



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y
OCEANOGRÁFICAS
Departamento de Oceanografía



Contribución de la quimiolitotrofia a la producción primaria total en aguas costeras de Chile central ($36^{\circ}30' S$; $73^{\circ}07' W$), un estudio basado en 9 años de mediciones *in situ*.

Daniela Belén Villanueva Abarza

Seminario de Título presentado al Departamento de Oceanografía de la Universidad de Concepción.

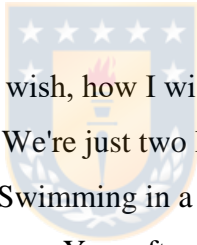
Para optar al título de
Biólogo Marino

Concepción, Chile

2020

DEDICATORIA

A mi madre, a mi hermano y a mi padre que no está...
Gracias a ellos y a todos los que han formado parte de este camino



“How I wish, how I wish you were here
We're just two lost souls
Swimming in a fish bowl
Year after year
Running over the same old ground
And how we found
The same old fears
Wish you were here...”

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a la Dra. Laura Farías por recibirme en el Laboratorio de Biogeoquímica para realizar mi Seminario de Título junto con la beca del proyecto Fondecyt (11611138) que me brindó para cubrir mis gastos en este período, además de guiarme académicamente compartiéndome sus conocimientos. A Juan Faúndez que me guió desde un comienzo a enfocarme y me ayudó a lograr los objetivos de mi tesis respondiendo a mis dudas cada vez que lo necesite. A Gerardo García que en una instancia me enseñó cómo funcionaban los equipos y procedimientos para obtener mis resultados, y también Karen Sanzana y Sandy Tenorio que de la misma forma contribuyeron a aclarar preguntas que surgían en este camino.

Agradezco al Dr. Silvio Pantoja que me recibió en su laboratorio aproximadamente 3 años donde conocí lo interesante que podría ser la oceanografía química y siempre apoyo mi formación académica otorgándome múltiples oportunidades para aprender en esos años, junto a todo el equipo de laboratorio de Geoquímica Orgánica Marina con los que forme lazos de amistad. Al Dr. Diego Narváez por aceptar ser parte de mi comité evaluador y su buena disposición a ayudarme a resolver problemas de programación cuando lo necesité.

Sobretudo agradezco a mi familia, mi madre y hermano que a pesar de todos los momentos difíciles, gracias a ellos he culminado mi primer logro académico importante y son las personas que me han apoyado toda mi vida sin jamás abandonarme junto con mi padre que desde algún lado está viendo este momento. Y la familia que forme en el camino, mis amigas y mis amigos que se transformaron en hermanas y hermanos postizos que me han brindado su apoyo en tiempos de estrés máximos dándome alientos porque vieron mi capacidad cuando yo la perdía de vista.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE FIGURAS	i
ÍNDICE TABLAS	ii
ÍNDICE ANEXOS	iii
RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	5
HIPÓTESIS	9
OBJETIVO GENERAL	9
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	9
MATERIALES Y MÉTODOS	10
-Antecedentes área de estudio.....	10
-Muestreo.....	10
-Variables oceanográficas y biogeoquímicas.....	11
-Tasas de asimilación de carbono fotoautotrófico y quimiotrófico.....	12
-Análisis de datos.....	14
-Análisis estadísticos.....	15
RESULTADOS	16
-Ciclo anual de variables físico-químicas.....	16
-Ciclo anual de la clorofila, POC y producción primaria.....	19
-Variación vertical de tasas de QS para el ciclo anual.....	21
-Variación mensual de las tasas de FS y QS integrada por capas.....	22
-Variabilidad interanual de tasas de producción primaria quimiosintética y fotosintética integradas anualmente.....	25
DISCUSIÓN	32
BIBLIOGRAFÍA	42

ÍNDICE FIGURAS

Figura 1: Ubicación geográfica de la Estación 18 en Chile.....	10
Figura 2: Ciclos anuales de A) temperatura, B) salinidad y C) oxígeno calculados como promedios mensuales basados en la serie de tiempo 2007 a 2015.....	17
Figura 3: Ciclos anuales de A) nitrato, B) fosfato, C) nitrito y D) amonio calculados como promedios mensuales basados en serie de tiempo 2007-2015.....	18
Figura 4: Ciclos anuales de A) Clorofila, B) Carbono Orgánico Particulado, C) Asimilación de carbono en luz y D) Asimilación de carbono en oscuridad calculado como promedios mensuales basados en 9 años de mediciones in situ.....	20
Figura 5: Distribución vertical de las tasas de asimilación de carbono en oscuridad (quimiosíntesis) en la columna de agua, estimadas como promedios mensuales desde 2007 a 2015. El área sombreada representa la desviación estándar, n = 2-9 tasas por profundidad.	21
Figura 6: Ciclo anual de la tasa quimiosintética integrada por capas, promediadas mensualmente en 9 años de mediciones in situ.....	23
Figura 7: Tasas de producción primaria quimio (por capas) y fotosintética integrada durante periodos favorables (Septiembre a Abril) y no favorables (Mayo a Agosto) a la surgencia costera.	24
Figura 8: Tasa de producción primaria quimio (separada por capas) y fotosintética integrada en toda la columna de agua estimada mensualmente durante 9 años de mediciones. Se indica en eje x inicio de cada año (E = Enero).	28
Figura 9: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) en periodos de surgencia desde Septiembre a Enero para cada año (E= Enero, S= Septiembre, O=Octubre, N=Noviembre, D = Diciembre).	29

ÍNDICE TABLAS

Tabla 1: Salidas mensuales con mediciones de PP in situ que se llevaron a cabo en la serie de tiempo en la Estación 18 desde el 2007 al 2015 (n° representa la cantidad de salidas).	11
Tabla 2: Estadística descriptiva de variables físico-químicas, clorofila, POC, nutrientes, tasas QS y FS durante el periodo favorable y no favorable de surgencia en la capa superficial, media y profunda basadas en 9 años de mediciones (n=n ^a obs, prom = promedio, ss= desviación estándar).	20
Tabla 3: Tasas integradas mensuales de la quimiosíntesis (QS) y fotosíntesis (FS) (mg C m ⁻² d ⁻¹) y sus contribuciones porcentuales a la PP total (QS +FS) además de la distribución por capas (Superficial 0 - 30 m), (Media 30 – 65 m) y (Profunda 65 – 80 m).	22
Tabla 4: Comparación de las tasas integradas mensuales (mg C m ⁻² d ⁻¹) de QS y FS en la capa superficial (0 – 30 m), junto con su contribución porcentual a la tasa de PP total.	23
Tabla 5: Tasas integradas de quimiosíntesis (QS) y fotosíntesis (FS) separadas por estrato superficial, medio y profundo, y su contribución porcentual durante periodos activos e inactivos de surgencia en la Estación 18 en 9 años de mediciones.....	25
Tabla 6: Análisis estadísticos entre quimiosíntesis durante periodo favorable y no favorable de surgencia costera (W = Wilcoxon-Man-Whitney) y significancia de la asimilación entre capas (gl = grados de libertad), ambas pruebas con la significancia (valor p).....	25
Tabla 7: Tasas integradas de QS, FS y PP total junto con la contribución de cada proceso a la PP Total según el estrato de profundidad (Sup 0 – 30 m, Med 30 – 65 m y Prof 65 – 80m) desde el 2007 a 2015.....	26
Tabla 8: Promedio de las tasas integradas de QS, FS y PP total por periodos de surgencia y no surgencia de QS, FS; promedio ponderado anual y la tasa anual (sumatoria para cada año).	30
Tabla 9: Correlación de Spearman entre de la quimiosíntesis y las variables ambientales (rho = grado de asociación) junto con la significancia (valor p).	31

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2007.	48
Anexo 2: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2008.	48
Anexo 3: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2009.	48
Anexo 4: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2010.	49
Anexo 5: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2011.	49
Anexo 6: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2012.	49
Anexo 7: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2013.	50
Anexo 8: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2014.	50
Anexo 9: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2015.	50
Anexo 10: Índice SOI (indicador de ENSO), azul = La Niña, rojo = El Niño (Fuente: https://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/indices/soi).	51



Resumen

La producción primaria (PP), tanto foto- (FS) como quimio-sintética (QS), es la base que sustenta las tramas tróficas marinas y determina finalmente la disponibilidad de recursos biológicos. Además, mantiene a los ciclos biogeoquímicos a través de ciclos de síntesis y oxidación de la materia orgánica (MO), generando distintos compuestos que sirven como dadores de electrones (energía química) para la síntesis de MO, i.e., la QS, proceso que frecuentemente no ha sido incorporado en las estimaciones de PP.

La plataforma continental de Chile central mantiene altas tasas de PP con valores integrados de hasta $18,29 \text{ gCm}^{-2}\text{d}^{-1}$, pero con marcadas fluctuaciones estacionales, siendo controlada básicamente por una mayor disponibilidad de nutrientes por surgencia costera y luz en la superficie del océano durante primavera-verano. Poco se conoce de la importancia y estacionalidad de la quimiosíntesis en el sistema costero sujeto a surgencia estacional de Chile central, donde existe una alta disponibilidad de dadores de electrones como NH_4^+ , HS^- , CH_4 y otros. Se postula que las tasas de QS pueden alcanzar hasta 50% de la PP total y que fluctúan acorde a la disponibilidad de MO y las condiciones reductoras (sub-oxia/ anoxia) del sistema; es decir se espera una mayor contribución en periodos favorables a la surgencia costera en aguas de bajo oxígeno.

En este estudio se reportan nueve años de tasas de QS y FS, en una serie de tiempo de frecuencia mensual, además de variables oceanográficas, incluidas los nutrientes y carbono orgánico particulado (COP). Las tasas de producción fueron calculadas a través de la asimilación de bicarbonato marcado (^{13}C) mediante incubaciones *in situ* (botellas clara y oscuras) a distintas profundidades de la columna de agua.

Las tasas QS en la columna de agua, durante periodos favorables y no favorables a la surgencia fluctuaron entre 2,50-13,20 y 0,45-4,42 $\text{mgCm}^{-3}\text{d}^{-1}$ respectivamente, observándose hotspots en periodos específicos con tasas de QS que superaron los $1.000 \text{ mg Cm}^{-3}\text{d}^{-1}$. La distribución de tasas por QS por capa en la columna de agua indica que la mayor contribución a la PP proviene desde la capa superficial (22%), seguida por la capa intermedia (6%) y de fondo (4%), mientras que la mayor contribución corresponde a la FS (69%).

El proceso quimiolitotrófico responsable de la tasa de QS en la capa superficial correspondería a la nitrificación, mientras que en la capa media y profunda existiría una dominancia de procesos como anammox y oxidación de sulfuros.

La tasa anual promedio de QS fue de $0,23 \text{ kg C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ basado en los 9 años de medición, aunque se observó una gran variación interanual, siendo particularmente alta en el año 2013, con una tasa integrada de $0,41 \text{ kg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ que correspondió aproximadamente al 50% de la PP total, coincidiendo con un episodio de La Niña; mientras que en el año 2010 se observó la menor tasa anual de $0,02 \text{ kgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$.

Podemos concluir que la QS ha sido frecuentemente ignorada en las estimaciones de PP de los sistemas de surgencia, y se estaría subvalorando la real capacidad de fijación de carbono y producción primaria total; un mayor énfasis en este proceso ayudaría entender el flujo de carbono en la columna de agua y la acumulación o consumo de compuestos reducidos.



Abstract

Primary production (PP), including both photo (FS)- and chemo-synthesis (QS), is the base that sustains marine food webs and determinates the availability of biological resources. In addition, it influences the biogeochemical cycles through the synthesis and oxidation of organic matter (MO), producing several compounds which are used as electron donors (source of energy) for organic matter synthesis, i.e., QS, a process that is frequently ignored in the estimations of PP.

The Chilean continental shelf support high rates of FS with integrated values as high as $18,29 \text{ g Cm}^{-2}\text{d}^{-1}$, but with strong seasonal fluctuations, mainly controlled by a nutrient availability of nutrients from coastal upwelling and light in the surface layer during spring-summer periods. Little is known of the importance and seasonality of QS processes in this coastal system influenced by upwelling events in Central Chile, which presents high disponibility of electron donors such as NH_4^+ , HS^- , CH_4 , among others. We suggest that QS rates can contribute in a 50% to the PP total and that its fluctuates depending on the availability of MO and redox conditions (suboxic-anoxic waters), i.e. we expect a higher contribution during upwelling periods in low oxygen waters.

We report nine years of QS and FS rates from a time serie of monthly frequency, along with oceanographic variables including nutrients and particulate organic carbon (POC). Rates measurements were calculated through the assimilation of ^{13}C (marked bicarbonate) during in situ incubations (light and dark bottles) in different depths in the water column.

QS rates in the water column during favorable and no favorable upwelling events fluctuated between $2,50\text{-}13,20$ y $0,45\text{-}4,42 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ respectively, and “hot-spots” in specific periods with QS rates reaching values above $1000 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ were found. The vertical distribution of the QS indicates that the major contributions to the PP comes of the surface layer (22%), then the intermediate layer (6%) and bottom layer (4%), with the major contribution from the FS (69%).

The main chemolithotrophic process responsible of the rates of the QS in the surface layer may be through nitrification, meanwhile, in the intermediate and bottom layers, processes known as anammox and oxidation of sulfide may be of major contribution.

The anual mean of QS was of $0.23 \text{ kg C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ in the nine years of measurements but we observed an intense interannual variability and the highest value was found in 2013 year, with assimilation rates of QS reaching $0,41 \text{ kg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$, corresponding to a contribution of the 50% to the anual PP of that year, interestingly this coincided with a La Niña event; and in the oposite, the year of lowest production was during 2010 where the anual mean was 0.02 kg Cm-2d-1 of QS coinciding with a El Niño event.

The QS has been ignored in estimations of PP in upwelling systems, and this could lead to an underestimation of the carbon asimilation assessment ; a major emphasis in this process could help us to understand the carbon flux in the water columnd and the acumulation or consumption of reduced compounds.



Introducción

Las tramas tróficas marinas dependen de la producción primaria (PP), proceso que asimila carbono inorgánico y sintetiza materia orgánica (MO), bajo condiciones de luz (fotosíntesis FS) u oscuridad (quimiosíntesis, QS). En el océano, las reacciones fotosintéticas son llevadas principalmente por organismos autótrofos como fitoplancton (incluidos eucariontes y cianobacterias) y macroalgas bajo condiciones iluminadas (Lalli & Parsons, 1995). A escala global, se estima que la PP marina fija app. 50 Gt C por año (Field et al., 1998), siendo una fracción menor al 1% de estala que es enterrada en los sedimentos, proceso que se constituye como un sumidero de C para el planeta Tierra. Al depender de la luz, la fotosíntesis se encuentra restringida en la capa fótica, que según el tipo de ecosistema, fluctúa entre pocas decenas a una centena de metros (Falkowski, 1994). En el mismo sentido, se indica que app. 1,5% de la PP total, proviene de la quimiosíntesis lo que corresponde a un total de 0,77 Gt C año⁻¹, donde 0,286 Gt C por año viene de quimiosíntesis en la zona eufótica, 0,114 Gt C por año de la capa afótica y 0,372 Gt C por año de los sedimentos marinos (Middelburg, 2011).

La QS es llevada a cabo por arqueas (Könneke et al., 2014; Konneke et al., 2005) y bacterias (Swanet al., 2011; Pachiadaki et al., 2017) en toda la columna de agua. Estos micro-organismos realizan reacciones de óxido-reducción con distintos aceptores y donadores de electrones disponibles, pudiendo llevar a cabo fijación de carbono en ausencia de luz. Dichos microorganismos obtienen la energía desde los enlaces químicos de compuestos inorgánicos reducidos tales como hidrógeno (H₂) y del nitrógeno (NH₄⁺, NO₂⁻), azufre (HS⁻, S₂O₃²⁻), carbono (CH₄) y metales (Fe²⁺, Mn²⁺), compuestos que funcionan como dadores de electrones para reducir (sintetizar) el carbono inorgánico; siendo el oxígeno (O₂), el principal aceptor de electrones durante oxidación (aceptor universal) (Shively et al., 1998; Glaubitz, 2009).

En las zonas donde existen altas tasas de PP, se genera un alto consumo de oxígeno para oxidar la MO (respiración aeróbica o remineralización), si a esto se le suma advección de aguas pobres en oxígeno, se pueden desarrollar fuertes gradientes de O₂ (oxiclina) y zonas de mínimo oxígeno (ZMO) (Wyrcki, 1962). En las ZMO, el O₂ es reemplazado por otros aceptores de electrones como NO₃⁻, SO₄²⁻ o CO₂, para oxidar la MO, generando compuestos reducidos como NH₄⁺, HS⁻ que son utilizados como

fuerza de energía para la quimiosíntesis (Taylor, 2001). Igualmente, en los sedimentos marinos costeros, la MO sedimentada es oxidada, aumentando el consumo de O_2 , por lo que se producen ambientes hipóxicos e incluso anóxicos en sedimentos, lo que provoca el uso secuencial de aceptores de electrones de acuerdo a un orden termodinámico y la fisiología de los microorganismos del ambiente (Burdige, 2006).

La QS se considera una fuente importante de energía en las tramas tróficas acuáticas, pero su contribución a la PP total ha sido ignorada por un largo tiempo. Este proceso posee mayor relevancia en ecosistemas asociados con redoxclinas (interfaces óxicas y anóxicas) (Glaubitz *et al.*, 2009), aguas poco profundas ricas en sulfuros (Schunck *et al.*, 2013), fuentes hidrotermales de las dorsales oceánicas (Jannasch *et al.*, 1985; Akerman *et al.*, 2011, Nunoura *et al.*, 2008), lagos (Santoro *et al.*, 2013) y aguas costeras asociadas con eventos de surgencia (Farias *et al.*, 2009), entre otros.

Existen diversos procesos quimiosintéticos en los ecosistemas marinos. Las bacterias oxidadoras del azufre utilizan compuestos reducidos del azufre (azufre elemental, tiosulfato y sulfuro de hidrogeno) acoplado a la reducción de oxígeno o nitrato para producir energía; estas habitan en sedimentos marinos, zonas mínimas de oxígeno y chimeneas hidrotermales (Ruby *et al.*, 1981; Jannasch *et al.*, 1985). En sedimentos anóxicos se genera una mayor producción de elementos reducidos del azufre por respiración anaeróbica de la MO utilizando sulfatos, generando plumas tóxicas de azufre (HS^-), las cuales son detoxificadas mediante la oxidación quimiolitotrófica de estos compuestos, que puede ir asociada a la reducción de nitrato, proceso que se conoce como desnitrificación autótrofa (Jorgensen & Postgate, 1982).

Las bacterias y arqueas nitrificantes obtienen energía desde la oxidación aeróbica de compuestos inorgánicos del nitrógeno como el NH_4^+ y NO_2^- para asimilar el CO_2 , siendo el producto final el NO_3^- , además de liberar compuestos como el N_2O (Goreau *et al.*, 1980). El NH_4^+ proviene de la mineralización de MO (descomposición de proteínas), por lo que microorganismos (bacterias y arqueas) nitrificantes abundarán en zonas donde se encuentra alta descomposición de MO en conjunto con la presencia de oxígeno; aunque estos microorganismos pueden estar presentes y activos en zonas mínimas de oxígeno y en plumas hidrotermales de aguas profundas (Prosser, 1990; Molina & Farias, 2009; Lam, 2004).

Además, el NH_4^+ también puede oxidarse anaeróbicamente en un proceso conocido como anammox (oxidación anaeróbica de amonio) otro proceso quimiolitotrófico que es llevado a cabo por bacterias anaeróbicas estrictas encontradas en sedimentos marinos, estuarios, ZMO, plataformas continentales, entre otros (Penton *et al.*, 2006; Dalsgaard *et al.*, 2012). En las reacciones anammox, el NH_4^+ se oxida utilizando NO_2^- como aceptor de electrones para obtener la energía necesaria para la fijación del carbono inorgánico y se produce N_2 (Kartal *et al.*, 2013).

Además existen otros procesos quimiolitotróficos como la oxidación del H_2 y del Fe (Brock & Martinko, 1998) y oxidación de CH_4 (metanotrofia); El metano es muy abundante en sedimentos marinos y es un potente gas invernadero. Es el hidrocarburo más importante en los sedimentos marinos y existen arqueas anaeróbicas oxidadoras de metano las cuales son capaces de oxidar este compuesto y asimilar carbono inorgánico o bien, utilizar el CH_4 como fuente de energía y de carbono al mismo tiempo, siendo un proceso esencial para la remoción de ese gas (Kellermann *et al.*, 2012).

Se cree que el proceso quimiolitotrófico que domina en el océano es la nitrificación con un 52% en la columna de agua, siendo 37% en la zona eufótica y 15% en el océano profundo (Middelburg *et al.*, 2011; Pachiadaki *et al.*, 2017); si bien este es un proceso aeróbico, se ha encontrado que transcurre en ambientes con concentraciones bajas de O_2 ($< 1 \text{ mL}^{-1}$) constituyéndose como un proceso micro-aerofílico (Ward *et al.*, 1989, Wright *et al.*, 2012). Cuando los niveles de oxígeno descienden a trazas llegando incluso a la anoxia dominan otros procesos como el anammox y la oxidación de sulfuros (Ulloa *et al.*, 2012; Wright *et al.*, 2012)

Una de las regiones con mayor productividad biológica marinas son aquellas asociadas a las “Corrientes de Borde Oriental”, entre estas se encuentran la corriente de California, Canarias, Benguela y Humboldt; estas regiones que si bien cubren una bajo porcentaje de la superficie del océano ($< 1\%$), pueden aportar hasta el 5% de la PP marina global y mantienen el 17% de la producción pesquera (Carr, 2001). El sistema de corrientes de Humboldt se extiende por la costa oeste de América del Sur desde el sur del cinturón ecuatorial (0°S) hasta el sur de Chile ($\sim 42^\circ$) (Thiel *et al.*, 2007).

Estimaciones satelitales indican que en esta corriente la PP total llega a $0,196 \text{ Gt C yr}^{-1}$ (Carr, 2001) y estudios en una pluma sulfhídrica de costas en Perú, la actividad

quimiolitotrofica podría estar aportando en un 1,2% a la fijación de CO₂ al sistema de corrientes de Humboldt (Schunck *et al.*, 2013).

Chile central (36°S, 73°W) está sujeto a surgencia estacional controlada por la dirección e intensidad de los vientos (Sobarzo *et al.*, 2007). Los vientos del sur y suroeste, que favorecen la surgencia costera, están presentes desde Septiembre hasta Abril (Sobarzo *et al.*, 2007). La PP en esta zona se ve controlada por los aportes de nutrientes por la surgencia durante Septiembre a Abril mientras que en periodos no favorables a la surgencia costera (Mayo a Agosto) los nutrientes provenientes de la descarga de ríos mantendría una productividad basal significativa, conduciendo a una PP anual promedio de 1,1 kgCm⁻² año⁻¹ (Testa *et al.*, 2018). Sin embargo, no se conoce con totalidad la contribución de la asimilación de carbono en oscuridad (QS) a esta zona.

La alta tasas de PP provocan la generación de aguas bajas en O₂ en esta zona debido a la respiración y remineralización por distintos metabolismos, lo que provoca un cambio en las comunidades microbianas. Esto afecta a los ciclos biogeoquímicos del sistema, ya que aparecen metabolismos anaeróbicos que producen especies inorgánicas del N, que finalmente potencian la nitrificación, reacciones anammox y desnitrificación que generan pérdidas del N biodisponible (Farias *et al.*, 2004, Fernandez & Farias, 2012; Galán *et al.*, 2017). Se han reportado en esta zona altas producciones de N₂O en la oxiclina y aguas profundas, e identificaron como uno de los principales procesos responsables la oxidación del amonio (Galán *et al.*, 2017). Además Farías *et al.* (2009) reportan durante los años 2007 a 2009, tasas integradas de QS que fluctuaron entre 2,92 y 19,4 mgCm⁻²d⁻¹, siendo más altas en periodos activos de surgencia, y representando en dicho periodo hasta el 50% de la producción integrada autotrófica, por lo que es interesante estudiar la QS en un sistema altamente productivo.

El objetivo del presente trabajo es reportar la contribución relativa de la quimiosíntesis a la P total (QS + FS) y describir su variabilidad temporal y vertical durante 9 años a través de una serie de tiempo mensual en Chile central (Estación 18: 36°30.8 S; 73°07.750 W).

Hipótesis de trabajo

Por lo postulado anteriormente:

- 1) La tasa de quimiosíntesis integrada en la columna de agua puede llegar a representar hasta 50% de la producción primaria total en los meses de mayor productividad (septiembre-abril) debido a la disponibilidad de dadores de electrones (compuestos reducidos) en este período.
- 2) El aporte de la quimiosíntesis en la columna de agua será de mayor importancia en capas con menor concentración de oxígeno, como oxiclina (redoxclina) donde confluyen la presencia de los compuestos oxidados y reducidos.

Objetivo General

Demostrar la importancia de la producción quimiosintética en un sistema altamente productivo e identificar las principales variables y procesos que controlan la tasa QS.

Objetivos específicos

- Determinar la contribución relativa de las tasas de quimiosíntesis a la PP fotosintética en un ciclo anual, basado en 9 años de mediciones mensuales.
- Analizar la distribución de la quimiosíntesis en distintos estratos de profundidad, separando la columna de agua en 3 capas (superficial, oxiclina y fondo).
- Inferir sobre las variables y procesos que controlan la quimiosíntesis a escala temporal en el área de estudio.

Materiales y Métodos

Antecedentes del área de estudio

La Estación 18 ($36^{\circ}30.80$ S; $73^{\circ}07.750$ W) se encuentra dentro del sistema de corrientes de Humboldt, el cual está caracterizado por un flujo superficial de aguas con origen sub-antártico (ASSA) hacia el norte y una contracorriente hacia el polo con agua sub-superficiales de origen ecuatorial (AESS), las cuales son ricas en nutrientes pero pobres en oxígeno (Thiel *et al.*, 2007). Además la zona está influenciada por el forzamiento estacional de vientos mediados por la posición del Anticiclón Subtropical del Pacífico Sur, que intensifica los vientos del sur y sur-oeste a lo largo de la costa durante primavera-verano. Debido al estrés del viento sobre las capas superficiales del océano, ocurre el transporte de Ekman, donde la capa superficial es desplazada fuera de la costa, permitiendo el afloramiento de masas de agua más profundas (ricas en nutrientes, empobrecidas en oxígeno). A la escala estacional se le suman fluctuaciones sinópticas de 3 a 12 días que generan periodos activos y relajados de surgencia (Sobarzo and Djurfeldt, 2004; Aguirre *et al.*, 2014). Durante el invierno los vientos predominantes provienen del norte lo que favorece al hundimiento de las masas de aguas (downwelling) (Sobarzo *et al.*, 2007). Además, factores locales como la orientación de la costa, presencia de montañas submarinas, el ancho de la plataforma continental y la fuente de aguas de surgencia también repercuten en el efecto de este proceso (Thiel *et al.*, 2007).

Área y frecuencia de muestreo

El estudio se realizó en la estación 18 ($36^{\circ}30.80$ S; $73^{\circ}07.750$ W) ubicada a 18 millas (30 km desde la costa) frente a la Bahía de Dichato (Figura 1), con una profundidad de 92m. La zona está influenciada por los ríos Itata y Bío-Bío donde hay descargas de aguas dulces desde la plataforma continental con mayor aporte durante Junio y Julio debido a las lluvias lo que puede afectar a la estabilidad de la columna de agua, además de provocar cambios en la salinidad y nutrientes (Sobarzo *et al.*, 2004).

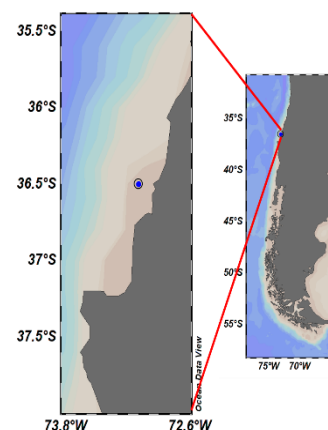


Figura 1: Ubicación geográfica de la Estación 18 en Chile.

Los muestreos fueron realizados en cruceros mensuales en la Kay-Kay II de la Universidad de Concepción desde Enero del 2007 hasta Diciembre del 2015. Cada año se cuentan entre 7 y 11 meses de muestreo (Tabla 1), contabilizando un total de 502 y 283 tasas de quimiosíntesis y fotosíntesis respectivamente.

Tabla 1: Salidas mensuales con mediciones de PP in situ que se llevaron a cabo en la serie de tiempo en la Estación 18 desde el 2007 al 2015 (n° representa la cantidad de salidas).

Meses	Año								
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015
Enero	1		1	1	1	1	2	1	
Febrero		1	1	1		1			
Marzo	1	1	1		2	1		2	1
Abril	1	1	1		1	1	2	1	
Mayo	1	1	1		1			1	1
Junio	1	1	1	1	1		2	1	1
Julio	1		1	1	1	1			
Agosto	1				1	1	1	2	1
Septiembre		1	1	1		1	1		2
Octubre	1	1					1		1
Noviembre		1	1	1	1		1	1	
Diciembre	1	1		1	1		1		2
Total general	9	9	9	7	10	7	11	9	9

Variables oceanográficas y biogeoquímicas

Utilizando un sensor oceanográfico (CTD-O2 probe, Seabird 19) se obtuvieron perfiles de temperatura, salinidad, oxígeno, fluorescencia y luz de la columna de agua, desde la superficie 0 m hasta los 80 m. Las muestras de agua se recolectaron con una botella Niskin de 10 litros de capacidad para la determinación de oxígeno, clorofila total, nitrato, amonio, nitrito, fosfato, gases, además de carbono orgánico particulado (COP).

Nutrientes

El amonio (NH^4) fue determinado fluorométricamente desde muestras de agua (40 mL) agregando 10 mL de OPA (Holmes *et al.*, 1999) y se cuantificó rápidamente en un fluorómetro Turner; mientras que para el resto de nutrientes disueltos (NO_2^- , NO_3^- y PO_3^{4-}), el agua fue filtrada (0.7 μm , type GF-F glass filter) a bordo y congelada hasta el

análisis utilizando el manual estándar colorimétrico siguiendo a Grasshoff *et al.* (1983) con un analizador automático (Seal Analytical).

Clorofila y COP

La clorofila fue medida en triplicado en botellas de 250 mL, posteriormente filtradas por 0,7 μm (Filtro de fibra de vidrio GF/F) y congeladas a -20°C y fueron analizadas mediante fluorometría (Turner Designs 10AUTM) de acuerdo a los procesos estandares (Parsons *et al.*, 1984). Los contenidos de carbono orgánico particulado natural y su composición isotópica se determinaron filtrando 1L de agua y analizando con IRMS (Espectrometría de masas de relaciones isotópicas).

Tasas deasimilación de carbono fotoautotrófica (FS) y quimiotrófica (QS).

Desde las botellas Niskin, se obtuvo agua de mar para llenar botellas para incubación de policarbonato (0.58 L) con agua a distintas profundidades desde la superficie (2, 5, 10, 15, 20, 30 m) hacia la profundidad (40, 50, 65 y 80 m) (Las profundidades de la superficie no siempre fueron las mismas). Las botellas claras se realizaron solo en la superficie, en cambio las botellas oscuras se realizaron tanto en la superficie como en profundidad. Para cada profundidad, se inoculó ^{13}C en forma de “bicarbonato de sodio” $\text{NaH}_2^{13}\text{CO}_3$ (99% de ^{13}C). Se agregaron 500 μL de la solución isotópica para lograr un 10% de enriquecimiento en las botellas de acuerdo a los niveles naturales de carbono inorgánico disuelto (Fernández & Farías, 2012). Para finalizar la incubación el agua fue filtrada a través de filtros de vidrio de 0.7 μm previamente combustiónados por 12h a 450°C . Los filtros fueron dispuestos en una placa plástica y se llevaron a una cámara para su acidificación por un periodo de 8 a 12 horas para eliminar carbonatos y luego se ventilaron por 3 a 4 días. El contenido de los filtros se analizó mediante IRMS (Espectrometría de masas de relaciones isotópicas) para obtener la abundancia relativa de los isótopos de C en las muestras. Se registraron los tiempos iniciales y finales de las incubaciones para obtener el tiempo total de incubación.

Cálculo de tasas de asimilación de carbono

Las tasas de calcularon utilizando MATLAB a través de los siguientes pasos:

$$(1) \quad {}^{13}C_{ass} = \frac{(\%{}^{13}C_{fin} - \%{}^{13}C_{nat}) * (\frac{COP_{fin}}{V_f})}{\%R_{DIC}}$$
$$(2) \quad {}^{13}C_{rate} = \frac{({}^{13}C_{ass}) * 24(12)}{t_{inc}}$$
$$(3) \quad \%R_{DIC} = \frac{\left(\frac{V^{13}C * {}^{13}DIC}{V_b}\right) + DIC_i * 0.0112 * 100}{DIC_i - \frac{V^{13}C * {}^{13}DIC}{V_b}}$$

En la ecuación (1) se obtiene la asimilación de carbono en los experimentos de incubación, donde $\%{}^{13}C_{fin}$ es el porcentaje de átomos de carbono al final del experimento con inoculación de ${}^{13}C$, $\%{}^{13}C_{nat}$ es el porcentaje natural de átomos obtenido por filtración para el análisis de COP; COP_{fin} la cantidad de carbono orgánico particulado encontrado al final del experimento y V_f es el volumen filtrado de agua en la botella de incubación.

En la ecuación (2) se calcula la tasa de la asimilación en función del tiempo, donde la ecuación (1) se divide por t_{inc} que corresponde al tiempo total de la incubación y luego se multiplica por 12 o 24 para obtener la tasa diaria de FS o QS respectivamente.

La ecuación (3), $\%R_{DIC}$ corresponde a la estimación del enriquecimiento de ${}^{13}C$ en la muestra, posterior a la inoculación del carbono marcado, donde V_{13C} indica el volumen de ${}^{13}C$ añadido a la muestra durante la inoculación, y ${}^{13}DIC$ es la concentración de este agregado a la muestra ($3.6456 \text{ mg } {}^{13}C \text{ ml}^{-1}$). DIC_i corresponde a la cantidad inicial de carbono inorgánico disuelto en la muestra donde se utilizó un valor constante de (26 mg C L^{-1}) obtenido a través de mediciones anteriores en el área de estudio. V_b es el volumen de incubación en las botellas (0.58 L).

En los meses que no se registró el tiempo de incubación se utilizó un promedio basado en los tiempos de incubaciones totales de la serie de tiempo. Para los valores

faltantes de $\%^{13}\text{C}$ naturales se reemplazó con un promedio asociado a la profundidad y mes correspondiente.

Análisis de datos

Se determinaron los ciclos anuales (promedio total de los 9 años para cada mes) de todas las variables medidas en base a 9 años de observación para cada profundidad muestreada. Las profundidades fueron estandarizadas tanto para variables oceanográficas como tasas de PP en 2, 10, 20, 30, 50, 65 y 80. Para ello se obtuvieron los promedios de las variables desde 0 a 5 m, 5 a 14 m, 15 a 24 m y 25 a 35 m. Dicho procedimiento fue realizado en orden a homogeneizar variaciones en profundidades de muestreos (no siempre iguales en cada mes y hacer correspondencia entre variables discretas y tasas de PP).

Un análisis estadístico básico fue realizado para la serie de tiempo (número de observaciones, el promedio, la desviación estándar y los valores mínimos y máximos encontrados). Además, la temperatura, oxígeno, salinidad, clorofila, fotosíntesis, quimiosíntesis y COP se separó según la profundidad en capa fótica (0- 30 m), oxiclina (30-65 m) y fondo (65 - 80 m), y se diferenció el periodo activo surgencia (Septiembre a Abril con mayor PP) versus un período no favorable a la surgencia costera de menor PP (Mayo a Agosto).

Para los inventarios de las tasas de asimilación de carbono oscuro y claro se realizó una integración trapezoidal, que consiste en calcular el promedio de las tasas entre dos profundidades y luego multiplicar por la diferencia de las profundidades por lo que la unidad de medida final es en $\text{mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$ (Y nos permite comprar columna de agua). Para las tasas integradas de asimilación de C en luz, se utilizaron valores discretos desde los 0 a 30m (única capa de PP fotosintética), mientras que para las tasas de asimilación de C en oscuridad (botellas oscuras) se utilizaron tasas volumétricas desde la superficie a los 80 m, posteriormente fueron separadas e integradas por capa (fótica, oxiclina y de fondo), para determinar el aporte específico de cada estrato.

Se calculó el porcentaje que entrega la producción quimiosintética al total de la producción primaria (PP + QS) durante periodos de surgencia y no surgencia, además del porcentaje de cada estrato para cada año. Finalmente, para obtener la tasa de asimilación anual para cada año de la PP total, QS y FS se calculó el promedio integrado

por los periodos establecidos, se multiplicó por su ponderado (0.33 no surgencia y 0.66 surgencia) y por 365 obteniendo una tasa en $\text{kg C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$.

Análisis estadísticos

Se realizaron análisis de diferencias estadísticas entre estratos y períodos de muestreo. Primero, se testearon las hipótesis de normalidad para las tasas de asimilación de carbono mediante las pruebas Kolmogorov Smirnov y Lillie en .R, las cuales entregaron que no seguían la distribución normal ($p < 0.05$), por lo tanto, se realizaron tests no paramétricos para evaluar los resultados. Para determinar si entre el periodo favorable o no favorable de surgencia hubo una diferencia significativa se aplicó Wilcoxon-Mann-Whitney (test no paramétrico para comprar entre dos grupos). Y para determinar la diferencia estadística entre las 3 capas definidas dentro de estos dos periodos se realizó la prueba de Kruskal-Wallis (extensión de Wilcoxon-Mann-Whitney para evaluar entre más de dos grupos).

Finalmente, para determinar la relación que posee la quimiosíntesis con otras variables ambientales y su grado de asociación se realizó un análisis de correlación de Spearman (prueba no paramétrica que se utiliza para medir la fuerza de una relación) que además entrega la significancia de la relación ($p < 0.05$).

Resultados

Ciclo anual de variables físico-químicas

La Tabla 2 presenta estadística descriptiva (rangos, media y desviación estándar) de todas las variables analizadas en este estudio; en la capa superficial, media y profunda durante períodos favorables y no favorables a surgencia costera.

La temperatura presentó una variación estacional muy marcada (**Figura 2**), donde se observó un calentamiento de las aguas superficiales y un ascenso y estrechamiento de la isolíneas de temperatura (termoclina); con ello una mayor a estratificación de la columna de agua durante el periodo de primavera y verano; mientras que en las aguas sub-superficiales principalmente involucradas en la surgencia costera, la temperatura disminuyó. Durante el periodo de invierno, se observó una profundización de la termoclina junto con una disminución de la temperatura superficial del agua.

La salinidad, de la misma manera, presentó un ciclo anual notorio (**Figura 2**), donde se observó desde Septiembre a Abril un ascenso aguas más salinas delimitadas por la isolínea de 34,5. Durante los periodos de invierno se ve una disminución significativa de la salinidad (33,74 psu) en la capa superficial por el aporte de aguas fluviales y de precipitación; además de una profundización la haloclina (34,5 a profundidades mayores a 65 m (Tabla 2).

El ciclo anual de oxígeno disuelto se ilustra en la **Figura 2**, donde se observó una marcada estacionalidad, al igual que la temperatura y salinidad (Tabla 2); con una capa superficial bien oxigenada por el intercambio océano-atmosfera y fotosíntesis, que contrasta con aguas sub-superficiales y de fondo con bajas concentraciones durante todo el año (0,01 – 2,62 ml L⁻¹) (Tabla 2). Durante el periodo de primavera-verano se observó un ascenso de AESS delimitada la isolínea de 1 ml L⁻¹, que marca la presencia de aguas con bajo O₂ hasta los 30 m aproximadamente y la existencia de agua con concentraciones sub-óxicas e incluso anóxicas en las capas intermedia y de fondo. Esta distribución delimitó la existencia de una marcada oxiclina por debajo de la cual los niveles de O₂ pueden llegar hasta niveles cercanos a cero, esto especialmente en meses de verano (febrero y marzo). En el periodo de invierno, se encontraron aguas con relativamente mayor contenido de O₂ y la isolínea de 1 mL L⁻¹ se encontró bajo los 65 m

de profundidad, por lo que las condiciones anoxicas se restringen a aguas mas profundas.

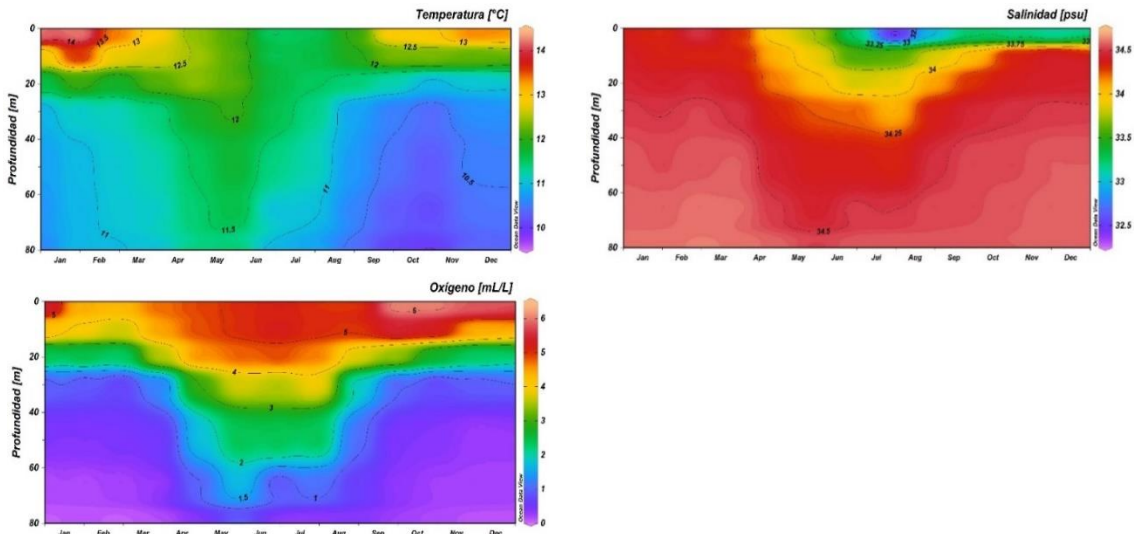


Figura 2: Ciclos anuales de temperatura, salinidad y oxígeno calculados como promedios mensuales basados en la serie de tiempo 2007 a 2015.

El ciclo anual de nitrato y fosfato se presentan en la **Figura 3**, respectivamente. Los niveles mínimos y máximos por periodo se muestran en Tabla 2. Dichas variables mostraron el mismo comportamiento estacional debido a la presencia de la surgencia costera. En general, los nutrientes aumentaron con la profundidad concordante con la presencia de AESS ricas en nutrientes. La capa superficial reveló concentraciones bajas principalmente en periodos de primavera-verano debido a la incorporación de nutrientes por el fitoplancton (fotosíntesis); aunque nunca se observó un consumo total (valores cercanos a cero), indicando que los organismos fotosintéticos no estuvieron limitados por el nivel de estos. Remarcablemente, durante el invierno las concentraciones de nitrato y fosfatos aumentaron levemente en la capa superficial en comparación al periodo de primavera-verano probablemente debido a disminución de la tasa de fotosíntesis y/o el aporte de ríos. Sub-superficialmente se observó una estacionalidad explicada por la presencia relativa de AESS y ASSA debido a la surgencia costera y hundimiento de aguas. Durante los meses de verano tardío se observó un consumo relativo de nitrato en agua de fondo (**Figura 3**), probablemente debido a procesos de desnitrificación bajo condiciones anóxicas.

El ciclo anual de nitrato y amonio se muestran en la **Figura 3**, mientras que valores medios y rangos se encuentran en la Tabla 2. Ambos nutrientes son indicadores de actividad microbiana *in situ* como amonificación y nitrificación. El amonio mostró cierta acumulación en la capa (sub)superficial indicando una intensa remineralización de la MO sintetizada, esto principalmente durante los meses favorables a la surgencia costera, mientras que el nitrato muestra acumulaciones relativamente menores en esta capa. Por el contrario, se observaron altas acumulaciones de estos nutrientes en la capa de fondo (mayor a 60 metros), sugiriendo intensa remineralización de MO sedimentada y/o aquella acumulada en sedimentos. Durante el periodo de invierno, solo la capa superficial presentó las mayores concentraciones de amonio, marcando una isolínea de $0,25 \mu\text{M}$ a los 40 m (**Figura 2**), mientras que el nitrato, no presentó una isolínea marcada y las bajas concentraciones fueron prácticamente en toda la columna de agua (**Figura 2**).

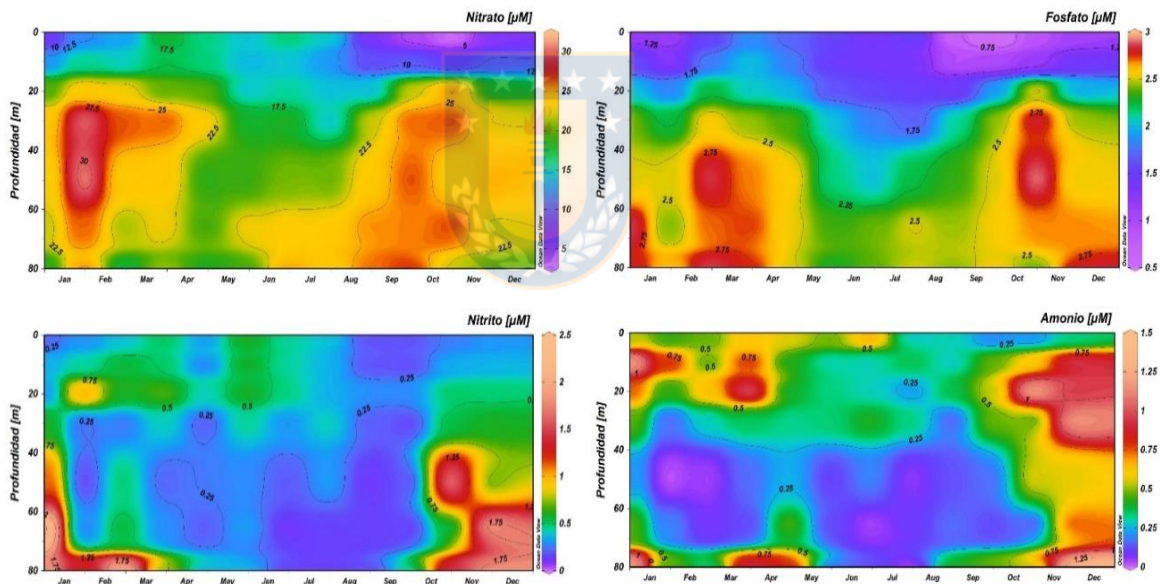


Figura 3: Ciclos anuales de A) nitrato, B) fosfato, C) nitrito y D) amonio calculados como promedios mensuales basados en serie de tiempo 2007-2015.

Ciclo anual de la clorofila, POC y producción primaria (Ffotosíntesis y quimiosíntesis).

El ciclo anual de la clorofila se muestra en la **Figura 4**; se observó una marcada estacionalidad, con las mayores concentraciones de clorofila durante la primavera y verano, restringido a capa superficial (0 a 30 m). Dicha variable con un promedio de $5,05 \pm 7,62$ en este periodo, alcanzó un máximo de $53,11 \text{ mg m}^{-3}$ a los 15 m de

profundidad en Octubre de 2008. Por el contrario, en los meses de invierno, la clorofila disminuyó en un orden de magnitud con un promedio de $0,61 \pm 0,63 \text{ mg m}^{-3}$ (Tabla 2).

El ciclo anual de carbono orgánico particulado (COP) se muestra en la **Figura 4**. El COP presentó un comportamiento similar a la clorofila, con mayores niveles ($345,41 \pm 357,56 \mu\text{g L}^{-1}$) en la capa superficial durante los periodos activos de surgencia, mientras que en la capa media y de fondo las concentraciones disminuyeron significativamente, siendo el menor promedio encontrado en la capa profunda ($113,17 \pm 78,61 \mu\text{g L}^{-1}$). Durante el periodo de invierno, el COP disminuyó en la capa superficial ($130,13 \pm 122,27 \mu\text{g L}^{-1}$) en comparación a primavera verano; también fue sustantivamente menor en aguas sub-superficiales, promediando $104,18 \pm 132,75 \mu\text{g L}^{-1}$ y $150,20 \pm 346,25 \mu\text{g L}^{-1}$ en la capa media y profunda respectivamente. Se registró un máximo de COP de $2.125 \mu\text{g L}^{-1}$ el 2010 durante el mes de Agosto (Tabla 2).

El ciclo anual de las tasas fotosíntesis (FS) y quimiosíntesis (QS) se presentan en las **Figura 4**, ambas tasas fueron mayores durante periodos favorables de surgencia. Las tasas FS estuvieron restringidas en la capa superficial, siendo superiores durante primavera a verano ($66,47 \pm 140,80 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$), mientras que durante el invierno disminuyó ($11,25 \pm 20,44 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$).

Las tasas encontradas de QS fueron superiores durante el periodo activo de surgencia y su distribución temporal fue similar a la FS; no obstante se observaron altas tasas en aguas sub-superficiales en periodo de primavera y una alza en la capa de fondo en el verano tardío. En los periodos activos de surgencia, la tasa promedio de QS fue $13,20 \pm 41,5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ en la capa superficial, alcanzando valores extremos de $1.092 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ a los 5 m, en Octubre de 2013. La capa media presentó un promedio mayor ($3,77 \pm 20,14 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) que la capa de fondo ($2,94 \pm 13,51 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$); sin embargo, en esta última registró un máximo de $782,33 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ a 80 m en Diciembre de 2011. Durante el invierno, las tasas disminuyeron en toda la columna de agua, promediando $4,38 \pm 11,89 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ en la capa superficial, $1,51 \pm 6,49 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ en la capa media y $0,43 \pm 0,54 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ en la capa profunda (Tabla 2).

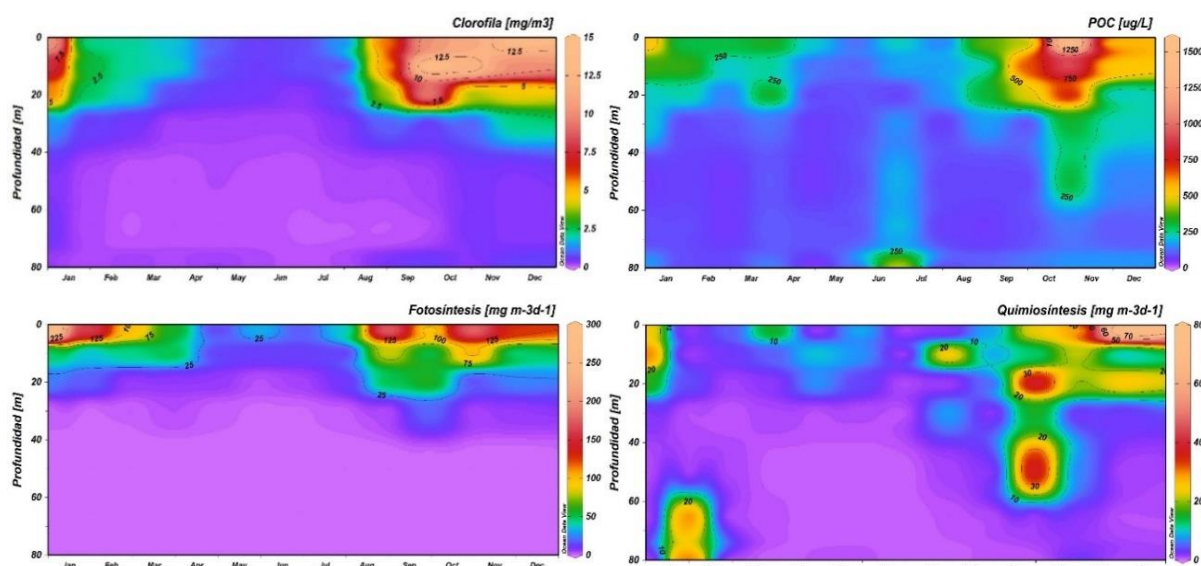


Figura 4: Ciclos anuales de Clorofila, Carbono Orgánico Particulado, Asimilación de carbono en luz y Asimilación de carbono en oscuridad calculado como promedios mensuales basados en 9 años de mediciones in situ.

Tabla 2: Estadística descriptiva de variables físico-químicas, clorofila, POC, nutrientes, tasas de QS y FS durante el periodo favorable y no favorable de surgencia en la capa superficial, media y profunda basasa en 9 años de mediciones ($n=n^a$ obs, prom = promedio, ss= desviación estándar).

Temporada	Surgencia (Septiembre - Abril)								
	Capa	Superficial (0-30 m)			Media (30-65 m)			Fondo (65-80 m)	
Valor	n	Prom ± ss	[min-max]	n	Prom ± ss	[min-max]	n	Prom ± ss	[min-max]
Temperatura (°C)	383	12,21 ± 1,32	[10,08-16,92]	248	10,79 ± 0,50	[9,48-12,30]	133	10,62 ± 0,54	[9,17-11,78]
Salinidad (psu)	408	34,31 ± 0,39	[30,43-34,93]	272	34,53 ± 0,10	[33,98 - 34,70]	136	34,58 ± 0,06	[34,37 - 34,70]
Oxígeno (mL/L)	358	3,71 ± 1,93	[0,0001 - 7,81]	232	0,70 ± 0,74	[0,0001-4,09]	125	0,24 ± 0,25	[0,0001-1,62]
Clorofila (mg m ⁻³)	279	5,05 ± 7,62	[0-53,11]	N,D			N,D		
COP (µg/L)	215	345,41 ± 357,56	[10,00-2970,10]	140	133,05 ± 140,30	[8,25 - 983,1]	74	113,17 ± 78,61	[8,25 - 397,70]
Nitrato (µM)	324	15,64 ± 9,52	[0,05 - 42,98]	205	24,61 ± 6,08	[5,99 - 43,13]	118	22,82 ± 6,79	[0,81 - 40,26]
Nitrito (µM)	325	0,37 ± 0,34	[0,0045 - 2,01]	204	0,55 ± 1,11	[0,0045 - 6,49]	117	1,04 ± 1,69	[0,01 - 7,98]
Amonio (µM)	408	0,55 ± 0,64	[0 - 3,53]	272	0,36 ± 0,67	[0 - 3,09]	136	0,52 ± 0,83	[0 - 4,39]
Fosfato (µM)	324	1,68 ± 0,77	[0,09 - 3,28]	204	2,50 ± 0,45	[1,09 - 3,57]	118	2,67 ± 0,47	[1,63 - 3,86]
QS (mg C m ⁻³ d-1)	186	13,20 ± 41,5	[0 - 1092,24]	146	3,77 ± 20,14	[0 - 209,25]	92	2,94 ± 13,81	[0 - 782,33]
FS (mg C m-3 d-1)	184	66,47 ± 140,80	[0,081 - 1112,72]	N,D			N,D		
No Surgencia (Mayo - Agosto)									
Temperatura (°C)	182	11,91 ± 0,69	[10,50-13,36]	119	11,55 ± 0,59	[9,94 - 13,21]	61	11,22 ± 0,52	[9,87 - 12,84]
Salinidad (psu)	192	33,74 ± 0,79	[29,62 - 34,50]	128	34,33 ± 0,20	[33,63 - 34,65]	64	34,52 ± 0,11	[34,15 - 34,67]
Oxígeno (mL/L)	177	4,78 ± 0,94	[1,60 - 7,50]	115	2,62 ± 1,65	[0,16 - 5,59]	59	0,87 ± 1,10	[0 - 5,10]
Clorofila (mg m-3)	150	0,61 ± 0,63	[0,02 - 6,12]	N,D,			N,D,		
COP (µg/L)	112	130,13 ± 122,27	[23,50 - 988,25]	75	104,18 ± 132,75	[23,50 - 803,85]	39	150,20 ± 346,25	[29,26 - 2125,27]
Nitrato (µM)	154	15,77 ± 5,38	[2,72 - 35,71]	99	20,24 ± 6,41	[7,81 - 38,74]	60	22,17 ± 5,83	[5,51 - 38,74]
Nitrito (µM)	154	0,44 ± 0,25	[0 - 1,31]	99	0,28 ± 0,24	[0,01 - 0,98]	60	0,22 ± 0,25	[0 - 1,22]
Amonio (µM)	192	0,39 ± 0,44	[0 - 2,36]	128	0,24 ± 0,39	[0 - 2,29]	61	0,24 ± 0,53	[0 - 2,90]
Fosfato (µM)	154	1,64 ± 0,44	[0,39 - 3,48]	99	2,19 ± 0,50	[1,10 - 3,48]	60	2,44 ± 0,47	[1,23 - 3,93]
QS (mg C m-3d-1)	95	4,42 ± 11,94	[0 - 67,48]	73	1,53 ± 6,54	[0 - 54,45]	47	0,45 ± 0,55	[0 - 3,33]
FS (mg C m-3 d-1)	98	11,25 ± 20,44	[0,11-162,61]	N,D,			N,D,		

Variación vertical de tasas de QS

La variación vertical de tasas de QS ($\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$) para cada mes de estudio, basado en 9 años se muestra en la **Figura 5**. En general, se observó una disminución exponencial de la tasas de QS con la profundidad. Durante los meses de Octubre, Noviembre, Diciembre y Enero, las tasas de QS estuvieron por sobre los $20 \text{ mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ en la capa superficial, disminuyendo bajo $3 \text{ mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ durante Febrero, Julio, Agosto y Febrero en la misma capa. La mayor tasa QS, equivalente a $79,37 \text{ mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$, fue encontrada en el mes de Diciembre a 2 m disminuyendo a $1,08 \text{ mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ a los 80 m. Caso contrastante se encontraron Febrero, con altas tasa de QS de $30,85\text{-}30,91 \text{ mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ en agua de fondo (este promedio viene influenciado por el año 2012 donde a 65m y 80m las tasas fueron $\sim 91 \text{ mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$); donde se observaron condiciones anóxicas, probablemente debido a una alta sedimentación y acumulación sucesiva de MO durante la surgencia costera. En determinados meses (Agosto, Octubre y Noviembre) se registraron máximos superficiales y sub-superficiales (Figura 5).

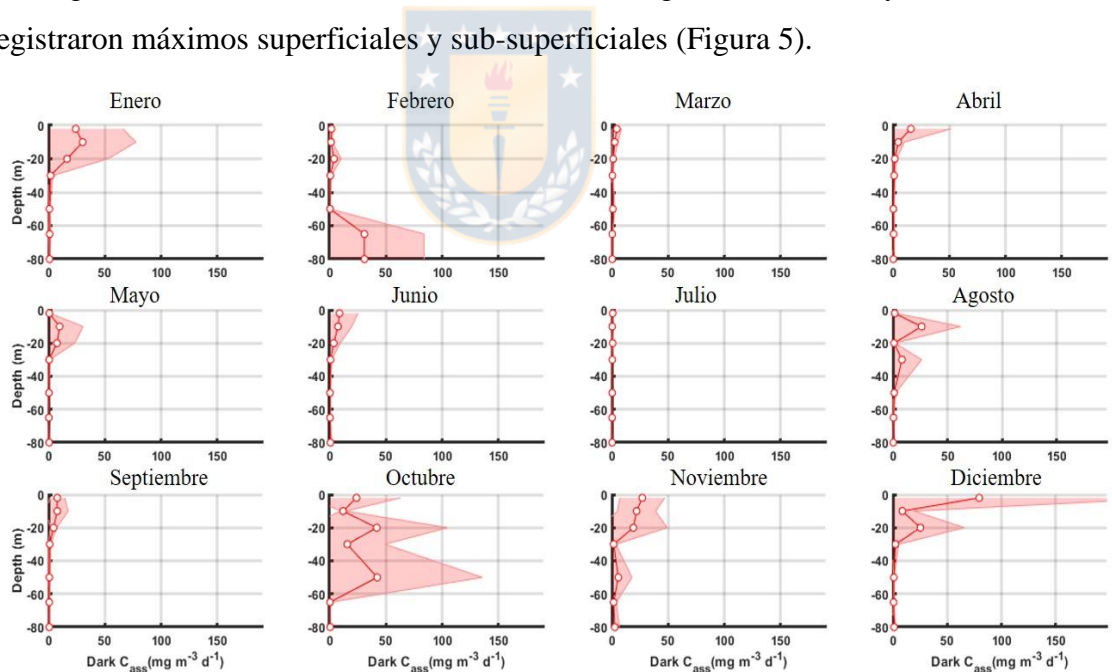


Figura 5: Distribución vertical de las tasas de asimilación de carbono en oscuridad (quimiosíntesis) en la columna de agua, estimadas como promedios mensuales desde 2007 a 2015. El área sombreada representa la desviación estándar, $n = 2\text{-}9$ tasas por profundidad.

Variación mensual de las tasas de FS y QS integrada por capas

La Tabla 3 presentalas tasasintegradas de FS y QS (ciclo anual basado en climatología de 9 años), donde se identifican los meses más productivos y el estrato que aporta mayor tasa de QS.

Tabla 3: Tasas integradas mensuales de la quimiosíntesis (QS) y fotosíntesis (FS) ($\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y sus contribuciones porcentuales a la PP total (QS +FS) además de la distribución por capas (Superficial 0 - 30 m), (Media 30 – 65 m) y (Profunda 65 – 80 m).

Mes	QS						FS			
	Superficial	(%)	Media	(%)	Profunda	(%)	Total QS	(%)	Superficial	(%)
Ene	542,92	22,80	41,73	1,74	14,53	0,60	599,18	25,17	1781,68	74,83
Feb	61,73	3,23	245,68	12,85	463,30	24,07	770,71	40,37	1138,18	59,63
Mar	57,08	6,13	25,36	2,71	5,87	0,63	88,32	9,49	842,23	90,51
Abr	128,96	13,90	23,06	2,45	7,90	0,84	159,93	17,24	767,72	82,76
May	170,18	40,19	16,15	3,48	6,55	1,40	192,88	45,55	230,55	54,45
Jun	142,22	32,44	18,04	3,83	8,27	1,74	168,53	38,44	269,87	61,56
Jul	17,19	6,63	13,34	5,01	4,25	1,57	34,78	13,41	224,65	88,04
Ago	294,70	40,03	108,22	13,94	6,88	0,87	409,81	55,66	326,39	44,75
Sep	151,55	6,84	28,29	1,27	9,99	0,45	189,83	8,57	2025,11	91,84
Oct	699,30	22,50	898,75	28,71	6,88	0,22	1604,93	51,63	1503,34	48,47
Nov	506,50	19,94	131,39	5,13	32,32	1,26	670,21	26,38	1870,01	74,56
Dic	660,80	35,07	44,92	2,34	13,30	0,69	719,02	38,16	1165,36	62,28

Min	3,23	1,27	0,22	8,57	44,75
Max	40,19	28,71	24,07	91,84	91,84
Prom	20,81	6,96	2,86	69,47	69,47
Ds	13,68	8,00	6,69	16,54	16,54

Las tasas de QS presentaron una variabilidad estacional marcada, con mayores tasas en los meses de octubre a febrero, con valores hasta 2 órdenes de magnitud mayores ($1.604 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) respecto a meses invernales ($34,78 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). El mayor aporte promedio de la tasa de QS a la PP total provino desde la capa superficial (desde 3,23% a 40,19%), seguido por la capa media (desde 1,27% a 28,71%) y finalmente la profunda (desde 0,22 a 23,07%). Excepciones considerables ocurrieron en el mes de Febrero, donde el mayor aporte de la tasa de QS fue en la capa de fondo y en el mes Octubre, donde las tasas de QS fueron similares tanto en la capa superficial como media, probablemente afectado por altas tasas en años específicos que modifican el promedio total. En la **Figura 6** se observa el comportamiento estacional de las tasas integradas de QS y la contribución porcentual por capas. Además, se observa

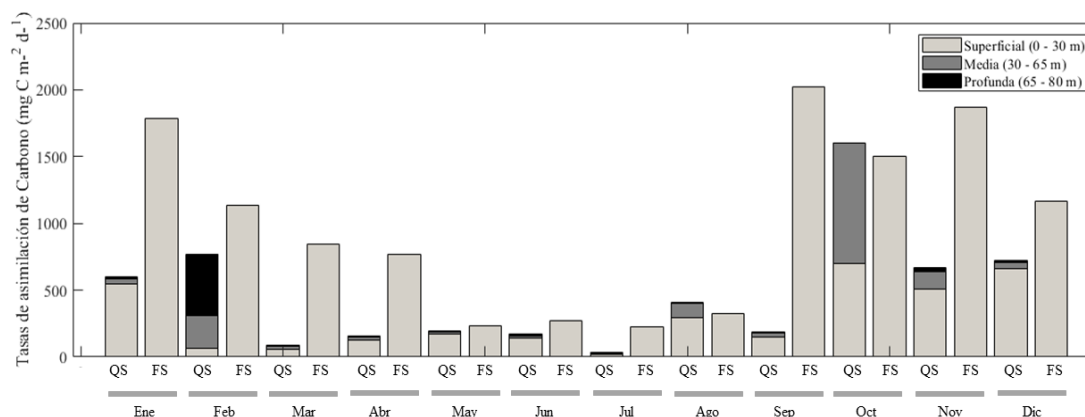


Figura 6: Ciclo anual de la tasa quimiosintética integrada por capas, promediadas mensualmente en 9 años de mediciones in situ.

que la mayoría de los casos exceptuando Octubre, la mayor contribución a la PP total fue de la fotosíntesis.

En la Tabla 4 se observa el comportamiento temporal de las tasas de QS y FS en la capa superficial. Cuando se compara la tasa de QS respecto a la FS en la capa superficial, la tasa de QS aportó entre un 5,14 a 47,44% de la PP total, siendo el mayor aporte en Agosto (47,45%) y el mínimo (5,14%) en Febrero.

Tabla 4: Comparación de las tasas integradas mensuales ($\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) de QS y FS en la capa superficial (0 – 30 m), junto con su contribución porcentual a la tasa de PP total.

Meses	QS sup	(%)	FS sup	(%)	PP total sup
Ene	542,92	23,36	1781,68	74,83	2324,6
Feb	61,73	5,14	1138,18	59,63	1199,91
Mar	57,08	6,35	842,23	90,51	899,31
Abr	128,96	14,38	767,72	82,76	896,68
May	170,18	42,47	230,55	54,45	400,73
Jun	142,22	34,51	269,87	61,56	412,09
Jul	17,19	7,11	224,65	86,59	241,84
Ago	294,7	47,45	326,39	44,33	621,09
Oct	151,55	6,96	2025,11	91,43	2176,66
Sep	699,3	31,75	1503,34	48,37	2202,64
Nov	506,5	21,31	1870,01	73,62	2376,51
Dic	660,8	36,19	1165,36	61,84	1826,16

Mín	5,14	44,33
Máx	47,45	91,43
Prom	23,08	69,16
Ds	15,20	16,40

Durante el periodo favorable de surgencia la tasa integrada en toda la columna de agua de QS fue $554,65 \text{ mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$, con un aporte de 15% desde de la capa superficial, el 7% de la capa media y 2% de la capa profunda a la PP total. En cambio la tasa integrada de FS fue $1687,7 \text{ mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$ lo que corresponde al 75,60% de la PP total; mientras que durante el periodo no favorable a la surgencia, la tasa integrada de QS se redujo a la mitad ($222,98 \text{ mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$), donde el 32% proviene de la capa superficial, el 8,7% de la capa media y 1.3% de la capa profunda, en cambio la tasa de FS fue $310,60 \text{ mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$ lo que corresponde a un 58.12% (Figura 5).

La contribución de la tasa QS a la producción primaria total durante periodos activos de surgencia correspondió a un 24%, mientras que durante los periodos no favorables a la surgencia, la contribución de la QS fue significativa mayor, correspondiendo a un 42%.

En la **Figura 7** se observa claramente la diferencia de las tasas de asimilación de QS y FS y la contribución relativa por capas. Las mayores tasas de PP, tanto de QS como de FS, ocurren en periodos favorables de surgencia respecto a los periodos no favorables a la surgencia costera, cuando las tasas de QS y FS bajaron sustancialmente, aunque ambas mantuvieron niveles similares (Fig. 7).

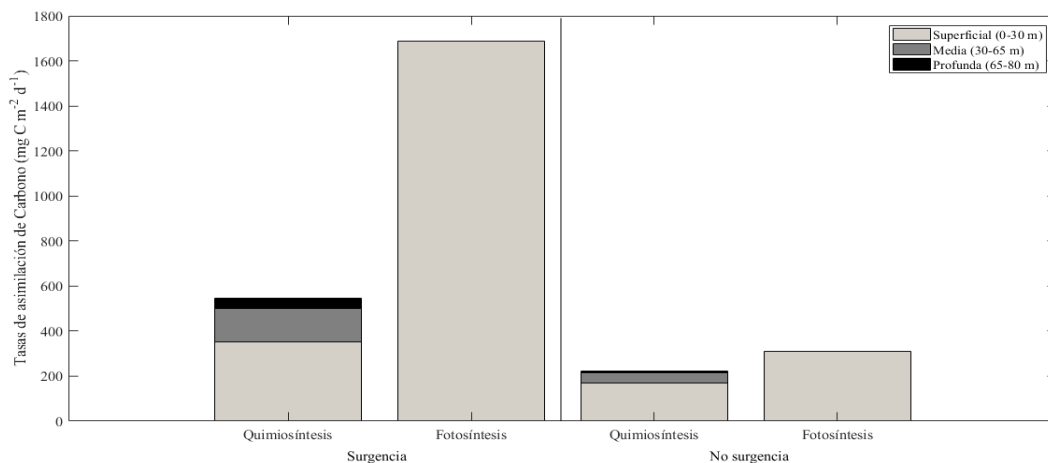


Figura 7: Tasas de producción primaria quimio (por capas) y fotosintética integrada durante periodos favorables (Septiembre a Abril) y no favorables (Mayo a Agosto) a la surgencia costera.

Tabla 5: Tasas integradas de quimiosíntesis (QS) y fotosíntesis (FS) separadas por estrato superficial, medio y profundo, y su contribución porcentual durante periodos activos e inactivos de surgencia en la Estación 18 en 9 años de mediciones.

Período	Surgencia (Sep - Abr)				No surgencia (May- Ago)			
	QS	(%)	FS	(%)	QS	(%)	FS	(%)
Sup	350,55	15,70	1687,47	75,60	169,70	32	310,60	58,21
Media	150,07	6,72	-	-	46,53	8,7	-	-
Prof	44,03	1,97	-	-	6,75	1,3	-	-
Total	544,65	24,40	1687,47	75,60	222,98	42	310,60	58,21
PP total	2232,12				533,57			

Las tasas de asimilación de carbono por quimiosíntesis fueron significativamente mayor ($p < 0,05$) en los periodos favorables que en los no favorables de surgencia (Tabla 6). De igual forma, las tasas estimadas en la capa superficial, media y de fondo fueron significativamente distintas entre ellas en ambos periodos (K-W $p < 0,05$, Tabla 6).

Tabla 6: Análisis estadísticos entre quimiosíntesis durante periodo favorable y no favorable de surgencia costera ($W =$ Wilcoxon-Man-Whitney) y significancia de la asimilación entre capas ($gl =$ grados de libertad), ambas pruebas con la significancia (valor p).

Periodo	Wilcoxon		Kruskal-Wallis			
	W	p	capas (m)	df	chi-cuadrado	p
Surgencia	35620	5,33E-07	fotica (0-30) oxiclina (30-65) fondo (65-80)	2	91,187	2,20E-16
No surgencia			fotica (0-30) oxiclina (30-65) fondo (65-80)	2	26,866	1,47E-06

Variabilidad interanual de tasas de producción primaria quimiosintética y fotosintética integradas anualmente

La Tabla 7 presenta valores de tasas integradas ($\text{mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$) de QS y FS desde enero 2007 a diciembre 2015. La QS fluctuó entre 7,19 y 5919 $\text{mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$ ($512,10 \pm 1073,73$), lo que nos da un indicio de la alta variabilidad inter-anual. Los valores mínimos y máximos observados se registraron en Junio 2011 y Diciembre del 2011.

Tabla 7: Tasas integradas de QS, FS y PP total junto con la contribución de cada proceso a la PP Total según el estrato de profundidad (Sup 0 – 30 m, Med 30 – 65 m y Prof 65 – 80m) desde el 2007 a 2015.

Año	Mes	Sup QS	(%)	Med QS	(%)	Prof QS	(%)	Total QS	(%)	Total FS	(%)	Total PP
2007	1	73,4	59,66	-	-	-	-	73,4	59,66	49,63	40,34	123,02
2007	3	36,47	73,93	-	-	-	-	36,47	73,93	12,86	26,07	49,33
2007	4	18,58	76,65	-	-	-	-	18,58	76,65	5,66	23,35	24,24
2007	5	16,39	37,98	9,02	20,9	10,07	23,33	35,47	82,21	7,67	17,79	43,15
2007	6	23,51	75,66	-	-	-	-	23,51	75,66	7,56	24,34	31,07
2007	7	14,55	35,05	6,74	16,24	11,73	28,27	33,02	79,57	8,48	20,43	41,5
2007	8	40,86	5,96	44,05	6,42	42,59	6,21	127,5	18,59	558,22	81,41	685,73
2007	10	165,13	33,26	7,45	1,5	-	-	172,58	34,76	323,86	65,24	496,44
2007	12	1704,78	26,08	69,67	1,07	38,22	0,58	1812,67	27,73	4723,59	72,27	6536,26
2008	2	49,44	3,09	27,67	1,73	5,43	0,34	82,54	5,15	1518,76	94,85	1601,3
2008	3	26,6	3,25	7,2	0,88	2,49	0,31	36,29	4,44	781,2	95,56	817,48
2008	4	187,72	13,65	8,08	0,59	2,79	0,2	198,59	14,44	1176,79	85,56	1375,38
2008	5	18,3	11,43	34,23	21,39	13,95	8,72	66,48	41,54	93,56	58,46	160,03
2008	6	12,17	2,71	8,44	1,88	3,96	0,88	24,58	5,48	423,87	94,52	448,45
2008	9	71,39	2,08	-	-	-	-	71,39	2,08	3364,19	97,92	3435,58
2008	10	1013,88	13,19	779,13	10,13	9,59	0,12	1802,6	23,44	5886,04	76,56	7688,64
2008	11	1207,71	43,26	90,31	3,24	28,47	1,02	1326,49	47,52	1465,08	52,48	2791,57
2008	12	72,46	5,72	24,05	1,9	9,52	0,75	106,03	8,37	1160,17	91,63	1266,2
2009	1	2284,63	26,24	26,19	0,3	14,63	0,17	2325,46	26,71	6380,7	73,29	8706,16
2009	2	89,01	4,81	14,73	0,8	5	0,27	108,74	5,88	1740,24	94,12	1848,99
2009	3	30,89	2,74	6,65	0,59	1,99	0,18	39,53	3,5	1089,56	96,5	1129,09
2009	4	30,46	2,81	70,98	6,55	26,48	2,44	127,91	11,8	955,84	88,2	1083,75
2009	5	14,13	5,11	9,18	3,32	4,9	1,77	28,21	10,2	248,24	89,8	276,45
2009	6	8,46	5,22	7,02	4,34	3,64	2,25	19,12	11,8	142,91	88,2	162,03
2009	7	17,47	8,74	14,85	7,43	3,76	1,88	36,09	18,06	163,75	81,94	199,85
2009	9	100,2	3,71	16,7	0,62	5,74	0,21	122,63	4,54	2579,53	95,46	2702,16
2009	11	631,48	10,93	7,34	0,13	5,7	0,1	644,52	11,15	5133,78	88,85	5778,3
2010	1	21,92	1,99	24,29	2,21	-	-	46,21	4,2	1055,1	95,8	1101,31
2010	2	26,18	1,83	8,57	0,6	-	-	34,74	2,43	1394,13	97,57	1428,87
2010	6	55,09	4,01	56,63	4,12	36,27	2,64	147,99	10,76	1227,36	89,24	1375,35
2010	7	-	-	13,25	3,33	8,29	2,08	21,54	5,42	376,07	94,58	397,61
2010	8	9,8	1,47	4,95	0,74	2,13	0,32	16,88	2,53	650,93	97,47	667,81
2010	10	82,26	7,36	10,29	0,92	7,76	0,69	100,32	8,98	1016,93	91,02	1117,24
2010	11	29,39	2,55	12,59	1,09	4,18	0,36	46,16	4,01	1105,33	95,99	1151,49
2010	12	58,09	6,98	43,67	5,25	9,59	1,15	111,35	13,37	721,23	86,63	832,58
2011	1	81,71	1,51	64,69	1,19	24,57	0,45	170,97	3,15	5255,09	96,85	5426,06
2011	3	30,97	3,77	26,53	3,23	9,51	1,16	67,01	8,16	754,47	91,84	821,48
2011	3	66,21	2,76	13,22	0,55	9,88	0,41	89,31	3,72	2312,47	96,28	2401,79
2011	4	27,58	8,79	12,05	3,84	9,9	3,16	49,53	15,79	264,14	84,21	313,67
2011	5	18,6	3,05	10,64	1,74	5,3	0,87	34,54	5,65	576,21	94,35	610,75
2011	6	3,55	1,21	2,33	0,79	1,32	0,45	7,19	2,45	286,79	97,55	293,98
2011	7	10,76	6,51	7,83	4,73	1,8	1,09	20,39	12,33	145	87,67	165,4
2011	8	21,36	6,43	23,04	6,94	6,32	1,9	50,71	15,27	281,35	84,73	332,07
2011	11	244,57	46,55	34,11	6,49	20,03	3,81	298,72	56,86	226,65	43,14	525,37
2011	12	29,09	0,47	19,54	0,32	5870,71	95,28	5919,34	96,07	241,94	3,93	6161,28
2012	1	71,14	9,63	29,07	3,94	13,01	1,76	113,21	15,33	625,13	84,67	738,35

2012	2	11,67	0,56	697	33,25	1379,47	65,8	2088,14	99,61	8,17	0,39	2096,31
2012	3	38,54	14,77	9,84	3,77	2,63	1,01	51,02	19,55	209,99	80,45	261
2012	4	34,51	8,72	13,45	3,4	-	-	47,95	12,11	347,9	87,89	395,85
2012	7	29,86	9,05	18,37	5,57	6,55	1,98	54,78	16,61	275,06	83,39	329,84
2012	8	56,33	10,11	30,01	5,39	13,32	2,39	99,66	17,89	457,56	82,11	557,22
2012	9	100,51	6,57	11,29	0,74	7,46	0,49	119,26	7,8	1409,47	92,2	1528,72
2013	1	238,56	10,96	-	-	-	-	238,56	10,96	1938,35	89,04	2176,92
2013	1	1187,18	47,99	59,76	2,42	4,6	0,19	1251,55	50,59	1222,44	49,41	2473,98
2013	4	542,16	60,73	8,81	0,99	2,71	0,3	553,68	62,02	339,07	37,98	892,75
2013	4	43,72	6,03	4,79	0,66	2,57	0,35	51,08	7,04	674,58	92,96	725,66
2013	6	314,29	86,54	33,55	9,24	7,84	2,16	355,68	97,94	7,48	2,06	363,16
2013	6	630,06	94,54	19,07	2,86	-	-	649,13	97,4	17,3	2,6	666,42
2013	8	1489,55	75,2	474,79	23,97	4,1	0,21	1968,45	99,38	12,26	0,62	1980,7
2013	9	337,43	84,43	26,9	6,73	3,39	0,85	367,72	92,01	31,92	7,99	399,64
2013	10	4702,35	84,8	17,08	0,31	3,67	0,07	4723,09	85,17	822,39	14,83	5545,48
2013	11	506	8,62	604,59	10,3	131,08	2,23	1241,67	21,16	4625,28	78,84	5866,95
2013	12	1128,35	43,45	100,69	3,88	37,76	1,45	1266,79	48,78	1330,37	51,22	2597,16
2014	1	249,34	13,9	94,17	5,25	22,79	1,27	366,3	20,43	1427,07	79,57	1793,37
2014	3	148,06	8,06	114,58	6,24	12,71	0,69	275,35	14,99	1561,76	85,01	1837,11
2014	3	94,83	6,78	6,19	0,44	9,69	0,69	110,7	7,91	1288,07	92,09	1398,77
2014	4	82,58	7,3	40,33	3,56	4,72	0,42	127,64	11,28	1003,77	88,72	1131,4
2014	5	790,47	81,73	-	-	-	-	790,47	81,73	176,66	18,27	967,13
2014	6	23,33	6,56	10,98	3,09	4,71	1,33	39,02	10,98	316,48	89,02	355,49
2014	8	21,41	8,35	10,52	4,1	12,41	4,83	44,34	17,28	212,25	82,72	256,59
2014	8	74,19	11,27	13,77	2,09	3,97	0,6	91,93	13,96	566,54	86,04	658,47
2014	11	249,15	19,71	39,42	3,12	4,45	0,35	293,02	23,19	970,76	76,81	1263,77
2015	3	18,72	10,94	10,26	5,99	2,64	1,54	31,62	18,47	139,6	81,53	171,22
2015	5	12,37	10,58	-	-	-	-	12,37	10,58	104,59	89,42	116,96
2015	6	9,75	6	4,91	3,02	2,05	1,26	16,71	10,27	145,95	89,73	162,66
2015	8	62,07	36,08	25,28	14,7	10,64	6,19	97,99	56,97	74,01	43,03	172,01
2015	9	147,24	6,9	72,19	3,39	18,53	0,87	237,97	11,16	1894,48	88,84	2132,45
2015	9	88,05	9,95	33,14	3,75	14,83	1,68	136,03	15,37	748,76	84,63	884,79
2015	10	1049,08	18,5	3674,48	64,79	6,5	0,11	4730,06	83,4	941,74	16,6	5671,8
2015	12	2025,98	95,29	15,88	0,75	3,24	0,15	2045,1	96,19	81,11	3,81	2126,21
2015	12	59,15	10,31	-	-	-	-	59,15	10,31	514,67	89,69	573,83
	mín	3,55	0,47	2,33	0,13	1,32	0,07	7,19	2,08	5,66	0,39	24,24
	máx	4702,35	95,29	3674,48	64,79	5870,71	95,28	5919,34	99,61	6380,7	97,92	8706,16
	prom	318,06	21,64	111,15	5,58	119,88	4,46	512,1	30,02	1042,17	69,98	1554,28
	Ds	688,09	27	450,13	9,25	732,73	14,41	1073,73	31,18	1397,46	31,18	1910,17

La **Figura 8** muestra las tasas integradas de QS y FS en todo el periodo de estudio. Las tasas de FS variaron entre 5,66 y 6380 $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ con un promedio ($1042 \pm 1397 \text{ mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$), con valores mínimos y máximos observados en abril del 2007 y enero del 2009 respectivamente. Además, se destacan los años 2011, 2013 y 2015 donde las tasas de QS superaron a la tasa de FS durante ciertos meses. En cuanto a la contribución porcentual, el aporte de la QS a la PP total varió entre 2,08 a 99,6%, con un promedio de $30,02 \pm 31,18\%$ para el periodo 2007-2015. La capa superficial, media y de fondo contribuyeron en promedio con un $21,64 \pm 27,00\%$, $5,58 \pm 9,25\%$ y $4,46 \pm 14,41\%$ a la PP total. Por otro lado, el aporte de la FS fue en promedio $69,98 \pm 31,18\%$.

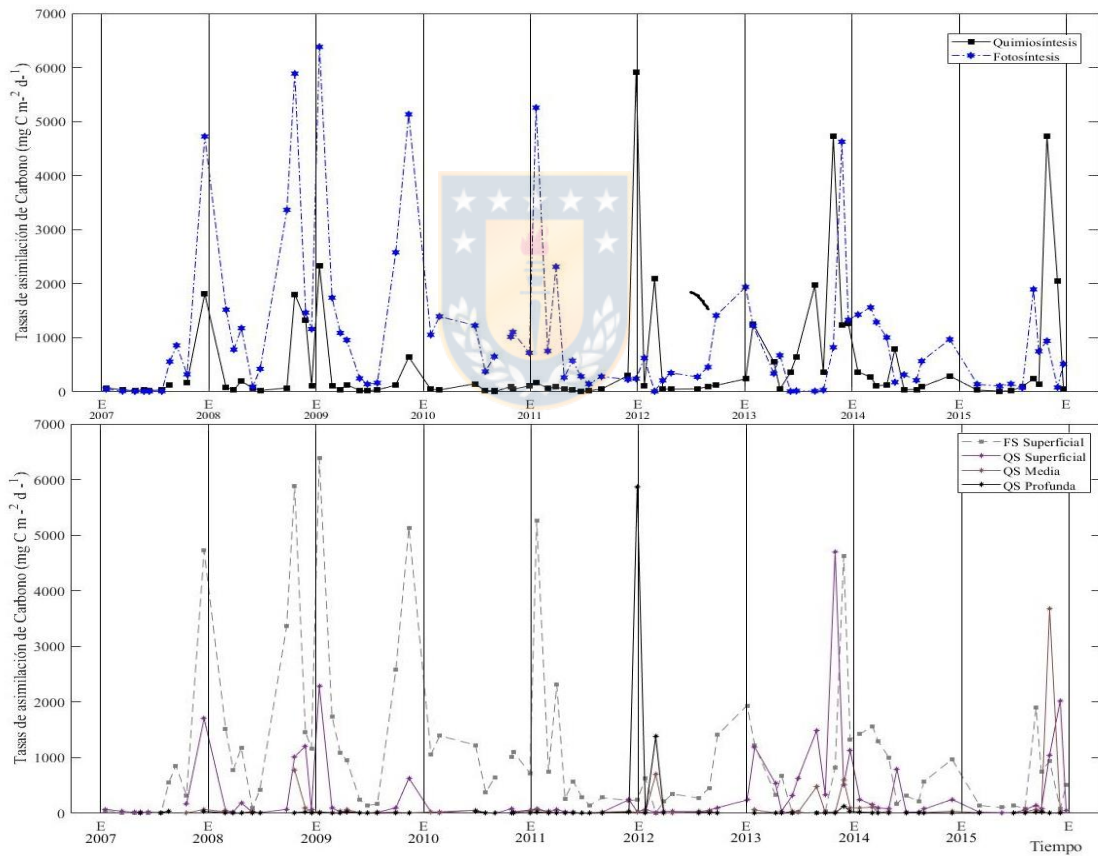


Figura 8: Tasa de producción primaria químico (separada por capas) y fotosintética integrada en toda la columna de agua estimada mensualmente durante 9 años de mediciones. Se indica en eje x inicio de cada año (E = Enero).

La **Figura 9** compara tasas integradas por capas en meses favorables a la surgencia costera. La tasa de QS medida en la capa superficial fue la que contribuyó en mayor medida a la PP total, excepto en Diciembre de 2011 donde la capa profunda aportó a la PP total, el 95,28%, mientras que en Octubre del 2015, la capa media aportó un 64,79% a la PP total (Tabla 7).

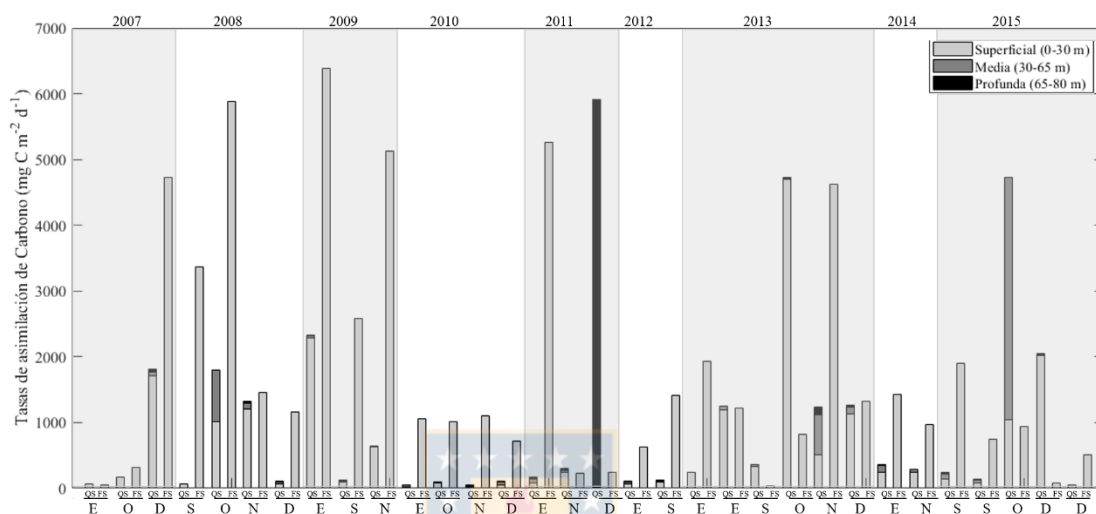


Figura 9: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) en periodos de surgencia desde Septiembre a Enero para cada año (E= Enero, S= Septiembre, O=Octubre, N=Noviembre, D = Diciembre).

Los promedios ponderados por periodos favorables y no favorables de surgencia (66% y 33% respectivamente) para cada año se muestran en la Tabla 8. En los años 2013 y 2015, las tasas de QS fueron las mayores del periodo estudiado, con valores de 0,41 y 0,30 kgC m⁻²año⁻¹ respectivamente; mientras que en los años 2010 y 2014 se registraron las menores las tasas anuales ponderadas, equivalentes a 0,2 y 0,09 kgC m⁻²año⁻¹.

Tabla 8: Promedio de las tasas integradas de QS, FS y PP total por periodos de surgencia y no surgencia de QS, FS; promedio ponderado anual y la tasa anual (sumatoria para cada año).

Año	Proceso	No surgencia (mg C m ⁻² d ⁻¹)	Surgencia (mg C m ⁻² d ⁻¹)	Promedio anual ponderado (mg C m ⁻² d ⁻¹)	Tasa anual (kg C m ⁻² año ⁻¹)
2007	QS	30,67	422,74	289,13	0,11
	FS	7,90	1023,12	677,87	0,25
	PP TOTAL	38,57	1445,86	967,00	0,35
2008	QS	45,53	517,70	356,71	0,13
	FS	258,72	2193,18	1532,87	0,56
	PP TOTAL	304,24	2710,88	1889,58	0,69
2009	QS	27,81	561,47	379,74	0,14
	FS	184,97	2979,94	2027,80	0,74
	PP TOTAL	212,78	3541,41	2407,55	0,88
2010	QS	62,14	67,76	65,22	0,02
	FS	751,45	1058,54	946,62	0,35
	PP TOTAL	813,59	1126,30	1011,84	0,37
2011	QS	28,21	1099,15	734,75	0,27
	FS	322,34	1509,13	1102,39	0,40
	PP TOTAL	350,55	2608,28	1837,14	0,67
2012	QS	77,22	483,92	344,87	0,13
	FS	366,31	520,13	464,17	0,17
	PP TOTAL	443,53	1004,05	809,04	0,30
2013	QS	991,09	1211,77	1126,83	0,41
	FS	12,35	1373,05	910,29	0,33
	PP TOTAL	1003,43	2584,82	2037,11	0,74
2014	QS	241,44	234,60	234,51	0,09
	FS	317,98	1250,29	930,12	0,34
	PP TOTAL	559,42	1484,88	1164,63	0,43
2015	QS	42,36	1206,66	810,37	0,30
	FS	108,18	720,06	510,94	0,19
	PP TOTAL	150,54	1926,72	1321,31	0,48
2007	QS	175,49	860,06	625,55	0,23
-	FS	270,15	1279,91	933,89	0,34
2015	PP TOTAL	445,64	2139,97	1559,44	0,57

Finalmente se realizó una correlación entre las tasas discretas (por profundidad) y todas las variables ambientales de modo de inferir procesos o mecanismos que controlan la QS. Para este caso también se consideraron gases como N₂O y CH₄, cuya concentración puede ser sujeta a actividad quimiosintética (nitrificación y metanotrofia). Se encontraron correlaciones significativas ($p < 0,05$) positivas entre la tasa QS con la fotosíntesis ($\rho = 0,15$), temperatura ($\rho = 0,23$), el oxígeno ($\rho = 0,38$), amonio ($\rho = 0,18$); en cambio, el nitrato ($\rho = -0,32$) y el metano ($\rho = -0,15$) presentaron

correlaciones negativas (ver Tabla 9). Esto quiere decir que la disponibilidad de oxígeno es el factor que se correlaciona de mejor manera con la quimiosíntesis, por lo que reacciones aerobicas prevalecen en el sistema.

Tabla 9: Correlación de Spearman entre de la quimiosíntesis y las variables ambientales (rho = grado de asociación) junto con la significancia (valor p).

Variable	Spearman	
	Rho	P
Fotosíntesis	0,15	0,014
Temperatura	0,23	3,86E-07
Oxígeno	0,38	2,20E-16
Nitrato	-0,32	2,54E-12
Nitrito	0,041	0,383
Amonio	0,18	0,00104
Metano	-0,15	0,00199
Óxido Nitroso	-0,069	0,1693



Discusión

Producción primaria costera y el rol de la quimiosíntesis

Las corrientes del borde oriental son una de las zonas más productivas del mundo, entre ellas se encuentra el sistema de corriente de Humboldt, con numerosos centros de surgencia costera, permanente y estacionales en el norte y centro de Chile (Thiele *et al.*, 2007). Esto ocurre en la zona central de Chile a los 36°S, donde se localiza una de las plataformas continentales más extensas de Chile continental. Las plataformas continentales representan grandes reservas de carbono orgánico donde se entierra una cantidad significativa de C producido en la capa fótica (Chen & Borges, 2009). Además, para el caso de Chile central, la plataforma continental está sujeta a una intensa surgencia estacional que inyecta nutrientes a la superficie que estimula la producción primaria (Daneri *et al.*, 2000; Testa *et al.*, 2018) estableciendo un intenso acoplamiento pelágico bentónico (Farías *et al.*, 2004).

Debido a la presencia de surgencia costera derivada por vientos favorables a la surgencia costera durante el 66% del año (Septiembre a Abril) y el aporte de agua de fluviales durante el invierno (Mayo a Agosto) se mantuvo una productividad biológica alta durante todo el año, con un máximo asociado al período de surgencia. De hecho en el área de estudio se reportó una producción fotosintética diaria promedio de $2,06 \pm 3,12$ g C m⁻² año⁻¹, lo que equivale a un promedio ponderado anual por estaciones de 1,1 kg C m⁻² año⁻¹ (Testa *et al.*, 2018).

Sin embargo, la PP se ha asociado principalmente a la fijación de carbono fotosintética (dependiente de la luz) y se han ignorado los procesos de quimiosíntesis (independientes de la luz) que suceden en toda la columna de agua, y que se puede constituir como una fuente importante de materia orgánica al sistema, además de reciclar dadores y aceptores de electrones. Por ejemplo, los procesos de nitrificación aportan casi el 50% del nitrato utilizado por el fitoplancton (producción nueva), además las bacterias nitrificantes compiten con las comunidades fitoplanctónicas en ambientes iluminados que utilizan el amonio en sus procesos de asimilación (Yool *et al.*, 2007).

Glibert *et al.*, (2016) a partir de una recopilación de información, postula sobre la preferencia del fitoplancton por el amonio, ya que la célula gasta menos energía, debido a que no debe reducir el amonio a los procesos de síntesis de proteína, contrariamente a

lo sucedido para el caso del nitrato. Incluso, se ha visto un efecto inhibitorio del amonio en la asimilación de nitrato que depende de distintos factores. Sin embargo, en ambientes ricos en nutrientes como las zonas de surgencia, las diatomeas (predominantes en estos sistemas) han demostrado ser “nitrato oportunistas” optando por el uso del nitrato incluso cuando hay altas concentraciones de amonio (Glibert *et al.*, 2016). Berg *et al.* (2003) observaron que las comunidades fitoplanctónicas pueden variar según la disponibilidad de amonio o nitrato, encontrando que una mayor asimilación de nitrato se correlaciona con mayor presencia de diatomeas, mientras que la asimilación de amonio está mejor relacionada con las comunidades de cianobacterias, criptofitas y dinoflagelados. Por lo que, en la estación 18 la competencia por el amonio podría estar establecida entre bacterias nitrificantes y los últimos organismos mencionados en la surgencia tardía, cuando los organismos de microplacton y nanoplacton toman importancia (Anabalón *et al.*, 2007).

Los resultados, basados en los 9 años de estudio, reportaron valores de PP total $0,57 \text{ kg C m}^{-2}\text{año}^{-1}$, siendo la quimiosíntesis anual promedio de $0,23 \text{ kg Cm}^{-2}\text{año}^{-1}$ (variando desde $0,02$ a $0,41 \text{ kg Cm}^{-2}\text{año}^{-1}$). Estas tasas representaron hasta el 50% de la tasa de PP total, como sucedió durante el año 2013; destacando la importancia de la quimiosíntesis; y el hecho que la producción primaria total ha sido subestimada y que está involucrada en el reciclaje de bioelementos necesarios para el metabolismo y diversidad microbiana.

Ambientes con alta producción quimiosintética

Aunque con escasos antecedentes de tasas de asimilación de carbono en oscuridad, las chimeneas hidrotermales reportan altas tasas de producción quimiosintética debido a la alta disponibilidad de dadores de electrones; por ejemplo Wirsen *et al.*, (1993) reportaron tasas de QS entre $0,654$ a $2,20 \text{ mg Cm}^{-3}\text{d}^{-1}$, donde probablemente la fuente de energía utilizada fueron compuestos reducidos emanados desde la chimenea como sulfuro o depósitos sólidos de sulfuro (pirita). Byrne *et al.* (2009), encontraron metabolismos asociados a chimeneas hidrotermales de altas temperaturas a profundidades desde 750 m a 3650 m , donde reportaron actividad de bacterias anaeróbicas oxidadoras del amonio (anammox). También se han reportado

arqueas metanogénicas hipertermófilas en este tipo de ambientes, las cuales fijan el carbono utilizando el hidrogeno como fuente de energía (Takai *et al.*, 2004).

Otras regiones con tasas de QS reportadas como importantes son las ZMO, donde la falta de O₂ promueve un cambio hacia metabolismos anaeróbicos y la QS puede ayudar incluso a detoxificar aguas con altas concentración de sulfuros (Shunck *et al.*, 2013). En el mar Arábigo la fijación de carbono oscuro llega a 9,6 mg C m⁻² d⁻¹ (3,1 g C m⁻²año⁻¹) mayoritariamente mediante reacciones anammox mediadas por bacterias junto con otros procesos de asimilación (Lengger *et al.*, 2019). También, en la ZMO de Perú, se encontró una pluma sulfúrica (H₂S, altamente tóxica para organismos marinos) sobre la plataforma continental formada por la respiración anaeróbica de la MO (sulfato reducción), donde las bacterias quimiolitotróficas son capaces de ocupar una variedad de oxidantes como oxígeno, nitrato, nitrito, óxido nitroso para oxidar el sulfuro de hidrogeno producido. Allí se estimaron tasas de la fijación de carbono total de 1152 mg C m⁻² d⁻¹ en la zona afótica (20 a 100 m de profundidad) (Schunck *et al.*, 2013). En aguas anóxicas del mar Báltico, se encontró alta abundancia de organismos quimiolitotróficos reportando las tasas más altas en aguas sulfuradas a 20m bajo la quimioclina con tasas en un rango entre 0,05 mg C m⁻³ d⁻¹ y 17,64 mg C m⁻³ d⁻¹ (Günter *et al.*, 2008). En el caso de Chile, un único estudio reporta tasas de quimiosíntesis para la zona de surgencia de Chile central (Farias *et al.*, 2009) con tasas desde 11,3 a 1802 mgCm⁻²d⁻¹ en la oxiclina y aguas de fondo; dicha zona, como ha sido mencionado, está sujeta a una surgencia costera y al desarrollo de una ZMO estacional en las aguas de fondo genera procesos de respiración anaeróbica tanto en el sedimento (Farias *et al.*, 2004) como en las aguas de fondo (Galán *et al.*, 2017).

Estacionalidad de la quimiosíntesis en la surgencia de Chile Central

Las tasas de QS fueron superiores durante el periodo activo de surgencia y su distribución temporal aunque similar a la distribución temporal FS, difiere en algunos aspectos (Figura 4). La tasa de FS se correlaciona muy bien con la distribución de clorofila (indicador de organismos fotosintéticos), mientras que la QS se correlaciona mejor con la distribución de COP, es decir que se puede encontrar a profundidades mayores como el caso de septiembre, octubre (inicio de surgencia). La tasa de QS se

correlaciono positivamente con la tasa FS (Tabla 9), esto se debe a que la QS depende de la mineralización de la MO para obtener los elementos reducidos necesarios para la obtención de energía química. Los organismos de zooplancton (e.g., copépodos), muy abundantes en el sistema de surgencia, pastorean carbono orgánico particulado “COP”(mucho de este de origen fitoplactónico) y liberan carbono orgánico disuelto “COD”, lo que favorece el crecimiento microbiano el cual metaboliza (respiración) el COD incorporándolo a la trama trófica mediante el “loop microbiano” (Vargas *et al.*, 2007, Karl *et al.*, 1984). Entonces este acoplamiento favorece la amonificación (generación de amonio) que se constituye un sustrato para bacterias quimiolitotróficas (nitrificantes). De hecho, existen antecedentes de un aumento del bacterioplancton seguido a eventos de surgencia donde aumenta la PP junto con el aumento de nanoflageados heterotrofos (McManus *et al.*, 1988).

La correlación existente entre los niveles de clorofila y la tasa de FS en los meses iniciales a la surgencia ponen en evidencia el origen de la PP gatillada por la inyección de nutrientes a la superficie (Figura 4). En adición, los niveles de COP se relacionan significativamente con las tasas de QS, en particular en los meses iniciales a la surgencia costera; un periodo dominado por alta turbulencia, cuando predomina el fitoplancton de gran tamaño (diatomeas) y materia fecal de gran tamaño, que experimenta rápidas tasas de hundimiento (González *et al.*, 2007); En la Estación 18 se ha reportado que la alta la biomasa de diatomeas se correlaciona junto con la alta PP y con las tasas sedimentación de COP en periodos de surgencia, junto a esto se encontró una alta correlación entre la respiración de la MO con comunidades microplanctónicas (Montero *et al.*, 2007). La suma de estos son procesos heterotróficos y la respiración de la MO podrían estar entregando los elementos necesarios para que aumenten las tasas de QS cuando aumenta la FS, que estimulan altas tasas de QS.

A medida que avanza el periodo de surgencia, el COP es gradualmente sedimentado y paulatinamente acumulado en sedimentos, mostrando su máxima acumulación a finales de la surgencia; es en ese periodo donde se activan procesos de QS en las aguas de fondo sobre $10 \text{ mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$ desde Noviembre a Febrero. De hecho, en el mes de Febrero, se aprecia una acumulación de QS en la capa profunda, es probable que organismos de metabolismos anaeróbicos mineralizan la MO. El consumo

relativo de nitrato y la acumulación de nitrito indican un activo proceso de desnitrificación (Figura 3). Además de la desnitrificación heterotrófica ya descrita en el área de estudio (Farías *et al.*, 2004) se debe mencionar la existencia de desnitrificación autotrófica (reducción de nitrato con sulfuro) y anammox podrían ser los procesos autotróficos responsables de la QS a finales del periodo de surgencia costera (Galán *et al.*, 2014).

Por otro lado, si bien, las tasas integradas de QS fueron mayores en periodos de surgencia ($544 \text{ mgC m}^{-2}\text{d}^{-1}$) respecto a los periodos no favorables a la surgencia ($223 \text{ mgCm}^{-2}\text{d}^{-1}$) (Tabla 5), el aporte porcentual a la PP total fue mayor durante el periodo no favorable, representando hasta el 42%. Durante el invierno la PP fotosintética fue baja ($310 \text{ mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$), similar a la PP reportada como basal ($420 - 500 \text{ mgCm}^{-2}\text{d}^{-1}$) (Testa *et al.*, 2018; Molina *et al.*, 2012). En este periodo también se modifica la composición fitoplanctónica en la capa superficial que pasa de estar dominada por diatomeas a una mayor abundancia de nanoflagelados (Anabalón *et al.*, 2007) y cianobacterias (Molina *et al.*, 2012), por lo que otros tipos de metabolismos autotróficos prevalecen.

Si bien, en este periodo la mayor remineralización de la MO viene dada por la respiración microbiana asociada a la amonificación, la baja concentración de amonio superficial en este periodo puede deberse al intenso reciclaje por bacterias y arqueas amonio oxidantes que dominan el consumo de amonio en aguas superficiales (Molina *et al.*, 2012). Las tasas de quimiosíntesis integradas reportadas por Molina *et al.*, (2012) fueron $5 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, lo que representó el 51% de la fijación oscura de carbono, siendo la nitrificación el proceso quimiolitotrófico más importante que compite por el amonio con fitoplancton de menor tamaño, tal como lo descrito en Berg *et al.*, (2013).

Variación vertical de tasas de quimiosíntesis

Las tasas de QS integradas por capa fueron estimadas con el fin de corroborar si que variables o procesos controlan las tasas de QS. La zona de estudio presenta una redoxclina o oxiclina demarcada por la isolinia de 1 ml L^{-1} por debajo de la cual se encuentra la ZMO (Ulloa y Pantoja, 2009); esta fluctuó estacionalmente ascendiendo a los 20-30 m de profundidad en periodos de primavera-verano (Figura 1). Debido a

antecedentes de otras ZMO , se esperaban altas tasas de QS en la ZMO y particularmente en oxiclina que son el nexo entre la superficie que provee un alto flujo de MO sintetizada) y la capa de donde se generan diversos tipos de donadores de electrones.

Sin embargo, este estudio se opone a lo reportado por otros autores y particularmente con la hipótesis planteada, donde las mayores tasas de QS se encontrarían en aguas con bajo nivel de oxígeno. Los resultados encontrados reportan que el mayor aporte de QS durante todo el año proviene de la capa superficial o fótica, permanentemente oxigenada (0-30 m) (Figura 8, Tabla 7) con tasas tan altas como $1092 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ a 5 m durante el mes de Octubre de 2013.

Durante el periodo de surgencia se observó una marcada estratificación y por medio de la formación de una picnoclina establecida se permitiría la acumulación de MO y una intensa remineralización (amonificación) produciendo amonio disponible para los microorganismos nitrificantes. En el área de este estudio, se han reportado altas tasas de regeneración *in situ* de amonio con tasas $\sim 1 \mu\text{mol L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ en la capa superficial, lo que provocaría la acumulación esporádica de este nutriente cuando la tasa de producción no estuvo acoplada con su consumo, esta situación puede ser explicada por la asimilación de los nutrientes por el fitoplancton. Además, el flujo de nitrógeno biodisponible es capaz de abastecer la demanda del fitoplancton y picoplankton (arqueas y bacterias) (Fernandez & Farías, 2012).

Esto concuerda con lo encontrado por Farías *et al.* (2009), donde encontraron que en la misma zona las mayores tasas de QS se generaban en la capa superficial durante periodos favorables a la surgencia debido a la alta producción biológica, contribuyendo desde un 0.3 a 27% a la producción autotrófica total. Además determinaron que la oxidación aeróbica del amonio corresponde al 48% de los procesos quimiosintéticos, por lo que este proceso junto con la nitrito oxidación, podrían ser los mayores contribuidores a la PP quimiosintética en el área estudio, ya que encontramos una correlación positiva con el amonio y el oxígeno.

En este estudio se encontró que en la capa superficial la QS puede representar desde 0.47 hasta 92.29% de la PP total con un promedio de 22%. Semejantes resultados han sido encontrados en una región de surgencia costera de Nueva Zelanda, donde la

QS fue altamente significativa pero variable, contribuyendo entre 2 a 88% a la PP de la zona con un promedio de 29% a la PP en la capa fótica (Viner *et al.*, 1990). Los mencionados autores reportaron tasas de QS de $27,84 \pm 20,4 \text{ mg C m}^{-3}\text{d}^{-1}$ durante periodos de surgencia en la capa fótica; esto se asemeja a las tasas encontradas en este trabajo que para el mismo periodo fueron de $13,20 \pm 41,5 \text{ mg C m}^{-3}\text{d}^{-1}$. Viner *et al.*, (1990) al igual que Farías *et al.*, (2009) atribuyeron las tasas de QS a las altas tasas de nitrificación bacteriana. Lo mismo ocurre en un estudio de Molina & Farías *et al.*, (2009) donde determinaron fijación de carbono mediante la oxidación aeróbica del amonio varía entre 0,18 a 0,43 $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$, lo que correspondió entre un 33 a 57% de la quimiosíntesis a 30 m de profundidad en el Norte de Chile.

A pesar de que la capa superficial fue la que aportó en mayor medida, también se encontraron tasas importantes de fijación de carbono quimiosintético bajo la capa fótica en periodos de surgencia. La capa intermedia (30 – 65 m) presentó un promedio de tasas de QS de $3,77 \pm 20,14$, con tasas máximas de hasta $209,25 \text{ mgCm}^{-3}\text{d}^{-1}$ en octubre de 2015 a 50 m de profundidad, mientras que en la capa profunda la tasa promedio fue de $2,94 \pm 13,81 \text{ mgCm}^{-3}\text{d}^{-1}$, con máximos que llegaron a $782,33 \text{ mgC m}^{-3}\text{d}^{-1}$ en el año 2011 en el mes de diciembre a 80m profundidad. Bajo los 30 m de profundidad en este periodo, el oxígeno se encuentra en concentraciones por debajo de 1 ml L^{-1} , por lo que ambos hotspots de producción podrían provenir de metabolismos anaeróbicos.

Uno de los metabolismos alternativos que podrían estar tomando lugar es la oxidación anaeróbica del amonio (anammox) que utiliza nitrito como oxidante y CO_2 como fuente de carbono para generar MO (Kartal *et al.*, 2013). Galán *et al.*, (2014) han reportado altas tasas de anammox en Chile central en aguas de fondo durante Septiembre, sin embargo, estas tasas decrecieron durante el verano debido a que este proceso está controlado (inhibido o estimulado) por la disponibilidad de O_2 , materia orgánica y NO_2^- . Jensen *et al.*, (2008) demostraron que reacciones anammox se ven inhibidas en aguas con mayor contenido en oxígeno y también en presencia de sulfuro de hidrógeno, el cual es producido en aguas de fondo por respiración anaeróbica en el Mar Negro.

También observamos una acumulación de amonio y nitrito que se observaron en el fondo entre enero y febrero (Figura 3). Las aguas de fondo disminuyen sus niveles de

oxígeno desde la hipoxia incluso llegando a la anoxia a medida que se acumula la PP. La acumulación de nitrito y amonio en aguas de fondo (Figura 3) indicarían el desacoplamiento entre los procesos de reducción desimilatoria del nitrato y desnitrificación y procesos anammox, que son regulados por las concentraciones de oxígeno disuelto (Zehr & Kudela, 2011). Se ha reportado en la estación 18 que el amonio y el nitrito se acumulan en aguas de fondo debido a las altas tasas de remineralización de MO que ocurren cuando hay una elevada PP, provocando que la regeneración de estos compuestos excedan el consumo. Además, por las bajas concentraciones de oxígeno que ocurren por la alta respiración de MO y advección de aguas pobres en oxígeno, se inhibe la nitrificación, proceso de oxidación del amonio y nitrito (Farías *et al.*, 2018), lo que explicaría la acumulación observada. En el mismo trabajo de Galán *et al.*, (2014) durante el mes de Enero se demostró el potencial de consorcios microbianos en las capas más profundas, donde fijaban carbono a través procesos quimiolitotróficos mediante la oxidación de sulfuros acoplado a la reducción de nitrato acumulando nitrito, lo que también explicaría las altas concentraciones de nitrito que reportamos en aguas de fondo en la ST18, además de la correlación negativa del nitrato (consumo) y positiva del nitrito (acumulación) con la QS (ambas significativas).

Finalmente, en cuanto al consumo de metano como mecanismos quimiosintéticos, i.e., metanotrofia (Kellermann *et al.*, 2012), incluso se ha reportado la co-ocurrencia de la oxidación aeróbica y anaeróbica del metano en condiciones hipoxias como un proceso significativo remoción de metano (Eller *et al.*, 2005). La existencia de este proceso, aunque no bien estudiado, no se descarta. De hecho en este estudio, se encontró una correlación negativa significativa entre la QS y el metano (Tabla 9), indicando que este se estaría consumiendo probablemente mediante reacciones aeróbicas (Farías *et al.*, 2009). No obstante este proceso no superaría en tasa a la nitrificación dada la magnitud de las tasas y las concentraciones que generan tanto metano (nanomolar) como amonio (micromolar), pero sigue siendo un proceso importante en términos de la potencial emisión de este gas invernadero.

Entonces, a la luz de los resultados se rechaza la hipótesis de que las tasas de QS serían mayor en condiciones de bajos niveles de oxígeno en este sistema de surgencia

costera, ya que los resultados encontrados evidencian que las reacciones aeróbicas de QS son las que contribuyen en mayor medida a las tasas de QS.

Variabilidad interanual en las tasas de quimiosíntesis

En cuanto a la variabilidad interanual, si bien un promedio de 9 años se demostró que la quimiosíntesis representa el 24% durante el periodo activo de surgencia, y al analizar mensualmente cada año se registraron meses favorables a la surgencia donde la QS iguala o supera a la FS alcanzando sobre el 50% en meses y años determinados (Tabla 7). Además, detectamos que los años de mayor producción anual total por sobre $0,50 \text{ kg C m}^{-2}\text{año}^{-1}$ fueron el 2008, 2009, 2011 y 2013 (Tabla 8), lo que coincide con eventos de La Niña (índice de oscilación SOI) (Anexo 10). Por otro lado, los años de menor producción bajo $0,50 \text{ kg C m}^{-2}\text{año}^{-1}$ fueron 2007, 2010, 2012, 2014 y 2015 (Tabla 8) que coincidieron con eventos El Niño de distinta distinta intensidad (Anexo 10). Por lo general, los eventos de El Niño se asocian a una profundización de la termoclina y debilitación de la surgencia, lo que genera menor disponibilidad de nutrientes y la PP puede ser reducida en un 80% (Chavez *et al.*, 2002), además se observó un cambio en las comunidades fitoplanctónicas, abundando plancton de menor tamaño. Por otro lado, la Niña se ve asociada a niveles de PP mayores a los promedios registrados (Chavez *et al.*, 2002) lo que explicaría en cierta medida la alta variabilidad reportada en este estudio.

Sin embargo, dependiendo de la intensidad de estos eventos, los efectos en la PP del sistema y en las comunidades fitoplanctónicas fluctuarán. Se ha observado en Chile que durante periodos de El Niño se profundizó la nutriclina, lo que provocaría un impedimento del a entrada de nuevos nutrientes a la zona fótica, por lo que la PP dependería en mayor grado de los nutrientes regenerados. Sin embargo, no observaron diferencias de la PP entre periodos normales y de El Niño (Escribato *et al.*, 2004). Además de un cambio en las comunidades fitoplanctónicas, predominando el pico y nanoplancton (Iriarte *et al.*, 2010).

Para un mejor entendimiento de la alta variabilidad interanual de la QS y los distintos factores que estarían provocando estas diferencias, podrían hacerse estudios de modelamiento tipo VAR (Vector Autoregression) y abordar otros tipos de análisis de

series de tiempo. El fin de este trabajo fue registrar y visibilizar la importancia de la QS en un sistema de surgencia costero, con un fuente gradiente de oxígeno y sujeto a un complejo ciclo biogeoquímico.

Conclusiones

- Los resultados permiten concluir que la QS posee un ciclo anual similar a la FS, concentrándose en la capa fótica, lo que indica un fuerte acoplamiento entre ambos procesos. Distinto a lo que pensábamos, las reacciones quimiosintéticas son de mayor contribución en la capa fótica (22% de la PP total) que esta permanentemente oxigenada lo que revela que dominancia de procesos aeróbicos como la nitrificación, por lo que también, se estarían estableciendo complejas relaciones de competencia con el fitoplancton (nanoflagelados y cianobacterias) debido a la afinidad por el amonio.
- No obstante también se observaron altas tasas de QS en capa intermedia y de fondo (6 y 5% de la PP total respectivamente) en determinados periodos donde se encuentra altas tasas de sedimentación de MO y prevalence aguas deficientes en oxígeno por lo que se concluye que procesos quimilitotrofos como anammox y desnitrificación autotrófica toman mayor protagonismo.
- Durante periodos favorables a la surgencia las tasas de QS aumentaron el doble ($545 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) al compararse con el periodo de invierno ($223 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), sin embargo, la contribución relativa a la PP total fue mas importante en periodos no favorables a la surgencia (42%) en comparación al período favorable (24%) en promedio de los 9 años de mediciones.
- Se observaron años con “hot-spots” de producción por QS, con tasas que sobrepasaron los $400 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$. La fijación de carbono anual mediante la QS vario entre 0,02 a $0,41 \text{ kg C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. A grandes rasgos, observamos una coincidencia de eventos de El Niño asociados a periodos de menor productividad y eventos de La Niña a periodos de mayor producción.

Bibliografía

- Aguirre C, Garreaud RD, Rutllant JA (2014) Surface ocean response to synoptic-scale variability in wind stress and heat fluxes off south-central Chile. *Dynamics of Atmospheres and Oceans*, 65: 64-85.
- Akerman NH, Price RE, Pichler T, Amend JP (2011) Energy sources for chemolithotrophs in an arsenic- and iron-rich shallow-sea hydrothermal system. *Geobiology*, 9(5): 436-445.
- Anabalón V, Morales CE, Escribano R, Varas A (2007) The contribution of nano- and micro-planktonic assemblages in the surface layer (0-30m) under different hydrographic conditions in the upwelling area off Concepción, central Chile. *Progress in Oceanography*, 75(3): 396-414.
- Brock TD, Martinko JM (1998) *Brock biología de los microorganismos*, 10 edn. Prentice Hall, USA, pp 565 – 579.
- Burdige DJ (2006) *Geochemistry of marine sediments*. Princeton University Press.
- Berg GM, Balode M, Purina I, Bekere S, Bechemin C, Maestrini SY (2003) Plankton community composition in relation to availability and uptake of oxidized and reduced nitrogen. *Aquat. Microb. Ecol.* 30: 263-274.
- Byrne N, Strous M, Crépeau V, Kartal B, Birrien JL, Schmid M, Prieur, D (2009) Presence and activity of anaerobic ammonium-oxidizing bacteria at deep-sea hydrothermal vents. *The ISME journal*, 3(1): 117-123.
- Carr ME (2001) Estimation of potential productivity in Eastern Boundary Currents using remote sensing. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49(1-3): 59-80.
- Chavez F, Pennington J, Castro C, Ryan J, Michisaki R, Schlining B, Collins C (2002) Biological and chemical consequences of the 1997-1998 El Niño in central California waters. *Progress in Oceanography*, 54(1-4): 205-232.
- Chen CTA, Borges AV (2009) Reconciling opposing views on carbon cycling in the coastal ocean: Continental shelves as sinks and near-shore ecosystems as sources of atmospheric CO₂. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56(8-10): 578-590.
- Dalsgaard T, Thamdrup B, Farías L, Revsbech NP (2012) Anammox and denitrification in the oxygen minimum zone of the eastern South Pacific. *Limnology and Oceanography*, 57(5): 1331-1346.
- Daneri G, Dellarossa V, Quinones RA, 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, 2000.
- Eller G, Kanel L, Kruger M (2005) Cooccurrence of Aerobic and Anaerobic Methane Oxidation in the Water Column of Lake Plu. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(12): 8925-8928.
- Falkowski PG (1994) The role of phytoplankton photosynthesis in global biogeochemical cycles. *Photosynthesis research*, 39(3): 235-258.

- Farías L, Fernández C, Faúndez J, Cornejo M, Alcaman ME (2009) Chemolithoautotrophic production mediating the cycling of the greenhouse gases N₂O and CH₄ in an upwelling ecosystem. *Biogeosciences*, 6(12): 3053-3069.
- Farías L, Faúndez J, Sanhueza-Guevara S (2018) Temporal dynamics of dissolved inorganic nitrogen (DIN) in the aphotic layer of a coastal upwelling system with variable dissolved oxygen. *Journal of Marine Systems*, 103087.
- Farías L, Graco M, Ulloa O (2004) Temporal variability of nitrogen cycling in continental-shelf sediments of the upwelling ecosystem off central Chile. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51(20-21): 2491-2505.
- Fernandez C, Farías L (2012) Assimilation and regeneration of inorganic nitrogen in a coastal upwelling system: ammonium and nitrate utilization. *Marine Ecology Progress Series*, 451: 1-14.
- Field CB (1998) Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science*, 281(5374): 237–240.
- Galán A, Faúndez J, Thamdrup B, Santibáñez JF, Farías L (2014) Temporal dynamics of nitrogen loss in the coastal upwelling ecosystem off central Chile: Evidence of autotrophic denitrification through sulfide oxidation. *Limnology and Oceanography*, 59(6): 1865-1878.
- Galán A, Thamdrup B, Saldías GS, Farías L (2017) Vertical segregation among pathways mediating nitrogen loss (N₂ and N₂O production) across the oxygen gradient in a coastal upwelling ecosystem. *Biogeosciences* 14: 4795–4813.
- Glibert PM, Wilkerson FP, Dugdale RC, Raven JA, Dupont CL, Leavitt PR, Kana TM (2016) Pluses and minuses of ammonium and nitrate uptake and assimilation by phytoplankton and implications for productivity and community composition, with emphasis on nitrogen-enriched conditions. *Limnology and Oceanography*, 61(1): 165-197.
- Escribano R, Daneri G, Farías L, Gallardo VA, González HE, Gutiérrez D, Braun M (2004) Biological and chemical consequences of the 1997–1998 El Niño in the Chilean coastal upwelling system: a synthesis. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51(20-21): 2389–2411.
- Glaubitz S, Lueders T, Abraham WR, Jost G, Jürgens K, Labrenz M (2009) ¹³C-isotope analyses reveal that chemolithoautotrophic Gamma- and Epsilonproteobacteria feed a microbial food web in a pelagic redoxcline of the central Baltic Sea. *Environmental microbiology*, 11(2): 326-337.
- González HE, Menschel E, Aparicio C, Barría C (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. *Progress in Oceanography*, 75(3): 435–451.
- Goreau TJ, Kaplan WA, Wofsy SC, McElroy MB, Valois FW, Watson SW (1980) Production of NO₂ and N₂O by nitrifying bacteria at reduced concentrations of oxygen. *Appl. Environ. Microbiol*, 40(3): 526-532.
- Grasshoff K, Kremling K, Ehrhardt M (1983) *Methods of seawater analysis* 2nd Edn. Verlag Chemie GmbH, Germany.

- Günter J, Zubkov MV, Yakushev E, Labrenz M, Jürgens K (2008) High abundance and dark CO₂ fixation of chemolithoautotrophic prokaryotes in anoxic waters of the Baltic Sea. *Limnology and Oceanography*, 53(1): 14-22.
- Holmes RM, Aminot A, Kérouel R, Hooker BA, Peterson BJ (1999) A simple and precise method for measuring ammonium in marine and freshwater ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(10): 1801-1808.
- Jensen MM, Kuypers MM, Gaute L, Thamdrup B (2008) Rates and regulation of anaerobic ammonium oxidation and denitrification in the Black Sea. *Limnology and Oceanography*, 53(1): 23-36.
- Iriarte JL, Pizarro G, Troncoso VA, Sobarzo M (2000) Primary production and biomass of size-fractionated phytoplankton off Antofagasta, Chile (23–24 S) during pre-El Niño and El Niño 1997. *Journal of Marine Systems*: 26(1), 37-51.
- Jannasch HW, Wirsén CO, Nelson DC, Robertson LA (1985) *Thiomicrospira crunogena* sp. nov., a colorless, sulfur-oxidizing bacterium from a deep-sea hydrothermal vent. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 35(4): 422-424.
- Jørgensen BB & Postgate JR (1982) Ecology of the Bacteria of the Sulphur Cycle with Special Reference to Anoxic-Oxic Interface Environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 298(1093): 543–561.
- Karl DM, Knauer GA, Martin JH, Ward BB (1984) Bacterial chemolithotrophy in the ocean is associated with sinking particles: *Nature*, 309(5963): 54.
- Kartal B, de Almeida NM, Maalcke WJ, Op den Camp HJ, Jetten MS, Keltjens JT (2013) How to make a living from anaerobic ammonium oxidation. *FEMS microbiology reviews*, 37(3): 428-461.
- Kellermann MY, Wegener G, Elvert M, Yoshinaga MY, Lin YS, Holler T, Hinrichs KU (2012) Autotrophy as a predominant mode of carbon fixation in anaerobic methane-oxidizing microbial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(47): 19321-19326.
- Könneke M, Bernhard AE, José R, Walker CB, Waterbury JB, Stahl DA (2005) Isolation of an autotrophic ammonia-oxidizing marine archaeon. *Nature*, 437(7058): 543.
- Könneke M, Schubert DM, Brown PC, Hügler M, Standfest S, Schwander T, Berg IA (2014) Ammonia-oxidizing archaea use the most energy-efficient aerobic pathway for CO₂ fixation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(22): 8239-8244.
- Lalli C, Parsons TR (1997) *Biological oceanography: an introduction*. Elsevier, Canada.
- Lam P, Cowen JP, Jones RD (2004) Autotrophic ammonia oxidation in a deep-sea hydrothermal plume. *FEMS microbiology ecology*, 47(2): 191-206.
- Lengger SK, Rush D, Mayser JP, Blewett J, Schwartz-Narbonne R, Talbot HM, Pancost RD (2019) Dark carbon fixation in the Arabian Sea oxygen minimum zone contributes to sedimentary organic carbon (SOM). *Global Biogeochemical Cycles*, 33(12): 1715-1732

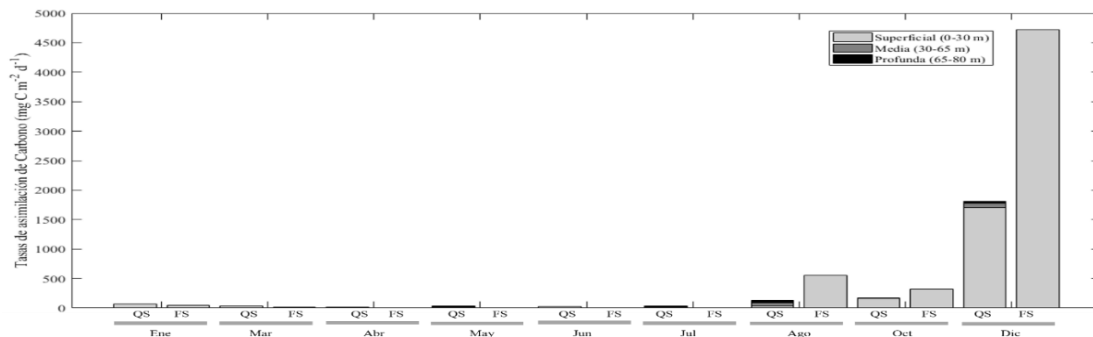
- Middelburg, JJ (2011) Chemoautotrophy in the ocean. *Geophysical Research Letters*, 38(24).
- McManus GB, Peterson WT (1988) Bacterioplankton production in the nearshore zone during upwelling off central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 11-17.
- Molina V, Farías L (2009) Aerobic ammonium oxidation in the oxycline and oxygen minimum zone of the eastern tropical South Pacific off northern Chile (~ 20° S). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56(16): 1032-1041.
- Molina V, Morales CE, Farías L, Cornejo M, Graco M, Eissler Y, Cuevas LA (2012) Potential contribution of planktonic components to ammonium cycling in the coastal area off central-southern Chile during non-upwelling conditions. *Progress in oceanography*, 92: 43-49.
- Montero P, Daneri G, Cuevas LA, González HE, Jacob B, Lizárraga L, Menschel E (2007) Productivity cycles in the coastal upwelling area off Concepción: The importance of diatoms and bacterioplankton in the organic carbon flux. *Progress in Oceanography*, 75(3): 518–530.
- Nunoura T, Miyazaki M, Suzuki Y, Takai K, Horikoshi K (2008) *Hydrogenivirga okinawensis* sp. nov., a thermophilic sulfur-oxidizing chemolithoautotroph isolated from a deep-sea hydrothermal field, Southern Okinawa Trough. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 58(3): 676-681.
- Pachiadaki MG, Sintés E, Bergauer K, Brown JM, Record NR, Swan BK, Nunoura T (2017) Major role of nitrite-oxidizing bacteria in dark ocean carbon fixation. *Science*, 358(6366): 1046-1051.
- Parsons T, Maita Y, Lalli C (1984) *A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis*. Oxford: Pergamon Press.
- Penton CR, Devol AH, Tiedje JM (2006) Molecular evidence for the broad distribution of anaerobic ammonium-oxidizing bacteria in freshwater and marine sediments. *Appl. Environ. Microbiol*, 72(10): 6829-6832.
- Prosser JI (1990) Autotrophic nitrification in bacteria. *Advances in microbial physiology*, 30: 125-181.
- Ruby EG, Wirsen CO, Jannasch HW (1981) Chemolithotrophic sulfur-oxidizing bacteria from the Galapagos Rift hydrothermal vents. *Appl. Environ. Microbiol*, 42(2): 317-324.
- Santoro AL, Bastviken D, Gudas C, Tranvik L, Enrich-Prast A (2013) Dark carbon fixation: an important process in lake sediments. *PLoS One*, 8(6).
- Schunck H, Lavik G, Desai DK, Großkopf T, Kalvelage T, Löscher CR, Rosenstiel P (2013) Giant hydrogen sulfide plume in the oxygen minimum zone off Peru supports chemolithoautotrophy. *PLoS One*, 8(8).
- Shively JM, Van Keulen G, Meijer WG (1998) Something from almost nothing: carbon dioxide fixation in chemoautotrophs. *Annu Rev Microbiol*, 52: 191–230.
- 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. *Progress in Oceanography*, 75(3): 363-382.

- Sobarzo M, Djurfeldt L (2004) Coastal upwelling process on a continental shelf limited by submarine canyons, Concepción, central Chile. *Journal of Geophysical Research, Oceans*: 109(C12).
- Swan BK, Martinez-Garcia M, Preston CM, Sczyrba A, Woyke T, Lamy D, Sieracki ME (2011) Potential for chemolithoautotrophy among ubiquitous bacteria lineages in the dark ocean. *Science*, 333(6047): 1296-1300.
- Takai K, Gamo T, Tsunogai U, Nakayama N, Hirayama H, Nealson KH, Horikoshi K (2004) Geochemical and microbiological evidence for a hydrogen-based, hyperthermophilic subsurface lithoautotrophic microbial ecosystem (HyperSLiME) beneath an active deep-sea hydrothermal field. *Extremophiles*, 8(4): 269-282.
- Taylor GT, Iabichella M, Tung-yuan H, Scranton M, Thunell R, Muller-Karger F, Varela R (2001) Chemoautotrophy in the redox transition zone of the Cariaco Basin: A significant midwater source of organic carbon production, *Limnol. Oceanogr.*, 46: 148–163.
- Testa G, Masotti I, Farias L (2018) Temporal variability in net primary production in an upwelling area off central Chile (36 S). *Frontiers in Marine Science*, 5: 179.
- Thiel M, Macaya EC, Acuna E, Arntz WE, Bastias H, Brokordt K, Dumont CP (2007) The Humboldt Current System of northern and central Chile: oceanographic processes, ecological interactions and socioeconomic feedback. In: *Oceanography and marine biology: an annual review*. CRC press, USA.
- Ulloa O, Canfield DE, DeLong EF, Letelier RM, Stewart FJ (2012) Microbial oceanography of anoxic oxygen minimum zones. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(40): 15996–16003.
- Ulloa O, Pantoja S (2009) The oxygen minimum zone of the eastern South Pacific. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56(16): 987-991.
- Vargas CA, Cuevas LA, González HE, Daneri G (2007) Bacterial growth response to copepod grazing in aquatic ecosystems. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(3): 667-674.
- Viner AB (1990) Dark ¹⁴C uptake, and its relationships to nitrification and primary production estimates in a New Zealand upwelling region. *New Zealand journal of marine and freshwater research*, 24(2): 221-228.
- Ward BB, Glover HE, Lipschultz F.(1989) Chemoautotrophic activity and nitrification in the oxygen minimum zone off Peru. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 36(7), 1031–1051.
- Wirsen CO, Jannasch HW, Molyneaux SJ (1993) Chemosynthetic microbial activity at Mid-Atlantic Ridge hydrothermal vent sites. *Journal of Geophysical Research*, 98(B6): 9693-9703.
- Wright JJ, Konwar KM, Hallam SJ (2012) Microbial ecology of expanding oxygen minimum zones. *Nature Reviews Microbiology*, 10(6): 381-394.
- Wyrтки K (1962) The oxygen minima in relation to ocean circulation. In *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 9(1-2):11-23

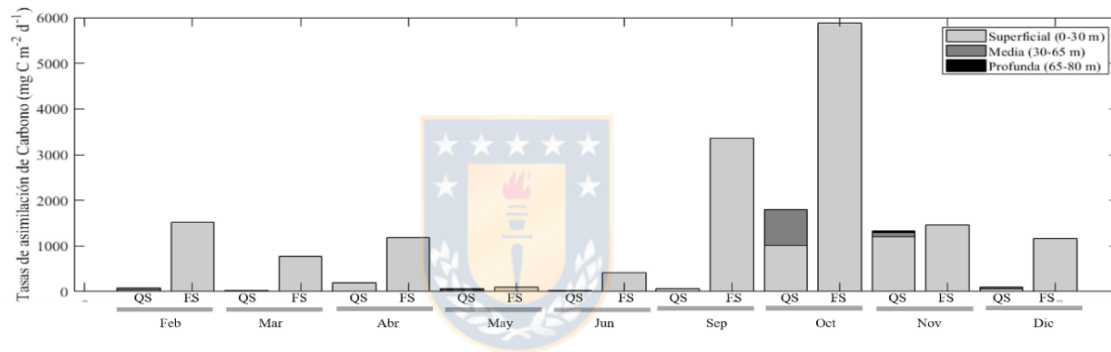
- Yool A, Martin AP, Fernández C, Clark DR (2007) The significance of nitrification for oceanic new production. *Nature*, 447(7147): 999-1002.
- Zehr J, Kudela R (2011) Nitrogen cycle of the open ocean: from genes to ecosystems. *Ann Rev Mar Sci.*, 3:197-225



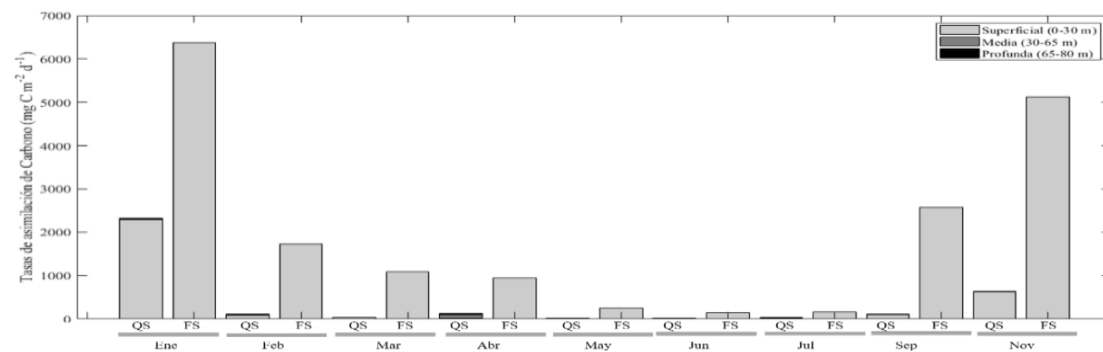
Anexos



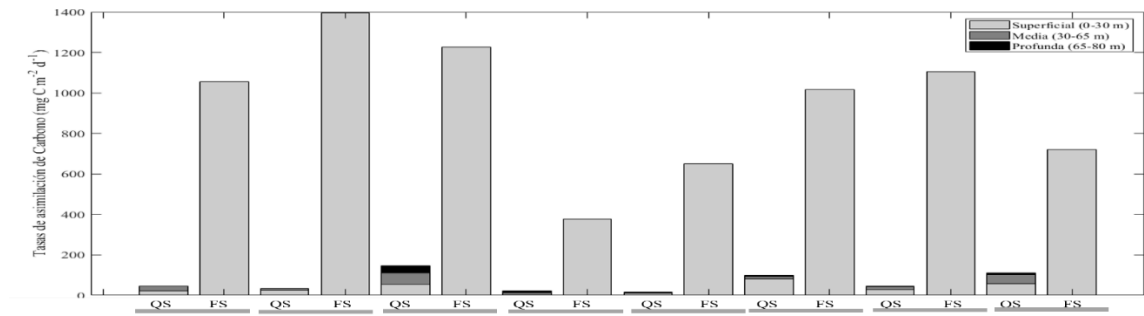
Anexo 1: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2007.



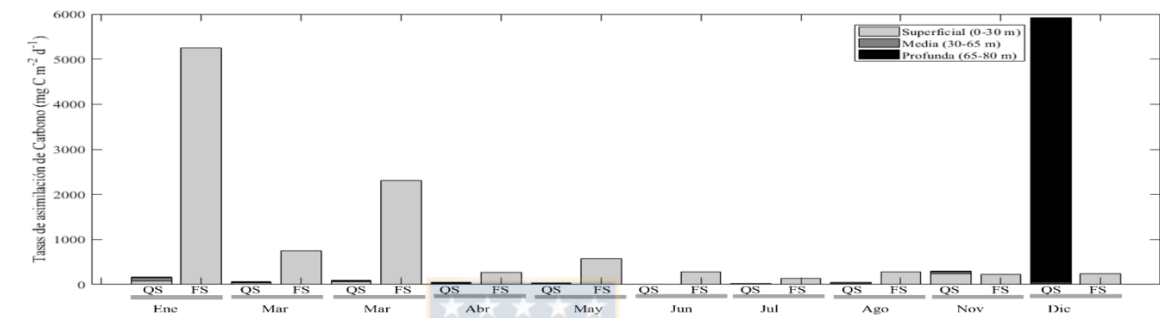
Anexo 2: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2008.



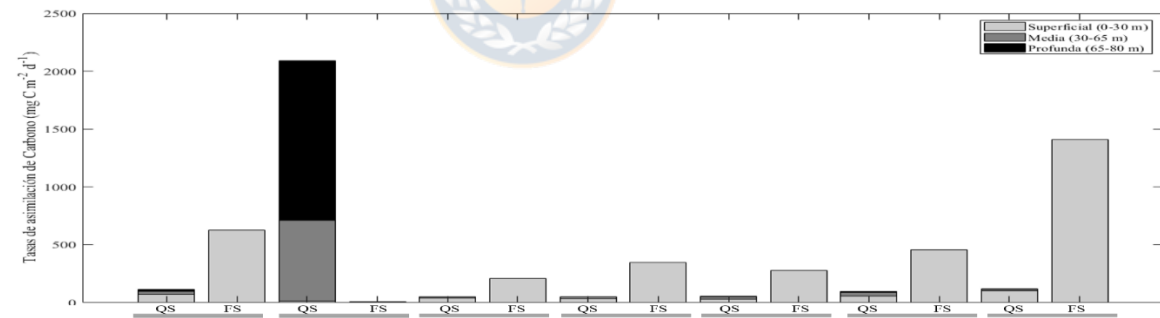
Anexo 3: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2009.



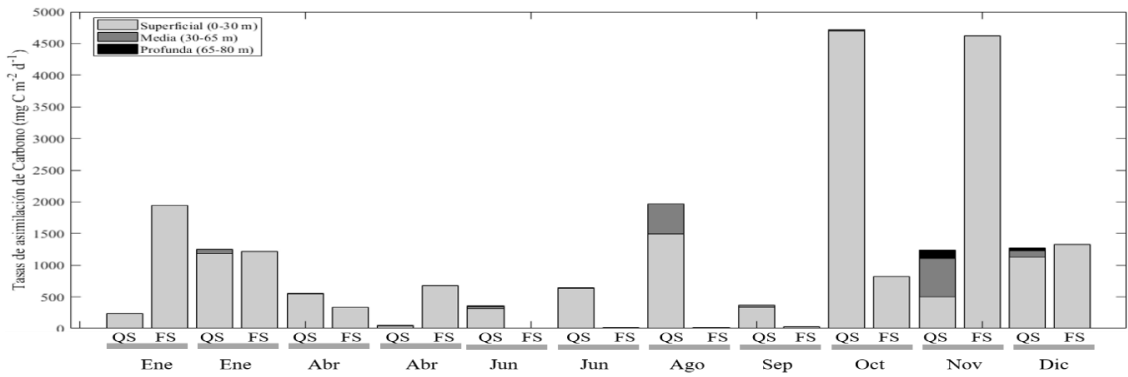
Anexo 4: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2010.



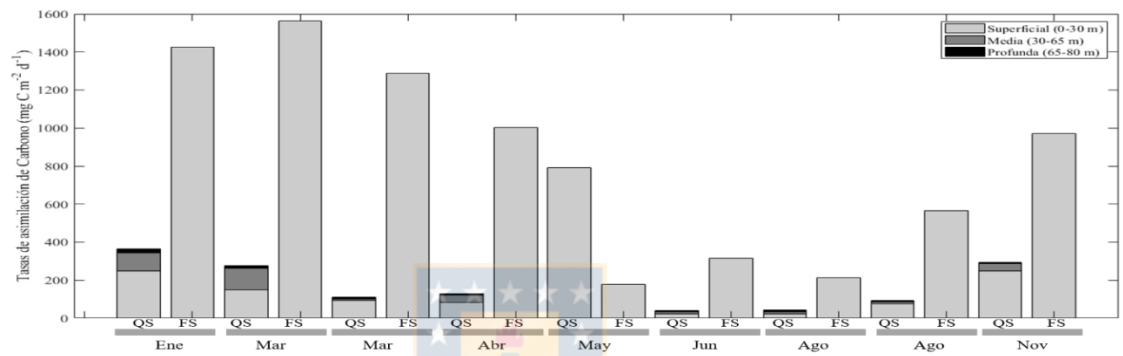
Anexo 5: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2011.



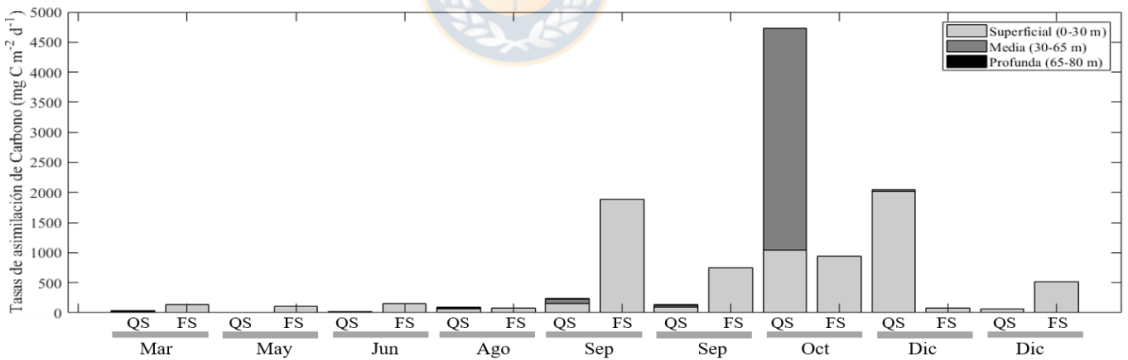
Anexo 6: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2012.



Anexo 7: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2013.

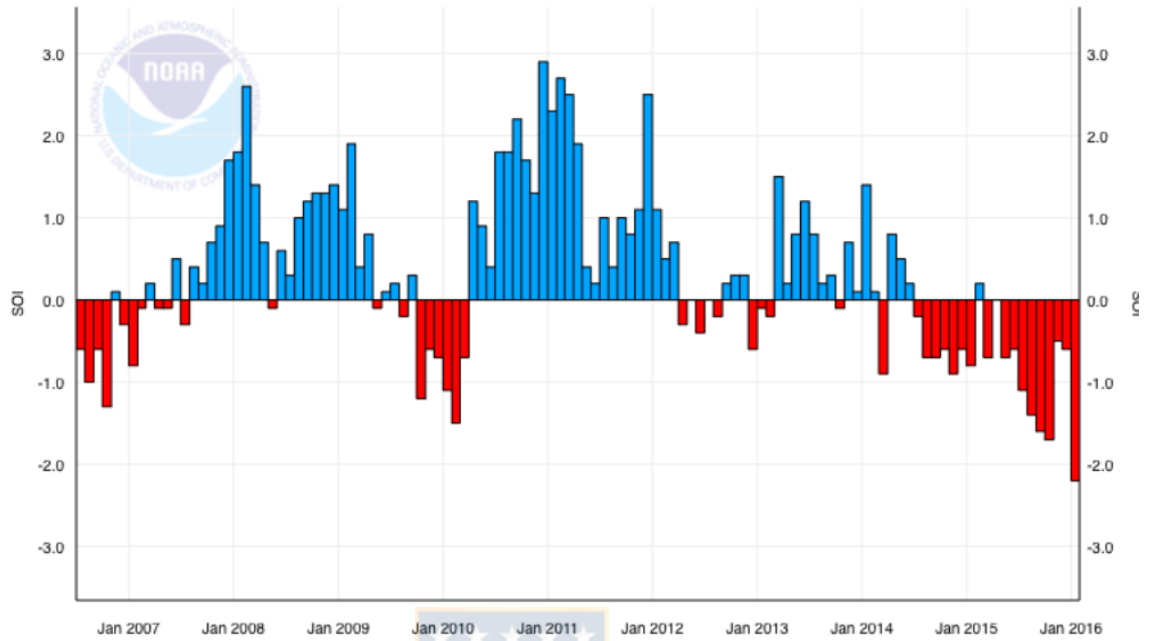


Anexo 8: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2014.



Anexo 9: Comparación de las tasas integradas de PP quimiosintética (QS) y fotosintética (FS) durante el año 2015.

Southern Oscillation Index (SOI)



Anexo 10: Índice SOI (indicador de ENSO), azul = La Niña, rojo = El Niño (Fuente: <https://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/indices/soi>).

