Carrera Biología Marina

Departamento de Oceanografía

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

**Seminario de título presentado al Departamento de Oceanografía de la Universidad de Concepción para optar al título de Biólogo Marino**

# Análisis de nicho fitoplanctónico usando grupos funcionales en los mares de la Patagonia Chilena

Lautaro Andrés Cifuentes Ruiz

Profesora guía: Dra. Catharina Alves-de-Souza

Comisión evaluadora:

Dr. Marcelo Gutiérrez

Dr. Fabian Tapia

Concepción – Chile

Marzo 2025

**INDICE DE CONTENIDOS**

**RESUMEN**……..1

1. **INTRODUCCION**……2
   - 1.1. Nicho fundamental y realizado……..3
   - 1.2. Ventanas de nicho abierto……...4
   - 1.3. Grupos funcionales y las estrategias de Reynolds (C-S-R)……4
   - 1.4. Fitoplancton en Los fiordos de la Patagonia Chilena……...6
2. **HIPOTESIS**……7
3. **OBJETIVOS**……..8
   - 3.1. Objetivo general……..8
   - 3.2. Objetivos específicos…… 8
4. **MATERIALES Y MÉTODOS**……8
   - 4.1. Área de estudio……8
   - 4.2. Obtención de muestras y datos oceanográficos……10
   - 4.3. Procesamiento de imágenes de IFCB……13
   - 4.4. Estrategias C-S-R……14
   - 4.5. Análisis de nicho……15
5. **RESULTADOS**……17
   - 5.1. Variabilidad de las condiciones oceanográficas……...17
   - 5.2. Diversidad fitoplanctónica……18
   - 5.3 Estrategias C-S-R……20
   - 5.4 Análisis de nicho……21
   - 5.5 Grupos funcionales de las estrategias C-S-R a lo largo de los gradientes ambientales……..26
6. **DISCUSION**……..30
7. **CONCLUSIONES**……36
8. **REFERENCIAS**……..37

**INDICE DE FIGURAS**

**Figura 1.** Distribución de especies de fitoplancton de los fiordos de la Patagonia Chilena en las estrategias C-S-R. El lado izquierdo muestra las especies ordenadas en el espacio definidos por su relación superficie-volumen (S/V) y el producto de la DLM y la S/V. Las líneas segmentadas indican los límites entre las tres estrategias. El lado derecho muestra una representación gráfica a escala de las diatomeas formando un gradiente creciente de dimensiones celulares y relación S/V decreciente (Alves-de-Souza *et al.*, 2008)……5

**Figura 2.** Mapa del área de estudio en la Patagonia Chilena con las estaciones muestreadas por los 5 cruceros en zona interna y externa.....**11**

**Figura 3.** Espacio bidimensional determinado por la razón S/V y DLM en donde se delimitan las estrategias C-S-R.....**15**

**Figura 4.** Representación de los componentes del análisis de nicho en un espacio univariado (lado izquierdo) y bivariado (lado derecho) (Alves-de-Souza, no publicado).....**16**

**Figura 5.** Valores de (A) temperatura superficial (°C), (B) salinidad, y (C) PAR (Einstein $m^{-2}$ $s^{-1}$) a lo largo de la plataforma continental y mares interiores de la Patagonia Chilena durante los cruceros oceanográficos considerados en este estudio. .....**18**

**Figura 6.** Distribución de los taxa fitoplanctónicos en las estrategias C-S-R determinada según sus proporciones S/V y DLM. La línea punteada indica los límites entre las tres estrategias. Códigos de las especies son indicados en la Tabla 3.....**21**

**Figura 7.** Distribución de las estaciones de muestreo a través de la plataforma continental y mares interiores de la Patagonia Chilena (A-B) según lo determinado por Outlying Mean Index (OMI) (C). Los colores en (A-C) corresponden a los grupos reconocidos a partir del análisis de clúster (B) de las puntuaciones de las muestras en los dos primeros ejes del OMI. Los vectores azules muestran las variables ambientales ajustadas al espacio multivariado utilizando la función envfit. Temp = temperatura, Sal = salinidad, PAR = radiación fotosintéticamente activa, Lat = latitud, Lon = longitud, Dist = distancia desde la costa. Los símbolos negros en (C) representan la condición media del hábitat utilizada por los diferentes taxa de fitoplancton (es decir, la posición del nicho de las especies). PC = plataforma continental, MI = Mar interior. .....**22**

**Figura 8.** (A-B) Masas de agua predominantes en las diferentes áreas geográficas (A-B) identificadas en el análisis OMI (C). Temp = temperatura, Sal = salinidad, PAR = radiación fotosintéticamente activa, Lat = latitud, Lon = longitud, Dist = distancia desde la costa. PC = plataforma continental, MI = Mar interior. .....**24**

**Figura 9.** Condiciones de las masas de agua de plataforma continental y mares interiores, así como las 6 zonas geográficas identificadas y los grupos funcionales predominantes en cada uno.....**30**

**Figura 10.** Modelo conceptual que representa las condiciones a las que son afines cada estrategia C-S-R y muestra de forma simplificada como las ventanas de nicho abierto son más probables a ser ocupadas por grupos específicos conociendo sus condiciones…….**33**

**INDICE DE TABLAS**

Tabla 1: Fecha, ubicación geográfica y número de muestras obtenidas durante los distintos cruceros realizados en la plataforma continental y mares interiores de la Patagonia Chilena…….**11**

Tabla 2. Límites de DLM y SV para clasificar especies fitoplanctónicas en las estrategias C-S-R (Reynolds 1988)……...**14**

Tabla 3. Formas geométricas usadas para calcular el área (superficie de las células; $\mu m^2$) y volumen ($\mu m^3$) de las especies fitoplanctónicas seleccionadas. S/V = razón superficie-volumen ($\mu m^{-1}$); DLM = máxima dimensión lineal (µm).....**18**

**RESUMEN**

El fitoplancton es un conjunto de organismos de gran importancia para la ecología marina, encontrándose en la base de las tramas tróficas y siendo partícipe de importantes ciclos biogeoquímicos como el ciclo global del carbono. En la Patagonia Chilena el conocimiento de las comunidades fitoplanctónicas es limitado, por lo que investigaciones que cubran amplios rangos espaciotemporales pueden mejorar la comprensión de estos ecosistemas. En la naturaleza, los factores que determinan el nicho de una especie se encuentran en constante cambio, por lo que un nicho previamente ocupado por una especie puede quedar disponible en lo que se conoce como las ventanas de "nicho abierto". La gran cantidad de variables involucradas en este proceso dificulta conocer qué especie ocupará este nicho. Es por esto, que en este estudio se aplicó un enfoque más general, en el que especies pertenecientes a un mismo grupo funcional pueden tener sobreposición de nicho. Se tomaron muestras continuas de fitoplancton usando un Imaging Flow Cytobot (IFCB) y registros de temperatura y salinidad por medio del OceanPack™ CUBE en 5 campañas oceanográficos de 2018 a 2024 entre los 41°S y 54°S, abarcando desde la plataforma continental hasta los fiordos y canales interiores. De las muestras del IFCB se identificó un total de 67 taxa de las que se seleccionaron las 53 más representativas, definidas como aquellas presentes en al menos 5 muestras. Se obtuvo los valores de superficie/volumen (S/V) y dimensión lineal máxima (DLM) para cada taxa, permitiendo así distribuirlas según las 3 estrategias primarias de Reynolds C-S-R (colonizadoras, tolerantes al estrés y ruderales). Se realizó un análisis Outyling Mean Index (OMI) de las variables abióticas registradas que evidenció 6 áreas geográficas bien delimitadas. Al observar la distribución de las taxa de cada estrategia a lo largo de estos gradientes ambientales se pudieron identificar y caracterizar 11 grupos funcionales. Se observó una marcada predominancia de diatomeas

estrategas R con tendencia generalista, mientras que estrategas C fueron escasos y no todas pudieron ser agrupadas. Por su parte, estrategas S incluyeron grupos funcionales con características impropias a dicha estrategia. Así como hubo especies que no se ajustaron al modelo de Reynolds, las especies pertenecientes al picofitoplancton (<2µm), las cuales son la fracción predominante durante los meses de otoño e invierno, escapan a su alcance, al limitarse al nano (2-20 µm) y microfitoplancton (20-200 µm) , lo que, en total, sugiere que el modelo C-S-R de Reynolds no es correctamente aplicable para los ensambles fitoplanctónicos a lo largo de los amplios gradientes de las aguas de la Patagonia Chilena.

## 1. INTRODUCCIÓN

El plancton fotosintético o fitoplancton es un diverso conjunto de microorganismos que habitan en la porción fótica de distintos cuerpos de agua dulce y salada, principalmente en las capas más superficiales, donde la luz solar es más abundante (Reynolds, 2006). Al ser productores primarios cumplen el vital rol de transformar la materia inorgánica a materia orgánica, introduciendo nutrientes a las cadenas tróficas y sirviendo de alimento para una gran cantidad de organismos. Además de lo anterior mencionado, el fitoplancton participa en importantes ciclos biogeoquímicos como el ciclo global del carbono, aportando aproximadamente la mitad de toda la productividad primaria del planeta (Litchman et al., 2015). Para su crecimiento, además de luz y dióxido de carbono, estos organismos requieren nutrientes inorgánicos tales como nitrato, fosfato, ácido silícico y calcio, además de elementos trazas como el hierro (Labbé-Ibáñez *et al*., 2015; Alvites, 2016). Dependiendo del grupo fitoplanctónico, la disponibilidad de alguno de estos nutrientes puede ser el factor limitante para su crecimiento, como en el caso de las diatomeas que dependen del

ácido silícico para formar sus frústulos. Otros factores importantes incluyen la temperatura, salinidad, el pH, los vientos, la estratificación y la turbulencia (Reynolds, 1988; Jales *et al*., 2022). En el medio natural estos factores no se encuentran de forma estática, sino que están en constante cambio, por lo que se puede conseguir importante información sobre la composición y abundancia de los ensambles fitoplanctónicos al observar cómo estas varían en función de los cambios (Kalff, 2002; Roelke y Spatharis, 2015).

### 1.1 Nicho fundamental y realizado

Conocer las necesidades e interacciones específicas con el medio en el que habitan las especies fitoplanctónicas nos permite conceptualizar el "nicho ecológico" de una especie (Polechová y Storch, 2008). En ecología, el concepto de nicho se refiere no solo al espacio físico ocupado por una especie dentro de un hábitat determinado, sino también al conjunto de factores, tanto bióticos como abióticos con los que interactúa y su rol en el ecosistema. En este estudio se adopta la definición de Hutchinson (1957), la cual define al nicho ecológico de una especie como un "hipervolumen n-dimensional", con una cantidad n de dimensiones que abarcan todos los factores que delimitan el espacio donde las poblaciones pueden mantenerse de forma estable. Hutchinson también indica que, si tomamos el nicho en el que teóricamente un organismo puede vivir de acuerdo con sus características y necesidades, sin tener en cuenta las interacciones con otros organismos, hablamos del "nicho fundamental". Este nicho se reduce notablemente al tomar en cuenta las interacciones con otros organismos que ocurren en la realidad, tales como la competencia, la depredación o el parasitismo. En este caso, se habla del "nicho realizado", que termina siendo el espacio real que ocupa un organismo.

## 1.2 Ventanas de nicho abierto

Los factores bióticos y abióticos, al no ser estáticos y estar en constante cambio como ya se ha mencionado, pueden causar que un nicho que se encontraba previamente ocupado por una especie quede disponible durante un periodo de tiempo al ocurrir un cambio en las condiciones, este concepto se conoce como el periodo de "nicho abierto" (Smayda y Villareal, 1989), este nicho al quedar disponible puede ser ocupado por otra especie ocurriendo una sucesión. Estas sucesiones de nicho pueden verse en las comunidades fitoplanctónicas, donde la composición y abundancia de éstas varía en respuesta a factores ambientales y biológicos (como el pastoreo por el zooplancton) que van cambiando en distintas escalas de tiempo, ya sea a nivel estacional o a largo plazo impulsadas por tendencias climáticas naturales o impactos antropogénicos (Barton et al., 2016). El predecir específicamente qué especies ocuparán las ventanas de nicho abierto es prácticamente imposible en la actualidad debido a la gran cantidad de factores en juego (Spatharis *et al*., 2009), es por esto por lo que una opción más plausible podría ser, en cambio, tomar un enfoque funcional donde especies dentro de un mismo grupo funcional pueden compartir nichos similares.

## 1.3 Grupos funcionales y las estrategias de Reynolds (C-S-R)

Distintas especies que comparten un mismo rol funcional en los ecosistemas o muestran las mismas respuestas a condiciones ambientales pueden ser clasificadas como "grupos funcionales" (Hooper *et al*., 2005). Estos grupos son una herramienta usada en ecología en un intento por obtener una visión simplificada de los complejos sistemas reales (Salmaso *et al*., 2015). Para el fitoplancton, Reynolds (1988) separó al fitoplancton en tres estrategias primarias (C-S-R) conociendo la dimensión lineal máxima (DLM) y la proporción superficie volumen (S/V), estas estrategias son descritas por Reynolds (1988) como (Figura 1): Los estrategas C (colonizadores-invasores)

son de tamaño pequeño y crecimiento rápido, tienen una proporción S/V (superficie/volumen) alta, son vulnerables al pastoreo y se espera que predominen en aguas estratificadas, ricas en nutrientes y con abundante luz disponible. Los estrategas R (ruderales) son de forma alargada y con una alta proporción S/V pese a sus grandes tamaños, esto les permite capturar eficientemente la energía lumínica en condiciones de alta mezcla, pero necesitan altas concentraciones de nutrientes. Los estrategas S (tolerantes al estrés) son de gran tamaño, bajo S/V y crecimiento lento, se espera que predominen en condiciones oligotróficas y de alta luminosidad, pudiendo recurrir a estrategias como la mixotrofía y migración vertical para obtener nutrientes. Aunque esta separación en estrategias C-S-R ha sido principalmente utilizada para el estudio del fitoplancton de agua dulce, con el paso de los años su uso se ha podido expandir también a ambientes marinos de forma exitosa, como en el caso del estudio de dinoflagelados productores de floraciones algales nocivas (Smayda y Reynolds, 2001,2003) y ensambles fitoplanctónicos dominados por diatomeas en los fiordos del sur de Chile (Alves-de-Souza *et al*., 2008).

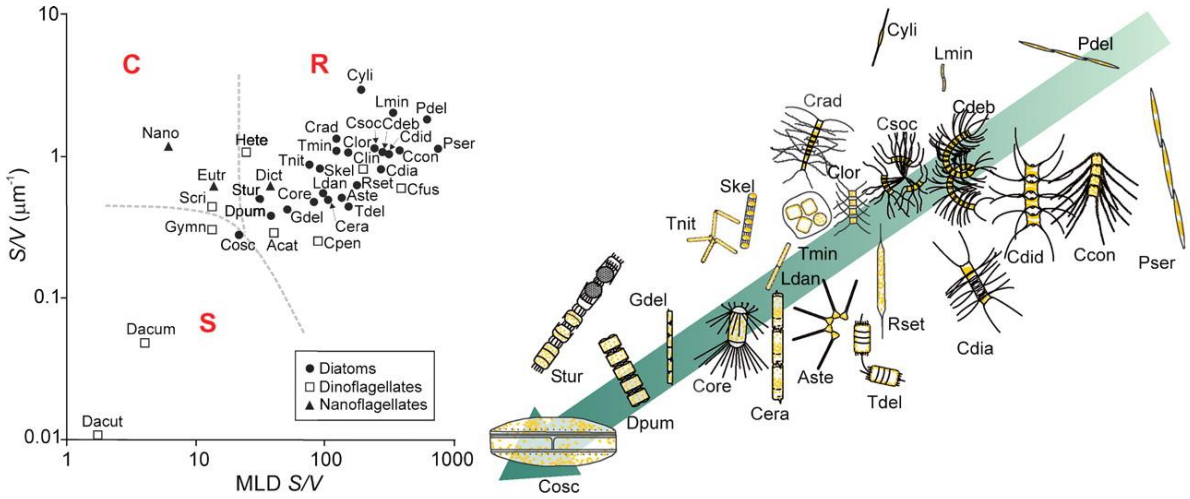


**Figura 1.** Distribución de especies de fitoplancton de los fiordos de la

Patagonia Chilena en las estrategias C-S-R. El lado izquierdo muestra las especies ordenadas en el espacio definidos por su relación superficie-volumen (S/V) y el producto de la DLM y la S/V. Las líneas segmentadas indican los límites entre las tres estrategias. El lado derecho muestra una representación gráfica a escala de las diatomeas formando un gradiente creciente de dimensiones celulares y relación S/V decreciente (Alves-de-Souza *et al*., 2008).

### 1.4. Fitoplancton en Los fiordos de la Patagonia Chilena

El sistema de fiordos y canales de la Patagonia Chilena (41-55°S) es una de las mayores regiones estuarinas del planeta, cubriendo un área de unos 240.000 $Km^2$ (Labbé-Ibáñez *et al*., 2015). En esta zona podemos encontrar una gran variedad de ambientes con características propias influenciados por la presencia de aguas continentales y oceánicas que propician una diversidad de ecosistemas con condiciones oceanográficas singulares (Pantoja et al., 2011; Iriarte et al., 2013).

En general, las comunidades fitoplanctónicas de la Patagonia han sido estudiadas de forma espacial y temporalmente limitada (Iriarte et al., 2001; Alves-de-Souza, 2008; Pérez-Santos et al., 2021) cubriendo en su mayoría aguas interiores debido a las dificultades de los estudios en las aguas de la plataforma continental. Se sabe que estas comunidades se componen en su mayoría por distintos grupos de diatomeas y dinoflagelados (Iriarte et al., 2005). Las comunidades fitoplanctónicas se ven reguladas principalmente por la radiación solar y el suministro de macronutrientes tales como acido silícico, ortofosfato y nitrato (Iriarte et al., 2001, 2007). Variaciones en estos factores controlan las estructuras de los ensambles y comunidades fitoplanctónicas, como puede verse en el caso de ligeros aumentos en la abundancia de especies del género *Chaetoceros* causados por disminuciones de temperatura y salinidad (Avaria *et al*., 2003) o por aumento

de niveles de nitrato en aguas superficiales (Alves-de-Souza *et al*., 2008). Se han identificado ciertas macrozonas caracterizadas por distintos niveles de productividad biológica, composición y tamaño del fitoplancton delimitadas por cambios latitudinales en factores abióticos como temperatura, turbidez, radiación y macronutrientes (Cuevas *et al*., 2019) influenciados en gran manera por aportes de agua dulce por parte de deshielos de glaciares de los campos de hielo y las descargas de ríos (Iriarte et al., 2013; Poblete-Ulloa *et al*., 2024).

En las estrategias de C-S-R de Reynolds (1988) los principales factores que determinan el ensamble fitoplanctónico son abióticos, correspondiendo los ejes del gráfico a la disponibilidad de nutrientes y el nivel de mezcla. La proporción S/V y la DLM sirven a modo de proxy para estas variables, lo que permite delimitar las 3 estrategias y distribuir a las especies entre ellas. De este modo se pudo agrupar las especies según estrategia para posteriormente identificar y caracterizar grupos funcionales presentes en los amplios gradientes ambientales de los mares interiores y plataforma continental de la Patagonia Chilena, obteniéndose una comprensión más detallada de los ensambles fitoplanctónicos de la zona. De este modo, al identificar los factores abióticos durante las ventanas de nicho abierto, aunque no es posible determinar con exactitud la identidad de las especies que lo ocuparán, el conocimiento de los factores fisicoquímicos hizo posible realizar inferencias sobre qué grupo(s) funcional(es) serían más probables a estar presentes.

## 2. HIPÓTESIS

**2.1** La cantidad de luz y los niveles de nutrientes serán las variables dominantes en los gradientes ambientales entre plataforma continental y mares interiores.

**2.2** Se espera que estrategas R dominen los nichos de la plataforma continental, mientras que estrategas C y S se vean restringidos en su mayoría a mares interiores.

## 3. OBJETIVOS

### 3.1. Objetivo general

Caracterizar la variación de los grupos funcionales de fitoplancton en los mares interiores y plataforma continental de la Patagonia Chilena y su relación con los factores abióticos y bióticos, para entender la dinámica de sucesión de especies en ventanas de nicho abierto.

### 3.2. Objetivos específicos

- Identificar las especies fitoplanctónicas presentes en los gradientes ambientales estudiados y asignarlas a grupos funcionales de Reynolds.
- Caracterizar los factores fisicoquímicos que favorecen a los diferentes grupos funcionales.

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1. Área de estudio

Se abarcó un amplio gradiente latitudinal (41°–54 °S) en aguas exteriores e interiores de la Patagonia Chilena. Los patrones de circulación de la región son determinados por la interacción entre aguas superficiales de baja salinidad, producto de aportes de agua dulce provenientes de descargas de ríos y deshielo de glaciares, y subsuperficiales de origen oceánico, con mayor salinidad (Iriarte et al., 2014; Silva y Vargas, 2014); generando fuertes gradientes latitudinales y longitudinales en las condiciones oceanográficas (Pantoja et al., 2011; Jacob *et al*., 2014). Las principales masas de agua de

la región son Aguas Estuarinas (EW), Aguas Subantárticas (SAAW) y Aguas Subantárticas Modificadas (MSAAW). Las EW, que ocupan la capa superficial, se caracterizan por sus bajas salinidades (5–15; González et al., 2013), bajos niveles de nitrato y fosfato (~1–5 μM y ~0.5–1.5 μM, respectivamente), pero altos niveles de ácido silícico (~40–100 μM) debido a fuentes de agua dulce (Iriarte et al., 2014; Silva y Vargas, 2014; Quiroga et al., 2016). Las MSAAW se cuelan desde la plataforma continental pasando por debajo de las EW, teniendo una mayor salinidad (~30–33) y niveles moderados de nitrato (8–15 μM), fosfato (0.8–2.0 μM) y ácido silícico (15–50 μM) (Crosswell et al., 2022; Galán et al., 2021; Farias et al., 2018; Silva y Vargas, 2014). Las SAAW se encuentran generalmente por debajo de las MSAAW y se caracterizan por tener mayor salinidad (~33–34; Silva et al., 2009), niveles moderados a altos de nitrato (~15–25 μM) y fosfato (~2.0–3.0 μM; Silva et al., 2009), pero niveles de ácido silícico que van de moderados a bajos (~5–20 μM) (Silva et al., 2009; Llanillo et al., 2012; Henley et al., 2017).

Las variaciones latitudinales entre el balance de la influencia oceánica y la de ríos y glaciares marcan notables gradientes en las condiciones oceanográficas de la Patagonia Chilena, pudiendo diferenciarse tres zonas principales: Patagonia Norte (41–46°S), Patagonia Central (46–51°S) y Patagonia Sur (51–56°S) (Silva y Vargas, 2014). La zona norte se caracteriza por una fuerte influencia de aguas dulces provenientes de ríos y glaciares que contribuyen a una fuerte estratificación de las aguas con una marcada haloclina (Cuevas et al., 2019). La zona central, incluyendo al golfo de penas (46.5°S–48°S), se caracteriza por la compleja interacción entre vientos zonales, intrusiones oceánicas y descargas de agua dulce provenientes de ríos glaciares (Aiken 2008; Moffat et al. 2018), dando como resultado una zona de transición hidrográfica distintiva donde las aguas estratificadas de los fiordos se encuentran y mezclan con aguas oceánicas, llevando a la

creación de condiciones ecológicas únicas (Schneider et al., 2014; Jacob et al. 2014). En la zona sur, particularmente en la zona del estrecho de Magallanes, la influencia de las SAAW y la intensa fuerza de las mareas dan origen a una columna de agua con altos niveles de mezcla y regímenes de productividad primaria altamente dinámicos (Silva y Vargas, 2014; Díaz et al., 2024).

La plataforma continental de la Patagonia Chilena, en contraste, se encuentra fuertemente influenciada por la circulación oceánica y forzantes atmosféricos a gran escala (Silva y Vargas, 2014; Saldias et al. 2024). Se puede observar una zona de transición determinada por la bifurcación de la corriente del Pacífico Sur (SPC) al acercarse al sur de Chile entre los 40°S y 50°S, separándose en la corriente de Humboldt (HC) con dirección ecuatorial y la corriente del Cabo de Hornos con dirección al polo sur (Strub et al., 2019). La corriente del Cabo de Hornos ha sido menos estudiada, tiene un fuerte transporte polar durante todo el año al sur de los 49°S y su posición varía estacionalmente entre los 40°–49°S (Zheng et al., 2023; Saldías et al., 2024). A diferencia de los fiordos, donde la circulación estuarina es dominante, la plataforma continental experimenta altos niveles de mezcla debido a la fuerza de las mareas, los vientos del oeste y la corriente del Cabo de Hornos (CHC), impulsando el intercambio de aguas entre la plataforma y el océano (Iriarte et al., 2014; Silva and Vargas, 2014).

### 4.2. Obtención de muestras y datos oceanográficos

El muestreo fue realizado por 5 cruceros oceanográficos de 2018 a 2024 durante primavera y verano, entre 41.38°S–53.88°S y 70.83°W–77.07°W (Tabla 1, Figura 2).

Tabla 1: Fecha, ubicación geográfica y número de muestras obtenidas durante los distintos cruceros realizados en la plataforma continental y mares interiores de la Patagonia Chilena.

| Crucero | Fechas | Estación/Año | Crucero | Latitud | Longitud | Número de muestras* |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Taitao | 1–15 de Noviembre | Primavera/2018 | R/V Cabo de Hornos | 41.39–47.66°S | 73.87–75.83°W | 357 |
| Puerto Montt-Punta Arenas | 29 Octubre-11 Noviembre | Primavera/2022 | R/V Betanzos | 43.22–53.88°S | 70.83–75.39°W | 164 |
| MAPUCHE | 29 Enero-9 Febrero | Verano/2023 | R/V SONNE | 42.10–52.05°S | 72.55–77.07°W | 483 |
| Puyuhuapi-Jacaf | 24–29 de Enero | Verano/2024 | R/V Antiqua | 44.03–44.68°S | 72.61–73.34°W | 112 |
| Tortel | 24 Septiembre–5 Octubre | Primavera/2024 | R/V Sur-Austral | 47.75–47.97°S | 73.56–74.64°W | 71 |

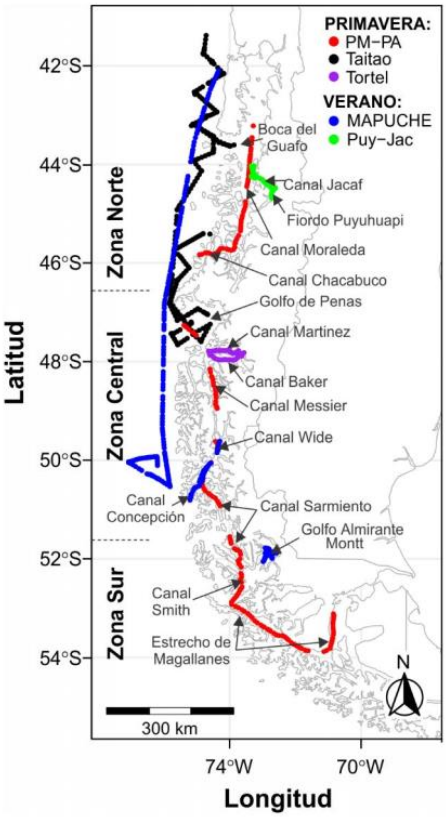

**Figura 2.** Mapa del área de estudio en la Patagonia Chilena con las estaciones muestreadas por los 5 cruceros en zona interna y externa.

La caracterización del fitoplancton fue realizada usando un "Imaging Flow Cytobot" (IFCB, Laboratorio de investigación McLane, EE.UU.) en colaboración con el Dr. Marcelo Gutiérrez del Departamento de Oceanografía, UdeC. El IFCB es un citómetro de flujo sumergible y automatizado que combina la citometría de flujo con tecnologías de video (Sosik y Olson, 2007), permitiendo así captar microfotografías in situ y de alta resolución del fitoplancton, que en este trabajo fueron en un rango de tamaño de 10 a 120 micras aproximadamente. El IFCB fue configurado para tomar muestras cada ~20 minutos (equivalente a 2km durante la navegación), obteniendo registros sobre la composición de las comunidades fitoplanctónicas.

Simultáneamente a las imágenes por IFCB, se obtuvieron mediciones la temperatura y salinidad superficial usando el OceanPack™ CUBE (SubCtech GmbH, Germany), que es una estación de monitoreo portátil que permite hacer mediciones de parámetros ambientales y oceanográficos durante la navegación en aguas superficiales del barco. Los datos del OceanPack™ fueron cedidos por el Dr. Diego Narváez del Departamento de Oceanografía, UdeC.

La temperatura y salinidad superficial fueron utilizados para la estimación de temperatura potencial y salinidad absoluta, los cuales fueron graficados en un diagrama TS para clasificar las muestras en diferentes masas de agua considerando los umbrales de salinidad absoluta para separar las masas de agua en EW (<31), MSAAW (31–33) y SAAW (33–33.8) (Pérez-Santos et al.,

2021). Se utilizaron las coordenadas de cada muestra para calcular la distancia a la costa.

Los valores de radiación fotosintéticamente activa superficial (PAR) para estaciones correspondientes a las muestras tomadas por el IFCB, gentilmente cedidos por el Dr. Fabián Tapia (Profesor Asociado del Departamento de Oceanografía, UdeC), fueron obtenidas de composiciones semanales de imágenes MODIS-Aqua de nivel 3 y resolución 4 km, disponibles en la plataforma ERDDAP del NOAA (http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap/erdMHpar08day.html). Estos valores fueron calculados tomando el promedio de una ventana de 3 días abarcando la fecha de muestreo más los 2 días previos, se utilizaron las coordenadas geográficas de cada estación de muestreo para calcular la distancia a la costa.

El total de mediciones del IFCB fue de 1573 entre todos los cruceros. Sin embargo, debido a la falta de datos de OceanPack™ CUBE o PAR para algunas estaciones de muestreo (él ultimo debido a cobertura de nubes), el total de muestras con un conjunto completo de datos fue de 1187 (Tabla 1).

### 4.3. Procesamiento de imágenes de IFCB

De forma inicial, las imágenes obtenidas por el IFCB fueron procesadas en MATLAB R2024a (Mathworks, EE. UU.) siguiendo las rutinas descritas por Sosik y Olson (2007) en las que se parte de una identificación y clasificación manual, con la que se entrena un algoritmo de "Machine learning" que luego permite realizar una clasificación automática usando un algoritmo de clasificación del tipo Random Forest. Si bien el objetivo de este proceso fue identificar y cuantificar las especies fitoplanctónicas de forma automatizada, la clasificación carecía de la resolución taxonómica

necesaria, clasificando las especies en categorías generales (Ej. *Chaetoceros* spp., *Thallassiosira* spp., Dinoflagelados de tamaño pequeño, etc.), por lo que se terminó optando por un proceso de identificación y cuantificación manual de las muestras. No se consideró a organismos del microzooplancton como ciliados y dinoflagelados heterótrofos, siendo la única excepción el ciliado mixotrófico *Mesodinium rubrum*.

### 4.4 Estrategias C-S-R

La clasificación de especies en las estrategias de Reynolds (C-S-R) se basó en los valores de proporción superficie/volumen (S/V) y dimensión lineal máxima (DLM). Para obtener la superficie y el volumen celulares de las distintas especies, se midieron al menos 50 imágenes obtenidas por IFCB por cada especie y se aplicaron ecuaciones para formas geométricas aproximadas al contorno celular (Hillebrand *et al*., 1999). En paralelo, se obtuvo la máxima dimensión lineal, la cual corresponde a la medida más larga de la célula. Las mediciones se realizaron usando el software ImageJ. Los valores obtenidos se representan en un gráfico de dispersión con escala logarítmica donde el eje "x" corresponde a la DLM multiplicada por la S/V y el eje "y" a la S/V (Reynolds, 1996,1997) (Figura 3). Las diferentes especies se distribuyen entre las tres estrategias considerando los criterios establecidos por Reynolds (1988) (Tabla 2).

Tabla 2. Límites de DLM y SV para clasificar especies fitoplanctónicas en las estrategias C-S-R (Reynolds 1988).

| | C | S | R |
|---|---|---|---|
| SV | > 1.5 | 0-1.5 | > 1.5 |
| SV DLM | 0-40 | 0-40 | >40 |

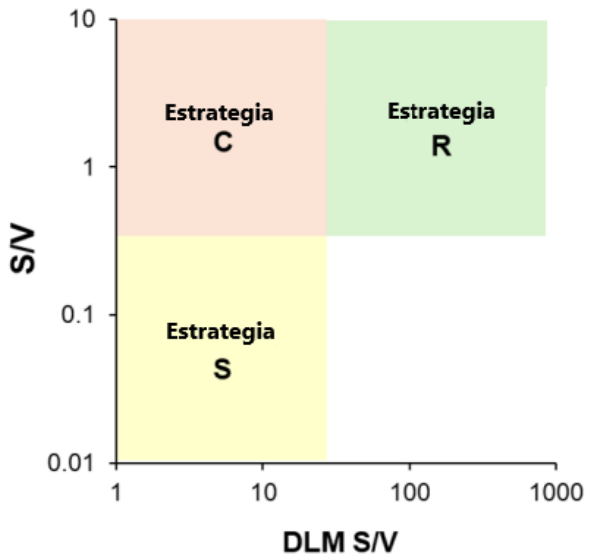


**Figura 3.** Espacio bidimensional determinado por la razón S/V y DLM en donde se delimitan las estrategias C-S-R.

### 4.5. Análisis de nicho

Con los datos de las variables abióticas obtenidos por el OceanPack™ CUBE se realizó un análisis "Outlying Mean Index" (OMI) para evaluar cómo las diferentes variables fisicoquímicas se asociaron con el nicho realizado de las diferentes especies. El índice OMI representa la marginalidad, es decir, la posición del nicho, y mide la distancia Euclidiana entre las condiciones promedio del hábitat usadas por una especie y las condiciones ambientales promedio en el área de estudio, representadas por donde los dos ejes multivariados se cruzan en cero (Figura 4). La tolerancia (Tol) considera la dispersión de las muestras que contienen la especie desde la condición ambiental promedio, es decir, la amplitud del nicho (Dolédec et al., 2000). Así, una especie con un bajo OMI (valor cercano a cero y ubicado en el centro del espacio multivariado) y alta tolerancia probablemente utiliza una amplia gama de recursos y mantiene poblaciones dentro de una variedad más amplia de condiciones (es decir, generalista), en comparación con las

especies especializadas y menos resilientes con un nicho realizado más restringido (baja Tol) asociado con alto OMI (Dolédec et al., 2000).

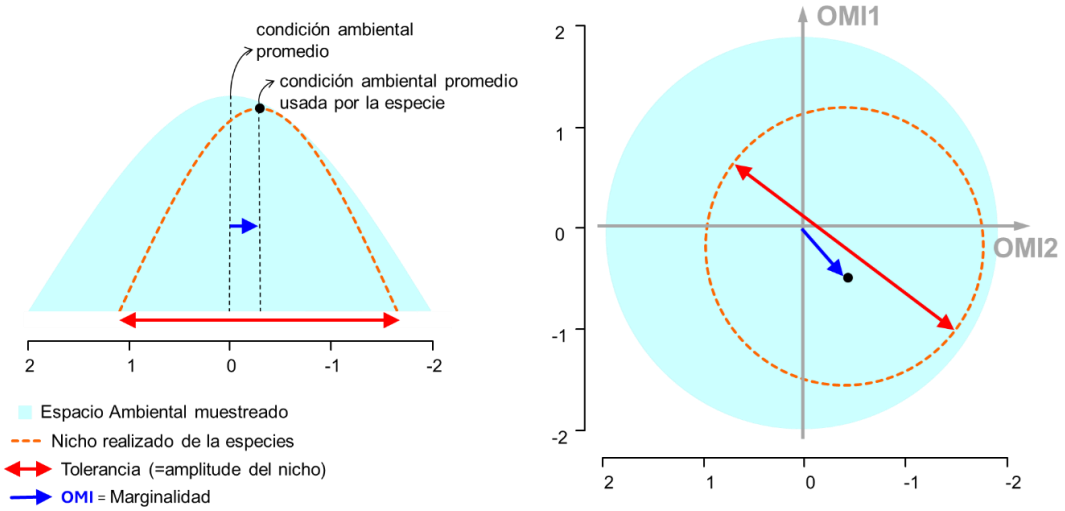


**Figura 4.** Representación de los componentes del análisis de nicho en un espacio univariado (lado izquierdo) y bivariado (lado derecho) (Alves-de-Souza, no publicado).

El análisis OMI se realizó en R usando la función *niche* en el paquete "ade4" (Dray y Dufour, 2007). Los datos fueron organizados en dos matrices, una que contiene las abundancias de las especies fitoplanctónicas y una segunda matriz con las *variables* fisicoquímicas estandarizadas en base al promedio y desviación standard. Las abundancias de las especies fueron transformadas con logaritmo natural [log(x+1)] (Legendre y Legendre, 2012). Se probó la significancia estadística de la marginalidad de las especies fitoplanctónicas utilizando el método de Monte Carlo incluido en el paquete "ade4", seguido del ajuste de las variables ambientales al espacio multivariado determinado por el análisis OMI usando la función *envfit* en el paquete "vegan" (Oksanen et al., 2007).

Una vez obtenidos los índices de las especies se hizo una comparación para determinar si las especies clasificadas en un mismo grupo funcional presentan una alta sobreposición de nicho.

# 5. RESULTADOS

## 5.1 Variabilidad de las condiciones oceanográficas

La plataforma continental y mares interiores de la Patagonia Chilena mostraron distintos gradientes espaciales de temperatura, salinidad y PAR (Figura 3A-C). Hubo un claro patrón latitudinal en temperatura y PAR, disminuyendo hacia el sur producto de la disminución en radiación solar y el aumento de la cobertura de nubes típica de la zona (Aracena et al., 2011; Cuevas et al., 2019; Saldías et al., 2021). Pudo observarse también un gradiente transversal de salinidad, con menores valores de salinidad en mares interiores (producto de aportes de agua dulce de precipitaciones, descargas de ríos y deshielos glaciares) y mayor salinidad en la plataforma continental debido a la mezcla oceánica y la reducción del escurrimiento de aguas dulces (Iriarte et al., 2014; Narváez et al., 2019). Los gradientes observados fueron consistentes entre cruceros pese a que las muestras fueron tomadas en años y estaciones distintos (Tabla 1), recalcando la naturaleza persistente de estas condiciones ambientales en la región (Saldías et al., 2019; Rodríguez-Villegas et al., 2022).

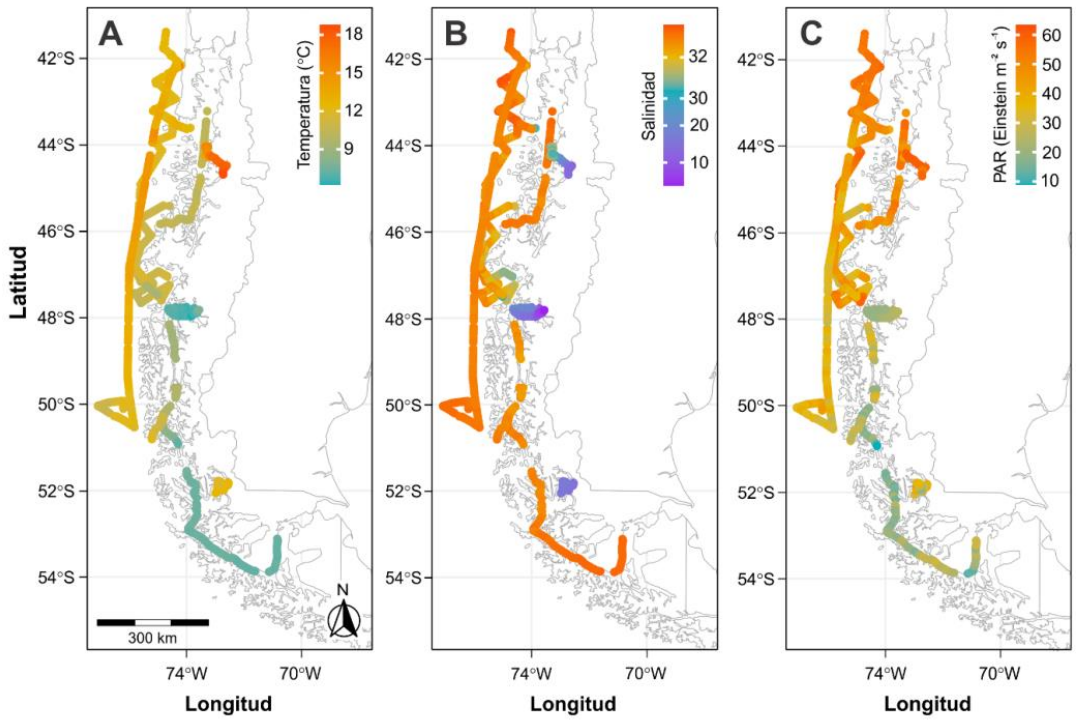


**Figura 5.** Valores de (A) temperatura superficial (°C), (B) salinidad, y (C) PAR (Einstein $m^{-2}$ $s^{-1}$) a lo largo de la plataforma continental y mares interiores de la Patagonia Chilena durante los cruceros oceanográficos considerados en este estudio.

### 5.2. Diversidad fitoplanctónica

A partir de la clasificación manual de las fotos obtenidas con el IFCB, se identificó un total de 67 taxa, de los cuales solo se consideró aquellos que aparecieron al menos 5 muestras, reduciendo el total a 53 taxa (Tabla 3). De esta lista de especies, la mayoría fue conformada por diatomeas (52.8%). El segundo grupo más abundante fue el de los dinoflagelados (35.8%), mientras que el restante de los taxa (incluidos en el grupo "otros") incluyeron Euglenoides, Haptófitas, Silicoflagelados y Prasinofitas (11.3%).

Tabla 3. Formas geométricas usadas para calcular el área (superficie de las células; $\mu m^2$) y volumen ($\mu m^3$) de las especies fitoplanctónicas seleccionadas. S/V = razón superficie-volumen ($\mu m^{-1}$); DLM = máxima dimensión lineal (µm).

| Especie | Código | Forma geométrica | S/V | S/V x MDL | MDL |
|---|---|---|---|---|---|
| **Diatomeas** | | | | | |
| *Asterionellopsis glacialis* | Aste | Cono truncado | 1.932 | 322.488 | 166.919 |
| *Bacteriastrum* sp. | Bact | Cilindro | 0.893 | 82.123 | 91.991 |
| *Cerataulina pelagica* | Cera | Cilindro | 0.646 | 82.680 | 127.965 |
| *Chaetoceros convolutus* | Cconv | Prisma en base elíptica | 1.140 | 48.074 | 42.157 |
| *Chaetoceros debilis* | Cdeb | Prisma en base elíptica | 1.237 | 213.155 | 172.266 |
| *Chaetoceros decipiens* | Cdec | Prisma en base elíptica | 1.347 | 155.798 | 115.665 |
| *Chaetoceros didymus* | Cdid | Prisma en base elíptica | 1.657 | 90.556 | 54.663 |
| *Chaetoceros radicans* | Crad | Prisma en base elíptica | 1.709 | 142.506 | 83.402 |
| *Chaetoceros teres* | Cter | Prisma en base elíptica | 1.154 | 97.980 | 84.888 |
| *Corethron criophilum* | Core | Cilindro+ 2 Semi esferas | 0.585 | 63.919 | 109.310 |
| *Detonula pumila* | Deto | Cilindro | 0.713 | 103.327 | 144.935 |
| *Ditylum brightwellii* | Dyti | Prisma en base triangular | 1.472 | 334.447 | 227.194 |
| *Eucampia* sp. | Euc | Prisma en base elíptica | 1.124 | 193.745 | 172.371 |
| *Guinardia delicatula* | Gdel | Cilindro | 0.703 | 76.707 | 109.159 |
| *Guinardia flaccida* | Gflac | Cilindro | 0.590 | 77.917 | 132.076 |
| *Guinardia striata* | Gstri | Cilindro | 0.639 | 87.886 | 137.452 |
| *Hemiaulus* sp. | Hemi | Prisma en base elíptica | 1.115 | 69.639 | 62.467 |
| Penadas | Penna | Prisma en base paralelógramo | 0.530 | 41.644 | 78.616 |
| *Pesudo-nitzchia* sp. | Pseud | Prisma en base paralelógramo | 0.664 | 148.236 | 223.270 |
| *Rhizosolenia pungens* | Rhizo | Cilindro+2 Conos | 1.124 | 412.499 | 367.013 |
| *Skeletonema* spp. | Skel | Cilindro | 0.919 | 112.192 | 122.113 |
| *Stephanopyxis turris* | Steph | Esferoide prolado | 1.058 | 163.524 | 154.503 |
| *Thalasionema nitzschioides* | Tnitz | Prisma en base rectangular | 1.307 | 416.962 | 319.008 |
| *Thalassiosira* sp. morfotipo 1 | Thal2 | Cilindro | 1.066 | 160.178 | 150.253 |
| *Thalassiosira* sp. morfotipo 2 | Thal3 | Cilindro | 0.782 | 78.287 | 100.067 |
| *Thalassiosira* sp. morfotipo 3 | Thal5 | Cilindro | 0.704 | 88.272 | 125.308 |
| *Thalassiosira* cf. *poroseriata* | Tporo | Cilindro | 0.646 | 140.414 | 217.293 |
| *Thalassiosira* sp. colonial | Tcol | Cilindro | 0.860 | 132.873 | 154.513 |
| **Dinoflagelados** | | | | | |
| cf. *Azadinium* sp. | Azad | Elipsoide | 0.481 | 8.928 | 18.555 |
| *Dinophysis acuminata* | Dacum | Elipsoide | 0.184 | 8.362 | 45.384 |
| *Dinophysis acuta* | Dacut | Elipsoide | 0.163 | 10.758 | 66.015 |
| *Dissodinium pseudolunula* | Disso | Elipsoide | 1.519 | 160.988 | 144.263 |
| *Dinophysis truncata* | Dtrun | Elipsoide | 0.158 | 10.532 | 66.460 |
| *Gonyaulax* sp. | Gony | Esferoide prolado | 0.345 | 7.334 | 21.270 |
| *Gonyaulax scrippssiae* | Gscrip | Esferoide prolado | 0.243 | 6.891 | 28.310 |
| *Gymnodinium* sp. | Gymn | Elipsoide | 0.377 | 8.507 | 21.270 |
| *Heterocapsa triquetra* | Htriq | 2 Conos | 0.997 | 27.780 | 27.867 |
| *Karenia* spp. | Kare | Elipsoide | 0.312 | 8.078 | 25.853 |
| *Karlodinium* spp. | Karl | Elipsoide | 0.710 | 8.765 | 12.351 |
| *Protoceratium reticulatum* | Proto | Elipsoide | 0.163 | 6.830 | 41.874 |

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| *Scrippsiella spp.* | Scrip | Esferoide prolado | 0.307 | 7.091 | 23.075 |
| *Tripos furca* | Tfurc | Elipsoide+2 Conos | 0.188 | 39.704 | 211.679 |
| *Tripos fusus* | Tfus | 1/2 Elipsoide+Cilindro+Cono en base elíptica | 0.235 | 63.704 | 270.547 |
| *Tripos lineatum* | Tlin | Elipsoide+2 Conos+Cilindro | 0.311 | 39.077 | 125.688 |
| *Tripus macroceros* | Tmac | Elipsoide+3 Cilindro | 0.381 | 116.919 | 307.173 |
| *Tripos horridum* | Thor | Elipsoide+2 Conos+Cilindro | 0.255 | 54.523 | 213.848 |
| *Tripos pentagonum* | Tpent | Elipsoide+2 Conos+Cilindro | 0.352 | 71.960 | 204.587 |
| **Otros** | | | | | |
| *Dyctiocha speculum* | Dyct | 1/2 Esfera | 0.412 | 19.175 | 46.498 |
| *Euglenoides* | Eugl | 1/2 Elipsoide+ Cono en base elíptica | 1.185 | 51.950 | 43.850 |
| *Mesodinium rubrum* | Meso | Esferoide prolado | 0.180 | 8.299 | 46.202 |
| *Oltmannsiellopsis* sp. | Oltm | Esferoide prolado | 0.884 | 19.080 | 21.584 |
| *Phaeocystis cf. globosa* | Phaeo | Esfera | 0.612 | 31.336 | 51.192 |
| *Pyramimonas* sp. | Pyra | Esferoide prolado | 0.455 | 7.879 | 17.316 |

## 5.3. Estrategias C-S-R

Las 53 especies más representativas fueron clasificadas en base a su proporción S/V y su DLM en las estrategias C-S-R descritas por Reynolds (1988) (Figura 5). La distribución de las distintas especies entre las estrategias parece corresponder con las características generales de cada categoría. En primera instancia parece haber una predominancia de especies consideradas estrategas R, con un 56.6% del total, contando con la casi totalidad de las diatomeas identificadas (exceptuando "Penadas") pero también con dinoflagelados como *Tripos macroceros* y *Dissodinium lunula y* a especies del grupo "otros" como Euglenoides. El segundo conjunto de especies con mayor abundancia fue el de los estrategas S (30.2%), conformado mayoritariamente por dinoflagelados con capacidad mixótrofa y/o de migración vertical como las especies de los géneros *Dinophysis*, *Gymnodinium*, *Protoceratium*, *Scrippsiella* y *Tripos*, junto al ciliado mixotrófico *Mesodinium rubrum*. Finalmente, las estrategas C tuvieron el menor número de especies (13.2%), contando con 3 dinoflagelados, cf. *Azadinium* sp., *Heterocapsa triquetra* y *Karlodinium* spp., la diatomea

clasificada como "Penadas" y 3 especies del grupo "otros": *Phaeocystis* cf. *globosa*, *Pyramimonas* sp. y *Oltmannsiellopsis* sp.

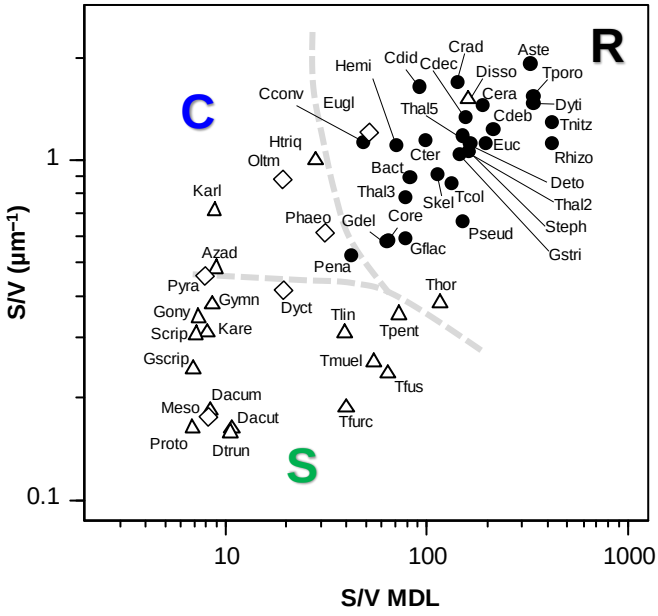


**Figura 6.** Distribución de los taxa fitoplanctónicos en las estrategias C-S-R determinada según sus proporciones S/V y DLM. La línea punteada indica los límites entre las tres estrategias. Códigos de las especies son indicados en la Tabla 3.

### 5.4. Análisis de nicho

El análisis OMI evidenció gradientes latitudinales y transversales de temperatura, salinidad y PAR (Figura 6A-C), permitiendo definir 6 áreas geográficas bien delimitadas: (1) zona norte de la plataforma continental, incluyendo la costa exterior de la isla Chiloé y parte del mar interior norte (en adelante, PC Norte), (2) una zona de transición que incluye parte del mar interior norte y el área alejada de la costa cerca del Golfo de Penas (en adelante, Zona de Transición), (3) la zona central de la plataforma continental (en adelante, PC Central), (4) las zonas centro y sur del mar interior (en adelante, MI Central-Sur), excluyéndose (5) el Golfo Almirante

Montt y (6) el área que abarca el canal Jacaf (incluyendo parte del canal Moraleda cerca de su desembocadura) y el fiordo Puyuhuapi (en adelante, zona Jacaf-Puyuhuapi).

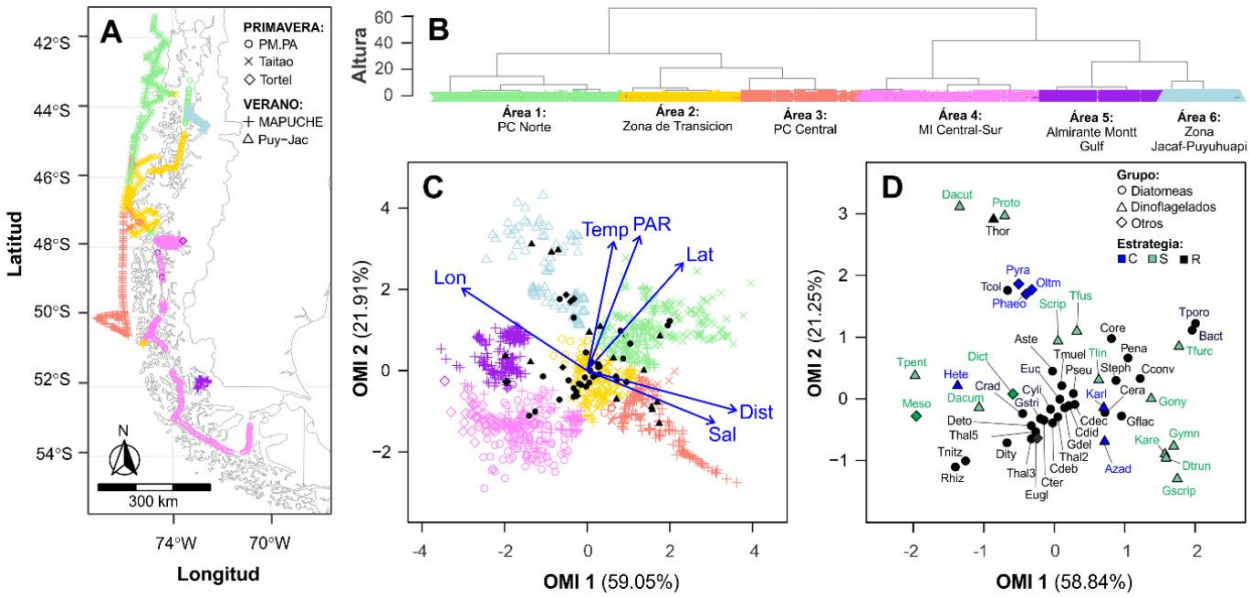


**Figura 7.** Distribución de las estaciones de muestreo a través de la plataforma continental y mares interiores de la Patagonia Chilena (A-B) según lo determinado por Outlying Mean Index (OMI) (C). Los colores en (A-C) corresponden a los grupos reconocidos a partir del análisis de clúster (B) de las puntuaciones de las muestras en los dos primeros ejes del OMI. Los vectores azules muestran las variables ambientales ajustadas al espacio multivariado utilizando la función envfit. Temp = temperatura, Sal = salinidad, PAR = radiación fotosintéticamente activa, Lat = latitud, Lon = longitud, Dist = distancia desde la costa. Los símbolos negros en (C) representan la condición media del hábitat utilizada por los diferentes taxa de fitoplancton (es decir, la posición del nicho de las especies). PC = plataforma continental, MI = Mar interior.

El primer eje del OMI explicó la mayor parte de la variabilidad total (59.05%), mostrando el gradiente transversal determinado por la longitud, la distancia a la costa y salinidad (Figura 6C). Diferenció las muestras de agua de la plataforma continental (PC Norte y PC Central), las que exhibieron mayores valores de salinidad (33.2±0.15) y una predominancia de SAAW, de las áreas

en aguas interiores (MI Central-Sur, Golfo Almirante Montt y zona Jacaf-Puyuhuapi), donde las salinidades variaron entre 5.95 y 33.3 debido a la presencia de EW, MSAAW y SAAW.

El segundo eje del OMI explicó el 21.91% de la variabilidad total, asociándose a gradientes latitudinales marcados por temperatura y PAR superficial. En la plataforma continental, las muestras de la PC Norte mostraron mayores valores de temperatura y PAR (12.9±1.1 °C y 54.4±3.3 Einstein $m^{-2}$ $s^{-1}$, respectivamente) en comparación con la PC Central (11.8±1.0 °C y 36.8±6.3 Einstein $m^{-2}$ $s^{-1}$). En aguas interiores, las muestras de la zona Jacaf-Puyuhuapi mostraron las mayores temperaturas del estudio (15.7±1.7 °C) y una clara separación del MI Central-Sur y el Golfo Almirante Montt (8.61±1.8 °C y 12.3±0.6, respectivamente). A lo largo de ambos ejes, la Zona de Transición se caracterizó por presentar condiciones de intercambio entre la plataforma continental y los mares interiores, teniéndose salinidades y temperaturas intermedias (32.4±0.65 y 12.9±1.1 °C, respectivamente), con la prevalencia de MSAAW, aunque observándose también SAAW.

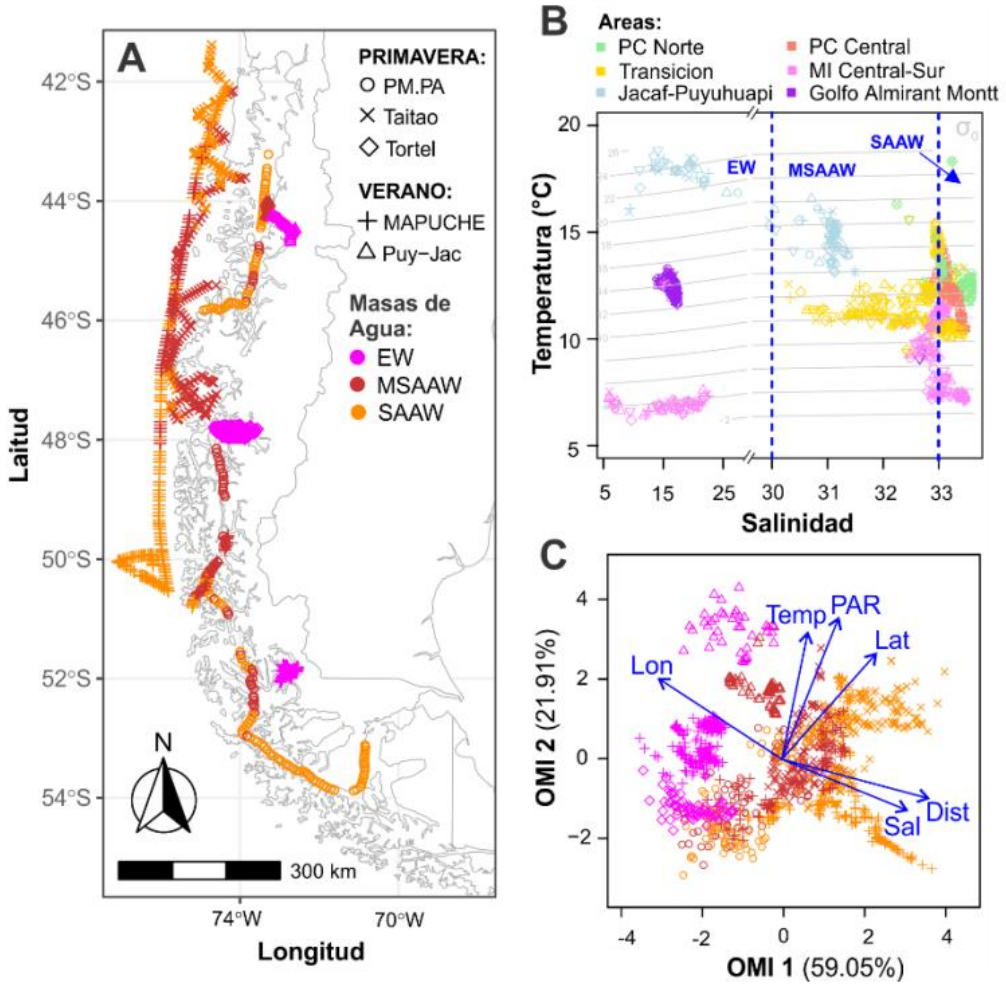


**Figura 8.** (A-B) Masas de agua predominantes en las diferentes áreas geográficas (A-B) identificadas en el análisis OMI (C). Temp = temperatura, Sal = salinidad, PAR = radiación fotosintéticamente activa, Lat = latitud, Lon = longitud, Dist = distancia desde la costa. PC = plataforma continental, MI = Mar interior.

Los gradientes ambientales identificados en los ejes 1 y 2 del análisis de nicho estuvieron relacionados con la distribución de las diferentes masas de agua en el área de estudio (Figura 7). Pudo observarse la predominancia de EW en sitios más protegidos de los mares interiores, mientras que MSAAW y SAAW estuvieron presentes en ubicaciones más exteriores de los mares interiores y la plataforma continental. Las MSAAW predominaron en las áreas más

externas del mar interior, a su vez, las SAAW fueron más prevalentes en regiones de mayor intercambio con la plataforma continental, como Boca del Guafo, Golfo de Penas y el Estrecho de Magallanes. Se pudo observar un patrón inverso en la plataforma continental, donde las SAAW dominaron en la mayoría de las ubicaciones de las PC Norte y PC Centro, mientras que una contribución más significativa por parte de las MSAAW se dio en la PC Norte/Mar Interior

En cuanto a las especies, aquellas que encuentran más cercanas a la intersección de los ejes corresponden a generalistas (Ej. *C. decipiens*, *C. didymus*, *Pseudo-nitzschia* spp.) mientras que especies cercanas a los bordes de los gradientes identificados corresponden a especialistas (Ej. *Thalasionema nitzschioides Rhizosolenia pungens*, *Dinophysis acuta*, *Bacteriastrum* sp. *T.* cf. *poroseriata*, *G. scrippsiae*). De forma general, pudo notarse una tendencia entre grupos fitoplanctónicos tradicionales (diatomeas, dinoflagelados, etc.) donde diatomeas fueron mayoritariamente generalistas y los dinoflagelados fueron del tipo especialistas.

Al considerar las estrategias C-S-R de Reynolds (1988), podemos describir las tendencias de cada especie agrupándolas en cada una. Las estrategas C contaron con especies generalistas como *Karlodinium* spp. asociada principalmente a SAAW y MSAAW, abarcando PC Norte, Zona de Transición, PC Centro, una fracción de los MI Central-Sur, pero encontrándose también EW en Golfo Almirante Montt, así como también especialistas (*Phaeocystis* cf. globosa, *Pyramimonas* sp., *Oltmannsiellopsis* sp.) asociados a Zona Jacaf-Puyuhapi. Por su parte cf. *Azadinium* sp. y *H. triquetra* tuvieron distribuciones opuestas, estando asociados a aguas externas con predominancia de SAAW y aguas internas donde dominan las EW, respectivamente. Las

estrategas S incluyeron a varias especialistas, pudiendo notarse la separación entre dos grupos principales, los asociados a aguas internas con bajas salinidades y mayor temperatura dominadas por las EW (*Dinophysis acuminata, D. acuta, Mesodinium rubrum, Protoceratium reticulatum, Tripos pentagonum*) y aquellas asociadas en su mayoría a plataforma continental en zonas de mayor salinidad y menores temperaturas dominadas por las SAAW y MSAAW (*D. truncata, Gonyaulax scrippssiae, Gonyaulax* sp., *Gymnodinium* sp., *Karenia* spp., *T. furca, T. fusus, T. lineatum* y *T. muelleri*). Dos especies presentaron tendencias más generalistas siendo *Dyctiocha speculum* y *Scrippsiella* sp. Estrategas R, grupo conformado casi en su totalidad por diatomeas, tuvo en su mayoría especies generalistas, sin embargo, también se tuvieron especialistas como *Bacteriastrum* spp., T. cf. *poroseriata*, *Thalasionema nitzschioides*, *R. setigera/pungens*, pudiendo verse un gradiente en el que sus especies ocuparon las 6 áreas geográficas identificadas.

### 5.5. Grupos funcionales de las estrategias C-S-R a lo largo de los gradientes ambientales

Si bien las especies pertenecientes a una misma estrategia comparten características similares, la complejidad de las condiciones y la caracterización de las 6 zonas geográficas permitieron identificar grupos funcionales en base a la distribución de las especies de cada estrategia a lo largo de los gradientes ambientales de la Patagonia.

**Estrategas C ("Colonizadoras"):** Siendo la estrategia con menor número de especies tan solo pudo identificarse un grupo funcional (C1) de especies exclusivas de mar interior en zonas con constante estratificación producida por la influencia constante de las EW, contando con *Phaeocystis* cf. *globosa*, *Pyramimonas* sp. y *Oltmannsiellopsis* sp., resto de especies, siendo todas

dinoflagelados tuvieron distribuciones demasiado distintas entre sí para poder ser agrupadas. *Karlodinium* spp. tuvo la distribución más amplia de las especies que conforman a las estrategas C, encontrándose en las 6 zonas geográficas, pero teniendo preferencia por la plataforma continental, observándose altas abundancias en Zona norte y centro, donde mostró una marcada preferencia por PC Norte, Zona de Transición (donde se introdujo también hacia los fiordos) y PC Central, zonas con importante influencia de SAAW y MSAAW. En mares interiores pudo encontrarse en zonas con predominancia de EW como Zona Jacaf-Puyuhuapi y Golfo Almirante Montt como en MI Central-Sur, donde predominaron las MSAAW. *Heterocapsa triquetra,* en cambio, tuvo preferencia por mares interiores, donde su distribución fue similar a *Karlodinium* spp., encontrándose en las mismas zonas, pero con la diferencia de tener mayor abundancia que este en Canal Martínez en la parte norte de MI Central-Sur. Finalmente, cf. *Azadinium* sp. pudo encontrarse en su mayoría en las SAAW de PC Central entre los 49°S y 51°S, hubo también cierta afinidad por MSAAW en MI Central-Sur pasando por Canal Concepción y pudo encontrarse también, pero en baja abundancia, en PC Norte.

**Estrategas S ("Tolerantes" al Estrés):** Se pudo notar una clara separación entre las especies que se observaron mayoritariamente en plataforma continental y las que tuvieron preferencia por mar interior, pudiendo identificarse 5 grupos a lo largo de los gradientes ambientales en total. Dentro de las especies de la plataforma continental se tuvo: Grupo S1, un ensamble casi exclusivo de zona Norte, conformado *por Tripos fusus, T. furca* y *T. horridus* se caracterizó por su preferencia por las MSAAW y SAAW de PC Norte. Grupo S2, conformado por *Gonyaulax* sp., *T. lineatum y Karenia* spp., que, aunque en PC Norte compartió características con grupo 1 sus especies presentaron tendencias más generalistas pudiendo encontrarse de

forma abundante también en la Zona de Transición y PC Central pasando por un gradiente de nivel de mezcla que se reduce de norte a sur de la Patagonia. Grupo S3, conformado por *Dinophysis truncata*, *G. scrippsiae* y *Gymnodinium* sp., que, aunque pudieron encontrarse en menor medida en PC Norte, tuvieron una marcada preferencia por las SAAW de la PC Central. Dentro de las especies con preferencia a mares interiores: Grupo S4, conformado tan solo por *D. acuta* y *Protoceratium reticulatum*, la cuales se encontraron de forma exclusiva en las EW de Zona Jacaf-Puyuhuapi. Grupo S5, conformado por *D. acuminata, Mesodinium rubrum* y *T. pentagonum,* estas especies pudieron encontrarse (aunque en menor cantidad, sobre todo *T. pentagonum*) en mares interiores de Patagonia Norte y Centro, pero fueron las únicas de todos los grupos en encontrarse de forma abundante en Patagonia sur, mostrando aquí una marcada preferencia por las EW de Golfo Almirante Montt, cabe mencionar que hubo una mayor similitud entre las distribuciones y abundancias según zona entre *M. rubrum y D. acuminata*. Finalmente tenemos a dos especies que si bien compartieron la cualidad de ser ambas especies con tendencia generalista difirieron en preferencia al tener *Dyctiocha speculum* una tendencia más hacia PC Norte y Zona de Transición, para luego encontrarse abundantemente en Golfo Almirante Montt en Patagonia sur, mientras que *Scrippsiella* spp. tuvo preferencia por aguas interiores en Patagonia norte y PC Central en zona centro.

**Estrategas R ("Ruderales"):** Las especies de esta estrategia abarcaron un amplio gradiente ambiental, ocupando desde plataforma continental hasta aguas interiores, pudieron identificarse 5 grupos: Grupo R1, conformado por especies generalistas teniendo los 3 morfotipos de *Thallassiosira* identificados, la mayoría de las especies del género *Chaetoceros* (*C. decipiens, C. debilis, C. didymus, C. radicans*), *Guinardia*

*delicatula* y *G. striata*, tuvieron la distribución más amplia de todas las especies (incluyendo aquellas pertenecientes a otras estrategias), pudiendo encontrarse desde PC Norte hasta el Estrecho de Magallanes y abarcando las 6 zonas geográficas identificadas por el OMI. Grupo R2, conformado por *C. convolutus*, *Corethron criophilum*, *Stephanopyxis turris* y Penadas, fueron especies con una preferencia por las condiciones ambientales de PC Norte donde predominan las SAAW y MSAAW en menor medida. Grupo R3 (A,B) conformados por especies con preferencia casi exclusiva por las SAAW y MSAAW de plataforma continental, pero pudiendo hacerse una separación en dos subgrupos, con *Bacteriastrum* sp. y *T. poroseriata* (R3A), que tuvieron una marcada preferencia por PC Norte pero disminuyendo casi totalmente por debajo de 46°S, y *Cerataulina* cf. *pelagica* y *G. flaccida* (R3B) que si bien tuvieron una distribución similar a 3A estos si se encontraron abundantemente por debajo de 46°S hasta los 48°S, pasando por Zona de Transición y abarcando una pequeña porción de PC Central. Grupo R4 contó con tan solo *Asterionellopsis glacialis* y *Pseudo-nitzschia* sp., teniendo ambas una marcada preferencia por Zona de Transición con MSAAW predominantes, pero mostrando también cierta afinidad a las SAAW y en menor medida EW en el mar interior pasando por canal Jacaf y canal Moraleda. Grupo R5, conformado por *C. teres, Detonula pumila, Dytilum brightwellii, Eucampia sp., R. pungens y Thalasionema nitzschioides,* fueron especies que se encontraron predominantemente en mares interiores, en su mayoría en la parte más arriba del MI Central-Sur y en menor medida en la Zona de Transición, asociado principalmente a las MSAAW, pero pudo notarse también cierta afinidad a las SAAW. Finalmente, dos especies: *Thalassiosira colonial* y *Euglenoides* no pudieron incluirse en ninguno de los grupos, tuvieron distribuciones diferentes entre ellas, siendo *T. colonial* altamente especialista y limitándose a las EW de Zona Jacaf-Puyuhuapi, mientras que *Euglenoides* fue de tendencia generalista, pero su distribución

a lo largo de los gradientes ambientales evidencia una preferencia por las SAAW en PC Central y EW en el Canal Martínez, en la zona más arriba del MI Central-Sur, aunque encontrándose también en menor cantidad en resto de zonas geográficas.

## 6. DISCUSION

Al comparar los resultados de las estrategias C-S-R y el análisis de nicho, fue posible reconocer las condiciones asociados a los diferentes grupos funcionales (Figura 8).

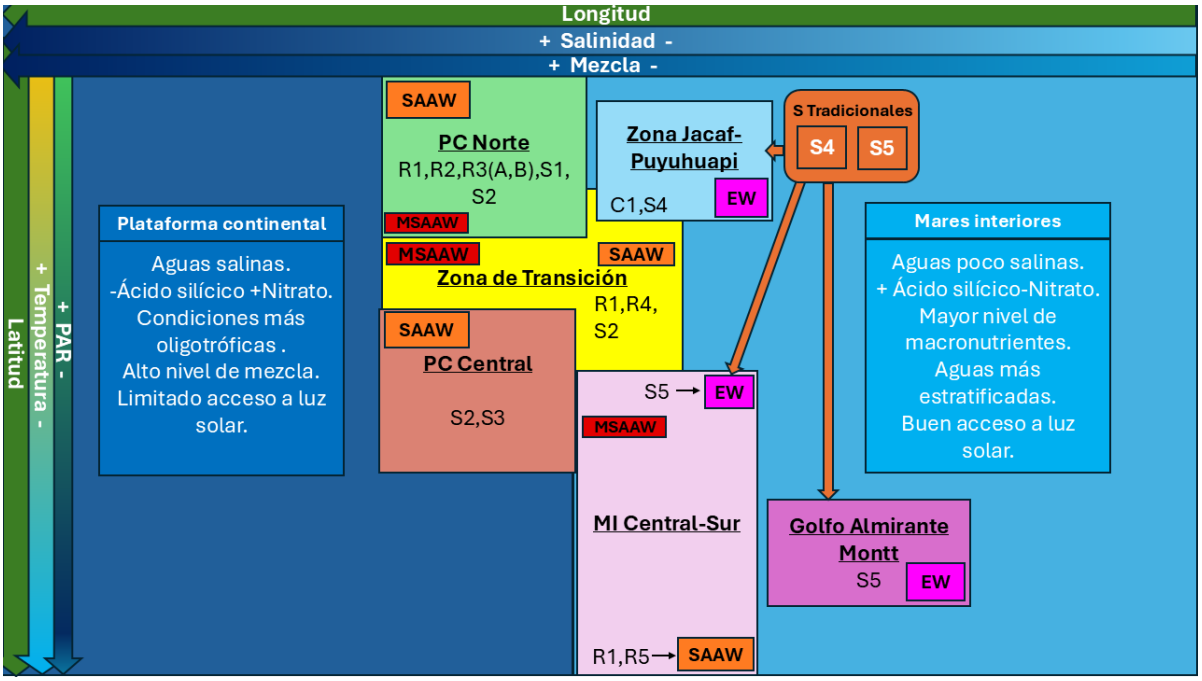


**Figura 9.** Condiciones de las masas de agua de plataforma continental y mares interiores, así como las 6 zonas geográficas identificadas y los grupos funcionales predominantes en cada uno.

A un nivel general, las especies predominantes fueron diatomeas de grupos pertenecientes a las estrategas R, lo que concuerda con observaciones previas de la región (Iriarte et al., 2001; Alves-de-Souza et al., 2008). Pudo notarse un gradiente de distribución de las diatomeas en el análisis OMI

abarcando PC Norte, Zona de Transición y luego adentrándose en MI Central-Sur, cabe mencionar que las especies del grupo R1 fueron las que tuvieron mayor distribución a lo largo del Estrecho de Magallanes, una zona con predominancia de SAAW y con altos niveles de mezcla sumados a poca luz por cobertura de nubes (Aracena et al., 2011; Cuevas et al., 2019; Saldías et al., 2021), evidenciando que las formas geométricas más eficientes para captar la poca luz disponible (siendo además en su totalidad formadoras de largas cadenas) ofrecen una notoria ventaja en estas condiciones. La segunda estrategia con mayor presencia en la región fueron las estrategas S, pudiendo separarse grupos con preferencia a condiciones de los mares interiores (S4 y S5) de aquellas con preferencia por plataforma continental (S1, S2 y S3), lo cual no es característico de estrategas S, pues estas no están asociadas a condiciones de alta mezcla (Reynolds, 1988), pudo observarse también que *D. acuminata* compartió distribución similar a *M. rubrum*, lo cual se corresponde a estudios anteriores que indican que la presencia de *D. acuminata* se ve limitada por su presa *M. rubrum* (Kim et al., 2008; Gonzales-Gil et al., 2010; Alves-de-Souza, 2019). A diferencia de las otras estrategias, no se tuvieron estrategas C "verdaderos", pues sus integrantes parecen encontrarse en una transición con estrategias S y R, compartiendo mayores características con estos grupos y sin tenerse especies que fueran características de altos niveles de nutrientes y baja mezcla según los ejes del gráfico C-S-R, lo que pudo verse reflejado en la distribución de sus especies en los gradientes ambientales, donde a excepción del único grupo identificado dentro de la estrategia (C1), el resto de especies pertenecientes tuvieron tendencias más generalistas con preferencia por aguas tanto internas como de plataforma continental.

Al observar la distribución en los gradientes ambientales de ciertas especies pertenecientes a distintas estrategias, como *Karlodinium* spp. (estrategas C)

y *Karenia* sp. (Estrategas S, grupo S2), pudieron notarse claras similitudes, sobre todo al tomar la porción correspondiente a plataforma continental (PC Norte, área exterior de la Zona de Transición, PC Central), por lo que podría hablarse de un cierto grado de transición entre estrategias, lo que puede notarse también en el gráfico C-S-R pero habiendo ciertas diferencias en la distribución de las especies en este con la distribución en los gradientes ambientales evidenciada por el OMI, ej.: en el gráfico C-S-R *D. truncata* y *D. acuta* se encuentran bastante cerca la una de la otra mientras que en el OMI se encuentran en extremos opuestos de salinidad y longitud, siendo la primera afín a aguas exteriores características por su alta salinidad (~30–33; Silva y Vargas, 2014) y la segunda a aguas estuarinas de baja salinidad (5–15; González et al., 2013), así mismo, se encuentran en condiciones totalmente distintas en cuanto a nivel de mezcla, lo cual no concuerda con su posición en el eje S/V MDL del gráfico C-S-R, el cual es descrito como un proxy del nivel de mezcla (Reynolds, 1988).

En base a la distribución de los grupos de cada estrategia vistos en los gradientes ambientales se elaboró un modelo conceptual que describe las características ambientales favorables para los diferentes grupos funcionales (Figura 9). Se combinaron los valores de temperatura y salinidad registrados junto a las masas de agua presentes con sus características respectivas tales como nivel de estratificación, disponibilidad de nutrientes y niveles de mezcla y se analizó su efecto sobre la abundancia y diversidad de diferentes grupos funcionales de fitoplancton, permitiendo indicar qué especies de fitoplancton son más probables a ocupar los nichos abiertos en las ventanas de nicho abierto durante las transiciones fitoplanctónicas.

Las condiciones que permiten la predominancia de un grupo determinado no se mantienen estáticas, ya sea por misma acción fitoplanctónica (Ej.

Agotamiento de nutrientes) o por condiciones climáticas (Ej. Fuertes vientos, cobertura de nubes). El modelo conceptual presenta las transiciones de nicho entre las especies las estrategias C-S-R al ocurrir cambios en las condiciones y crearse ventanas de nicho abierto que pueden ser aprovechadas por grupos afines a dichas condiciones.

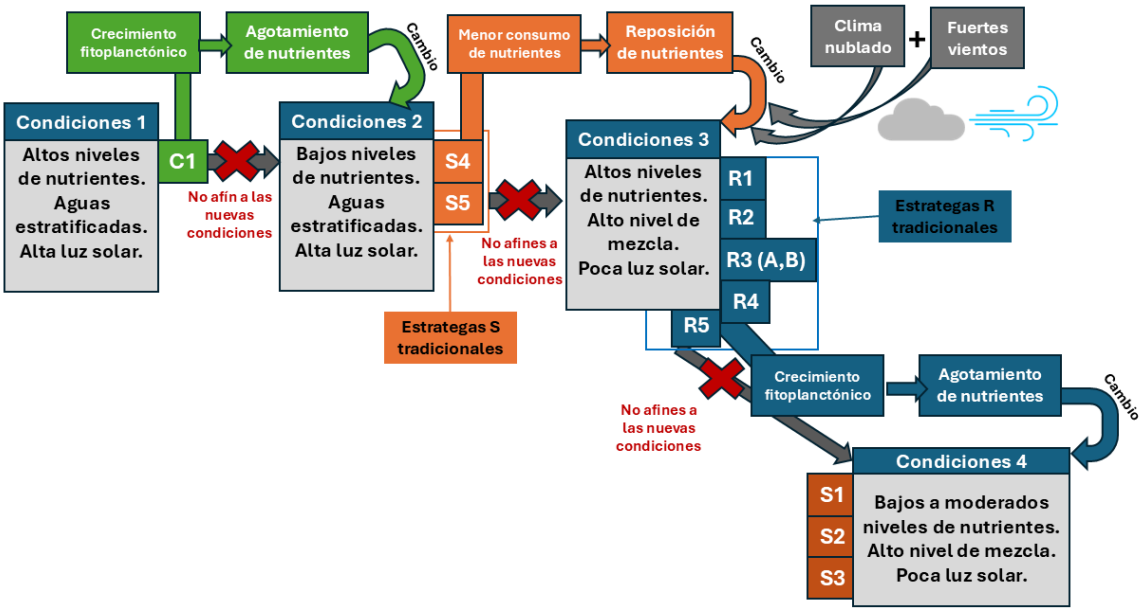


**Figura 10.** Modelo conceptual que representa las condiciones a las que son afines cada estrategia C-S-R y muestra de forma simplificada como las ventanas de nicho abierto son más probables a ser ocupadas por grupos específicos conociendo sus condiciones.

En mares interiores, Grupo C1, de las estrategas C, fue visto exclusivamente en aguas internas más protegidas de los mares interiores, donde se tiene una constante estratificación por influencia de EW, producto de importantes entradas de agua dulce (Iriarte, 2018; Saldías et al., 2019) que resultan en bajas salinidades (<31) (Pérez-Santos et al., 2021) y un buen acceso a luz solar

a la columna de agua. Las múltiples entradas de agua dulce, en conjunto con escurrimientos de SAAW de origen oceánico contribuyen a los altos niveles de macronutrientes en estas áreas (Iriarte et al., 2007; Aracena et al., 2011), proporcionando condiciones beneficiosas para las especies pertenecientes a las estrategas C ("Condiciones 1", Figura 9). Grupos S4 y S5, pertenecientes a las estrategas S y siendo los únicos grupos con especies "tradicionalmente S" (al tener una distribución en los gradientes ambientales esperable para dicha estrategia), tuvieron una presencia importante en las mismas condiciones afines a grupo C1, aunque se espera que en condiciones posteriores a un agotamiento de nutrientes producto de rápido crecimiento fitoplanctónico estas tengan una importante ventaja dadas las capacidades mixotróficas de sus especies integrantes. El menor consumo de nutrientes por parte de estrategas S puede dar paso a una reposición de los niveles de nutrientes previamente agotados, restableciendo las condiciones iniciales, sin embargo, la disponibilidad de luz no siempre será la misma, en el gráfico C-S-R la cantidad de luz está dada por el nivel de mezcla (Reynolds, 1988), el cual puede aumentar por factores climáticos como la influencia de fuertes vientos o la cobertura de nubes. Sin embargo, en la Patagonia Chilena, durante los deshielos de glaciares se libera "limo glacial", el cual en altas cantidades puede aumentar la turbidez del agua dándole un aspecto lechoso y reduciendo el acceso de luz solar (Montecino y Pizarro, 2008), por lo que puede tenerse baja cantidad de luz sin necesidad de tener un alto nivel de mezcla, resultando en la posibilidad de encontrar condiciones favorables para especies de los grupos pertenecientes a las estrategas R (R1,R2,R3(A,B), R4 y R5) tanto en plataforma continental como mares interiores. Finalmente, se tuvieron las especies de los grupos S1,S2 y S3, que, según los límites establecidos en el gráfico C-S-R, debieran pertenecer a estrategas S, pero que no fueron características de la estrategia al estar mejor adaptadas a condiciones de alta mezcla, compartiendo

características en este sentido con estrategas R, las condiciones favorables para estos grupos pudieron encontrarse en áreas de los mares de la plataforma continental donde la influencia de SAAW, y en menor medida MSAAW, dan condiciones más oligotróficas con niveles moderados de nitrato, fosfato y bajos niveles de ácido silícico (Silva y Vargas, 2014; Farías et al., 2018; Galán et al., 2021; Crosswell et al., 2022). A nivel general se cumple lo visto por estudios previos donde generalistas (estrategas R tradicionales) predominan en ambientes de transición mientras que especialistas (grupo C1, estrategas S tradicionales) ocupan áreas con condiciones más estables (Smayda y Reynolds, 2001; Reynolds, 2006).

Es importante mencionar que el modelo de las estrategias C-S-R tiene ciertas limitaciones a la hora de ser usado para el estudio de comunidades fitoplanctónicas, siendo una de estas un factor relevante para el estudio del fitoplancton en la zona: las clases de tamaño. Los limites entre estrategias definidos por la S/V y DLM son aplicables para la porción perteneciente al microfitoplancton (20-200µm)y nanofitoplancton (2-20 µm), lo que si bien permite utilizar este acercamiento durante los meses más productivos de primavera y verano, donde se encuentran de forma predominante grandes diatomeas formadoras de cadenas (Iriarte et al., 2007), deja de ser aplicable en otoño y principalmente invierno, donde organismos de tamaños menores como los pertenecientes al picofitoplancton (<2 µm) se vuelven el grupo predominante debido a las condiciones de escaza luz y fotoperiodo reducido (Iriarte et al., 2007; Zingone et al., 2010). Otra limitante, la cual pudo observarse en este estudio, es que el nivel de mezcla no parece ser siempre indicativo de la cantidad de luz disponible, pues condiciones climáticas somo cobertura de nubes, o físicas como la obstrucción de la luz por limo glacial hacen posible tener áreas con bajo nivel de mezcla y poco acceso a luz solar.

## 7. CONCLUSIONES

La Patagonia Chilena es una región altamente productiva cuyo estudio en general se ha limitado a estudios puntuales (Iriarte et al., 2001; Alves-de-Souza, 2008; Pérez-Santos et al., 2021). En esta investigación se abarcó una amplia área que incluyó desde plataforma continental a mares interiores, entre distintos años (2018-2024) y durante meses de primavera y verano, caracterizando sus condiciones en base a medidas de temperatura, salinidad y PAR, así como a la presencia de distintas masas de agua. La caracterización de las tres masas de agua presentes: EW, SAAW y MSAAW permitió identificar 6 zonas principales (PC Norte, Zona Jacaf-Puyuhuapi, Zona de Transición, PC Central, MI Central-Sur y Golfo Almirante Montt) con características propias. El agrupamiento de las 53 especies representativas en las estrategias C-S-R permitió la identificación de 11 grupos funcionales a lo largo de los gradientes ambientales con sus respectivas condiciones afines, evidenciando la predominancia generalizada de diatomeas generalistas (R1, R2, R3(A,B), R4 y R5) frente a restos de especies, teniendo la mayor distribución de todos los grupos a lo largo de los gradientes y ocupando las 6 zonas identificadas, encontrándose de forma abundante tanto en plataforma continental como en mares interiores, mientras que especialistas pertenecientes principalmente a "estrategas S tradicionales" (S4 y S5) junto al grupo C1 se limitaron en su mayoría a zonas con condiciones estables, aunque incluso en estas zonas se encontraron mayores cantidades de estrategas R. Pudo observarse una separación de las especies pertenecientes a estrategas S teniendo grupos con características no propias a esta estrategia (S1,S2 y S3) al encontrarse en condiciones de alta mezcla, así mismo especies pertenecientes a estrategas C y que no pudieron ser agrupadas, como *Heterocapsa triquetra* y *Karlodinium* spp., tuvieron distribuciones similares a estos grupos y saliendo de lo que Reynolds

(1988) define como estrategas C y teniéndose una aparente "transición" entre estrategias en lugar de "verdaderos C". Las clases de tamaño son un factor limitante para el modelo C-S-R, sobre todo durante otoño e invierno donde el microfitoplancton es reemplazado en su mayoría por el nanofitoplancton. En esta región el nivel de mezcla en el eje S/V x MDL del gráfico C-S-R no pareció ser completamente representativo de cantidad de luz, pues factores como el limo glacial y la cobertura de nubes permiten tener áreas con baja cantidad de luz y baja mezcla, lo que, sumado a las limitaciones relacionadas al tamaño celular, sugieren que el modelo de Reynolds no es correctamente aplicable para el estudio de los ensambles fitoplanctónicas en los amplios gradientes ambientales de la Patagonia Chilena.

## 8. REFERENCIAS


Aiken, C.M., 2008. Barotropic tides of the Chilean Inland Sea and their sensitivity to basin geometry. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 113.

Alves-de-Souza, C., González, M. T., & Iriarte, J. L. (2008). Functional groups in marine phytoplankton assemblages dominated by diatoms in fjords of southern Chile. *Journal of Plankton Research*, *30*(11), 1233-1243.

Alves-de-Souza, C., Iriarte, J. L., & Mardones, J. I. (2019). Interannual variability of Dinophysis acuminata and Protoceratium reticulatum in a Chilean fjord: Insights from the realized niche analysis. *Toxins*, 11(1), 19.

Alvites Gutierrez, D. A. (2016). Variabilidad espacial y calcificación de las comunidades de Cocolitoforidos en el sistema de afloramiento costero frente al Callao.

Aracena, C., Lange, C. B., Iriarte, J. L., Rebolledo, L., & Pantoja, S. (2011). Latitudinal patterns of export production recorded in surface sediments of

the Chilean Patagonian fjords (41–55 S) as a response to water column productivity. *Continental Shelf Research*, 31(3-4), 340-355.

Avaria, S., Cáceres, C., Castillo, P. et al. (2003) Distribución del microfitoplancton marino en la zona Estrecho de Magallanes-Cabo de Hornos, Chile, en la primavera de 1998 (Crucero Cimar-3 Fiordos). *Cienc. Tecnol. Mar*, 26, 79– 96.

Baldrich, Á.M., Díaz, P.A., Rosales, S.A., Rodríguez-Villegas, C., Álvarez, G., Pérez-Santos, I., Díaz, M., Schwerter, C., Araya, M., Reguera, B., 2024. An unprecedented bloom of oceanic dinoflagellates (Karenia spp.) inside a fjord within a highly dynamic multifrontal ecosystem in Chilean Patagonia. *Toxins*, 16, 77.

Barton, A. D., Irwin, A. J., Finkel, Z. V., & Stock, C. A. (2016). Anthropogenic climate change drives shift and shuffle in North Atlantic phytoplankton communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(11), 2964-2969.

Cuevas, L. A., Tapia, F. J., Iriarte, J. L., González, H. E., Silva, N., & Vargas, C. A. (2019). Interplay between freshwater discharge and oceanic waters modulates phytoplankton size-structure in fjords and channel systems of the Chilean Patagonia. *Progress in Oceanography*, 173, 103-113.

Díaz, P.A., Pérez-Santos, I., Baldrich, Á.M., Álvarez, G., Schwerter, C., Araya, M., Aravena, Á., Cantarero, B., Carbonell, P., Díaz, M., 2024b. Small-scale biophysical interactions and Dinophysis blooms: Case study in a strongly stratified Chilean fjord. *Journal of Marine Science and Engineering*, 12, 1716.

Dresner, M. (2008). Using research projects and qualitative conceptual modeling to increase novice scientists' understanding of ecological complexity. *Ecological Complexity*, 5(3), 216-221.

Dray, S., & Dufour, A. B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software*, 22, 1-20.

Dolédec, S., Chessel, D., & Gimaret-Carpentier, C. (2000). Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, 81(10), 2914-2927.

Farías, L., Bello, E., Arancibia, G., Fernandez, J., 2018. Distribution of dissolved methane and nitrous oxide in Chilean coastal systems of the Magellanic Sub-Antarctic region (50°–55° S). *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 215, 229-240.

Galán, A., Saldías, G.S., Corredor-Acosta, A., Muñoz, R., Lara, C., Iriarte, J.L., 2021. Argo float reveals biogeochemical characteristics along the freshwater gradient off western Patagonia. *Frontiers in Marine Science*, 8, 613265.

González, H. E., Castro, L., Daneri, G., Iriarte, J. L., Silva, N., Vargas, C. A., ... & Sánchez, N. (2011). Seasonal plankton variability in Chilean Patagonia fjords: carbon flow through the pelagic food web of Aysen Fjord and plankton dynamics in the Moraleda Channel basin. *Continental Shelf Research*, 31(3-4), 225-243.

González, H., Castro, L., Daneri, G., Iriarte, J., Silva, N., Tapia, F., Teca, E., & Vargas, C. (2013). Land–ocean gradient in haline stratification and its effects on plankton dynamics and trophic carbon fluxes in Chilean Patagonian fjords (47–50°S). *Progress In Oceanography*, 119, 32-47.

González-Gil, S., Velo-Suarez, L., Gentien, P., Ramilo, I., Reguera, B., 2010. Phytoplankton assemblages and characterization of a Dinophysis acuminata population during an upwelling–downwelling cycle. *Aquat. Microb. Ecol*. 58 (3), 273–286.

Henley, S.F., Tuerena, R.E., Annett, A.L., Fallick, A.E., Meredith, M.P., Venables, H.J., Clarke, A., Ganeshram, R.S., 2017. Macronutrient supply, uptake and

recycling in the coastal ocean of the west Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 139, 58-76.

Hillebrand, H., Dürselen, C. D., Kirschtel, D., Pollingher, U., & Zohary, T. (1999). Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of phycology*, 35(2), 403-424.

Hillebrand, H., Acevedo-Trejos, E., Moorthi, S. D., Ryabov, A., Striebel, M., Thomas, P. K., & Schneider, M. L. (2022). Cell size as driver and sentinel of phytoplankton community structure and functioning. *Functional Ecology*, 36(2), 276-293.

Hooper, D. U., Chapin III, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., et al. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, *75*(1), 3-35.

Hutchinson, G. (1957). Concluding remarks. Cold Springs Harbor Symp. Quant. Biol. 22: 415-427. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? Amer. *Nature*, *93*, 145-159.

Iriarte, J., 2018. Natural and human influences on marine processes in Patagonian Subantarctic coastal waters. *Front Mar Sci*. 2018; 5: 360.

Iriarte, J. L., Kusch, A., Osses, J., Ruiz, M., & Iriarte, J. L. (2001). Phytoplankton biomass in the sub-Antarctic area of the Straits of Magellan (53 S), Chile during spring-summer 1997/1998. *Polar Biology*, 24, 154-162.

Iriarte, J. L., González, H. E., Liu, K. K., Rivas, C., & Valenzuela, C. (2007). Spatial and temporal variability of chlorophyll and primary productivity in surface waters of southern Chile (41.5–43 S). Estuarine, *Coastal and Shelf Science*, 74(3), 471-480.

Iriarte, J. L., Pantoja, S., González, H. E., Silva, G., Paves, H., Labbé, P., ... & Häussermann, V. (2013). Assessing the micro-phytoplankton response to

nitrate in Comau Fjord (42 S) in Patagonia (Chile), using a microcosms approach. *Environmental monitoring and assessment*, 185, 5055-5070.

Iriarte, J. L., Pantoja, S., & Daneri, G. (2014). Oceanographic Processes in Chilean Fjords of Patagonia: From small to large-scale studies. *Progress In Oceanography*, *129*, 1-7.

Jacob, B. G., Tapia, F. J., Daneri, G., Iriarte, J. L., Montero, P., Sobarzo, M., & Quiñones, R. A. (2014). Springtime size-fractionated primary production across hydrographic and PAR-light gradients in Chilean Patagonia (41–50 S). *Progress in Oceanography*, 129, 75-84.

Jales, M. C., Feitosa, F. A., Koening, M. L., Montes, M. D. J. F., & Pedrosa, V. B. (2022). Influence of abiotic factors on phytoplankton diversity and distribution in an atoll environment. *Acta Botanica Brasilica*, 35, 503-516.

Labbé-Ibáñez, P., Iriarte, J. L., & Pantoja, S. (2015). Respuesta del microfitoplancton a la adición de nitrato y ácido silícico en fiordos de la Patagonia chilena. *Latin american journal of aquatic research*, *43*(1), 80-93.

Legendre, P. and Legendre, L.: Numerical Ecology, 3rd English edition, *Elsevier Science BV*, Amsterdam, 1006 pp., 2012.

Linford, P., Pérez-Santos, I., Montero, P., Díaz, P.A., Aracena, C., Pinilla, E., Barrera, F., Castillo, M., Alvera-Azcárate, A., Alvarado, M., 2024. Oceanographic processes driving low-oxygen conditions inside Patagonian fjords. *Biogeosciences*, 21, 1433-1459.

Litchman, E., de Tezanos Pinto, P., Edwards, K. F., Klausmeier, C. A., Kremer, C. T., & Thomas, M. K. (2015). Global biogeochemical impacts of phytoplankton: a trait-based perspective. *Journal of ecology*, *103*(6), 1384-1396.

Llanillo, P., Pelegrí, J.L., Duarte, C.M., Emelianov, M., Gasser, M., Gourrion, J., Rodríguez-Santana, Á., 2012. Meridional and zonal changes in water properties along the continental slope off central and northern Chile. *Ciencias Marinas*, 38, 307'332.

Moffat, C., Tapia, F.J., Nittrouer, C.A., Hallet, B., Bown, F., Boldt Love, K., Iturra, C., 2018. Seasonal evolution of ocean heat supply and freshwater discharge from a rapidly retreating tidewater glacier: Jorge Montt, Patagonia. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 123, 4200-4223.

Montecino, V., Pizarro, G., 2008. Primary productivity, biomass, and phytoplankton size in the austral Chilean channels and fjords: spring–summer patterns. In: Silva, N., Palma, S. (Eds.), Progress in the Oceanographic Knowledge of Chilean Interior Water, from Puerto Montt to Cape Horn. *Comité Oceanográfico Nacional-Pontificia Universidad Católica de Valparaíso*, pp. 93–97.

Narváez, D.A., Vargas, C.A., Cuevas, L.A., García-Loyola, S.A., Lara, C., Segura, C., Tapia, F.J., Broitman, B.R., 2019. Dominant scales of subtidal variability in coastal hydrography of the Northern Chilean Patagonia. *Journal of Marine Systems*, 193, 59-73.

Reynolds, C. S., 1988. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. In Sandgren, C. D. (ed.), Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton. *Cambridge University Press, Cambridge*: 338–433.

Reynolds, C. S. (2006). The ecology of phytoplankton. *Cambridge University Press*.

Roelke, D. L., & Spatharis, S. (2015). Phytoplankton assemblage characteristics in recurrently fluctuating environments. *PLoS One*, 10(3), e0120673.

Pantoja, S., Iriarte, J. L., & Daneri, G. (2011). Oceanography of the chilean patagonia. Continental shelf research, 31(3-4), 149-153.

Pérez-Santos, I., Díaz, P. A., Silva, N., Garreaud, R., Montero, P., Henríquez-Castillo, C. et al. (2021). Oceanography time series reveals annual asynchrony input between oceanic and estuarine waters in Patagonian fjords. Science of The Total Environment, 798, 149241.

Poblete-Ulloa, J., Gutiérrez, M.H., Lange, C.B., Narváez, D.A., Montero, P., González, H.E., Fernández, C., 2024. Freshwater discharge drives latitudinal changes of phytoplankton composition on the continental shelf off Chilean Patagonia. *Journal of Marine Systems*, 103993.

Polechová, J., & Storch, D. (2008). Ecological niche. *Encyclopedia of ecology*, 2, 1088-1097.

Quiroga, E., Ortiz, P., González-Saldías, R., Reid, B., Tapia, F., Pérez-Santos, I., Rebolledo, L., Mansilla, R., Pineda, C., Cari, I., Salinas, N., Montiel, A., & Gerdes, D. (2016). Seasonal benthic patterns in a glacial Patagonian fjord: the role of suspended sediment and terrestrial organic matter. Marine Ecology Progress Series, 561, 31-50.

Saldías, G.S., Figueroa, P.A., Carrasco, D., Narváez, D.A., Pérez-Santos, I., Lara, C., 2024. Satellite-Derived Variability of Sea Surface Salinity and Geostrophic Currents off Western Patagonia. *Remote Sensing*, 16, 1482.

Saldías, G.S., Sobarzo, M., Quiñones, R., 2019. Freshwater structure and its seasonal variability off western Patagonia. *Progress in Oceanography*, 174, 143-153.

Salmaso, N., Naselli-Flores, L., & Padisak, J. (2015). Functional classifications and their application in phytoplankton ecology. *Freshwater Biology*, 60(4), 603-619.

Silva, N. 2006. Oxígeno disuelto, pH y nutrientes en canales y fiordos australes. In: N. Silva & S. Palma (eds.). Avances en el conocimiento oceanográfico de las aguas interiores chilenas, Puerto Montt a Cabo de Hornos. Comité Oceanográfico Nacional, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, pp. 31-36.

Silva, N., Rojas, N., & Fedele, A. (2009). Water masses in the Humboldt Current System: Properties, distribution, and the nitrate deficit as a chemical water mass tracer for Equatorial Subsurface Water off Chile. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56(16), 1004-1020.

Silva, N., & Vargas, C. A. (2014). Hypoxia in Chilean patagonian fjords. *Progress in Oceanography*, 129, 62-74.

Smayda, T. J. and Reynolds, C. S. (2001) Community assembly in marine phytoplankton; application of recent models to harmful dinoflagellate blooms. J. *Plankton Res*., 23, 447–461

Smayda, T. J. and Reynolds, C. S. (2003) Strategies of marine dinoflagellate survival and some rules of assembly. J. Sea Res., 49, 95– 106.

Smayda, T. J., & Villareal, T. A. (1989). The 1985 'brown-tide'and the open phytoplankton niche in Narragansett Bay during summer. In *Novel phytoplankton blooms: causes and impacts of recurrent brown tides and other unusual blooms* (pp. 159-187). Berlin, *Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg*.

Sosik, H. M., & Olson, R. J. (2007). Automated taxonomic classification of phytoplankton sampled with imaging-in-flow cytometry. *Limnology and Oceanography: Methods*, 5(6), 204-216.

Spatharis, S., Mouillot, D., Chi, T. D., Danielidis, D. B., & Tsirtsis, G. (2009). A niche-based modeling approach to phytoplankton community assembly rules. *Oecologia*, 159, 171-180.

Strub, P.T., James, C., Montecino, V., Rutllant, J.A., Blanco, J.L., 2019. Ocean circulation along the southern Chile transition region (38–46 S): Mean, seasonal and interannual variability, with a focus on 2014–2016. *Progress in Oceanography*, 172, 159-198.

Tamayo-Leiva, J., Cifuentes-Anticevic, J., Aparicio-Rizzo, P., Arroyo, J.I., Masotti, I., Díez, B., 2021. Influence of estuarine water on the microbial community structure of Patagonian fjords. *Frontiers in Marine Science*, 8, 611981.

Kalff, J. (2002). Limnology: inland water ecosystems (Vol. 592). *New Jersey: Prentice Hall.*

Kim, S., Kang, Y., Kim, H., Yih, W., Coats, D., & Park, M. (2008). Growth and grazing responses of the mixotrophic dinoflagellate Dinophysis acuminata as functions of light intensity and prey concentration. *Aquatic Microbial Ecology*, *51*, 301-310. https://doi.org/10.3354/ame01203

Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Stevens, M. H. H., Oksanen, M. J., & Suggests, M. A. S. S. (2007). The vegan package. *Community ecology package*, 10(631-637), 719.

Zheng, Q., Bingham, R., Andrews, O., 2023. Using Sea Level to Determine the Strength, Structure and Variability of the Cape Horn Current. *Geophysical Research Letters*, 50, e2023GL105033.

Zingone, A., Sarno, D., Siano, R., & Marino, D. (2010). The importance and distinctiveness of small-sized phytoplankton in the Magellan Straits. *Polar Biology*, 34(9), 1269–1284.