessment for the Southern Ocean, Abril 2018), ya que el sector norte de la Península Antártica se compone de una gran cantidad de islas y bahías cuya dinámica es aún poco entendida, y que pueden aportar significativamente a la productividad biológica a una escala mayor.

El objetivo general de esta Tesis fue estudiar las condiciones abióticas locales (viento y su influencia en la mezcla/estratificación) que afectan la capa fótica y que influyen en el crecimiento del fitoplancton estival en Bahía Maxwell. Para ello, se combinó una aproximación observacional a escala sinóptica (campanías antárticas ECA-53, 54 y 55) con modelación de la biomasa fitoplanctónica en la bahía en función de la luz, la temperatura y el viento.



2.- HIPÓTESIS Y OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Hipótesis

En meses de verano, la biomasa fitoplanctónica en Bahía Maxwell responde principalmente a la variabilidad sinóptica en la intensidad del viento y su interacción con la estratificación (térmica y halina) de la columna de agua, y por lo tanto es esperable que:

H1. El incremento en la estratificación de la columna de agua ocurre luego de períodos de relajación del viento de ≥ 1 día de duración, y

H2. El incremento de la biomasa fitoplanctónica por sobre el promedio estacional de la zona ($> 2 \text{ mg m}^{-3}$), sólo ocurre bajo condiciones de estratificación de la columna de agua, dada la alta disponibilidad de luz y nutrientes en la capa superficial.

Objetivos específicos

1.- Caracterizar la variabilidad de la biomasa fitoplanctónica *in situ*, y de las condiciones físico-químicas (viento, radiación, nutrientes, mezcla/estratificación) durante verano en Bahía Maxwell (2017, 2018, 2019).

2.- Relacionar la variabilidad de la biomasa fitoplanctónica con el viento y la estratificación/mezcla de la columna de agua durante verano en Bahía Maxwell (2017-2019).

3.- Evaluar la importancia relativa de los factores abióticos que tienen un mayor efecto en modular la dinámica fitoplanctónica en Bahía Maxwell.

3.- MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio

Para llevar a cabo este estudio, se realizaron muestreos sinópticos en estaciones oceanográficas seleccionadas en Bahía Maxwell, Isla Rey Jorge, al norte de la Península Antártica (Fig. 3.1) en el marco de las expediciones científicas ECA-53, 54 y 55 durante los veranos del 2017, 2018 y 2019, respectivamente.

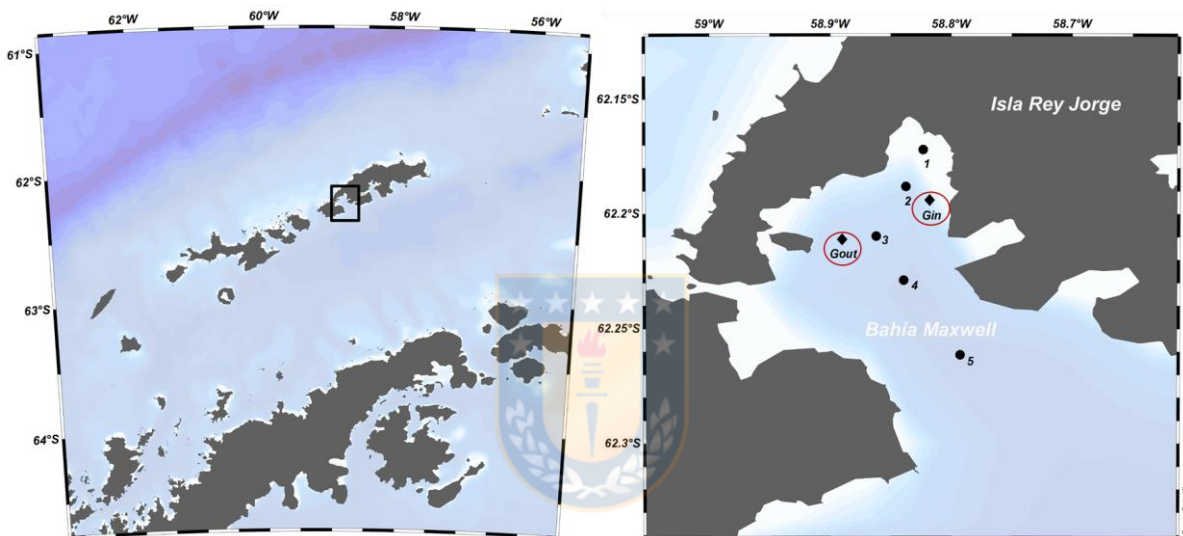


Figura 3. 1. Ubicación de Bahía Maxwell, Isla Rey Jorge, Islas Shetland del Sur. Los puntos negros representan estaciones biológicas de columna de agua. Se asignaron números más bajos a estaciones más costeras. Los diamantes negros representan estaciones de muestreo periódico con incubación de producción primaria, Gin = cerca del glaciar Collins y Gout = lejos del glaciar Collins. Se resaltan las estaciones de muestreo periódico utilizadas en este estudio con círculos rojos.

3.2. Datos meteorológicos e hidrográficos

Se solicitaron los datos meteorológicos de la estación “Eduardo Frei Montalva” (62,19°S, 58,98°O), perteneciente a la “Dirección Meteorológica de Chile”, la que cuenta con sensores de magnitud ($m s^{-1}$) y dirección ($^{\circ}$) del vector viento, temperatura del aire ($^{\circ}C$) y presión atmosférica (hPa), registrados a intervalos de 1 hora. También se solicitaron datos horarios de la estación “Bahía Fildes” (62,20°S, 58,96°O), perteneciente al “Servicio

Meteorológico de la Armada de Chile”, la que además registró datos de nubosidad. Para complementar la información, se solicitaron datos diarios de radiación solar de la estación coreana “King Sejong” (62,21°S, 59,6°O) del Instituto Polar Coreano (KOPRI). Con estos datos se obtuvo también la radiación fotosintéticamente activa (PAR) disponible en cada verano, utilizando una relación entre PAR y la irradianza solar total (razón PAR/RS ~ 0,46) de acuerdo a lo recomendado por (Baker y Frouin 1987), además de un factor de corrección adimensional en la superficie del agua (0,8) (Nelson y Smith 1991).

Para estudiar el viento local, se realizaron gráficos de rosas de vientos. Los cambios en la intensidad del viento se estudiaron tanto en términos de su magnitud (i.e. módulo) como de su intensidad en cada componente (u= este-oeste; v=norte-sur). Una vez obtenidas las series, se decidió seguir trabajando con el módulo del viento, y se obtuvo el promedio diario a partir de los datos horarios antes de analizar su variabilidad temporal. El procesamiento y análisis de los datos fue realizado en Matlab. El análisis de la variabilidad temporal se realizó mediante la identificación de eventos de calma (o viento débil) y su duración en días. Para clasificar los datos de viento en categorías según su intensidad, se utilizó la distribución de frecuencias de los máximos valores diarios registrados durante los 3 períodos de verano en que se enmarca este estudio (Dic-Mar, 2017-2019). A partir de esta distribución se definieron las siguientes categorías: (1) “viento fuerte” correspondió a días cuando la velocidad del viento fue igual o mayor que el percentil 75 de la distribución; (2) “viento moderado” para días en que la velocidad del viento estuvo entre los percentiles 25 y 75 de la distribución; y “viento débil” para los días en que la velocidad del viento fue igual o menor que el percentil 25 de la distribución. Este método de clasificación se basó en el análisis de Bonicelli et al. (2014).

Durante las tres campañas sinópticas (2017, 2018, 2019) se realizaron muestreos en estaciones oceanográficas a lo largo de una transecta desde el interior de la bahía (con influencia de glaciario) hacia la boca (con influencia oceánica). En cada campaña, se realizó una caracterización hidrográfica con un perfilador oceanográfico CTD (SBE 25+, equipado con sensores de oxígeno, pH, fluorescencia, turbidez y PAR) desde superficie hasta 200 m de profundidad. Adicionalmente, y para registrar la evolución temporal de corto periodo de las propiedades físicas, químicas y biológicas de la columna de agua, en algunas estaciones (Gin, Gout) se realizaron perfiles de CTD en diferentes días durante el período de muestreo.

Este trabajo se enfoca principalmente en las estaciones temporales (Gin, Gout), que son consideradas como representativas de las condiciones al norte de la bahía; este punto se profundiza en la discusión de esta tesis.

La densidad potencial fue estimada como sigma-t (σ_t) usando la temperatura potencial. Los períodos estratificación y mezcla de la columna de agua fueron estimados con los valores de la frecuencia de Brunt-Väisälä (N) (Ec. 1), donde g es la fuerza de gravedad, ρ es la densidad (potencial) y $d\rho/dz$ es el gradiente de densidad en profundidad.

$$N = \sqrt{\frac{g}{\rho} * \frac{d\rho}{dz}} \quad (1)$$

La profundidad de la capa de mezcla (MLD, por sus siglas en inglés) se obtuvo a partir del máximo valor del gradiente de densidad en profundidad ($d\rho/dz$). Además, se calculó la profundidad de la capa fótica y el coeficiente de atenuación de la luz (k_d) para cada día en que se realizó un perfil de CTD con los datos de PAR (radiación fotosintéticamente activa), utilizando la ley de Lambert-Beer (Ec. 2), donde I_z es la intensidad de la luz a la profundidad z , I_0 es la intensidad de la luz en superficie, y k el coeficiente de atenuación de la luz.

$$I_z = I_0 e^{-kz} \quad (2)$$

3.3. Muestreo químico y biológico

En cada estación oceanográfica, se obtuvieron muestras de agua a distintas profundidades (0, 5, 10, 25, 50 y 100 m) usando una botella oceanográfica Go-Flo de 10 L. Para la estimación de macronutrientes (nitrato, ortofosfato, y ácido silícico), de cada profundidad se filtraron muestras de agua de 250 ml con filtros de nitrocelulosa de 0,47 μm , las cuales fueron congeladas para su posterior análisis. Las concentraciones fueron determinadas según Strickland y Parsons (1972). Se hace notar que sólo se realizaron mediciones de nutrientes para las campañas 2018 y 2019.

Para la estimación de biomasa fitoplanctónica mediante la concentración de clorofila-a (Clo-a), desde cada profundidad se colectaron muestras de agua de 1 L. Estas muestras fueron filtradas en filtros GF/F de 0,7 μm para clorofila-a total. Los filtros fueron almacenados a -20°C y posteriormente analizados vía método fluorométrico (Turner Designs TD-700), mediante acetona al 90% para la extracción de Clo-a de acuerdo a un protocolo estándar (Parsons et al. 1984).

Para determinar la tasa de asimilación de carbono por la comunidad de fitoplancton, como una variable indicadora de productividad primaria de la bahía, se muestrearon dos de las estaciones oceanográficas mediante anclajes para dejar experimentos: una adyacente al glaciar Collins (Gin), y otra al centro de la bahía, más alejada del glaciar Collins (Gout). En ellas se realizaron incubaciones *in situ* de Producción Primaria (PP) utilizando el método de oxígeno en botellas claras/oscuras (Gaarder y Gran 1927), con botellas de borosilicato de 125 mL (8 réplicas por profundidad, 5 claras y 3 oscuras). Las lecturas de oxígeno fueron realizadas mediante un sensor óptico de oxígeno (SP-PSt3-NAU PreSens), y a través de una membrana incluida al interior de cada botella. La incubación *in situ* consideró cuatro profundidades estándares (0, 5, 10 y 25 m), durante aproximadamente 14 horas de luz.

La tasa de PP fue estimada por diferencia de la concentración de oxígeno disuelto en cada botella al inicio y fin de la incubación (Strickland 1960), la cual fue medida usando una sonda óptica Fibox4-a (PreSens). Los resultados fueron expresados en tasas de fijación de carbono a partir de los valores de oxígeno liberado. Para la conversión del oxígeno a carbono orgánico se aplicó un cociente fotosintético de 1,25 (Williams y Robertson 1991). Las tasas de PP por hora fueron derivadas y extrapoladas a valores diarios utilizando el periodo de luz natural registrado durante el día en que se realizó cada experimento de incubación. Las tasas brutas de PP para cada profundidad fueron calculadas agregando la tasa de respiración comunitaria (botellas oscuras) a la tasa neta de PP (botellas claras). La PP integrada, entre 0 y 25 m de profundidad, se calculó mediante la integración trapezoidal de las tasas netas y brutas a profundidades discretas.

3.4. Análisis estadísticos

Se realizó un análisis de correlaciones para determinar tendencias y relaciones significativas entre la Clo-a total, la PP bruta y las variables físico-químicas, en los distintos días y años en que se obtuvieron datos. Para evaluar la correlación entre Clo-a y la variabilidad conjunta de las condiciones de columna de agua, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) con las 10 variables registradas en las estaciones Gin y Gout durante las campañas de 2018-2019 (temperatura, salinidad, densidad, estratificación, PAR, nitrato, ortofosfato, ácido silícico, razón nitrato/fosfato, y razón ácido-silícico/nitrato). Se incluyó además otras estaciones cercanas (Est. 2 y 3). Se analizó la correlación entre los 2 primeros componentes principales obtenidos de este análisis y la Clo-a total integrada en la columna de agua para cada día de muestreo. La información de correlaciones simples y los valores ingresados al PCA, se presentan en el Anexo 1.

3.5. Modelo físico-biológico

Con el objetivo de relacionar el crecimiento del fitoplancton en el tiempo con las variables ambientales (luz, viento, y estratificación/mezcla de la columna de agua), como otra aproximación, se calculó la profundidad crítica de Sverdrup (Z_c) (Sverdrup 1953), y se comparó con la profundidad de la capa de mezcla turbulenta (Z_t) (Denman y Gargett 1983). Este modelo fue utilizado por Schloss et al. (2002, 2014) en Caleta Potter, Bahía Maxwell, y asume que la acumulación efectiva de fitoplancton ocurre si la condición $Z_c > Z_t$ se mantiene por un tiempo que permita el crecimiento de las microalgas.

Z_c es la profundidad en la columna de agua donde las tasas integradas de fotosíntesis (PP) y respiración se igualan, por lo tanto define un espacio en el océano en que las condiciones de luz son favorables para que el fitoplancton realice sus procesos fotosintéticos. Esta profundidad depende de la irradianza en la columna de agua, y puede ser calculada según Nelson y Smith (1991) como:

$$Z_c = \frac{0.8 \int_0^T E_0 dt}{TE_n k_d} \quad (3)$$

donde E_0 es la irradianza (PAR) en superficie (W m^{-2}), $T=24$ h es el tiempo de integración, 0,8 es un factor de corrección adimensional de la luz en superficie (Nelson y Smith 1991), $E_n=7,81 \text{ Wm}^{-2}$ es la irradianza de foto-compensación (Schloss y Ferreyra 2002), y k_d es el coeficiente de atenuación de la luz (valores obtenidos *in situ* en sección 3.2, Tabla 4.2).

La profundidad Z_t es modulada por el viento (períodos de calma o turbulencia) y la estratificación de la columna de agua (térmica y halina). El efecto de la turbulencia inducida por el viento va a determinar cómo las células del fitoplancton se mueven verticalmente en la columna de agua, cambiando con ello los niveles de luz ambiental a las cuales están expuestas. Aunque la trayectoria de una célula de fitoplancton es aleatoria e impredecible, la escala vertical sobre la cual podría desplazarse puede ser estimada con la raíz cuadrática media del desplazamiento vertical Lagrangiano de partículas boyantes en aguas costeras estratificadas sometidas a estrés de viento. El cálculo de Z_t se indica a continuación (Ec. 4 y 5):

$$Z_t = \sqrt{2k_z t} \quad (4)$$

donde t es la duración de un evento de viento; $k_z = 0,25 N^{-2}\varepsilon$ es el coeficiente de difusión vertical turbulento, N es la frecuencia de Brunt Väisälä, y ε es la tasa de disipación de la energía cinética turbulenta debido al viento, dada por:

$$\varepsilon = \frac{\rho_a C_{10}}{\rho_w H} k_w U_{10}^3 \quad (5)$$

donde C_{10} es el coeficiente de arrastre; ρ_a y ρ_w son la densidad del aire y del agua, respectivamente; H es la profundidad de la columna de agua; k_w es un factor de corrección

para el viento en superficie (4×10^{-2}); y U_{10} es la velocidad del viento a 10 m sobre el nivel del mar.

Este modelo supone que la acumulación, o floración de fitoplancton, ocurre si la condición en que $Z_c > Z_t$ es mantenida por un tiempo que permita el efectivo crecimiento de éste (Fig. 3.2). Esta condición fue evaluada con datos *in situ* de biomasa fitoplanctónica (concentración de Clo-a total) para verificar si existe o no dicha relación.

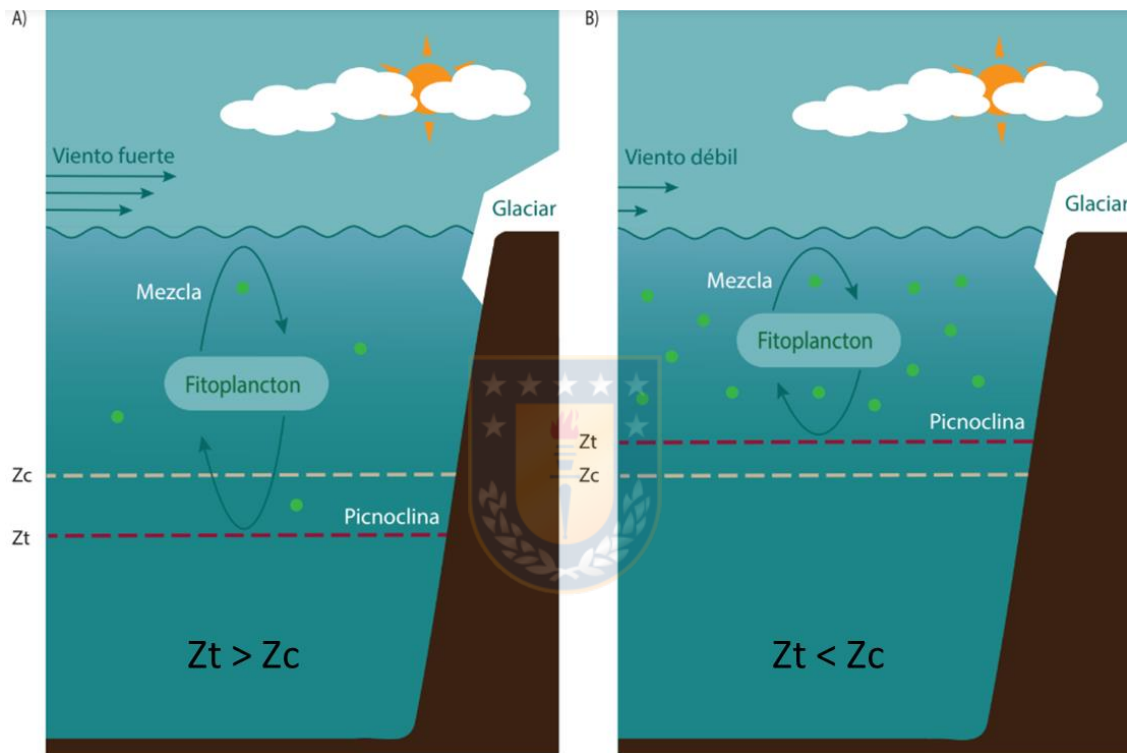


Figura 3. 2. Modelo conceptual del modelo físico-biológico de la profundidad crítica Z_c y la profundidad de la capa turbulenta (Z_t) en Bahía Maxwell.

3.6. Modelo numérico

3.6.1. Descripción del modelo

La aproximación utilizada es un modelo numérico simple del crecimiento de fitoplancton en términos de biomasa (concentración de Clo-a) en el tiempo, sobre la capa de mezcla turbulenta (Z_t) previamente descrita. Este es un modelo de producción basado en el trabajo de Mitchell y Holm-Hansen (1991), donde el crecimiento del fitoplancton sobre la

capa de mezcla es función de la irradianza solar en superficie, la profundidad de mezcla, la razón C:Clo-a y la concentración inicial de fitoplancton. Además se consideró el efecto de la temperatura. Dado que la concentración de macronutrientes es alta en las aguas costeras antárticas, lo que también se ha visto en Bahía Maxwell, la limitación de nutrientes no fue considerada en el modelo.

La diferencia entre la tasa de crecimiento y pérdidas de fitoplancton (μ y l , respectivamente) determinarán la acumulación o disminución de la biomasa. El valor de l , es la suma de las pérdidas debido a la respiración (r), pastoreo (g) y hundimiento (s). Ya que este es un modelo simple, los términos de pérdida son agregados y considerados constantes durante el período de estudio, lo cual es razonable debido a la poca información sobre tasas específicas en el sitio de estudio como para sustentar la parametrización. Se hace notar que este modelo simple representa los puntos que deseamos resaltar, y no requiere de una mayor complejidad para responder el objetivo.

$$\frac{dCloa}{dt} = \theta_c^{Clo}([\mu - l] - \left[\frac{m + \zeta^+(t)}{Zt} F \right] - P_{viento}) \quad (6)$$

Tener una buena descripción de la tasa de producción primaria (PP) en función de la luz es fundamental para determinar μ . En este caso, utilizamos la curva de Smith (1936), recomendada por Jassby and Platt (1976). El efecto de la temperatura sigue la curva de Eppley (1972). Los símbolos y parámetros se definen en la Tabla 3.1. Se escogieron estas ecuaciones debido a que han sido previamente implementadas en modelos en el sistema antártico (Mitchell y Holm-Hansen 1991; Kaufman et al. 2017).

$$\mu = PP * (F/C: Cloa) * t \quad (7)$$

$$PP = \left(\frac{Pm_T * \alpha * I}{(Pm_T^2 + \alpha^2 * I^2)^{1/2}} \right) \quad (8)$$

$$Pm_T = Pm * 1.066^T \quad (9)$$

$$f(I) = \frac{1}{Zt} \int_0^{Zt} f(I_0 e^{-(k_a + k_c P)z}) dz \quad (10)$$

A diferencia del modelo descrito por Mitchell y Holm-Hansen (1991), Zt varía en el tiempo en escala sinóptica, en función del viento y la estratificación de la columna de agua. Por esto, se consideró su efecto en la concentración y dilución del fitoplancton como se describe en el trabajo de Evans y Parslow (1985). Ellos representan el cambio en la profundidad de la capa de mezcla, en nuestro caso mezcla turbulenta Zt , como una función $\zeta(t)$. Cuando la capa se profundiza ($\zeta > 0$) ocurre dilución del fitoplancton en la capa superficial. Cuando se vuelve más somera, no ingresa más agua a la capa superficial, por lo que la concentración de fitoplancton no cambia.

Por último, y al trabajar dentro de una bahía, consideramos el efecto del viento en la advección vertical y horizontal del fitoplancton. Para esto se impuso una condición en que hay pérdida de fitoplancton (P_{viento}) cuando el viento es “fuerte”, según la clasificación descrita en la sección 3.2.

Tabla 3. 1. Lista de símbolos y parámetros del modelo, con sus respectivos valores, unidades y referencias.

Símbolo	VARIABLES Y PARÁMETROS	Valor	Unidad	Referencia
F	Concentración de fitoplancton inicial	100	mgC	Datos <i>in situ</i>
θ_{Clo}^C	Radio C:Clo-a	50	mg Clo (gC) ⁻¹	(Hewes et al. 1990; Mitchell and Holm-Hansen 1991)
Pm	Tasa máxima de fotosíntesis	1,4-1,6	mgC (mg Clo-a) ⁻¹ h ⁻¹	(Mitchell and Holm-Hansen 1991; Schloss and Ferreyra 2002)
α	Pendiente inicial de la curva P-I específica de clorofila	0,07	mgC (mg Clo-a) ⁻¹ h ⁻¹ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ⁻¹	(Mitchell and Holm-Hansen 1991; Schloss and Ferreyra 2002)
l	Porcentaje de pérdidas de fitoplancton que es remineralizado	0,1-0,35	d ⁻¹	(Mitchell and Holm-Hansen 1991)
Ka	Atenuación de la luz en el agua	-	m ⁻¹	Datos <i>in situ</i>
M	Tasa de difusión	3	m d ⁻¹	(Evans and Parslow 1985)
T	Temperatura del agua	-	°C	Datos <i>in situ</i>
I ₀	Intensidad de la luz en la superficie del agua	-	W m ⁻²	Datos <i>in situ</i>
Z	Profundidad	-	m	Datos modelo Zt

3.6.2. Simulaciones y validación

Las simulaciones son representativas del período de verano (Dic-Mar), comenzando en el verano 2017. Las variables forzantes del modelo son la luz, la temperatura y el viento (datos obtenidos *in situ* para cada verano). Se utilizó un delta de tiempo (dt) de 1 día, y el método de integración fue el Runge-Kutta de cuarto orden. El modelo fue escrito y evaluado utilizando Matlab. Para validar el modelo utilizamos los valores de biomasa fitoplanctónica promedio obtenidos en los muestreos oceanográficos en la bahía (clorofila-a y fluorescencia de CTD).

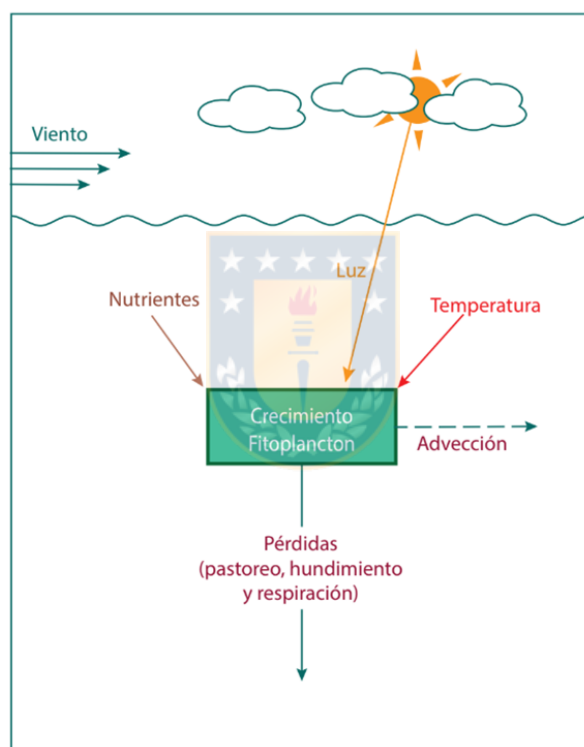


Figura 3. 3. Diagrama conceptual del modelo numérico. Factores que afectan el crecimiento del fitoplancton en Bahía Maxwell.

4.- RESULTADOS

4.1. Meteorología e hidrografía

4.1.1. Viento

Durante las últimas 3 décadas (1990-2019), y en el mes de enero, Bahía Maxwell ha presentado vientos predominantes del oeste (O) (26%), seguido por viento del norte (N) (21,2%). Dentro del período de este estudio, en el verano del 2017 y 2019, se observó una fuerte componente N (31,8% y 21% respectivamente) y del este (E) (19,3% y 26,4%). La componente E presentó también las mayores intensidades ($> 20 \text{ m s}^{-1}$). Mientras que, en el 2018, la dirección O fue predominante (29,7%) con viento de hasta 18 m s^{-1} (Fig. 4.1). El rango de intensidades máxima para cada componente (u y v) se encuentra en la tabla 4.1.

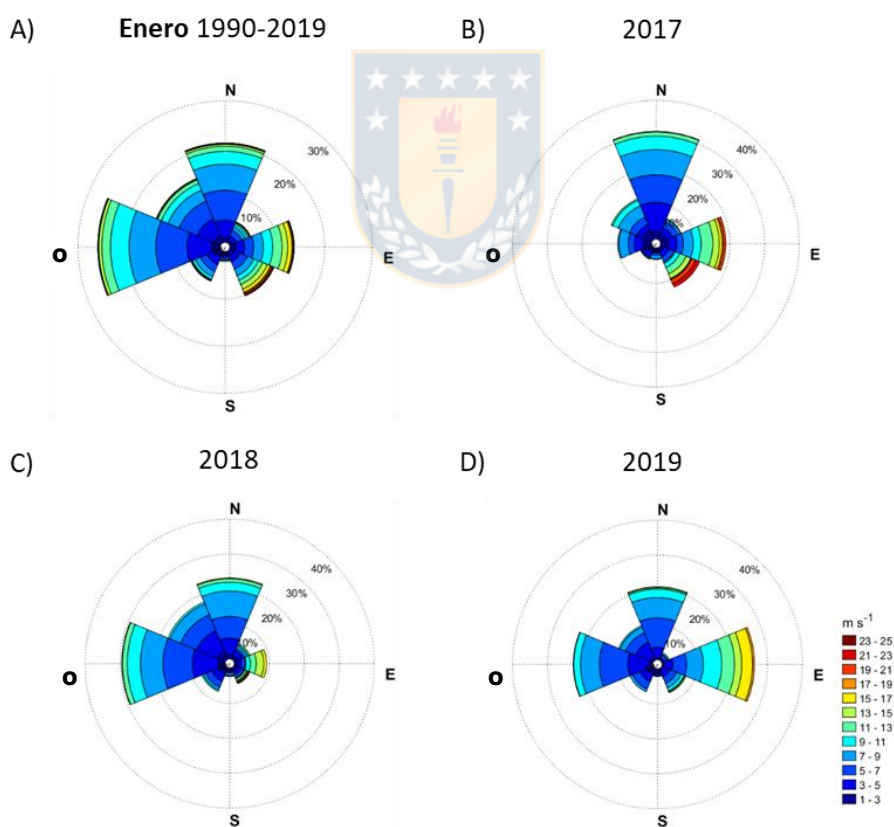


Figura 4. 1. Rosas de dirección e intensidad del viento durante el verano en Bahía Maxwell. A) Enero entre 1990 y 2019; B) Enero 2017; C) Enero 2018; D) Enero 2019.

Tabla 4. 1. Rango de intensidades máximas de las componentes del viento en Bahía Maxwell durante los veranos de los años 2017-2019. v= componente norte-sur; u=componente este-oeste.

Periodo estival	Componente U (m s^{-1})			Componente V (m s^{-1})		
	máx	mín	\bar{U}	máx	mín	\bar{V}
2017	19,2	-12,7	$1,8 \pm 5,6$	15	-14,7	$1,3 \pm 5,3$
2018	16,8	-16	$-0,8 \pm 5,9$	17,8	-21,3	$2,6 \pm 5$
2019	19,3	-18,8	$-0,02 \pm 6,2$	14,2	-15,1	$1,1 \pm 4,6$

Al clasificar los datos diarios de la magnitud del viento en percentiles según su frecuencia de distribución, se obtuvo lo siguiente: (1) “viento fuerte” $> 13,9 \text{ m s}^{-1}$; (2) “viento moderado” $< 13,9 \text{ y } > 8,74 \text{ m s}^{-1}$; y “viento débil” $< 8,74 \text{ m s}^{-1}$ (Fig. 4.2).

El promedio diario de la velocidad del viento varió en el rango de 2 a 20 m s^{-1} . En los tres periodos, se observó que el viento diario promedio fue principalmente débil a moderado. En los años 2017 y 2019 se observaron más episodios de viento fuerte. Aunque se observaron más días con velocidades dentro del rango de viento fuerte, su duración no fue suficiente para causar un aumento en el promedio (Fig. 4.3).

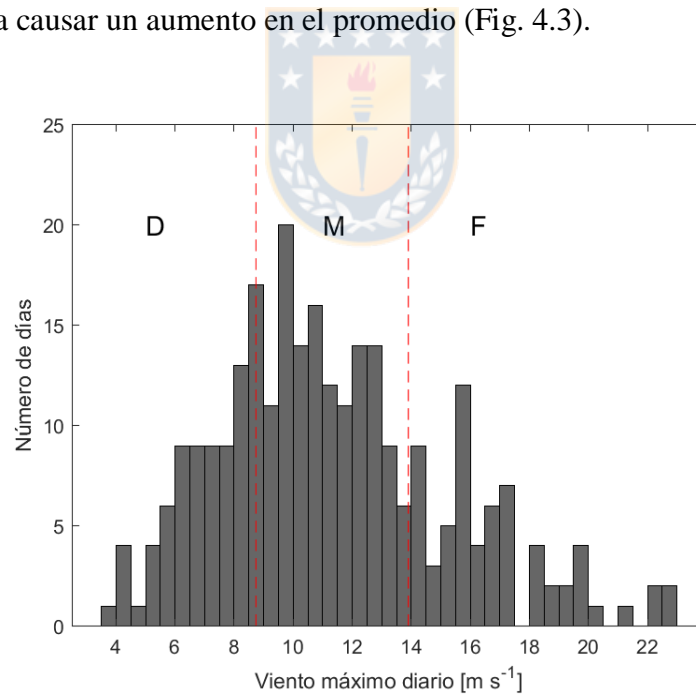


Figura 4. 2. Distribución de frecuencias de la máxima intensidad de viento diario registrado en los tres periodos estivales en que se enmarca este estudio: diciembre 2016-marzo 2017, diciembre 2017-marzo 2018, y diciembre 2018-marzo 2019. Las líneas verticales indican los percentiles 25 y 75 que se utilizaron como criterios para clasificar las condiciones de viento en un día como débil (D), moderado (M), o fuerte (F).

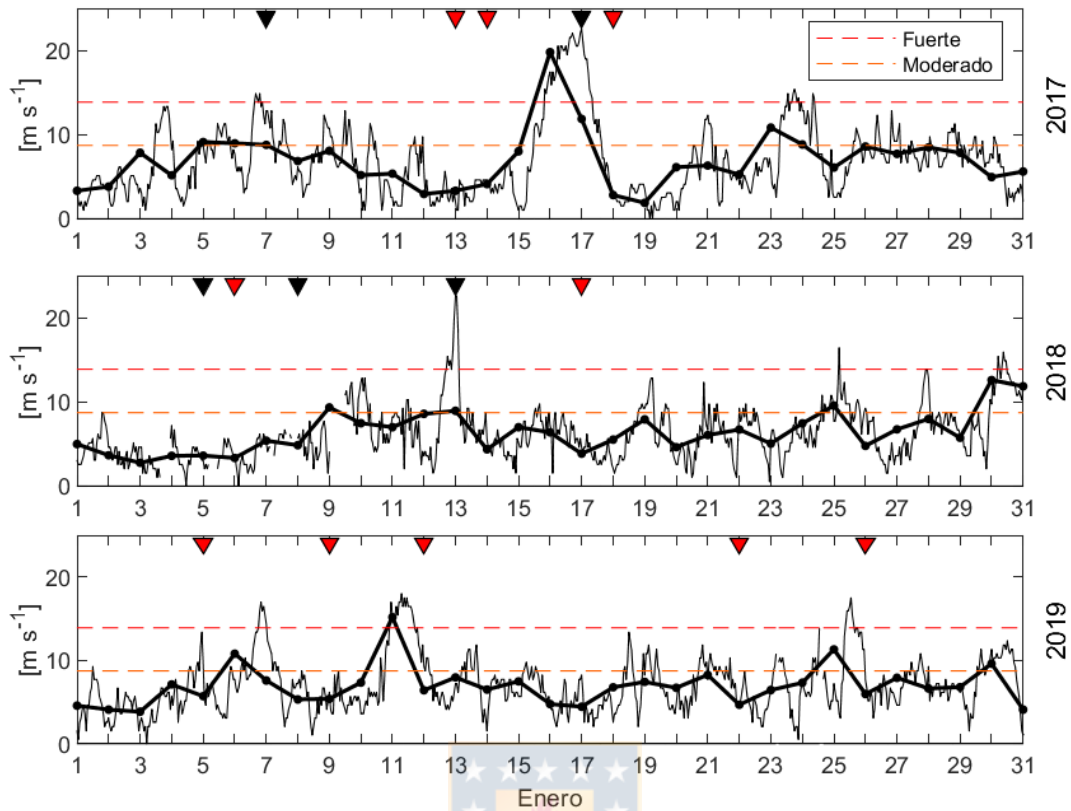


Figura 4. 3. Datos horarios (línea negra delgada) y promedio diario (línea negra gruesa) de la intensidad del viento en Bahía Maxwell durante enero 2017-2019. Las líneas segmentadas naranja ($8,74 \text{ ms}^{-1}$) y roja ($13,9 \text{ ms}^{-1}$) indican la intensidad del viento sobre el que éste se consideró como moderado o fuerte, respectivamente. ▼ ▼ = días en que se realizaron estaciones oceanográficas. Además, días con ▼ = días con Anclajes de Producción Primaria

4.1.2. Radiación, PAR y visibilidad de la columna de agua

El promedio de la irradianza total en Bahía Maxwell durante enero (2017-2019) fue de $128 \pm 75,8 \text{ Wm}^{-2}$, fluctuando entre 1,3 y $366,1 \text{ Wm}^{-2}$. Días con mayor irradianza total, coincidieron con días de menor nubosidad (6/8), y lo contrario ocurrió en días con alta nubosidad (8/8) (Tabla 4.2). Al obtener la luz acumulada durante enero para cada verano, se observó que fue mayor para el 2017 y 2019 (4800 y 4800 Wm^{-2}), que para el 2018 (3500 Wm^{-2}). Los valores diarios de PAR disponible en la superficie de la columna de agua, calculados a partir del radio PAR/RS (0,46), y corregidos en la interfaz aire/agua (0,8), fluctuaron entre 0,47 y $134,7 \text{ Wm}^{-2}$.

Como se muestra en la Tabla 4.2, los valores del coeficiente de atenuación de la luz en la columna de agua (k_d) durante el muestreo con CTD estuvieron en el rango de 0,07 y 0,42 m^{-1} . Los valores de k_d fueron mayores en el verano del 2019 ($\overline{k_d}=0,23 \pm 0,1 m^{-1}$), cuando se registraron los días con menor visibilidad en la columna de agua. Los menores valores de k_d se observaron en el verano de 2018 ($\overline{k_d}= 0,1 \pm 0,03 m^{-1}$).

Tabla 4. 2. Datos de irradianza y visibilidad en la columna de agua para cada día en que se realizaron estaciones oceanográficas en Bahía Maxwell. Se observa el promedio diario de la irradianza solar total, la nubosidad y la luz fotosintéticamente activa (PAR) calculada a partir de la irradianza total. De los datos de CTD se observa: k = coeficiente de atenuación de la luz; I_z = Profundidad en que se encuentra el 1% de la luz.

Estación	Año	Día	Irradianza ($W m^{-2}$)	Nubosidad Octavos	PAR ($W m^{-2}$)	K_d (m^{-1})	I_z 1% (m)
c/f	2017	7	297,4	5,3	109,4	0,25	18
Gin	2017	13	141	7,8	51,9	0,2	24,3
Gout	2017	14	154,8	8	56,9	0,1	52,9
Gin	2017	17	218,1	7,1	80,26	0,1	47
Gout	2017	18	206,6	6,6	76,03	0,09	51
Gout	2018	5	95,8	8	35,2	0,075	61,5
Gin	2018	6	183,9	8	67,7	0,07	65
Gout	2018	8	255,4	7,2	94	0,11	42
Gout	2018	13	172,6	7,25	63,5	0,13	35,5
Gin	2018	17	128,2	8	47,1	0,17	27
Gin	2019	5	132	-	48,5	0,42	10,9
Gin	2019	9	227,8	-	83,8	0,25	18,5
Gin	2019	12	188,2	-	69,2	0,17	28
Gin	2019	22	105,1	-	38,7	0,2	23
Gin	2019	26	196,3	-	72,23	0,13	35

4.1.3. Hidrografía

La temperatura superficial del mar (TSM) varió entre 0,74 y 1,81°C. Las mayores temperaturas se observaron durante el verano 2019, sin embargo se observó una gran variabilidad temporal, encontrándose también bajas temperaturas superficiales ese mes. El rango de salinidad en superficie fue de 33,3-34,2 PSU, y se observaron los menores valores durante el verano de 2019. Se debe considerar que todas las estaciones muestreadas ese año se encuentran más cercanas al glaciar Collins (Gin) (Tabla 4.3).

Durante el verano del 2017 y 2019 se observó una columna de agua estratificada (valores de Brunt Väisälä en Tabla 4.3), caracterizada por agua menos salina ($\leq 33,9$) y más

cálida en superficie ($\geq 1,4^{\circ}\text{C}$). Eventos de viento desde el N-E durante 2-3 días interrumpieron esta estratificación. En contraste, el 2018 se observaron bajos valores de temperatura a través de toda la zona eufótica (Fig. 4.4). Durante este verano, días con mayor estratificación presentaron bajos valores de salinidad superficial.

Los máximos valores de estratificación se observaron luego de períodos de viento débil (> 2 días). Estos días corresponden al 13 y 14 de enero del 2017, 5 y 17 de enero del 2018, y 5, 9 y 22 de enero del 2019.

Tabla 4. 3. Condiciones hidrográficas en las estaciones Gin y Gout, Bahía Maxwell, en enero del 2017-2019. TSM= temperatura superficial del mar; S= Salinidad en superficie; MLD= profundidad de la capa de mezcla (profundidad donde se encuentra el máximo valor de $\Delta\rho/\Delta z$); Clo-a= clorofila total integrada entre 0 y 25 m; PPn y PPb= Producción primaria neta y bruta integrada entre 0 y 25 m.

Año	Día	TSM ($^{\circ}\text{C}$)	S (PSU)	MLD (m)	Brunt-Väisälä $\times 10^{-2}$ (m)	Clo-a 0-25m (mg m^{-2})	PPn 0-25m ($\text{gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	PPb 0-25m ($\text{gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$)
2017	7	1,7	34	51	0,92	590,03	-	-
2017	13	1,5	33,9	23	0,94	285,6	2,4	3,9
2017	14	1,4	33,9	8	1,82	72,7	4,9	6,5
2017	17	0,8	34,1	120	0,41	-	-	-
2017	18	1,	34,2	88	0,37	38,9	-0,5	2,6
2018	5	1,4	33,7	18	1,43	14,6	-	-
2018	6	1,4	33,8	19	1,43	15,7	0,2	1,3
2018	8	1,1	33,9	58	1,54	50,8	-	-
2018	13	1,1	34	104	0,67	46,8	-	-
2018	17	1,06	33,3	14	1,61	58,4	-1,9	1,8
2019	5	1,8	33,5	21	1,53	511,3	5,1	5,9
2019	9	1,4	33,8	27	1,41	311,4	3,5	5,5
2019	12	0,8	34,1	25	0,24	116,4	3,2	5,3
2019	22	1,4	33,7	15	1,31	22,5	-0,8	3,2
2019	26	0,7	33,5	7	1,45	15,9	0,3	2,4

La profundidad de la capa de mezcla (MDL), definida como la profundidad a la cual se observó el mayor cambio de densidad en función de la profundidad, fue muy variable a lo largo de período de estudio en ambas estaciones (Gin, Gout), fluctuando en el rango de 8-120 m de profundidad. Los mayores valores de MDL se observaron luego de eventos de viento fuerte (e.g. días 17 y 18 del 2017; día 12 del 2019), o luego de varios días (≥ 2) de viento moderado (e.g. día 7 del 2017; día 13 del 2018). Los días en que la MLD fue más somera coincidieron con una mayor estratificación, indicado por altos valores de la frecuencia de Brunt-Väisälä (Tabla 4.3).

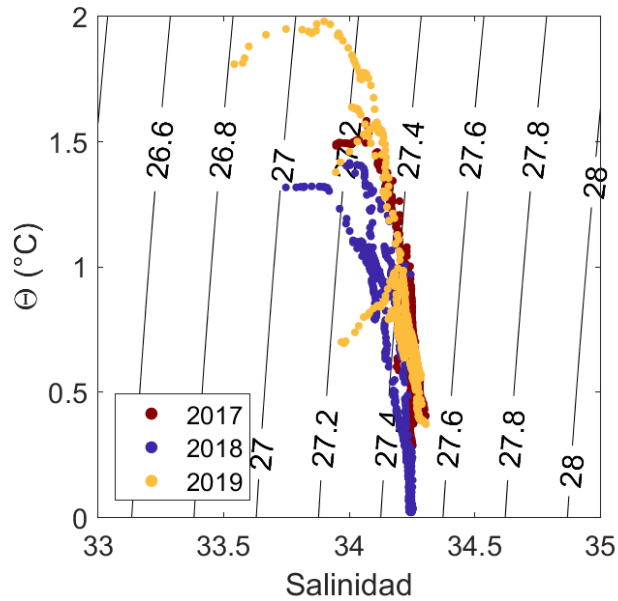


Figura 4. 4. Diagrama Θ -S de las estaciones temporales fijas de CTD en Bahía Maxwell (Gin; Gout), durante enero del 2017-2019. Los contornos negros corresponden a isopícnas.

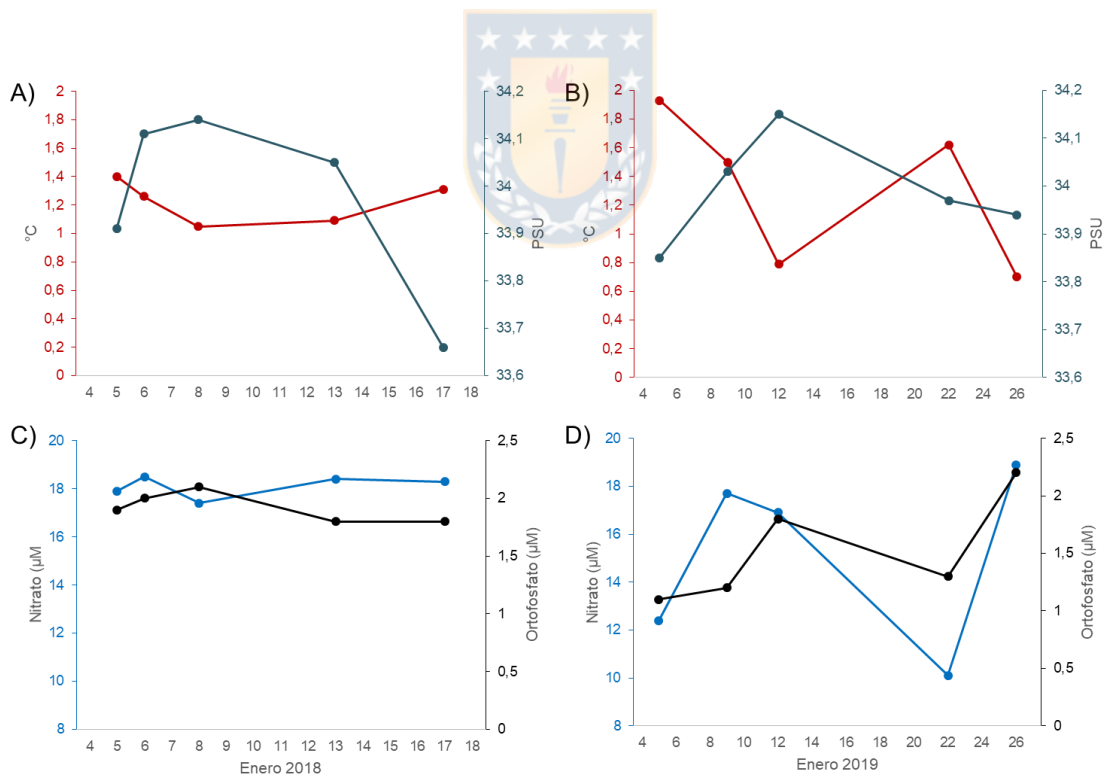


Figura 4. 5. Variables físicas y químicas de la columna de agua a 5 m de profundidad durante el verano de 2018 y 2019. A) y B) temperatura (°C) y salinidad (PSU), C) concentración de nitrato (µM) y D) concentración de fosfato (µM).

4.2. Nutrientes, Clorofila y Producción Primaria

En relación a los macronutrientes (nitrato, ortofosfato, ácido silícico) en Bahía Maxwell, se observó que para el verano del 2018 las concentraciones se mantuvieron constantes entre 0 y 25 m de profundidad (nitrato ~ 18 μM , ortofosfato ~ 2 μM , y ácido silícico ~ 45 μM). En contraste, el 2019 fueron altamente variables en superficie (0 y 5 m) (nitrato = 12.3 - 21.5 μM ; ortofosfato = 1 - 2.2 μM ; ácido silícico = 49.7 - 64.4 μM). Se observó una mayor concentración de ácido silícico durante el 2019 en todas las profundidades muestreadas. Los nutrientes variaron inversamente con la temperatura en superficie, y de forma positiva con la salinidad, siendo esta relación más notoria el verano de 2019 (Fig. 4.5).

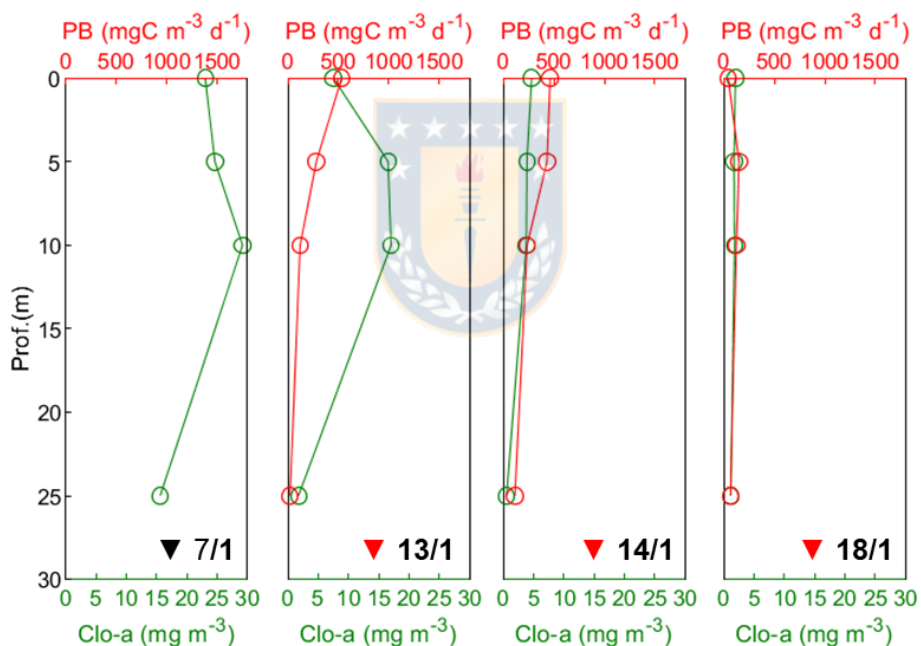


Figura 4. 6. Concentración de clorofila (Clo-a) y producción primaria bruta (PB) en la columna de agua, durante enero del 2017. ▼▼ = días en que se realizaron lances de CTD y muestreo de agua. Además, ▼ = días con Anclajes de Producción Primaria.

Se observaron floraciones de fitoplancton (blooms) con altos valores de clo-a total y producción primaria en Bahía Maxwell durante el 2017 y 2019. Las concentraciones máximas de Clo-a para esos años fueron de 29,2 y 25,1 mg m^{-3} , respectivamente, y se

concentraron a los 10 m. La PP bruta integrada llegó a valores de $6,5 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en el 2017, y de $5,9 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en el 2019. La PP neta tuvo máximos de $4,9$ y $5,1 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ para cada año, respectivamente. Durante eventos (días) de fuerte viento y la consecuente mezcla de la columna de agua, se obtuvo estimaciones de PP neta con valores negativos.

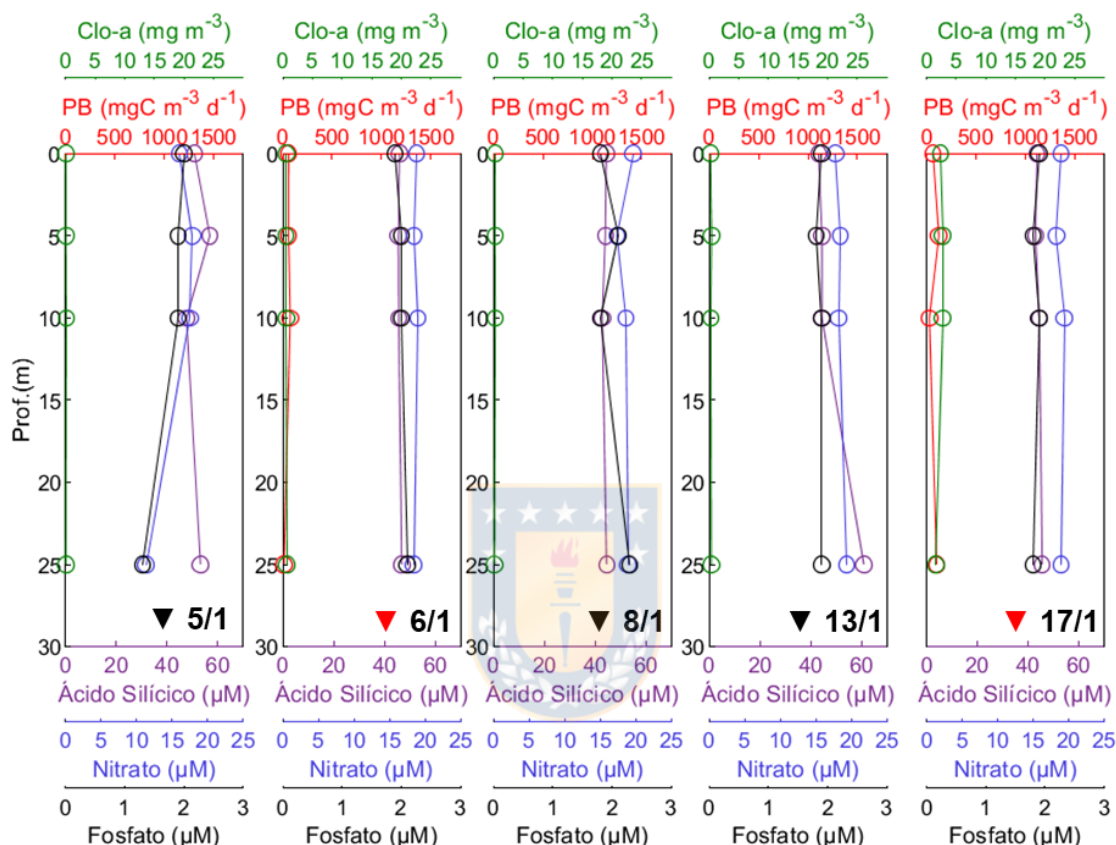


Figura 4. 7. Concentración de clorofila (Clo-a), producción primaria bruta (PB), y nutrientes (Nitrato, ortofosfato y ácido silícico) en la columna de agua, durante enero del 2018. ▼ = días en que se realizaron lances de CTD y muestreo de agua. Además, ▼ = días con Anclajes de Producción Primaria.

En los dos años mencionados, los mayores valores y la mayor variabilidad para Clo-a y PP se observaron entre 0 y 10 m de profundidad (Fig. 4.6 y 4.8). A los 25 m, tanto la Clo-a como la PP bruta tendieron a valores cercanos a cero. Durante el 2017, el microfitoplancton ($> 20\mu\text{m}$) fue un importante componente de las floraciones (blooms) en Bahía Maxwell (ver Anexo 2, Höfer et al. 2019).

Por otro lado, durante el 2018 se observaron bajos valores de Clo-a y PP durante todo el período muestreado (Fig. 4.6). La concentración máxima de Clo-a total fue de $2,7 \text{ mg m}^{-3}$, observada a los 10 m de profundidad el 17 de enero. Para ese mismo día, la PP neta y PP bruta integrada presentaron valores de $0,2$ y $1,8 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectivamente. Durante todo el periodo de observación ese año se estimaron valores de PP neta negativa.

Estos resultados revelan que, además de una variabilidad sinóptica, existe alta variabilidad interanual en las propiedades físicas y biológicas de la columna de agua en Bahía Maxwell durante el período 2017-2019 (Fig. 4.4 y Fig. 4.8).

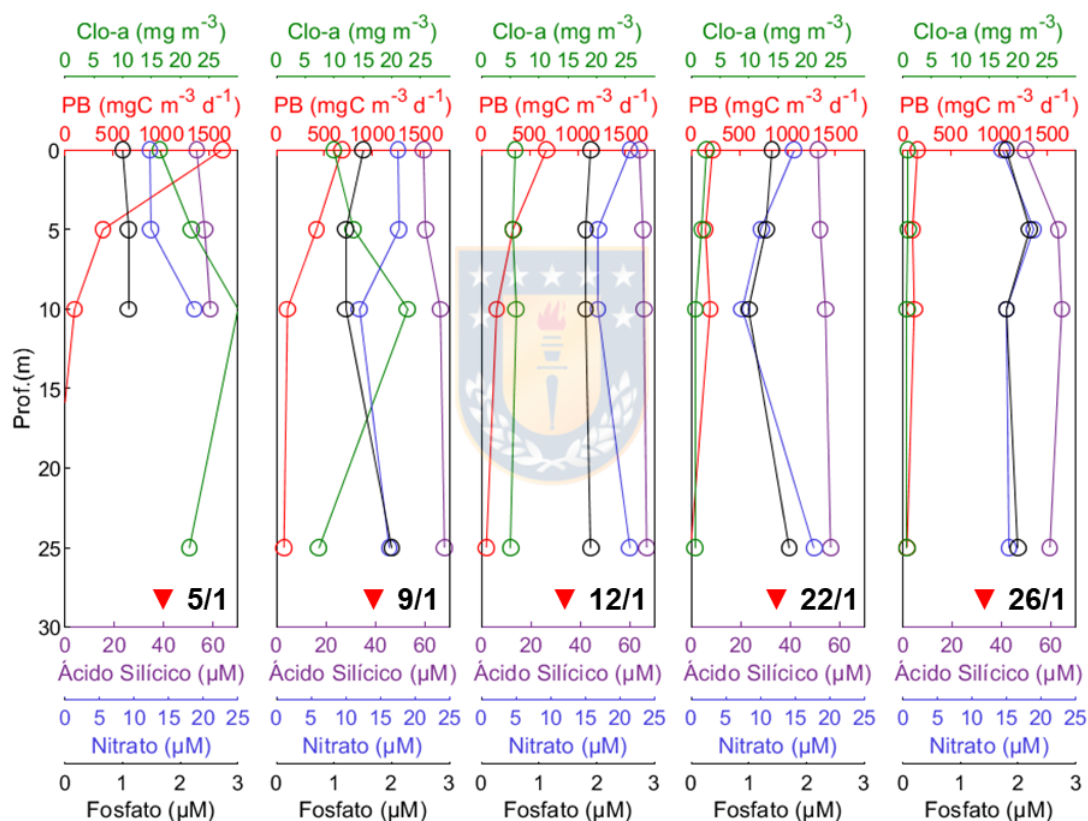


Figura 4. 8. Concentración de clorofila (Clo-a), producción primaria bruta (PB), y nutrientes (Nitrato, ortofosfato y ácido silícico) en la columna de agua, durante enero del 2019. ▼ = días en que se realizaron lances de CTD y muestreo de agua. Además, ▼ = días con Anclajes de Producción Primaria.

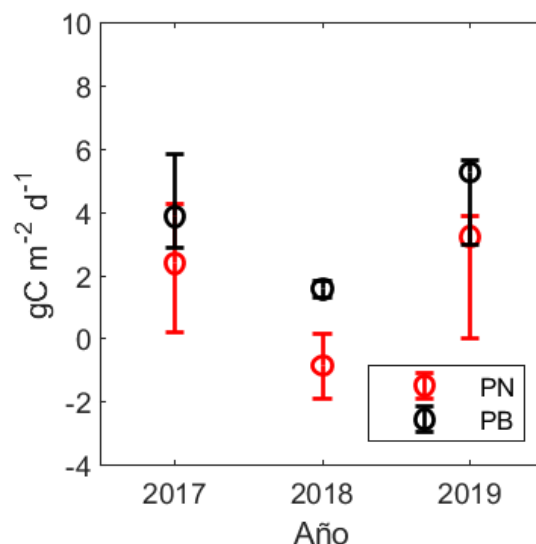


Figura 4. 9. Mediana de la producción primaria neta (PN) y bruta (PB) integrada entre 0-25 m, durante enero. Año 2017 considera estaciones Gin (1) y Gout (2). 2018 y 2019 sólo Gin. Barras de error= percentil 25 y 75.

4.3. Relación entre variables

Al correlacionar la clo-a total con las variables físico-químicas, se observaron correlaciones significativas con la temperatura ($r = 0,78$; $p < 0,05$), concentración de ortofosfato ($r = -0,77$; $p < 0,05$) y razón N/F ($r = 0,78$; $p < 0,05$). La PP bruta se correlacionó significativamente con la concentración de Clo-a total ($r = 0,81$; $p < 0,05$) y con la concentración de ácido silícico ($r = 0,77$; $p < 0,05$).

Por otro lado, las dos primeras componentes principales obtenidas del PCA con datos hidrográficos, PAR en superficie y concentración de nutrientes, explicaron un 60,3% de la varianza total (Tabla 4.4). El primer componente principal (PC1) explicó el 39,0% de la variabilidad total y correspondió principalmente a la temperatura y razón Si/N contrapuestas con las concentraciones de nitrato y ortofosfato. El segundo componente principal (PC2) explicó el 21,2% de la varianza total, y correspondió a la salinidad y PAR en superficie contrapuestas con la estratificación, reflejada por la frecuencia de Brunt-Väisälä (Fig. 4.9).

Tabla 4. 4. Resultados del análisis de componentes principales (PCA) de la data hidrográfica y química en las estaciones temporales y puntos cercanos en Bahía Maxwell. En las columnas se observan los coeficientes asignados a cada variable en los dos primeros componentes principales, que en conjunto explicaron un 60,3% de la varianza total. Coeficientes > 0.4 se destacan en negrita.

Variables	PC1	PC2
Temperatura (°C)	-0,41	-0,19
Salinidad	0,001	0,65
Frecuencia Brunt-Väisälä (s ⁻¹)	0,14	-0,50
PAR en superficie	0,18	0,43
Nitrato (μM)	0,46	-0,05
Ortofosfato (μM)	0,52	0,01
Ácido silícico (μM)	-0,11	0,22
Razón N/P	-0,27	-0,11
Razón Si/N	-0,44	0,15
% Varianza total	39,03	21,24

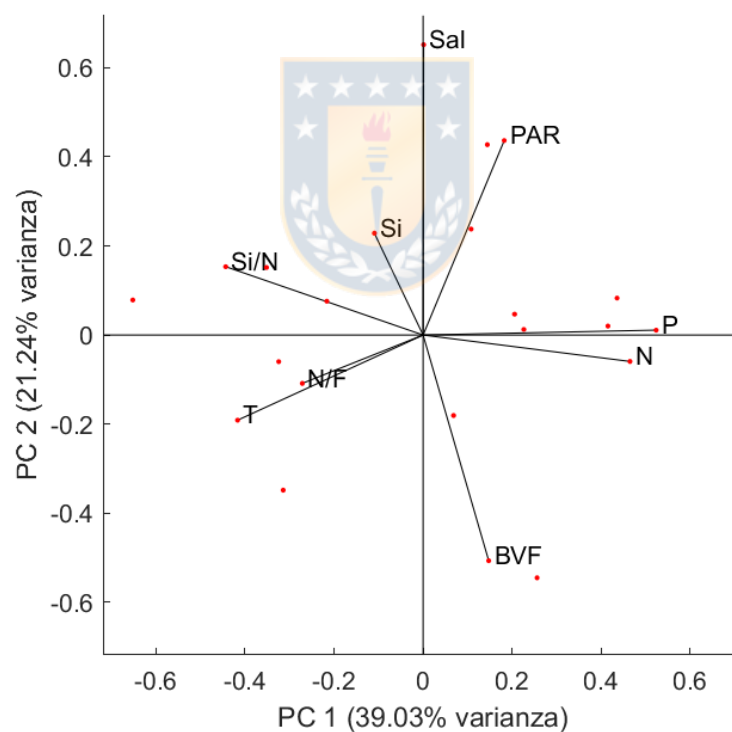


Figura 4. 10. Primeros 2 componentes principales del análisis PCA de los datos hidrográficos (T=Temperatura; Sal: salinidad; BVF= frecuencia de Brunt-Väisälä), químicos (N= nitrato; P= ortofosfato; Si= ácido silícico; N/F= razón nitrato/ortofosfato; Si/N= razón ácido-silícico/nitrato), y PAR en superficie, en las estaciones temporales y puntos cercanos durante enero (2018-2019) en Bahía Maxwell.

La clo-a total integrada entre 0 y 25 m se correlacionó significativamente con el PC1 ($r = -0,77$; $p < 0,05$) que, de acuerdo a los coeficientes obtenidos, representa un balance entre incrementos de N-P y caídas de la temperatura y razón Si/N en aguas superficiales. No se observó una correlación significativa entre la clo-a total y el PC2 ($r = -0,07$; $p > 0,05$).

4.4. Modelo físico-biológico

Un primer resultado de la aplicación del modelo fue que las condiciones en gran parte del periodo de estudio parecieron ser adecuadas para el crecimiento del fitoplancton ($Z_c > Z_t$), dado que los valores de la profundidad crítica de Sverdrup excedieron los valores del desplazamiento vertical de partículas inducidas por el viento durante varios períodos de 5 o más días (1-5 y 10-15 del 2017, 1-9 y 14-19 del 2018, 1-6, 13-17 y 20-24 del 2019). Este escenario permite que las células de fitoplancton se mantengan en condiciones favorables de iluminación. Estos períodos son interrumpidos por eventos cortos de profundización de Z_t (16-17 del 2017, 13 del 2018, 12 y 25 del 2019), y días en que Z_c fue más somera (16 del 2017, 9-12 del 2018, 10 y 17-20 del 2019).

Se observaron floraciones de fitoplancton, con altos valores de clo-a ($>10 \text{ mg m}^{-3}$) a principios del 2017 y 2019, siendo previa la condición de $Z_c > Z_t$ sobre 5 días. Sin embargo, no siempre se observaron floraciones bajo condiciones favorables para su crecimiento.

En el año 2018 los valores de PP y clo-a fueron bajos a pesar de observarse la condición $Z_c > Z_t$ durante la mayor parte del tiempo (Fig. 4.11). Durante el período del 2018, la columna de agua presentaba una MLD más profunda que Z_c . La profundidad de MLD es la respuesta en el tiempo a eventos de mezcla. Se observaron valores de temperatura más bajos ($<1,5^\circ\text{C}$) en toda la capa fótica durante el 2018, en comparación a los otros 2 veranos, junto con alta nubosidad en los días muestreados. Durante ese año los valores de clorofila-a total alcanzaron un máximo de $2,7 \text{ mg m}^{-3}$, luego de un período de 4 días con $Z_c > Z_t$, y cuando la MLD estuvo más somera.

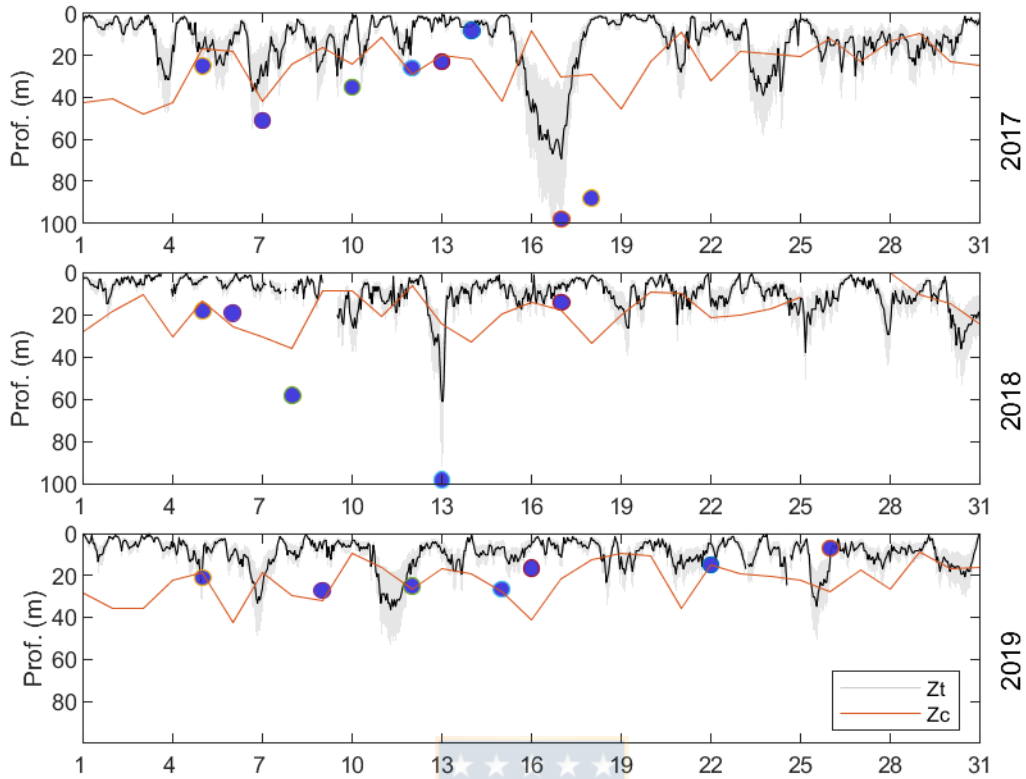


Figura 4. 11. Resultados del modelo físico-biológico para la profundidad de la capa de mezcla turbulenta (Z_t) y la profundidad crítica (Z_c) durante los tres veranos del estudio. Los círculos azules (\bullet) indican la profundidad de la capa de mezcla (MDL) medida a partir de los datos de CTD.

4.5. Modelo numérico

Para la descripción de los resultados de modelación, sólo se consideraron los veranos del 2018 y 2019 para realizar la validación. La falta de datos de irradianza *in situ* a comienzos del primer período de estudio (diciembre 2016), no permitió tener datos suficientes para estabilizar el modelo y así tener un resultado adecuado a principios de enero 2017.

La variabilidad en los resultados del modelo (concentración de clo-a en el tiempo), se debe a la variabilidad en los forzantes físicos que lo alimentan. Se observaron condiciones meteorológicas contrastantes entre los años modelados, como por ejemplo la observación de más días con viento fuerte durante el verano 2018. Esto tiene una influencia en la profundidad de Z_t y en la advección del fitoplancton. En el modelo, la advección ocurre

cuando la magnitud máxima del viento en el día es igual o mayor que $13,9 \text{ m s}^{-1}$ (viento fuerte), sin considerar por cuanto tiempo el viento sopla con esa intensidad. Además, durante ese verano hubo menos irradianza acumulada para el mes de enero. Eso, sumado a varios días con un Zt profundo, produjo una limitación por luz en el crecimiento del fitoplancton. La temperatura durante ese año también fue más baja en toda la zona eufótica (promedio $\sim 1^\circ\text{C}$ entre 0 y 25 m), disminuyendo la tasa de crecimiento. Con tasas de crecimiento menores, se observaron bajas concentraciones de clorofila-a durante todo el período estudiado, con valores promedio de $2,6 \text{ mg m}^{-3}$ entre la superficie y Zt. Estos resultados son similares a lo observado *in situ* durante ese año.

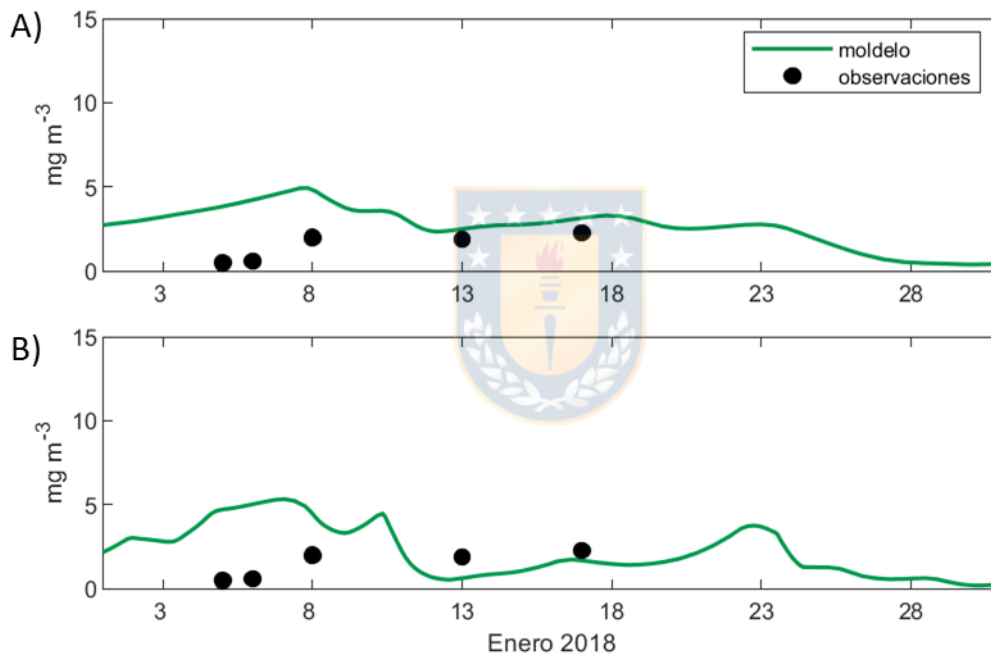


Figura 4. 12. Resultados del modelo de crecimiento de fitoplancton en términos de biomasa (mg Clo-a m^{-3}) durante enero 2018. A) Modelo forzado con datos ambientales y limitado solamente por luz. Se tuvo que usar una mayor tasa de pérdida (l); B) Modelo forzado con datos ambientales, limitado por luz y considerando el efecto del viento en la advección de fitoplancton.

Durante el año 2019, también se observaron días con eventos de viento fuerte, pero menos que durante el 2018. Es por ello que la profundidad de Zt fue más somera durante la mayor parte del periodo de estudio. Durante ese año se observó una mayor estratificación en la columna de agua. Mayor temperatura y un mayor aporte de agua menos salina desde

los glaciares adyacentes, pudieron influir en Zt. La temperatura también tiene un efecto en la tasa de crecimiento, en este caso al tener mayores temperaturas el 2017 y 2019, el efecto es positivo en las tasas de crecimiento de fitoplancton en comparación al año 2018. Todo esto influyó para que se obtuvieran mayores concentraciones de clo-a durante este periodo. Los valores modelados fluctuaron entre 2 y 23 mg m⁻³. Estos valores también se encuentran en el rango de lo observado *in situ* para ese año.

Usando el valor de P_{max} (1,6 mgC (mg Clo-a)⁻¹ h⁻¹) durante 2018-2019, y suponiendo una tasa constante de pérdidas, se observó que para el 2018 se sobreestimaron las concentraciones de Clo-a, por lo que se utilizó un valor menor para P_{max} (1,4 mgC (mg Clo-a)⁻¹ h⁻¹) y/o mayor tasa de pérdidas (l=0,35 d⁻¹). Esto toma en cuenta la variabilidad interanual mostrada en los datos observacionales. La elección del cambio de alguno de estos parámetros se discute en la sección 5.4 de esta tesis. El cambio de los parámetros se mantiene dentro del rango de lo encontrado en literatura para la región Antártica (Mitchell y Holm-Hansen 1991; Schloss y Ferreyra 2002).

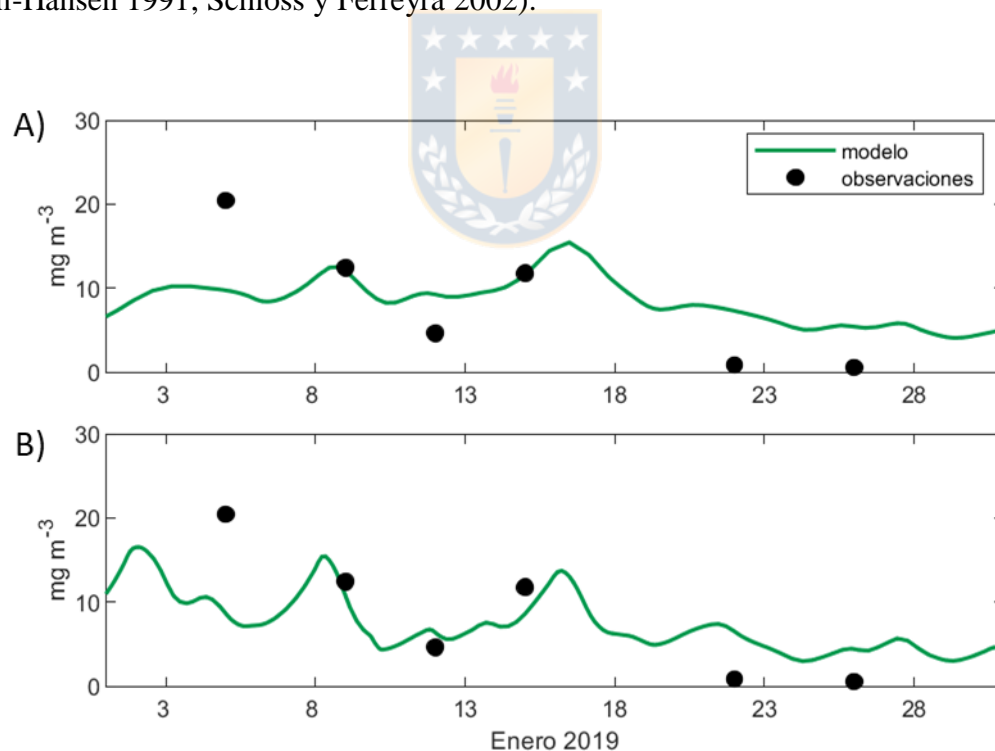


Figura 4. 13. Resultados del modelo de crecimiento de fitoplancton en términos de biomasa (mg Clo-a m⁻³) durante enero 2019. A) Modelo forzado con datos ambientales y limitado solamente por luz. Se tuvo que usar una mayor tasa de pérdida (l); B) Modelo forzado con datos ambientales, limitado por luz y considerando el efecto del viento en la advección de fitoplancton.

En los resultados para ambos años se observó una sobreestimación de la concentración de Clo-a promedio cuando el fitoplancton sólo se encuentra limitado por luz sobre la profundidad de mezcla (Z_t) (Fig. 4.12A y 4.13A), por lo que se incrementan las tasas de pérdida (l). Los resultados se ajustan mejor a nuestros datos observacionales cuando, además de la limitación por luz, se consideran las pérdidas por advección del fitoplancton en días con eventos de viento fuerte (Fig. 4.12. B y 4.13 B), lo que se representa de mejor manera para 2019. No todos los resultados de la modelación se ajustaron a los datos observacionales, como el 22 de enero del 2019. Por ello hay que tener en cuenta que es un modelo simple, y otras pérdidas o limitaciones en el crecimiento no han sido consideradas (como la competencia entre grupos funcionales de fitoplancton, o distintas tasas de pastoreo y pérdidas de fitoplancton). También se observan diferencias a inicios de enero del 2018, donde se observan menores valores *in situ* en comparación a los datos entregados por el modelo. Aunque esta diferencia es pequeña, los datos no se ajustaron.



5.- DISCUSIÓN

Los análisis y aproximaciones utilizadas en este estudio, tanto observacionales como de modelación, permitieron relacionar y evaluar la importancia de los forzantes físico-químicos en el crecimiento del fitoplancton estival en Bahía Maxwell.

Durante el verano del 2017 y 2019, se observaron grandes floraciones de fitoplancton ($\text{clo-a} = 29 \text{ mg m}^{-3}$). Estas floraciones están compuestas principalmente de fitoplancton de tamaño grande ($> 20 \mu\text{m}$) (Anexo 2, Höfer et al. 2019). Estas floraciones se asociaron a condiciones de viento débil durante los 2-3 días previos, temperatura superficial alta ($\sim 2^\circ\text{C}$), y menor salinidad en superficie ($\sim 33,8$), lo que permitió observar una columna de agua estratificada. De igual forma, se observaron altas tasas de PP ($> 5 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), asociadas también a bajas en las concentraciones de nitrato y ácido silícico en superficie. Estos resultados indicarían el crecimiento favorable y masivo de poblaciones de diatomeas formadoras de cadenas en las floraciones de fitoplancton. En contraste, el 2018 se observaron bajas concentraciones de clo-a ($< 2 \text{ mg m}^{-3}$) y bajas tasas de PP ($< 1,8 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) durante todo el periodo estudiado, a pesar de una alta concentración de nutrientes. Estos bajos valores se asociaron a menores temperaturas en la zona fótica ($< 1,5^\circ\text{C}$) y a una alta nubosidad que disminuyó la cantidad de radiación solar acumulada durante enero, en comparación a los otros veranos.

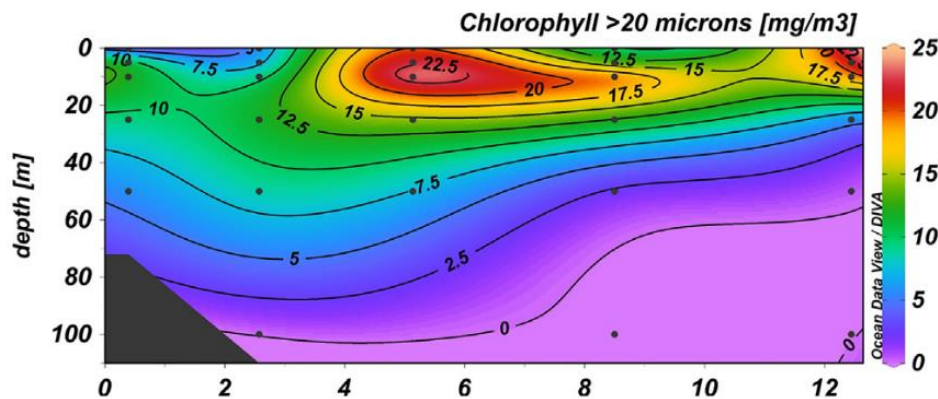


Figura 5. 1. Distribución de la concentración de clorofila-a en una transecta al interior de Bahía Maxwell, en enero del 2017. La imagen muestra la fracción mayor $> 20 \mu\text{m}$ (microfitoplancton). Las demás fracciones de pico- y nano-fitoplancton se encuentran en el anexo 2 (artículo científico). Fuente: Höfer et al. (2019).

Las observaciones *in situ* en Bahía Maxwell sustentan la hipótesis de que las áreas costeras de la Península Antártica Occidental pueden actuar como zonas de alta productividad biológica cuando hay condiciones ambientales adecuadas por más de 2 días. Viento débil, alta temperatura superficial, y una estratificación de la columna de agua, combinado con altas concentraciones de macronutrientes como nitrato y ácido silícico, y micronutrientes como el hierro (Hopwood et al. 2019), gatillarían el desarrollo de floraciones de fitoplancton en Bahía Maxwell. Sin embargo, condiciones desfavorables para su crecimiento (i.e. viento fuerte, alta nubosidad, temperaturas $< 2^{\circ}\text{C}$) parecen ser dominantes en la bahía (Schloss et al. 2002, 2014; Shengquan et al. 2015).

5.1. Meteorología e hidrografía

Bahía Maxwell, ubicada al sur de la Isla Rey Jorge, en las Shetland del Sur, presenta las características de un fiordo en forma de U, con un umbral profundo (~ 430 m), y una influencia relativamente pequeña de agua dulce. Esta agua dulce proviene del derretimiento de nieve y de glaciares que se encuentran sumergidos en la parte norte de la bahía. Debido a este bajo ingreso de agua dulce, no se observan una capa de mezcla y una haloclina tan pronunciadas en comparación a otras bahías con influencia glacial (Chang et al. 1990). Las salinidades registradas en superficie, en las estaciones muestreadas próximas al glaciar Collins, estuvieron entre 33,3 y 34,2 (PSU). La menor salinidad fue registrada durante el verano de 2018, cuando la columna se encontraba estratificada luego de un período de 3 días de viento promedio débil. La influencia del glaciar se pudo apreciar también en una temperatura superficial del mar baja ($1,06^{\circ}\text{C}$), señalando una distribución de temperatura invertida, por lo que la alta estratificación en superficie fue principalmente por salinidad. El resto de los días en que se observó una alta estratificación, ésta se caracterizó por mayores temperaturas superficiales y menores salinidades en superficie. El período de tiempo que tarda la columna de agua en estratificarse cuando el viento es débil (2-3 días), es similar a lo registrado previamente en Bahía Almirantazgo, ubicada al noreste de Bahía Maxwell también orientada hacia el Estrecho de Bransfield (Brandini y Rebello 1994). La estratificación de la columna de agua en la bahía es constantemente interrumpida por eventos de viento que van de moderado a fuerte durante el verano.

Al observar salinidades que varían en un rango estrecho (0,1-0,4 unidades) desde la estación cercana al glaciar Collins y la que se encuentra más alejada (Gin, Gout), se consideró que son representativas de las características oceanográficas al norte de la bahía. Similar resultado ha sido citado por Chang et al. (1990), y al realizar la transecta oceanográfica a lo largo de la bahía el año 2017, lo que se observa en el estudio de Höfer et al. (2019). Estas estaciones, Gin y Gout, junto con otras estaciones cercanas, se utilizaron para hacer un análisis temporal del crecimiento de fitoplancton, y los factores físico-químicos que afectan la capa fótica en la columna de agua.

Las zonas costeras de la Antártica son reconocidas por presentar fuertes vientos, y se ha sugerido que su efecto en la mezcla de la columna de agua, junto con la limitación de la luz debido a una alta turbidez y la variabilidad en los nutrientes debido al aporte de fuentes terrestres, controlan y limitan el desarrollo de floraciones de fitoplancton al interior de las bahías antárticas (Brandini y Rebello 1994; Schloss et al. 2002; Lee et al. 2015).

Las características de las floraciones de primavera/verano (fecha de inicio, intensidad, duración, etc.) en los ambientes costeros antárticos, pueden variar de acuerdo al régimen asociado con el campo de viento local (Brandini y Rebello 1994). Este puede ser un factor importante en la advección, mezcla y surgencia dentro de las bahías (Schloss et al. 2014). Además, la clara diferencia en la dirección del viento predominante en enero durante los años en que se encontró mayor concentración de clorofila-a y producción primaria (2017 y 2019, dirección N-E), en contraste con la dirección predominante del 2018 y en las series de datos históricos (dirección O), puede tener un efecto en el crecimiento y acumulación del fitoplancton dentro de la bahía. Brandini y Rebello (1994) observaron en bahía Almirantazgo, también ubicada en la Isla Rey Jorge, que durante el verano los vientos del N-E transportan la capa superficial del océano hacia el Estrecho de Bransfield, generando un proceso de surgencia local al interior de la bahía. Durante el evento de viento N-E, la concentración de clorofila-a permanecía baja en la zona eufótica. Por otro lado, también observaron que vientos del S-E incrementaron la turbulencia, favoreciendo la resuspensión de sedimentos y diatomeas bentónicas en lugares someros de la bahía, aumentando la turbidez y concentración de nutrientes en la superficie. La relajación de estos eventos de viento permitió la sedimentación de partículas, y un aumento en la concentración de clo-a en las capas sub-superficiales en los sectores menos someros de la bahía. Aunque tanto la

surgencia como la turbulencia limitan la acumulación de biomasa fitoplanctónica durante los eventos de viento, pueden tener un efecto positivo en los ambientes pelágicos costeros, al tener periodos de relajación del viento en que se den las condiciones adecuadas para el crecimiento del fitoplancton. Sin embargo la turbulencia puede resuspender sedimento afectando la transparencia del agua (Brandini y Rebello 1994).

De forma similar a lo descrito por Brandini y Rebolledo (1994), Llanillo et al. (2019) observaron que vientos del N-E promovieron el movimiento de una pluma de agua dulce superficial lejos del glaciar Collins, ubicado al norte de Bahía Maxwell. Se ha descrito que el viento tiene una importante influencia en la hidrografía dentro de esta bahía, lo cual va a influir en la dinámica del fitoplancton costero, sin embargo, hay que considerar que en ausencia de fuertes vientos, las mareas pueden jugar un rol significativo en los cambios de la estructura hidrográfica de la bahía y sus fiordos (Llanillo et al. 2019).

5.2. Nutrientes, biomasa y producción primaria

Se observó una alta concentración de nutrientes en Bahía Maxwell durante enero del 2018 y 2019. Sin embargo, durante las grandes floraciones de fitoplancton se observó una disminución de nutrientes, hasta que ocurren eventos de viento que mezclan la columna de agua, y los vuelve a incorporar en superficie. Se ha observado que en las zonas costeras de la PAO, las concentraciones de macro- y micronutrientes (e.g. Hierro) son típicamente altas como consecuencia de la mezcla en la columna de agua, los aportes sedimentarios y los aportes de deshielo glacial, por lo que no son limitantes para el crecimiento del fitoplancton (Agawin et al. 2002; Lee et al. 2015; Schofield et al. 2017; Kim et al. 2018). En las aguas costeras, incluso cuando la concentración de fitoplancton aumenta, el hierro usualmente permanece sobre los niveles mínimos requeridos (Carvalho et al. 2016). En Bahía Maxwell la alta concentración de macronutrientes proviene principalmente del Estrecho de Bransfield (Shengquan et al. 2015), más que del aporte de los deshielos de glaciares, los cuales pueden causar un efecto de dilución de los macronutrientes en la capa superficial (Henley et al. 2017), lo que se podría deber a la limitada actividad antropogénica en esta zona (Shengquan et al. 2015). Esto explicaría la relación inversa de los nutrientes con la temperatura en superficie, y positiva con la salinidad. Además, en un reciente trabajo, se

observaron intrusiones de agua circumpolar profunda modificada dentro de la bahía durante el verano del 2017 (Llanillo et al. 2019). Estas aguas contienen un alto contenido de nutrientes y se ha observado que pueden tener un efecto positivo en la productividad en zonas costeras de la PAO, como ha sido registrado en algunos sectores al sur de Bahía Maxwell (Batta-lona et al. 2011; Moffat y Meredith 2019).

Por otro lado, los aportes de hierro de fuentes glaciales, son importantes para mantener una alta productividad en aguas cercanas a la costa durante el verano (Annett et al. 2015, 2017). Los aportes de hierro mejoran el rendimiento fotosintético del fitoplancton en la PAO (Schofield et al. 2018), aumentando la productividad en aguas costeras cercanas a fuentes de hierro, como podría ser el caso de Bahía Maxwell. Durante el desarrollo de floraciones costeras masivas, el fitoplancton podría llegar a una situación en que el nitrógeno se vuelve más limitante que el hierro, en especial si los aportes de hierro en las regiones costeras aumentan en futuros escenarios climáticos, con el aumento de los deshielos de origen glacial (Annett et al. 2015).

La mayor variabilidad en las concentraciones de nutrientes se observa a los 10 m de profundidad, donde también se observan las mayores concentraciones de chl-a y las mayores tasas de PP. Cabe mencionar también que se observaron diferencias en la concentración de nutrientes entre los años muestreados. Las concentraciones de nitrato y ortofosfato fueron más bajas y variables durante el 2019, por la remoción biológica causada por el fitoplancton, mientras que el ácido silícico tuvo concentraciones más altas en dicho periodo, a pesar de ser removido por las microalgas. Esto explica las diferencias en la razón Si/N que se observan en el Anexo 1, y la alta correlación obtenida entre la PP y la concentración de ácido silícico.

Las costas antárticas son consideradas áreas productivas al tener exceso de nutrientes, suficiente hierro disuelto, y una adecuada radiación solar para la fotosíntesis durante el verano austral (Shengquan et al. 2015). Sin embargo, a pesar de esta alta concentración de nutrientes, la biomasa fitoplanctónica registrada en distintos puntos dentro de la bahía generalmente ha sido baja, encontrándose algunas floraciones importantes durante la última década, las cuales se han llegado a considerar una característica excepcional en la bahía (Schloss et al. 2014). Ya que los nutrientes no parecen ser los limitantes del crecimiento del fitoplancton, los procesos físicos serían los principales factores que controlan su

acumulación. En nuestros resultados se observan floraciones masivas durante el 2017 y 2018, las cuales se desarrollan con una columna de agua estratificada y con mayores temperaturas, además de tener luz y nutrientes suficientes. Estas floraciones fitoplanctónicas finalizan cuando se rompe la estratificación luego de episodios de fuertes vientos.

Las floraciones masivas de fitoplancton en la PAO ($\text{Clo-a} > 10 \text{ mg m}^{-3}$) son dominadas principalmente por diatomeas de tamaño grande (Vernet et al. 2008; Rozema et al. 2017b; c; Schofield et al. 2017). Esto concuerda con lo encontrado en floraciones masivas de verano registradas en Bahía Maxwell (Schloss et al. 2014; Lee et al. 2015; Egas et al. 2017). Durante el verano del 2010, en el Cabo Potter, dentro de Maxwell, se registró una floración masiva de fitoplancton ($\text{Clo-a} > 20 \text{ mg m}^{-3}$) compuesta de diatomeas. Los autores concluyeron que esa floración fue promovida por la relajación del viento y una consecuente somerización de la capa de mezcla turbulenta (Schloss et al. 2014). Además, Egas et al. (2017) también registraron una floración de fitoplancton en la bahía ($\text{Clo-a} > 10 \text{ mg m}^{-3}$), luego de un evento de mezcla de la columna de agua que inyectó nutrientes en la capa fótica, el cual fue compuesto principalmente por diatomeas. Los autores indicaron que este incremento también resulta en un cambio en la composición de especies desde diatomeas a haptófitas, y luego de vuelta a diatomeas cuando la columna de agua se vuelve a estratificar. Estos resultados concuerdan con nuestros hallazgos durante el 2017 donde la floración registrada ($\text{Clo-a} > 29 \text{ mg m}^{-3}$) fue compuesta principalmente por la fracción de fitoplancton de tamaño grande (microfitoplancton $> 20 \mu\text{m}$) (Höfer et al. 2019). Durante ese verano la columna de agua se encontró estratificada y también se encontró una mayor temperatura en la capa superficial del mar, lo que pudo acelerar las tasas de crecimiento del fitoplancton. Se ha demostrado que la temperatura del agua juega un importante rol en la fotosíntesis realizada por el fitoplancton. Una alta temperatura en el agua pueden ser más favorable para su crecimiento y por lo tanto, también favorece la acumulación de biomasa en las bahías (Shengquan et al. 2015). Esto coincide con la correlación significativa que se encuentra entre la Clo-a y la temperatura en nuestros resultados, donde mayores concentraciones de Clo-a coinciden con mayores temperaturas en superficie durante el verano, como ocurrió durante los veranos del 2017 y 2019. Shengquan et al. (2015) concluyeron que una baja temperatura y el fuerte viento, el cual induce turbulencia e

inestabilidad en la capa superficial de la columna de agua durante el verano austral, fueron los principales factores que impidieron el crecimiento del fitoplancton en un sector dentro de Bahía Maxwell. Esto tuvo como consecuencia una baja incorporación de nutrientes por parte del fitoplancton, como también se observó en nuestros resultados durante el año 2018. Cabe mencionar que durante enero del 2018, la irradianza acumulada fue menor que en los otros años, por lo que días con mayor nubosidad también pudieron limitar la cantidad de luz disponible en la columna de agua para el crecimiento efectivo del fitoplancton.

Como se mencionó anteriormente, a pesar de que en Bahía Maxwell generalmente se han registrado bajos valores de clorofila-a ($< 2 \text{ mg m}^{-3}$), e incluso se ha llegado a considerar como una zona HNLC (Lee et al. 2015), grandes floraciones de fitoplancton han sido registradas desde el 2010, lo que sugiere que las floraciones en el norte de la Península Antártica pueden estar siendo más frecuentes y similares a las floraciones del sur (Kim et al. 2018; Höfer et al. 2019). Además, mientras que en las últimas décadas se ha observado una tendencia al incremento de la biomasa fitoplanctónica al norte de la PAO (i.e. Cabo Potter), se ha observado una declinación de ésta al sur de la PAO (i.e. estación Rothera) (Kim et al. 2018).

En cuanto a los valores de producción primaria bruta y neta integrada, estos fueron altamente variables durante enero, y entre los distintos años analizados. Las tasas de PP neta fueron similares a las reportadas en otras zonas costeras de la PAO, que van desde $< 500 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ a $> 6000 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (García-Muñoz et al. 2013; Rozema et al. 2017b; Aracena et al. 2018). Se registraron altos valores durante los años 2017 y 2019, mientras que el año 2018 presentó bajos valores de PP, e incluso se registraron tasas netas negativas (i.e. las tasas de respiración fueron mayores que las de PP bruta), indicando que en ese período la bahía pudo haber estado actuando como una fuente de carbono a la atmósfera. También durante los años 2017 y 2019 se registraron días en que la PP fue baja, o neta negativa, luego de eventos de mezcla de la columna de agua, hasta que nuevamente esta se estabilizó. La relación entre la estabilidad de la columna de agua y el aumento en la biomasa fitoplanctónica y la PP se observa más claramente en el artículo anexo a esta tesis (Anexo 2, Höfer et al. 2019). También en otras áreas a lo largo de la PAO, se han observado tasas de PP más altas cuando la columna de agua se encontraba más estratificada (Serret et al. 2001; Vernet et al. 2008).

Junto con la respuesta a escala sinóptica de la biomasa fitoplanctónica y la producción primaria a los cambios en los forzantes físicos locales, se observó una variabilidad interanual en las propiedades físicas y biológicas de la columna de agua en Bahía Maxwell. Los años 2017 y 2019 fueron más cálidos y productivos, y se registraron floraciones masivas ($\text{clo-a} > 20 \text{ mg m}^{-3}$), a diferencia del año 2018, donde se observó una columna de agua mezclada y con temperaturas más bajas en toda la zona eufótica, en comparación a los otros veranos estudiados.

Además de la respuesta del sistema de la PAO al cambio climático a largo plazo, esta región se encuentra sometida a una fuerte variabilidad interanual de los procesos físicos, que se debe principalmente a dos modos específicos de variabilidad climática: El Modo Anular del Sur (SAM, “Southern Annular Mode”) y El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) (Massom et al. 2006). El SAM es el modo dominante de variabilidad atmosférica extratropical definida como las diferencias entre las anomalías de presión a nivel del mar en las latitudes medias y altas, que representan el ~35% de la variabilidad climática total del hemisferio (Gong y Wang 1999; Marshall et al. 2006). Con un SAM negativo, la región se ve afectada por vientos del sur fríos, y se convierte en un entorno favorable para el crecimiento y duración de hielo marino (retirada tardía en primavera y avance temprano en otoño). Del mismo modo, las condiciones de El Niño generan períodos más fríos en la PAO, promoviendo la duración del hielo marino. En contraste, bajo las condiciones de La Niña y/o SAM positivas, la formación de hielo marino se retrasa y su duración es menor (Stammerjohn et al. 2008).

Estos procesos generan cambios en la dinámica de la capa superior del océano, lo cual afecta a la ecología y fisiología de los organismos marinos, y a comunidades enteras a través de interacciones ecológicas, ya que las funciones y procesos biológicos dependen en gran medida del hielo marino (Ducklow et al. 2007). En particular, la respuesta del fitoplancton a la variabilidad climática está fuertemente modulada por el hielo marino y la física en la capa superior del océano (Rozema et al. 2017b; c; Kim et al. 2018). El crecimiento del fitoplancton se inicia en primavera, después de un período de oscuridad casi total durante el invierno austral. Las floraciones se desencadenan por el aumento de la irradianza solar dentro de la columna de agua, la cual se encuentra estabilizada como resultado del calentamiento solar y el derretimiento de hielo marino en primavera. La

fuerza de la estabilidad de la columna de agua está determinada por la cantidad de hielo marino invernal. En este aspecto, la variabilidad interanual de la acumulación de biomasa fitoplanctónica está fuertemente determinada por variaciones en las fases de SAM y ENSO. Esto ha sido registrado a lo largo de la zona costera de la PAO, sin embargo la respuesta del fitoplancton puede variar según los forzamientos locales en cada sector de la península (Kim et al. 2018). Por ejemplo, durante el 2017, encontramos floraciones masivas de fitoplancton durante enero, mucho después de la retirada temprana de hielo marino en el área durante la primavera del 2016 (Stuecker et al. 2017; Turner et al. 2017). Bahía Maxwell se encuentra rodeada de glaciares, los cuales contribuyen con ingresos de agua dulce, estabilizando la columna de agua y facilitando el desarrollo de las floraciones de fitoplancton, como un efecto similar al que se produce por el derretimiento del hielo marino en aguas abiertas. Esto ha sido observado en otras áreas costeras antárticas (Mitchell y Holm-Hansen 1991; Rozema et al. 2017a). La retirada temprana de hielo permite tener una temporada de crecimiento más larga, lo que promovería una mayor producción de fitoplancton a mediados de verano (Moreau et al. 2015; Li et al. 2016). Esto podría explicar en parte las altas tasas de PP y la gran cantidad de Cloa-a durante el 2017.

5.3. Modelo físico biológico

Las condiciones físicas locales en Bahía Maxwell, fueron analizadas mediante la relación entre la profundidad crítica (Z_c) y la capa de mezcla turbulenta (Z_t). Los resultados mostraron condiciones ambientales adecuadas, que permiten el crecimiento y desarrollo de floraciones de fitoplancton en los períodos estudiados. Sin embargo, los análisis estadísticos y las relaciones observadas, indican que esta es una condición necesaria, pero no suficiente, para garantizar la acumulación efectiva del fitoplancton (Schloss et al. 2014). Por ejemplo, durante el 2018, se observaron bajos valores de biomasa fitoplanctónica ($< 2 \text{ mg m}^{-3}$) durante todo el período muestreado, a pesar de que la condición $Z_c > Z_t$ fue mantenida por el tiempo adecuado para el desarrollo de una floración. Sin embargo, al calcular el espesor de la capa de mezcla a partir de los datos del CTD, se observó que ésta fue más profunda que la capa de mezcla turbulenta calculada con el modelo (Z_t), y más profunda que Z_c . Además, durante ese año las temperaturas fueron $\sim 1,5^\circ\text{C}$ en toda la columna de agua, y se

observó una menor irradianza acumulada a diferencia de otros años más productivos. Esto muestra que el crecimiento pudo estar limitado por luz y temperatura, como ha sido observado anteriormente en la bahía (Schloss et al. 2002; Lee et al. 2015; Shengquan et al. 2015). Las floraciones fitoplanctónicas registradas durante el 2017 y 2019 cumplen con la condición $Z_c > Z_t$, mostrando la importancia de la estratificación en el crecimiento del fitoplancton.

La condición $Z_c > Z_t$ demuestra ser una buena herramienta que restringe las condiciones ambientales adecuadas para el crecimiento del fitoplancton, aunque es importante tener en cuenta otros factores como la acumulación de biomasa debido a la dirección del viento local, la duración de tales condiciones, y los valores absolutos de otras variables (i.e. temperatura, salinidad, concentración de nutrientes), para tener una mejor comprensión de los procesos “bottom-up” que controlan el desarrollo y acumulación de la biomasa fitoplanctónica, y así poder generalizar el uso de este modelo. Si también se consideran los procesos “top-down”, como el efecto del pastoreo del zooplancton sobre el fitoplancton, los modelos numéricos físico-biológicos vendrían a ser una buena herramienta para representar el sistema actual, y hacer proyecciones en distintos escenarios climáticos (Schloss et al. 2014). Es por esto que se realizó una aproximación de modelación numérica simple, la cual se discute en la siguiente sección.

5.4. Modelo numérico

La limitación de luz en el crecimiento de fitoplancton por la alta nubosidad en la zona, que disminuye la irradianza en superficie (Montes-Hugo et al. 2009; Aracena et al. 2018), y por la profundización de la capa de mezcla turbulenta como resultado de eventos de viento fuerte y persistente (Denman y Gargett 1983; Schloss et al. 2002, 2014), tienen un efecto en el crecimiento del fitoplancton en la zona costera. Nuestros resultados de modelación concuerdan con lo descrito; sin embargo, al ser una escala temporal corta, y al encontrarse dentro de una bahía, el efecto del viento tanto en la advección vertical como horizontal, juega un rol principal en prevenir las acumulaciones de biomasa fitoplanctónica (Brandini y Rebello 1994). La condición de viento débil, mantenido por más de 2 días, y una mayor estratificación de la columna de agua, siguen siendo las condiciones necesarias

para el desarrollo de floraciones. Altas temperaturas favorecen las tasas de crecimiento (Eppley 1972), pero al no tener distinción de los grupos funcionales presentes, y la competencia entre ellos, se puede sobreestimar la concentración de clo-a.

La variabilidad en los resultados del modelo (concentración de clo-a en el tiempo), se debe a la variabilidad en los forzantes físicos que alimentan al modelo. Las condiciones meteorológicas y oceanográficas contrastantes entre los dos períodos analizados, producen la variabilidad a escala temporal corta dentro de cada período. Sin embargo, las diferencias en los valores de concentraciones entre los distintos años, con concentraciones más bajas el 2018, se deben al ajuste en los parámetros fotosintéticos, y en las tasas de pérdida de fitoplancton.

Al utilizar el mismo valor de P_{max} e iguales tasas de pérdida en los distintos años, se observó que para el 2018 se sobreestimaron las concentraciones de clo-a, por lo que se utilizó un P_{max} más pequeño, y/o mayores valores de l . Esto muestra la importancia de la variabilidad interanual presente en la bahía, ya que distintos P_{max} , puede significar la presencia de distintas comunidades fitoplanctónicas predominantes en los distintos períodos (Hilst y Smith 2002; Kulk et al. 2019). Un análisis de la composición de fitoplancton se hace necesario para ajustar de mejor manera los valores de P_{max} y α a cada período estudiado, junto con la utilización de un modelo que incluya distintos grupos funcionales. Además, las pérdidas de fitoplancton pueden variar según las distintas especies de zooplancton predominantes cada año, las cuales pueden tener una distinta tasa de ingestión (Yang et al. 2013). Como se ha visto, en las zonas costeras existe una variabilidad interanual en la predominancia de krill y salpas (Atkinson et al. 2004, 2009). Al respecto, el grupo de salpas estaría asociada a períodos más cálidos. Además, el pastoreo por parte del microzooplancton también se ha sugerido como un control en la acumulación de la biomasa fitoplanctónica en las zonas costeras antárticas durante primavera y verano (Brandini 1993), por ende es un grupo a considerar en futuras proyecciones. Un mejor entendimiento de las tasas específicas para las pérdidas de fitoplancton por respiración, pastoreo y hundimiento, y su variabilidad en el tiempo, es fundamental para desarrollar un modelo físico-biológico más realista de las condiciones que afectan el crecimiento del fitoplancton estival dentro de Bahía Maxwell. Además, considerar los distintos grupos funcionales de fitoplancton que

pueden ser favorecidos por las condiciones ambientales variables, es necesario y el próximo paso a considerar.

A pesar de esto, el modelo simple resalta los puntos que hemos querido destacar en una escala temporal corta. Los resultados muestran que en Bahía Maxwell el crecimiento del fitoplancton tiene principalmente un control “bottom-up”. Sin embargo, es necesario considerar el efecto de otras variables (i.e. competencia entre grupos funcionales de fitoplancton, otros grupos o niveles tróficos) en el crecimiento del fitoplancton y concentración de clorofila-a, como se discutió anteriormente. Esto se debe a que, aunque las condiciones físicas adecuadas son necesarias, no son suficientes por si solas para explicar la presencia o ausencia de floraciones fitoplanctónicas en la bahía (Schloss et al. 2014).

En este modelo, los nutrientes no fueron considerados, ya que no son una limitante en las áreas costeras de la Península Antártica. Sin embargo, considerar la limitación de nutrientes en un posible escenario donde aumente la estratificación de la columna de agua, y disminuya la mezcla y el ingreso de nutrientes en la capa fótica, es un escenario interesante para explorar. Además, plantear otro escenario donde los eventos de viento fuerte aumenten en presencia y duración, es otro punto de interés a considerar. Para esto, desarrollar y mejorar un modelo que sea más realista en representar el sistema es necesario frente al actual escenario climático y sus proyecciones (Montes-Hugo et al. 2009; Shepherd et al. 2018).

Se espera que este trabajo mejore la comprensión de las condiciones abióticas locales con mayor influencia en la variabilidad de la biomasa fitoplanctónica, principalmente la variabilidad del viento y su interacción con la estratificación de la columna de agua bajo condiciones actuales y futuras, esperadas bajo un escenario de aumento en deshielos anuales (Shepherd et al. 2018). Además, se espera destacar el estudio de bahías al norte de la PAO como importantes contribuyentes a la productividad biológica total en la región (Santora y Veit 2013).

6.- CONCLUSIONES

Los principales resultados de este trabajo se enumeran a continuación: 1) Se resalta la estrecha relación que existe entre el fitoplancton y el forzamiento físico local en Bahía Maxwell, tanto en escala sinóptica como interanual, comportándose como un sistema de control “bottom-up”. 2) Esta bahía, al igual que otras áreas costeras de la Península Antártica Occidental, puede actuar como una zona de alta productividad biológica, bajo condiciones ambientales adecuadas, si estas son mantenidas por un tiempo que permita el efectivo desarrollo de floraciones de fitoplancton. 3) Para el caso de Bahía Maxwell, viento débil (> 2 días), mayores temperaturas superficiales, y una estratificación de la columna de agua, combinado con altas concentraciones de nutrientes y micronutrientes, gatillan el crecimiento y acumulación efectivas del fitoplancton, lo que permite observar altas tasas de producción primaria y biomasa fitoplanctónica. 4) La estratificación de la columna de agua, necesaria para el desarrollo de las floraciones de fitoplancton, se observa luego de un período de 2-3 días de viento débil, luego de eventos de mezcla por viento intenso. 5) Cambios en la dirección predominante del viento durante el verano, pueden generar cambios en la hidrografía dentro de la bahía, y favorecer o prevenir el desarrollo y acumulación de fitoplancton dentro de esta. Por todo lo anteriormente expuesto, y por las conclusiones a las que se han llegado a partir de este trabajo, se acepta la hipótesis y por ende el incremento en la estratificación de la columna de agua ocurre luego de períodos de relajación del viento de ≥ 2 día de duración; y el incremento de la biomasa fitoplanctónica por sobre el promedio estacional de la zona ($> 2 \text{ mg m}^{-3}$), ocurre bajo condiciones de estratificación de la columna de agua, dada la alta disponibilidad de luz y nutrientes en la capa superficial. Sin embargo, aunque esta es una condición necesaria, no asegura el desarrollo de una floración de fitoplancton. Estos hallazgos pueden mejorar nuestra comprensión de la respuesta de los niveles inferiores de la trama trófica en la PAO ante la variabilidad climática y tendencias asociadas al cambio climático. Se destaca la importancia de continuar con estudios a largo plazo para generar una base de datos que permita un mejor diagnóstico del sistema a través de la modelación, especialmente en el escenario climático actual.

7.- REFERENCIAS

- Agawin, N. S. R., S. Agustí, and C. M. Duarte. 2002. Abundance of Antarctic picophytoplankton and their response to light and nutrient manipulation. *Aquat. Microb. Ecol.* **29**: 161–172.
- Ahn, I.-Y., H. Chung, J.-S. Kang, and S. Kang. 1997. Diatom composition and biomass variability in nearshore waters of Maxwell Bay, Antarctica, during the 1992 / 1993 austral summer. *Polar Biol.* **17**: 123–130. doi:10.1007/s003000050114
- Annett, A. L., J. N. Fitzsimmons, M. J. M. Séguret, M. Lagerström, M. P. Meredith, O. Schofield, and M. Sherrell. 2017. Controls on dissolved and particulate iron distributions in surface waters of the Western Antarctic Peninsula shelf. *Mar. Chem.* **176**: 21–33. doi:10.1016/j.marchem.2017.06.004
- Annett, A. L., M. Skiba, S. F. Henley, H. J. Venables, M. P. Meredith, P. J. Statham, and R. S. Ganeshram. 2015. Comparative roles of upwelling and glacial iron sources in Ryder Bay, coastal western Antarctic Peninsula. *Mar. Chem.* **176**: 21–33. doi:10.1016/j.marchem.2015.06.017
- Aracena, C., H. E. González, J. Garcés-Vargas, C. B. Lange, S. Pantoja, F. Muñoz, E. Teca, and E. Tejos. 2018. Influence of summer conditions on surface water properties and phytoplankton productivity in embayments of the South Shetland Islands. *Polar Biol.* **41**: 2135–2155. doi:10.1007/s00300-018-2338-x
- Arrigo, K. R., G. L. Van Dijken, and S. Bushinsky. 2008. Primary production in the Southern Ocean, 1997 – 2006. *J. Geophys. Res.* **113**. doi:10.1029/2007JC004551
- Arrigo, K. R., D. Worthen, A. Schnell, and M. P. Lizotte. 1998. Primary production in Southern Ocean waters. *J. Geophys. Res.* **103**: 587–600.
- Atkinson, A., V. Siegel, E. A. Pakhomov, M. J. Jessopp, and V. Loeb. 2009. A re-appraisal of the total biomass and annual production of Antarctic krill. *Deep. Res. I* **56**: 727–740. doi:10.1016/j.dsr.2008.12.007
- Atkinson, A., V. Siegel, E. A. Pakhomov, and P. Rothery. 2004. Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature* **432**: 100–103. doi:10.1038/nature02950.1.
- Baker, K. S., and R. Frouin. 1987. Relation between photosynthetically available radiation

- total insolation at the ocean surface under clear skies. *Limnol. Oceanogr.* **32**: 1370–1377.
- Batta-lona, P. G., A. Bucklin, P. H. Wiebe, T. Patarnello, and N. J. Copley. 2011. Population genetic variation of the Southern Ocean krill, *Euphausia superba*, in the Western Antarctic Peninsula region based on mitochondrial single nucleotide polymorphisms (SNPs). *Deep. Res. II* **58**: 1652–1661. doi:10.1016/j.dsr2.2010.11.017
- Bernard, K. S., M. Cimino, W. Fraser, and others. 2017. Deep-Sea Research Part I Factors that affect the nearshore aggregations of Antarctic krill in a biological hotspot. *Deep. Res. Part I* **126**: 139–147. doi:10.1016/j.dsr.2017.05.008
- Bonicelli, J., F. J. Tapia, and S. A. Navarrete. 2014. Wind-driven diurnal temperature variability across a small bay and the spatial pattern of intertidal barnacle settlement. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* **461**: 350–356. doi:10.1016/j.jembe.2014.09.003
- Boyd, P. W. 2002. Environmental Factors Controlling Phytoplankton Process In The Southern Ocean. *J. Phycol.* **861**: 844–861.
- Brandini, F. P. 1993. Phytoplankton biomass in an Antarctic coastal environment during stable water conditions - implications for the iron limitation theory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **93**: 267–275. doi:10.3354/meps093267
- Brandini, F. P., and J. Rebello. 1994. Wind field effect on hydrography and chlorophyll dynamics in the coastal pelagial of Admiralty Bay, King George Island, Antarctica. *Antarct. Sci.* **6**: 433–442.
- Carvalho, F., J. Kohut, M. J. Oliver, R. M. Sherrell, and O. Schofield. 2016. Mixing and phytoplankton dynamics in a submarine canyon in the West Antarctic Peninsula. *J. Geophys. Res. Ocean.* **121**: 5069–5083. doi:10.1002/2016JC011650.Received
- Chang, K., H. K. Jun, G. T. Park, and Y. S. Eo. 1990. Oceanographic Conditions of Maxwell Bay, King George Island, Antarctica (Austral Summer 1989). *Korean J. Polar Res.* **1**: 27–46.
- Denman, K. L., and A. E. Gargett. 1983. Time and space scales of vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. *Limnol. Oceanogr.* **28**: 801–815. doi:10.4319/lo.1983.28.5.0801
- Deppeler, S. L., and A. T. Davidson. 2017. Southern Ocean Phytoplankton in a Changing Climate. *Front. Mar. Sci.* **4**. doi:10.3389/fmars.2017.00040

- Ducklow, H. W., K. Baker, D. G. Martinson, and others. 2007. Marine pelagic ecosystems : the West Antarctic Peninsula. *Philos. Trans. R. Soc. B* **362**: 67–94. doi:10.1098/rstb.2006.1955
- Egas, C., C. Henríquez-Castillo, N. Delherbe, and others. 2017. Short timescale dynamics of phytoplankton in Fildes Bay, Antarctica. *Antarct. Sci.* **29**: 217–228. doi:10.1017/S0954102016000699
- El-Sayed, S. Z., and G. A. Fryxell. 1993. Phytoplankton, p. 65–122. *In* E.I. Friedmann [ed.], *Antarctic microbiology*. Wiley-Liss.
- Eppley, R. W. 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish Bull* **70**: 1063–1085.
- Evans, G. T., and J. S. Parslow. 1985. A Model of Annual Plankton Cycles. *Biol. Oceanogr.* **3**: 327–347. doi:10.1080/01965581.1985.10749478
- Gaarder, T., and H. H. Gran. 1927. Investigation on the production of plankton in the Oslo Fjord. *Cons. intern. pour l'explor. la mer. Rapp. procés-verbaux XLII* **42**: 1–48.
- García-muñoz, C., Á. López-urrutia, L. M. Lubián, C. M. García, and S. Hernández-león. 2013. A comparison of primary production models in an area of high mesoscale variability (South Shetland Islands, Antarctica). *J. Sea Res.* **83**: 30–39. doi:10.1016/j.seares.2013.03.015
- Goldman, J. A. L., S. A. Kranz, J. N. Young, P. D. Tortell, R. H. R. Stanley, M. L. Bender, and F. M. M. Morel. 2014. Gross and net production during the spring bloom along the Western Antarctic Peninsula. *New Phytol.* **205**: 182–191. doi:10.1111/nph.13125
- Gong, D., and S. Wang. 1999. Definition of Antarctic Oscillation index. *Geophys. Res. Lett.* **26**: 459–462.
- Henley, S. F., R. E. Tuerena, A. L. Annett, A. E. Fallick, M. P. Meredith, H. J. Venables, A. Clarke, and R. S. Ganeshram. 2017. Macronutrient supply, uptake and recycling in the coastal ocean of the west Antarctic Peninsula. *Deep. Res. Part II* **139**: 58–76. doi:10.1016/j.dsr2.2016.10.003
- Hewes, C. D., C. S. Reiss, and O. Holm-hansen. 2009. A quantitative analysis of sources for summertime phytoplankton variability over 18 years in the South Shetland Islands (Antarctica) region. *Deep. Res. I* **56**: 1230–1241. doi:10.1016/j.dsr.2009.01.010
- Hewes, C. D., E. Sakshaug, F. M. H. Reid, and O. Holm-hansen. 1990. Microbial

- autotrophic and heterotrophic eucaryotes in Antarctic waters: relationships between biomass and chlorophyll, adenosine triphosphate and particulate organic carbon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **63**: 27–35.
- Heywood, R. B., and T. M. Whitaker. 1984. The Antarctic Flora, p. 373–419. *In* R.M. Laws [ed.], *Antarctic Ecology*.
- Hilst, C. M. Van, and W. O. Smith. 2002. Photosynthesis/irradiance relationships in the Ross Sea, Antarctica, and their control by phytoplankton assemblage composition and environmental factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **226**: 1–12. doi:10.3354/meps226001
- Höfer, J., R. Giesecke, M. J. Hopwood, V. Carrera, E. Alarcón, and H. E. González. 2019. The role of water column stability and wind mixing in the production/export dynamics of two bays in the Western Antarctic Peninsula. *Prog. Oceanogr.* doi:10.1016/j.pocean.2019.01.005
- Holm-Hansen, O., and B. G. Mitchell. 1991. Spatial and temporal distribution of phytoplankton and primary production in the western Bransfield Strait region. *Deep. Res.* **38**: 961–980.
- Holm-Hansen, O., B. G. Mitchell, C. D. Hewes, and D. M. Karl. 1989. Phytoplankton Blooms in the Vicinity of Palmer Station, Antarctica. *Polar Biol.* 49–57.
- Hopwood, M. J., D. Carroll, J. Höfer, and others. 2019. Highly variable iron content modulates iceberg-ocean fertilisation and potential carbon export. *Nat. Commun.* doi:10.1038/s41467-019-13231-0
- Huntley, M., D. M. Karl, P. Nlller, and O. Holm-hansen. 1991. Research on Antarctic Coastal Ecosystem Rates (RACER): an interdisciplinary field experiment. *Deep. Res.* **38**: 911–941. doi:10.1016/0198-0149(91)90090-3Get
- Jacques, G., and M. Panouse. 1991. Biomass and composition of size fractionated phytoplankton in the Weddell-Scotia Confluence area. *Polar Biol.* **11**: 315–316.
- Jassbyl, A. D., and T. Platt. 1976. Mathematical formulation of the relationship photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **21**: 540–547. doi:10.4319/lo.1976.21.4.0540
- Kaufman, D. E., M. A. M. Friedrichs, W. O. Smith, E. E. Hofmann, M. S. Dinniman, and J. C. P. Hemmings. 2017. Climate change impacts on southern Ross Sea phytoplankton composition, productivity, and export. *J. Geophys. Res. Ocean.* **122**: 2339–2359.

doi:10.1002/2016JC012514

- Kim, H., H. W. Ducklow, D. Abele, and E. M. Ruiz Barlett, A. G. J. Buma, M. P. Meredith, P. D. Rozema, O. M. Schofield, H. J. Venables and I. R. Schloss. 2018. Inter-decadal variability of phytoplankton biomass along the coastal West Antarctic Peninsula. *Phil. Trans. R. Soc. A* **376**. doi: /10.1098/rsta.2017.0174
- Kohut, J., K. Bernard, W. Fraser, M. J. Oliver, and T. Miles. 2014. Studying the Impacts of Local Oceanographic Processes on Adélie Penguin Foraging Ecology. *Mar. Technol. Soc. J.* **48**: 25–34. doi:10.4031/MTSJ.48.5.10
- Kohut, J. T., P. Winsor, H. Statscewich, M. J. Oliver, E. Fredj, N. Couto, K. Bernard and W. Fraser. 2018. Variability in summer surface residence time within a West Antarctic Peninsula biological hotspot. *Philos. Trans. R. Soc. A* **376**. doi:10.1098/rsta.2017.0165
- Kopczyńska, E. E. 2008. Phytoplankton variability in Admiralty Bay, King George Island, South Shetland Islands: six years of monitoring. *Polish Polar Res.* **29**: 117–139.
- Kulk, G., A. Buist, W. H. van de Poll, and P. D. Rozema. 2019. Size scaling of photophysiology and growth in four freshly isolated diatom species from Ryder Bay, Western Antarctic Peninsula. **55**: 314–328. doi:10.1111/jpy.12813
- Lagos, P. F., and K. Manríquez. 2014. Spatial distribution of Antarctic copepods in Fíldes Bay during summer of 2012. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* **49**: 537–546. doi:10.4067/S0718-19572014000300010
- Lee, S. H., M. J. Joo, H. Joo, B. K. Kim, H. J. Song, M. Jeon, and S.-H. Kang. 2015. Large contribution of small phytoplankton at Marian Cove, King George Island, Antarctica, based on long-term monitoring from 1996 to 2008. *Polar Biol.* **38**: 207–220. doi:10.1007/s00300-014-1579-6
- Li, Z., N. Cassar, K. Huang, D. Hugh, and O. Schofield. 2016. Interannual variability in net community production at the Western Antarctic Peninsula region (1997–2014). *J. Geophys. Res. Ocean.* 4748–4762. doi:10.1002/2015JC011378
- Lima, D. T., G. A. O. Moser, F. R. Piedras, L. C. da Cunha, D. R. Tenenbaum, M. M. B. Tenório, M. V. P. B. Campos, T.O. Cornejo and J.J. Barrera-Alba. 2019. Abiotic Changes Driving Microphytoplankton Functional Diversity in Admiralty Bay, King George Island (Antarctica). *Front. Mar. Sci.* doi:10.3389/fmars.2019.00638

- Llanillo, P. J., C. M. Aiken, R. R. Cordero, A. Damiani, E. Sepúlveda and B. Fernández-Gómez. 2019. Oceanographic Variability induced by Tides, the Intraseasonal Cycle and Warm Subsurface Water intrusions in Maxwell Bay, King George Island (West-Antarctica). *Scientific Reports* 9(1): 1-17.
- Ma, Y., F. Zhang, H. Yang, L. Lin, and J. He. 2014. Detection of phytoplankton blooms in Antarctic coastal water with an online mooring system during summer 2010/11. *Antarct. Sci.* **26**: 231–238. doi:10.1017/S0954102013000400
- Marshall, G. J., A. Orr, N. P. M. van Lipzig, and J. C. King. 2006. The Impact of a Changing Southern Hemisphere Annular Mode on Antarctic Peninsula Summer Temperatures. *J. Clim.* 5388–5404.
- Mascioni, M., G. O. Almandoz, A. O. Cefarelli, A. Cusick, M. E. Ferrario, and M. Vernet. 2019. Phytoplankton composition and bloom formation in unexplored nearshore waters of the western Antarctic Peninsula. *Polar Biol.* doi:10.1007/s00300-019-02564-7
- Massom, R. A., S. E. Stammerjohn, R. C. Smith, M. J. Pook, R. A. Iannuzzi, N. Adams, D. G. Martinson, M. Vernet, W. R. Fraser, L. B. Quetin, R. M. Ross, Y. Massom and H. R. Krouse. 2006. Extreme Anomalous Atmospheric Circulation in the West Antarctic Peninsula Region in Austral Spring and Summer 2001/02, and Its Profound Impact on Sea Ice and Biota. *J. Clim.* **19**: 3544–3571.
- Mitchell, B. G., and O. Holm-Hansen. 1991. Observations of modeling of the Antarctic phytoplankton crop in relation to mixing depth. *Deep Sea Res.* **38**: 981–1007. doi:10.1016/0198-0149(91)90093-U
- Moffat, C., and M. Meredith. 2019. Shelf-ocean exchange and hydrography west of the Antarctic Peninsula : a review. *Philos. Trans. R. Soc. A.* doi:10.1098/rsta.2017.0164
- Moline, M. A., H. Claustre, T. Frazer, J. Grzyski, and M. Vernet. 2001. Changes in Phytoplankton Assemblages Along the Antarctic Peninsula and Potential Implications for the Antarctic Food Web, p. 263–271. *In Antarctic Ecosystems: Models for Wider Ecological Understanding.* Cambridge University Press.
- Moline, M. A., H. Claustre, T. K. Frazer, O. Schofield, and M. Vernet. 2004. Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend. *Glob. Chang. Biol.* **10**: 1973–1980. doi:10.1111/j.1365-2486.2004.00825.x

- Montes-Hugo, M., S. C. Doney, H. W. Ducklow, W. Fraser, D. Martinson, S. E. Stammerjohn, and O. Schofield. 2009. Recent Changes in Phytoplankton Communities Associated with Rapid Regional Climate Change Along the Western Antarctic Peninsula. *Science* **323**: 1470–1473. doi:10.1126/science.1164533
- Moreau, S., B. Mostajir, S. Bélanger, I. R. Schloss, M. Vancoppenolle, S. Demers, and G. A. Ferreyra. 2015. Climate change enhances primary production in the western Antarctic Peninsula. *Glob. Chang. Biol.* **21**: 2191–2205. doi:10.1111/gcb.12878
- Munoz, Y. P., and J. S. Wellner. 2018. Seafloor geomorphology of western Antarctic Peninsula bays: a signature of ice flow behaviour. *Cryosph.* **12**: 205–225. doi:10.5194/tc-12-205-2018
- Nelson, D. M., and W. Smith. 1991. The role of light and major. *Limnol. Oceanogr.* **1**: 1650–1661.
- Parsons, T. R., Y. Maita, and C. M. Lalli. 1984. Counting, media and preservation. A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, Toronto.
- Piquet, A. M. T., H. Bolhuis, M. P. Meredith, and A. G. J. Buma. 2011. Shifts in coastal Antarctic marine microbial communities during and after melt water-related surface stratification. *Microbiol. Ecol.* **76**: 413–427. doi:10.1111/j.1574-6941.2011.01062.x
- Prézelin, B. B., E. E. Hofmann, C. Mengelt, and J. M. Klinck. 2000. The linkage between Upper Circumpolar Deep Water (UCDW) and phytoplankton assemblages on the west Antarctic Peninsula continental shelf. *J. Mar. Res.* **58**: 165–202. doi:10.1357/002224000321511133
- Prézelin, B. B., E. E. Hofmann, M. Moline, and J. M. Klinck. 2004. Physical forcing of phytoplankton community structure and primary production in continental shelf waters of the Western Antarctic Peninsula. *J. Mar. Res.* **62**: 419–460.
- Priddle, J., R. Leakey, S. Carolyn, W. Mick, D. Robin, C. Geof, M. Eugene, and O. Nick. 1995. *Marine Ecology Progress Series*. **116**: 181–198.
- Rozema, P. D., T. Biggs, P. A. A. Sprong, A. G. J. Buma, H. J. Venables, C. Evans, M. P. Meredith, and H. Bolhuis. 2017a. Summer microbial community composition governed by upper-ocean stratification and nutrient availability in northern Marguerite Bay, Antarctica. *Deep. Res. Part II* **139**: 151–166. doi:10.1016/j.dsr2.2016.11.016

- Rozema, P. D., A. G. J. Buma, and M. P. Meredith. 2017b. Assessing Drivers of Coastal Primary Production in Northern Marguerite Bay, Assessing Drivers of Coastal Primary Production in Northern Marguerite. doi:10.3389/fmars.2017.00184
- Rozema, P. D., H. J. Venables, W. H. Van De Poll, A. Clarke, M. P. Meredith, and A. G. J. Buma. 2017c. Interannual variability in phytoplankton biomass and species composition in northern Marguerite Bay (West Antarctic Peninsula) is governed by both winter sea ice cover and summer stratification. *Limnol. Oceanogr.* **62**: 235–252. doi:10.1002/lno.10391
- Sakurai, H., T. Sato, H. Arai, and others. 1996. Habitats of fish and epibenthic invertebrates in Fildes Bay, King George Island, Antarctica. *Polar Biol.* **9**: 231–242.
- Sangrà, P., M. Hernández-Arancibia, A. Marrero-Díaz, A. Rodríguez-Santana, A. Stegner, A. Martínez-Marrero, J. L. Pelegrí, and T. Pinchon. 2011. The Bransfield Current System. *Deep. Res. I.* doi:10.1016/j.dsr.2011.01.011
- Santora, J. A., and R. R. Veit. 2013. Spatio-temporal persistence of top predator hotspots near the Antarctic Peninsula. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **487**: 287–304. doi:10.3354/meps10350
- Schloss, I. R., D. Abele, S. Moreau, S. Demers, A. V. Bers, O. González, and G. A. Ferreyra. 2012. Response of phytoplankton dynamics to 19-year (1991–2009) climate trends in Potter Cove (Antarctica). *J. Mar. Syst.* **92**: 53–66. doi:10.1016/j.jmarsys.2011.10.006
- Schloss, I. R., and M. Estrada. 1994. austral spring in relation to hydrography Phytoplankton composition in the Weddell-Scotia Confluence area during austral spring in relation to hydrography. *Polar Biol.* **14**: 77–90. doi:10.1007/BF00234969
- Schloss, I. R., and G. A. Ferreyra. 2002. Primary production, light and vertical mixing in Potter Cove, a shallow bay in the maritime Antarctic. *Polar Biol.* **25**: 41–48. doi:10.1007/s003000100309
- Schloss, I. R., G. A. Ferreyra, and D. Ruiz-Pino. 2002. Phytoplankton biomass in Antarctic shelf zones: A conceptual model based on Potter Cove, King George Island. *J. Mar. Syst.* **36**: 129–143. doi:10.1016/S0924-7963(02)00183-5
- Schloss, I. R., A. Wasilowska, D. Dumont, G. O. Almandoz, M. P. Hernando, C. A. Michaud-Tremblay, L. Saravia, M. Rzepecki, P. Monien, E. E. Koczyńska, A. V.

- Bers and G. A. Ferreyra. 2014. On the phytoplankton bloom in coastal waters of southern King George Island (Antarctica) in January 2010 : An exceptional feature ? *Limnol. Oceanogr.* **59**: 195–210. doi:10.1594/PANGAEA.754676
- Schofield, O., M. Brown, J. Kohut, S. Nardelli, G. Saba, N. Waite, and H. Ducklow. 2018. Changes in the upper ocean mixed layer and phytoplankton productivity along the West Antarctic Peninsula. *Philos. Trans. R. Soc. A* **376**. doi:10.1098/rsta.2017.0173
- Schofield, O., G. Saba, K. Coleman, F. Carvalho, N. Couto, H. Ducklow, Z. Finkel, A. Irwin, A. Kahl, T. Miles, M. Montes-Hugo, S. Stammerjohn and N. Waite. 2017. Decadal variability in coastal phytoplankton community composition in a changing West Antarctic Peninsula. *Deep. Res. Part I*. doi:10.1016/j.dsr.2017.04.014
- Serret, P., E. Fernández, R. Anadón, and M. Varela. 2001. Trophic control of biogenic carbon export in Bransfield and Gerlache Straits, Antarctica. *J. Plankton Res.* **23**: 1345–1360.
- Shengquan, G. A. O., J. I. N. Haiyan, Z. Yanpei, J. I. Zhongqiang, T. Shichao, Z. Jingjing, and C. Jianfang. 2015. Seawater nutrient and chlorophyll α distributions near the Great Wall Station, Antarctica. *Adv. Polar Sci.* **26**: 63–70.
- Shepherd, A., E. Ivins, E. Rignot, and E. A. 2018. Mass balance of the Antarctic Ice Sheet from 1992 to 2017. *Nature* **558**: 219–222. doi:10.1038/s41586-018-0179-y
- Smith, C. R., S. Mincks, and D. J. Demaster. 2008. Deep-Sea Research II The FOODBANCS project: Introduction and sinking fluxes of organic carbon, chlorophyll- a and phytodetritus on the western Antarctic Peninsula continental shelf. *Deep. Res. II* **55**: 2404–2414. doi:10.1016/j.dsr2.2008.06.001
- Smith, W. O., D. G. Ainley, K. R. Arrigo, and M. S. Dinniman. 2014. The Oceanography and Ecology of the Ross Sea. *Annu. Rev. Mar. Sci.* doi:10.1146/annurev-marine-010213-135114
- Stammerjohn, S. E., D. G. Martinson, R. C. Smith, X. Yuan, and D. Rind. 2008. Trends in Antarctic annual sea ice retreat and advance and their relation to El Niño-Southern Oscillation and Southern Annular Mode variability. *J. Geophys. Res.* **113**. doi:10.1029/2007JC004269
- Strickland, J. D. H. 1960. Measuring the Production of Marine Phytoplankton. *Bull Fish Res Bd* **122**: 1–172.

- Strickland, J. D. H., and T. R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis, Fisheries Research Board of Canada.
- Stuecker, M. F., C. M. Bitz, and K. C. Armour. 2017. Conditions leading to the unprecedented low Antarctic sea ice extent during the 2016 austral spring season. *Geophys. Res. Lett.* 9008–9019. doi:10.1002/2017GL074691
- Sverdrup, H. U. 1953. On Conditions for the Vernal Blooming of Phytoplankton. *J. du Cons. / Cons. Perm. Int. pour l'Exploration la Mer* **18**: 287–295.
- Turner, J., T. Phillips, G. J. Marshall, J. S. Hosking, J. O. Pope, T. J. Bracegirdle, and D. Pranab. 2017. Unprecedented springtime retreat of Antarctic sea ice in 2016. *Geophys. Res. Lett.* 6868–6875. doi:10.1002/2017GL073656
- Vernet, M., D. Martinson, R. Iannuzzi, S. Stammerjohn, W. Kozlowski, K. Sines, R. Smith, and I. Garibotti. 2008. Primary production within the sea-ice zone west of the Antarctic Peninsula : I — Sea ice , summer mixed layer , and irradiance. *Deep. Res. II* **55**: 2068–2085. doi:10.1016/j.dsr2.2008.05.021
- Villafañe, V. E., E. W. Helbling, O. Holm-Hansen, and B. E. Chalker. 1995. Acclimatization of Antarctic natural phytoplankton assemblages when exposed to solar ultraviolet radiation. *J. Plankton Res.* **17**: 2295–2306. doi:https://doi.org/10.1093/plankt/17.12.2295
- Villafañe, V., E. W. Helbling, and O. Holm-Hansen. 1993. Phytoplankton around Elephant Island , Antarctica. Distribution , biomass and composition. *Polar Biol.* 183–191.
- Williams, P. J. I., and J. E. Robertson. 1991. Overall planktonic oxygen and carbon dioxide metabolisms: the problem of reconciling observations and calculations of photosynthetic quotients. *J. Plankton Res.* **13**: 153–169.
- Yang, G., C. Li, S. Sun, C. Zhang, and Q. He. 2013. Feeding of dominant zooplankton in Prydz Bay, Antarctica, during austral spring/summer: food availability and species responses. *Polar Biol.* **36**: 1701–1707. doi:10.1007/s00300-013-1387-4
- Zentara, S. J., and D. Kamykowski. 1981. Geographic variations in the relationship between silicic acid and nitrate in the South Pacific Ocean. *Deep. Res.* **28**: 455–465.
- Zhu, M., B. Li, F. Huan, and H. Chen. 1999. A study on chlorophyll-a content and it's variation in Great Wall Bay, Antarctica, during the austral summers from 1992 to 1995. *Chinese J. Polar Res.* **11**: 113–121.

Anexo 1

Tabla correlaciones y PCA

Tabla 1. Datos diarios utilizados para realizar correlaciones y PCA (datos sombreados). Clo-a= Clorofila integrada (mg m^{-2}); PPb= producción primaria bruta integrada ($\text{gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$); T= temperatura promedio ($^{\circ}\text{C}$); S: salinidad promedio (PSU); BVF= frecuencia de Brunt-Väisälä promedio (s^{-1}); N= nitrato integrado; P= ortofosfato integrado; Si= ácido silícico integrado; N/F= razón nitrato/ortofosfato; y Si/N= razón ácido-silícico/nitrato; en las estaciones temporales y puntos cercanos durante enero (2017-2019) en Bahía Maxwell. Los datos han sido promediados o integrados sobre 25 m de profundidad.

Est.	Año	día	Clo-a	PPb	T	S	BVF x 10^{-2}	Par	N	P	Si	N/F	Si/N
Gin	2017	7	590,03	-	1,38	34,12	0,92	109,4	-	-	-	-	-
Gin	2017	13	285,6	3,9	1,4	34,08	0,94	51,9	-	-	-	-	-
Gout	2017	14	72,7	6,5	0,97	34,19	1,82	56,9	-	-	-	-	-
Gin	2017	18	38,9	2,6	0,94	34,23	0,37	76,03	-	-	-	-	-
Gout	2018	5	14,6	-	1,08	34,05	1,43	35,2	389,25	43,25	1287,5	9	3,3
Gin	2018	6	15,7	1,3	0,87	34,13	1,43	67,7	467,5	50,5	1151,75	9,26	2,46
Gout	2018	8	50,8	-	1	34,15	1,54	94	463,75	50,25	1092,75	9,23	2,35
Gout	2018	13	46,8	-	1,07	34,05	0,67	63,5	463,25	47	1230,5	9,85	2,65
Gin	2018	17	58,4	1,8	1,17	33,88	1,61	47,1	474,5	46,25	1109,75	10,25	2,34
Gin	2019	5	511,3	5,9	1,69	33,99	1,53	48,5	422,25	32,5	1455,25	12,99	3,44
Gin	2019	9	311,4	5,5	1,48	34,07	1,41	83,8	374,75	36,75	1625,75	10,19	4,33
Gin	2019	12	116,4	5,3	0,80	34,16	0,24	69,2	466,75	46	1646,5	10,14	3,52
	2019	14	452	-	1,54	34,1	0,7	50,9	240,43	23,11	1242,07	10,40	5,16
	2019	15	295,8	-	1,37	34,13	0,43	72,4	329,64	26,91	1127,3	12,24	3,42
	2019	16	66	-	1,42	34,12	0,76	109	446,72	43,41	1299,45	10,29	2,91
Gin	2019	22	22,5	3,2	1,29	34,08	1,31	38,7	294	32,75	1355,25	8,98	4,61
Gin	2019	26	15,9	2,4	0,85	34,04	1,45	72,23	396	48,5	1529,75	8,16	3,86

Anexo 2

Artículo en Progress in Oceanography

J. Höfer, R. Giesecke, M. Hopwood, **V. Carrera**, E. Alarcón & H. González. 2019. The role of water column stability and wind mixing in the production/export dynamics of two bays in the Western Antarctic Peninsula. Progress in Oceanography 147: 105-116.





ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

Progress in Oceanography

journal homepage: www.elsevier.com/locate/pocean

The role of water column stability and wind mixing in the production/export dynamics of two bays in the Western Antarctic Peninsula

Juan Höfer^{a,b,*}, Ricardo Giesecke^{a,b}, Mark J. Hopwood^c, Vania Carrera^{b,d}, Emilio Alarcón^{b,e}, Humberto E. González^{a,b}

^a Instituto de Ciencias Marinas y Limnológicas, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile

^b Centro FONDAP de Investigación en Dinámica de Ecosistemas Marinos de Altas Latitudes (IDEAL), Valdivia, Chile

^c GEOMAR, Helmholtz Centre for Ocean Research, 24148 Kiel, Germany

^d Programa de Magister en Oceanografía, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

^e Centro de Investigación en Ecosistemas de la Patagonia (CIEP), Coyhaique, Chile

ARTICLE INFO

Keywords:

Western Antarctic Peninsula
Phytoplankton
Primary production
Freshening
Stratification
Southern Ocean
Global and regional productivity

ABSTRACT

During January and February 2017 massive phytoplankton blooms (chlorophyll $> 15 \text{ mg m}^{-3}$) were registered in surface waters within two bays in the Western Antarctic Peninsula (WAP). Reflecting these intense blooms, surface waters exhibited high pH (up to 8.4), low $p\text{CO}_2$ ($< 175 \mu\text{atm}$) and low nitrate concentrations (down to $1.5 \mu\text{M}$). These summer phytoplankton blooms consisted mainly of diatoms and were associated with the presence of shallow, surface freshwater plumes originating from glacier-melt outflow which contributed both to stratification and to iron supply, thus facilitating pronounced nitrate and CO_2 drawdown. These findings suggest that with future increases in freshwater discharge around the WAP, phytoplankton blooms in the northern WAP may become more dominated by large cells, resembling the blooms occurring further south along the Peninsula. Fresher surface waters enhanced water column stability in both bays, enabling phytoplankton populations to attain high growth rates. Phytoplankton was observed to double their biomass in 2.3 days, consistent with the high net primary production rates recorded in both bays ($1.29\text{--}8.83 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Phytoplankton growth rates showed a direct mechanistic relationship with changes in water column stability, suggesting that this is a main driver of primary productivity in near-shore Antarctic coastal ecosystems, which agrees with previous findings. After wind induced mixing, the organic matter produced within both bays did not settle inside them, suggesting that it was laterally advected out of the bays. Thus, we hypothesize that highly productive near-shore bay areas in Antarctica may supply organic matter to oceanic waters.

1. Introduction

The Southern Ocean is characterized as the world's largest High-Nutrient, Low-Chlorophyll (HNLC) area. This extensive HNLC condition arises because of a critical shortage of the bioessential micronutrient iron (Fe) relative to macronutrient supply (Martin et al., 1990a, 1990b; Hutchins and Burland, 1998). Fe availability is thus a key environmental factor which acts as a bottom-up control on Southern Ocean phytoplankton growth and primary productivity (Boyd et al., 2010; Moore et al., 2013). The effects of low Fe supply to the Southern Ocean are evident when comparing global and regional productivity. Primary production along the continental shelf of the Western Antarctic Peninsula (WAP), which is similar to other Antarctic shelf areas, is four times less than that of more productive shelf seas (Arrigo et al., 1998;

Vernet and Smith, 2006).

The WAP has experienced a large increase in air temperature over the past five decades (Vaughan et al., 2003; Turner et al., 2005; Carrasco, 2013) concurrent with warming of surface waters (Martinson et al., 2008) and a decline in sea-ice extent (Stammerjohn et al., 2008). Previous studies have shown that changes in sea surface temperature and the seasonal dynamics of sea-ice retreat have caused a decrease in phytoplankton abundance and size around the WAP over the last 30 years (Montes-Hugo et al., 2009; Schofield et al., 2010), although these trends vary locally (Montes-Hugo et al., 2008). This reduction in sea-ice extent has generally caused poleward displacements of sea-ice dependent species, e.g. *Euphausia superba* (Ducklow et al., 2007). Phytoplankton size reduction promotes a shift towards gelatinous organisms, i.e. *Salpa thompsoni* (Moline et al., 2004), partially explaining the

* Corresponding author at: Instituto de Ciencias Marinas y Limnológicas, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile.

E-mail address: juanhofer@gmail.com (J. Höfer).

<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.01.005>

0079-6611/© 2019 Elsevier Ltd. All rights reserved.

detected long-term shift from a krill based trophic web towards a salp based one (Atkinson et al., 2004).

Low Fe concentrations across the Southern Ocean arise principally because of low atmospheric dust Fe inputs (Martin et al., 1990a, 1990b). Close to the Antarctic coastline however, other Fe inputs are potentially significant including sedimentary (Gerringa et al., 2015; Graham et al., 2015; Sherrell et al., 2018) and freshwater sources (Dierssen et al., 2002; Gerringa et al., 2012; Annett et al., 2015). Glacial discharge around the WAP will increase in coming decades due to global warming (Little et al., 2013), potentially enhancing Fe inputs (Dierssen et al., 2002; Annett et al., 2017; Hodson et al., 2017) to coastal regions, and possibly therefore increasing the availability of this nutrient throughout the melting season.

Whilst WAP ecosystems have drawn the attention of the scientific community during recent decades, there are still many uncertainties concerning near-shore Antarctic ecosystems and how these environments will respond to ongoing climate change. Accordingly, our main objective here was to determine the main environmental drivers of primary production and associated carbon export dynamics in two WAP

coastal areas, Maxwell Bay (MB) in King George Island (South Shetland Islands) and South Bay (SB) in Doumer Island (Palmer Archipelago) (Fig. 1). SB is a small bay (2.6 km long and ~1 km wide) with a shallow sill covering its mouth and is almost entirely surrounded by glaciers. MB is a medium-large bay (14 km long and 6–14 km wide) without a sill and its coastline is occupied to a lesser extent by glaciers than SB. The phytoplankton dynamics at King George Island (MB) and Anvers Island (very close to SB) have been different over the past two decades (Kim et al., 2018). Large scale climate modes (El Niño–Southern Oscillation and the Southern Annular Mode) affect the phytoplankton populations in WAP coastal areas differently due to local-scale forcing, e.g. high (SB) and low (MB) spring phytoplankton blooms were observed after a strong La Niña event during the winter of 2010 (Kim et al., 2018). Therefore, only by comparing results from multiple fieldsites will it be possible to reach findings applicable to a regional (WAP) or larger scale, i.e. near-shore coastal Antarctic ecosystems. Here we report findings from an austral summer (2017) field campaign during which massive phytoplankton blooms inside both MB and SB were evident; and we also offer a detailed description of the mechanisms underlying the onset of

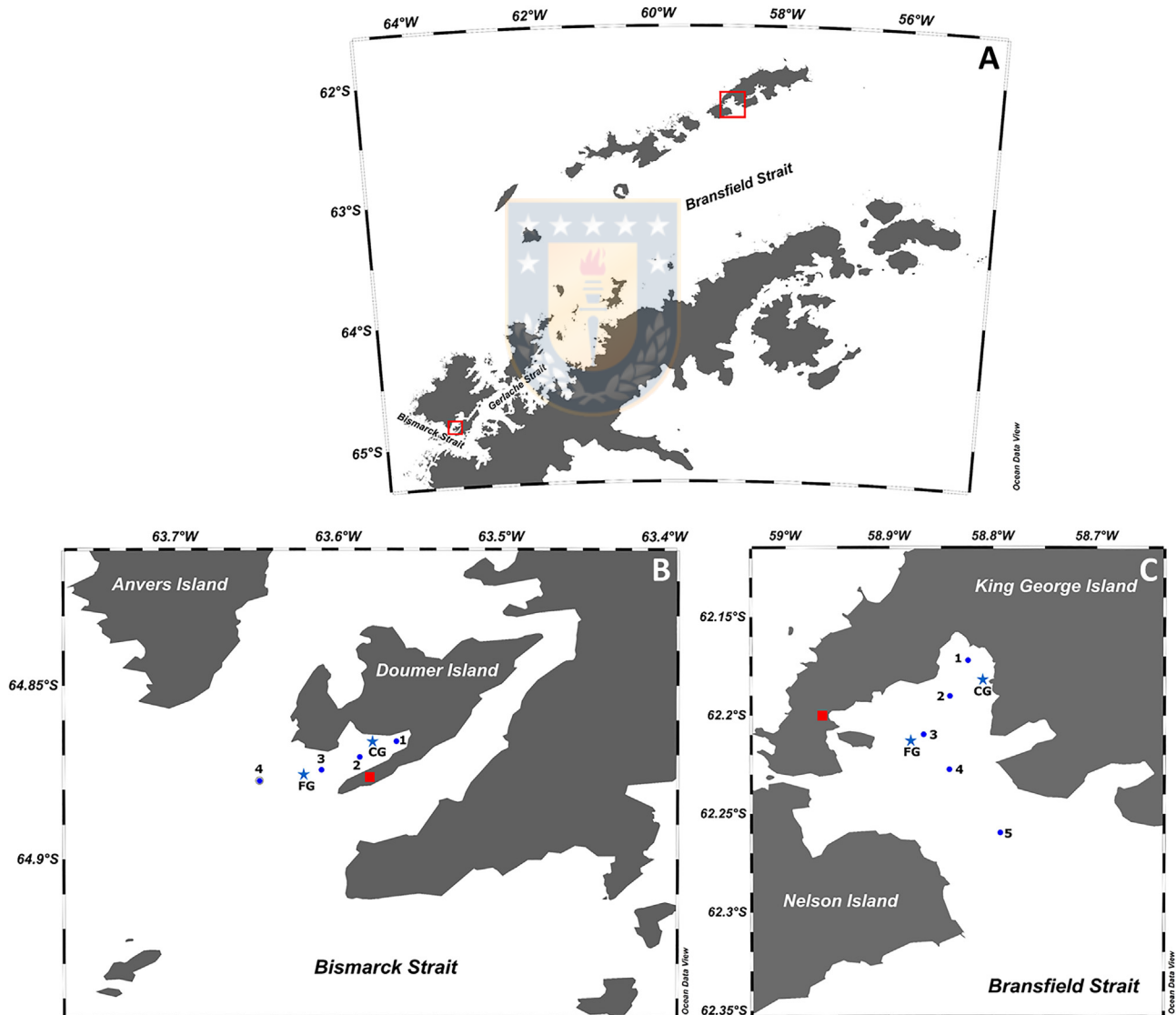


Fig. 1. Area of study (A). Red squares in panel A indicate South Bay (south-western square) and Maxwell Bay (north-eastern square). Lower panels display sampling stations in South Bay (B) and Maxwell Bay (C). Dots represent biological water-column stations. Lower numbers were assigned to more coastal stations (i.e. station 1 corresponds to the innermost site). Stars show the location of sediment traps and primary production incubations. CG and FG mean “closer to glacier” and “far from glacier”, respectively. Red squares in panels B and C represent the location of the meteorological stations. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

these blooms and discuss the possible fate of the organic material generated.

2. Material and methods

2.1. Study areas

Field work was carried out during January and February 2017 (austral summer) at Maxwell Bay (MB) and South Bay (SB) (see details in Supp. Mat. Table I). MB, located on King George Island, is 14 km long and 6–14 km wide, its southward orientation and deep sill (~430 m depth) allows for exchange of waters with the Bransfield Strait. In contrast, SB (Doumer Island) is a smaller (2.6 km long and ~1 km wide), south-western oriented bay, featuring a shallow sill (~60 m depth) at its mouth, which may limit the inflow of deeper waters from the Bismarck Strait (i.e. warmer Circumpolar Deep Water).

At both locations, a transect of stations was occupied from the inner bay near the glacier termini towards the bay mouth (Fig. 1 and Supp. Mat. Table I). Additionally, in both bays two short-term anchoring systems were deployed at 100–150 m depth. These anchoring systems were used to install sediment traps and perform *in situ* incubations to assess primary production rates. In each bay, one anchoring system was moored close to the glacier terminus, whereas the other was set as far away from glaciers as possible according to our target bathymetry (Fig. 1).

2.2. Meteorological and hydrographic sampling

Wind speed was recorded by meteorological stations located at the nearby Yelcho (SB) and Fildes stations (MB) (Fig. 1). Hourly mean wind speed was averaged to obtain daily wind speed in both bays during January (MB) and February (SB). Water column properties were registered by deploying a CTD (SBE 25 plus) equipped with a SBE-43 oxygen meter, a Satlantic PAR sensor, a Wet Labs fluorometer and turbidity sensor. During transect sampling, a vertical CTD profile was taken at each station from the surface down to 200 m depth, or 10 m above seafloor for shallow stations. Recurrent CTD profiles were collected from a subset of stations in MB and SB to explore the short-term evolution of the physical, chemical and biological properties of the water column (see details in Table 1). The relative contribution of salinity to the water column stability of each recurrent CTD profile was calculated adapting the Johnson et al. (2012) formula to estimate the Turner vertical angle Tu_v :

$$Tu_v = \text{atan2}(\alpha\Delta T + \beta\Delta S, \alpha\Delta T - \beta\Delta S)$$

where atan2 is the four-quadrant inverse tangent, α is the thermal expansion coefficient, β is the haline contraction coefficient and Δ represents the difference in temperature (T) and salinity (S) between the depths presenting the maximum (50 m) and minimum density (1 m). α and β were calculated at surface pressure using the functions *alfa* and *beta*, respectively, from the R package *marelac* and the average temperature and salinity (i.e. the mean between the values at minimum and maximum density). A Tu_v of 45° indicates that temperature is solely causing the water column stability, whereas a Tu_v of -45° represents the opposite (i.e. salinity as the unique driver of stability). Salinity and temperature would contribute equally to the water column stability at 0°. Thus, using the Tu_v of each profile we were able to estimate what percentage of water column stability was caused by vertical changes in salinity.

2.3. Chemical properties of the water column

At each biological station of the transects, water samples were collected at 0, 5, 10, 25, 50 and 100 m using a single 10 L GoFlo bottle mounted on a line. After sampling each depth, the boat was repositioned so all samples were taken at the same geographical position. Samples were transported within 3 h to the laboratory, where they were processed and analyzed. pH was determined spectrophotometrically (Ocean Optics) using the dye m-cresol purple as indicator (Clayton and Byrne, 1993). pH samples were equilibrated to 25.0 °C prior to analysis. Total alkalinity (A_T) samples (250 mL) were poisoned with concentrated mercury chloride and analyzed by potentiometric titration in an open cell using the method of Haraldsson et al. (1997). Analytical accuracy was controlled with a certified reference material provided by Dr. Andrew Dickson from Scripps Institution of Oceanography (error ~ 0.2%). Seawater samples (250 mL) for macronutrients (NO_3^- , PO_4^{3-} , Si(OH)_4) were filtered (nitrocellulose, 0.47 μm pore size) and concentrations were determined following Strickland and Parsons (1972). All chemical parameters were determined for all the stations for SB. At MB only Si(OH)_4 concentrations could be determined due to logistical constraints.

pH at 25 °C, A_T , PO_4^{3-} , Si(OH)_4 and *in situ* temperature and salinity were used to calculate the $\text{pH}_{\text{in situ}}$ (total scale), pCO_2 (μatm) and aragonite saturation state ($\Omega_{\text{aragonite}}$) using CO2SYS software (Lewis et al., 1998) set with Mehrbach solubility constants (Mehrbach et al., 1973) as refitted by Dickson and Millero (1987).

Table 1

Details of the recurrent CTD profiles used to explore the short-term evolution of water column properties including: water column stability (E), the percentage of the stability due to vertical changes in salinity (salinity stratification %) and the Turner angle (Tu_v) used to assess this. Consecutive CTDs illustrates the change in water column stability from one profile to the next: $\delta E \uparrow$ means a water column whose stability has increased, whereas $\delta E \downarrow$ represents a water column whose stability has diminished. CG and FG refer to the stations close and far from glaciers, respectively (see Fig. 1).

Date	Location	Station	CTD ID	E (10^{-3} m^{-1})	Salinity stratification (%)	Tu_v	Consecutive CTDs
14-01-2017	Maxwell Bay	FG	A	0.126	72.84	-20.56	
17-01-2017	Maxwell Bay	FG	B	0.007	3.70	41.67	A - > B ($\delta E \downarrow$)
18-01-2017	Maxwell Bay	FG	C	0.079	93.17	-38.85	B - > C ($\delta E \uparrow$)
17-01-2017	Maxwell Bay	4	D	0.038	57.40	-6.66	
18-01-2017	Maxwell Bay	4	E	0.150	93.18	-38.86	D - > E ($\delta E \uparrow$)
01-02-2017	South Bay	FG	F	0.436	83.87	-30.48	
07-02-2017	South Bay	FG	G	0.521	93.70	-39.33	F - > G ($\delta E \uparrow$)
04-02-2017	South Bay	CG	H	0.373	91.71	-37.54	
07-02-2017	South Bay	CG	I	0.594	94.62	-40.16	H - > I ($\delta E \uparrow$)
07-02-2017	South Bay	2	J	0.666	95.03	-40.53	
08-02-2017	South Bay	2	K	0.500	90.88	-36.79	J - > K ($\delta E \downarrow$)
10-02-2017	South Bay	2	L	0.204	86.05	-32.45	K - > L ($\delta E \downarrow$)
11-02-2017	South Bay	2	M	0.141	93.44	-39.10	L - > M ($\delta E \downarrow$)
14-02-2017	South Bay	2	N	0.088	67.22	-15.50	M - > N ($\delta E \downarrow$)

2.4. Iron inventories

Ice samples from floating (i.e. not grounded) icebergs (7 for MB and 7 for SB) were collected randomly from a small high density polyethylene (HDPE) boat (Aqualine) by slowly transecting each bay along a predetermined route and sampling each iceberg passed which could be safely approached. Sample handling and analysis via inductively coupled plasma mass spectrometry (ICPMS) was conducted exactly as per Hopwood et al. (2017). Briefly, small (1–2 kg) ice pieces were collected by hand, broken using large pieces of ice and placed in low density polyethylene (LDPE) plastic bags. After melting at room temperature and discarding the first meltwater (~10% of the total melt volume) as a precaution against contamination, unfiltered meltwater was decanted into 125 mL trace metal clean (pre-cleaned sequentially with detergent, 1.2 M HCl and 1.2 M HNO₃ with 3 deionized water rinses after each stage) LDPE (Nalgene) bottles. Samples were then acidified with HCl (UPA, ROMIL) to pH < 2 and left to stand upright for 6 months prior to analysis to obtain total dissolvable Fe measurements (Edwards and Sedwick, 2001). After dilution with 1 M HNO₃ (distilled in house from SPA grade HNO₃, ROTH), samples were analyzed by ICPMS (ELEMENT XR, Thermo Fisher Scientific) with calibration by standard addition. The analytical blank was 0.13 nM. The certified Reference Materials NASS-7 and CASS-6 were analyzed after dilution with HNO₃ as per the samples, with the measured concentrations in relatively good agreement with certified values (see Table 2 for details).

Local freshwater discharge was anticipated to be a major source of Fe in both bays. The percentage of local freshwater input was estimated as the difference between the lowest surface salinity and the highest salinity measured at depth for each bay. Using this value and the mean total dissolvable Fe (TdFe) concentration determined for icebergs samples collected within each bay, we were able to produce a rough estimate for the total Fe inventory (TdFe) in Bay surface waters coming from the glaciers surrounding each bay. This assumes that, contrary to the strong estuarine removal of dissolved Fe, TdFe behaves approximately conservatively over time periods comparable to the residence time of the waters within both bays. Acidified TdFe samples were also analyzed as per macronutrient samples (see above) for PO₄ and Si concentrations.

Table 2

Percentage of local freshwater, estimated iron inventory as total dissolvable iron (TdFe) and iceberg TdFe (nM), Si(OH)₄ (μM) and PO₄ (μM) concentration for each bay. Iron concentrations for certified reference materials are also shown (SD, standard deviation).

	Maxwell Bay		South Bay	
Local freshwater (%)	1.2		3.6	
Iron inventory (nM Fe)	4.8		4.7	
	Mean	SD	Mean	SD
Iceberg TdFe (nM)	391	412	129	265
Iceberg Si(OH) ₄ (μM)	4.29	5.55	0.47	0.92
Iceberg PO ₄ (μM)	0.19	0.33	0.05	0.06
Reference materials				
	Mean Fe (nM)		SD	
CASS-6	26.01		3.82	
NASS-7	7.23		1.19	
Analytical blank	0.13			
	Certified Fe (nM)		SD	
CASS-6	27.9		2.1	
NASS-7	6.29		0.47	

2.5. Size fractionated phytoplankton biomass

To measure size fractionated phytoplankton biomass (chl-*a*), two water samples (1 L each) were collected at each station of both transects, using the same depths sampled for chemical properties. One sample was filtered through a GF/F filter (total chlorophyll), whereas the other sample was sieved (20 μm Nitex mesh) and then sequentially filtered, first through a polycarbonate filter (2 μm, for nanophytoplankton chl-*a*) and finally through a GF/F filter (picophytoplankton chl-*a*). All filters were immediately frozen (−20 °C) for 25–50 days and then analyzed fluorometrically (Turner Design TD-700), using 90% acetone for pigment extraction according to standard procedures (Parsons et al., 1984). Microphytoplankton biomass (i.e. chl-*a* > 20 μm) was obtained by subtracting chl-*a* values of the nano- and pico-plankton fractions from the total chl-*a*.

2.6. Primary production

Net and gross primary production was assessed by *in situ* incubations using the light/dark bottle method (Gaarder and Gran, 1927), i.e. measuring the evolution of dissolved oxygen, at the stations close and far from glaciers (see Fig. 1) in MB (13-01-17, 14-01-17 and 18-01-17) and SB (01-02-17 and 04-02-17). Seawater was taken at 0, 5, 10 and 25 m depth and immediately transferred to 125 mL borosilicate glass bottles using a silicone tube, preventing the presence of air bubbles inside the bottles. For each depth, eight bottles, 5 light and 3 dark, equipped with an oxygen sensor spot (SP-PSt3-NAU PreSens) were placed on a plastic frame at their respective depth and incubated for 13–15 h. The incubation device was secured to the anchoring system by a 50 m line to avoid shading. Oxygen concentration was measured for each bottle at the beginning (~5:30 am) and end of the incubation using an optic oxygen meter (FIBOX 4 PreSens). Hourly primary production rates were derived and extrapolated to daily values using the natural light period registered during the day of the incubation experiment. Gross primary production rates for each depth were calculated by adding community respiration rate (dark bottles) to the net primary production rate (light bottles). Integrated primary production, between 0 and 25 m depth, was calculated by the trapezoidal integration of discrete depth rates. A conservative photosynthetic quotient of 1.25 was used to convert oxygen rates to carbon (Williams and Robertson, 1991).

2.7. Phytoplankton growth rates

Phytoplankton growth rates were calculated as chl-*a* accumulation rate, $\mu = 1/t \ln[(C_0 + C_1)/C_0]$, where C₀ is initial chl-*a* biomass, C₁ final chl-*a* biomass and *t* the number of days between C₀ and C₁ (see details in Garibotti et al., 2003a). μ rates were estimated using vertical CTD profiles that reached at least 50 m depth and were taken during different days at the same station in both bays (14 CTD profiles, 5 in MB and 9 in SB). For each profile, chl-*a* was integrated down to 50 m depth. Using fluorometer data, and consecutive values from the same station, we were able to assess 9 μ rates; 3 at MB and 6 at SB, with intervals *t* varying from 1 to 6 days. Using chlorophyll to assess phytoplankton growth rates may introduce large uncertainties. However, the consistency of the C:Chl-*a* ratio (32 ± 2.38) throughout the sampling period and the agreement between carbon growth rates assessed in the area (Garibotti et al., 2003a) and the ones here reported, evidence the reliability of our chlorophyll based growth rates. Similarly, previous studies in Antarctica have shown no significant differences between phytoplankton growth rates assessed using carbon and chlorophyll (Smith et al., 1999).

2.8. Vertical fluxes

Vertical fluxes of particulate organic carbon (POC), particulate

organic nitrogen (PON) and chl-*a* were estimated using surface-tethered, cylindrical sediment traps (122 cm² area and 8.3 aspect ratio) deployed at 50 m depth for short periods of normally 2–3 days (Supp. Mat. Table II). For POC and PON, sub-samples of ~150 mL were filtered through GF/F filters (pre-combusted for 4 h at 450 °C) and stored frozen (–20 °C) until later analysis following standard procedures (von Bodungen et al., 1991). For chl-*a*, another sub-sample (~150 mL) was filtered through GF/F filters and stored frozen (–20 °C) and analyzed as described above.

2.9. Data analysis

Water potential density was estimated as σ_t using potential temperature. Water column stability (*E*) was estimated using potential density following the formula, $E = d\sigma_t/dz \times 1/\sigma_{t(avg)}$, where $d\sigma_t/dz$ is the density vertical gradient, dz is 50 m depth and $\sigma_{t(avg)}$ is the mean density for the first 50 m of the water column (for details see Mengesha et al., 1998; Garibotti et al., 2003b). We estimated changes in water column stability for the CTD profiles used to derive μ rates as $\delta E = E_1 - E_0$, where E_0 is the initial and E_1 the final stability. Negative and positive values of δE represent water column mixing and stratification, respectively. To analyze the effect of water column stability on μ , we analyzed how changes in stability (i.e. δE) affected growth rates with respect to a stationary population ($\delta\mu$). $\delta\mu$ was estimated as $\delta\mu = \mu_{real} - \mu_{stationary}$, where μ_{real} is the growth rate estimated using CTD profiles (see above) and $\mu_{stationary}$ is the μ value that a stationary population (i.e. no biomass gain or loss, $C_0 = C_1$) would have. Positive values of $\delta\mu$ represent a growing population, whereas negative values correspond to a diminishing one. Giving the uncertainty in both δE and $\delta\mu$, their relationship was analyzed by a linear regression type II using the function *lmodel2* from the R package *lmodel2*. Statistical analyses were performed within R version 3.1.0 (R Core Team, 2012).

3. Results

3.1. Meteorology and hydrography

The range of wind speeds in both bays was quite similar, with daily average wind speed varying from 2 to 16 m s⁻¹ (Fig. 2). Before our arrival at SB there were four days with daily wind speeds over 8 m s⁻¹, whereas at MB there were three days with daily wind speed consistently below 3 m s⁻¹ (Fig. 2). Hydrographic conditions in both bays were similar with a surface outflow of freshwater near the glacier termini (Fig. 3). Although both bays presented similar spatial hydrographic patterns, SB waters were less saline (< 0.5 PSU) and warmer (Fig. 3). SB also presented a steeper vertical salinity gradient (Fig. 3), promoting a more stable water column during the sampling period (Table 1). Water column was mainly stratified by salinity in both bays and salinity contribution to stability was higher when the water column was more stable (Table 1).

3.2. Chemical properties

SB exhibited a strong vertical gradient in all chemical parameters, especially near the glacier, with surface waters showing higher pH (8.35), lower nitrate (1.48 μ M), lower phosphate (0.33 μ M) and lower CO₂ (171.89 μ atm) concentrations (Fig. 4 and Supp. Mat. Fig. 1). Silicic acid displayed the same pattern with higher concentrations in deep waters (> 65 μ M below 50 m depth), in both bays (Supp. Mat. Fig. 1). In contrast, meltwater from icebergs collected in both bays contained very low concentrations of phosphate (~0.05–0.19 μ M) and silicic acid (~0.47–4.29 μ M) (Table 2).

3.3. Total dissolvable iron inventories

Estimated surface TdFe inventories in both bays were quite similar

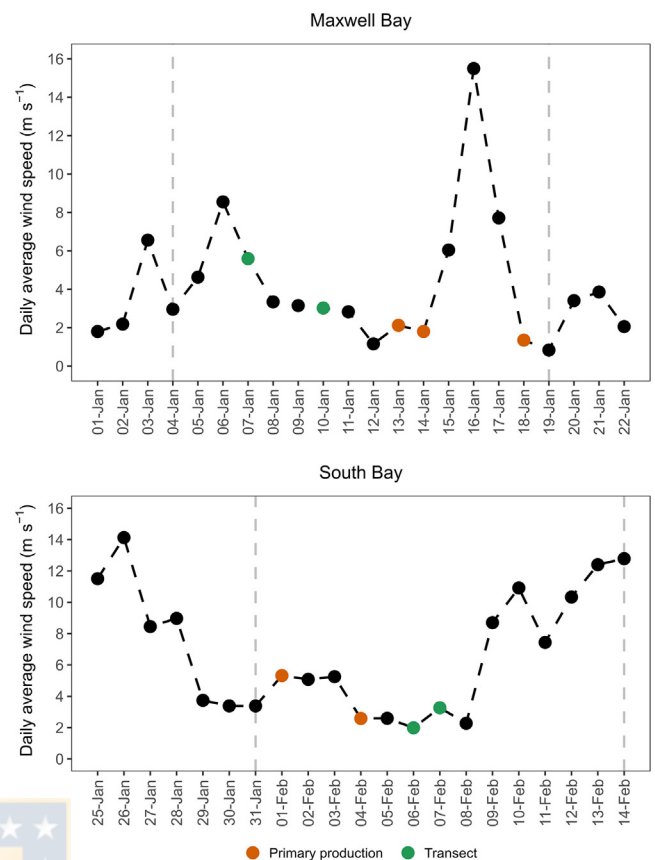


Fig. 2. Wind speed (daily average in m s⁻¹) at both stations during the sampling period. Vertical dashed grey lines point out the start and end of the sampling period at each bay. Orange dots correspond to days when primary production was estimated, whereas green dots correspond to days when the biological water-column stations were sampled.

(~4.7 nM TdFe, Table 2) according to our estimations using iceberg TdFe (391 ± 412 nM for MB and 129 ± 265 nM for SB) and the local surface salinity anomalies (Table 2).

3.4. Size fractionated phytoplankton biomass

Total chlorophyll maxima in MB (29.2 mg Chl-*a* m⁻³) and SB (19.67 mg Chl-*a* m⁻³) were in both cases very large, providing evidence for massive phytoplankton blooms at the time of sampling. The > 20 μ m size class (i.e. diatoms) represented the main component of total Chl-*a* (86% of MB chl-*a* and 89% of SB chl-*a*) and was mainly distributed within the first 25 m of the water column, especially in the middle part of each transect where maxima of chlorophyll > 20 μ m were recorded at 10 m depth (MB 26.7 mg m⁻³ and SB 18.2 mg m⁻³) (Fig. 5). In SB the other size classes (i.e. 20–2 μ m and < 2 μ m) showed the same horizontal pattern as large chlorophyll (> 20 μ m), but displayed a deeper distribution with their maxima occurring between 25 and 50 m depth (Fig. 5). In contrast, in MB the medium and small size classes showed a similar shallow vertical distribution to large chlorophyll (> 20 μ m), but were located closer (20–2 μ m) or further away (< 2 μ m) from the glaciers than chlorophyll > 20 μ m (Fig. 5).

3.5. Primary production

Integrated net primary production was always positive (1.29–8.83 g C m⁻² d⁻¹), except for the 18th of January in MB, -0.53 g C m⁻² d⁻¹ (Fig. 6), after three days with fast winds, > 6 m s⁻¹ (Fig. 2). In general, our integrated primary production rates (gross and net) were very high in both bays, displaying elevated rates at the surface, which decreased

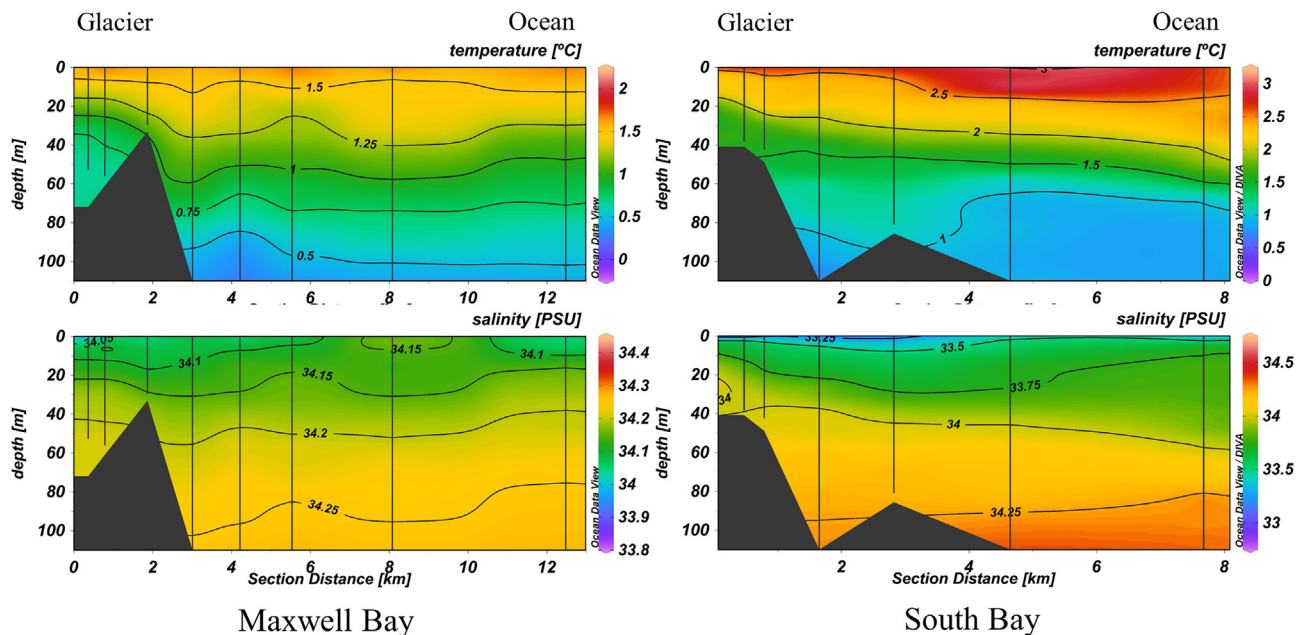


Fig. 3. Hydrographic conditions, temperature ($^{\circ}\text{C}$) and salinity (PSU), along the transect for both bays.

sharply down to 10 m depth and were then low from there to 25 m depth (Fig. 6). This vertical decline was steeper in the stations closer to glaciers (i.e. within the inner bay) than far from them (Fig. 6).

3.6. Phytoplankton growth rates

Consecutive CTD profiles taken at the same stations showed phytoplankton growth when slow winds ($< 6 \text{ m s}^{-1}$) facilitated an increase in water column stability, e.g. 17-01-17 and 18-01-17 in MB and 01-02-17, 04-02-17 and 07-02-17 in SB (Fig. 2, Fig. 7A and Table 1). In contrast, fast winds ($> 6 \text{ m s}^{-1}$) promoted vertical mixing, which diminished water column stability and phytoplankton biomass, e.g. 14-01-17 and 17-01-17 in MB and 08-02-17, 10-02-17, 11-02-17 and 14-02-17 in SB (Fig. 2, Fig. 7A and Table 1). A slightly increase in chlorophyll concentration below 25 m depth was detected after the breakdown of water column stratification at SB, suggesting a downward flux of chlorophyll (lower panels in Fig. 7A). Changes in water column stability (δE) were able to predict quite well phytoplankton summer growth rates ($\delta\mu$) for both bays ($\delta\mu = 0.087 + 0.868 \delta E$, $R^2 = 0.63$, $p\text{-value} = 0.011$, $n = 9$; Fig. 7B).

3.7. Vertical fluxes

POC vertical fluxes ranged from 55 to $300 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, whereas PON and chlorophyll fluxes varied 10–53 and 0.8–9.2, respectively (Fig. 8). In general, vertical fluxes displayed large changes over time with MB presenting slightly higher average downward fluxes than SB (Fig. 8). There were no significant differences between POC/PON vertical fluxes registered close to the glaciers and far from them (e.g. Wilcoxon paired test for carbon fluxes, $n = 10$, $p\text{-value} = 0.4375$). Similarly, there were no clear temporal trends in vertical fluxes during each sampling period except for chlorophyll at SB, which increased consistently through the sampling period concurrent with a decrease in C/N and C/Chl-*a* ratios (Fig. 8).

4. Discussion

During summer 2017, we observed massive phytoplankton blooms (chlorophyll $> 15 \text{ mg m}^{-3}$) within both bays. These blooms were mainly composed of large phytoplankton ($> 20 \mu\text{m}$), whose growth

rates were strongly correlated with water column stability. Additionally, very high primary production rates were registered, concurrent with very low surface nitrate concentrations, high pH and low $p\text{CO}_2$ values. These observations support the hypothesis that coastal areas of the WAP act as “biological hotspots” when water column stability, combined with Fe inputs from terrestrial sources, facilitates the development of phytoplankton blooms.

4.1. Hydrographic conditions

During the spring of 2016 sea-ice around Antarctica reached its minimum recorded extent (Stuecker et al., 2017; Turner et al., 2017). In the WAP, sea-ice retreat during September 2016 was especially fast, compared to historical monthly mean rates, (Turner et al., 2017). The lack of sea-ice allowed surface waters to heat up quickly within SB by mid-November ($0.12 \text{ }^{\circ}\text{C d}^{-1}$, see Cárdenas et al., 2018), which may have also happened in other coastal areas along the WAP. This situation likely promoted the presence of warmer sea surface waters around the WAP, as observed in SB where water temperature reached $> 3 \text{ }^{\circ}\text{C}$ during our study period (see Fig. 3 and Cárdenas et al., 2018), which only increased slightly the stability of the water column (see Tu_v in Table 1). However, these warmer surface waters probably promoted the presence of the surface plumes of freshwater registered in MB and SB (Fig. 3), which mainly caused the stratification of the water column ($\sim 80\%$ see Table 1). The same situation was registered during the summer of 1987, when sea-ice was minimal since September and glacial meltwater promoted the stratification of the water column near-shore (Mitchell and Holm-Hansen, 1991). The high values of E found in SB ($0.37\text{--}0.66 \times 10^{-3} \text{ m}^{-1}$ Table 1) agree with previous findings for other productive areas of the WAP, such as 0.79 and $0.53 \times 10^{-3} \text{ m}^{-1}$ in Marguerite Bay and coastal areas close to Anvers Island, respectively (Garibotti et al., 2003b) and $0.3\text{--}0.9 \times 10^{-3} \text{ m}^{-1}$ for WAP coastal areas during the summers of 1996, 1997 and 1999 (Garibotti et al., 2005).

4.2. Phytoplankton community, growth rates and water column stability

The large phytoplankton blooms recorded in both bays (MB and SB) were mainly composed of cells larger than $20 \mu\text{m}$ (Fig. 5), which consisted almost exclusively of diatoms (e.g. *Fragilaria* spp., *Licmophora* sp.,

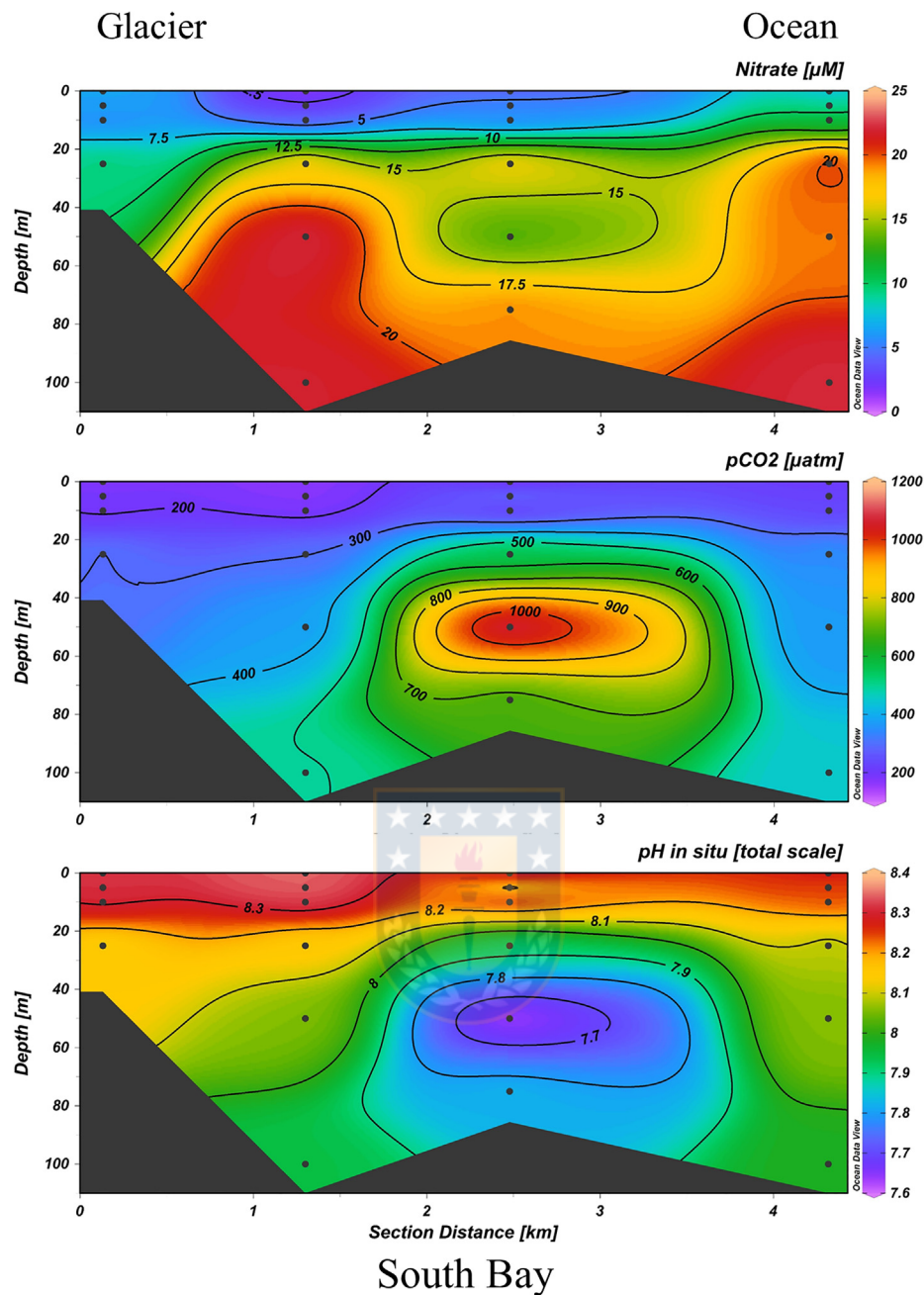


Fig. 4. Nitrate concentration (μM), $p\text{CO}_2$ (μatm) and *in situ* pH (total scale) along the transect at South Bay.

Pseudo-nitzschia sp. in MB and *Thalassiosira* spp., *Chaetoceros* spp. in SB). Massive phytoplankton blooms in the WAP (chlorophyll $a > 10 \text{ mg m}^{-3}$) are invariably dominated by large diatoms (Serret et al., 2001; Garibotti et al., 2003a; Vernet et al., 2008; Rozema et al., 2017a, 2017b; Schofield et al., 2017) agreeing with our observations. Large summer blooms in Marion Cove and Potter Cove, both within MB, were also dominated by diatoms, agreeing with our findings (Schloss et al., 2014, Lee et al., 2015). For example, in the summer of 2010 a large diatom bloom ($\sim 20 \text{ mg m}^{-3}$) was recorded in Potter Cove. This bloom was promoted by the reduction of wind mixing and the shoaling of the turbulent mixing depth (Schloss et al., 2014), which agrees with our findings for MB and SB during the summer of 2017. Factors such as faster phytoplankton growth rates due to higher temperatures (Neori and Holm-Hansen, 1982; Thomas et al., 2012), may also have helped to promote the large coastal blooms registered in the summer of 2017. Larger phytoplankton blooms, consisting mainly of diatoms (Schloss

et al., 2014), have been recorded since 2010 in MB (Kim et al., 2018 and this study), suggesting that summer blooms in the northern Antarctic Peninsula are now more similar to blooms further south.

Water column stability was the main driver of phytoplankton dynamics in MB and SB (Fig. 7A), which agrees with previous findings of higher chlorophyll concentrations in areas with more stable water columns (Tréger and Jacques, 1992; Garibotti et al., 2003b; Ducklow et al., 2012; Schloss et al., 2014; Carvalho et al., 2016). A direct mechanistic relationship between phytoplankton *in situ* growth rates and water column stability was found for MB and SB during summer 2017 (Fig. 7B). When the water column is more stable, phytoplankton spends more time in surface waters where light does not limit photosynthesis which facilitates higher growth rates. Phytoplankton biomass diminished in both bays when water column stability was reduced after several days with fast wind speeds ($> 8 \text{ m s}^{-1}$) probably due to phytoplankton advection and sinking (Figs. 2 and 7).

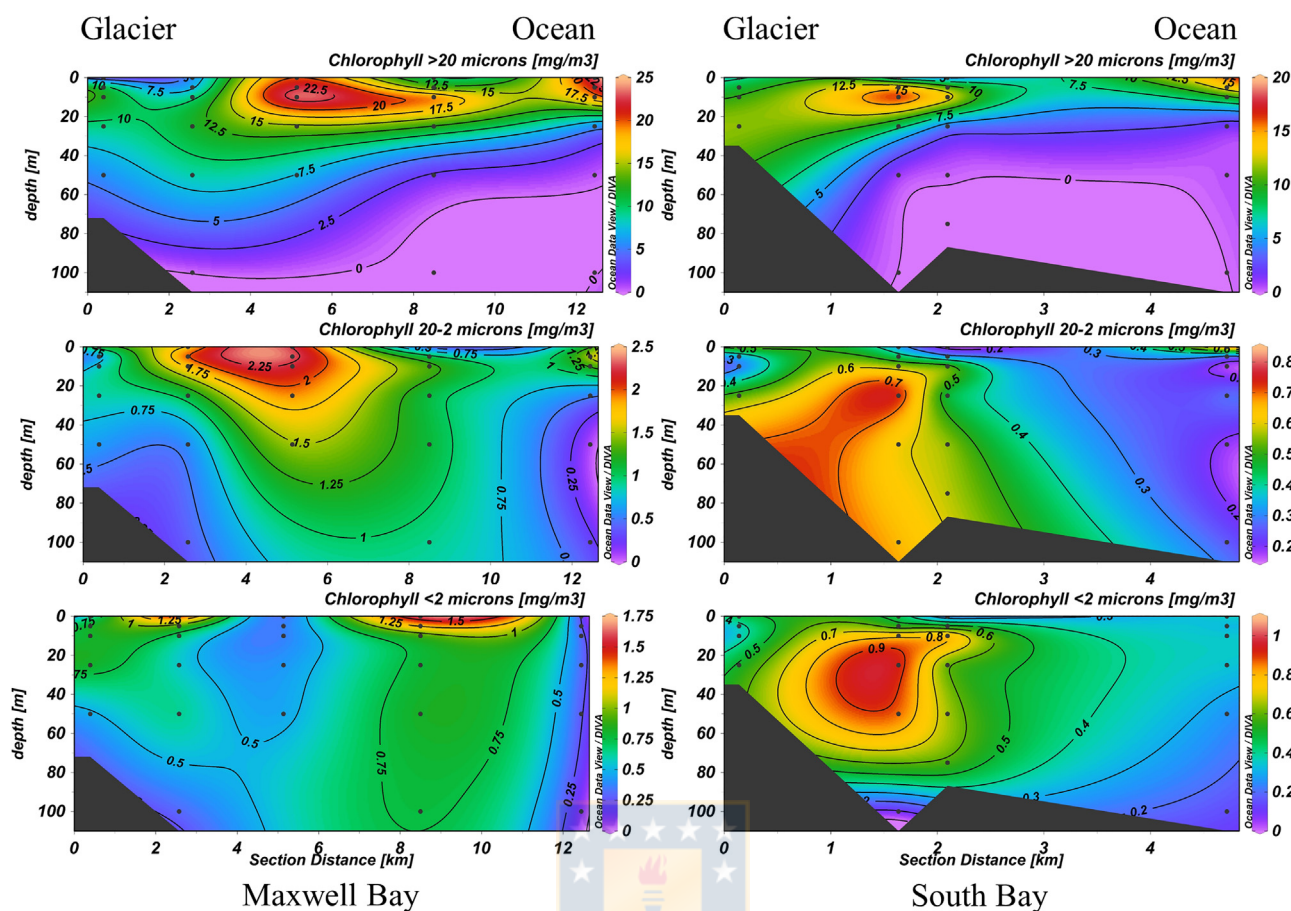


Fig. 5. Distribution of size fractionated chlorophyll (mg m^{-3}) along the transects for both bays.

Sea-ice dynamics, especially the timing of its retreat, are a main driver for phytoplankton dynamics in the WAP causing water column stratification due to melting. In more oceanic waters along the WAP diatom blooms are spatially and temporally restricted by sea-ice melting (Garibotti et al., 2005; Vernet et al., 2008; Rozema et al., 2017a). However, we found massive diatom blooms during January and February 2017 far after spring sea-ice retreat for the area in 2016 (Stuecker et al., 2017; Turner et al., 2017). MB and SB are surrounded by glaciers, which contributed glacial meltwater to the bays, stabilizing the water column and facilitating the development of these summer blooms within both bays- similar to the effect that sea-ice melting has on open waters. This mechanism has already been observed for other coastal waters in Antarctica (Perissinotto et al., 1990; Mitchell and Holm-Hansen, 1991; Jones et al., 2017; Rozema et al., 2017b). Besides, an early sea-ice retreat allows a longer growing season, promoting higher midsummer phytoplankton production (Moreau et al., 2015; Li et al., 2016), which may also partially explain the high primary production rates and large chlorophyll concentrations registered in MB and SB during the summer of 2017 (Figs. 5 and 6).

Indeed, the amount of chlorophyll found at a coastal station near Palmer Station over two decades is better predicted by the interaction between the vertical density gradient of the water column (i.e. water column stability) and winds (i.e. lacking of wind mixing) than sea-ice dynamics (Saba et al., 2014). Similarities between observations near Palmer Station and those presented in this study (e.g. bathymetry, distance to glaciers, etc.) suggest that WAP coastal waters generally support large phytoplankton blooms when a few days of weak winds allow the stratification of the water column by salinity gradients. Antarctic diatoms are able to increase swiftly their abundance (i.e. doubling biomass within 2–4 days) as a consequence of water column

stratification (Egas et al., 2017). During February 2017 SB phytoplankton was able to double their biomass in 2.3 days, which represents a growth rate of $\sim 0.45 \text{ d}^{-1}$ similar to the highest growth rates ($0.4 \pm 0.17 \text{ d}^{-1}$) assessed for the area using phytoplankton carbon biomass (Garibotti et al., 2003a). Therefore, Antarctic phytoplankton, especially diatoms, seem able to take advantage of short-term periods of favorable conditions (i.e. weak winds and higher water column stability) to grow rapidly and develop large phytoplankton blooms.

4.3. Primary production and chemical properties

Integrated net primary production varied greatly (from -0.53 to $8.83 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) during January and February 2017. Our primary production rates are similar to those reported for the coastal waters of Marguerite Bay, $1.76\text{--}6.91 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Rozema et al., 2017c) and the Gerlache Strait, $3.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Serret et al., 2001). It is worth noting that we only registered a negative net primary production rate (i.e. higher respiration rates than gross primary production) during 18/01/2017, after three days with fast winds (daily average wind speed $> 15 \text{ m s}^{-1}$ on 16/01/2017, see Fig. 2) that homogenized the whole water column. The water column was much more stable four days earlier (14/01/2017 Table 1), when primary production rate reached approximately $5 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Fig. 6). In other areas along the WAP, including the Bransfield Strait, the Gerlache Strait and Marguerite Bay, phytoplankton similarly achieved higher production rates in locations where the water column was more stratified (Serret et al., 2001; Vernet et al., 2008).

Surface waters inside SB were chemically characterized by lower salinities (~ 33.0 psu), nitrate depletion ($< 5 \mu\text{M}$), high pH (> 8.3) and low pCO_2 ($< 190 \mu\text{atm}$). Surface waters in Ryder Bay (Marguerite

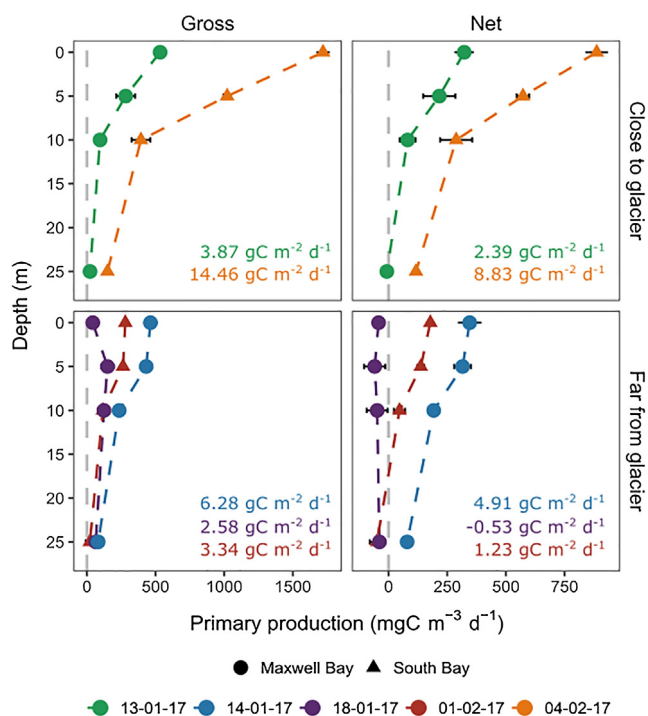


Fig. 6. Vertical profiles of gross and net primary production ($\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$) at Maxwell Bay (circles) and South Bay (triangles). Upper and lower panels correspond to the locations close and far from the glaciers, respectively, while color depicts the sampling day. Numbers are the integrated (0–25 m depth) primary production estimates ($\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$). Vertical grey lines denote $0 \text{ mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$.

Bay) presented similar chemical properties, indicating that these waters act as important CO_2 sinks (Jones et al., 2017) like MB and SB during the summer of 2017. In SB, we found a clear relationship between nitrate concentration and seawater pH (Supp. Mat. Fig. 2) indicating that nitrate was consumed locally by phytoplankton during primary production, which agrees with previous findings for Ryder Bay (Jones et al., 2017). A smaller effect arose from dilution; glacial melt inputs may have also partially diluted macronutrient concentrations in surface waters (Henley et al., 2017). We lack extensive macronutrient concentrations in freshwater endmembers to confirm this, but PO_4 and Si concentrations in the icebergs collected in each Bay were 0.19 (PO_4) and 4.29 (Si) μM for MB and 0.05 (PO_4) and 0.47 (Si) μM for SB (Table 2). This is consistent with the generally low macronutrient concentrations reported in glacier meltwater elsewhere (e.g. see Meire et al., 2016). We note that even the highest reported nitrate and phosphate concentrations in glacier meltwater (2.5 and 0.7 μM , respectively) would almost invariably have a diluting effect on Southern Ocean surface nutrient concentrations.

4.4. Constraints of iron inventories

TdFe concentrations in ice samples were comparable to those reported in some similar near-shore glaciated environment, $310 \pm 490 \text{ nM}$ in west Greenland (Hopwood et al., 2016), but notably higher than the few available datapoints reported for the Southern Ocean (10–26 nM) (Martin et al., 1990b; De Baar et al., 1995; Loscher et al., 1997). The difference between values reported here and lower offshore iceberg TdFe concentrations may however be explained by spatial variability in the Fe content of ice, especially if near-shore icebergs are enriched in Fe due to (a) addition of Fe post calving as icebergs encounter shallow shelf sediment and/or (b) the preferential loss of basal, Fe-rich ice in near-shore waters; leading to lower TdFe in offshore icebergs (Mugford and Dowdeswell, 2010). These processes,

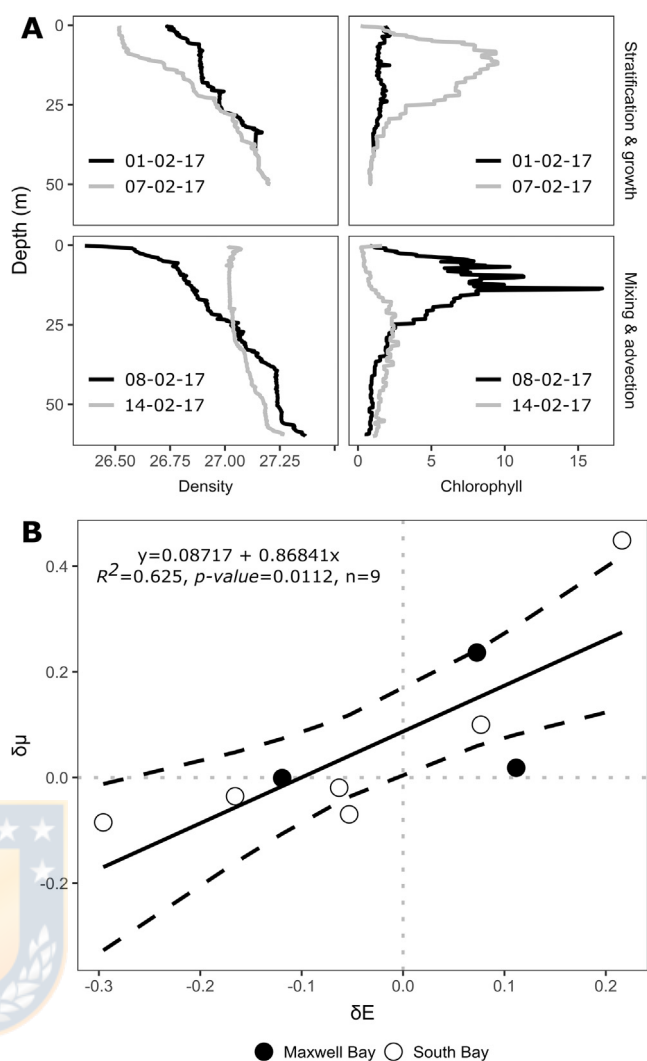


Fig. 7. Relationship between water column stability and phytoplankton biomass (i.e. chlorophyll concentration). (A) An example of consecutive CTD vertical profiles taken at the same station within South Bay. Upper panels (station FG) show an increase in the water column stability (stratification) and chlorophyll concentration (growth), whereas lower panels (station 2) show a decrease in water column stability (mixing) and chlorophyll concentration (advection) due to wind forcing (see details in Table 1 and Fig. 2). Chlorophyll, mg m^{-3} and density σ_e , kg m^{-3} . (B) Scatter plot showing the relationship between changes in water column stability ($\Delta E \text{ } 10^{-3} \text{ m}^{-1}$) and phytoplankton growth rates with respect to a stationary population ($\Delta \mu \text{ d}^{-1}$). Positive values represent a more stable water column and a growing population, whereas negative values depict a less stable water column and a diminishing population. The solid line corresponds to the linear fit while dashed lines represent its 95% confidence interval. Black and white dots are values from Maxwell Bay and South Bay, respectively. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

and spatial/temporal variation in iceberg TdFe content are largely undefined.

Whilst glacially derived particles clearly provide a large pool of Fe in these environments, the leached TdFe fraction is a firm upper limit on the possible bioavailable Fe input (Edwards et al., 2006) as only a small fraction of the total particulate Fe available in these Bays is likely to enter the dissolved phase and be utilized by phytoplankton (Boyd et al., 2012). The relationship between TdFe and dissolved Fe is complex and non-linear. This is especially the case here across the estuarine environment where DFe is also subject to non-conservative removal (Boyle et al., 1977), which appears to be particularly effective in

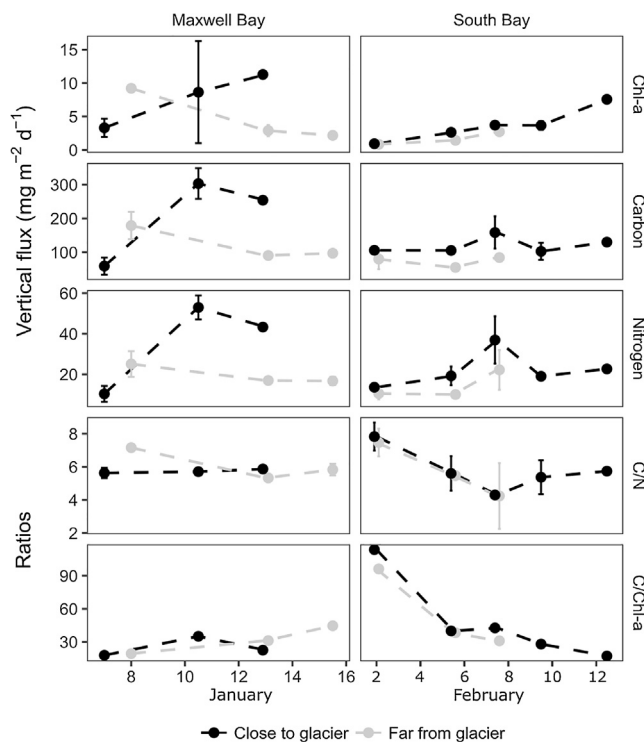


Fig. 8. Chlorophyll, POC and PON vertical fluxes ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$) at both bays during each sampling period. Lower panels represent the ratios of settling particles, carbon/nitrogen and carbon/chlorophyll, for both bays. Grey dots and lines correspond to the values registered far from the glaciers (FG) while black ones depict values obtained closer to the glaciers (CG).

glaciated catchments where 85–98% of DFe has been demonstrated to be removed (Schroth et al., 2014; Zhang et al., 2015). Thus, whilst high Fe inputs may occur into near-shore waters (e.g. MB and SB), the availability of Fe is expected to drop sharply moving 0–50 km away from the coastline (Annett et al., 2017). The extent to which a fraction of this localized Fe input is advected offshore is beyond the scope of this work as we lack Fe concentrations in seawater to quantify such spatial trends. Furthermore, there are likely several distinct, but spatially overlapping, processes supplying Fe to these fieldsites including shallow shelf sediments, ice-melt and runoff (Annett et al., 2015, 2017; Hodson et al., 2017; Sherrell et al., 2018).

TdFe concentrations from near-coastal waters around Antarctica vary: 5–30 nM downstream of Pine Island Glacier (Gerringa et al., 2012), 15–122 nM close to the Amundsen Sea Ice Shelf (Planquette et al., 2013), 8–140 nM along the northern WAP (Ardelan et al., 2010) and 57–237 nM in Ryder Bay (Annett et al., 2015). The TdFe inventories (~ 4.7 nM) estimated using ice TdFe were low but comparable to these estimates. There is some evidence that TdFe is higher in glacial runoff than in ice. For example, runoff from Anvers Island is reported to contain 340 nM dissolved Fe (Annett et al., 2017) (TdFe must, by definition, be higher), which indicates that assuming any freshwater Fe enrichment arose solely from ice melt herein will under-estimate iron inventories.

4.5. Nutrient limitation in coastal areas of the WAP during massive phytoplankton blooms

Assuming a metal quota of 2 ($\text{mmol Fe mol P}^{-1}$) for diatoms in the Southern Ocean (Twining and Baines, 2013) we can estimate an extended Redfield ratio of 16:1:0.002 (N:P:Fe) for SB phytoplankton. Phytoplankton living within SB surface waters (from 0 to 10 m depth) experienced an average P-normalized ratio of approximately 6.75:1:0.007 (N:P:Fe), which represents 42% and 350% of

phytoplankton requirements for N and Fe, respectively. This assumes that all of the TdFe input was bioavailable, which is unlikely due to the low bioavailability of particulate Fe relative to dissolved Fe, but the estimated Fe inventory may also be an underestimate due to the negligence of runoff (see above).

In any case, the near-depletion of nitrate ($< 1.5 \mu\text{M}$) along with high chlorophyll ($> 15 \text{ mg m}^{-3}$), pH (> 8.3) and oxygen saturation ($> 120\%$) in surface waters inside SB- in strong contrast to the excess of NO_3 observed across Antarctic shelf regions- strongly suggests a localized alleviation of Fe-limitation of primary production. A similar situation may also occur in other Antarctic coastal areas, where there are local inputs of glacier meltwater and nitrate has been observed to be almost depleted in surface waters (Jones et al., 2017). Iron inputs enhance the photosynthetic performance of phytoplankton in the WAP (Schofield et al., 2018), increasing the productivity in coastal waters close to sustained iron sources (e.g. MB and SB). During the development of these massive coastal blooms phytoplankton might plausibly reach a situation where nitrogen becomes more limiting than Fe, especially if Fe inputs to these inshore regions increase under future climate scenarios. As is the case elsewhere around the WAP, dissolved and particulate Fe inputs from glacial sources are therefore likely important in sustaining high productivity in near-shore waters during summer (Annett et al., 2015, 2017).

4.6. Vertical fluxes within both bays and the potential advection of organic matter offshore

Vertical POC, PON and chlorophyll fluxes were similar in both bays. No significant differences were found between vertical fluxes near glaciers and further away from them, but more data are necessary to reach a more conclusive assessment of spatial variability. POC vertical fluxes registered in a shallow semi-closed bay in Livingston Island were within the same range of the fluxes measured in MB and SB, $125\text{--}206 \text{ mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ (Isla et al., 2001, 2006). Sediment traps deployed at similar depth to ours (50–64 m depth) in the Bransfield Strait, Gerlache Strait and near Anvers Island also recorded POC ($115\text{--}470 \text{ mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$) and chlorophyll ($0.73\text{--}12.72 \text{ mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$) vertical fluxes very similar to the ones here reported for MB and SB (Serret et al., 2001; Anadón et al., 2002).

Despite water column stability promoting huge phytoplankton blooms, no clear increases in POC fluxes were detected after water column stability was broken by wind mixing (Fig. 8). In SB, settling particles contained fresher organic matter with lower C/N and C/Chlorophyll ratios after water column homogenization, while the downward chlorophyll flux increased slightly (Fig. 8). Most of the organic matter gathered in both bays during the bloom onset may therefore have been advected laterally out of the bays, instead of directly settling inside the bays, especially in the small SB. In the Gerlache Strait and the Bransfield Strait, areas with high chlorophyll concentrations but low or negative net primary production rates have been reported (Serret et al., 2001). Large phytoplankton biomasses in these regions seem to be the consequence of phytoplankton aggregation due to advection (Serret et al., 2001). Thus, we hypothesize that highly productive near-shore areas, such as MB, SB and Ryder Bay, may act as a source of organic matter for nearby oceanic areas.

5. Conclusions

Coastal areas of the WAP are able to sustain massive phytoplankton blooms during summer and thus act as strong CO_2 sinks. Phytoplankton growth rates in these areas were found to be directly related to water column stability and when there were a few (2–3) days of weak winds phytoplankton communities were able to double their biomass within this time period, which agrees with previous findings. This phytoplankton biomass may then be transported laterally to offshore oceanic areas due to wind forcing, which triggers water column mixing and

organic matter advection. Glacier meltwater inputs are important in these coastal areas because they both promote water column stability, and additionally act as a local source of Fe during the meltwater season. This glacial Fe input facilitates the drawdown of nitrate, and phytoplankton can thus nearly exhaust nitrate during the onset of huge coastal blooms. Previous findings and the present results suggest that these mechanisms (i.e. water column stability, Fe inputs and wind mixing) are the main drivers of the production/export dynamics in shallow coastal areas of Antarctica. We therefore hypothesize that future changes in wind patterns and glacier discharge will have direct effects on summertime productivity in Antarctic near-shore waters.

Acknowledgments

We thank A. Piñones, J. Garcés-Vargas, V. Vázquez, J. Arata and P. Möller for their assistance during field and lab work. INACH and the Chilean Navy kindly provided the meteorological data. We are also grateful to INACH for their logistical support, especially M. González-Aravena, C. Cárdenas and the crew at Escudero and Yelcho stations. Useful comments from two anonymous referees helped us to improve the manuscript. This is a contribution of the IDEAL research center. This work was funded by CONICYT [FONDAP-IDEAL 15150003] and FONDECYT [POSTDOCTORADO 3180152].

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.pocan.2019.01.005>.

References

- Anadón, R., Álvarez-Marqués, F., Fernández, E., Varela, M., Zapata, M., Gasol, J.M., Vaqué, D., 2002. Vertical biogenic particle flux during austral summer in the Antarctic Peninsula area. *Deep-Sea Res. II* 49, 883–901. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(01\)00129-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(01)00129-1).
- Annett, A.L., Skiba, M., Henley, S.F., Venables, H.J., Meredith, M.P., Statham, P.J., Ganeshram, R.S., 2015. Comparative roles of upwelling and glacial iron sources in Ryder Bay, coastal western Antarctic Peninsula. *Mar. Chem.* 176, 21–33. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2015.06.017>.
- Annett, A.L., Fitzsimmons, J.N., Séguret, M.J.M., Lagerström, M., Meredith, M.P., Schofield, O., Sherrell, R.M., 2017. Controls on dissolved and particulate iron distributions in surface waters of the Western Antarctic Peninsula shelf. *Mar. Chem.* 196, 81–97.
- Ardelan, M.V., Holm-Hansen, O., Hewes, C.D., Reiss, C.S., Silva, N.S., Dulaiova, H., Steinnes, E., Sakshaug, E., 2010. Natural iron enrichment around the Antarctic Peninsula in the Southern Ocean. *Biogeosciences* 7, 11–25. <https://doi.org/10.5194/bgd-6-7481-2009>.
- Arrigo, K.R., Worthen, D., Schnell, A., Lizotte, M.P., 1998. Primary production in Southern Ocean waters. *J. Geophys. Res.-Oceans* 103, 15587–15600.
- Atkinson, A., Siegel, V., Pakhomov, E.A., Rothery, P., 2004. Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature* 432, 100–103. <https://doi.org/10.1038/nature02950.1>.
- Boyd, P.W., Arrigo, K.R., Strzpek, R., van Dijken, G.L., 2012. Mapping phytoplankton iron utilization: insights into Southern Ocean supply mechanisms. *J. Geophys. Res.* 117, C06009. <https://doi.org/10.1029/2011JC007726>.
- Boyd, P.W., Strzpek, R., Fu, F., Hutchins, D.A., 2010. Environmental control of open-ocean phytoplankton groups: now and in the future. *Limnol. Oceanogr.* 55, 1353–1376.
- Boyle, E.A., Edmond, J.M., Sholkovitz, E.R., 1977. The mechanism of iron removal in estuaries. *Geochim. Cosmochim. Acta* 41, 1313–1324.
- Cárdenas, C., González-Aravena, M., Santibañez, P.A., 2018. The importance of local settings: within-year variability in seawater temperature at South Bay, Western Antarctic Peninsula. *Peer J.* <https://doi.org/10.7717/peerj.4289>.
- Carvalho, F., Kohut, J., Oliver, M.J., Sherrell, R.M., Schofield, O., 2016. Mixing and phytoplankton dynamics in a submarine canyon in the West Antarctic Peninsula. *J. Geophys. Res.* <https://doi.org/10.1002/2016JC011650>.
- Clayton, T.D., Byrne, R.H., 1993. Spectrophotometric seawater pH measurements: total hydrogen ion concentration scale calibration of m-cresol purple and at-sea results. *Deep Sea Res. Part I: Oceanogr. Res. Pap.* 40, 2115–2129. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(93\)90048-8](https://doi.org/10.1016/0967-0637(93)90048-8).
- Carrasco, J.F., 2013. Decadal changes in the near-surface air temperature in the Western Side of the Antarctic Peninsula. *Atmos. Clim. Sci.* 3, 275–281.
- De Baar, H.J.W., De Jong, J.T.M., Bakker, D.C.E., Loscher, B.M., Veth, C., Bathmann, U., Smetacek, V., 1995. Importance of iron for plankton blooms and carbon dioxide drawdown in the Southern Ocean. *Nature* 373, 412–415.
- Dickson, A.G., Millero, F.J., 1987. A comparison of the equilibrium constants for the dissociation of carbonic acid in seawater media. *Deep Sea Res. Part A Oceanogr. Res. Papers* 34, 1733–1743. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(87\)90021-5](https://doi.org/10.1016/0198-0149(87)90021-5).
- Dierssen, H.M., Smith, R.C., Vernet, M., 2002. Glacial meltwater dynamics in coastal waters West of the Antarctic Peninsula. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 1790–1795.
- Ducklow, H.W., Baker, K., Martinson, D.G., Quetin, L.B., Ross, R.M., Smith, R.C., Stammerjohn, S.E., Vernet, M., Fraser, W., 2007. Marine pelagic ecosystems: the West Antarctic Peninsula. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 362, 67–94.
- Ducklow, H., Clarke, A., Dickhut, R., Doney, S.C., Geisz, H., Huang, K., Martinson, D.G., Meredith, M.P., Moeller, H.V., Montes-Hugo, M., Schofield, O., Stammerjohn, S.E., Steinberg, D.K., Fraser, W., 2012. The marine system of the Western Antarctic Peninsula. In: *Antarctic Ecosystems: An Extreme Environment in a Changing World*, pp. 121–159.
- Edwards, R., Sedwick, P., 2001. Iron in East Antarctic snow: implications for atmospheric iron deposition and algal production in Antarctic waters. *Geophys. Res. Lett.* 28, 3907–3910.
- Edwards, R., Sedwick, P., Morgan, V., Boutron, C., 2006. Iron in ice cores from Law Dome: a record of atmospheric iron deposition for maritime East Antarctica during the Holocene and Last Glacial Maximum. *Geochem., Geophys., Geosyst.* 7, Q12Q01. <https://doi.org/10.1029/2006GC001307>.
- Egas, C., Henríquez-Castillo, C., Delherbe, N., Molina, E., Lopes-Dos Santos, A., Lavin, P., de la Iglesia, R., Vulot, D., Trefault, N., 2017. Short timescale dynamics of phytoplankton in Fildes Bay, Antarctica. *Antarct. Sci.* 10.1017/S0954102016000699.
- Gaarder, T., Gran, H.H., 1927. Investigation on the production of plankton in the Oslo Fjord. *Rapp. Cons. Int. Explor. Mer* 42, 1–48.
- Garibotti, I., Vernet, M., Kozlowski, W.A., Ferrario, M., 2003a. Composition and biomass of phytoplankton assemblages in coastal Antarctic waters: a comparison of chemotaxonomic and microscopic analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 247, 27–42.
- Garibotti, I., Vernet, M., Ferrario, M., Smith, R., Ross, R., Quetin, L., 2003b. Phytoplankton spatial distribution patterns along the western Antarctic Peninsula (Southern Ocean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 261, 21–39. <https://doi.org/10.3354/meps261021>.
- Garibotti, I., Vernet, M., Smith, R.C., Ferrario, M.E., 2005. Interannual variability in the distribution of the phytoplankton standing stock across the seasonal sea-ice zone west of the Antarctic Peninsula. *J. Plankton Res.* 27, 825–843. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi056>.
- Gerringa, L.J.A., Alderkamp, A.C., Laan, P., Thuroczy, C.E., de Baar, H.J.W., Mills, M.M., van Dijken, G.L., van Haren, H., Arrigo, K.R., 2012. Iron from melting glaciers fuels phytoplankton blooms in the Amundsen Sea (Southern Ocean): iron biogeochemistry. *Deep Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 71–76, 16–31.
- Gerringa, L.J.A., Laan, P., van Dijken, G.L., van Haren, H., De Baar, H.J.W., Arrigo, K., Alderkamp, A.C., 2015. Sources of iron in the Ross Sea Polynya in early summer. *Mar. Chem.* 177, 447–459.
- Graham, R.M., De Boer, A.M., van Sebille, E., Kohfeld, K.E., Schlosser, C., 2015. Inferring source regions and supply mechanisms of iron in the Southern Ocean from satellite chlorophyll data. *Deep Sea Res. Part I: Oceanogr. Res. Papers* 104, 9–25.
- Haraldsson, C., Anderson, L.G., Hasselöv, M., Hulth, S., Olsson, K., 1997. Rapid, high-precision potentiometric titration of alkalinity in ocean and sediment pore waters. *Deep Sea Res. Part I: Oceanogr. Res. Papers* 44, 2031–2044. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(97\)00088-5](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(97)00088-5).
- Henley, S.F., Ganeshram, R.S., Annett, A.L., Tuerena, R.E., Fallick, A.E., Meredith, M.P., Venables, H.J., Clarke, A., Ganeshram, R.S., 2017. Macronutrient supply, uptake and recycling in the coastal ocean of the west Antarctic Peninsula. *Deep Sea Res Part II Top. Stud. Oceanogr.* 139, 58–76. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.10.003>.
- Hodson, A., Nowak, A., Sabacka, M., Jungblut, A., Navarro, F., Pearce, D., Ávila-Jiménez, M.L., Convey, P., Vieira, G., 2017. Climatically sensitive transfer of iron to maritime Antarctic ecosystems by surface runoff. *Nat. Commun.* <https://doi.org/10.1038/ncomms14499>.
- Hopwood, M.J., Connelly, D.P., Arendt, K.E., Juul-Pedersen, T., Stinchcombe, M., Meire, L., Esposito, M., Krishna, R., 2016. Seasonal changes in Fe along a glaciated Greenlandic fjord. *Front. Earth Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/feart.2016.00015>.
- Hopwood, M.J., Cantoni, C., Clarke, J.S., Cozzi, S., Achterberg, E.P., 2017. The heterogeneous nature of Fe delivery from melting icebergs. *Geochim. Perspect. Lett.* 3, 200–209. <https://doi.org/10.7185/geochemlet.1723>.
- Hutchins, D.A., Burland, K.W., 1998. Iron-limited diatom growth and Si:Ni uptake ratios in a coastal upwelling regime. *Nature* 393, 561–564.
- Isla, E., Palanques, A., Alvé, V., Puig, P., Guillén, J., 2001. Fluxes and composition of settling particles during summer in a Antarctic shallow bay of Livingston Island, South Shetlands. *Polar Biol.* 24, 670–676.
- Isla, E., Gerdes, D., Palanques, A., Teixidó, N., Arntz, W., Puig, P., 2006. Relationships between Antarctic coastal and deep-sea particle fluxes: implications for the deep-sea benthos. *Polar Biol.* 29, 249–256.
- Jones, E.M., Fenton, M., Meredith, M.P., Clargo, N.M., Ossebaar, S., Ducklow, H.W., Venables, H.J., de Baar, H.J.W., 2017. Ocean acidification and calcium carbonate saturation status in the coastal zone of the West Antarctic Peninsula. *Deep Sea Res. Part II: Top. Stud. Oceanogr.* 139, 181–194.
- Johnson, G.C., Schmidt, S., Lyman, J.M., 2012. Relative contributions of temperature and salinity to seasonal mixed layer density changes and horizontal density gradients. *J. Geophys. Res.* 117, C04015. <https://doi.org/10.1029/2011JC007651>.
- Kim, H., Ducklow, H.W., Abele, D., Ruiz Barlett, E.M., Buma, A.G.J., Meredith, M.P., Rozema, P.D., Schofield, O.M., Venables, H.J., Schloss, I.R., 2018. Inter-decadal variability of phytoplankton biomass along the coastal West Antarctic Peninsula. *Phil. Trans. R. Soc. A* 376, 20170174. <https://doi.org/10.1098/rsta.2017.0174>.
- Lee, S.H., Joo, H.M., Joo, H.T., Kim, B.K., Song, H.J., Jeon, M., Kan, S.H., 2015. Large contribution of small phytoplankton at Marian Cove, King George Island, Antarctica, based on long-term monitoring from 1996 to 2008. *Polar Biol.* 38, 207–220.
- Lewis, E., Wallace, D., Allison, L.J., 1998. Program developed for CO₂ system

- calculations, Carbon Dioxide Information Analysis Center, managed by Lockheed Martin Energy Research Corporation for the US Department of Energy Tennessee.
- Li, Z., Cassar, N., Huang, K., Ducklow, H., Schofield, O., 2016. Interannual variability in net community production at the Western Antarctic Peninsula region (1997–2014). *J. Geophys. Res. Oceans* 121, 4748–4762.
- Little, C.M., Oppenheimer, O., Urban, N.M., 2013. Upper bounds on twenty-first-century Antarctic ice loss assessed using a probabilistic framework. *Nat. Clim. Change* 3, 654–659.
- Loscher, B.M., De Baar, H.J.W., De Jong, J.T.M., Veth, C., Dehairs, F., 1997. The distribution of Fe in the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Res. Part II: Top. Stud. Oceanogr.* 44, 143–187.
- Martin, J.H., Fitzwater, S.E., Gordon, R.M., 1990a. Iron deficiency limits phytoplankton growth in Antarctic waters. *Global Biogeochem. Cycles* 4, 5–12.
- Martin, J.H., Gordon, R.M., Fitzwater, S.E., 1990b. Iron in Antarctic waters. *Nature* 345, 156–158.
- Martinson, D.G., Stammerjohn, S.E., Iannuzzi, R.A., Smith, R.C., Vernet, M., 2008. Western Antarctic Peninsula physical oceanography and spatio-temporal variability. *Deep Sea Res II Top. Stud. Oceanogr.* 55, 1964–1987. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.04.038>.
- Mehrbach, C., Culbertson, C.H., Hawley, J.E., Pytkowicz, R.M., 1973. Measurement of the apparent dissociation constants of carbonic acid in seawater at atmospheric pressure. *Limnol. Oceanogr.* 18, 897–907. <https://doi.org/10.4319/lo.1973.18.6.0897>.
- Meire, L., Meire, P., Struyf, E., Krawczyk, D.W., Arendt, K.E., Yde, J.C., Pedersen, J.T., Hopwood, M.J., Rysgaard, S., Meysman, F.J.R., 2016. High export of dissolved silica from the Greenland Ice Sheet. *Geophys. Res. Lett.* 43, 9173–9182.
- Mengesha, S., Dehairs, F., Fiala, M., Elskens, M., Goeyens, L., 1998. Seasonal variation of phytoplankton structure and nitrogen uptake regime in the Indian sector of the Southern Ocean. *Polar Biol.* 20, 259–272.
- Mitchell, B.G., Holm-Hansen, O., 1991. Observations and modeling of the Antarctic phytoplankton crop in relation to mixing depth. *Deep Sea Res.* 38, 981–1007.
- Moline, M.A., Claustre, H., Fraser, T.K., Schofield, O., Vernet, M., 2004. Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend. *Glob. Change Biol.* 10, 1973–1980.
- Montes-Hugo, M.A., Vernet, M., Martinson, D., Smith, R., Iannuzzi, R., 2008. Variability on phytoplankton size structure in the western Antarctic Peninsula (1997–2006). *Deep Sea Res. II Top. Stud. Oceanogr.* 55, 2106–2117.
- Montes-Hugo, M., Martinson, D., Stammerjohn, S.E., Schofield, O., 2009. Recent changes in phytoplankton western Antarctic Peninsula. *Science* 323, 1470–1473.
- Moore, C.M., Mills, M.M., Arrigo, K.R., Berman-Frank, I., Bopp, L., Boyd, P.W., Galbraith, E.D., Geider, R.J., Guieu, C., Jaccard, S.L., Jickells, T.D., La Roche, J., Lenton, T.M., Mahowald, N.M., Marañón, E., Marinov, I., Moore, J.K., Nakatsuka, Y., Oschlies, A., Saito, M.A., Thingstad, T.F., Tsuda, A., Ulloa, O., 2013. Processes and patterns of oceanic nutrient limitation. *Nat. Geosci.* <https://doi.org/10.1038/NNGEO1765>.
- Moreau, S., Mostajir, B., Belanger, S., Schloss, I.R., Vancoppenolle, M., Demers, S., Ferreyra, G.A., 2015. Climate change enhances primary production in the western Antarctic Peninsula. *Glob. Chang. Biol.* 21, 2191–2205. <https://doi.org/10.1111/gcb.12878>.
- Mugford, R.I., Dowdeswell, J.A., 2010. Modeling iceberg-rafted sedimentation in high-latitude fjord environments. *J. Geophys. Res. Earth Surf.* 115. <https://doi.org/10.1029/2009JF001564>.
- Neori, A., Holm-Hansen, O., 1982. Effect of temperature on rate of photosynthesis in Antarctic phytoplankton. *Polar Biol.* 1, 33–38. <https://doi.org/10.1007/BF00568752>.
- Parsons, T.R., Maita, R., Lalli, C.M., 1984. *Counting, Media and Preservation. A Manual of Chemical and Biological Methods For Seawater Analysis.* Pergamon Press, Toronto.
- Perissinotto, R., Rae, C.M.D., Boden, B.P., Allanson, B.R., 1990. Vertical stability as a controlling factor of the marine phytoplankton production at the Prince Edward Archipelago (Southern Ocean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 60, 205–209.
- Planquette, H., Sherrell, R.M., Stammerjohn, S., Field, M.P., 2013. Particulate iron delivery to the water column of the Amundsen Sea, Antarctica. *Mar. Chem.* 153, 15–30.
- R Core Team, 2012. *R: A Language and Environment for Statistical Computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rozema, P.D., Venables, H.J., van de Poll, W.H., Clarke, A., Meredith, M.P., Buma, A.G.J., 2017a. Interannual variability in phytoplankton biomass and species composition in northern Marguerite Bay (West Antarctic Peninsula) is governed by both winter sea ice cover and summer stratification. *Limnol. Oceanogr.* 62, 235–252.
- Rozema, P.D., Biggs, T., Sprong, P.A.A., Buma, A.G.J., Venables, H.J., Evans, C., Meredith, M.P., Bolhuis, H., 2017b. Summer microbial community composition governed by upper-ocean stratification and nutrient availability in northern Marguerite Bay, Antarctica. *Deep Sea Res. Part II: Top. Stud. Oceanogr.* 139, 151–166.
- Rozema, P.D., Kulk, G., Veldhuis, M.P., Buma, A.G.J., Meredith, M.P., van de Poll, W.H., 2017c. Assessing drivers of coastal primary production in northern Marguerite Bay, Antarctic. *Front. Mar. Sci.* 4, 184. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00184>.
- Saba, G.K., Fraser, W.R., Saba, V.S., Iannuzzi, R.A., Coleman, K.E., Doney, S.C., Ducklow, H.W., Martinson, D.G., Miles, T.N., Patterson-Fraser, D.L., Stammerjohn, S.E., Steinberg, D.K., Schofield, O., 2014. Winter and spring controls on the summer food web of the coastal West Antarctic Peninsula. *Nat. Commun.* 5, 4318. <https://doi.org/10.1038/ncomms5318>.
- Schloss, I.R., Wasilowska, A., Dumont, D., Almandoz, G.O., Hernando, M.P., Michaud-Tremblay, C.A., Saravia, L., Rzepecki, M., Monien, P., Monien, D., Koczyńska, E.E., Bers, A.V., Ferreyra, G.A., 2014. On the phytoplankton bloom in coastal waters of southern King George Island (Antarctica) in January 2010: An exceptional feature? *Limnol. Oceanogr.* 59, 195–210.
- Schofield, O., Brown, M., Kohut, J., Nardelli, S., Saba, G., Waite, N., Ducklow, H., 2018. Changes in the upper ocean mixed layer and phytoplankton productivity along the West Antarctic Peninsula. *Phil. Trans. R. Soc. A* 376, 20170173. <https://doi.org/10.1098/rsta.2017.0173>.
- Schofield, O., Ducklow, H.W., Martinson, D.G., Meredith, M.P., Moline, M.A., et al., 2010. How do polar marine ecosystems respond to rapid climate change? *Science* 328. <https://doi.org/10.1126/science.1185779>.
- Schofield, O., Saba, G., Coleman, K., Carvalho, F., Couto, N., Ducklow, H., Finkel, Z., Irwin, A., Kahl, A., Miles, T., Montes-Hugo, M., Stammerjohn, S., Waite, N., 2017. Decadal variability in coastal phytoplankton community composition in a changing West Antarctic Peninsula. *Deep Sea Res. Part I: Oceanogr. Res. Pap.* 124, 42–54.
- Schroth, A.W., Crusius, J., Hoyer, I., Campbell, R., 2014. Estuarine removal of glacial iron and implications for iron fluxes to the ocean. *Geophys. Res. Lett.* 41, 3951–3958. <https://doi.org/10.1002/2014GL060199>.
- Serret, P., Fernández, E., Anadón, R., Varela, M., 2001. Trophic control of biogenic carbon export in Bransfield and Gerlache Straits, Antarctica. *J. Plankton Res.* 23, 1345–1360.
- Sherrell, R.M., Annett, A.L., Fitzsimmons, J.N., Rocanova, V.J., Meredith, M.P., 2018. A ‘shallow bathtub ring’ of local sedimentary iron input maintains the Palmer Deep biological hotspot on the West Antarctic Peninsula shelf. *Philos. Trans. Roy. Soc. A: Math., Phys. Eng. Sci.* 376. <https://doi.org/10.1098/rsta.2017.0171>.
- Smith, W.O., Nelson, D.M., Mathot, S., 1999. Phytoplankton growth rates in the Ross Sea, Antarctica, determined by independent methods: temporal variations. *J. Plankton Res.* 21, 1519–1536.
- Stammerjohn, S.E., Martinson, D.G., Smith, R.C., Yuan, X., Rind, D., 2008. Trends in Antarctic annual sea ice retreat and advance and their relation to ENSO and Southern Annular Mode Variability. *J. Geophys. Res.* 113. <https://doi.org/10.1029/2007JC004269>.
- Strickland, J.D.H., Parsons, T.R., 1972. *A Practical Handbook of Seawater Analysis.* Fisheries Research Board of Canada.
- Stuecker, M.F., Bitz, C.M., Armour, K.C., 2017. Conditions leading to the unprecedented low Antarctic sea ice extent during the 2016 austral spring season. *Geophys. Res. Lett.* <https://doi.org/10.1002/2017GL074691>.
- Thomas, M.K., Kremer, C.T., Klausmeier, C.A., Litchman, E., 2012. A global pattern of thermal adaptation in marine phytoplankton. *Science* 338, 1085–1088. <https://doi.org/10.1126/science.1224836>.
- Tréger, P., Jacques, G., 1992. Dynamics of nutrients and phytoplankton, and fluxes of carbon, nitrogen, and silicon in the Antarctic Ocean. *Polar Biol.* 12, 149–162.
- Turner, J., Comiso, J.C., Marshall, G.J., Lachan-Cope, T.A., Carleton, M.A., Jones, P.D., Lagun, V., Reid, P.A., Iagovkina, S., 2005. Antarctic climate change during the last 50 years. *Int. J. Climatol.* 25, 279–294. <https://doi.org/10.1002/joc.1130>.
- Turner, J., Phillips, T., Marshall, G.J., Hosking, J.S., Pope, J.O., Bracegirdle, T.J., Deb, P., 2017. Unprecedented springtime retreat of Antarctic sea ice in 2016. *Geophys. Res. Lett.* <https://doi.org/10.1002/2017GL073656>.
- Twining, B.S., Baines, S.B., 2013. The trace metal composition of marine phytoplankton. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 5, 191–215.
- Vaughan, D.G., Marshall, G.J., Connolley, W.M., Parkinson, C., Mulvaney, N.R., Hodgson, D.A., King, J.C., Pudsey, C.J., Turner, J., 2003. Recent rapid regional climate warming on the Antarctic Peninsula. *Clim. Change* 60, 243–274. <https://doi.org/10.1023/A:1026021217991>.
- Vernet, M., Smith, R.C., 2006. Measuring and modelling primary production in marine pelagic ecosystems. In: Fahey, J.Y., Knapp, A. (Eds.), *ILTER Net Primary Production Methods.* Oxford University Press, Oxford.
- Vernet, M., Martinson, D., Iannuzzi, R., Stammerjohn, S., Kozłowski, W., Sines, K., Smith, R., Garibotti, I., 2008. Primary production within the sea-ice zone west of the Antarctic Peninsula: I-sea ice, summer mixed layer, and irradiance. *Deep Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 55, 2068–2085. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.05.021>.
- Von Bodungen, B., Wunsch, M., Fürderer, H., 1991. Sampling and analysis of suspended and sinking particles in the northern North Atlantic. In: *Marine Particles: Analysis and Characterization.* AGU Geophysical Monography, pp. 47–56.
- Williams, P.J.I.E.B., Robertson, J.E., 1991. Overall planktonic oxygen and carbon dioxide metabolisms: the problem of reconciling observations and calculations of photosynthetic quotients. *J. Plankton Res.* 13, 153–169. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.plankt.a042366>.
- Zhang, R., John, S.G., Zhang, J., Ren, J., Wu, Y., Zhu, Z., Liu, S., Zhu, X., Marsay, C.M., Wenger, F., 2015. Transport and reaction of iron and iron stable isotopes in glacial meltwaters on Svalbard near Kongsfjorden: from rivers to estuary to ocean. *Earth Planet. Sci. Lett.* 424, 201–211.