



Universidad de Concepción

Dirección de Postgrado

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas-Programa de Magíster en Ciencias con  
mención en Oceanografía

**Variabilidad espacio-temporal de la producción primaria  
en la plataforma continental de Chile central (36°S-73°W);  
Causas y consecuencias.**

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

GIOVANNI TESTA  
CONCEPCIÓN-CHILE  
2017

Profesor Guía: Italo Masotti

Facultad de Ciencias del Mar y Recursos Naturales, Universidad de Valparaíso

Profesor co-Guía: Laura Farías

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción

# Universidad de Concepción

## Dirección de Postgrado

La Tesis de “*MAGÍSTER EN CIENCIAS CON MENCIÓN EN OCEANOGRAFÍA*” titulada “*VARIABILIDAD ESPACIO-TEMPORAL DE LA PRODUCCIÓN PRIMARIA EN LA PLATAFORMA CONTINENTAL DE CHILE CENTRAL (36°S-73°W); CAUSAS Y CONSECUENCIAS.*”, del Sr. “*GIOVANNI TESTA*” y realizada bajo la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, ha sido aprobada por la siguiente Comisión de Evaluación:

Dr. Italo Masotti  
Profesor Guía  
Universidad de Valparaíso

---

Dra. Laura Farías  
Profesor co-Guía  
Universidad de Concepción



---

Dr. Fabián Tapia  
Miembro Comité de Tesis  
Universidad de Concepción

---

Dr. Marcus Sobarzo  
Miembro Comité de Tesis  
Universidad de Concepción

---

Dra. Laura Farías  
Director  
Programa de Magíster en Ciencias c/m en Oceanografía  
Universidad de Concepción

---

*Viento a un largo y buena mar*



*“Un sogno realizzato smette di essere un sogno. Sogna in grande. Continua a sognare sempre. Sogna di lasciare un segno nella storia.”*

## AGRADECIMIENTOS

Un sentido agradecimiento a Italo y Laura por su apoyo, consejos, paciencia y confianza durante mi desarrollo personal y profesional en esta importante etapa.

Al Dr. Tapia, Dr. Sobarzo, Dr. Schneider, Dra. Morales, Dra. Yévenes y Dr. Escribano para dedicarme tiempo y atención durante nuestras fructíferas conversaciones.

A mi familia, Chiara, Roberto, Anna, Laura, Piera, Franco, Marco y Diego. Aunque muy lejos, siempre nos volveremos a encontrar.

A Lorena, mi sonrisa, por regalarme tranquilidad y cariño, por entenderme, por las largas noches a base de café.

A mis compañeros del Laboratorio de Biogeoquímica Isotópica por su apoyo, trabajo y dedicación. Sin ellos, el desarrollo de la presente tesis no habría sido posible.

A Sandra, Sebastián y Víctor, compañeros de oficina, de trabajo y amigos de verdad.

Al *Center for Climate and Resilience Research (CR2)*, por el apoyo financiero y logístico.



## *Curriculum Vitae*

Giovanni Testa

Nacido el 21 de Julio, 1990, en Milano, Italia

2010-2014: Grado en Ciencias del Mar, Universidad Católica de Valencia, España.

2015-2017: Magíster en Ciencias con mención en Oceanografía, Universidad de Concepción, Chile.

### PUBLICACIONES

Aguirre, C., García-Loyola, S., **Testa, G.**, Silva, D., Farías, L. “Insight into anthropogenic forcing on coastal upwelling off south-central Chile”, To be submitted to Earth's Future.

**Testa G.**, Masotti I., Farías L. “Temporal variability in net primary production (NPP) in an upwelling system; ten years of estimated and measured NPP rates (2006-2015)”, Submitted to Marine Ecology Progress Series.

**Testa G.**, Ramos M., Yannicelli B. “Review of time-space variability of hyper-oligotrophic conditions in the Southeast Pacific”. In preparation.

### ÁREAS DE INVESTIGACIÓN

Principal: Oceanografía Biofísica

Secundaria: Oceanografía Satelital

### EXPERIENCIA DOCENTE

Ayudante en curso de pregrado Oceanografía Física, Universidad de Concepción, Chile, 2016.

Ayudante en curso de pregrado Zoología marina y Sistemas de información geográfica, Universidad Católica de Valencia, España, 2013 y 2011.

### CRUCEROS OCEANOGRÁFICOS

- ECA 53, Instituto Antártico Chileno, Chile, 2017.
- CIMAR 22, Comité Oceanográfico Nacional, Chile, 2016.
- Serie de Tiempo Estación 18, Universidad de Concepción, Chile, 2016.
- Diagnóstico Ambiental y Manejo Sustentable de la Península de Mejillones, CEAZA, Chile, 2014.

## Tabla de Contenidos

AGRADECIMIENTOS.....	iv
<i>Curriculum Vitae</i> .....	v
Índice de Figuras.....	viii
Índice de Tablas.....	xi
Resumen.....	xii
Abstract.....	xiv
1.- INTRODUCCIÓN.....	1
2.- HIPÓTESIS Y OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	8
2.1. Hipótesis.....	8
2.2. Objetivos.....	8
2.2.1. Objetivo principal.....	8
2.2.2. Objetivos específicos.....	8
3.- MATERIAL Y MÉTODOS.....	9
3.1. Área de estudio y obtención de muestras.....	9
3.2. Índice de Productividad Fluvial.....	12
3.3. Índice de Surgencia Productiva.....	13
4.- RESULTADOS.....	15
4.1. Capítulo 1. Variabilidad temporal de la productividad primaria neta (PPN) en un sistema de surgencia; diez años de tasas de PPN medidas y estimadas (2006-2015).....	15
4.1.1. Flujos de nutrientes continentales y oceánicos a la zona costera.....	60
4.2. Capítulo 2. Variabilidad espacial de PPN y condiciones oceanográficas.....	64
5.- DISCUSIÓN.....	67
5.1. Variabilidad estacional.....	67
5.1.1. Condiciones de surgencia costera en Chile central y efectos sobre la productividad.....	67
5.1.2. Influencia fluvial y productividad basal.....	70

5.2. Otras escalas de variabilidad.....	73
5.2.1 Variabilidad semanal de PPN y <i>hot moments</i> .....	73
5.2.2 Influencia de eventos El Niño/La Niña sobre PPN en Chile central.....	74
5.3. Variabilidad espacial de PPN en Chile central y factores involucrados.....	76
5.4. Limitación por nutrientes a la PPN en Chile central.....	77
5.5. Tendencias interanuales y escenarios futuros.....	79
6.- CONCLUSIONES.....	84
7.- REFERENCIAS.....	85



## Índice de Figuras

- Figura 1.** Ciclo anual del estrés meridional del viento (líneas y marcadores negros) y Clorofila-a (líneas y marcadores verdes, paneles de la derecha) a lo largo del sistema de surgencia de Humboldt entre 2006 y 2015. Se representa el promedio mensual dentro de diferentes polígonos de datos satelitales (panel izquierdo): los polígonos rojos (azules) indican los límites externos de las cajas utilizadas para estrés de viento (Clorofila-a). Fuente: Elaboración propia..... 3
- Figura 2.** Destino (en porcentaje) del carbono producto de la PP en la zona frente a Concepción. PP: Producción Primaria, 100% del carbono producido; PS: Producción Secuestrada; PSB: Producción Secundaria Bacteriana; ZOO: Pastoreo por zooplancton; RM: Respiración Microbiana. \*: Los valores de Vargas *et al.* (2007) para BSP no sólo incluyen al bacterioplancton, sino también nanoflagelados heterótrofos y protozooplancton. La doble flecha azul indica transporte por advección horizontal. Fuente: Elaboración propia..... 7
- Figura 3.** Ancho de la plataforma continental (en colores) a lo largo del sistema de surgencia de Humboldt (a) y en la zona de estudio (b). En b) se detalla la ubicación geográfica de la Estación 18 (ST18), del Aeropuerto Carriel Sur (ACS) y de la estación de Coelemu (CS). Además, se indican las isobatas de 100, 200 y 2000 m (línea negra continua) y la ubicación de ríos y esteros en la zona de estudio (línea continua azul), con especial énfasis en el río Itata (RI) y Biobío (RBB). Fuente: Elaboración propia..... 12
- Figura 4.** Serie de tiempo de la concentración de Nitrato (a), Fosfato (b), Silicato (c) en la estación de Coelemu y d) serie de tiempo del Caudal del río Itata. Fuente: Elaboración propia..... 13
- Figura 5.** Serie de tiempo de la concentración promedio de Nitrato (a), Fosfato (b) y Silicato (c) entre 40 y 80 m en ST18 y d) serie de tiempo del Índice de Surgencia. Fuente: Elaboración propia..... 14
- Figura 6.** Serie de tiempo del flujo de Nitrato (a), Fosfato (b) y Silicato (c) en la estación de Coelemu. Fuente: Elaboración propia..... 60
- Figura 7.** Serie de tiempo del Índice de Productividad Fluvial (a) y de las contribuciones (en porcentaje) de Nitrato, Fosfato y Silicato (b) en la estación de la estación de Coelemu. Fuente: Elaboración propia..... 61
- Figura 8.** Serie de tiempo del flujo de Nitrato (a), Fosfato (b) y Silicato (c) en ST18. Fuente: Elaboración propia..... 62
- Figura 9.** Serie de tiempo del Índice de Surgencia Productiva (a) y de las contribuciones (en porcentaje) de Nitrato, Fosfato y Silicato (b) en ST18. Fuente: Elaboración propia... 62
- Figura 10.** Aporte promedio de índice de Surgencia Productiva (ISP) e Índice de Productividad Fluvial (IPF) durante tres periodos del año: a) flujo total, b) flujo de nitrato, c) flujo de fosfato y d) flujo de silicato. Fuente: Elaboración propia..... 63

- Figura 11.** Condiciones promedio (a) y desviación estándar (b) de Productividad Primaria Neta (colores) y temperatura superficial del mar (°C, isolíneas) en Chile central durante el periodo 2006-2015. Fuente: Elaboración propia..... 65
- Figura 12.** Promedios mensuales de temperatura superficial del mar (°C, isolíneas) y productividad primaria neta (colores) frente a la costa de Chile central. Nótese las diferencias en los límites de las escalas de color. Fuente: Elaboración propia..... 65
- Figura 13.** Distribución espacial de la salinidad superficial (1 m) frente a Chile central durante el periodo noviembre-abril (a) y mayo-octubre (b). Fuente: Elaboración propia.. 66
- Figura 14.** Ciclo anual del porcentaje de días con estrés de viento favorable a la surgencia y hundimiento costero en Chile central (a) y del Índice de Surgencia en diferentes franjas latitudinales (b). Fuente: Elaboración propia..... 69
- Figura 15.** Promedio de la frecuencia de Brunt-Väisälä a lo largo de la columna de agua durante tres periodos del año (en la leyenda) en ST18. Fuente: Elaboración propia..... 70
- Figura 16.** Ciclo anual de la salinidad superficial (0-5 m, a) y silicato superficial (0-5 m) y subsuperficial (20-40 m, b) en ST18. Los marcadores (estrellas y triángulos) indican el promedio mensual, mientras que el área en colores la desviación estándar. Fuente: Elaboración propia..... 72
- Figura 17.** Perfiles de salinidad durante la época invernal (Junio-Agosto) en ST18. En azul (rojo) se evidencian los perfiles que revelaron (no revelaron) influencia fluvial. Fuente: Elaboración propia..... 72
- Figura 18.** Análisis acumulativo año-año (paneles izquierdos) y bajo condiciones de El Niño, La Niña y neutrales del Índice de Surgencia (a-b), caudal de río Itata (c-d), régimen de precipitaciones (e-f) y PAR (g-h). Además, en los paneles derechos se muestra el valor climatológico de los 10 años completos. Fuente: Elaboración propia..... 75
- Figura 19.** Ciclo anual promedio del caudal de los ríos Biobío, Itata y Maule entre 2006 y 2015. Fuente: Elaboración propia..... 76
- Figura 20.** Serie de tiempo del promedio de la relación estequiométrica N:P (a) y N:Si (b) en la capa superficial (0-20 m, líneas y marcadores en color) y profunda (40-80 m, líneas y marcadores en negro) de la ST18. Fuente: Elaboración propia..... 78
- Figura 21.** Serie de tiempo de la relación estequiométrica N:P en la estación de Coelemu. Fuente: Elaboración propia..... 78
- Figura 22.** Serie de tiempo del promedio mensual de la concentración global de dióxido de carbono en la atmósfera terrestre entre 1980 y la actualidad; en rojo la línea de tendencia (pendiente de  $+1,73 \text{ ppm a}^{-1}$ ). Fuente de datos: <https://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/global.html>. Fuente: Elaboración propia..... 81
- Figura 23.** Variabilidad espacial de la tendencia de datos mensuales de vientos meridionales entre 1990 y 2015. Fuente: Aguirre *et al.* (env.)..... 81

**Figura 24.** (a) Variabilidad espacial de la tendencia de Clorofila-a a lo largo de la costa de Chile entre 2003 y 2015. Cada tendencia corresponde a una caja de datos de  $1^\circ \times 0,5^\circ$  (polígonos verdes en el panel izquierdo). A la derecha, la magnitud de la tendencia: cambio positivos (negativos) se marcaron en color rojo (azul). Las letras representan la significancia estadística de la tendencia según el test de Mann-Kendall: a =  $p < 0,05$  y b =  $p < 0,1$ . (b) Variabilidad espacial de la tendencia de PAR durante el periodo 2003-2015. Fuente: Adaptado de Aguirre *et al.* (env.)..... 82

**Figura 25.** Serie de tiempo de la anomalía con respecto al promedio mensual de PAR (a), fracción de nubes atmosféricas (b) y Clorofila-a en Chile central (c) entre 2003 y 2016. Los datos de cobertura de nubes (en porcentaje) se obtuvieron de Harris *et al.* (2014). Fuente: Elaboración propia..... 82

**Figura 26.** Serie de tiempo del promedio de 8 días del Índice de Surgencia (a) y Productividad Primaria Neta (b) en Chile central entre 2006 y 2016. Fuente: Elaboración propia..... 83



## Índice de Tablas

**Tabla 1.** Recopilación bibliográfica de estudios de PP en Chile. En rojo, datos y bibliografía consultada por Thiel *et al.* (2007); en negro la recopilación realizada en este trabajo. Fuente: Elaboración propia..... 5

**Tabla 2.** Fecha de inicio de la proliferación algal y su magnitud en cada año entre 2003 y 2015. Además, se indica la fecha en que se produjo el máximo en Clorofila-a y su magnitud. Fuente: Elaboración propia..... 69

**Tabla 3.** Tendencia y valor p del test de Mann-Kendall de la concentración promedio de nutrientes superficiales y profundos en ST18 entre 2003 y 2016. Fuente: Elaboración propia..... 83



## Resumen

Título: Variabilidad espacio-temporal de la producción primaria en la plataforma continental de Chile central (36°S-73°W); Causas y consecuencias.

Autor: Giovanni Testa.

Año: 2017.

Profesor guía: Italo Masotti.

Profesor co-guía: Laura Farías.

Los sistemas de surgencia de borde oriental son considerados como las zonas más productivas del océano global, aunque con una gran variabilidad latitudinal influenciada por el ancho de la plataforma continental y la fisiografía de la línea de costa y las fluctuaciones de las descargas fluviales. Particularmente, el sistema costero de Chile central, situado en la parte más ancha de la plataforma continental, aunque ha sido previamente bien estudiado desde el punto de vista oceanográfico, las dinámicas de Productividad Primaria Neta (PPN) no han sido comprendidas adecuadamente. En este trabajo analizamos la variabilidad espacio-temporal de la PPN utilizando mediciones *in situ* en la capa fótica con frecuencia mensual (estimadas con  $^{13}\text{C}$ ), junto con variables bio-oceanográficas, en una estación fija ubicada en la plataforma continental (36°30,8'S-73°07,75'W) y estimaciones satelitales de PPN (del modelo *Vertically Generalized Productivity Model*, VGPM) a lo largo de una década (2006-2015). Las tasas de PPN *in situ* variaron entre 0,03 y 18,29 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>. La PPN se relacionó de una manera significativa con los valores entregados por el modelo VGPM ( $r^2 = 0,61$ ), los cuales oscilaron entre 0,45 y 9,07 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>. Ambos indican una clara señal estacional, con tasas máximas entre noviembre y enero, sincrónico con la máxima inyección de nutrientes subsuperficiales vía surgencia costera y la elevada Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR, por sus siglas en inglés). Durante la temporada de invierno se observó una productividad basal de ~0,5 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>; ésta coincidió con bajos valores de PAR y altas descargas fluviales que incrementan la estratificación de la columna de agua y favorecen un cambio en la comunidad fitoplanctónica, con dominancia de nano y picofitoplancton. Las tasas de asimilación de carbono, junto con la distribución vertical de temperatura, salinidad, estratificación, PAR y nutrientes, sugieren que existen tres periodos distintos en el ciclo anual de PPN (alta productividad-activación de la surgencia, productividad

intermedia-decaimiento de la surgencia, productividad basal-estación húmeda), i.e. de octubre a enero aumenta la PPN en conjunto con promedios mensuales entre 1,81 y 6,43 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, de febrero a abril disminuye a valores promedios entre 0,73 y 1,81 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> y de Junio a Agosto se mantiene a niveles basales (entre 0,24 y 0,84 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>). La comparación estacional entre los flujos de nutrientes oceánicos y continentales reveló que durante la temporada de surgencia (septiembre-abril) los nutrientes introducidos a la capa fótica vía surgencia costera son de un orden de magnitud superior a los fluviales, mientras que en invierno los ríos actúan como la principal fuente de nutrientes a la zona de la plataforma continental. La variabilidad semanal parece jugar un rol importante en las estimaciones de PPN, sobre todo en periodo de surgencia. Además, observamos eventos puntuales (“*hot moments*”) con elevadas mediciones de PPN, hasta de 18,3 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>. Estos eventos, así como la variabilidad diaria y parte de la sinóptica de PPN introducen gran variabilidad al sistema, incluso mayor que la señal estacional. Además, se observó una moderada variabilidad interanual de PPN, en parte debido a *El Niño Southern Oscillation*, como El Niño (EN) y La Niña (LN), los cuales podría afectar la PPN en Chile central, con estimaciones menores (-6,4 %) durante EN con respecto a eventos LN. Por otro lado, la distribución espacial de PPN en la zona costera de Chile central parece estar regulada en principal medida por el ancho de la plataforma continental y la fisiografía de la línea de costa. Utilizando una década de mediciones de PPN, este es el primer trabajo que corrobora por primera vez que esta área es una de las más productivas a nivel mundial. La validación de mediciones y estimaciones de PPN facilitará la comprensión de la variabilidad estacional y anual y servirá como base para desarrollar modelos de productividad pesquera.

## Abstract

Title: Time-space variability of primary production in the continental shelf off central Chile (36°S-73°W); Causes and Consequences.

Author: Giovanni Testa.

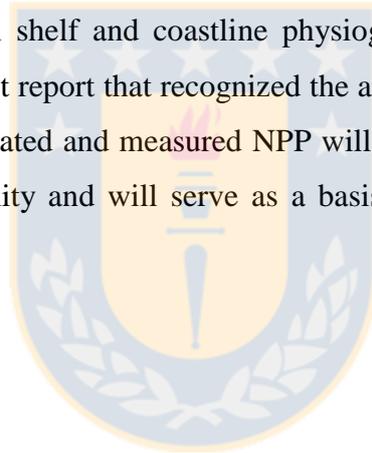
Year: 2017.

Director: Italo Masotti.

Co-Director: Laura Farías.

Eastern Boundary Upwelling Systems are considered to be the most productive zones in the world's ocean, although primary production substantially varies over time and space due to the width of the continental shelf and coast line's physiography and fluctuations in river runoff. Although it has been previously well-researched from an oceanographic point of view, the dynamics of primary production in the coastal system off central Chile, situated on the widest part of the continental shelf, remain poorly understood. The variability of Net Primary Production (NPP) was analyzed using *in situ* monthly measurements ( $^{13}\text{C}$  carbon assimilation) within the photic zone, along with bio-oceanographic variables from a time series station located on the continental shelf (36°30.8'S-73°07.75'W). Satellite-derived NPP estimates for 2006-2015 were obtained using the Vertically Generalized Productivity Model (VGPM). NPP rates measured *in situ* varied from 0.03 up to 18.29 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>. NPP was fairly well correlated with the VGPM estimated values ( $r^2 = 0.61$ ), which ranged from 0.45 to 9.07 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>. Both indicate clear seasonal patterns with maximum rates between November and January, concurrent with maximum input of subsurface nutrients via wind driven coastal upwelling and higher surface Photosynthetically Active Radiation (PAR). During the winter season a minimum basal rate was observed around 0.5 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, coinciding with low PAR and high river runoff which produces stratification and causes a shift in phytoplankton community, with nano and picophytoplankton being more abundant during this season. Carbon assimilation rates, along with the vertical distribution of temperature, salinity, stability, PAR and nutrients, suggested the annual NPP cycle is divided into three distinct periods (high productivity-upwelling activation, intermediate productivity-upwelling decay, basal productivity-wet season), i.e. October to January is increasing with monthly average estimates between 1.81 and 6.43 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, February to April is decreasing (0.73-1.81 g C

$\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) and June to August is at basal levels (from 0.24 to 0.84  $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ). The seasonal comparison between oceanic and continental fluxes of nutrients reveals that during the upwelling season (September-April) the input of nutrients produced by wind-driven coastal upwelling was one order of magnitude higher than the continental's, whereas rivers were the main source of nutrients in the zone of the continental shelf during the wet season. Weekly variability seems to play an important role in NPP variability, especially during spring-summer. We observed "hot moments" when NPP rates were highly increased, up to 18.3  $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ . These events, along with daily and part of the NPP synoptic variability, introduce high variability within the system, even higher than seasonal fluctuations. In addition, a modest interannual variability was observed in the seasonal NPP cycle, partly due to El Niño Southern Oscillation, either as El Niño (EN) and La Niña (LN), which may affect NPP in central Chile, with lower estimates (-6.4 %) during EN compared to LN. On the other hand, the NPP space variability in central Chile seems to be mainly controlled by the width of the continental shelf and coastline physiography. Using a decade of NPP measurements, this is the first report that recognized the area as one of the most productive globally. Validation of estimated and measured NPP will enable a better understanding of seasonal and annual variability and will serve as a basis to develop models of fisheries production.



## 1. INTRODUCCION

La productividad primaria (PP) es la síntesis de materia orgánica realizada por organismos autótrofos (tanto fotoautótrofos como quimioautótrofos). En el caso de la PP fotoautótrofa, es el resultado de dos procesos acoplados: la fotosíntesis y la biosíntesis. Las dos reacciones, en forma simplificada y conjunta, pueden escribirse:



El plancton fotoautótrofo marino es la base de la trama trófica y está implicado en los principales ciclos biogeoquímicos del planeta (e.g. Carbono, Nitrógeno, Fósforo). Aunque la comunidad fitoplanctónica marina representa apenas el 0,2% (~1 Pg C) de la biomasa autótrofa global (Field *et al.* 1998) estos organismos tienen una gran relevancia en los flujos de carbono ya que la PP neta (PPN) oceánica integrada es del mismo orden de magnitud que la terrestre (~48,5 Pg C/año y ~56,4 Pg C/año, respectivamente; Field *et al.* 1998). En ambiente oceánico el fitoplancton se encarga de producir el ~91,5% de la PPN (Raven 2001). Las zonas de surgencia de borde oriental, aunque ocupan sólo el 0,3% de la superficie del océano, aportan hasta el 2% de la productividad marina global (Carr & Kearns 2003). Estas regiones eutróficas se consideran como los lugares más productivos del océano y pueden ser clasificados como zonas *High Nutrient High Productivity* (HNHP). Los altos aportes de nutrientes de las zonas de surgencia hacen que su factor-F ( $\text{PP nueva} * [\text{PP nueva} + \text{PP regenerada}]^{-1}$ ) sea muy elevado (~0,8 según Chester 2000) y que contribuyan en un 11% de la PP nueva anual (Chavez & Toggweiler 1995).

Visto desde un contexto global a uno regional, el sistema de surgencia frente a la costa Chilena es extremadamente productivo (de la misma magnitud del HNHP de Perú y aproximadamente dos veces el HNHP de California; Thiel *et al.* 2007); esto es evidenciado en los reportes de altas capturas marinas (2,5 millones de toneladas en el año 2012, Tabla 2 en FAO 2014), dejando a Chile en la octava posición mundial por producción pesquera marina. La geografía de Chile continental es única y distintiva por su larga distribución latitudinal y su línea de costa irregular con islas, golfos, bahías y fiordos. Estos factores producen una elevada heterogeneidad espacio-temporal de la PPN y de la Clorofila a (Chl<sub>a</sub>) dentro del sistema HNHP (Tabla 1). La alta concentración de nutrientes inorgánicos se debe a una sumatoria de fuentes oceánicas (en gran medida por las masas de agua implicadas en la surgencia) y continentales (limnológicas) cuya importancia relativa cambia latitudinal y temporalmente.

A grandes rasgos, podemos observar una surgencia casi-constante durante todo el año en la zona norte de Chile (18-30°S), mientras que en la zona centro-sur (30-40°S) presenta un marcado ciclo estacional debido al desplazamiento meridional del Anticiclón del Pacífico Sur (APS) a lo largo del año (Escribano *et al.* 2004; Fuenzalida *et al.* 2008; Fig.1). La variabilidad estacional en la surgencia se refleja también en las observaciones *in situ* de PP a lo largo de Chile (Tabla 1): en la zona sometida a una surgencia casi-constante se observan magnitudes parecidas durante el invierno y verano (e.g. en Coquimbo), mientras que más al sur (e.g. Concepción) el ciclo estacional de PP es más marcado. La zona norte, con la excepción de algunos focos de surgencia muy localizados (e.g. Iquique y la Península de Mejillones), presenta bajos valores de PP comparada con el centro-sur del país (e.g. Concepción y los fiordos de la Patagonia chilena, Tabla 1). A través de mediciones satelitales (SeaWiFS), se observa una visión más regional de las zonas productivas que abarcan diferentes extensiones: al norte de 19° S la isolínea de 5 mg m<sup>-3</sup> de Chl<sub>a</sub> (a menudo utilizado como indicador de biomasa fitoplanctónica) está confinada a 100 km del litoral, entre los 19-24° S se encuentra en los primeros 20 km, mientras que al sur de 29° S se alcanzan dichas concentraciones en la banda hasta 200 km mar adentro (Yuras *et al.* 2005). Esto último, junto con la actividad de mesoescala, tiene implicancias en la distribución costa-océano de PPN (Uitz *et al.* 2010) y en la magnitud de los flujos de carbono.

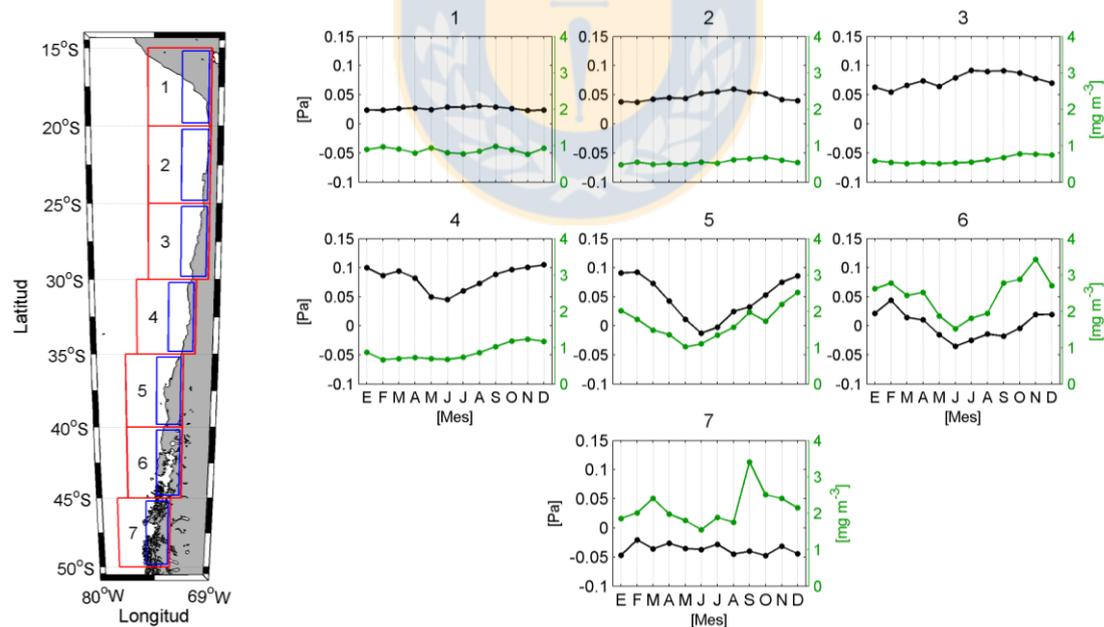
Los avances en las últimas tres décadas de la tecnología óptica satelital permiten estimar tasas globales de PPN (total y fraccionada) en tiempo semi-real con diferentes modelos (e.g. Behrenfeld & Falkowski 1997a; Behrenfeld & Falkowski 1997b; Behrenfeld *et al.* 2005; Hirata *et al.* 2009). El modelo reconocido como estándar es el *Vertically Generalized Production Model* (VGPM, Behrenfeld & Falkowski 1997a; <http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/>) que utiliza como variables de entrada para el cálculo de PPN la concentración de Chl<sub>a</sub> superficial satelital, la radiación fotosintéticamente activa (PAR, por sus siglas en inglés), la temperatura superficial del mar y la duración del día.

En las costas de Chile la climatología estacional de PPN fraccionada registrada remotamente revela que el microfitoplancton (>20 µm) es la fracción que más aporta a la productividad total (Uitz *et al.* 2010) y a los flujos de carbono (Montero *et al.* 2007). El aporte a la PPN de las otras fracciones fitoplanctónicas (nano y picofitoplancton, 2-20 µm y <2-3 µm; respectivamente) podría ser más relevante durante la estación invernal, así lo sugieren las observaciones satelitales (Uitz *et al.* 2010) y las observaciones *in situ*, en

donde el picofitoplancton (<2-3  $\mu\text{m}$ ) podría contribuir en gran medida (hasta ~60%) a la Chl\_a en periodo de no surgencia (Figura 3 de Collado-Fabbri *et al.* 2011).

Respecto a la variabilidad interanual, varios estudios han demostrado que fenómenos aperiódicos de origen ecuatorial (e.g. *El Niño Southern Oscillation*, ENSO) pueden llegar a afectar la productividad y composición de la comunidad fitoplanctónica (Tabla 1; Escribano *et al.* 2004) de la zona septentrional de Chile. Se ha demostrado la influencia de eventos El Niño (EN) y La Niña (LN) sobre regímenes de surgencia y precipitaciones en Chile central (Montecinos & Aceituno 2003, Montecinos & Gomez 2010), mientras que existe un vacío de información en cuanto a los efectos de estos eventos sobre la productividad biológica y la fenología del fitoplancton (Corredor-Acosta *et al.* 2015).

En un escenario de cambio climático como el actual, la hipótesis de Bakun (1990) respecto a una posible intensificación de la surgencia costera podría regular la tendencia interanual de la PPN. Por otro lado, la megasequía y déficit hídrico que afecta a Chile central a partir de 2010 (CR2 2015) podría también llegar a tener repercusiones sobre la PPN costera.



**Figura 1.** Ciclo anual del estrés meridional del viento (líneas y marcadores negros) y Clorofila-a (líneas y marcadores verdes, paneles de la derecha) a lo largo del sistema de surgencia de Humboldt entre 2006 y 2015. Se representa el promedio mensual dentro de diferentes polígonos de datos satelitales (panel izquierdo): los polígonos rojos (azules) indican los límites externos de las cajas utilizadas para estrés de viento (Clorofila-a). Fuente: Elaboración propia.

Una región privilegiada para estudiar la variabilidad estacional e interanual de la PPN es la zona costera frente a Concepción, ya que se dispone de una serie de tiempo (SDT) de mediciones *in situ* de PPN y datos bio-oceanográficos de una estación fija (Estación 18, ST18) ubicada en la plataforma continental (distancia a la línea de costa = 13 km, profundidad = 92 m). Esta área estaría influenciada directamente tanto por focos activos de surgencia como por los aportes del río Itata (RI) y eventualmente del río Biobío. La SDT de PPN de la ST18, de frecuencia mensual y con mediciones *in situ*, es única en el Pacífico sureste debido a su larga duración (de enero 2006 hasta la fecha). Dada su longitud y frecuencia de muestreo, la SDT permitiría captar la variabilidad estacional e interanual de PPN pero no la variabilidad a escala diaria y sinóptica (Sobarzo *et al.* 2010; Daneri *et al.* 2012).

En esta zona frente a Concepción durante la primavera y el verano predominan los vientos del S-SW (Sobarzo *et al.* 2007). Esto provoca un transporte de agua costa afuera y favorece el movimiento ascendente de agua subsuperficial que caracteriza la surgencia estacional de esta zona. El agua implicada en la surgencia a los 36° S del borde occidental del continente suramericano es mayormente el Agua Ecuatorial SubSuperficial (AESS, González *et al.* 2007). Esta masa de agua de origen ecuatorial se caracteriza por alta salinidad (>34,5), bajas concentraciones de oxígeno disuelto (<1 ml l<sup>-1</sup>) y alta concentración de nutrientes inorgánicos (promedio de 21,7 μM para nitrato y 1,6 μM de fosfato; Okuda *et al.* 1983; Fuenzalida *et al.* 2007). De esta manera, la surgencia costera frente a Concepción provoca, entre otros, enfriamiento, aparición de una mínima de oxígeno somera, inyección de nutrientes a la capa fótica y alta biomasa fitoplanctónica que favorece la productividad de toda el área.

La ST18 (ubicada a aproximadamente 27 km de la desembocadura del RI) podría estar afectada por las descargas fluviales estacionales de este río (caudal promedio de 288 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>, Sobarzo *et al.* 2007). Durante la temporada invernal la pluma de RI se hace más extensa y deriva hacia el sur (y la ST18) debido a los patrones de viento del N y al efecto de la rotación de la Tierra (Saldías *et al.* 2012).

La actividad de surgencia parece ser dominante en los aportes y fertilización por nutrientes durante la época productiva, ya que el desplazamiento hacia el sur de APS durante el verano austral provoca menores tasas diarias de precipitaciones y descargas fluviales (Sobarzo *et al.* 2007; Iriarte *et al.* 2012). No obstante, los vientos del N favorables

**Tabla 1.** Recopilación bibliográfica de estudios de PP en Chile. En rojo, datos y bibliografía consultada por Thiel *et al.* (2007); en negro la recopilación realizada en este trabajo. Fuente: Elaboración propia.

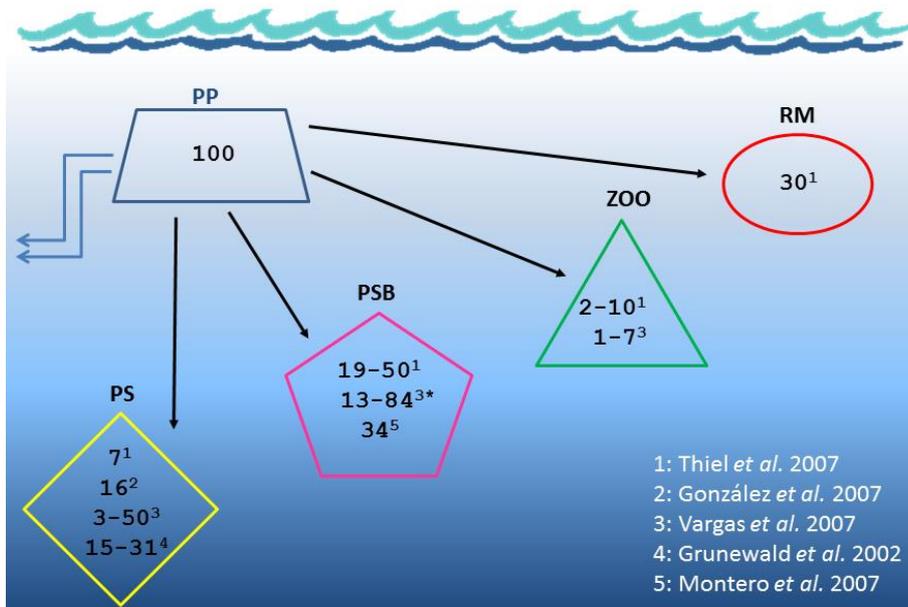
Zona	Período	PP [g C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> ]	Chl_a [mg m <sup>-2</sup> ]	Método	Tamaño dominante [% total Chl_a]	Principales taxones de fitoplancton	Referencia
Antofagasta	El Niño '97-98	0.3-6.0	11.7-175.4	<sup>14</sup> C, O <sub>2</sub>	48-68% nanoplankton	<i>Gymnodium</i> sp., <i>Pseudo-nitzschia cf. delicatissima</i>	Pizarro <i>et al.</i> 2002 Iriarte <i>et al.</i> 2000 Ulba <i>et al.</i> 2001 Troncoso <i>et al.</i> 2003 Iriarte and González 2004 Montecino <i>et al.</i> 1998
Coquimbo y Valparaíso	No el Niño (2000-2002)	1.1-8.1	47-695		60-86% microphytoplankton		Montecino <i>et al.</i> 1996 Montecino and Pizarro 1995 Avaria & Muñoz 1982 Montecino and Quiroz 2000 Troncoso <i>et al.</i> 2003 Montecino <i>et al.</i> 1998
	1992-1994; 1995	Total: 0.14-2.9 Summer: 0.6-2.2 Winter: 0.6-1.0	8.0-92.5	<sup>14</sup> C, O <sub>2</sub>	Winter: 59% nanoplankton	<i>Chaetoceros</i> spp., <i>Thalassiosira</i> spp., <i>Rhizolenia</i> spp., <i>Detonula pumila</i> , <i>Guinardia delicatula</i> , <i>Eucampia cornuta</i>	Montero <i>et al.</i> 2007 González <i>et al.</i> 2007 González <i>et al.</i> 1997 Iriarte and Bernal 1990 Ahumada 1989 Daneri <i>et al.</i> 2000 Troncoso <i>et al.</i> 2003 Montecino <i>et al.</i> 2004 Cuevas <i>et al.</i> 2004 Montecino <i>et al.</i> 1998 Iriarte <i>et al.</i> 2012 Daneri <i>et al.</i> 2012
Concepción	2003-2006 2006-2008	Oct-April: 1-25.8 May-Sept: ~0-1.8	13-841 12-34	<sup>14</sup> C, O <sub>2</sub> , <sup>13</sup> C	Winter: 48% nanoplankton Spring: 84% microphytoplankton	<i>Skeletonema costatum</i> , <i>Chaetoceros curvisetus</i> , <i>Chaetoceros socialis</i> , <i>Thalassiosira</i> spp., <i>Protoperidinium</i> spp., <i>Dicophys</i> spp., <i>Ceratium</i> spp.	Jacob <i>et al.</i> 2014 Montecino and Pizarro 2008 González <i>et al.</i> 2010 Montero <i>et al.</i> 2011 González <i>et al.</i> 2013
Floridas	Nov 2006-2007-2008	North: 2.1-15.1 Central: 1.0-4.3 South: 0.12-2.9	30.44-298.92 6.05-36.52 2.09-24.04	<sup>14</sup> C, O <sub>2</sub>	North: 61% microphytoplankton South: >50% nanophytoplankton	<i>Skeletonema costatum</i> , <i>Guinardia delicatula</i> , <i>Thalassiosira minuscula</i> , <i>Chaetoceros</i> spp.	
	2006-2008-2009	Spring: 0.04-5.4 Summer: 2.2-3.8 Fall: 0.3-0.7 Winter: 0.04-0.4	16.8-447.0 19.7-44.5 15.8-31.6 1.0-25.0				

al *downwelling* o hundimiento costero que caracterizan el invierno (Aguirre *et al.* 2012), junto con la descarga de agua dulce continental que aumenta la estratificación vertical (Sobarzo *et al.* 2007), podrían bloquear o frenar en gran medida los aportes oceánicos de nutrientes.

Durante la época más productiva, las mayores biomásas están asociadas al aumento del microfitoplancton, en particular de las diatomeas que dominan la comunidad fitoplanctónica en el área (Montero *et al.* 2007). Las mayores concentraciones de diatomeas se encuentran en el *peak* subsuperficial y durante el periodo primavera/verano, mientras que las máximas concentraciones de tintínidos y dinoflagelados presentan un desfase temporal con respecto al máximo de diatomeas (González *et al.* 2007).

El paradigma original de zonas de surgencia caracterizadas por “cadenas tróficas tradicionales” (con escasos niveles y una alta eficiencia de transferencia, Ryther 1969) ha sido modificado, poniendo énfasis en el alto porcentaje de PPN que entra a la vía trófica microbiana con respecto al que se encamina por la vía herbívora (Fig. 2). Eventos de surgencia pueden incrementar el secuestro y exportación de carbono orgánico particulado por debajo de 50 m (Grunewald *et al.* 2002); las diatomeas, junto con dinoflagelados y los pellets fecales de eufáusidos constituyen la principal componente del dicho flujo vertical en la plataforma continental (González *et al.* 2009).

En este contexto, y considerando la importancia de la PPN en los flujos de carbono en esta región, esta tesis tiene como objetivo principal estudiar la variabilidad estacional e interanual de PPN costera en la zona de surgencia frente a Concepción e inferir sobre el rol de los principales factores implicados. Para esto, se utilizarán estimaciones de PPN obtenidas *in situ* de la ST18 (calculados como asimilación de  $^{13}\text{HCO}_3^-$ ), y desde datos satelitales con un modelo VGPM (Behrenfeld & Falkowski 1997a) a lo largo de una década (2006-2015).



**Figura 2.** Destino (en porcentaje) del carbono producto de la PP en la zona frente a Concepción. PP: Producción Primaria, 100% del carbono producido; PS: Producción Secuestrada; PSB: Producción Secundaria Bacteriana; ZOO: Pastoreo por zooplancton; RM: Respiración Microbiana. \*: Los valores de Vargas *et al.* (2007) para BSP no sólo incluyen al bacterioplancton, sino también nanoflagelados heterótrofos y protozooplancton. La doble flecha azul indica transporte por advección horizontal. Fuente: Elaboración propia.

## 2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS ESPECÍFICOS

### 2.1. Hipótesis:

**Hp1:** La variabilidad estacional de PPN en la zona frente a Concepción responde exclusivamente a los aportes de nutrientes por surgencia costera.

**Hp2:** La variabilidad interanual de PPN en la zona frente a Concepción se asocia a una señal remota dada por el ciclo ENSO.

**Hp3:** La variabilidad espacial de PPN en la zona frente a Concepción es regulada exclusivamente por el ancho de la plataforma continental.

### 2.2. Objetivos

**2.2.1. Objetivo principal:** Estudiar la variabilidad espacial y temporal (a escala estacional e interanual) de la PPN marina en la zona de surgencia frente a Concepción e inferir sobre el rol de los principales factores involucrados.

#### 2.2.2. Objetivos específicos:

1. Analizar la variabilidad estacional e interanual de datos de PPN, aportes de nutrientes por vía fluvial y por surgencia costera.
2. Evaluar la consistencia entre estimaciones de PPN del modelo VGPM y observaciones *in situ* en la zona frente a Concepción.
3. Analizar la variabilidad espacial de la PPN y de las variables oceanográficas en la zona de surgencia frente a Concepción.

### 3. MATERIAL Y MÉTODOS

#### 3.1. Área de estudio y obtención de muestras

La zona de estudio está ubicada en la zona costera de Chile central y se caracteriza por una de las plataformas continentales más anchas de Chile Continental, delimitada por dos cañones submarinos, el del RI y Biobío (Sobarzo & Djurfeldt 2004; Fig. 3). Este segmento de costa se define por un ancho del frente de surgencia de aproximadamente 25 km (Pizarro 1999) y una marcada estacionalidad, siendo más intenso durante el verano (Letelier *et al.* 2009). La distancia del frente de surgencia con respecto a la línea de costa depende de la ubicación de los principales focos surgencia (i.e. Punta Nugurne, 35°57'S, y Punta Lavapié, 37°08'S), del ancho de la plataforma continental y de la presencia de remolinos, filamentos y del jet costero (Sobarzo & Djurfeldt 2004; Letelier *et al.* 2009).

La mayoría de los datos *in situ* (i.e. temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, PAR, concentración de nutrientes, Chl\_a) provienen de la SDT COPAS (ST18), una estación fija ubicada en el centro de la plataforma continental a aproximadamente 18 mn de la línea de costa y a una profundidad de ~92 m (Fig. 3). El diseño de muestreo, técnicas analíticas, equipos empleados para la obtención de la mayoría de las muestras en ST18, junto con los análisis de laboratorio, están especificados en el apartado 4.1.

Se obtuvo un total de 54 mediciones *in situ* de PPN entre 2006 y 2014 en ST18 (Fig. 3). Se calcularon las tasas de asimilación de carbono (TAC) a través de incubaciones a lo largo de la columna de agua utilizando la adición de  $^{13}\text{C}$ -bicarbonato (Slawyk *et al.* 1977). Las muestras estuvieron contenidas en botellas de policarbonato de 0,6 l, entre la superficie y una profundidad mínima de 35 m. La concentración de trazador  $^{13}\text{C}$  fue 3,6456 mg  $^{13}\text{C}$  ml $^{-1}$ , que es equivalente a 0,5 mmoles ml $^{-1}$ . A cada muestra se añadieron 0,5 ml de trazador  $^{13}\text{C}$ , que corresponde aproximadamente al 10% de enriquecimiento. Inmediatamente después de la adición del trazador, los frascos de incubación se desplegaron a las profundidades de muestreo para la incubación *in situ*, iniciándose antes del amanecer con un período de incubación de 10-12 h (desde el amanecer). La incubación se terminó mediante filtración suave al vacío (<100 mm Hg) a través de filtros GF/F previamente muflados. Los filtros obtenidos se secaron a 60°C durante 24 horas y luego se almacenaron a temperatura constante hasta el análisis de laboratorio mediante espectrómetro de masa de fraccionamiento isotópico (Finnigan Delta Plus IRMS).

Las tasas de PPN se determinaron como TAC ( $\text{mg C m}^{-3} \text{ t}^{-1}$ ) (Fernández *et al.* 2005, Raimbault *et al.* 1999) según la ecuación (1):

$$\rho DI^{13}C = \left[ \frac{(\%R_{POC} - R_n) * \left( \frac{POC}{12 * V_f} \right)}{\%R_{DIC}} \right] * 12 \quad (1)$$

$$\%R_{DIC} = \frac{\left( \frac{V^{13}C * ^{13}DIC}{V_b} \right) + DIC_i * 0,01112}{DIC_i - \frac{V^{13}C * ^{13}DIC}{V_b}} * 100 \quad (2)$$

donde  $V_f$  representa el volumen filtrado, POC es la cantidad de carbono orgánico particulado recuperada en el filtro después de la incubación y medida por espectrometría de masas ( $\mu\text{g}$ ). El exceso de enriquecimiento del trazador después de la inoculación ( $T_o$ ) está indicado por  $\%R_{DIC}$ , calculado usando la ecuación (2).  $\%R_{POC}$  indica el enriquecimiento de  $^{13}\text{C}$  en el filtro después de la incubación, medido por la masa del trazador. En la ecuación (2),  $V^{13}\text{C}$  indica el volumen de  $^{13}\text{C}$  añadido a la muestra durante la inoculación, mientras que  $^{13}\text{DIC}$  explica la concentración de trazador añadida a la muestra ( $3,6456 \text{ mg } ^{13}\text{C ml}^{-1}$ ).  $DIC_i$  representa la cantidad inicial de Carbono Inorgánico Disuelto en la muestra antes de la inoculación. Para este estudio, se utilizó un valor constante de  $26 \text{ mg C l}^{-1}$ , basado en las mediciones realizadas en el área (Paulmier, datos no publicados).  $V_b$  es el volumen en el matraz de incubación (0,6 l). El valor final de PPN se calculó mediante la integración de las mediciones de TAC dentro de la capa fótica a lo largo del día.

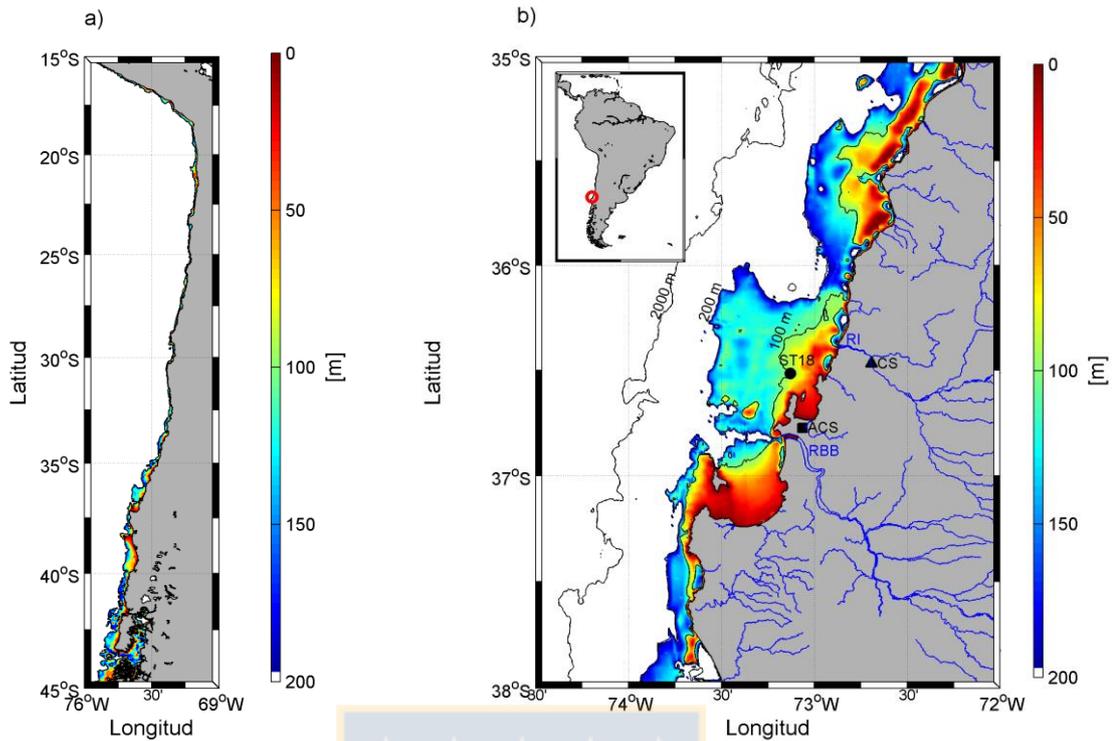
Los datos trimestrales de nitrato y de fosfato disuelto ( $\text{mg l}^{-1}$ ) de 1987 hacia 2011 y los datos del caudal medio diario ( $\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) del RI en la estación de Coelemu (Fig. 3) fueron obtenidos de la Dirección General de Aguas (<https://www.dga.cl>). Los datos diarios de precipitaciones provinieron de la estación meteorológica Carriel Sur (Fig. 3), ubicada en el aeropuerto de la ciudad de Concepción, la cual forma parte de las estaciones de la Dirección General de la Aeronáutica Civil de Chile.

Con el fin de analizar la variabilidad espacio-temporal de la salinidad superficial, acoplamos datos del *World Ocean Database* 2013 actualizados hasta 2016 (<https://www.nodc.noaa.gov/OC5/WOD13/>) con los perfiles de salinidad del proyecto FIP 2004-3 (llevado a cabo entre Septiembre y Octubre del 2004). Los datos FIP 2004-3 se obtuvieron de la base de datos del Fondo de Investigación Pesquera y Acuicultura (<http://www.fip.cl/>).

Por otro lado, las características (fuente, resolución espacio-temporal, límites espaciales de la grilla) de la mayoría de los datos satelitales de nivel 3 utilizados en este trabajo (i.e. PAR, Chl\_a, estrés de viento, coeficiente de atenuación difusa), así como la metodología utilizada para estimar productos derivados (Índice de Surgencia, profundidad de la capa fótica, contribución de clases de tamaño de fitoplancton a la Chl\_a) están especificadas en la sección 4.1. Además, analizamos los datos de temperatura superficial del mar del sensor MODIS (compuestos de 8 días con una resolución espacial de 4 km) entre el 2006 y 2015.

Se utilizaron las estimaciones de PPN del modelo estándar VGPM (Behrenfeld & Falkowski 1997a) entre 2006 y 2015, extrayendo el promedio de 8 días con una resolución espacial de ~9 km de la página Ocean Productivity: <http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/>. El VGPM estándar fue el modelo que dio los mayores coeficientes de determinación ( $r^2 = 0,66$ ) con 610 mediciones *in situ* de PPN calculadas en la corriente de California (Kahru *et al.* 2009).

Con el fin de obtener estimaciones satelitales representativas, en primer lugar se creó una serie temporal de PPN con las estimaciones promedio de 8 días más próximas a las mediciones *in situ*. En segundo lugar, se compararon diferentes cajas de píxeles utilizando estadísticos básicos para comparar datos *in situ* y satelitales (Świrgoń & Stramska 2015). Este análisis muestra el mayor coeficiente de determinación ( $r^2$ ), y menores errores, dentro de los límites de 72°45'-74°W, 36-37°S (Tabla 1 de la sección 4.1), una zona de  $13 \times 10^3 \text{ km}^2$ , con un 55% de su superficie situada sobre la plataforma continental. Las regresiones lineales se realizaron usando la regresión reducida del eje mayor modelo II (Legendre & Legendre 1998). Durante el análisis estadístico, se utilizó el valor medio de la caja, excepto en un caso, el píxel más cercano a ST18, que utilizó una única estimación. Si una estimación promedio incluyó al menos el 33% de los píxeles, se consideró válida.



**Figura 3.** Ancho de la plataforma continental (en colores) a lo largo del sistema de surgencia de Humboldt (a) y en la zona de estudio (b). En b) se detalla la ubicación geográfica de la Estación 18 (ST18), del Aeropuerto Carriel Sur (ACS) y de la estación de Coelemu (CS). Además, se indican las isobatas de 100, 200 y 2000 m (línea negra continua) y la ubicación de ríos y esteros en la zona de estudio (línea continua azul), con especial énfasis en el río Itata (RI) y Biobío (RBB). Fuente: Elaboración propia.

### 3.2. Índice de Productividad Fluvial

Los flujos de nutrientes continentales se calcularon utilizando la ecuación (3):

$$F = Q C \quad (3)$$

donde  $Q$  es el caudal (en  $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ ) promedio de los últimos tres días anteriores a la campaña de muestreo (Léniz *et al.* 2012) y  $C$  es la concentración de nutrientes (en  $\text{mol m}^{-3}$ , Fig. 4) en la estación de Coelemu. Previamente, fue necesario convertir la concentración de nutrientes de unidades de masa ( $\text{g m}^{-3}$ ) a moles ( $\text{mol m}^{-3}$ ) utilizando (4):

$$\text{mol} = g \text{ PM}^{-1} \quad (4)$$

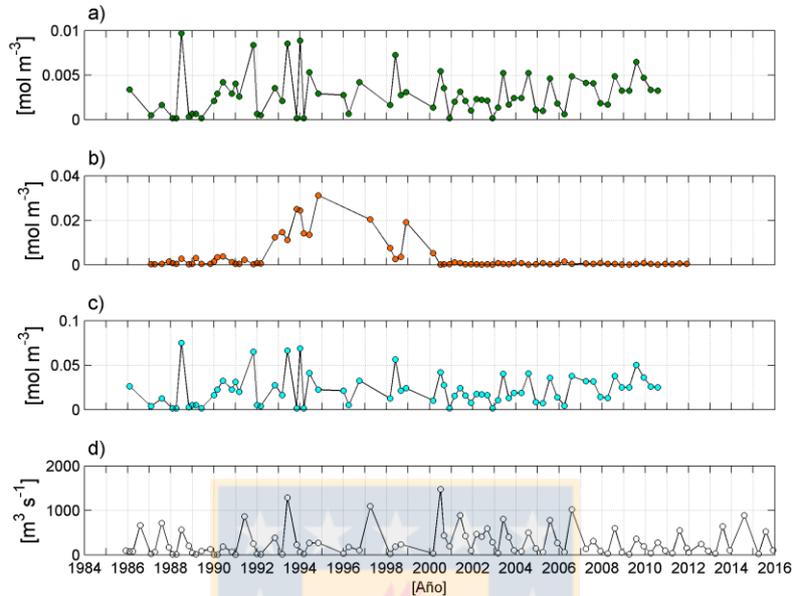
donde  $\text{PM}$  es el peso molecular correspondiente ( $\text{NO}_3 = 62 \text{ g mol}^{-1}$ ;  $\text{PO}_4 = 94 \text{ g mol}^{-1}$ ). De esta manera resultó un flujo con unidades  $\text{mol s}^{-1}$  que extrapolamos a unidades diarias ( $\text{kmol d}^{-1}$ ; con  $1 \text{ kmol} = 10^3 \text{ mol}$ ).

Debido a la ausencia de datos de concentración de silicato disuelto en la estación de Coelemu, el flujo de silicato se obtuvo a través de la relación estequiométrica  $\text{SiO}_4:\text{NO}_3 = 7,745 (\mu\text{M} / \mu\text{M})$ ; Yévenes, comunicación personal).

Finalmente, el Índice de Productividad Fluvial (IPF) se calculó siguiendo (5):

$$IPF = FN + FP + FS \quad (5)$$

Donde  $F_N$  representa el flujo de nitrato,  $F_P$  el de fosfato y  $F_S$  el de silicato.



**Figura 4.** Serie de tiempo de la concentración de Nitrato (a), Fosfato (b), Silicato (c) en la estación de Coelemu y d) serie de tiempo del Caudal del río Itata. Fuente: Elaboración propia.

### 3.3. Índice de Surgencia Productiva

El flujo de nutrientes oceánicos se calculó aplicando la ecuación (6):

$$F = IS C \quad (6)$$

donde  $IS$  es el Índice de Surgencia ( $m^3 s^{-1}$ ) promedio de los últimos tres días anteriores a la campaña de muestreo y  $C$  es la concentración promedio entre los 40 y 80 m para Nitrato, Fosfato y Silicato en ST18 (en  $\mu M$ , Fig. 5).  $IS$ , basado en el transporte de Ekman, se calculó para 1000 m de costa, a diferencia de la sección 4.1. Esto debido a que el RI tiene una desembocadura con un ancho aproximado de 1 km y quisimos comparar los dos flujos a la zona costera en un espacio con un orden de magnitud parecido.

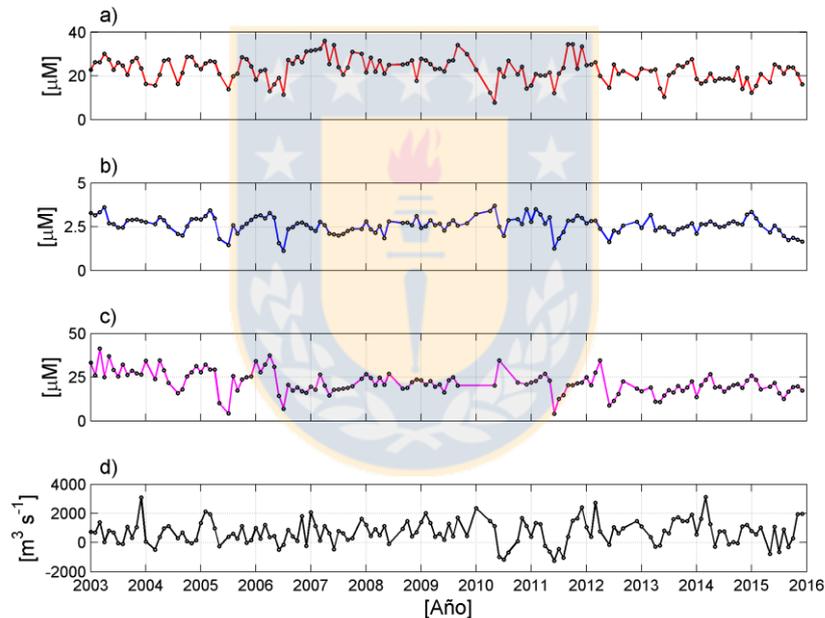
Convirtiendo las concentraciones a  $mmol m^{-3}$  y multiplicando por  $IS$  (en  $m^3 s^{-1}$ ), llegamos a un flujo con unidades  $mmol s^{-1}$  que finalmente extrapolamos a unidades diarias ( $kmol d^{-1}$ ; con  $1 kmol = 10^3 mol$ ).

El Índice de Surgencia Productiva se calculó sumando los flujos de nitrato, fosfato y silicato, como se explica en (7):

$$ISP = FN + FP + FS \quad (7)$$

donde  $F_N$  representa el flujo de nitrato,  $F_P$  el de fosfato y  $F_S$  el de silicato.

ISP tiene varias limitaciones a tener en cuenta, ya que indicará exclusivamente el flujo de nutrientes advectados hacia la superficie por surgencia inducida por viento, suponiendo un campo de viento constante en magnitud y dirección (sin considerar el rotor del viento y el bombeo de Ekman) y un océano sin límites verticales y horizontales (ignorando la surgencia inducida por accidentes topográficos y por ondas atrapadas a la costa). Además, supone que el volumen de agua desplazado por transporte (zonal) de Ekman durante vientos favorables a la surgencia costera es remplazado enteramente por aguas subsuperficiales a través de un movimiento de advección vertical; mientras que el viento norte resultante en hundimiento costero causa una pérdida de nutrientes de la capa fótica hacia aguas profundas.



**Figura 5.** Serie de tiempo de la concentración promedio de Nitrato (a), Fosfato (b) y Silicato (c) entre 40 y 80 m en ST18 y d) serie de tiempo del Índice de Surgencia. Fuente: Elaboración propia.

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Capítulo 1. Variabilidad temporal de la productividad primaria neta (PPN) en un sistema de surgencia; diez años de tasas de PPN medidas y estimadas (2006-2015)

#### RESUMEN

Los sistemas de surgencia de borde oriental son considerados como las zonas más productivas del océano global, aunque la productividad primaria varía en el espacio y tiempo debido a múltiples forzantes. En este trabajo analizamos la variabilidad temporal de la Productividad Primaria Neta (PPN) utilizando mediciones *in situ* en la capa fótica con frecuencia mensual (calculadas con  $^{13}\text{C}$ ), junto con variables bio-oceanográficas, en una estación fija ubicada en la plataforma continental ( $73^{\circ}07,75'\text{W}$ - $36^{\circ}30,8'\text{S}$ ) y estimaciones satelitales de PPN (del modelo *Vertically Generalized Productivity Model*, VGPM) a lo largo de una década (2006-2015). Las tasas de PPN variaron entre 0,03 y 18,29  $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$  y se relacionaron de una manera satisfactoria ( $r^2 = 0,61$ ) con los valores entregados por el modelo VGPM, los cuales oscilaron entre 0,45 y 9,07  $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ . Las tasas de PPN y la distribución vertical de variables bio-oceanográficas sugieren que existen tres periodos distintos en el ciclo anual de PPN, e.g. de octubre a enero aumenta (alta productividad, con un valor promedio de 4,2  $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), de febrero a abril disminuye (productividad intermedia, 1,1  $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) y de junio a agosto se mantiene a unos niveles basales (productividad basal, 0,5  $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ). La variabilidad semanal de PPN fue mayor (hasta 2,5 veces mayor que la variabilidad mensual) durante la época de surgencia. Se observó una moderada variabilidad interanual en el ciclo anual de PPN, en parte debido a *El Niño Southern Oscillation*, como El Niño (EN) y La Niña (LN), los cuales podría afectar PPN en Chile central, con estimaciones menores (-6.4 %) durante EN con respecto a eventos LN. La validación de mediciones y estimaciones de PPN facilitará la comprensión de la variabilidad estacional y anual y servirá como base para desarrollar modelos de productividad pesquera.

Temporal variability in net primary production (NPP) in an upwelling system; ten years of estimated and measured NPP rates (2006-2015)

Giovanni Testa<sup>1,2</sup>, Italo Masotti<sup>2,3</sup>, Laura Farías<sup>2,4\*</sup>

<sup>1</sup>Graduate Program in Oceanography, Department of Oceanography, University of Concepción, Chile.

<sup>2</sup>Center for Climate and Resilience Research, Universidad de Chile, Santiago de Chile, Chile

<sup>3</sup>Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales, Universidad de Valparaíso, Valparaíso, Chile

<sup>4</sup>Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

\*laura.farias@udec.cl



**RUNNING PAGE HEAD:** Net primary production off central Chile

**ABSTRACT:** Eastern Boundary Upwelling Systems are considered to be the most productive zones in the world's ocean; however primary production rates vary widely over time and space due to multiples forcing factors. The temporal variability of Net Primary Production (NPP) was analyzed using *in situ* monthly measurements ( $^{13}\text{C}$  carbon assimilation) within the photic zone, along with bio-oceanographic variables from a time series station located on the continental shelf ( $73^{\circ}07.75'\text{W}$ - $36^{\circ}30.8'\text{S}$ ). Satellite NPP estimations were used from the Vertically Generalized Productivity Model (VGPM) between 2006 and 2015. NPP rates varied from 0.03 up to  $18.29 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , and NPP was fairly well correlated with the VGPM estimated values ( $r^2 = 0.61$ ), which ranged from 0.45 to  $9.07 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . The NPP rates and vertical distribution of biophysical variables suggested the annual cycle is divided into three distinct periods, i.e. October to January (high productivity, average value:  $4.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), February to April (intermediate productivity,  $1.1 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) and June to August (basal level,  $0.5 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). Weekly NPP variability was greatest (2.5 times as high as monthly variability) during the upwelling season. A modest interannual variability was observed in the seasonal NPP cycle, partly due to El Niño Southern Oscillation, with lower estimations (-6.4 %) during El Niño compared to La Niña. Validation of estimated and measured NPP will enable a better understanding of seasonal and annual variability and will serve as a basis to develop models of fisheries production.

**KEY WORDS:** Primary production rates, coastal upwelling, ENSO, central Chile.

## INTRODUCTION

Marine phytoplankton plays a key role in the fluxes of energy and organic matter in the ocean. Via primary production, these microorganisms profoundly affect the major

biogeochemical cycles (e.g. C, N, P) in the ocean, and constitute the basis of the trophic food web. Marine phytoplankton population and net primary production (NPP) are regulated by both abiotic (i.e. light, temperature, water column stability and nutrient concentration in the photic layer) and biotic (i.e. grazing, viral infection and pathogens) factors.

The Eastern Boundary Upwelling Systems (EBUS) are considered as the most productive regions in the world's ocean sustaining the highest fisheries production globally. This high productivity is due to the coastal upwelling process, by which subsurface, nutrient-rich waters ascend through the water column to the surface due to wind action, fertilizing waters in the photic zone and promoting phytoplankton blooms, and also the transfer of matter and energy through to higher trophic levels.

The upwelling system off Chile is very extensive. However, the wide latitudinal range where coastal upwelling occurs, along with an irregular coastline, topographic features such as canyons and the continental shelf, as well as other processes such as river runoff, may generate increased time-space variability in NPP. Coastal upwelling off central Chile has been relatively well documented with regards to the hydrological properties of upwelling waters, and some aspects of dynamic (Montecino et al. 2006; Escribano & Schneider 2007; Kämpf & Chapman 2016). Additionally, biological properties (such as distributions of chlorophyll-a) and their roles in the high productivity, have been investigated. However, there still exists a significant gap in understanding NPP dynamics and rates. In turn this restricts the potential to understand how high rates of production and variability are maintained.

Until recently, NPP measurements have been taken using different techniques ( $O_2$ ,  $^{14}C$  or  $^{13}C$  methods; e.g. Montecino et al. 1998, Daneri et al. 2000, Farías et al. 2009, Iriarte et al. 2012). However, an advance in optical satellite technology over the last three

decades has facilitated semi-real time estimations of global NPP (total and fractioned) using various models (e.g. Behrenfeld & Falkowski 1997, Behrenfeld et al. 2005, Hirata et al. 2009). Despite the existence of a rich biological productivity, sustaining one of largest global fisheries (2.57 million tons in 2012, FAO 2014), both the measured and estimated NPP rates along Chile's continental shelf are sparse and discontinuous (i.e. see Table 1 in Thiel et al. 2007) and the effort to combine the two datasets to understand the NPP in the region is still pending.

Seasonal variability in coastal upwelling, mainly driven by seasonal South Pacific Subtropical Anticyclone fluctuations (Fuenzalida et al. 2008), influenced by wind patterns (Sobarzo et al. 2007), affects *in situ* NPP along Chile's continental shelf (i.e. Table 1 in Thiel et al. 2007). Areas characterized by a "semi"-permanent upwelling (off Coquimbo, 30°S) show similar NPP measurements throughout the year, while in the central Chile off Concepción (36°S) a clear seasonal variability is observed. As upwelling processes occur, subsurface water from an equatorial origin (Equatorial SubSurface Water, ESSW) is advected to the surface, delivering water mass characterized by a low temperature, high salinity, low oxygen, and a high dissolved nutrient concentration.

The coastal area off Concepción is considered to be an important region to study time variability in NPP, as it is directly influenced by seasonal coastal upwelling as well as river runoff, mainly from the Itata (IT) and the Bío-Bío River (BB, Saldías et al. 2012, Fig. 1). Seasonal freshwater discharge into the continental shelf might affect stability of the water column, as river runoff affects salinity and coastal NPP through the input of substantial amounts of inorganic nutrients (Sánchez et al. 2008).

This area is affected by river discharge, and holds several bays with northern oriented mouths. Upwelling events induced by the BB canyon (Sobarzo & Djurfeldt 2004;

Sobarzo et al. 2016) have been demonstrated, as well as NPP enhancement due to the effect of geomorphic protection (Montecino et al. 2006, Henríquez et al. 2007).

Furthermore, Escribano et al. (2004) and Iriarte & González (2004) showed that remote equatorial processes (i.e. El Niño Southern Oscillation, ENSO) could affect the productivity and composition of the marine phytoplankton community in the northern part of Chile, caused by a shoaling of the thermocline bringing different upwelling waters. Off central Chile, the factors affecting NPP are poorly understood, as most studies focus the effect of seasonal wind patterns and El Niño (EN) and La Niña (LN) events have on the upwelling and the precipitation regime (Montecinos & Aceituno 2003, Montecinos & Gomez 2010), however information is still lacking on biological productivity and phytoplankton phenology (Corredor-Acosta et al. 2015).

The objective of the present work is to understand how processes, such as upwelling events, river runoff, and ENSO forcing, modulate seasonal and interannual variability in NPP off central Chile. Using bio-oceanographic data from the COPAS time series station, *in situ* NPP measurements and a decade's worth (2006-2015) of satellite NPP estimations (NPPs), were calibrated and compared in order to infer the mechanisms that cause variability in NPP over time off central Chile.

## **MATERIALS AND METHODS**

### **Study zone and sampling strategy**

The study area is located on the widest part of the Chilean continental shelf (approximately 3066 km<sup>2</sup> with a volume of 310 km<sup>3</sup>), and it is limited by two submarine canyons (Fig. 1), from the BB and IT rivers (Sobarzo & Djurfeldt 2004). The area (35-37°S) is characterized by an upwelling front ~25 km wide (Pizarro 1999). The location of the upwelling front in relation to the coastline is dependent on the position of the major

upwelling centers (i.e. Punta Nugurne, 35°57'S, and Punta Lavapié, 37°08'S), the continental shelf width, and the presence of eddies, filaments, meanders and the coastal jet (Sobarzo & Djurfeldt 2004; Letelier et al. 2009).

*In situ* observations are taken from the COPAS Time Series station (ST18), located at the center of continental shelf at ~18 nm from shore, at 90 m depth (Fig. 1). Monthly cruises (R/V Kay-Kay II) visited the site collecting temperature, salinity, oxygen and Photosynthetically Active Radiation (PAR) water column profiles, along with discrete samples of nutrients, Chlorophyll-a (Chl-a) and NPP rates at 2, 5, 10, 15, 20, 30, 40, 50, 65 and 80 m depth. In addition, estimations were made for several parameters to identify chemical, physical and biological variability within the upwelling system. These parameters include:

**Upwelling Index.** We computed the Upwelling Index (UI) for 100 m coastline (Bakun 1973) between 2006 and 2015 using equation (1):

$$UI = \left[ \frac{\tau_y}{\rho f} \right] * 100 \quad (1)$$

Where  $\tau_y$  is the average wind stress meridional component within the box 73-74°W, 36-39°S,  $\rho$  represents the average density of the water column at ST18 (1026.21 kg m<sup>-3</sup>), and  $f$  indicates the Coriolis parameter corresponding to the latitude of ST18 (8.67 \* 10<sup>-5</sup> s<sup>-1</sup>). Daily  $\tau_y$  data was obtained from the CoastWatch project (<http://coastwatch.noaa.gov>). In order to generate the 2006-2015 time series, L3 data was extracted from the QuikSCAT mission (spatial resolution = 0.125°) between 1/1/2006-18/11/2009, and L3 METOP ASCAT data (spatial resolution = 0.25°) from 19/11/2009 to 31/12/2015. We estimated an  $r^2 = 0.85$ ,  $p < 0.05$  (p-value of the Fisher statistics), observed during a period when two satellites overlapped (10/10/2009-18/11/2009).

**Rivers runoff and precipitation rates.** Data of IT runoff was collected daily from 2006 to 2015 at the Coelemu Station (72°41'W, 36°28'S), also daily rainfall was recorded from a

meteorological station located at the Carriel Sur Airport (73°4'W, 36°46'S, Fig. 1). Both datasets were acquired from the Dirección General de Aguas (<http://www.dga.cl/>).

**Oceanic Niño Index.** Between 2006 and 2015 ENSO was measured as the Oceanic Niño Index (ONI); data was obtained from the Climate Prediction Center (<http://www.cpc.ncep.noaa.gov/>). For the cumulative analysis, five EN and LN events were focused upon, since the data did not cover the entire period of EN 2015-16.

**Net primary production estimations (NPPs).** NPPs were used from the standard Vertically Generalized Production Model (VGPM, Behrenfeld & Falkowski 1997) between 2006 and 2015, extracted on average 8-day estimations and a spatial resolution of ~9 km (Ocean Productivity Page; <http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/>). The standard VGPM was the only model that gave higher correlations ( $r^2 = 0.66$ ), with 610 *in situ* NPP measurements calculated in the California Current (Kahru et al. 2009)

In order to obtain representative satellite estimations, first, a NPPs time series was created with 8 day average estimations taken from a similar time period to the *in situ* measurements. Second, different pixel boxes were compared using basic statistics parameters for comparing *in situ*-satellite data (Świrgoń & Stramska 2015). This shows higher correlations, expressed as  $r^2$ , and lower errors, within the boundaries of 72°45'-74°W, 36-37°S (Table 1), a zone of  $13 \times 10^3 \text{ km}^2$  with 55% of its surface located above the continental shelf. Linear regressions were realized using model II major axis reduced regression (Legendre & Legendre 1998). During statistical analysis, the average value from within the box was used, except in one case, the pixel nearest to ST18, which used a single estimation. If an average estimation enclosed at least 33% of the pixels, it was considered valid.

The absolute magnitude of week-to-week (WW) variability within a month was calculated using following equation (2):

$$WW = \max|w_t - w_{(t+1)}| \quad (2)$$

Where  $w_t$  represents the 8-day-average NPPs estimation during time t,  $w_{(t+1)}$  is the successive NPPs estimation, and max indicates the maximum difference within each month. Additionally, the absolute magnitude of month-to-month (MM) variability was obtained according to equation (3):

$$MM = |m_t - m_{(t+1)}| \quad (3)$$

Where  $m_t$  represents the monthly average NPPs estimation during time t, and  $m_{(t+1)}$  is the successive NPPs monthly average estimation.

**Photosynthetically active radiation.** L3 satellite PAR data was obtained (8 day composite with a spatial resolution of ~4 km), produced by the Aqua MODIS mission from 2006 to 2015 within the limits 72-76°W, 35-39°S. Photic Layer Depth (PLD) was estimated using 62 *in situ* instant PAR profiles collected with a Biosphere QSP 2150 sensor coupled to a CTD. The PLD was identified at the depth where the downwelling photosynthetic photon flux was equal to 1% of the surface value. Conversely, satellite-derived PLD between 2006 and 2015 was calculated using  $PLD = \ln(0.01) * K_{490}^{-1}$  (Behrenfeld et al. 2005), using the 8 day composite  $K_{490}$  product (with a spatial resolution of 4 km), from the Aqua MODIS mission.

**Phytoplankton sizes classes.** Calculations from Hirata et al. (2011) were used to estimate the percentage contribution of micro, nano and picophytoplankton to total satellite Chl-a estimations. L3 MODIS Chl-a (8-day-average and a spatial resolution of 4 km) were analyzed from within the box 72°45'-74°W, 36-37°S between 2006 and 2015, setting the

proportions of microphytoplankton >100% as 100%, and negative estimations of picophytoplankton as 0% (Hirata, personal communication).

**Rates of primary production.** A total of 54 *in situ* NPP measurements were obtained between 2006 and 2014 at ST18 (Fig.1). Light Carbon assimilations Rates (LCAR) were calculated through incubations using the <sup>13</sup>C stable isotopic technique (Slawyk et al. 1977) on a mooring line. Samples were contained in polycarbonate 0.6 L bottles, between the surface to a minimum depth of 35 m. The <sup>13</sup>C tracer concentration was 3.6456 mg <sup>13</sup>C ml<sup>-1</sup>, which is equivalent to 0.5 mmoles ml<sup>-1</sup>. To each sample, 0.5 ml of <sup>13</sup>C tracer was added, which approximately corresponds to 10% enrichment. Immediately following addition of the tracer, the incubation bottles were deployed to the sampling depths for *in situ* incubation, initiating prior to sunrise with an incubation period of comprised 10-12 h (from the time of sunrise), averaging the physiological activities of phytoplankton within day. The incubation was terminated after 10-12 h (dawn to dusk) by gentle vacuum filtration (< 100 mm Hg) through precombusted GF/F filters. Filters obtained were dried at 60°C for 24 hours and then stored at constant temperature until laboratory analysis by continuous-flow isotope ratio mass spectrometry (Finnigan Delta Plus IRMS).

Rates of NPP were determined as LCAR (mg C m<sup>-3</sup> t<sup>-1</sup>) (Fernández et al. 2005; Raimbault et al. 1999) according to equation (4):

$$\rho DI^{13}C = \left[ \frac{(\%R_{POC} - R_n) * \left( \frac{POC}{12 * V_f} \right)}{\%R_{DIC}} \right] * 12 \quad (4)$$

$$\%R_{DIC} = \frac{\left( \frac{V^{13}C * ^{13}DIC}{V_b} \right) + DIC_i * 0.01112}{DIC_i - \frac{V^{13}C * ^{13}DIC}{V_b}} * 100 \quad (5)$$

Where  $V_f$  represents the filtered volume, POC is the amount of particulate organic carbon recovered in the filter after incubation and measured by mass spectrometry ( $\mu\text{g}$ ). The excess enrichment of the tracer after inoculation ( $T_0$ ) is indicated by  $\%R_{\text{DIC}}$ , calculated using equation (5).  $\%R_{\text{POC}}$  indicates the  $^{13}\text{C}$  enrichment in the filter after incubation, measured by the tracer mass. In equation (5),  $V^{13}\text{C}$  indicates the volume of  $^{13}\text{C}$  added to the sample during the inoculation, while  $^{13}\text{DIC}$  accounts for the tracer concentration added to the sample ( $3.6456 \text{ mg } ^{13}\text{C ml}^{-1}$ ).  $\text{DIC}_i$  represents the initial amount of DIC in the sample before inoculation. For this study, a constant value of  $26 \text{ mg C l}^{-1}$  was used, based on measurements made in the area (A Paulmier, unpublished data).  $V_b$  is the volume in the incubation flask (0.6 L). The final NPP value is calculated by the integration of LCAR measurements within the photic layer throughout the day.

**Physicochemical variables.** Between 2006 and 2015, monthly temperature and salinity in the water column at ST18 were obtained using a CTD probe (SeaBird 19 and SeaBird 25). Sigma-t ( $T, S, \sigma_t$ ) and Brunt-Väisälä frequency (BVF) were obtained using Ocean Data Viewer (version 4.7.4).

Dissolved oxygen (125 ml sample) was analyzed using the automatic Winkler method (AULOX Measurement System), developed at the University of Concepción. For nutrients, monthly water samples were collected from ST18 between 2006 and 2015, at 2, 5, 10, 15, 20, 30, 40, 50, 65 and 80 m depth using Niskin bottles (10 L). Triplicate samples of dissolved nutrients were filtered onboard ( $0.7 \mu\text{m}$ , type GF-F glass filter) and frozen until analysis. Until 2011, concentrations were determined using standard manual colorimetric techniques (Grasshoff et al. 1983), *a posteriori* using an autoanalyzer SEAL AA3. N:P and N:Si molar ratios were calculated using  $\text{N:P} = [\text{NO}_3^-] * [\text{PO}_4^{3-}]^{-1}$  and  $\text{N:Si} = [\text{NO}_3^-] * [\text{Si(OH)}_4]^{-1}$  to evaluate nutrient-limiting conditions for NPP (Howarth 1988). Chl-a

was measured from 250 ml water samples, filtered (0.7 GF/F glass fiber filters) in triplicate. Samples were frozen (-20 °C) and later analyzed using fluorometry (Turner Design AU-10) according to standard procedures (Parsons et al. 1984).

## RESULTS

### 3.1 Time series fluctuations and annual cycles.

#### Meteorological and hydrological forcing drivers

From 2006 to 2015, the UI oscillated between -332.4 and 436.9  $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$  (average  $\pm$  standard deviation, SD:  $64.6 \pm 94.0 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , Fig. 2a). The annual cycle based on monthly averages of UI time series revealed the predominance of upwelling favorable winds from September to April (66% of the year, with a monthly maximum average of  $127.1 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  in January; Fig.2b). By contrast, downwelling-favorable winds dominated between June and August producing a low UI value with a monthly average of  $-8.8 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  in August.

Temporal variability of IT runoff showed minimum and maximum measurements of 13.2 and 4242  $\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$ , respectively, with an average  $\pm$  SD value of  $282.2 \pm 347.8 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  (Fig. 2c). Maximum IT runoff ( $>400 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) was observed from June to September, with an average monthly maximum of  $683 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  during August (Fig. 2d), and a minimum observed discharge of less than  $60 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  between January and April. On the other hand, the precipitation time series fluctuated between zero and 112.5  $\text{mm d}^{-1}$  (average  $\pm$  SD value:  $2.98 \pm 8.80 \text{ mm d}^{-1}$ , Fig. 2e). Mean precipitation rates greater than  $4.8 \text{ mm d}^{-1}$  were observed between May and August (Fig. 2f), with a monthly maximum average in June and July (approximately  $7.3 \text{ mm d}^{-1}$ ). On the contrary, precipitation rates lower than  $1 \text{ mm d}^{-1}$  were detected between November and March, with a minimum rate of  $0.6 \text{ mm d}^{-1}$  during January. IT runoff was significantly correlated with precipitation rate ( $r^2 = 0.33$ ,  $p < 0.05$ ,  $n = 418$ ), indicating that the majority of water runoff originates from the

precipitation.

The satellite surface PAR estimations ranged between 9.45 and 66.87  $E m^{-2} d^{-1}$ , with an average  $\pm$  SD value of  $36.99 \pm 16.58 E m^{-2} d^{-1}$  (Fig. 2g). The satellite surface PAR estimations observed offshore of Concepción delivered maximum monthly average values from November to February ( $>50 E m^{-2} d^{-1}$ ; Fig. 2h), and lower estimations (between 14.89 and 22.05  $E m^{-2} d^{-1}$ ) from May to August.

### **Oceanographic variables**

Annual cycle of oceanographic variables are shown in Figure 3. Temperature revealed a clear seasonal variation (Fig. 3b): during spring and summer a warming of the thin surface layer (with values higher than 14 °C) is provoked by high levels of short wave radiation, that contrast with the upwelling of cool subsurface water from the ESSW, both creating a marked thermocline and thermal stratification. Indeed, the intrusion of cold ESSW which is being advected by the coastal upwelling, marked by an 11 °C isotherm, was clearly observed during spring and summer time, due to a favorable upwelling process (Fig. 3a). However, during winter the water column had fairly homogeneous conditions, with higher temperatures associated with surface Subantarctic Water (SAAW, Silva et al. 2009). The presence of the ENSO and contrasting cycles (EN, LN) were also apparent (i.e. a surface value of 12.35 °C during June 2015).

Annual salinity cycles are shown in Figure 3d. A seasonal variation was observed in salinity, similar to the pattern observed for temperature. Low salinity events were superficially detected each winter, coinciding with high precipitation and river runoff. In fact, during winter a low salinity area associated with the plume of the IT River often extended as far as the zone around ST18 creating notable haline stratification (Fig. 3d). In 2014 and 2015 low values were also observed in the spring (i.e. 20.34 in November 2014 and 25.70 in October 2015; Fig. 3c). Diminished values ( $S \geq 34.0$ ) were observed in the

upper 20 m of the water column from June to October, an intermediate riverine influence in spring, and sporadic events during autumn. On the contrary, during spring-summer the upwelling of the ESSW throughout the water column (detected by the isohaline of 34.5), along with higher surface evaporation, caused an increase in salinity values.

Higher BVF values were observed between 5 and 30 m, particularly in winter and spring time (Fig. 3e), likely induced by the influx of a plume of low salinity waters, whereas subsurface BVF values seemed to be mainly associated with thermal stratification, except during autumn. Upwelling of the nearly-homogenous ESSW between October and May caused high density homogeneity and lower BVF values between 30 and 80 m, while during winter elevated deep stability was given.

Oxygen distribution in the water column (Fig. 3g) also exhibited seasonal intrusions of the poorly-oxygenated ESSW in the subsurface layer, whereas the upper 15 m revealed oxygen concentrations higher than  $4 \text{ ml l}^{-1}$  throughout the entire time series. Subsurface waters characterized by minimum oxygen concentrations ( $\text{O}_2$  lower than  $1 \text{ ml l}^{-1}$ ) were clearly detected from October to April, and well-oxygenated water was restricted to the surface layer (upper 20 m) during the upwelling season, deepening during winter (Fig. 3h).

Temporal distribution of nitrate, phosphate and silicate are shown in Figure 3. Results revealed a deep layer with higher nutrient concentrations, while the surface layer showed reduced, but not depleted, concentrations (Fig. 3 i,k,m). Subsurface (20-40 m) nitrate, phosphate and silicate showed maximum concentrations during the upwelling season, whereas nitrate and phosphate within the photic layers showed minimum monthly averages from September to January, intermediate values in wintertime and higher values between February and May (Fig. 3j,l,n and Table 2). By contrast, silicate exhibited higher concentrations during late autumn and winter, and lower values (minimum average value of  $2.37 \mu\text{M}$  in November) during spring-summer (Fig. 3n and Table 2). In the photic layer,

N:P ratios remained below 12 throughout the year, with lower ( $<7.52$ ) measurements between November and January (Table 2). On the other hand, minimum and maximum monthly averages for N:Si were 1.20 in August and 3.87 in November, respectively. In addition, lower nitrate and silicate concentrations were noted in the deeper part of the water column between May 2014 and March 2015, and September 2012 and November 2013, respectively. Conversely, elevated  $\text{Si(OH)}_4$  concentration in near-surface waters were detected in July 2006, September 2009, August 2014 and August 2015.

### **Photic layer, Chlorophyll-a and primary production rates**

Along the time series PLD oscillated between 7 and 49 m, with an average  $\pm$  SD value of  $23.8 \pm 11.9$  m (Fig. 4a). Light penetration varied temporally, with a higher light absorption coefficient ( $0.22 \text{ m}^{-1}$ ) in October-January, compared to values of  $0.18 \text{ m}^{-1}$  and  $0.12 \text{ m}^{-1}$  calculated from February to April and June-August, respectively. As a consequence, PLD showed a distinct seasonal pattern, that were deeper during winter (approximately 35 m) and shallower ( $\sim 15$  m) during spring-summer, and intermediate values during late summer-autumn ( $\sim 25$  m, Fig. 4b). On the other hand, the satellite-derived PLD varied from a minimum depth of 6.7 m and a maximum of 61.6 m, with an average value of  $32.3 \pm 9.6$  m (Fig. 4a). The climatology revealed similar trends to *in situ* measurements (Fig. 4b).

Chl-a fluctuated from  $\sim 0.0$  to  $53.1 \text{ mg m}^{-3}$  (at 15 m, October 2008), average values  $\pm$  SD were  $2.48 \pm 5.83 \text{ mg m}^{-3}$  (Fig. 4c). Concentrations higher than  $1 \text{ mg m}^{-3}$  (with a marked subsurface peak through variable depths) were observed from September to May in the upper 20 m of the water column, while lower (ranged from  $0.5$  to  $1 \text{ mg m}^{-3}$ ) and more homogeneous values were detected during winter (Fig. 4d).

Surface *in situ* Chl-a varied between  $0.1$  and  $36.1 \text{ mg m}^{-3}$ , with average  $\pm$  SD values of  $4.7 \pm 7.2 \text{ mg m}^{-3}$  (Fig. 4e). Maximum monthly averages were observed during October

with  $12.0 \text{ mg m}^{-3}$ , and minimum in July, with  $0.85 \text{ mg m}^{-3}$ . In contrast, satellite Chl-a oscillated between  $0.4$  and  $18.6 \text{ mg m}^{-3}$  (average value:  $4.1 \pm 3.4 \text{ mg m}^{-3}$ ). The highest satellite-derived monthly average was  $7.7 \text{ mg m}^{-3}$  during December (Fig. 4f), whereas lower values of around  $1.4 \text{ mg m}^{-3}$  were observed in July, these doubled the *in situ* measurements.

The 2006-2015 time series estimating phytoplankton size groups showed that microphytoplankton contributed between 18.3 and 96.5 % of Chl-a (Fig. 4g). Microphytoplankton made the greatest overall contribution to total Chl-a during spring-summer, with monthly average contributions from 65.5 to 69.2 % (Fig. 4h). The largest phytoplankton size class showed elevated values from February to April (59.1-66.9 % Chl-a), whereas during winter percentages decreased to less than 50 %. On the other hand, throughout the annual cycle the nanophytoplankton community made greater contributions than picophytoplankton, with both groups displaying the highest monthly average in July (with 31.3 and 22.3 % Chl-a, respectively).

Figure 4i shows the temporal variability of LCAR between 2006 and 2014. LCAR ranged between 0.2 and  $1721.7 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  (average  $\pm$  SD value of  $74.0 \pm 207.7 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ ) (Fig. 4i). Throughout the year, LCAR was greater than  $20 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  in the surface layer, moreover  $\text{LCAR} > 100 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  was observed during the whole upwelling season (Fig. 4j).  $\text{LCAR} > 400 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  were observed in October 2006, December 2007, January, September and November 2009, and January 2011 and 2013, additionally values as high as 1721 ( $1536$ )  $\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  were observed in November 2006 (2013) at 5 m depth, indicating NPP hotspots. Excluding the exceptionally high LCAR event in November 2006,  $\text{LCAR:Chl-a}$  mean values of  $19.5 \text{ mg C mg Chl-a}^{-1} \text{ d}^{-1}$  were obtained during winter, and  $31.8 \text{ mg C mg Chl-a}^{-1} \text{ d}^{-1}$  throughout the rest of the year, indicating that

the wintertime phytoplankton community had a comparable photosynthetic efficiency with groups characterizing the upwelling season.

Daily integrated LCAR rates within the photic layer varied between 0.03 and 18.23 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (Fig. 4k) with an average  $\pm$  SD value of 2.06  $\pm$  3.12 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>. NPP measurements showed a clear seasonal cycle, with lower monthly average values from February to August (between 0.22 and 1.81 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, Fig. 4l) with respect to September-January (from 1.81 to 6.43 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>). The wintertime monthly averages were between 0.24 (July) and 0.84 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (August).

Within the area between 72°45'-74°W and 36-37°S, satellite estimations of NPP fluctuated from 0.45 to 9.07 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, with an averages of 2.97  $\pm$  1.69 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (Fig. 4k). A clear seasonal variability was detected with contrasting patterns, being higher values during spring-summer and lower during fall-winter (Fig. 4l). Between October and January, NPPs demonstrated values exceeding 3.9 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (with a maximum monthly average of 5.1 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> in December), while from February to June NPPs decreased to a minimum of 1.1 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>. A basal productivity, with values ranging 1.1-1.5 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> was obtained by satellite estimations during the winter season. In September, average NPPs grew up to 2.9 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, simultaneously with an increase in upwelling-favorable wind.

Linear regression analysis between Chl-a and LCAR reproduced a good fit ( $r^2 = 0.55$ ,  $p < 0.05$ , Table 3). Additionally, we calculated a correlation coefficient of  $r^2 = 0.50$  ( $p < 0.05$ ) between *in situ* NPP and integrated Chl-a within the photic layer, whereas regression between satellite NPP and Chl-a had a  $r^2 = 0.86$  ( $p < 0.05$ ). The regression between NPP and NPPs data within the limits of 72°45'-74°W, 36-37°S (see Table 1 for details) was additionally shown in Table 3. Time series of NPP and NPPs were represented in Figure 5a; we captured a mean difference of -0.88 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, suggesting an overestimation for

NPPs with respect to *in situ* NPP measurements (Fig. 5b). On the other hand, the two datasets showed lower standard deviation during winter season compared with the rest of the year (Fig. 5c).

### 3.2 Interannual variability of NPP and its relationship with ENSO effect

We observed three EN (2006-07, 2009-10, 2015-16) and three LN (2007-08, 2010-11, 2011-12) events of varying magnitude and duration between 2006 and 2015 (Fig. 2i). Minimum ONI measurements ( $-1.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) were founded during January 2008, October 2010 and December 2010, while maximum ONI indexes ( $+1.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) were observed in December 2009 and January 2010.

During the period 2006-2015 a modest interannual variability in NPPs was observed: the most productive years were 2011, and then 2010, with an annual average of  $3.4$  and  $3.1\text{ g C m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ , respectively. Also, 2012 (average value:  $2.5\text{ g C m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ ) was the least productive year. Higher NPPs were observed during neutral year 2014-15, LN 2010-11 and LN 2011-12 ( $1.28$ ,  $1.21$  and  $1.15\text{ kg C m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$ , respectively; Fig. 6a). By contrast, the lowest values were observed during the neutral years 2012-13 ( $0.98\text{ kg C m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$ ) and 2013-14 ( $1.01\text{ kg C m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$ ). Cumulative NPPs estimations during EN years (Fig. 6b) delivered mean values of  $1.07\text{ kg C m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$  and of  $1.14\text{ kg C m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$  during LN years. The average estimation during neutral conditions was  $1.08\text{ kg C m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$ . Cumulative analysis for satellite Chl-a (data not shown) displayed a similar trend, with Chl-a estimations during EN equal to 86.1 % of the Chl-a during LN. On the other hand, LN episodes cause dryer seasons in central Chile, with lower rainfall measurements ( $-5.8$  from July to June,  $-20\%$  until April, respectively; Fig. 7a) and runoff ( $-20.2\%$  from July to June,  $-38\%$  until April; Fig. 7b) with respect to EN periods.

## DISCUSSION

### **NPP on the continental shelf: the situation in central Chile.**

The continental shelf off Concepción is one of the major upwelling areas on the Chilean coast. In terms of NPP, this area is both one of the most productive and least understood systems within the Humboldt Current. This system is different in several ways to other eastern boundary upwelling ecosystems along the EBUS; Firstly it is located over the widest part of the Chilean continental shelf and limited by two submarine canyons (BB and IT) (Sobrazo & Djurfeltdt, 2004). Second, important upwelling events with seasonal and synoptic variability (3-12 day fluctuations) develop in association with local winds in spring and summer (Sobarzo & Djurfeltdt 2004, Aguirre et al. 2014). Third, significant fresh water contributions enter the system from the BB and IT rivers (Sobarzo et al., 2007). Forth, it is influenced by low frequency variability associated with the Equatorial Pacific (i.e., ENSO cycle), which causes changes in the physical, chemical, and biological structure of the ecosystem (Ulloa et al. 2001, Escribano et al. 2004).

The lack of understanding of elemental cycles (N, C, P) in central Chile inhibits the ability to explain the wide variation in primary production rates, which vary between 0.1 and 25.8 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (Montecino et al. 1998, Thiel et al. 2007, Montero et al. 2007, Iriarte et al. 2012, Daneri et al. 2012).

It is suggested that the fertilization of the surface layer alone is not sufficient to explain the high biological production in coastal upwelling systems. The combined effects of different advective, turbulent, and biological processes (Margalef 1978, Mann & Lazier 1991) appear to regulate the characteristics of each upwelling system. In this case, upwelling occurs on a distinctive part of the continental shelf along the coast of central Chile (18-41°S). This shelf accelerates benthic pelagic coupling and thus the supply of regenerate N and P in the sediment to the bottom water (Graco et al. 2006,

Fennel 2010) which in turn controls NPP (Ryther & Dunstan 1971, Farías et al. 1996). Thus, Atlantic EBUS are characterized by a wider continental shelf and higher NPP estimations and measurements compared to the Pacific, whereas the Humboldt EBUS is more productive compared to California's (Lachkar & Gruber 2012, Table 4); differences can be attributed in part to the presence of shelves, present in northern Peru and central Chile (Thiel et al. 2007). Furthermore, this area is characterized by an intricate geometry, with gulfs, bays, islands and peninsulas generating high time-space variability in NPP.

Thus, in terms of its productivity, each upwelling system is considered to be unique. The most notable effect of the pelagic component of the Chilean coastal upwelling is the magnitude of fertilization in the photic layer, which can sustain a large population of photosynthetic organisms which has a marked impact on subsequent trophic levels.

### **NPP seasonal variability**

The annual NPP cycle off central Chile has been divided in two oceanographic periods, i.e., a favorable and non-favorable upwelling season based on physical (Montecino et al. 2006, Sobarzo et al. 2007) and biological (Morales et al. 2007) criteria. However, when other biogeochemical processes are considered, such as LCAR, aerobic respiration (not included in this research), and other variables modified by biological activities (e.g., PAR and nutrients; Fig. 2,3,4,8 and Table 2), the annual NPP cycle is separated into three different periods: the rising stage (high NPP), the falling stage (intermediate NPP) and the basal stage (low or basal NPP). The bio-oceanographic features for the study area are summarized in Table 5.

**Rising Period:** During spring-summer, optimum conditions are generated for the production of phytoplankton due to the synchronization of upwelling activation, optimal surface PAR values, marked thermal stratification, high availability of dissolved nutrients,

and mixing. During this period, NPP rate as high as  $18.23 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  have been observed, with an average NPP of  $4.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . The strong light dissipation that results in a shallow PLD is likely to be the main abiotic factor limiting NPP during the spring-summer season, since nutrients occasionally reached very low concentrations, however they were never depleted (Fig. 8). N:P and N:Si proportions are expected to indicate nitrate and silicate limitation for NPP (Bibby & Moore 2011). However, the Redfield proportion C:N:P:Si (106:16:1:16) represents an average value within the oceans and low N:P values are typical for coastal environments in upwelling systems (Arrigo 2005, Quiñones et al. 2010). Satellite estimations revealed that during this period a major proportion of Chl-a (and NPP) can be attributed to microphytoplankton (diatoms). *In situ* observations supported these results, since chain-forming diatoms (*Skeletonema costatum*, *Thalassiosira* spp. and *Chaetoceros* spp.) dominated the phytoplankton community during periods with high NPP (Montero et al. 2007, Morales et al. 2007, Iriarte et al. 2012).

**Falling Period:** During late summer and early autumn (April) PAR values remained adequate for phytoplankton community and the input of dissolved nutrients by coastal upwelling remained important. The top-down control of the zooplankton community over phytoplankton was not considered in this analysis, since herbivore zooplankton grazing levels are low in central Chile (0-10% of the C fixed by photosynthesis; Vargas et al. 2007, Thiel et al. 2007). In spite of this, NPP strongly decreased with monthly average values between  $0.7$  and  $1.8 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . It possible that lower NPP and phytoplankton biomass values might be caused by a change in the physiological state of phytoplankton induced by biological (i.e. viral lysis, Brussaard 2004) or physical components (i.e. the decrease in ocean temperature, surface PAR and elevate turbulence, Garrison & Tang 2014). In addition, a top-down regulation by small ictiofauna species, especially *Engraulis ringens* (Jenyns, 1842), should be considered since Cubillos et al. (1998) observed that anchovy

reached a maximum relative abundance between February and May. Stomach content analysis taken on the continental shelf off central Chile demonstrated that this specie is an omnivore, with a preference for phytoplankton (Arrizaga et al. 1993).

**Basal period:** NPP measurements revealed that the average basal productivity in winter was 12% of the productivity calculated during spring-summer; whereas NPPs estimations indicate a higher percentage (approximately 27%). This basal productivity (averaging 1.25 and 0.48 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> for NPPs and NPP respectively) may be supported by nutrients associated with continental runoff and river discharge. In fact, maximum river discharge is observed in winter associated with an increase in precipitation (Sobarzo et al. 2007). River discharge in the coastal zone produced a plume that extends to the time series station, as well as provokes strong haline stratification. This period coincides with northern winds, which cause the downwelling of subantarctic waters SAAW (Silva et al. 2009) and consequential mixing with fresh water inputs. There is a sufficient amount of NPP so that SAAW water can maintain lower, but continued productivity. Sobarzo et al. (2007) showed that throughout the year wind were too weak to disrupt the buoyancy stratification around the river mouth, thus continental freshwater flow increased water column stability and inhibited wind-driven vertical mixing. As a result, greater residence times were observed in the water column during winter (Montecino et al. 2006), and more intense stratification may create favorable conditions for the growth of nano and picophytoplankton communities.

*In situ* measurements (i.e. Collado-Fabbri et al. 2011, Iriarte et al. 2012, Velasco et al. in prep.) have shown that the empirical equations from Hirata et al. (2011) produced an underestimation of the nanophytoplankton community and an overestimation of microphytoplankton community during the winter season, which can be attributed to elevated satellite Chl-a values in the zone. During the estuarine season, high stratification

and the decrease in phytoplankton biomass (due to a reduced cell size) might create advantageous conditions for light penetration within the water column. In spite of lower surface PAR values, the 1% limit will occur at a greater depth. As a result, more homogenous Chl-a concentrations were observed in the upper 30 m during winter and NPP ensued from the integration of a deeper layer. Poor light dissipation in the zone close to ST18 during winter suggested that particulate matter transported in the river plume may be predominantly deposited in the river terrace, nearest to the mouth. On the contrary, dissolved inorganic nutrients from riverine sources reached a greater area, as shown by the maxima in near-surface silicate concentration at ST18 (located at ~27 km from IT mouth).

The study of seasonal continental and oceanic nutrient fluxes in this zone (Testa et al. 2017) revealed that during the wet season IT is the main source of inorganic nutrients, with an input 2.3 times higher than the contribution from wind-driven coastal upwelling (in particular, 2.2 and 4.2 times for phosphate and silicate, respectively). Hickey et al. (2010) suggested that watershed-derived nutrients might help sustain the productivity in the coastal ecosystem around the Columbia River during periods of weak upwelling-favorable winds and also during period of downwelling. These results indicate a similar dynamic to our study zone.

In winter, the basal productivity around river-influenced zones on the continental shelf plays a fundamental ecological role, since there is a higher abundance of early life stages (eggs and larvae) of *Engraulis ringens* and *Strangomera bentincki* present during in this season at salinities between 32 and 34 (Soto-Mendoza et al. 2010). Additionally, stratification of the water column during winter might favorite a greater downward flux of carbon ( $605 \text{ mg C m}^{-2}$ ) with respect to others periods of the year (between 152 and  $268 \text{ mg C m}^{-2}$ , Vargas et al. 2007).

### **NPP hot moments, weekly and interannual variability**

This is the first study in this area of NPP variability over an extended time period, taking measurements and estimates to complement established understanding of coastal upwelling (Sobarzo et al. 2007). However, the continental shelf is also subjected to other kinds of variability; one of the causes of misalignments between measurements and estimates of NPP is due to the high frequency variations and the relaxed and active upwelling events, which cause variations in the microbiological community and rates. *In situ* NPP measurements from ST18 revealed the occurrence of events where LCAR were increased intensely (“hot moments” following McClain et al. 2003). These peaks as high as  $18.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  (October 2006) do not seem to be reflected by NPPs estimations. Perhaps because NPP peaks lasted less than 8 days and/or covered an area less than 9 km, so that NPPs estimation in the closest pixel to ST18 could not capture this level of detail. This phenomenon is poorly documented; Farías et al. (2015) observed that nitrous oxide hot moments in central Chile were positively correlated with phytoplankton biomass. These events did not specifically occur with high wind stress, nor with the colder water, since for effective Chl-a accumulation requires an optimal window of 3-7 days of reduced winds (Farias et al. 2015). It may be necessary to carry out weekly and intra-seasonal study scale to identify NPP hot moments, as it is possible that without this level of detail there is an underestimation of NPP in this region during the upwelling season.

Intra-monthly processes as active and relaxed coastal upwelling events and coastal waves might cause poor correlation between NPP and NPPs, indeed, monthly measurements are unable to capture this variability, and generate a standard deviation that explains estimated and measured NPP rates. To illustrate this, an analysis to compare the NPPs WW and MM temporal variability is presented in Fig. 9. Within one month, WW variability varied between 0.18 and  $5.33 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , with an average  $\pm$  SD of  $1.32 \pm 0.94 \text{ g}$

$\text{C m}^{-2} \text{d}^{-1}$  (Fig. 9a). On the other hand, MM fluctuated between 0.0026 and 2.69 and  $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ , with an average  $\pm$  SD of  $0.83 \pm 0.65 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ . The comparison of WW with MM demonstrated that WW was greater than MM in 68.6% of cases ( $n = 118$ ), while MM was greater than WW during 37 estimations, mainly (43.2%) during winter. Maximum ( $>2.2 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) WW monthly average variability was observed from November to January, while lower ( $<0.5 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) estimations were calculated between May and July (Fig. 9b). Conversely, maximum and minimum MM monthly average variability was located in August and May with 1.4 and  $0.2 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ , respectively.

Higher standard deviation in NPP and subsurface nutrients during spring-summer might also be caused by intense mesoscale activity, since a higher number of oceanic eddies were observed in the Peru-Chile current system during this period (Letelier 2010). On average, WW variability was approximately 2.5 times greater than MM during spring-summer, which doubles in May and June with comparable estimations March, April and July (Fig. 9b). In addition, wind-driven synoptic variability of NPP has been demonstrated in the zone off Concepcion (Daneri et al. 2012).

On the other hand, modest interannual variability was detected, with highest NPPs variability during neutral years between 2006 and 2015 (Fig. 6a). The simultaneous maximum in cumulative PAR in 2014-15 could explain the highest NPPs estimations (data not shown). On the contrary, cumulative satellite PAR for 2012-2013 and 2013-14 show intermediate values and the minimum cumulative NPPs estimations could be due to a deficit in subsurface silicate input (Fig. 3n). The fact that lower inputs were caused by a weakening of coastal upwelling was not considered, since 2013-14 exhibited the highest cumulative UI (data not shown) and elevated inputs of cold ESSW during this period (Fig. 3a). Non-conservative components, such as nutrients concentrations, are subject to alteration by physical, chemical or biological processes within the ocean (e.g. magnitude of

downward flux of organic matter and the remineralization ratios). Low concentrations of dissolved nutrients in the deep layer of the water column might induce minimum NPPs estimations during 2012-13 and 2013-14.

This study shows that years characterized by EN conditions have NPPs estimations of 6.4% lower with respect of LN years (Fig. 6b). The bio-oceanographic time series in Concepción during EN phenomena showed no intrusion of warmer oligotrophic water, as seen in the north of Chile during EN 1997/1998 (Escribano et al. 2004). Montecino et al. (2006) suggest that the LN period, with longer hypoxic or anoxic conditions, might favor  $\text{NH}_4^+$  release from sulphidic sediments, providing a source of regenerated nitrogen for NPP. The ammonium time series (data not shown) revealed higher concentrations in the deep layer below 60 m, although no clear increase was observed during the LN period. We suggest that the reduction in NPPs sustained by coastal upwelling is a result of the observed increase in runoff during the EN with respect to LN (Fig. 7b), as well as a shorter and weaker upwelling season (Montecinos & Gomez 2010). Inhibition of coastal upwelling by rivers plume have been demonstrated in central Chile (Sobarzo et al. 2007), between Oregon and Washington (Hickey et al. 2005) and in Bay of Bengal (Johns et al. 1993). However, it is necessary to consider that only a decade of NPPs estimations were recorded and no intense EN and LN events were included.

In conclusion, the coupling between seasonal upwelling (from September to May) and winter river runoff maintain high NPP rates throughout the entire year on the continental shelf off central Chile. In particular, we show that IT supports a basal productivity around the river mouth through nutrient inputs and the influence of the fresh water plume on water column stratification and bio-optics properties. In spite of the large variability in our data (Fig. 4, 8 and 9; Table 2), we believe that the analysis of a decade of bio-oceanographic information effectively indicate the seasonal patterns that modulate the

biological annual cycle. WW and synoptic variability influence intensely the NPP annual cycle, especially during the upwelling season. On the other hand, EN events seem to induce a reduced estimation in NPP with respect to LN events, attributed to a weaker and shorter upwelling season and higher river runoff. Therefore, a study with a longer time series that includes stronger EN and LN events is recommended in order to better understand the ENSO effect on NPP in central Chile.

*Acknowledgements.* The authors thank the Biogeochemistry group from the Universidad de Concepción for help and support. We additionally thank F. Tapia, M. Sobarzo, C. Morales, R. Escribano and W. Schneider for their valuable comments. This research was founded by Center of Excellence FONDAP-CONYCIT N° 15110009.

#### **LITERATURE CITED**

- Aguirre C, Garreaud RD, Rutllant JA (2014) Surface ocean response to synoptic-scale variability in wind stress and heat fluxes off south-central Chile. *Dyn Atmos Oceans* 65:64–85
- Aristegui J, Alvarez-Salgado XA, Barton ED, Figueiras FG, Hernández-León S, Roy C, Santos AMP (2006) Oceanography and fisheries of the Canary Current/Iberian región of the Eastern North Atlantic. In: Robinson AR, Brink KH (eds) *The Sea, Vol 14 The Global Coastal Ocean, Interdisciplinary Regional Studies and Syntheses*, Harvard University press
- Arrigo KR (2005) Marine microorganisms and global nutrient cycles. *Nature* 437:349–355
- Arrizaga A, Fuentealba M, Espinoza C, Chong J, Oyarzun C (1993) Hábitos tróficos de dos especies de peces pelágicos, la sardina *Strangomera bentincki* y la anchoveta

*Engraulis ringens*, en el litoral de la Región del Bío-Bío, Chile. Bol Soc Biol 64:27-35

- Bakun A (1973) Coastal upwelling indices, west coast of North America, 1946-71. US Dep Commer, NOAA Tech Rep, NMFS SSRF-671.
- Behrenfeld MJ, Falkowski PG (1997) Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. Limnol Oceanogr 42:1–20
- Behrenfeld MJ, Boss E, Siegel DA, Shea DM (2005) Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space. Global Biogeochem Cycles 19:GB1006
- Bibby TS, Moore CM (2011) Silicate:nitrate ratios of upwelled waters control the phytoplankton community sustained by mesoscale eddies in sub-tropical North Atlantic and Pacific. Biogeosciences 8:657–666
- Brussaard CPD (2004) Viral control of phytoplankton populations--a review. J Eukaryot Microbiol 51:125–138
- Cervantes-Duarte R, Prego R, Gaxiola-Castro G, López-López S, Aguirre-Bahena F, Murillo-Murillo I (2015) Intra-annual upwelling patterns and its linkage with primary production in the euphotic zone (24.5°N) of Southern Baja California coast. Estuar Coast Shelf Sci 157:51–58
- Chavez FP, Messié M, Pennington JT (2011) Marine primary production in relation to climate variability and change. Ann Rev Mar Sci 3:227–260
- Cloern JE, Foster SQ, Kleckner AE (2014) Phytoplankton primary production in the world's estuarine-coastal ecosystems. Biogeosciences 11:2477-2501
- Collado-Fabbri S, Vaultot D, Ulloa O (2011) Structure and seasonal dynamics of the eukaryotic picophytoplankton community in a wind-driven coastal upwelling ecosystem. Limnol Oceanogr 56:2334–2346

- Cubillos SL, Canales M, Hernández RA, Bucarey SD, Vilugrón L, Miranda AL (1998) Poder de pesca, esfuerzo de pesca y cambios estacionales e interanuales en la abundancia relativa de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens* en el área frente a Talcahuano, Chile (1990-97). *Rev Invest Mar* 26:3–14
- Corredor-Acosta A, Morales CE, Hormazábal S, Andrade I, Correa-Ramirez MA (2015) Phytoplankton phenology in the coastal upwelling region off central-southern Chile (35°S–38°S): Time-space variability, coupling to environmental factors, and sources of uncertainty in the estimates. *J Geophys Res, C, Oceans* 120:813–831
- Cushman-Roisin B (1994) *Introduction to Geophysical Fluid Dynamics*. Prentice Hall, New Jersey.
- Daneri G, Dellarossa V, Quiñones R, Jacob B, Montero P, Ulloa O (2000) Primary production and community respiration in the Humboldt Current System off Chile and associated oceanic areas. *Mar Ecol Prog Ser* 197:41–49
- Daneri G, Lizárraga L, Montero P, González HE, Tapia FJ (2012). Wind forcing and short-term variability of phytoplankton and heterotrophic bacterioplankton in the coastal zone of the Concepción upwelling system (Central Chile). *Prog Oceanogr* 92–95:92–96
- Escribano R, Daneri G, Farías L, Gallardo VA, González HE, Gutiérrez D, Lange CB, Morales CE, Pizarro O, Ulloa O, Braun M (2004) Biological and chemical consequences of the 1997–1998 El Niño in the Chilean coastal upwelling system: a synthesis. *Deep Sea Res II* 51:2389–2411
- Escribano R, Schneider W (2007) The structure and functioning of the coastal upwelling system off central/southern Chile. *Prog Oceanogr* 75:343–347
- FAO (2014) *The state of world fisheries and aquaculture. Opportunities and challenges*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome

- Farías L, Chuecas LA, Salamanca MA (1996) Effect of coastal upwelling on nitrogen regeneration from sediments and ammonium supply to the water column in Concepción Bay, Chile. *Estuar Coast Shelf Sci* 43(2):137-155
- Farías L, Fernández C, Faúndez J, Cornejo M, Alcaman ME (2009) Chemolithoautotrophic production mediating the cycling of the greenhouse gases N<sub>2</sub>O and CH<sub>4</sub> in an upwelling ecosystem. *Biogeosciences* 6:3053–3069
- Farías L, Besoain V, García-Loyola S (2015) Presence of nitrous oxide hotspots in the coastal upwelling area off central Chile: an analysis of temporal variability based on ten years of a biogeochemical time series. *Environ Res Lett* 10:44017
- Fennel K (2010) The role of continental shelves in nitrogen and carbon cycling: Northwestern North Atlantic case study. *Ocean Sci J* 6:539–548
- Fernández C, Raimbault P, Garcia N & Rimmelin P (2005) An estimation of annual new production and carbon fluxes in the northeast Atlantic Ocean during 2001. *J Geophys Res* 110:C07S13
- Figueiras FG, Labarta U, Reiriz MJF (2002) Coastal upwelling, primary production and mussel growth in the Rías Baixas of Galicia. *Hydrobiologia* 484:121-131
- Fuenzalida R, Schneider W, Garcés-Vargas J, Bravo L (2008) Satellite altimetry data reveal jet-like dynamics of the Humboldt Current. *J Geophys Res* 113:C07043
- Garrison HS, Tang KW (2014). Effects of episodic turbulence on diatom mortality and physiology, with a protocol for the use of Evans Blue stain for live–dead determinations. *Hydrobiologia* 738:155–170
- Graco M, Gutiérrez D, Farías L (2006) Inter-annual variability of the Pelagic-Benthic coupling in the upwelling system off central Chile. *Adv Geosci* 6:127–132
- Grasshoff K, Ehrhardt M, Kremling K (1983) *Methods of seawater analysis*. Springer-Verlag, Basel.

- Henríquez LA, Daneri G, Muñoz CA, Montero P, Veas R, Palma AT (2007) Primary production and phytoplanktonic biomass in shallow marine environments of central Chile: Effect of coastal geomorphology. *Estuar Coast Shelf Sci* 73:137–147
- Hickey BM, Geier S, Kachel N, MacFadyen A (2005). A bi-directional river plume: The Columbia in summer. *Cont Shelf Res* 25:1631–1656
- Hickey BM, Kudela RM, Nash JD, Bruland KW, Peterson WT, MacCready P, Lessard EJ, Jay DA, Banas NS, Baptista AM, Dever EP, Kosro PM, Kilcher LK, Horner-Devine AR, Zaron ED, McCabe RM, Peterson JO, Orton PM, Pan J, Lohan MC (2010) River Influences on Shelf Ecosystems: Introduction and synthesis. *J Geophys Res* 115:C00B17
- Hirata T, Hardman-Mountford NJ, Barlow R, Lamont T, Brewin RJW, Smyth T, Aiken J (2009) An inherent optical property approach to the estimation of size-specific photosynthetic rates in eastern boundary upwelling zones from satellite ocean colour: An initial assessment. *Prog Oceanogr* 83:393–397
- Hirata T, Hardman-Mountford NJ, Brewin RJW, Aiken J, Barlow R, Suzuki K, Isada T, Howell E, Hashioka T, Noguchi-Aita M, Yamanaka Y (2011) Synoptic relationships between surface Chlorophyll-a and diagnostic pigments specific to phytoplankton functional types. *Biogeosciences* 8:311–327
- Howarth RW (1988) Nutrient Limitation of Net Primary Production in Marine Ecosystems. *Ann Rev Ecol Syst* 19:89–110
- Iriarte JL, González HE (2004) Phytoplankton size structure during and after the 1997/98 El Niño in a coastal upwelling area of the northern Humboldt current system. *Mar Ecol Prog Ser* 269:83–90

- Iriarte JL, Vargas CA, Tapia FJ, Bermúdez R, Urrutia RE (2012) Primary production and plankton carbon biomass in a river-influenced upwelling area off Concepción, Chile. *Prog Oceanogr*, 92–95:97–109
- Johns B, Rao AD, Dube SK, Sinha PC (1993) The effect of freshwater discharge from the Godavari River on the occurrence of local upwelling off the East Coast of India. *Estuar Coast Shelf Sci* 37:299–312
- Kahru M, Kudela R, Manzano-Sarabia M, Mitchell BG (2009) Trends in primary production in the California Current detected with satellite data. *J Geophys Res* 114:C02004
- Kämpf J, Chapman P (2016) *Upwelling systems of the world. A scientific journey to the most productive marine ecosystems*. Springer International Publishing Switzerland
- Lachkar Z, Gruber N (2012) A comparative study of biological production in eastern boundary upwelling systems using an artificial neural network. *Biogeosciences* 9:293–308
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology*, 2nd ed. Elsevier Science, Amsterdam
- Letelier J, Pizarro O, Nuñez S (2009) Seasonal variability of coastal upwelling and the upwelling front off central Chile. *J Geophys Res* 114:C12009
- Letelier J (2010) *Surgencia y estructuras de mesoescala frente a Chile (18°-42°S)*. PhD thesis, Universidad de Concepción, Concepción, Chile
- Mann KH, Lazier JRN (1991) *Dynamics of marine ecosystems: biological-physical interaction in the oceans*. Blackwell Scientific Publications, Boston
- Margalef R (1978) Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol Acta* 1:493-509
- McClain ME, Boyer EW, Dent CL, Gergel SE, Grimm NB, Groffman PM, Hart SC, Harvey JW, Johnston CA, Mayorga E, McDowell WH, Pinay G (2003)

Biogeochemical hot spots and hot moments at the interface of terrestrial and aquatic ecosystems. *Ecosystems* 6:301–312

Montecino V, Pizarro G, Quiroz D (1998) Primary production in the Chilean coast. In: Holloway G, Henderson D (eds) *Biotic impact of extratropical climate variability in the Pacific*. Proc. Aha Huliko'a Hawaiian Winter Workshop, SOEST Special Publication, Honolulu, Hawaii, 69-76

Montecino V, Strub T, Chavez F, Thomas A, Tarazona J, Baumgartner T (2006) Biophysical interactions off Western South-America. In: Robinson AR, Brink KH (eds) *The Sea. The Global Coastal Ocean: Interdisciplinary Regional Studies and Synthesis*, Volume 14A, Chapter 10, Harvard Press, Cambridge

Montecinos A, Aceituno P (2003) Seasonality of the ENSO-Related Rainfall Variability in Central Chile and Associated Circulation Anomalies. *J Clim* 16:281–296

Montecinos A, Gomez F (2010) ENSO modulation of the upwelling season off southern-central Chile. *Geophys Res Lett* 37:L02708

Montero P, Daneri G, Cuevas AL, González HE, Jacob B, Lizárraga L, Menschel E (2007) Productivity cycles in the coastal upwelling area off Concepcion: The importance of diatoms and bacterioplankton in the organic carbon flux. *Prog Oceanogr* 75:518–530

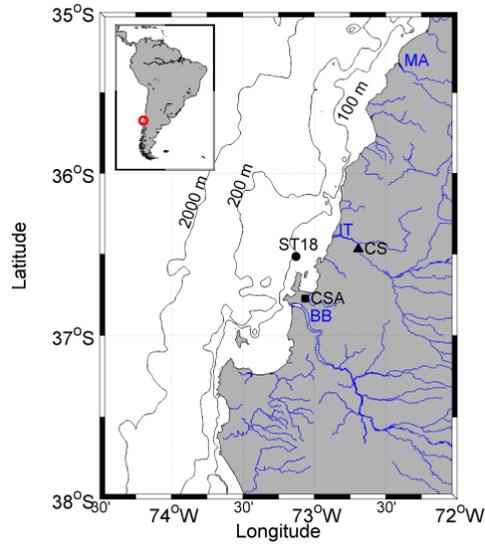
Morales CE, González HE, Hormazábal SE, Yuras G, Letelier J, Castro LR (2007) The distribution of chlorophyll-a and dominant planktonic components in the coastal transition zone off Concepción, central Chile, during different oceanographic conditions. *Prog Oceanogr* 75:452–469

Parsons T, Maita Y, Lalli C (1984) *A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis*. Pergamon Press, Oxford

- Pennington JT, Mahoney KL, Kuwahara VS, Kolber DD, Calienes R, Chavez FP (2006) Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Prog Oceanogr* 69:285–317
- Pizarro O (1999) Low Frequency fluctuations in the Eastern Boundary Current off South America: remote and local forcing. PhD thesis, Göteborg University, Göteborg, Sweden
- Probyn TA, Mitchellinnes BA, Brown PC, Hutchings L, Carter RA (1994) Review of primary production and related processes on the Agulhas-Bank. *S Afr J Sci* 90(3):166-173
- Quiñones RA, Gutiérrez MH, Daneri G, Gutierrez D, González HE, Chavez F (2010) The Humboldt Current System. In: Liu KK, Atkinson L, Quiñones R, Talaue-McManus L (ed), *Carbon and Nutrient Fluxes in Continental Margins. A Global Synthesis*, Springer, Berlin
- Raimbault P, Diaz F, Pouvesle W, Boudjellal B (1999) Simultaneous determinations of particulate organic carbon, nitrogen and phosphorus collected on filters, using a semiautomatic wet-oxidation method. *Mar Ecol Prog Ser* 180:289-295
- Ryther JH, Dunstan WM (1971) Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment. *Science* 171:1008-1013
- Saldías GS, Sobarzo M, Largier J, Moffat C, Letelier RM (2012) Seasonal variability of turbid river plumes off central Chile base on high-resolution MODIS imagery. *Remote Sens Environ* 123:220–233
- Sánchez GE, Pantoja S, Lange CB, González HE, Daneri G (2008) Seasonal changes in particulate biogenic and lithogenic silica in the upwelling system off Concepción (~36°S), Chile, and their relationship to fluctuations in marine productivity and continental input. *Cont Shelf Res* 28:2594–2600

- Shannon LV, Field JG (1985) Are fish stocks food-limited in the southern Benguela pelagic ecosystem? *Mar Ecol Prog Ser* 22:7–19
- Silva N, Rojas N, Fedele A (2009) Water masses in the Humboldt Current System: Properties, distribution, and the nitrate deficit as a chemical water mass tracer for Equatorial Subsurface Water off Chile. *Deep Sea Res II* 56:1004-1020
- Slawyk G, Collos Y, Auclair J-C (1977) The use of the  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  isotopes for the simultaneous measurements of carbon and nitrogen turnover rates in marine phytoplankton. *Limnol Oceanogr* 22:925-932
- Sobarzo M, Djurfeldt L (2004) Coastal upwelling process on a continental shelf limited by submarine canyons, Concepción, central Chile. *J Geophys Res* 109:C12012
- Sobarzo M, Bravo L, Donoso D, Garcés-Vargas J, Schneider W (2007) Coastal upwelling and seasonal cycles that influence the water column over the continental shelf off central Chile. *Prog Oceanogr* 75:363–382
- Sobarzo M, Saldías GS, Tapia FJ, Bravo L, Moffat C, Largier JL (2016) On subsurface cooling associated with the Biobío River Canyon (Chile). *J Geophys Res, C, Oceans* 121:4568–4584
- Soto-Mendoza S, Castro LR, Llanos-Rivera A (2010) Variabilidad espacial y temporal de huevos y larvas de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens*, asociados a la desembocadura del río Itata, Chile. *Rev Biol Mar Oceanogr* 45:471–487
- Świrgoń M, Stramska M (2015) Comparison of in situ and satellite ocean color determinations of particulate organic carbon concentration in the global ocean. *Oceanologia* 57:25–31
- Testa G, Masotti I, Farías L (2017) Variabilidad espacio-temporal de la productividad primaria neta en la plataforma continental de Chile central (73°W-36°S); Causas y consecuencias. MSc thesis, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

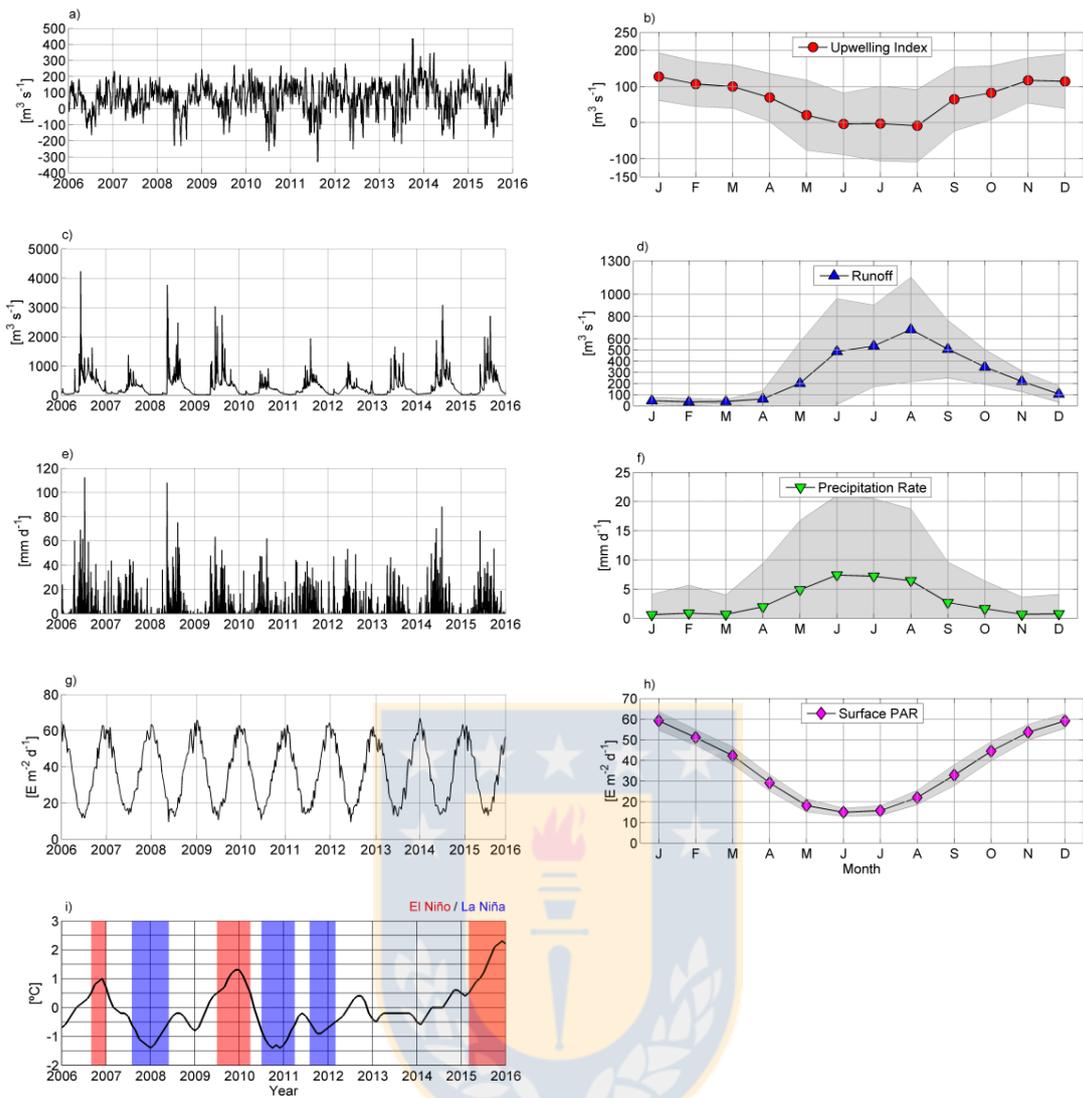
- Thiel M, Macaya EC, Acuña E, Arntz WE, Bastias H, Brokordt K, Camus PA, Castilla JC, Castro LR, Cortés M, Dumont CP, Escribano R, Fernandez M, Gajardo JA, Gaymer CF, Gomez I, González AE, González HE, Haye PA, Illanes JE, Iriarte JL, Lancellotti DA, Luna-Jorquera G, Luxoro C, Manriquez PH, Marín V, Muñoz P, Navarrete SA, Perez E, Poulin E, Sellanes J, Sepúlveda HH, Stotz W, Tala F, Thomas A, Vargas CA, Vasquez JA, Vega A (2007) The Humboldt Current System of Northern and Central Chile. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 45:195–344
- Tilstone GH, Figueiras FG, Fermin EG, Arbones B (1999) Significance of nanophytoplankton photosynthesis and primary production in a coastal upwelling system (Ría de Vigo, NW Spain). *Mar Ecol Prog Ser* 183:13–27
- Ulloa O, Escribano R, Hormazábal S, Quiñones RA, González RR, Ramos M (2001) Evolution and biological effect of the 1997-98 El Niño in the upwelling ecosystem off northern Chile. *Geophys Res Lett* 28:1591–1594
- Vargas CA, Martínez RA, Cuevas LA, Pavez MA, Cartes C, González HE, Escribano R, Daneri G (2007) The relative importance of microbial and classical food webs in a highly productive coastal upwelling area. *Limnol Oceanogr* 52:1495–1510



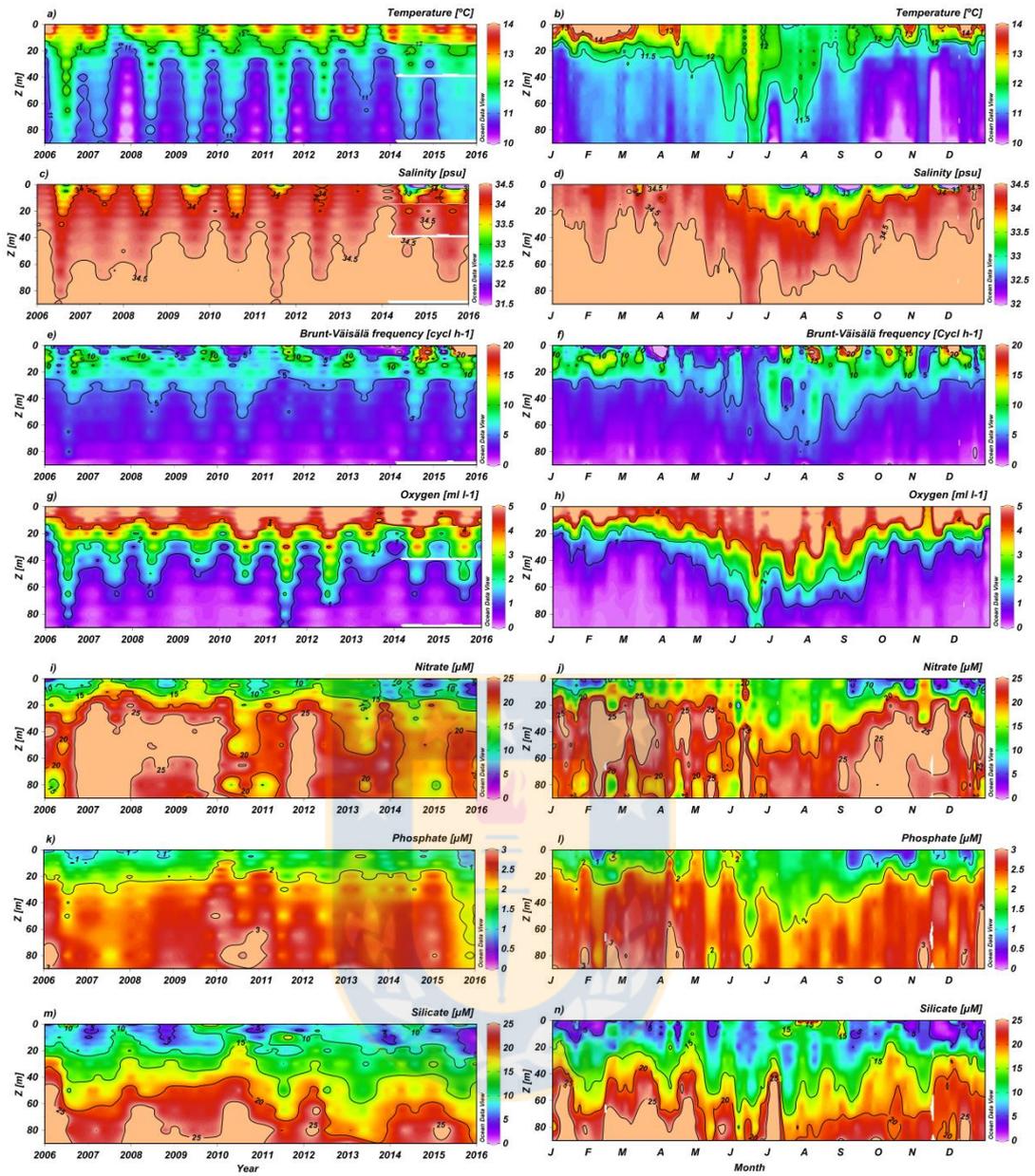
**Figure 1.** Geographic location of Station 18 (ST18), Coelemu Station (CS), Carriel Sur Airport (CSA), Itata (IT), Biobío (BB) and Maule (MA) rivers. In addition 100, 200 and 2000 m isobaths are shown.

**Table 1.** Summary of the error statistics, i.e. Absolute Average Error (AAE), Root Mean Square Error (RMSE), Bias Mean Normalized Bias ( $P_{BIAS}$ ), Mean Absolute Percentage Error (MPE) and  $r^2$  coefficient for different NPPs boxes.

Matrix dimensions (lon x lat)	Comments	n	AAE	RMSE	Bias	$P_{BIAS}$ (%)	MPE (%)	$r^2$
1x1	<i>In situ</i> measurements	54	/	/	/	/	/	/
1x1	Pixel nearest to ST18	54	3.66	4.80	3.17	153.60	673.21	0.47
2X2	Avg of the 4 pixels nearest to ST18	54	3.35	4.40	2.73	132.15	619.00	0.51
3X3	Pixel nearest to ST18 in the center of the grid	54	3.33	4.27	2.75	133.22	620.52	0.56
5X5	"	54	3.07	3.95	2.45	118.69	594.08	0.57
7X7	"	54	2.85	3.62	2.20	106.41	578.06	0.58
9X9	"	54	2.66	3.37	1.98	95.80	561.85	0.58
11x11	"	54	2.47	3.14	1.73	83.63	546.15	0.58
13X13	"	54	2.33	2.97	1.48	71.80	531.21	0.59
15X13	74°-72°45' W, 36°-37° S	54	2.02	2.75	0.89	43.31	462.99	0.61



**Figure 2.** Temporal evolution (left panels) and mean annual cycles (right panels) of Upwelling Index (a-b), Itata Runoff (c-d), Precipitation Rate (e-f), Surface PAR (g-h) and Oceanic Niño Index (i). Markers indicate monthly average value; the shade area represents the monthly standard deviation.

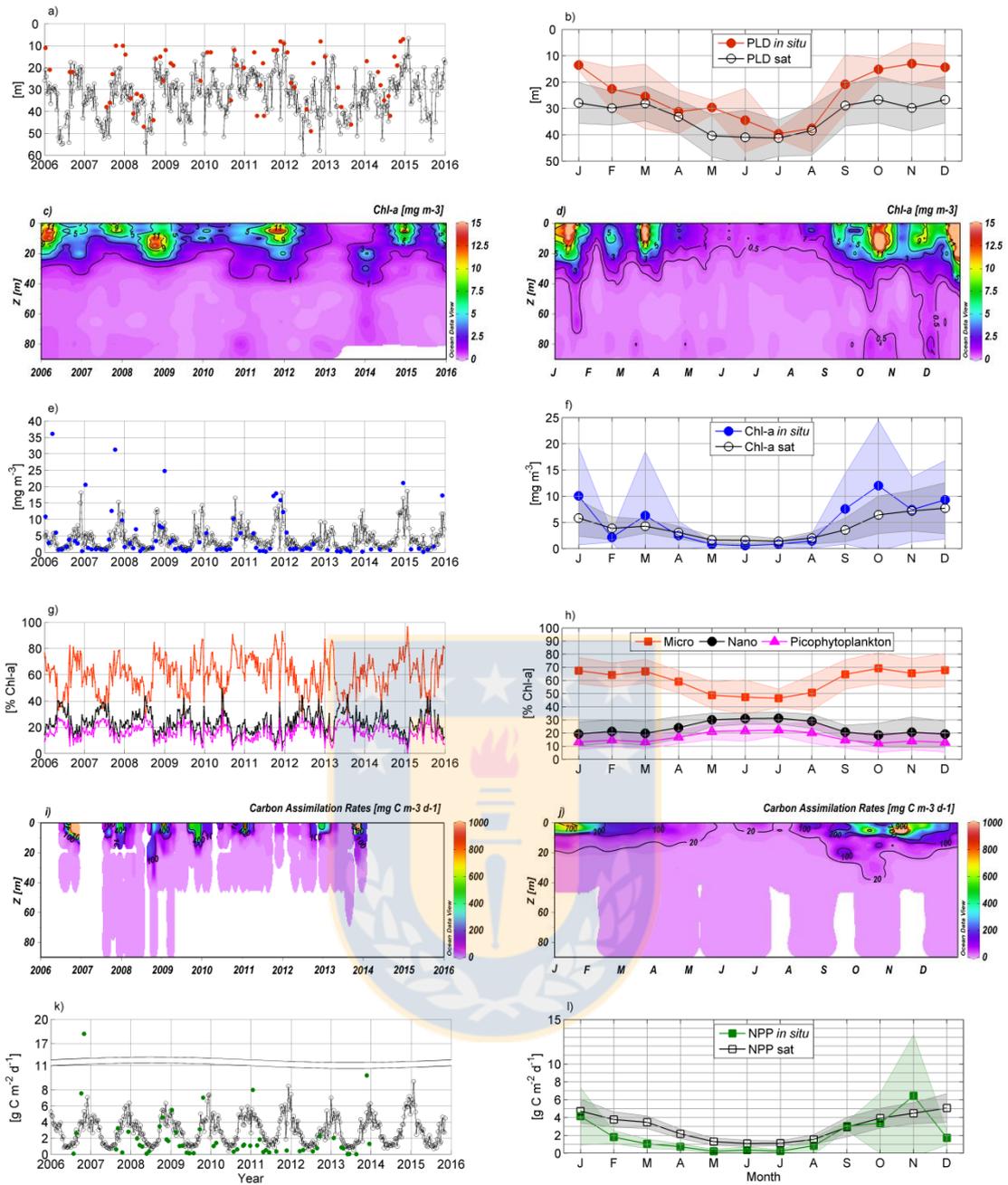


**Figure 3.** Temporal evolution (left panels) and mean annual cycles (right panels) of Temperature (a-b), Salinity (c-d), Brunt-Väisälä frequency (e-f), Oxygen (g-h), Nitrate (i-j), Phosphate (k-l) and Silicate (m-n) in ST18.

**Table 2.** Monthly average values (with standard deviation) of Nitrate, Phosphate, Silicate concentrations within the photic layer in ST18. In addition, average N:P and N:Si ratios are shown.

Month	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> [μM]	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> [μM]	Si(OH) <sub>4</sub> [μM]	N:P /	N:Si /
Jan	10.60 (8.29)	1.41 (0.73)	5.57 (6.07)	7.52	1.90
Feb	16.69 (7.87)	1.44 (0.62)	7.14 (4.46)	11.59	2.34
Mar	17.83 (9.09)	1.94 (0.64)	8.87 (5.31)	9.19	2.01
Abr	19.74 (4.99)	2.14 (0.55)	12.78 (6.44)	9.22	1.54
May	18.47 (5.02)	1.94 (0.60)	9.80 (4.18)	9.52	1.88
Jun	14.55 (6.15)	1.58 (0.42)	7.72 (3.11)	9.21	1.88
Jul	15.16 (5.25)	1.43 (0.37)	11.99 (3.53)	10.60	1.26
Aug	14.68 (4.83)	1.50 (0.36)	12.26 (6.45)	9.79	1.20
Sep	9.42 (5.59)	0.99 (0.46)	6.68 (4.83)	9.52	1.41
Oct	8.27 (9.92)	0.87 (0.76)	6.77 (7.98)	9.51	1.22
Nov	9.17 (8.20)	1.24 (0.41)	2.37 (2.16)	7.40	3.87
Dec	8.31 (8.79)	1.18 (0.63)	4.35 (4.79)	7.04	1.91

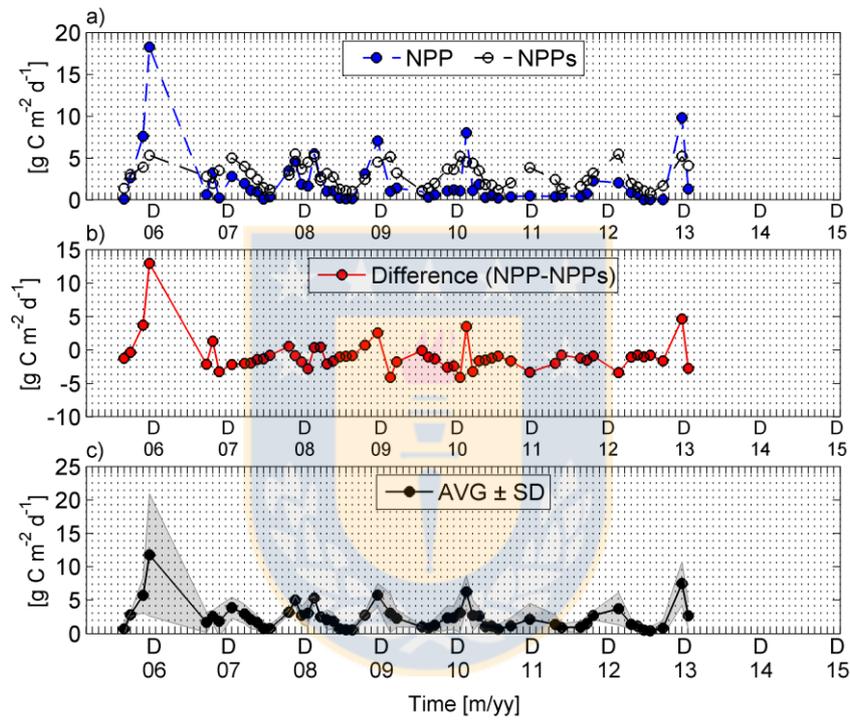




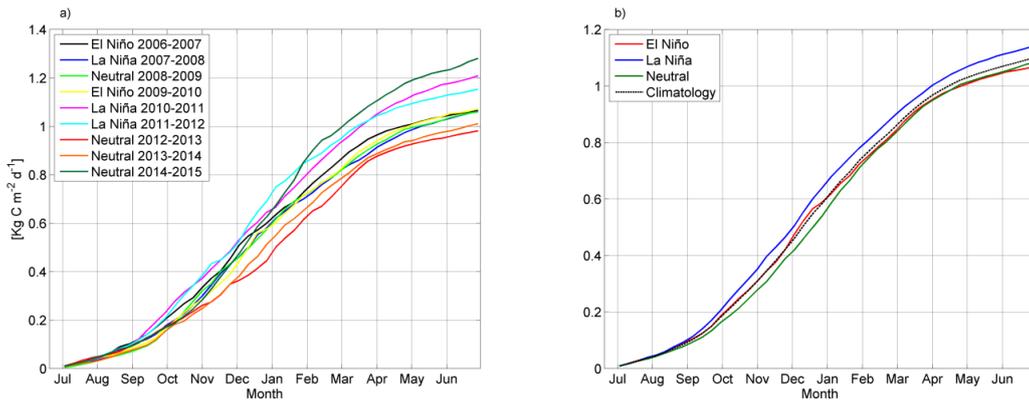
**Figure 4.** 2006-2015 time series (left panels) and annual cycles (right panels) of *in situ* and satellite Photic Layer Depth (a-b), Chlorophyll-a (c-d), *in situ* and satellite surface Chlorophyll-a (e-f), Phytoplankton size classes (g-h), Carbon Assimilation Rates (i-j) and *in situ* and satellite Net Primary Production (k-l). Colored points in time series panels indicate *in situ* measurements of PLD (red), Chl-a (blue) and NPP (green). Markers indicate monthly average value; the shade area represents the monthly standard deviation.

**Table 3.** Biological variables involved in linear regressions were shown, with number of observations (n),  $r^2$  coefficient and p-value. Chl-a: Chlorophyll-a; CAR: Carbon Assimilation Rates; NPP: Net Primary Production. \*: Chlorophyll-a integrated within the photic layer;  $\phi$ : satellite estimation.

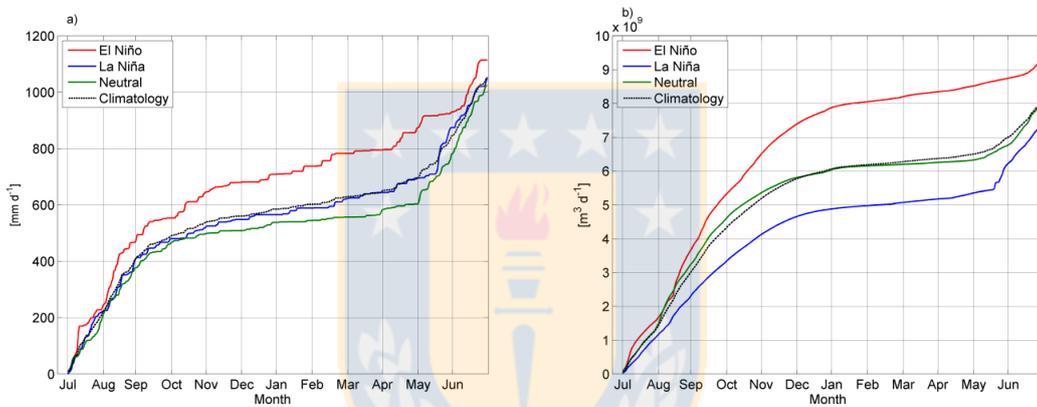
	n	$r^2$	p-value
Chl-a vs CAR	164	0.55	$4.9 \times 10^{-30}$
Chl-a* vs NPP	43	0.50	$1.3 \times 10^{-7}$
Chl-a $\phi$ vs NPP $\phi$	444	0.86	0
NPP vs NPP $\phi$	54	0.61	$3.8 \times 10^{-12}$



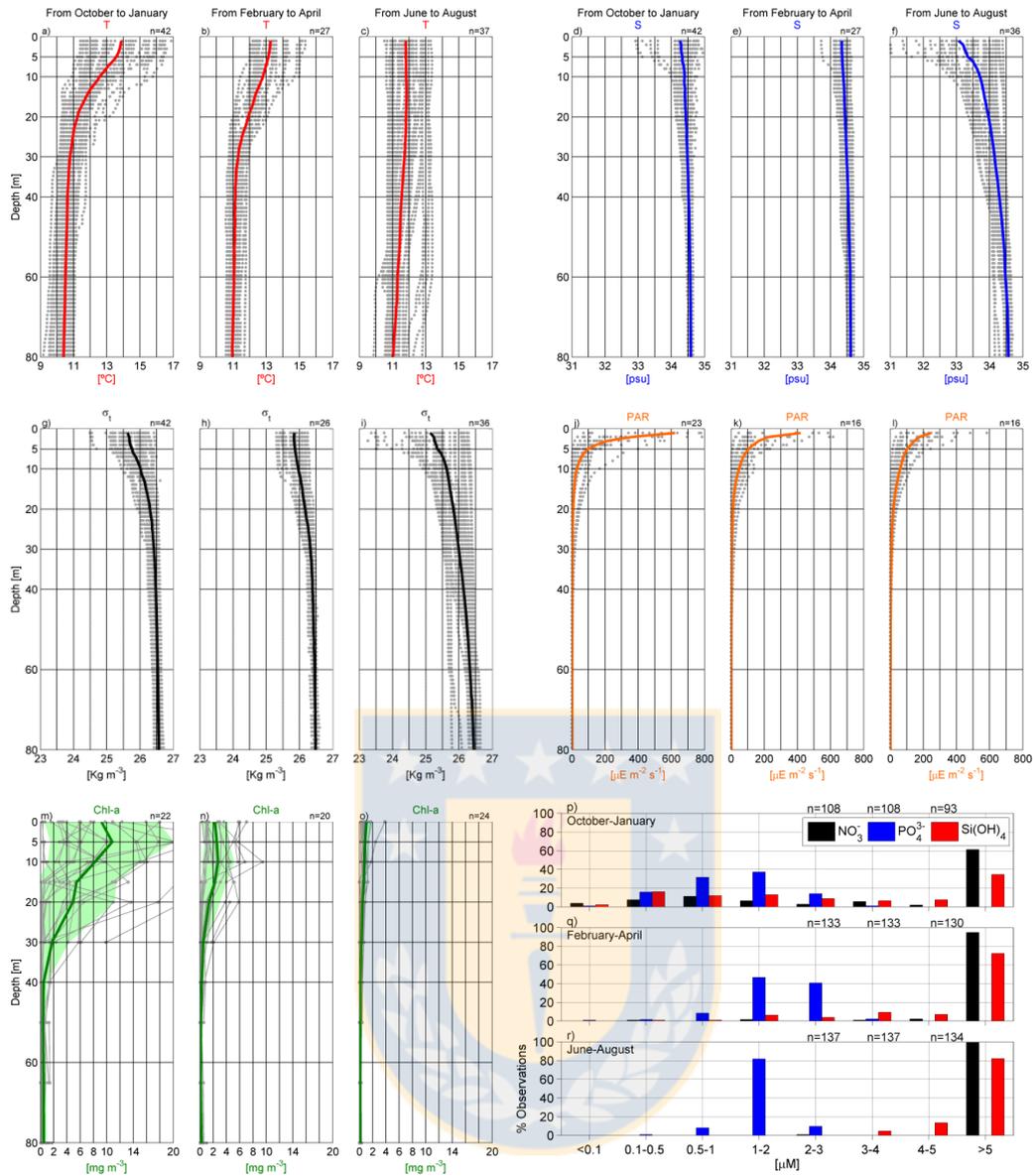
**Figure 5.** Temporal evolution of *in situ* and satellite Net Primary Production (a), the difference between two datasets (b) and the average value with standard deviation (shaded area, c).



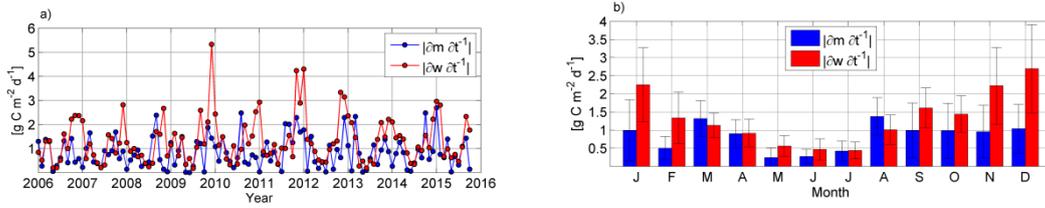
**Figure 6.** Cumulative satellite Net Primary Production estimations by year (a) and mean value during El Niño, La Niña and Neutral conditions (b).



**Figure 7.** Cumulative mean value of precipitation rates (a) and Itata runoff (b) during El Niño, La Niña and Neutral conditions.



**Figure 8.** a-o): Bio-oceanographic profiles during three periods of the year in ST18. a-b-c) Temperature, d-e-f) Salinity, g-h-i) Sigma-t, j-k-l) PAR, m-n-o) Chlorophyll-a. Continuous solid lines: average values; n: number of profiles; green shade area: standard deviation. p-q-r): Range distribution of Nitrate, Phosphate and Silicate concentrations within the photic layer during three different periods of the year in ST18. n: number of samples.



**Figure 9.** Temporal variability (a) and mean annual cycle (b) for maximum week-to-week variability within a month (red line and bars) and month-to-month variability (blue line and bars). The standard deviation is represented as errorbar in bar graph.

**Table 4.** Mean *in situ* NPP ( $\pm$  standard deviation,  $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) along EBUS coasts. CalCOFI website:

<http://calcofi.org/>.

Pacific EBUS	Study period	Latitude	Mean PP	Reference	Atlantic EBUS	Study period	Latitude	Mean PP	Reference
<b>California</b>					<b>Canary</b>				
	2006-2016	32-35°N	1.18 ( $\pm$ 1.32)	CalCOFI time series	Review	Whole system		1.9	Kämpf & Chapman 2016
	2009-2011	24.5°N	1.21 ( $\pm$ 0.81)	Cervantes-Duarte et al. 2015	Review	43.5°N		1.71 ( $\pm$ 2.54)	Chavez et al. 2011
					1993	42.2°N		1.39 ( $\pm$ 1.17)	Tilstone et al. 1999
					Review	42-43°N		1.4	Figueiras et al. 2002
					Review	18-31.5°N		2.4 ( $\pm$ 1.5)	Arístegui et al. 2006
<b>Peru-Chile</b>					<b>Benguela</b>				
Review	Whole system		1.9	Kämpf & Chapman 2016	Review	22°S		2	Kämpf & Chapman 2016
Review	4-14°S		3.5	Pennington et al. 2006	Review	32.5-34.5°S		2.8	Shannon & Field 1985
2006-2014	36.5°S		2.06 ( $\pm$ 3.12)	This study	Review	35°S		1.8	Probyn et al. 1994

**Table 5.** Summary of the average bio-oceanographic conditions during three different periods of the year. Based on CTD profiles we considered May and September as transitional months with high variability.

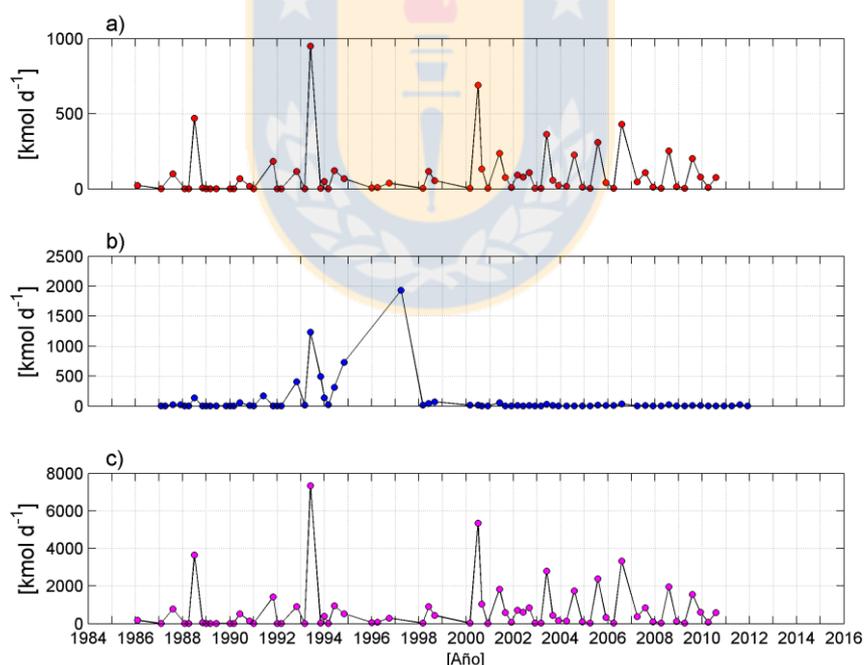
	Rising Stage	Falling Stage	Basal Stage
Season	(High productivity - Upwelling Activation)	(Intermediate Productivity - Upwelling Decay)	(Basal Productivity - Wet)
Months	October - January	February - April	June - August
Upwelling Index	High	High	Low or downwelling
River Runoff	Intermediate	Low	High
Surface Stability	Intermediate (Thermal)	Low (Thermal)	High (Haline)
Nitrate	"Low"	High	Intermediate
Phosphate	"Low"	High	Intermediate
Silicate	"Low"	Intermediate	High
Surface PAR	High	Intermediate	Low
Light Penetration	Low	Intermediate	High
Photic Layer	Shallow	Intermediate	Deep
NPP	High	Intermediate	Low (Basal)
Chl-a Vertical Homogeneity	Low	Intermediate	High
% Microphytoplankton	High	High	Low

### 4.1.1. Flujos de nutrientes continentales y oceánicos a la zona costera

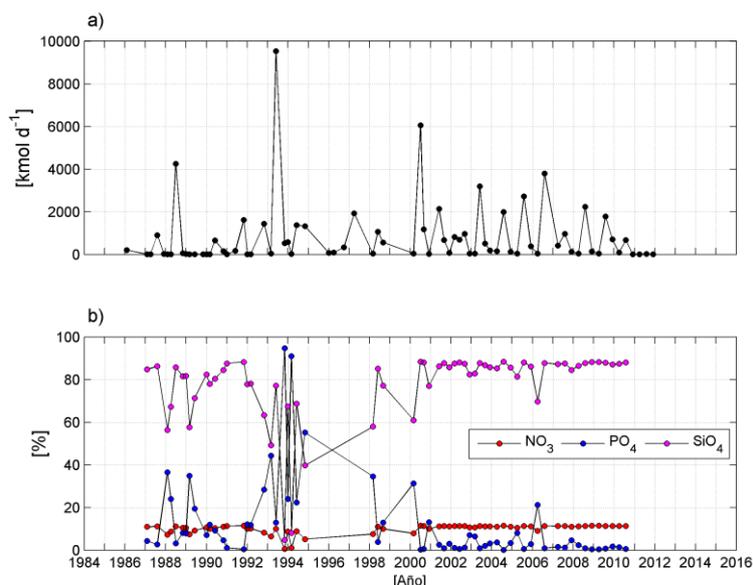
#### 4.1.1.1. Flujos de nutrientes continentales e Índice de Productividad Fluvial

El flujo de nitrato continental varió entre 0,2 y 949,1  $\text{kmol d}^{-1}$  con un promedio ( $\pm$  desviación estándar, DE) de  $93,5 \pm 168,1 \text{ kmol d}^{-1}$ , mientras que el de fosfato osciló entre 0,1 y 1931,3  $\text{kmol d}^{-1}$  con un valor promedio ( $\pm$  DE) de  $87,8 \pm 288,6 \text{ kmol d}^{-1}$ . Por otro lado, el flujo de silicato fluctuó entre 1,5 y 7350,6  $\text{kmol d}^{-1}$  con un promedio ( $\pm$  DE) de  $724,1 \pm 1201,6 \text{ kmol d}^{-1}$  (Fig. 6).

IPF varió entre 0,6 y 9532.7  $\text{kmol d}^{-1}$ , con un promedio ( $\pm$  DE) de  $802,6 \pm 1507,9 \text{ kmol d}^{-1}$ ; la contribución promedio ( $\pm$  DE) de nitrato (fosfato) se calculó en  $10,0 \pm 2,2$  ( $12,2 \pm 19,3$ ) %, mientras que la contribución promedio de silicato fue del  $77,8 \pm 17,0$  % (Fig. 7). Las elevadas concentraciones de fosfato entre 1992 y 1998 (Fig. 4) afectó de manera significativa la contribución promedio de fosfato en IPF, ya que la contribución de nitrato fue superior a la de fosfato en el 63,6% de los casos ( $n = 66$ ).



**Figura 6.** Serie de tiempo del flujo de Nitrato (a), Fosfato (b) y Silicato (c) en la estación de Coelemu. Fuente: Elaboración propia.

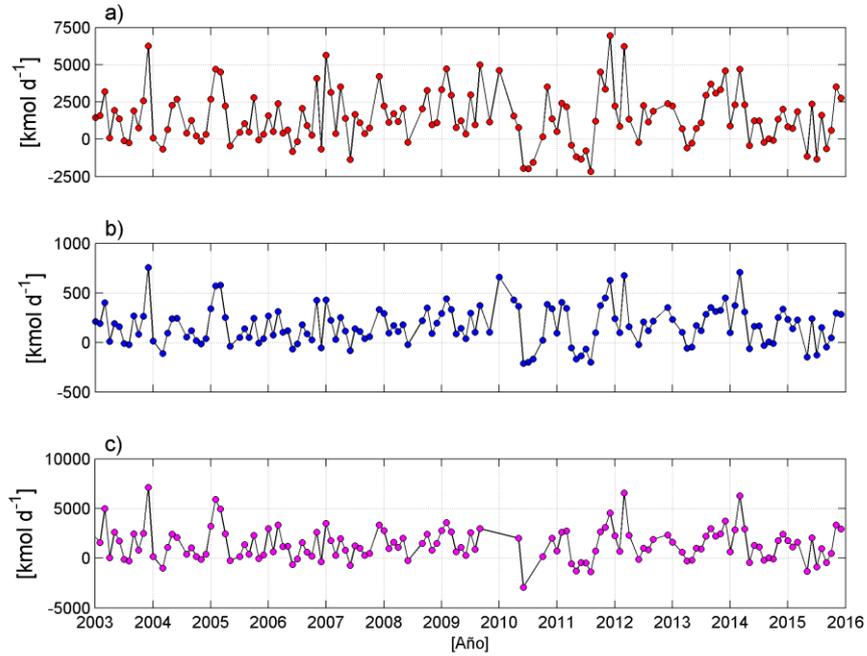


**Figura 7.** Serie de tiempo del Índice de Productividad Fluvial (a) y de las contribuciones (en porcentaje) de Nitrato, Fosfato y Silicato (b) en la estación de la estación de Coelemu. Fuente: Elaboración propia.

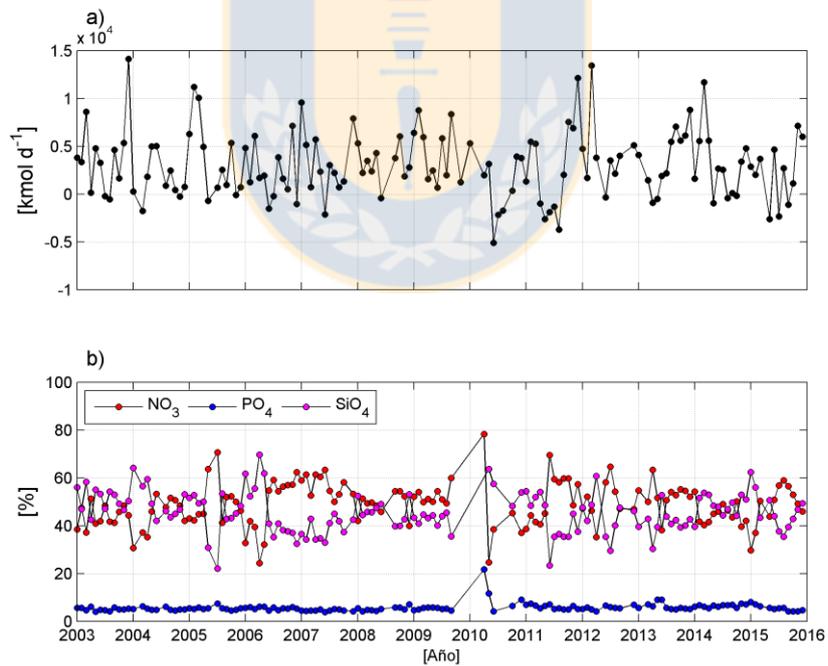
#### 4.1.1.2. Flujos de nutrientes oceánicos e Índice de Surgencia Productiva

El flujo de nitrato oceánico osciló entre  $-2152,2$  y  $6953,3 \text{ kmol d}^{-1}$ , con un promedio ( $\pm$  DE) de  $1470,6 \pm 1769,9 \text{ kmol d}^{-1}$  mientras que el flujo de fosfato varió entre  $-212,7$  y  $756,2 \text{ kmol d}^{-1}$ , calculando el promedio ( $\pm$  DE) en  $169,2 \pm 193,3 \text{ kmol d}^{-1}$ . Finalmente, el flujo de silicato varió entre  $-2927,8$  y  $7108,0 \text{ kmol d}^{-1}$ , con un promedio ( $\pm$  DE) de  $1434,3 \pm 1633,3 \text{ kmol d}^{-1}$  (Fig. 8).

De esta manera, ISP varió entre  $-5097,8$  y  $14116,0 \text{ kmol d}^{-1}$ , con un promedio ( $\pm$  DE) de  $3012,6 \pm 3470,3 \text{ kmol d}^{-1}$  (Fig. 9). La contribución promedio ( $\pm$  DE) de nitrato (fosfato) fue  $49,1 \pm 8,8$  ( $5,7 \pm 1,8$ ) %, mientras que la contribución promedio de silicato fue  $45,6 \pm 8,2$  %.



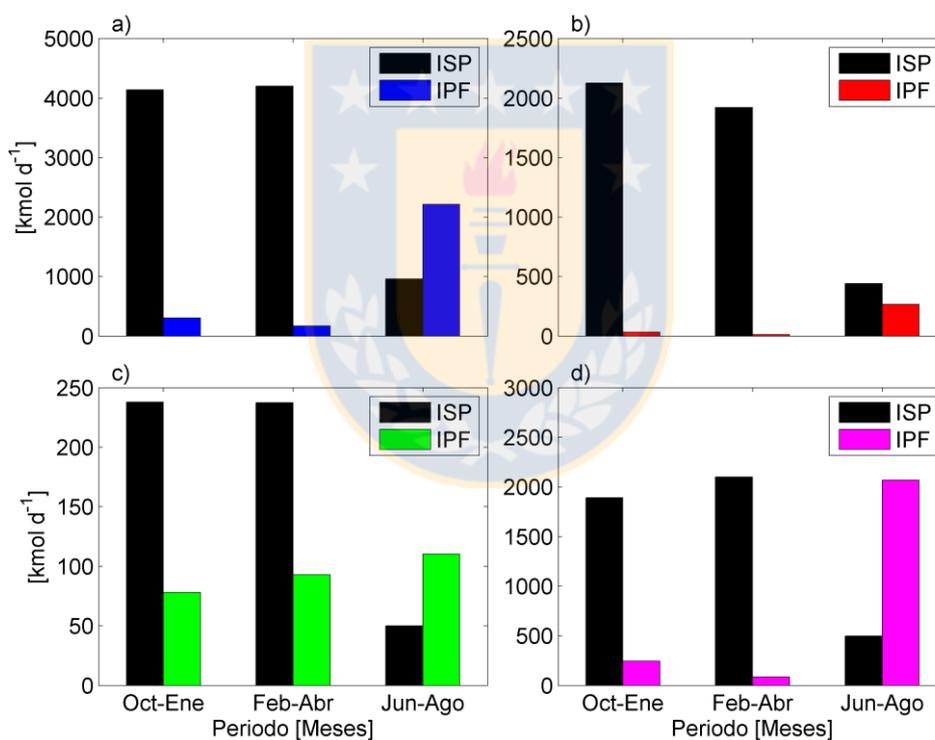
**Figura 8.** Serie de tiempo del flujo de Nitrato (a), Fosfato (b) y Silicato (c) en ST18. Fuente: Elaboración propia.



**Figura 9.** Serie de tiempo del Índice de Surgencia Productiva (a) y de las contribuciones (en porcentaje) de Nitrato, Fosfato y Silicato (b) en ST18. Fuente: Elaboración propia.

#### 4.1.1.3. Comparación entre el Índice de Surgencia productiva y el Índice de Productividad Fluvial.

En promedio, ISP aportó aproximadamente 13 (24) veces más nutrientes que IPF durante el periodo octubre-enero (febrero-abril), mientras que durante el invierno (de junio a agosto) IPF introdujo al sistema costero 2,3 veces la cantidad de nutrientes que ISP (Fig. 10). En detalle, el aporte de nitrato por parte de ISP fue siempre superior con respecto a IPF, sobre todo en periodo de surgencia. Los aportes de fosfato y silicato revelaron una clara predominancia de los aportes oceánicos durante la temporada de surgencia, mientras que en la estación húmeda los aportes fluviales de estos compuestos fueron superiores a los oceánicos (2,2 y 4,2 veces para fosfato y silicato, respectivamente; Fig. 10).



**Figura 10.** Aporte promedio de índice de Surgencia Productiva (ISP) e Índice de Productividad Fluvial (IPF) durante tres periodos del año: a) flujo total, b) flujo de nitrato, c) flujo de fosfato y d) flujo de silicato. Fuente: Elaboración propia.

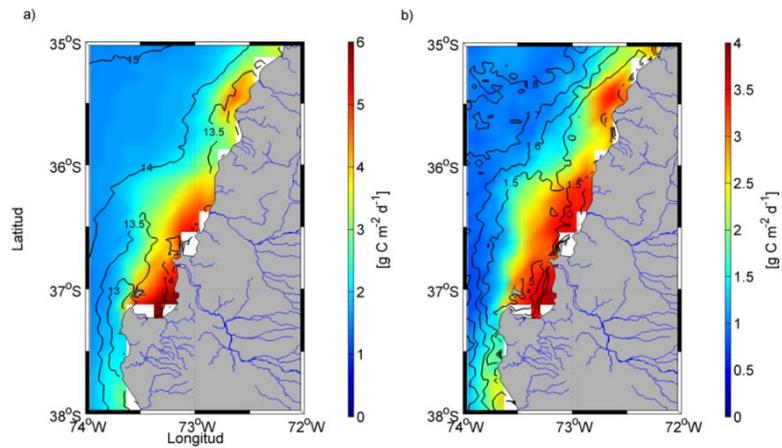
## 4.2. Capítulo 2. Variabilidad espacial de PPN y condiciones oceanográficas

PPN mostró una elevada variabilidad espacial, con valores elevados en la zona costera al norte de Punta Lavapié y condiciones mesotróficas en la zona oceánica (Fig. 11a). Además, el área de la plataforma continental se caracterizó por una mayor variabilidad con respecto a la zona oceánica (Fig. 11b).

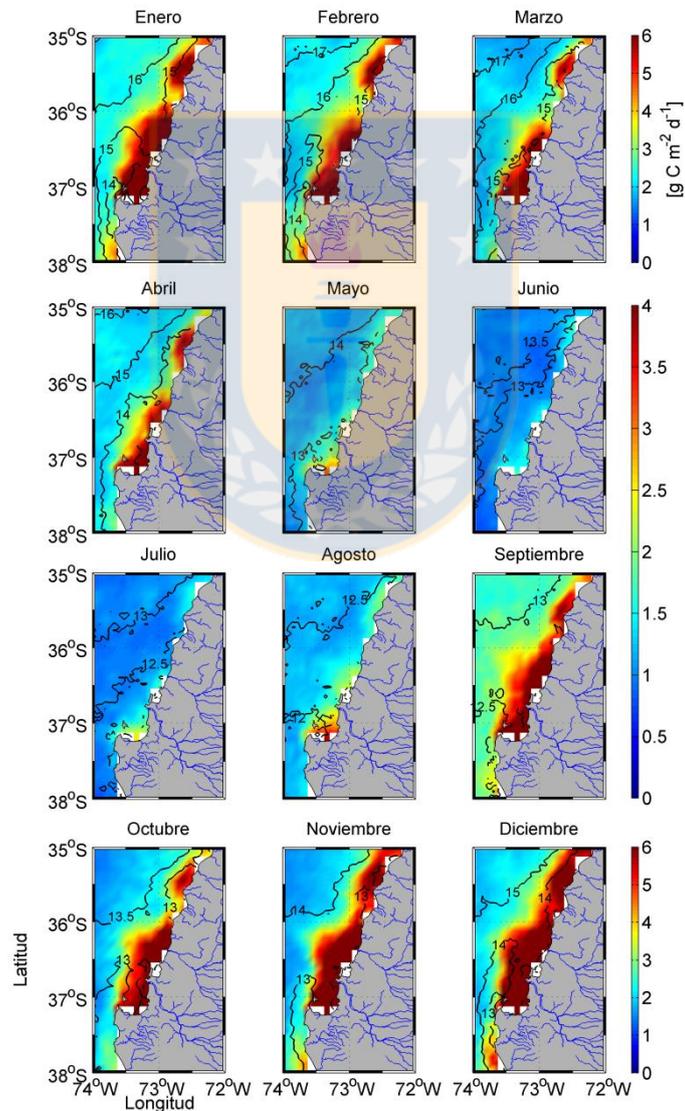
Las aguas costeras/oceánicas frente a Chile central se caracterizan por oscilaciones de temperatura superficial durante el ciclo anual. Los focos de surgencia se presentan al N y W de Punta Lavapié ( $37^{\circ}10'S$ ,  $73^{\circ}35'W$ ) y en los alrededores de Constitución ( $35^{\circ}23'S$ ,  $72^{\circ}23'W$ ; Fig. 11a), mientras que en el golfo de Arauco ( $37^{\circ}S$ ,  $73^{\circ}18'W$ ) se dieron aguas más cálidas. Un gradiente térmico más marcado se observó durante la época de surgencia con respecto al invierno (Fig. 12), mientras que los núcleos de aguas superficiales frías fueron detectados de octubre a marzo.

Por otro lado, las aguas superficiales situadas en la zona de la plataforma continental están afectadas por descargas fluviales durante la época de invierno. En particular, salinidades menores se observaron en las aguas superficiales (profundidad = 1 m) cerca de la boca de los ríos Itata, Biobío y Maule (Fig. 13). Debido a los patrones de circulación y de viento, la pluma de baja salinidad del río Biobío pareció alcanzar las aguas adyacentes al golfo de Arauco ( $37^{\circ}S$ ,  $73^{\circ}18'W$ ).

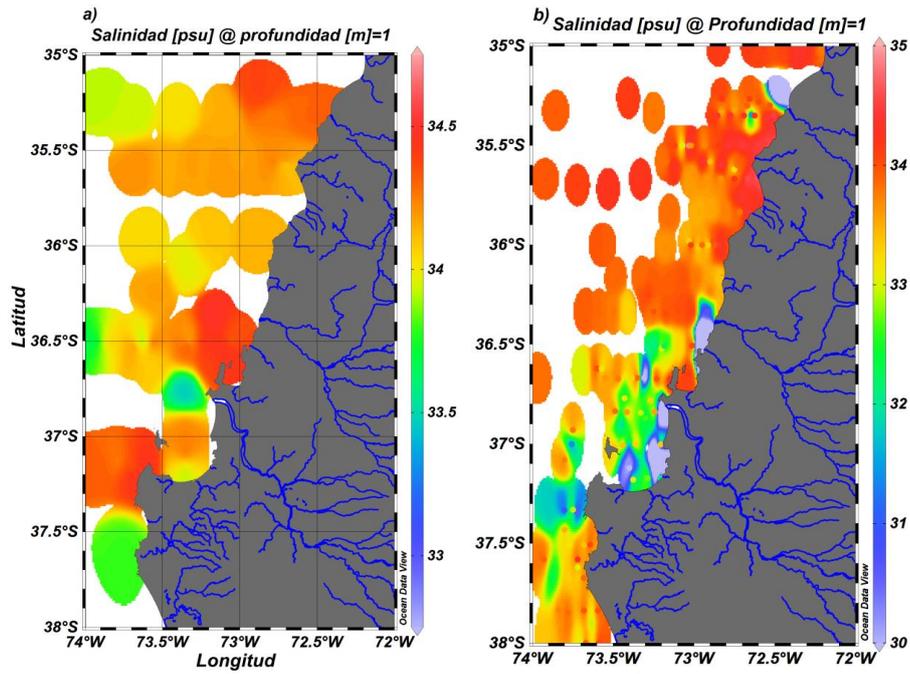
Sectores caracterizados por una plataforma continental más ancha (e.g. golfo de Arauco, las aguas frente a la boca del RI y al sur del río Maule) mostraron estimaciones elevadas de PPN durante el año completo, mientras que la franja costera al sur y oeste de Punta Lavapié mostró menores estimaciones no obstante se caracteriza por ser un centro de surgencia (Fig. 12).



**Figura 11.** Condiciones promedio (a) y desviación estándar (b) de Productividad Primaria Neta (colores) y temperatura superficial del mar ( $^{\circ}\text{C}$ , isolíneas) en Chile central durante el periodo 2006-2015. Fuente: Elaboración propia.



**Figura 12.** Promedios mensuales de temperatura superficial del mar ( $^{\circ}\text{C}$ , isolíneas) y productividad primaria neta (colores) frente a la costa de Chile central. Nótese las diferencias en los límites de las escalas de color. Fuente: Elaboración propia.



**Figura 13.** Distribución espacial de la salinidad superficial (1 m) frente a Chile central durante el periodo noviembre-abril (a) y mayo-octubre (b). Fuente: Elaboración propia.



## 5. DISCUSIÓN

### 5.1 Variabilidad estacional

#### 5.1.1 Condiciones de surgencia costera en Chile central y efectos sobre la productividad

Los patrones de viento en la costa de Chile central están regulados en gran medida por el desplazamiento estacional del APS, un centro de alta presión atmosférica ubicado en el Pacífico Sureste (Montecino *et al.* 2006). El movimiento meridional de APS se traduce en vientos del sur favorables a surgencia durante las temporadas de primavera, verano y otoño. En cambio, durante el invierno el centro del APS se ubica más al norte (Schneider *et al.* 2017), provocando una predominancia de los vientos del Norte que inducen hundimiento costero. La SDT de 2006 a 2015 en la estación fija ubicada en la plataforma continental frente a Chile central reveló con claridad como la surgencia costera provoca el ascenso hacia la capa fótica de aguas frías, con alta salinidad, ricas en nutrientes y con bajo contenido de oxígeno disuelto (Fig. 3 del apartado 4.1), parámetros característicos de AESS (Sobarzo *et al.* 2007).

El 76,5 % (n = 3658) de los datos de viento promedio para un área de Chile central (36-37°S, 72-76°W) desde 2006 a 2015 indicó una componente meridional favorable a la surgencia costera. Un análisis detallado del ciclo anual reveló que, desde octubre a abril, los vientos favorables a surgencia representan más del 87% del total (Fig. 14a). Valores intermedios (64 y 77 %) fueron encontrados durante mayo y septiembre, respectivamente, mientras que durante la temporada de invierno (de junio a agosto) valores negativos de estrés de viento que indican condiciones favorables al hundimiento costero predominan en la zona (54,24 % de los casos, n = 920).

La variabilidad meridional de los promedios mensuales de los IS en la misma banda zonal (72-76°W) indica que la región de Chile central, y en específico el área frente a Concepción, es una zona de transición con respecto a los patrones de viento, ya que durante la temporada invernal los promedios mensuales de IS son ligeramente positivos (negativos) al N (S) de 37°S (Fig. 14b). Además, a lo largo del gradiente meridional observamos una debilitación del IS durante la época de surgencia, con valores inferiores cuanto más nos alejamos del ecuador.

El ciclo anual de la dirección del estrés de viento (Fig. 14a) sugirió que Septiembre es el mes durante el cual se produce la activación de la surgencia, evidenciándose un marcado incremento (+28%) en los vientos favorables a la advección vertical de agua

profunda. La activación de la surgencia corresponde también a la iniciación de las proliferaciones microalgales, como lo indica por el análisis de Chl\_a satelital (Tabla 2) siguiendo el método de umbrales (Brody *et al.* 2013).

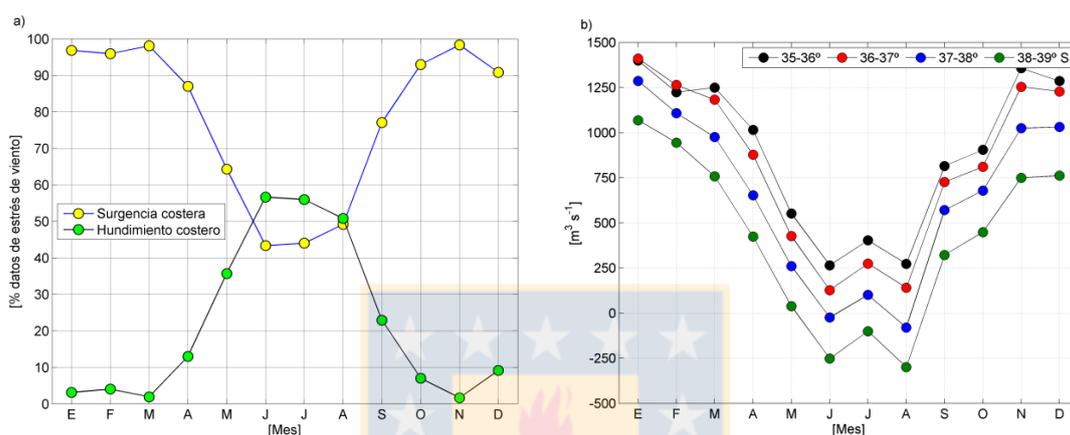
La comunidad fitoplanctónica, mayormente compuesta por microfitoplancton (Fig. 4 de la sección 4.1), mostró durante la época de surgencia las máximas estimaciones y mediciones de PPN. La sinergia entre altos valores de PAR, altas concentraciones de nutrientes inorgánicos y una estratificación térmica intermedia podría estar favoreciendo la proliferación de organismos fotosintéticos.

Durante la época de surgencia (de septiembre hasta mayo) observamos dos periodos distintos desde un punto de vista biológico, ya que de septiembre hasta enero las estimaciones van incrementando, mientras que de febrero a mayo disminuyen, aunque los flujos de nutrientes oceánico se mantengan similares (aproximadamente  $4000 \text{ kmol d}^{-1}$ , Fig. 10) y los valores de PAR sigan siendo adecuados para sustentar una alta productividad en la zona. Excluyendo un control *top-down* de la comunidad fitoplanctónica por parte del zooplancton (Vargas *et al.* 2007; Thiel *et al.* 2007), la disminución de Chl-a y PPN durante este periodo podría estar producida por: 1) un cambio en el estado fisiológico del fitoplancton inducido por factores físicos (disminución de PAR, temperatura y un incremento en la turbulencia, Garrison & Tang 2014) y/o biológico (e.g. lisis viral, Brussaard 2004); 2) un control *top-down* por parte de niveles tróficos superiores, como por ejemplo los pequeños pelágicos.

Valores intermedios de turbulencia favorecen la proliferación de diatomeas, mientras que valores excesivos pueden perjudicar al crecimiento de la comunidad (Garrison & Tang 2014). De Febrero a Mayo la influencia fluvial es escasa o nula y se observa una debilitación de la estratificación térmica superficial que caracteriza la primera fase de la surgencia, generando los mínimos valores en la frecuencia de Brunt-Väisälä (un indicador de la estratificación) en la capa fótica (Fig. 15)

El estudio de Vargas *et al.* (2007) pone énfasis en el papel de la vía microbiana en la red trófica en la zona frente a Concepción, aunque no se consideraron niveles tróficos superiores, como las sardinas y anchovetas. Una mayor abundancia de peces pelágicos filtradores ha sido observada en el área durante el final del verano y la temporada de otoño (Cubillos *et al.* 1998) y el contenido estomacal de estos organismos reveló una dieta mayoritariamente herbívora en Chile central (Arrizaga *et al.* 1993). Debido a que la zona de Chile central tiene gran importancia para la pesca nacional e internacional (50 y 4 % de las capturas anuales, respectivamente, Letelier *et al.* 2009), sería interesante estudiar en

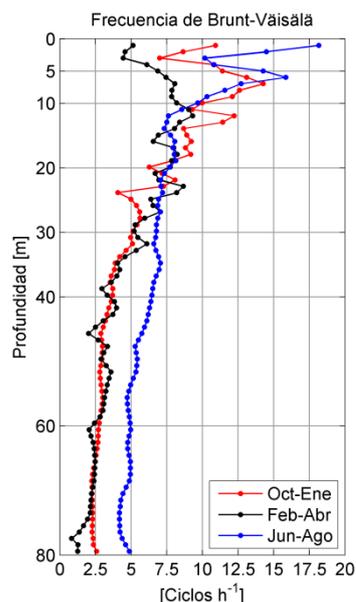
detalle el destino de la PPN, averiguando qué porcentaje es canalizado a través de la vía trófica microbiana, la vía clásica por organismos del zooplancton y a través de los pequeños pelágicos (vía trófica “directa”). Para esto, el estudio de vías tróficas a través de isotopos estables (e.g. Bode *et al.* 2007) podría ser una excelente opción para una futura investigación. Además, la validación de estimaciones de PPN satelital podría ser de utilidad a la hora de desarrollar modelos pesqueros que incluyan el compartimiento microbiano, zooplanctónico y de niveles tróficos superiores (i.e. Travers & Shin 2010).



**Figura 14.** Ciclo anual del porcentaje de días con estrés de viento favorable a la surgencia y hundimiento costero en Chile central (a) y del Índice de Surgencia en diferentes franjas latitudinales (b). Fuente: Elaboración propia.

**Tabla 2.** Fecha de inicio de la proliferación algal y su magnitud en cada año entre 2003 y 2015. Además, se indica la fecha en que se produjo el máximo en Clorofila-a y su magnitud. Fuente: Elaboración propia.

Año	Inicio de la proliferación		Máximo	
	Magnitud	Fecha	Magnitud	Fecha
	[mg m <sup>-3</sup> ]		[mg m <sup>-3</sup> ]	
2003	6.2	18-sep	19.7	28-oct
2004	12.1	25-sep	28.5	3-oct
2005	11.1	26-sep	21.3	05-nov
2006	8.9	18-sep	37.6	07-dic
2007	10.3	25-ago	27.6	13-nov
2008	10.4	3-oct	23.4	27-oct
2009	7.1	26-sep	24.2	15-dic
2010	6.7	10-sep	34.1	12-oct
2011	6.6	18-sep	24.3	15-dic
2012	9.2	25-sep	18.0	28-nov
2013	14.3	4-oct	23.0	15-dic
2014	9.1	20-oct	31.5	23-dic
2015	8.5	10-sep	23.1	07-dic



**Figura 15.** Promedio de la frecuencia de Brunt-Väisälä a lo largo de la columna de agua durante tres periodos del año (en la leyenda) en ST18. Fuente: Elaboración propia.

### 5.1.2. Influencia fluvial y productividad basal

La zona de la plataforma continental donde se ubica la ST18 está ciertamente influenciada por descargas fluviales durante la temporada de invierno, como lo confirman los reducidos valores de salinidad y la elevada concentración de silicato en la capa superficial (Fig. 16). La estratificación halina es muy fuerte exclusivamente en los primeros metros de la columna de agua (Fig. 15).

La pluma de agua dulce es detectada sólo en determinadas ocasiones, ya que valores de salinidad superficial inferiores a 33.7 se dieron en el 59 % de los casos ( $n = 22$ ; Fig. 17). Presumiblemente la magnitud del caudal fluvial no es lo suficientemente importante como para que su señal de salinidad fuera detectada de forma permanente en la estación fija y/o el equipo empleado (CTD) no entrega una resolución adecuada de la salinidad en la capa próxima a la superficie.

Como se ha mencionado anteriormente, logramos captar un máximo relativo en la concentración de silicato superficial, aunque consideramos que en la zona costera más cercana a la desembocadura las concentraciones sean posiblemente superiores debido a la disolución de nutrientes a medida de que nos alejamos de la boca del río. En este sentido, la instalación de la boya oceanográfica POSAR (Plataforma de Observación del Sistema Acoplado océano-Atmósfera; <http://dgf.uchile.cl/POSAR/>) ubicada a 5 millas náuticas

frente a la desembocadura del RI podría proporcionar valiosa información para el cálculo de la tasa de dilución de nutrientes de origen continental. Para esto, sería interesante realizar un muestreo en la época invernal a lo largo de una transecta costa-océano, ubicando el punto de origen la desembocadura del RI y el punto final en el límite externo de la plataforma continental (posiblemente hacia el SW con respecto a la boca del río debido a la deriva de la pluma), con la boya POSAR a lo largo de dicha transecta.

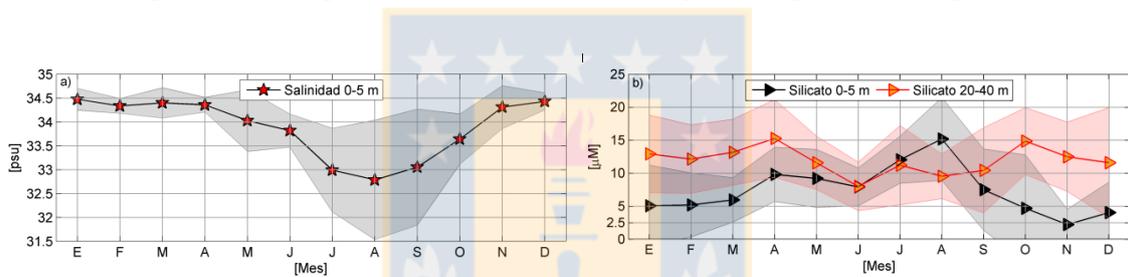
En la zona de ST18 encontramos un aumento en la transparencia de la columna de agua durante el invierno resultante en una mayor profundidad de la capa fótica (Fig. 4 de la sección 4.1). Una mayor estratificación, junto con una menor biomasa fitoplanctónica, podría estar favoreciendo la penetración de la luz incidente. Este resultado nos lleva a suponer que en la zona de la ST18 la mayoría de la carga de material particulado transportada por el río ha sedimentado. En la desembocadura la carga de material particulado en suspensión debería ser elevado y generar una elevada turbidez, disminuyendo la profundidad de la capa fótica y, quizás, las mediciones de PPN. Un muestreo con mediciones de PAR, Chl<sub>a</sub>, nutrientes y PPN podría revelar una interesante heterogeneidad de las condiciones bio-oceanográficas en la zona de la plataforma continental frente a la desembocadura del RI.

Tanto datos *in situ* (Montero *et al.* 2007; Morales *et al.* 2007; Iriarte *et al.* 2012) como estimaciones satelitales (Fig. 4 de la sección 4.1) han revelado cómo el microfitoplancton domina la comunidad fitoplanctónica durante la temporada de *upwelling*, mientras que durante el invierno se observó mayor abundancia de nano y picofitoplancton. La relajación de la surgencia costera y la llegada de la pluma de agua dulce causan un incremento en la estratificación (expresada a través de la frecuencia de Brunt-Väisälä, Fig. 15) de toda la columna de agua durante el invierno. Este factor, junto con menores magnitudes de PAR, podría favorecer un cambio en la comunidad fitoplanctónica. Como hemos demostrado, el flujo de nutrientes continentales se constituye en su mayoría en silicato (alrededor del 77 % del flujo total); gran parte de estos compuestos no serán incorporados por la comunidad fitoplanctónica marina invernal y su señal puede ser detectada hasta la zona de ST18.

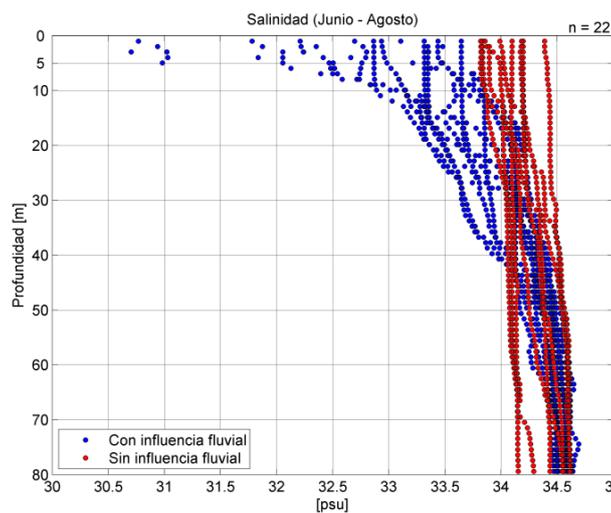
Las desembocaduras de los ríos actúan como *hotspots* biogeoquímicos y de PPN (Cloern *et al.* 2014). Hickey *et al.* (2010) infieren que en la desembocadura alrededor del río Columbia (USA) los aportes fluviales de nutrientes pueden contribuir a mantener una productividad basal durante la época de hundimiento costero y/o de surgencia débil. La comparación entre ISP e IPF en la zona frente a Concepción reveló que durante la época de

surgencia la entrada de nutrientes oceánicos es de un orden de magnitud superior a la de nutrientes continentales, mientras que durante el invierno RI es la principal fuente de nutrientes para esta zona de la plataforma continental. Además, la relación Chl\_a:TAC presenta valores similares entre la época de surgencia y la de invierno, sugiriendo una eficiencia fotosintética parecida entre los grupos fitoplanctónicos característicos de las dos temporadas.

La productividad basal alrededor de la boca de los ríos y sobre la plataforma continental durante la temporada invernal tiene un alto valor ecológico, ya que la mayor abundancia de estadios juveniles (huevos y larvas) de *Engraulis ringens* (Jenyns, 1842) y *Strangomera bentincki* (Norman, 1937) se da en invierno a salinidades comprendidas entre 32 y 34 (Soto-Mendoza *et al.* 2010). Además, la alta estratificación podría estar favoreciendo la sedimentación y secuestro de carbono orgánico hacia el fondo (605 mg C m<sup>-2</sup>) con respecto a otros periodos del año (entre 152 y 268 mg C m<sup>-2</sup>, Vargas *et al.* 2007).



**Figura 16.** Ciclo anual de la salinidad superficial (0-5 m, a) y silicato superficial (0-5 m) y subsuperficial (20-40 m, b) en ST18. Los marcadores (estrellas y triángulos) indican el promedio mensual, mientras que el área en colores la desviación estándar. Fuente: Elaboración propia.



**Figura 17.** Perfiles de salinidad durante la época invernal (Junio-Agosto) en ST18. En azul (rojo) se evidencian los perfiles que revelaron (no revelaron) influencia fluvial. Fuente: Elaboración propia.

## 5.2 Otras escalas de variabilidad

### 5.2.1. Variabilidad semanal de PPN y *hot moments*

Debido a la resolución temporal de las estimaciones satelitales de PPN (promedio de 8 días) no se pudo explorar la totalidad de la variabilidad sinóptica y exclusivamente pudimos estudiar la variabilidad semanal. La mayor variabilidad semanal se produjo durante la primera fase de la época de surgencia costera (septiembre a enero, Fig. 9 de la sección 4.1), igual que la mayor variabilidad entre años, expresada como la desviación estándar en el ciclo anual de PPN (Fig. 4 de la sección 4.1). Las mediciones de PPN revelan valores tan altos como  $18,3 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , indicando que bajo ciertas condiciones oceanográficas, aun no dilucidadas, el fitoplancton marino presenta TAC extremadamente elevadas. Dichas tasas indican que la variación sinóptica, tal vez asociada a periodos relajados y activos de la surgencia, puede ser más importante que la señal estacional, sobre todo en época de surgencia.

La zona de Chile central es extremadamente dinámica desde un punto de vista oceanográfico, con la generación y presencia de remolinos, filamentos y meandros. La presencia de *eddies* ciclónicos y anticiclónicos, a través del bombeo de Ekman, tiene la capacidad de bombear nutrientes hacia la capa fótica, favorecer la retención de organismos planctónicos y, además, tienen un papel importante en el transporte costa-océano de organismos fitoplanctónicos (Correa-Ramirez *et al.* 2007). El mayor número de remolinos, así como la mayor variabilidad diurna y sinóptica en el viento, se da durante el verano austral con un incremento del viento favorable a surgencia (Letelier 2010; Sobarzo *et al.* 2010; Aguirre *et al.* 2014). Estas estructuras, junto con eventos de activación/relajación de la surgencia costera podrían explicar la elevada variabilidad espacio-temporal de PPN en la zona central de Chile en temporada de surgencia.

Los datos *in situ* de PPN revelaron eventos (e.g. Octubre 2006) donde las tasas de asimilación de carbono se vieron fuertemente incrementadas, hasta mediciones de PPN tan altas como  $18,3 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Mediciones tan elevadas no se vieron reflejadas en las estimaciones satelitales, quizás porque estos eventos tienen una duración inferior a los 8 días y/o una extensión espacial inferior a los 9 km. Estos fenómenos han sido escasamente documentados en la zona frente a Chile central. Farías *et al.* (2015) documentó “*hot moments*” de óxido nitroso bien correlacionados con el incremento de la biomasa fitoplanctónica que no necesariamente ocurrieron bajo condiciones de máximo estrés de viento, ni con el agua subsuperficial más fría, ya que para una efectiva acumulación de

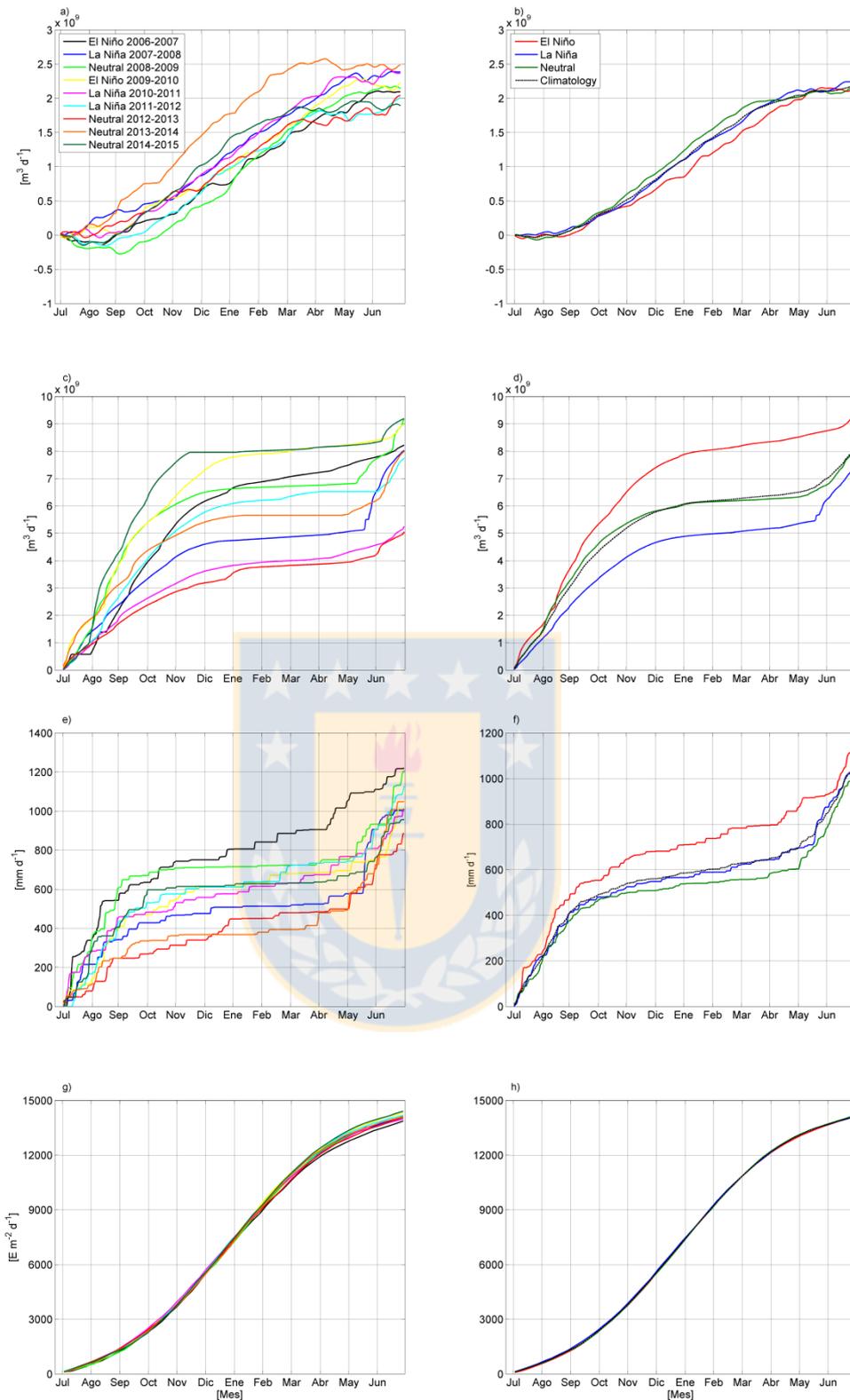
Chl<sub>a</sub> se necesita una ventana óptima de 3-7 días con relajación de los vientos (Farías *et al.* 2015). Estos “momentos calientes” de PPN necesitarían un estudio diario, semanal e intra-estacional para mejor comprender su frecuencia, duración e intensidad.

### 5.2.2. Influencia de eventos El Niño/La Niña sobre PPN en Chile central

Observamos una moderada variabilidad interanual en PPN, con estimaciones 6,4 % menores bajo condiciones de EN con respecto a LN (Fig. 7 de la sección 4.1). Durante periodos EN no se observaron intrusiones de aguas oligotróficas más cálidas en la zona de ST18, como se revelaron en la región norte de Chile durante EN 1997/1998 (Escribano *et al.* 2004). Montecino *et al.* (2006) sugirió que durante periodos LN, con condiciones hipóxicas o anóxicas más prolongadas, podría favorecerse la liberación de  $\text{NH}_4^+$  desde el sedimento y una fuente regenerada de nitrógeno para PPN. No obstante, la SDT de amonio en la ST18 (sin presentar) mostró concentraciones más elevadas por debajo de 60 m, aunque no se observó un claro incremento durante periodos LN. Si bien está demostrado que eventos EN y LN tienen claras repercusiones bio-oceanográficas en zonas más próximas al ecuador, existe escasa evidencia de que la señal oceanográfica EN llegue a los 36°S, así como el efecto de ondas atrapadas, ya que a dicha latitud sólo se reportó una oxigenación durante EN 1997/1998 (Escribano *et al.* 2004).

Bajo condiciones de EN se calcularon menores estimaciones de IS entre Noviembre y Abril con respecto a años LN y neutrales (-15 y -23% hasta Febrero, respectivamente; Fig. 18b), de acuerdo con el estudio de Montecinos & Gomez (2010). Además, se demostró que episodios LN causan un déficit en el caudal (-20,2% hasta Junio, -38% hasta Abril; Fig. 18d) y régimen de precipitaciones (-5,8 y -20% hasta Junio y Abril, respectivamente; Fig. 18f) en Chile central con respecto a episodios EN. No encontramos diferencias significativas en las estimaciones de PAR (Fig. 18h).

El mayor caudal y menor IS observado durante eventos EN con respecto a periodos LN podría reducir la PPN sostenida por surgencia costera durante estos eventos. El bloqueo de surgencia costera por plumas de ríos ha sido demostrada frente al RI (Sobarzo *et al.* 2007), entre Oregon y Washington (Hickey *et al.* 2005) y en la Bahía de Bengala (Johns *et al.* 1993). De todas maneras, hay que ser cuidadoso en la interpretación de los resultados aquí presentados ya que se analizó una SDT de sólo 10 años y no se observaron eventos extremos de EN y LN a lo largo de la misma.



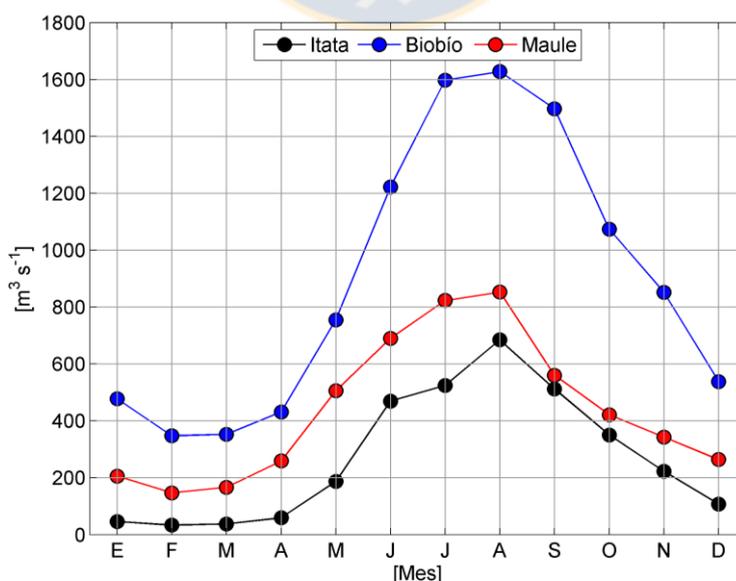
**Figura 18.** Análisis acumulativo año-año (paneles izquierdos) y bajo condiciones de El Niño, La Niña y neutrales del Índice de Surgencia (a-b), caudal de río Itata (c-d), régimen de precipitaciones (e-f) y PAR (g-h). Además, en los paneles derechos se muestra el valor climatológico de los 10 años completos. Fuente: Elaboración propia.

### 5.3 Variabilidad espacial de PPN en Chile central y factores involucrados

Los patrones de distribución espacial de PPN en Chile central parecen estar regulados principalmente por el ancho de la plataforma continental y no por la presencia de núcleos activos de surgencia. Al respecto, al oeste de Punta Lavapié se encontraron menores estimaciones de PPN con respecto a los alrededores de Constitución (Fig. 11a). Además, en la franja costera ubicada aproximadamente a los 36°S se observaron estimaciones menores en comparación a las regiones ubicadas al N y S de la misma (Fig. 11a); el análisis de batimetría de la zona (Fig. 3b) reveló mayores profundidades y un menor ancho de la plataforma debido a la presencia del cañón del RI.

La línea de costa irregular en esta región presenta muchas bahías e islas y crea zonas geomorfológicamente protegidas del fuerte oleaje y corrientes (e.g. golfo de Arauco), favoreciendo mayores tiempos de residencia, la retención de nutrientes, la proliferación de organismos fotosintéticos y altas mediciones de PPN (Palma *et al.* 2009; Montecino *et al.* 2006). Estimaciones más elevadas en el Golfo de Arauco podrían, además, ser el resultado del mayor caudal del río Biobío (Fig. 19) y advección de AESS a través del cañón del Biobío (Sobarzo *et al.* 2016).

Durante la temporada invernal observamos una productividad basal en los alrededores de la boca del RI, Maule y Biobío debido a las repercusiones que tiene la pluma sobre la estratificación de la columna de agua, la composición de la comunidad fitoplanctónica, las propiedades bio-ópticas y entradas de nutrientes.



**Figura 19.** Ciclo anual promedio del caudal de los ríos Biobío, Itata y Maule entre 2006 y 2015. Fuente: Elaboración propia.

#### 5.4 Limitación por nutrientes a la PPN en Chile central

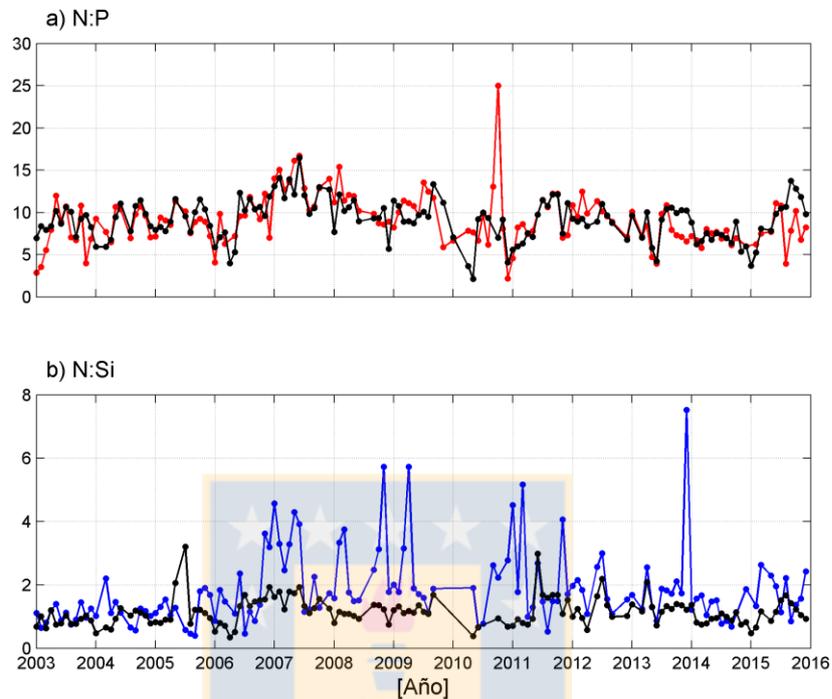
La comparación entre ISP e IPF mostró que en la zona de la plataforma continental frente al RI la entrada de nutrientes vía surgencia inducida por transporte de Ekman corresponde en promedio al triple de la entrada a través de transporte fluvial. Este valor puede ser considerado como simple referencia, ya que a lo largo del año observamos una marcada estacionalidad en los aportes oceánicos y continentales, siendo el transporte oceánico de un orden de magnitud superior al continental de octubre a abril y la entrada de fosfato y silicato continental superior durante la temporada húmeda. Independientemente de la época, comprobamos que la plataforma continental frente a Chile central es un *hotspot* de nutrientes y puede ser considerada como una región HNHC.

Esta zona posee características oceanográficas únicas, como una surgencia costera inducida por viento durante aproximadamente dos tercios del año, surgencia inducida por accidentes topográficos como cañones submarinos (Sobarzo & Djurfeldt 2004), una zona anóxica causada por baja ventilación y alta oxidación de la materia orgánica producida en la capa superficial y la influencia de la pluma de agua dulce del RI. Además, la plataforma continental más ancha de Chile, junto al acople bento-pelágico (Graco *et al.* 2006), juega un papel importante en el reciclaje e *input* de nutrientes a la capa fótica.

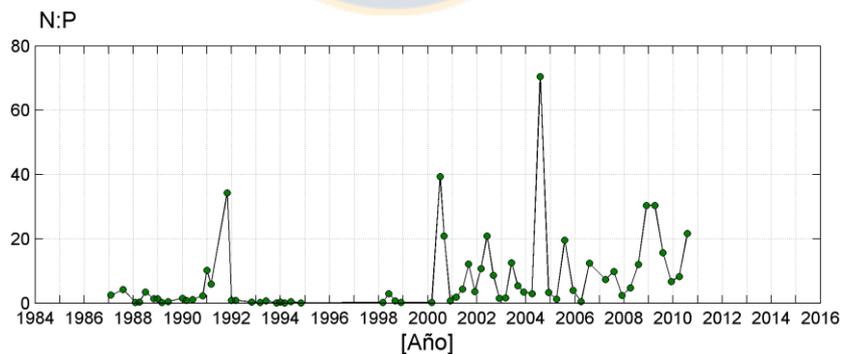
Aunque las relaciones N:P y N:Si en la zona fótica (Tabla 2 de la sección 4.1) indican una limitación por silicato durante la temporada de surgencia, un estudio detallado de la magnitud absoluta de nutrientes reveló que solo en escasas ocasiones los nutrientes inorgánicos disueltos llegan a agotarse, y que esta no es la condición habitual (Fig. 8 de la sección 4.1). Las relaciones estequiométricas de Redfield (C:N:P en proporción 106:16:1) representan un promedio a lo largo del océano global y varios factores podrían alterar a nivel local y regional estas proporciones. Por ejemplo, cambios en la tasa de remineralización de nutrientes, aportes continentales, composición de la comunidad fitoplanctónica, etc.

La SDT de las relaciones N:P y N:Si en la capa superficial (0-20 m) y profunda (40-80 m, Fig. 20) sugirió que el fitoplancton no altera de manera significativa la relación N:P en la capa fótica con respecto a zona afótica, siendo el promedio superficial (9,14) muy parecido al de aguas profundas (9,10). Al contrario, la diferencia se evidenció en la relación N:Si con promedios en la capa superficial y profunda de 1,84 y 1,15, respectivamente, indicando una mayor incorporación de silicato con respecto al nitrato. Por otro lado, la SDT de la relación N:P en la estación de Coelemu (con valor promedio de

7,53; Fig. 21) fue fuertemente influenciada por las altas concentraciones de fosfato en la década de 1990. Del año 2000 en adelante el promedio (con valor 12,1) fue superior a la relación N:P oceánica, indicando una mayor limitación por fosfato en el sistema fluvial con respecto a las aguas marinas.



**Figura 20.** Serie de tiempo del promedio de la relación estequiométrica N:P (a) y N:Si (b) en la capa superficial (0-20 m, líneas y marcadores en color) y profunda (40-80 m, líneas y marcadores en negro) de la ST18. Fuente: Elaboración propia.



**Figura 21.** Serie de tiempo de la relación estequiométrica N:P en la estación de Coelemu. Fuente: Elaboración propia.

## 5.5 Tendencias interanuales y escenarios futuros

Bajo un escenario de cambio climático con un sustancial incremento de la concentración de gases de efecto invernadero en la atmósfera (Fig. 22), el gradiente térmico costa-océano en los sistemas de surgencia de borde oriental se vería incrementado causando un aumento en los vientos favorables a la surgencia costera (Bakun 1990). Como han demostrado Aguirre *et al.* (env.), a lo largo de la zona costera de Chile existe un incremento de la velocidad meridional del viento entre  $\sim 22$  y  $40^\circ\text{S}$  (Fig. 23), lo que concuerda con dicha hipótesis. Además, el desplazamiento meridional del APS causaría un incremento en la surgencia costera en Chile central (Schneider *et al.* 2017) que podría explicar la tendencia positiva en la Chl-a costera en esta franja latitudinal ( $36-39^\circ\text{S}$ , Fig. 24a). En general, podríamos inferir que parte de la variabilidad espacial de las tendencias en la Chl-a superficial está regulada tanto por las tendencias en los patrones de viento, como por las tendencias interanuales en PAR superficial (Fig. 24b).

La zona costera de Chile central puede ser considerada como una zona de transición afectada por las fluctuaciones estacionales e interanuales del APS (Schneider *et al.* 2017). Un enfoque en esta zona ( $36-39^\circ\text{S}$   $73-74^\circ\text{W}$ ) reveló un incremento en la anomalía mensual de Chl-a y PAR (Fig. 25), esta última probablemente asociada a una disminución en la fracción de nubes. Los anticiclones se caracterizan por ser centros de alta presión que conllevan en su interior una baja nubosidad y precipitaciones; la variabilidad interanual de APS y su desplazamiento meridional podría estar relacionada con el déficit de nubes y precipitaciones observado. Un incremento en la radiación de onda corta que llega al océano, junto con un aumento de IS en esta zona (Fig. 26a), podría estimular la proliferación de fitoplancton y un incremento en PPN costera (Fig. 26b) junto a un elevado consumo de nutrientes en la capa fótica (Tabla 3).

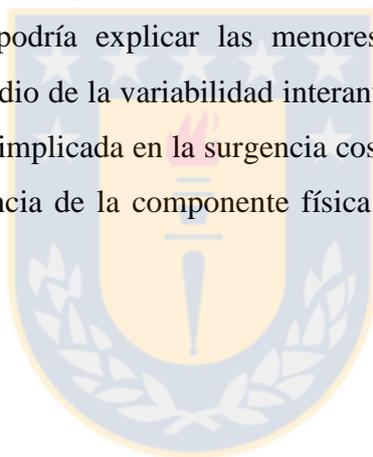
En la sección anterior demostramos cómo los nutrientes no parecen ser un factor limitante para la PPN en esta zona; no obstante, la tendencia interanual de nutrientes superficiales (0-20 m) y profundos (40-80 m) reveló tendencias negativas y significativas según el test de Mann-Kendall (Tabla 3), lo cual podría llevar a sugerir una futura limitación por nutrientes a la PPN.

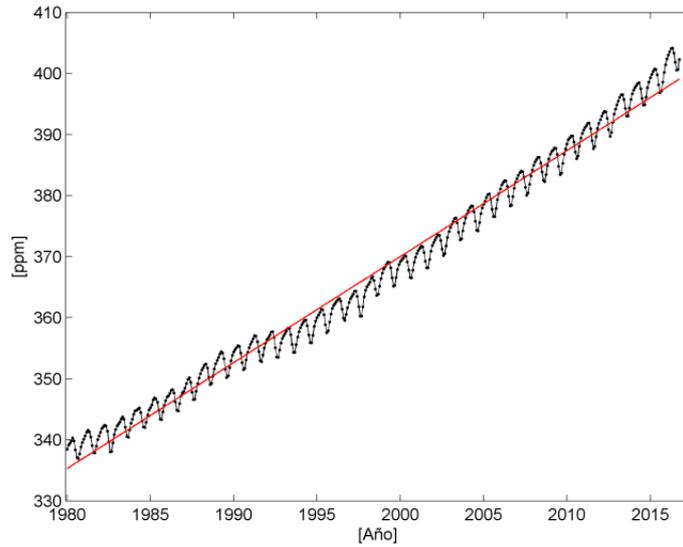
Las causas implicadas en la disminución de nutrientes en la capa subsuperficial en la zona de la plataforma continental frente a Chile central queda como un tema pendiente para futuras investigaciones. Esta disminución significativa podría estar causada por un cambio de: 1) Variables bioquímicas, como cambios en la tasa de remineralización de

nutrientes e incorporación por parte de organismos fitoplanctónicos en la capa superficial.

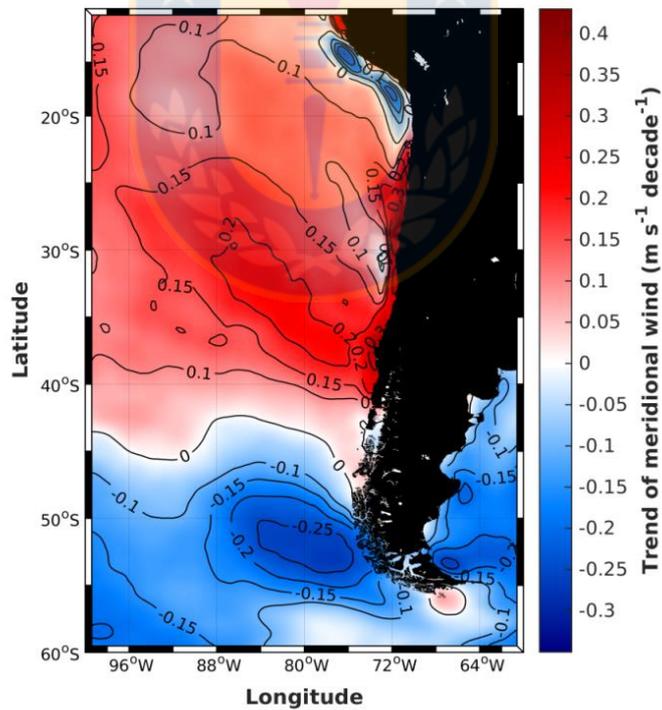
2) Variables físicas, e.g. los procesos de mezcla que determinan la composición físico/química del agua advectada.

A dichas latitudes (36°S) en la capa superficial y subsuperficial se encuentran dos masas de agua diferentes, AESS y Agua Sub Antártica superficial (ASAA, Silva *et al.* 2009). El AESS se extiende desde la zona septentrional del sistema de Humboldt, mientras que el ASAA se hunde en la zona de convergencia intertropical (~ 35°S), derivando hacia el NW a formar el Agua Intermedia del Pacífico Sureste (Schneider *et al.* 2003) y se caracteriza por menores concentraciones de nitrato, fosfato y silicato con respecto al AESS; aunque los aportes continentales pueden aumentar la concentración de nutrientes a lo largo de un gradiente latitudinal (Torres *et al.* 2014). Si bien el agua advectada hacia la superficie en la zona de estudio es en su mayoría AESS (Fig. 3 sección 4.1), un cambio en la proporción de ASAA, quizás impulsado por forzamiento atmosférico a mover la zona de convergencia intertropical, podría explicar las menores concentraciones de nutrientes profundos. Para esto, un estudio de la variabilidad interanual de las proporciones de AESS y ASAA en la masa de agua implicada en la surgencia costera frente a Chile central podría ayudar a evaluar la importancia de la componente física en la disminución de nutrientes profundos.

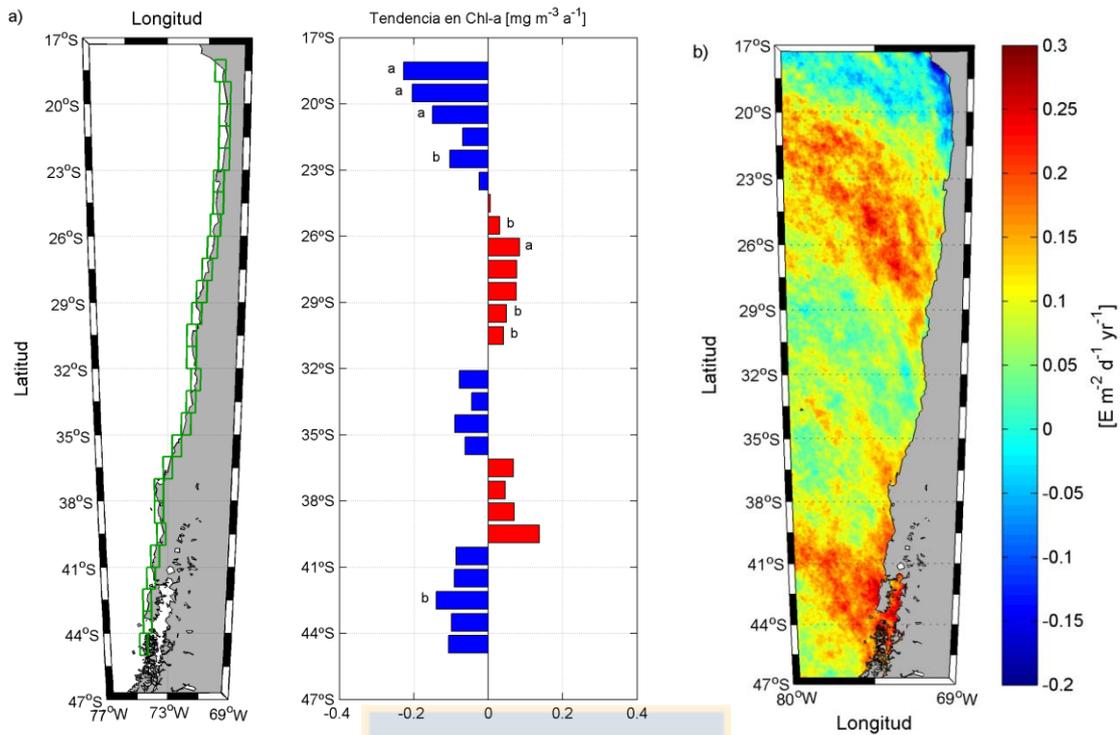




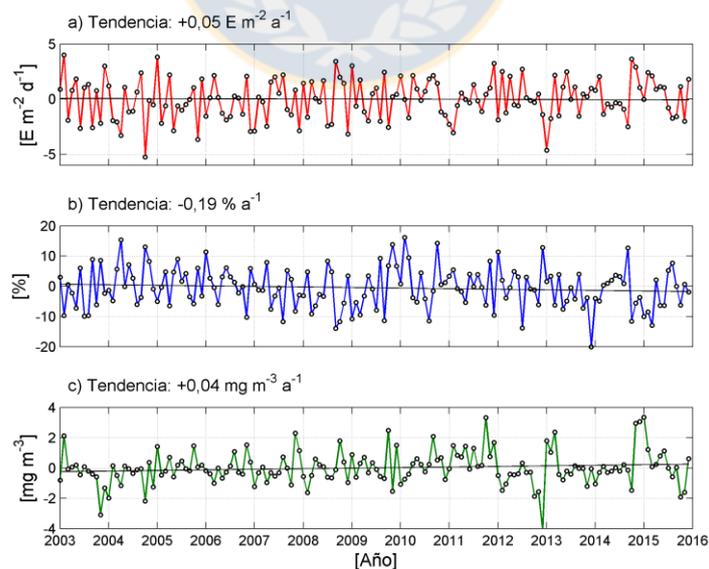
**Figura 22.** Serie de tiempo del promedio mensual de la concentración global de dióxido de carbono en la atmósfera terrestre entre 1980 y la actualidad; en rojo la línea de tendencia (pendiente de  $+1,73 \text{ ppm a}^{-1}$ ). Fuente de datos: <https://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/global.html>. Fuente: Elaboración propia.



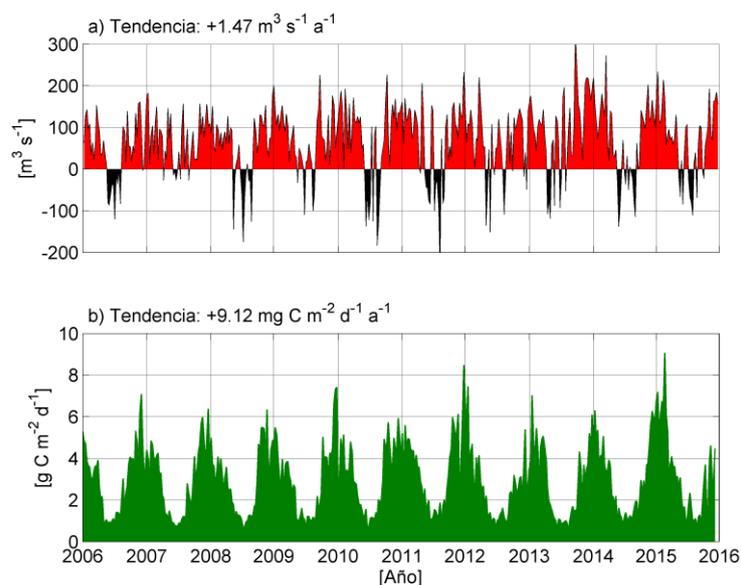
**Figura 23.** Variabilidad espacial de la tendencia de datos mensuales de vientos meridionales entre 1990 y 2015. Fuente: Aguirre *et al.* (env.).



**Figura 24.** (a) Variabilidad espacial de la tendencia de Clorofila-a a lo largo de la costa de Chile entre 2003 y 2015. Cada tendencia corresponde a una caja de datos de  $1^\circ \times 0.5^\circ$  (polígonos verdes en el panel izquierdo). A la derecha, la magnitud de la tendencia: cambio positivos (negativos) se marcaron en color rojo (azul). Las letras representan la significancia estadística de la tendencia según el test de Mann-Kendall: a =  $p < 0,05$  y b =  $p < 0,1$ . (b) Variabilidad espacial de la tendencia de PAR durante el periodo 2003-2015. Fuente: Adaptado de Aguirre *et al.* (env.).



**Figura 25.** Serie de tiempo de la anomalía con respecto al promedio mensual de PAR (a), fracción de nubes atmosféricas (b) y Clorofila-a en Chile central (c) entre 2003 y 2016. Los datos de cobertura de nubes (en porcentaje) se obtuvieron de Harris *et al.* (2014). Fuente: Elaboración propia.



**Figura 26.** Serie de tiempo del promedio de 8 días del Índice de Surgencia (a) y Productividad Primaria Neta (b) en Chile central entre 2006 y 2016. Fuente: Elaboración propia.

**Tabla 3.** Tendencia y valor p del test de Mann-Kendall de la concentración promedio de nutrientes superficiales y profundos en ST18 entre 2003 y 2016. Fuente: Elaboración propia.

	<b>Tendencia</b> [ $\mu\text{M a}^{-1}$ ]	<b>Valor p</b>
<b>Nitrato</b>		
0-20 m	-0,22	0,04
40-80 m	-0,41	$3 \cdot 10^{-6}$
<b>Fosfato</b>		
0-20 m	-0,01	0,33
40-80 m	-0,02	$9 \cdot 10^{-4}$
<b>Silicato</b>		
0-20 m	-0,42	$6 \cdot 10^{-4}$
40-80 m	-0,72	$1 \cdot 10^{-8}$

## 6. CONCLUSIONES

El análisis de una década de mediciones y estimaciones de PPN en la zona costera de Chile central reveló que esta zona presenta una productividad extremadamente elevada a lo largo del año, con un promedio ( $\pm$  desviación estándar) de  $2,06 \pm 3,12 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . El acople entre surgencia costera estacional (presente durante por dos tercios del año) y la descarga fluvial invernal provoca una inyección permanente de nutrientes a la capa fótica, favoreciendo la proliferación de organismos fitoplanctónicos y altos valores de PPN. La distribución espacial de PPN parece estar regulada en principal medida por el ancho de la plataforma continental y la fisiografía de la línea de costa.

Las propiedades bio-oceanográficas de la columna de agua en ST18 sugirieron la división del ciclo anual de PPN en tres periodos diferentes: de octubre a enero (alta productividad), de febrero a abril (productividad intermedia) y de junio a agosto (productividad basal sostenida por el RI).

La variabilidad semanal parece jugar un papel importante en las estimaciones de PPN, sobre todo en periodo de surgencia. Además, observamos eventos puntuales donde las mediciones de PPN se vieron fuertemente incrementadas, hasta un máximo de  $18,2 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Estos eventos, así como la variabilidad diaria y parte de la variabilidad sinóptica de PPN quedan como un tema para futuras investigaciones.

Por otro lado, durante el periodo 2006-2015 observamos una leve variabilidad interanual, con eventos EN que podrían causar una disminución en las estimaciones (-6,4 %) con respecto a eventos LN, debido posiblemente a una surgencia menos activa caracterizada por una disminución del IS (-15 %) y mayores descargas fluviales (+20 %) en la época de surgencia.

El desplazamiento meridional del APS estaría causando un incremento en la radiación fotosintética que llega a la superficie, y en los vientos favorables a la surgencia costera en Chile central, induciendo una tendencia positiva en las estimaciones de PPN entre 2006 y 2015. Si bien en la actualidad los nutrientes disueltos en la zona fótica no parecen ser un factor limitante para el desarrollo de PPN, en un escenario futuro estos compuestos sí podrían llegar a serlo.

## 7. REFERENCIAS

- Aguirre C., O. Pizarro, P.T. Strub, R. D. Garreaud, J.A. Barth. 2012. Seasonal dynamics of the near-surface alongshore flow off central Chile. *J. Geophys. Res.* **117**, C01006.
- Aguirre C., R.D. Garreaud, J.A. Rutllant. 2014. Surface ocean response to synoptic-scale variability in wind stress and heat fluxes off south-central Chile. *Dyn. Atmos. Oceans* **65**: 64–85.
- Arrizaga A., M. Fuentealba, C. Espinoza, J. Chong, C. Oyarzun. 1993. Hábitos tróficos de dos especies de peces pelágicos, la sardina *Strangomera bentincki* y la anchoveta *Engraulis ringens*, en el litoral de la Región del Bío-Bío, Chile. *Bol. Soc. Biol.* **64**: 27-35.
- Bakun A. 1990. Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. *Science* **247**: 198–201.
- Behrenfeld M.J., and P.G. Falkowski. 1997a. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnol. Oceanogr.* **42**: 1–20.
- Behrenfeld M.J., and P.G. Falkowski. 1997b. A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models. *Limnol. Oceanogr.* **42**: 1479–1491.
- Behrenfeld M.J., E. Boss, D.A. Siegel, D.M. Shea. 2005. Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space. *Glob. Biog. Cycles* **19**, GB1006.
- Bode A., M.T. Alvarez-Ossorio, M.E. Cunha, S. Garrido, J.B. Peleteiro, C. Porteiro, L. Valdés, M. Varela. 2007. Stable nitrogen isotope studies of the pelagic food web on the Atlantic shelf of the Iberian Peninsula. *Prog. Oceanogr.* **74(2–3)**:115–31.
- Brody S.R., M.S. Lozier, J.P. Dunne. 2013. A comparison of methods to determine phytoplankton bloom initiation. *J. Geophys. Res., Oceans* **118(5)**: 2345–57.
- Brussaard C.P.D. 2004. Viral control of phytoplankton populations--a review. *J. Eukaryot. Microbiol.* **51**: 125–138.
- Carr M.E., and E.J. Kearns. 2003. Production regimes in four Eastern Boundary Current systems. *Deep Sea Res. II* **50**: 3199–3221.
- Cloern, J.E., Foster, S.Q., Kleckner, A.E., 2014. Phytoplankton primary production in the world's estuarine-coastal ecosystems. *Biogeosciences* **11**: 2477-2501.
- Chavez F.P., and J.R. Toggweiler. 1995. Physical estimates of global new production: The upwelling contribution. In *Dahlem Workshop on Upwelling in the Ocean: Modern Processes and Ancient Records*, Chichester, UK, John Wiley and Sons, 313-320.
- Chester R. 2000. *Marine Geochemistry*. Blackwell Science Ltd, Oxford, 2<sup>nd</sup> Ed, pp 506.
- Collado-Fabbri S., D. Vaultot, O. Ulloa. 2011. Structure and seasonal dynamics of the eukaryotic picophytoplankton community in a wind-driven coastal upwelling ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* **56**: 2334–2346.
- Correa-Ramirez M.A., S. Hormazábal, G. Yuras. 2007. Mesoscale eddies and high chlorophyll concentrations off central Chile (29°–39°S). *Geophys. Res. Lett.* **34(12)**: L12604.
- Corredor-Acosta A., C.E. Morales, S. Hormazábal, I. Andrade, M.A. Correa-Ramirez. 2015. Phytoplankton phenology in the coastal upwelling region off central-southern Chile (35°S–38°S): Time-space variability, coupling to environmental factors, and sources of uncertainty in the estimates. *J. Geophys. Res., C, Oceans* **120**: 813–831.
- CR2. 2015. La megasecuía 2010-2015: una lección para el futuro. Informe a la nación. Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia, Santiago de Chile.
- Cubillos S.L., M. Canales, R.A. Hernández, S.D. Bucarey, L. Vilugrón, A.L. Miranda. 1998. Poder de pesca, esfuerzo de pesca y cambios estacionales e interanuales en la abundancia relativa de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens* en el área frente a Talcahuano, Chile (1990-97). *Rev. Invest. Mar.* **26**: 3–14.
- Corredor-Acosta A., C.E. Morales, S. Hormazábal, I. Andrade, M.A. Correa-Ramirez. 2015. Phytoplankton phenology in the coastal upwelling region off central-southern Chile (35°S–38°S): Time-space variability, coupling to environmental factors, and sources of uncertainty in the estimates. *J. Geophys. Res., C, Oceans* **120**: 813–831.
- Daneri G., L. Lizárraga, P. Montero, H.E. González, F.J. Tapia. 2012. Wind forcing and short-term variability of phytoplankton and heterotrophic bacterioplankton in the coastal zone of the Concepción upwelling system (Central Chile). *Prog. Oceanogr.* **92–95**: 92–96.

- Escribano R., and others. 2004. Biological and chemical consequences of the 1997–1998 El Niño in the Chilean coastal upwelling system: a synthesis. *Deep Sea Res II* **51**: 2389–2411.
- FAO. 2014. El estado mundial de la pesca y la acuicultura. Oportunidades y Desafíos. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma.
- Farías L., V. Besoain, S. García-Loyola. 2015. Presence of nitrous oxide hotspots in the coastal upwelling area off central Chile: an analysis of temporal variability based on ten years of a biogeochemical time series. *Environ. Res. Lett.* **10**, 44017.
- Fernández C., P. Raimbault, N. Garcia, P. Rimmelin P. 2005. An estimation of annual new production and carbon fluxes in the northeast Atlantic Ocean during 2001. *J. Geophys. Res.* **110**, C07S13.
- Field C.B., M.J. Behrenfeld, J.T. Randerson, P. Falkowski. 1998. Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science* **281**: 237–240.
- Fuenzalida R., W. Schneider, J.L. Blanco, J. Garcés-Vargas, L. Bravo. 2007. Sistema de corrientes Chile-Perú y masas de agua entre Caldera e Isla de Pascua. *Cienc. Tecnol. Mar.* **30(2)**: 5-16.
- Fuenzalida R., W. Schneider, J. Garcés-Vargas, L. Bravo. 2008. Satellite altimetry data reveal jet-like dynamics of the Humboldt Current. *J. Geophys. Res.* **113**, C07043.
- Garrison H.S., K.W. Tang. 2014. Effects of episodic turbulence on diatom mortality and physiology, with a protocol for the use of Evans Blue stain for live–dead determinations. *Hydrobiol.* **738**: 155–170.
- González H.E., E. Menschel, C. Aparicio, C. Barría. 2007. Spatial and temporal variability of microplankton and detritus, and their export to the shelf sediments in the upwelling area off Concepción, Chile (~36°S), during 2002–2005. *Prog. Oceanogr.* **75**: 435–451.
- González H.E., G. Daneri, J.L. Iriarte, B. Yannicelli, E. Menschel, C. Barría, S. Pantoja, L. Lizárraga. 2009. Carbon fluxes within the epipelagic zone of the Humboldt Current System off Chile: The significance of euphausiids and diatoms as key functional groups for the biological pump. *Prog. Oceanogr.* **83**: 217–227.
- González H.E., and others. 2010. Primary production and plankton dynamics in the Reloncaví Fjord and the Interior Sea of Chiloé, Northern Patagonia, Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **402**: 13-30.
- González, H.E., L.R. Castro, G. Daneri, J.L. Iriarte, N. Silva, F.J. Tapia, E. Teca, C.A. Vargas. 2013. Land-ocean gradient in haline stratification and its effects on plankton dynamics and trophic carbon fluxes in Chilean Patagonian fjords (47–50°S). *Prog. Oceanogr.* **119**: 32-47.
- Graco M., D. Gutiérrez, L. Farías. 2006. Inter-annual variability of the Pelagic-Benthic coupling in the upwelling system off central Chile. *Adv. Geosci.* **6**: 127–132.
- Grunewald A.C., C.E. Morales, H.E. González, C. Sylvester, L.R. Castro. 2002. Grazing impact of copepod assemblages and gravitational flux in coastal and oceanic waters off central Chile during two contrasting seasons. *J. Plankton Res.* **24**: 55–67.
- Harris I., P.D. Jones, T.J. Osborn, D.H. Lister. 2014. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations - the CRU TS3.10 Dataset. *Int. J. Climatol.* **34**: 623-642.
- Hickey B.M., S. Geier, N. Kachel, A. MacFadyen. 2005. A bi-directional river plume: The Columbia in summer. *Cont. Shelf Res.* **25**: 1631–1656.
- Hickey B.M., and others. 2010. River Influences on Shelf Ecosystems: Introduction and synthesis. *J. Geophys. Res.* **115**, C00B17.
- Hirata T., N.J. Hardman-Mountford, R. Barlow, T. Lamont, R. Brewin, T. Smyth, J. Aiken. 2009. An inherent optical property approach to the estimation of size-specific photosynthetic rates in eastern boundary upwelling zones from satellite ocean color: An initial assessment. *Prog. Oceanogr.* **83**: 393–397.
- Iriarte J.L., C.A. Vargas, F.J. Tapia, R. Bermúdez, R.E. Urrutia. 2012. Primary production and plankton carbon biomass in a river-influenced upwelling area off Concepción, Chile. *Prog. Oceanogr.* **92–95**: 97–109.
- Jacob B.G., F.J. Tapia, G. Daneri, J.L. Iriarte, P. Montero, M. Sobarzo, R. Quiñones. 2014. Springtime size-fractionated primary production across hydrographic and PAR-light gradients in Chilean Patagonia (41–50°S). *Prog. Oceanogr.* **129**: 75-84.

- Johns B., A.D. Rao, S.K. Dube, P.C. Sinha. 1993. The Effect of Freshwater Discharge from the Godavari River on the Occurrence of Local Upwelling off the East Coast of India. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **37**: 299–312.
- Kahru M., R. Kudela, M. Manzano-Sarabia, B.G. Mitchell. 2009. Trends in primary production in the California Current detected with satellite data. *J. Geophys. Res.* **114**, C02004.
- Legendre P., L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*, 2nd ed. Elsevier Science, Amsterdam
- Léniz B., C.A. Vargas, R. Ahumada. 2012. Caracterización y comparación de la biomasa microfitoplanctónica en el curso inferior del río Biobío y la zona costera adyacente frente a Chile Central durante condiciones de otoño-invierno. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* **40(4)**:847–57.
- Letelier J., O. Pizarro, S. Nuñez. 2009. Seasonal variability of coastal upwelling and the upwelling front off central Chile. *J. Geophys. Res.* **114**, C12009.
- Letelier J. 2010. Surgencia y estructuras de mesoescala frente a Chile (18°-42°S). Ph. D. thesis, Univ. of Concepción.
- Montecino, V., G. Pizarro, D. Quiroz. 1998. Primary production off the Chilean coast. In: Holloway G., P. Muller, D. Henderson (eds.) *Proceedings of the Aha Huliko'a Hawaiian Winter Workshop*: 69-76.
- Montecino V., T. Strub, F. Chavez, A. Thomas, J. Tarazona, T. Baumgartner. 2006. Bio-physical interactions off Western South-America. In: Robinson A.R., and K.H. Brink (eds) *The Sea. The Global Coastal Ocean: Interdisciplinary Regional Studies and Synthesis*, Volume 14A, Chapter 10, Harvard Press, Cambridge.
- Montecino V., and G. Pizarro. 2008. Primary productivity and phytoplankton size and biomass in the austral Chilean channels and fjords: spring-summer patterns. In: Silva N., and S. Palma (eds.) *Progress in oceanographic knowledge of Chilean interior waters, from Puerto Montt to Cape Horn*. Comité Oceanográfico Nacional – Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, pp 93-97.
- Montecinos A., and P. Aceituno. 2003. Seasonality of the ENSO-Related Rainfall Variability in Central Chile and Associated Circulation Anomalies. *J. Clim.* **16**: 281–296.
- Montecinos A., and F. Gomez. 2010. ENSO modulation of the upwelling season off southern-central Chile. *Geophys. Res. Lett.* **37**, L02708.
- Montero P., G. Daneri, A.L. Cuevas, H.E. González, B. Jacob, L. Lizárraga, E. Menschel. 2007. Productivity cycles in the coastal upwelling area off Concepcion: The importance of diatoms and bacterioplankton in the organic carbon flux. *Prog. Oceanogr.* **75**: 518–530.
- Montero P., G. Daneri, H.E. González, J.L. Iriarte, F.J. Tapia, L. Lizárraga, N. Sanches, O. Pizarro. 2011. Seasonal variability of primary production in a fjord ecosystem of the Chilean Patagonia: Implications for transfer of carbon within pelagic food webs. *Cont. Shelf Res.* **31**: 202-215.
- Morales C.E., H.E. González, S. Hormazábal, G. Yuras, J. Letelier, L.R. Castro. 2007. The distribution of chlorophyll-a and dominant planktonic components in the coastal transition zone off Concepción, central Chile, during different oceanographic conditions. *Prog. Oceanogr.* **75**: 452–469.
- Okuda T., M. Valencia, R. Trejos de Suescum. 1983. Nutrientes en las aguas superficiales y subsuperficiales en el área frente al Ecuador. *Acta Oceanográfica del Pacífico*. INOCAR 2(1).
- Palma A.T., L.A. Henríquez, F.P. Ojeda. 2009. Phytoplanktonic primary production modulated by coastal geomorphology in a highly dynamic environment of central Chile. *Rev. Biol. Mar. Ocean.* **44**: 325–334.
- Pizarro O. 1999. Low Frequency fluctuations in the Eastern Boundary Current off South America: remote and local forcing. Ph. D. thesis, Göteborg Univ.
- Raimbault P., F. Diaz, W. Pouvesle, B. Boudjellal. 1999. Simultaneous determinations of particulate organic carbon, nitrogen and phosphorus collected on filters, using a semiautomatic wet-oxidation method. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **180**: 289-295.
- Raven J.A. 2001. Primary Production Processes, in: Steele, J.H. (Ed.), *Encyclopedia of Ocean Sciences* (2nd Ed). Academic Press, Oxford, pp. 585–589.
- Ryther J.H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science* **166**: 72–76.

- Saldías G.S., M. Sobarzo, J. Largier, C. Moffat, R.M. Letelier. 2012. Seasonal variability of turbid river plumes off central Chile base on high-resolution MODIS imagery. *Remote Sens. Environ.* **123**: 220–233.
- Silva N., N. Rojas, A. Fedele. 2009. Water masses in the Humboldt Current System: Properties, distribution, and the nitrate deficit as a chemical water mass tracer for Equatorial Subsurface Water off Chile. *Deep Sea Res II* **56**: 1004-1020.
- Schneider W., D. Donoso, J. Garcés-Vargas, R. Escribano. 2017. Water-column cooling and sea surface salinity increase in the upwelling region off central-south Chile driven by a poleward displacement of the South Pacific High. *Prog. Oceanogr.* **151**: 38–48.
- Schneider, W., R. Fuenzalida, E. Rodríguez-Rubio, J. Garcés-Vargas, L. Bravo. 2003. Characteristics and formation of Eastern South Pacific Intermediate Water. *Geophys. Res. Lett.* **30**: 1581.
- Slawyk G., Y. Collos, J.-C. Auclair. 1977. The use of the  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  isotopes for the simultaneous measurements of carbon and nitrogen turnover rates in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **22**: 925-932.
- Sobarzo M., and L. Djurfeldt. 2004. Coastal upwelling process on a continental shelf limited by submarine canyons, Concepción, central Chile. *J. Geophys. Res.* **109**, C12012.
- Sobarzo M., L. Bravo, D. Donoso, J. Garcés-Vargas, W. Schneider. 2007. Coastal upwelling and seasonal cycles that influence the water column over the continental shelf off central Chile. *Prog. Oceanogr.* **75**: 363–382.
- Sobarzo M., L. Bravo, C. Moffat. 2010. Diurnal-period, wind-forced ocean variability on the inner shelf off Concepción, Chile. *Cont. Shelf Res.* **30(20)**: 2043–56
- Sobarzo M., G.S. Saldías, F.J. Tapia, L. Bravo, C. Moffat, J.L. Largier. 2016. On subsurface cooling associated with the Biobío River Canyon (Chile). *J. Geophys. Res., C, Oceans* **121**: 4568–4584.
- Soto-Mendoza S., L.R. Castro, A. Llanos-Rivera. 2010. Variabilidad espacial y temporal de huevos y larvas de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens*, asociados a la desembocadura del río Itata, Chile. *Rev. Biol. Mar. Ocean.* **45**: 471–487.
- Świrgoń M., M. Stramska. 2015. Comparison of in situ and satellite ocean color determinations of particulate organic carbon concentration in the global ocean. *Oceanologia* **57**: 25–31.
- Thiel M., and others. 2007. The Humboldt Current System of Northern and Central Chile. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **45**: 195–344.
- Torres R., N. Silva, B. Reid, M. Frangopulos. 2014. Silicic acid enrichment of subantarctic surface water from continental inputs along the Patagonian archipelago interior sea (41–56°S). *Prog. Oceanogr.*, **129**: 50–61.
- Travers M., Y.J. Shin. 2010. Spatio-temporal variability in fish-induced predation mortality on plankton: A simulation approach using a coupled trophic model of the Benguela ecosystem. *Prog. Oceanogr.* **84**: 118–120.
- Uitz J., H. Claustre, B. Gentili, D. Stramski. 2010. Phytoplankton class-specific primary production in the world's oceans: Seasonal and interannual variability from satellite observations. *Glob. Biog. Cycles* **24**, GB3016.
- Vargas C.A., R.A. Martínez, L.A. Cuevas, M.A. Pavez, C. Cartes, H.E. González, R. Escribano, G. Daneri. 2007. The relative importance of microbial and classical food webs in a highly productive coastal upwelling area. *Limnol. Oceanogr.* **52**: 1495–1510.
- Yuras G., O. Ulloa, S. Hormazábal. 2005. On the annual cycle of coastal and open ocean satellite chlorophyll off Chile (18°–40°S). *Geophys. Res. Lett.* **32**, L32604.