



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Ecología de los microorganismos marinos en la parte oriental del Canal Beagle

Tesis presentada para optar el título de Doctor/a de la
Universidad de Buenos Aires, en el área de Ciencias Biológicas

Clara Natalia Rodríguez Flórez

Magíster en Ciencias Ambientales

Directora de Tesis: Dra. Andrea Malits

Codirectora de Tesis: Dra. Mariana Lozada

Consejera de estudios: Dra. Irina Izaguirre

Lugar de trabajo: Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET)

Fecha de presentación: Buenos Aires, 02/10/2023

La tesis doctoral titulada “**Ecología de los microorganismos marinos en la parte oriental del Canal Beagle**” fue dirigida por:



Dra. Andrea Malits

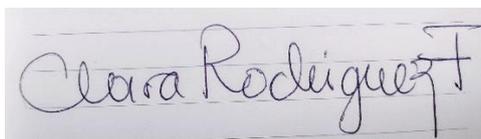
Directora



Dra. Mariana Lozada

Codirectora

Y realizada por:



Clara Natalia Rodríguez Flórez

La tesis fue defendida el 4 de marzo de 2024

Ecología de los microorganismos marinos en la parte oriental del Canal Beagle

Resumen

Esta tesis presenta el primer estudio ecológico y biogeoquímico exhaustivo de la red trófica microbiana de la parte oriental del Canal de Beagle (CB) en los sectores central y este. El estudio se realizó a una escala espacial a lo largo de estos sectores del Canal en el invierno, y en una escala temporal en la subcuenca de la Bahía Ushuaia y aguas adyacentes en el sector central. Este análisis sienta las bases para comprender el ciclo del carbono y el nitrógeno de este sistema subantártico. El CB sigue el paralelo 55 sur a lo largo de la Isla Grande de Tierra del Fuego, conecta los océanos Pacífico y Atlántico en el extremo sur de Sudamérica. Los sectores de estudio comprenden desde la Bahía Lapataia hasta Cabo San Pío, se caracterizan por las redes hidrográficas y turberas en sus valles, evidencian un estrechamiento topográfico notable identificado como el Paso Mackinlay. El paso separa la sección en dos sectores oceanográficos, en adelante definidos como el canal interno y externo, al oeste y al este del paso, respectivamente. A excepción de la geomorfología en forma de U típica de un fiordo, el Canal representa una trampa de sedimentos o un sistema tipo fiordo debido a su intrincada batimetría. Los ecosistemas marinos subantárticos del CB son frágiles, requieren esfuerzos de conservación debido a su vulnerabilidad y a la potencial pérdida de funciones de alto valor ecosistémico, al estar bajo presión ambiental debido al calentamiento global y a las actividades antropogénicas locales. Para discernir el rol de los microorganismos en las redes tróficas de este sistema, se analizaron nutrientes inorgánicos disueltos, carbono orgánico disuelto, la materia orgánica disuelta (MOD), clorofila *a*, abundancias microbianas por citometría de flujo, abundancias de nanoflagelados por microscopía, y la diversidad de procariotas por técnicas moleculares, en el marco de las condiciones hidrográficas. Se observaron diferencias tanto en los parámetros biogeoquímicos como en la estequiometría de nutrientes, al oeste y al este del Paso Mackinlay. Durante el invierno austral, la baja biomasa de fitoplancton estuvo dominada por células pequeñas, en particular los picoeucariotas y del género *Synechococcus*. En las aguas superficiales/subsuperficiales, la red trófica microbiana parece estar impulsada por nitratos y MOD terrígena; el desacoplamiento entre procariotas y nanoflagelados indicaría una baja eficiencia en la transferencia trófica hacia niveles superiores, y el acoplamiento entre virus y procariotas (derivación viral) indicaría que una importante fracción del carbono parece estar siendo remineralizada debido al efecto de la lisis viral y la degradación bacteriana. En profundidad, la entrada de aguas subantárticas en alta mar impulsa la abundancia microbiana. Se sugiere que la derivación viral en las aguas superficiales/subsuperficiales y el tiempo de residencia del agua al oeste del Paso Mackinlay permite que las células infectadas y los productos de lisis viral alcancen las aguas del fondo, lo que impulsa la producción de MOD recalcitrante y lábil allí. En el estudio estacional de la subcuenca de la Bahía de Ushuaia y aguas adyacentes se identificó que las características fisicoquímicas del agua en subsuperficie varían en dos patrones estacionales: otoño-invierno y primavera-verano. Este patrón estacional da lugar a grupos funcionales de fitoplancton y procariotas distintos que varían según la bimodalidad. La biomasa fitoplanctónica de moderada a alta durante la primavera y el verano facilita la exportación de materia orgánica autóctona desde el canal interior hacia aguas más al este y abiertas del Atlántico. En aguas cercanas al fondo, la materia orgánica es más resistente a la degradación microbiana en el verano y el otoño, lo que indica que se está secuestrando carbono en estas estaciones. Los resultados del análisis de ordenación, con la aplicación de modelos ajustados de regresión múltiple aditivos de las variables ambientales, junto con la presencia de arqueas nitrificantes, indicarían la posibilidad de una tendencia bimodal, con procesos de nitrificación que ocurren en algunos casos en verano y durante el otoño. Mientras que, durante el invierno y la primavera, se formula la hipótesis de la ocurrencia de reducción desasimilatoria de nitrato (DNRP). En verano, sin embargo, pueden ocurrir procesos que involucran tanto nitrificación como DNRP. Para comprender la dinámica del ciclo del nitrógeno entre la bahía y la atmósfera, así como la posible interconexión de los ciclos del azufre y del nitrógeno, es crucial determinar si se produce DNRP en este ecosistema marino.

Palabras clave

Ecología acuática microbiana, biogeoquímica, reducción desasimilatoria de nitrato y nitrificación, ecosistemas marinos subantárticos, propiedades hidrográficas, parámetros fisicoquímicos y bio-ópticos, abundancias microbianas, diversidad molecular, ARNr 16S, Canal Beagle, subcuenca de la Bahía Ushuaia

The eastern Beagle Channel's marine microorganism ecology

Abstract

This thesis presents a comprehensive ecological and biogeochemical study of the microbial food web in the eastern Beagle Channel (BC) in the central and eastern sectors. The study was carried out during the winter, spatially along the canal sectors and temporally in the Ushuaia Bay sub-basin and adjacent waters in the central sector. This analysis provides the basis for understanding the carbon and nitrogen cycles of the sub-Antarctic system. The Beagle Channel connects the Pacific and Atlantic Oceans at the southern tip of South America, following the Isla Grande of Tierra del Fuego and running south along the 55th parallel. The sectors studied, from Lapataia Bay to Cape San Pío, are characterised by hydrographic networks and peat bogs in their valleys. A notable topographic narrowing has been identified as the Mackinlay Strait. The Strait separates the section into two oceanographic sectors, hereafter defined as the inner and outer channel, to the west and east of the Strait, respectively. Except for the U-shaped geomorphology typical of a fjord, the Channel represents a sediment trap or fjord-like system due to its intricate bathymetry. The sub-Antarctic marine ecosystems of the BC are fragile, requiring conservation efforts due to their vulnerability and potential loss of high ecosystem value functions, being under environmental pressure due to global warming and local anthropogenic activities. To discern the role of microorganisms in the food webs of this system, dissolved inorganic nutrients, dissolved organic carbon, dissolved organic matter (DOM), chlorophyll a, microbial abundances by flow cytometry, nanoflagellate abundances by microscopy, and prokaryote diversity by molecular techniques were analysed under hydrographic conditions. Differences in both biogeochemical parameters and nutrient stoichiometry were observed west and east of Mackinlay Strait. During the austral winter, the low phytoplankton biomass was dominated by small cells, in particular picoeukaryotes and the genus *Synechococcus*. In surface/subsurface waters, the microbial food web appears to be driven by nitrate and terrigenous DOM; uncoupling between prokaryotes and nanoflagellates would indicate low efficiency in trophic transfer to higher levels and coupling between viruses and prokaryotes (viral shunt) would indicate that an important fraction of carbon appears to be remineralised because of viral lysis and bacterial degradation. At depth, the inflow of sub-Antarctic waters into the deep sea drives microbial abundance. It is suggested that viral shunt in surface/subsurface waters and water residence time west of Mackinlay Strait allows infected cells and viral lysis products to reach bottom waters, which drives the production of recalcitrant and labile DOM there. The seasonal study of the Ushuaia Bay sub-basin and adjacent waters identified that the physicochemical characteristics of the subsurface water vary in two seasonal patterns: autumn-winter and spring-summer. This seasonal pattern gives rise to distinct phytoplankton and prokaryote functional groups that vary according to bimodality. Moderate to high phytoplankton biomass during spring and summer facilitates the export of indigenous organic matter from the inner channel to more eastern, open waters of the Atlantic. In near-bottom waters, organic matter is more resistant to microbial degradation in summer and autumn, indicating that carbon is being sequestered in these seasons. The ordination analysis results, with adjusted additive multiple regression models of environmental variables and the presence of nitrifying archaea, suggest a possible bimodal trend. Nitrification processes occur in some cases during summer and autumn, while desassimilatory nitrate reduction (DNRP) is hypothesized to occur during winter and spring. In summer, both nitrification and DNRP processes may occur. In order to understand the dynamics of the nitrogen cycle between the bay and the atmosphere, and the potential interconnection of the sulphur and nitrogen cycles, it is crucial to determine whether DNRP occurs in this marine ecosystem.

Key words

Microbial aquatic ecology, biogeochemistry, nitrate desassimilatory reduction and nitrification, sub-Antarctic marine ecosystems, hydrographic properties, physicochemical and bio-optical parameters, microbial abundances, molecular diversity, 16S rRNA, Beagle Channel, Ushuaia Bay sub-basin

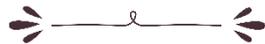
Al territorio fueguino y al bonaerense



A aquellos seres queridos que han partido



A Mamá, Mateo, Jorge, Elda, Mima, Carlos Alberto y Edilma



"People like us who believe in physics know that the distinction between past, present and future is only a stubbornly persistent illusion."

Albert Einstein



Agradecimientos

Equipo de náutica, recursos humanos, y de seguridad del Centro de Austral de Investigaciones Científicas • Ernst Malits • Viviana A. Alder • Irina Izaguirre • Graciela Chappini • Juan Francisco Saad • Celina Flores • Verónica Durán • Natalia Quintero • Leonardo Sciamaro • Guido Bértola • Yamila A. Becker • Luciana Riccialdelli • Andreana M. Cadaillón • Virginia García Alonso • Guillermina García • Natalia Asplanato • Fernando Unrein • María Victoria Quiroga • Franco M. Cabrerizo • Mónica Torres • Patricia Rodríguez • Natalia Dellabianca •



Publicaciones asociadas

Rodríguez-Flórez, C.N., Paczkowska, J., Martín, J., Gil, M.N., Flores-Melo, X. and Malits, A., **2023**. Terrigenous dissolved organic matter input and nutrient-light-limited conditions on the winter microbial food web of the Beagle Channel. *Journal of Marine Systems*, p.103860.

Rodríguez-Flórez, C.N., Malits, A. and Lozada, M., **2020**. 16S rRNA gene amplicon dataset of prokaryotic communities from a subantarctic marine ecosystem: Ushuaia Bay and surrounding waters. *Data in brief*, 32, p.106171.

Recursos financieros

Beca interna doctoral CONICET. Resolución D No 1882 de fecha 10 de agosto de 2017.

Potential consequences of hypoxia for the marine microbial food web in Ushuaia Bay (Beagle Channel, Tierra del Fuego). **PICT-2015-0384, FONCYT. IR: Dra. Andrea Malits** (CADIC-CONICET).

Funcionamiento de la red trófica microbiana en sistemas marinos subpolares contrastantes: el Canal Beagle y el Banco Burdwood-Namuncurá (Atlántico Sudoccidental). **PIP-11220150100368CO. IR: Dra. Andrea Malits** (CADIC-CONICET).

Comunidades microbianas asociadas al alga parda invasora *Undaria pinnatifida* en el ambiente costero Patagónico. **PICT-2018-0903. IR: Dra. Mariana Lozada** (IBIOMAR-CONICET).

Sinergias y conflictos entre las actividades económicas y los socio-ecosistemas de Tierra del Fuego: Mantenimiento de la productividad y los servicios ecosistémicos en el largo plazo. **P-UE 2016: 22920160100077CO. IR: Dr. Guillermo José Martínez Pastur** (CADIC-CONICET).

Fondos personales de la tesista.

Páginas 9 a 11 eliminadas a pedido
del autor

Índice de abreviaturas

Acrónimo: descripción

ACP	Análisis de componentes principales
ANOVA-MR	Análisis de varianza con medidas repetidas
ASV, sigla en inglés	Variante de secuencia de amplicón
C	Carbono
CCA	Corriente Circumpolar Antártica
CCH	Corriente de Cabo de Hornos
CID	Carbono inorgánico disuelto
CIP	Carbono inorgánico particulado
Clo <i>a</i>	Clorofila <i>a</i>
COD	Carbono orgánico disuelto
CODL	Carbono orgánico disuelto lábil
CODR	Carbono orgánico disuelto refractario
CODSL	Carbono orgánico disuelto semi lábil
CODSR	Carbono orgánico disuelto semi refractario
CODUR	Carbono orgánico disuelto ultra refractario
COP	Carbono orgánico particulado
CVMA	Circulación de vuelco meridional del atlántico
FI	Índice de fluorescencia
FID	Fosfato inorgánico disuelto
HIX	Índice de humificación
MEE	Modelo de ecuaciones estructurales
MO	Materia orgánica
MOD	Materia orgánica disuelta
MOD-APM	Materia orgánica disuelta de alto peso molecular
MOD-BPM	Materia orgánica disuelta de bajo peso molecular
MODC	Materia orgánica disuelta cromofórica o coloreada
MODF	Materia orgánica disuelta fluorescente
MODL	Materia orgánica disuelta lábil
MODR	Materia orgánica recalcitrante

MODSL	Materia orgánica semi lábil
MODt	Materia orgánica disuelta terrestre
MOP	Materia orgánica particulada
mSAAW	Agua subantártica modificada
N	Nitrógeno
NF	Nanoflagelados
NID	Nitrógeno inorgánico disuelto
OTU, sigla en inglés	Unidad taxonómica operativa

Lista de figuras

- Figura 1.** Esquema conceptual de la estrategia de muestreo. COD: carbono orgánico disuelto, MODC: materia orgánica disuelta cromofórica o coloreada, MODF: materia orgánica disuelta fluorescente, clo a: clorofila a, NF: nanoflagelados..... 35
- Figura 2.** (A) Mapa que muestra la ubicación del Canal Beagle en el extremo sur de América del Sur; la dirección principal de las corrientes regionales más relevantes se esquematiza con flechas. (B) Diagrama de temperatura potencial de salinidad (T-S). (C) Una vista ampliada del Canal Beagle que muestra su batimetría (gradiente de color), redes fluviales y estaciones de muestreo para este estudio. Canal interior: Bahía Lapataia (flecha roja), Bahía Golondrina (flecha morada) y Bahía Ushuaia (estación 13). La ciudad de Ushuaia está marcada con un color amarillo, la Bahía Encerrada con un punto verde y el Río Encajonado con una flecha azul. La flecha amarilla vertical indica la ubicación del Paso Mackinlay. 49
- Figura 3.** Análisis de datos desagregados por objetivo específico..... 51
- Figura 4.** Variabilidad horizontal representada por la mediana, y vertical de las mediciones de (A) temperatura, (B) salinidad, y concentraciones de (C) oxígeno disuelto y (D) clorofila a en la columna de agua del Canal Beagle durante el invierno austral. Los gráficos de cajas y bigotes muestran la mediana de las variables. Las estaciones se indican con números encima de las cajas y bigotes. El percentil 75 (Q3) hasta el valor máximo está indicado por la línea superior en las cajas y bigotes, y el percentil 25 (Q1) hasta el valor mínimo está indicado por la línea inferior..... 55
- Figura 5.** Distribución horizontal de (A) turbidez, (B) $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$, (C) amonio, (D) fosfato y (E) ácido silícico en las aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) y de fondo del Canal Beagle durante el invierno austral..... 57
- Figura 6 .** Distribución horizontal de (A) COD, (B) SUVA_{254} , (C) a_{375} , y (D) relación de pendiente (S_R) en las aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) y de fondo del Canal Beagle durante el invierno austral..... 60
- Figura 7.** Distribución horizontal de la abundancia total de (A) pico-nanofitoplancton, (B) nanoflagelados: NF, (C) procariotas, y (D) virus en las aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) y de fondo del Canal Beagle durante el invierno austral. 62
- Figura 8.** Gráficas de análisis de componentes principales de variables fisicoquímicas, bio-ópticas y biológicas relacionadas de (A) aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) y (B) aguas de fondo del Canal Beagle durante el invierno austral. Los círculos negros representan la transecta 1 y los círculos vacíos representan la transecta 2 en el canal interno. Los triángulos negros representan el canal externo, la transecta 3. Temp: temperatura, Sal: salinidad, NF: nanoflagelados, clo a: clorofila a. 64
- Figura 9.** Diagrama de trayectorias/senderos para el modelo de ecuaciones estructurales que relaciona nitrato+nitrito ($\text{NO}_3 + \text{NO}_2$), SUVA_{254} y salinidad (Sal) con la abundancia de procariotas, virus, nanoflagelados (NF) y clorofila a (clo a) de (A) aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) y (B) aguas de fondo, respectivamente, del Canal de

Beagle durante el invierno austral. Los números junto a cada flecha son coeficientes de regresión estandarizados del MEE. Las flechas negras sólidas representan trayectorias significativas ($p < 0,05$), las flechas negras punteadas representan trayectorias no significativas.	67
Figura 10. Bahía Ushuaia y aguas adyacentes en el Canal Beagle. Se marcan los sitios de muestreo (A, B, C, y D), se señalan la ubicación de las plantas de tratamiento de efluentes (en color naranja y negro), los ríos (diagrama en azul-celeste) y la localización del matadero municipal (con la letra M).....	84
Figura 11. Perfiles verticales de las principales características hidrográficas estacionales (2017-2018). A) Temperatura, B) salinidad, C) oxígeno disuelto, D) fluorescencia-clo a, y, E) turbidez.	90
Figura 12. A) Variabilidad estacional de la clorofila a de 0 a 50 m de profundidad, B) clorofila a integrada hasta 50 m de profundidad, C) clorofila a analítica frente a fluorescencia.....	93
Figura 13. Aguas subsuperficiales (20 m de profundidad, n=34). A) análisis de componentes principales (ACP) y diagrama de cajas y bigotes para B) COD, C) amonio, D) NO_3+NO_2 , E) ácido silícico, F) fosfato. Incluye la codificación de las comparaciones post-hoc (Tabla 4), letras diferentes indican diferencias significativas. Los puntos azules representan las muestras tomadas en otoño, los morados las de invierno, los verdes la primavera y los amarillo el verano.....	95
Figura 14. Fondo ($\cong 140$ m de profundidad, ACP n=26). A) análisis de componentes principales (PCA) y diagrama de cajas y bigotes para B) COD, C) amonio, D) NO_3+NO_2 , E) ácido silícico, F) fosfato. Incluye la codificación de las comparaciones post-hoc (Tabla 6). Letras diferentes indican diferencias significativas. Los puntos azules representan las muestras tomadas en otoño, los morados las de invierno, los verdes la primavera y los amarillo el verano.....	99
Figura 15. Aguas subsuperficiales (20 m de profundidad). Variación estacional de: A) contribución de formas de nitrógeno inorgánico disuelto expresada en el porcentaje de la mediana, B) concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (NID), C) relación de NID a fosfato inorgánico disuelto (FID), y D) relación del ácido silícico a NID. El cálculo de los cuartiles en los diagramas de cajas y bigotes se realizó considerando la mediana.	103
Figura 16. Aguas de fondo ($\cong 140$ m de profundidad). Variación estacional de: A) contribución de formas de nitrógeno inorgánico disuelto expresada en el porcentaje de la mediana, B) concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (NID), C) relación de NID a fosfato inorgánico disuelto (FID), y D) relación del ácido silícico a NID. El cálculo de los cuartiles en los diagramas de cajas y bigotes se realiza considerando le mediana.....	104
Figura 17. Índices de calidad de la materia orgánica en aguas subsuperficiales (20 m de profundidad). Índice de humificación: HIX. Índice de frescura: $\beta:\alpha$. Índice de fluorescencia: FI. El cálculo de los cuartiles en los diagramas de cajas y bigotes se realizó considerando la mediana.	112

- Figura 18.** Índices de calidad de la materia orgánica en aguas de fondo (\cong 140 m de profundidad). Índice de humificación: HIX. Índice de frescura: $\beta:\alpha$. Índice de fluorescencia: FI. El cálculo de los cuartiles en los diagramas de cajas y bigotes fue realizado teniendo en cuenta la mediana. 113
- Figura 19.** Aguas subsuperficiales (20 m de profundidad). Variación estacional de las abundancias microbianas analizadas por citometría de flujo y contribuciones relativas. A) bacterias/arqueas con bajo contenido de ácido nucleico (LNA), bacterias/arqueas con alto contenido de ácido nucleico (HNA). B) virus con fluorescencia de ácido nucleico baja (VLow), virus con fluorescencia de ácido nucleico media (VMed), virus con fluorescencia de ácido nucleico alta (VHigh). C) Nanoeucariotas (NE), piceoeucariotas (PE), y Synechococcus (Syn)..... 116
- Figura 20.** Aguas subsuperficiales (20 m de profundidad). Análisis de componentes principales. Sal: salinidad, COD: carbono orgánico disuelto, clo a: clorofila a. Los puntos azules representan las muestras tomadas en otoño, los morados las de invierno, los verdes la primavera y los amarillo el verano..... 119
- Figura 21.** Fondo (\cong 140 m de profundidad). Variación estacional de las abundancias microbianas por citometría de flujo y contribuciones relativas. A) Procariotas: bacterias/arqueas con bajo contenido de ácido nucleico (LNA), bacterias/arqueas con alto contenido de ácido nucleico (HNA). B) Virus: virus con fluorescencia de ácido nucleico baja (VLow), virus con fluorescencia de ácido nucleico media (VMed), virus con fluorescencia de ácido nucleico alta (VHigh). 122
- Figura 22.** Fondo (\cong 140 m de profundidad). Análisis de componentes principales. OD: oxígeno disuelto, COD: carbono orgánico disuelto, Turbi: turbidez, NO_3+NO_2 : nitrato+nitrito. Los puntos azules representan las muestras tomadas en otoño, los morados las de invierno, los verdes la primavera y los amarillo el verano. 124
- Figura 23.** Aguas subsuperficiales (20 m de profundidad). Proporción de los reinos de procariotas, principales filos de muestras de otoño, invierno y verano..... 127
- Figura 24.** Aguas subsuperficiales (20 m de profundidad). Principales clases y órdenes de procariotas en las muestras de otoño, invierno y verano. 128
- Figura 25.** Aguas subsuperficiales (20 m de profundidad). Principales familias y géneros de procariotas en las muestras de otoño, invierno y verano. 129
- Figura 26.** Fondo (\cong 140 m de profundidad). Proporción de los reinos de procariotas, principales filos de muestras de otoño, invierno y verano. 131
- Figura 27.** Fondo. Principales clases y órdenes de procariotas en las muestras de otoño, invierno y verano..... 132
- Figura 28.** Fondo (\cong 140 m de profundidad). Principales familias y géneros de procariotas en las muestras de otoño, invierno y verano. 133

Figura A. 1. Aguas subsuperficiales de la Bahía Ushuaia y aguas adyacentes. Valores predichos vs. valores observados (puntos rojos y azules) de los modelos escogidos.	155
Figura A. 2. Aguas de fondo de la Bahía Ushuaia y aguas adyacentes. Panel superior, valores predichos vs. valores observados (puntos rojos y azules) del modelo escogido. Panel inferior, gráfico de dispersión de los valores observados.	156
Figura A. 3. Aguas de fondo de la Bahía Ushuaia y aguas adyacentes. Puntos valores observados, línea predichos del modelo escogido.	157

Lista de tablas

Tabla 1. Frecuencia de Brunt-väisälä (N^2 , s^{-1}) en las estaciones de muestreo. n/a: no aplicable.	54
Tabla 2. Relaciones NID, NID:FID y ácido silícico:NID en las aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) y de fondo, NID: nitrógeno inorgánico disuelto, FID: fósforo inorgánico disuelto. ES: error estándar.	58
Tabla 3. Puntuaciones de variables para el primer y segundo eje del ACP de variables fisicoquímicas, bio-ópticas y microbianas en el Canal Beagle de aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) y de fondo. Temp: temperatura, Sal: salinidad, $NO_3 + NO_2$: nitrato+nitrito, $SUVA_{254}$, clo a: clorofila a, pico-nanofitoplancton, NF: abundancia de nanoflagelados, procariotas y virus. n/a: no disponible.	65
Tabla 4. Resumen de la tabla AICc de las variables fisicoquímicas y bio-ópticas que influyen en la abundancia de microorganismos marinos y la clorofila a de las aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) y de fondo (clo a: clorofila a, abundancia de pico-nanofitoplancton, $NO_3 + NO_2$: nitrato+nitrito, Sal: salinidad y $SUVA_{254}$), de los modelos lineales de regresión múltiple significativos.	66
Tabla 5. Muestreo en la Bahía Ushuaia y aguas adyacentes.	86
Tabla 6. Propiedades de la columna de agua, media \pm error estándar (ES). O: otoño, I: invierno, P: primavera, V: verano.	91
Tabla 7. Aguas subsuperficiales (20 m de profundidad). Índices de correlación de los nutrientes inorgánicos con el primer y segundo eje del ACP.	96
Tabla 8. Aguas subsuperficiales (20 m de profundidad). Anova de medidas repetidas (MR) con modelos de mínimos cuadrados generalizados (GLS) aplicados a los nutrientes inorgánicos y al carbono orgánico disuelto, y comparaciones post-hoc, múltiples de Tukey. Códigos de significancia: 0 '****' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1. VR: variable respuesta. Modelo: $gls(VR \sim Estación, correlation = corAR1(form = \sim 1 Estación), BASE, weights = varPower())$.	97
Tabla 9. Aguas de fondo (\cong 140 m de profundidad). Índices de correlación de los nutrientes inorgánicos con el primer y segundo eje del ACP.	100
Tabla 10. Análisis estadístico de aguas de fondo. Anova de medidas repetidas (MR) con modelos de mínimos cuadrados generalizados (GLS) aplicados a los nutrientes inorgánicos y al carbono orgánico disuelto, y comparaciones post-hoc, múltiples de Tukey. Códigos de significancia: 0 '****' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1. VR: variable respuesta. Modelo: $gls(VR \sim Estación, correlation = corAR1(form = \sim 1 Estación), BASE, weights = varPower())$.	101
Tabla 11. Aguas subsuperficiales (20 m de profundidad). Modelos de regresión múltiple aditivos seleccionados por el método de AICc. Variable respuesta: COD y nutrientes inorgánicos.	

Temp: temperature, Sal: salinidad, Turbi: turbidez, OD: oxígeno disuelto, VR: variable respuesta.....	107
Tabla 12. Aguas subsuperficiales (20 m de profundidad). Resultados de los modelos seleccionados y ajustados por regresiones de OLS. Variable respuesta: COD y nutrientes inorgánicos. Temp: temperature, Sal: salinidad, Turbi: turbidez, OD: oxígeno disuelto. ..	107
Tabla 13. Aguas subsuperficiales (20 m de profundidad). Efectos principales de los resultados de las regresiones por OLS. Variable respuesta: COD y nutrientes inorgánicos. Temp: temperature, Sal: salinidad, Turbi: turbidez, OD: oxígeno disuelto, VR: variable respuesta, VE: variable explicativa.....	107
Tabla 14. Aguas de fondo (\cong 140 m de profundidad). Modelos de regresión múltiple aditivos seleccionados por el método de AICc. Variable respuesta: nutrientes inorgánicos. Temp: temperature, Sal: salinidad, Turbi: turbidez, OD: oxígeno disuelto, VR: variable respuesta.	110
Tabla 15. Aguas de fondo (\cong 140 m de profundidad). Resultados de los modelos seleccionados y ajustados por regresiones de OLS. Variable respuesta: COD y nutrientes inorgánicos. Temp: temperature, Sal: salinidad, Turbi: turbidez, OD: oxígeno disuelto.	110
Tabla 16. Aguas de fondo (\cong 140 m de profundidad). Efectos principales de los resultados de las regresiones por OLS. Variable respuesta: COD y nutrientes inorgánicos. Temp: temperature, Sal: salinidad, Turbi: turbidez, OD: oxígeno disuelto, VR: variable respuesta, VE: variable explicativa.	110
Tabla 17. Aguas subsuperficiales (20 m de profundidad). ANOVA de medidas repetidas (MR) con modelos de mínimos cuadrados generalizados (GLS) aplicados a procariotas y virus, y comparaciones post-hoc, múltiples de Tukey. Códigos de significancia: 0 ‘****’ 0.001 ‘***’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1. VR: variable respuesta. Modelo: gls(VR~Estación, correlation = corAR1(form = ~ 1 Estación), BASE, weights=varPower()).	117
Tabla 18. Aguas subsuperficiales (20 m de profundidad). Puntajes para abundancias microbianas y principales variables ambientales para el primer y segundo eje del PCA.	120
Tabla 19. Aguas fondo (\cong 140 m de profundidad). Anova de medidas repetidas (MR) con modelos de mínimos cuadrados generalizados (GLS) aplicados a procariotas, y comparaciones post-hoc, múltiples de Tukey. Códigos de significancia: 0 ‘****’ 0.001 ‘***’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1. VR: variable respuesta. Modelo: gls(VR~Estación, correlation = corAR1(form = ~ 1 Estación), BASE, weights=varPower()).	123
Tabla 20. Fondo (\cong 140 m de profundidad). Puntajes para abundancias microbianas y principales variables ambientales para el primer y segundo eje del ACP.	125
Tabla 21. Aguas subsuperficiales (20 m de profundidad). Métricas del ensamble de procariotas.	126
Tabla 22. Fondo (\cong 140 m de profundidad). Métricas del ensamble de procariotas.	130

Tabla B. 1. Resumen de la tabla AICc de las variables fisicoquímicas y bioópticas que influyen en la abundancia de procariotas con alto contenido en ácido nucleico (HNA) y picoeucariotas (PE) en aguas superficiales/subsuperficiales (S-S). NO₃+NO₂: nitrato+nitrito, Sal: salinidad, y SUVA₂₅₄..... 152

Tabla C. 1. Resumen de las variables fisicoquímicas de todas las estaciones muestreadas durante el periodo de estudio. Long: Longitud, Lat: Latitud, E: Estación, Mp: profundidad máxima de la estación, Prof: Profundidad, Temp: temperatura, Sal: salinidad, OD: oxígeno disuelto, Turbi: turbidez del agua, NO₃+NO₂: nitrato+nitrito, NH₄: amonio, PO₄: fosfato, Si (OH)₄: ácido silícico, COD: carbono orgánico disuelto, SUVA₂₅₄, a₃₇₅: coeficiente de absorción a 375 nm, S_R: relación de pendiente espectral..... 153

Tabla C. 2. Resumen de la abundancia de microorganismos marinos y clorofila a para todas las estaciones muestreadas. Long: Longitud, Lat: Latitud, E: Estación, Mp: profundidad máxima de la estación, Prof: Profundidad, clo a: clorofila a, NE: nanofitoplancton, PE: picoeucariotas, Syn: Synechococcus, NF: nanoflagelados, LNA, HNA: procariotas con bajo y alto contenido de ácido nucleico bajo, respectivamente, VLow, VMed, VHigh: virus con fluorescencia verde baja, media y alta, respectivamente. 154

Capítulo 1: Introducción general

El océano y la vida en la Tierra: el rol de los microorganismos

Los microorganismos han tenido un impacto en la especiación química en gran parte de los aproximadamente 4,5 millones de años de la Tierra. A pesar de los cambios ambientales sustanciales que ha experimentado nuestro planeta, las maquinarias biológicas centrales responsables de los ciclos biogeoquímicos en el planeta han sobrevivido intactas. Esta resistencia muestra la notable resiliencia y adaptabilidad de los microorganismos. La química de la vida se basa en transferencias secuenciales de electrones y protones de elementos químicos, en reacciones de oxido-reducción (*redox*). Son principalmente seis elementos químicos (el hidrógeno, el carbono (C), el nitrógeno (N), el oxígeno, el azufre y el fósforo) los que constituyen los bloques de construcción de todas las macromoléculas biológicas. Los flujos biológicos de los primeros cinco elementos están impulsados en gran medida por reacciones *redox* limitadas termodinámicamente y catalizadas enzimáticamente por microorganismos. A nivel planetario, los ciclos biogeoquímicos han evolucionado para formar un conjunto de reacciones acido-base anidadas abióticamente e impulsadas biológicamente. La retroalimentación entre la evolución de los procesos metabólicos y biogeoquímicos microbianos genera el equilibrio *redox* del océano y la atmósfera (Falkowski et al., 2008; y citas en la fuente).

La actividad metabólica del planeta Tierra ocurre principalmente en el océano, representando más del 95 % de estos procesos (Pelegrí et al., 2018). La mitad de toda la fijación biológica de C a escala mundial se produce en los ecosistemas marinos (Dang, 2020). En términos de biomasa y metabolismo, el océano está dominado por microorganismos de los dominios Bacteria, Archaea y Eukarya. Estos microorganismos marinos son reservorios de variabilidad genética, captan y convierten energía solar, transforman y catalizan nutrientes y elementos trazas, y producen y consumen gases de efecto invernadero (CO₂: dióxido de carbono, N₂O: óxido nitroso, CH₄: metano), lo que significa que influyen en el balance de estos gases (Karl, 2007). Además, otra de las funciones ecosistémicas que actualmente proporcionan los microorganismos marinos es el almacenamiento (secuestro) de C en las profundidades del océano (Hutchins et al., 2019).

En los últimos 60 años, ha aumentado la evidencia de que el calentamiento global observado en la tierra es atribuible a las actividades humanas. Además, se ha comprobado que las emisiones de

gases de efecto invernadero y aerosoles alteran la atmósfera de formas que se espera afecten el clima. Es importante destacar que el océano contiene 50 veces más CO₂ que la atmósfera, principalmente en forma de carbono inorgánico disuelto (CID). Por lo tanto, el océano y su biota marina no sólo desempeñan un papel importante en el ciclo global del C, sino también en la regulación del clima y la mitigación del cambio climático (Boyd y Doney, 2003).

Red trófica microbiana: el bucle microbiano y la derivación viral en el ecosistema marino

En la visión “pre-microbiana” se hace referencia a la concepción clásica del plancton marino cómo una simple jerarquía trófica que va desde las diatomeas a los copépodos, pasando por el krill, los peces y las ballenas. No se consideraba la importancia de los virus, bacterias y protozoos en la estructura de las comunidades ni en los procesos que regulan el flujo de C, energía y nutrientes en las redes tróficas. Las redes tróficas son más complejas y los microorganismos desempeñan un papel mucho más importante de lo que se pensaba. La red trófica microbiana y la producción primaria están estrechamente relacionadas (Landry, 2002; Fenchel, 2008). El acoplamiento entre el fitoplancton y las procariotas se produce principalmente por el carbono orgánico disuelto (COD) lábil liberado por el fitoplancton (Chen et al., 2020; y citas en la fuente). Hasta el 60 % de la producción primaria puede convertirse en COD, posteriormente lo emplean las procariotas (Williams, 1981). La producción bacteriana es el resultado del consumo, remineralización y transformación de la materia orgánica disuelta (MOD), producto de la descomposición, excreción o secreción de organismos, en particular del fitoplancton. Las bacterias y protozoos remineralizan una proporción significativa de nutrientes ligados orgánicamente. Cabe señalar que el reciclado de nutrientes es esencial para el funcionamiento de los ecosistemas (Legendre y Le Fèvre, 1995; Stone y Berman, 1993; y citas en las fuentes).

Las redes tróficas microbianas son cruciales en el secuestro de C biogénico en los mares y océanos. La red trófica microbiana de los ecosistemas acuáticos incluye pico-nanofitoplancton (0,2–2 µm y 2–20 µm, respectivamente), microorganismos heterótrofos/mixotróficos y virus (Sherr y Sherr, 1988; Legendre y Rassoulzadegan, 1995; Herndl y Weinbauer, 2003). El bucle microbiano es un concepto introducido por Azam et al. (1983) en el que los protozoos, incluidos los microflagelados heterótrofos, nanoflagelados (NF) heterótrofos y mixotróficos, y ciliados, consumen procariotas

(bacterias y arqueas) y redistribuyen C y la energía a los eslabones superiores de la red trófica clásica.

Asimismo, los virus marinos a través de la derivación viral convierten la biomasa (bacterias, arqueas, micro eucariotas) y virus gigantes marinos en progenie, materia orgánica particulada (MOP) y MOD, lo que implica la liberación de C y otros nutrientes de regreso al ambiente. Los virus marinos desempeñan un papel crucial en el bucle microbiano al alimentar la reserva de MOD, al igual que en la modulación del tamaño y la composición de las comunidades microbianas, ya que la lisis mediada por bacteriofagos (virus que infectan bacterias) es responsable de aproximadamente la mitad de la muerte bacteriana. En este proceso, el ADN de los fagos líticos es inyectado en la bacteria huésped y dirige la maquinaria de esta para que reproduzca el ADN del fago, lo cual provoca la lisis y la liberación de partículas de fagos. Además, este proceso se produce preferencialmente en las bacterias más abundantes, contribuyendo a disminuir la dominancia y aumentar la diversidad (Wilhelm y Suttle, 1999; Weitz y Wilhelm, 2012; Breitbart et al., 2018; Glibert y Mitra, 2022). De esta manera, los virus, desde una escala biológica pequeña, pueden influir en procesos a gran escala, como en los ciclos biogeoquímicos y en la transferencia horizontal de genes (Fuhrman, 1999; Wilhelm y Suttle, 1999; Breitbart et al., 2018; Suttle, 2005). El bucle microbiano y la derivación viral como vías tróficas en la red trófica microbiana alteran el flujo de energía, C y ciclado de nutrientes. Ambos contribuyen a la producción secundaria y al almacenamiento de C marino a largo plazo (Evans et al., 2021; Wang et al., 2022).

Materia orgánica en sistemas acuáticos

El continuo entre lo disuelto y lo particulado, la materia orgánica (MO) de los sistemas acuáticos es normalmente clasificada con un criterio operacional, a partir de la herramienta de la filtración. Por convención, se denomina MOP a la MO retenida sobre los filtros (e.g., GF/F, GF/C, y policarbonato, con un rango de tamaño de poro que oscila entre 0,2 a 1,2 μm) que incluye, además de grandes agregados de MO en descomposición, zooplancton, fitoplancton, y procariotas. La MOD es aquella que pasa a través del filtro (e.g., generalmente virus, macromoléculas, microgeles y nano-geles coloidales, entre otros). Esta última, ha sido clasificada desde su composición química en MOD de bajo y alto peso molecular (MOD-BPM y MOD-APM) (Moran et al., 1999, Verdugo et al., 2014; y citas en la fuente).

En estuarios y sistemas costeros, tanto la MOD terrestre (MODt) como la producción de MOD derivada del fitoplancton son importantes en los procesos de regulación y acumulación de MODL. La transformación a MOP a partir de MODt (exportando por los ríos) y MOD autóctona, regula la exportación de C de la tierra al océano (Li et al., 2018; y citas en la fuente). Por lo tanto, la dinámica entre la MOD y la MOP es importante tanto en el ciclo del C orgánico, como en las interacciones con microorganismos acuáticos, la biodisponibilidad y movilidad de contaminantes, y también en la nieve marina (agregados de detritus orgánicos), entre otros. Asimismo, cabe destacar que en ríos como en otros entornos acuáticos, la transformación de la MOD a MOP y viceversa puede ocurrir tanto por mecanismos abióticos como bióticos. Los mecanismos abióticos que promueven la conversión de MOD a la MOP son la adsorción en partículas suspendidas, la agregación y la coagulación, y la foto-floculación/adsorción (que implica la fotooxidación de la MOD). En cuanto a la transformación de MOP a la MOD, se han identificado mecanismos abióticos como la agregación y solubilización, y la adsorción y desorción. Además, la combinación de mecanismos bióticos y abióticos, como la agregación y la acción de los microorganismos, así como la adsorción y la descomposición del plancton, también pueden contribuir a esta transformación (He et al., 2016; y citas en la fuente).

Procesos físicos y biológicos en aguas superficiales y subsuperficiales

A continuación, se describen algunos procesos que tienen lugar en las masas de aguas superiores. Los procesos de fotoasimilación, que ocurren gracias a la incidencia de la luz, tienen lugar en aguas costeras o someras alrededor de los 30 m, y en el océano abierto alrededor de profundidades de 150 m, en lo que se conoce como la zona fótica o eufótica. Esta zona se define como el umbral de profundidad donde la intensidad de la luz es adecuada para permitir una fotosíntesis significativa. La radiación solar, junto con la transferencia de calor a la masa de agua, dan lugar a la formación de una termoclina estacional en altas latitudes y zonas templadas. La termoclina se define como una capa de agua en donde la temperatura experimenta cambios rápidos con la profundidad, lo que genera un gradiente de densidad debido a la influencia de la temperatura. Este gradiente físico afecta la flotabilidad. En aguas por encima de la termoclina, tienden a agotarse las sustancias disueltas al incorporarse en los tejidos vivos. La mezcla de las dos capas puede ser inducida por el viento. Además, la fijación fotosintética es responsable de la generación primaria de compuestos orgánicos (Barnes y Hughes, 1999; Fiedler, 2010; Kirk, 2011). En ese sentido,

tanto los procesos biológicos como los físicos controlan el equilibrio de CO₂ entre el aire y el mar (Ducklow et al., 2001), de manera que la absorción CO₂ se ve afectada por el calentamiento de la masa de agua que altera la solubilidad del CO₂, y por los cambios en la circulación oceánica y la bomba biológica, bomba que transporta MO producida por el fitoplancton en la superficie al océano profundo y oscuro (Yamamoto et al., 2018; Siegel et al., 2022).

Bombas de carbono en el océano

El ciclo del C implica el intercambio continuo de C entre varios reservorios, como la atmósfera, los suelos, el océano y los sedimentos, a lo largo de escalas temporales que abarcan desde años hasta décadas. La variabilidad es una característica inherente tanto a los ciclos biogeoquímicos como al sistema climático. Para comprender mejor la influencia de los ciclos biogeoquímicos en el sistema climático se han llevado a cabo esfuerzos a nivel mundial para realizar inventarios de C en estos reservorios. Específicamente, en el océano se han investigado los procesos físicos y biológicos relacionados con el flujo y el secuestro de C (Sarmiento y Gruber, 2004; Marinov y Sarmiento, 2004). A fin de describir estos procesos identificados, se ha empleado el término “bomba” como un sustantivo para caracterizarlos.

En el océano se han identificado cuatro mecanismos principales que actúan como bombas de C: *i*) la bomba de solubilidad, *ii*) la bomba de carbonato, *iii*) la bomba biológica o de carbono orgánico y *iv*) la bomba de carbono microbiano. La bomba de solubilidad es mediada por procesos físicos tales como el flujo de calor, la advección, la difusión y la circulación oceánica. En esta bomba se tiene en cuenta el total del CID, compuesto por el CO₂ disuelto + H₂CO₃ + HCO₃⁻ + CO₃²⁻. El CO₂ que se absorbe tanto por mecanismos físicos como biológicos, en la capa de mezcla superficial ubicada por encima de la piconclina (rango de profundidades o capa de agua donde la tasa de cambio de la densidad es notablemente alta) y en contacto directo con la atmósfera, se transporta hacia al fondo del océano, generando un gradiente vertical en la concentración del CID total. En aguas por debajo de 1200 m, esta concentración es mayor. Además, existe la bomba de carbonato, también denominada contra bomba de carbonato. En este caso, la bio-precipitación de CaCO₃ se acompaña de la liberación de CO₂ en aguas circundantes (Carlson et al., 2001; Stewart, 2006; Legendre et al., 2015).

La bomba biológica o de C orgánico, transfiere material biogénico a las profundidades del océano, impulsada por procesos físicos o biológicos. Recientemente, se ha presentado un cambio de paradigma al reconocerse que no existe una única bomba biológica, sino que el bombeo descendente de C biogénico es el resultado de la acción combinada de seis bombas biológicas de carbono. Este conjunto de sistemas combinados se conoce como “bomba biológica gravitacional”. Tres de estas bombas están mediadas físicamente y se encargan de impulsar el C orgánico particulado (COP) y el COD, así como el C inorgánico particulado (CIP). Estas tres bombas son: la bomba de la capa de mezcla, la bomba de subducción de Eddy (que se refiere al transporte advectivo por velocidades verticales intensas a pequeña escala), y la bomba de subducción a gran escala (que incluye el bombeo de Ekman). Las otras dos bombas son mediadas por animales, como las migraciones verticales del zooplancton relacionadas con las actividades diarias y la ontogenia, y también animales más grandes como peces y medusas. Normalmente, los flujos se expresan en unidad de masa, por unidad de superficie y tiempo (Claustre et al., 2021; y citas en la fuente).

Para comprender cómo los procesos biológicos y físicos influyen en el ciclo del C, es esencial abordar tanto la variación como la tendencia estacional de éstos (Brix et al., 2013). La eficiencia de la bomba biológica de C está influenciada por la fisiología y la estructura del tamaño de la comunidad del fitoplancton, y estas características están condicionadas por las condiciones físicas y químicas de las aguas marinas y oceánicas (Basu y Mackey, 2018). La distribución del fitoplancton se ve influenciada principalmente por los rasgos funcionales, tales como la utilización de recursos, y el tamaño (rasgo morfológico) (Litchman et al., 2010).

La bomba de carbono microbiano se refiere a los procesos y mecanismos mediante los cuales los microorganismos convierten la MOD lábil y semi lábil (MODL y MODLS) en MOD recalcitrante (MODR). La definición de la bomba de C microbiana no tiene como objetivo cuantificar flujos de C. La MODL es utilizada por microorganismos heterotróficos en cuestión de días o incluso horas, mientras que la MODSL persiste meses o años y constituye la mayor parte de MOD que se exporta desde la zona eufótica a mayores profundidades en materia MODR. Por otro lado, la MODR es resistente a la degradación microbiana (la lisis viral de microorganismos es otra fuente de MODR) y puede permanecer en la columna de agua durante milenios, lo que convierte este proceso en otra forma de secuestrar C en el interior del océano. La MODR puede ser definida estructuralmente a través de características moleculares o determinada experimentalmente mediante ensayos, y no se basa únicamente en su datación (la estimación de la edad del COD puede realizarse mediante el

contenido del carbono isotópico $\Delta^{14}\text{C}$), (Jiao et al., 2010; Jiao et al., 2011; Follet et al., 2014). Hay otras formas de MOD antiguas, pero no del todo recalcitrantes. Hansell (2013) plantea que el adjetivo “refractario”, ampliamente utilizado en la literatura científica actual, carece de precisión en su significado. Esto se debe a que se ha empleado para describir diferentes aspectos de la reactividad de la MOD, como la resistencia a la remineralización biológica, la oxidación química, y la fracción más antigua. Por otro lado, aclara que el adjetivo “recalcitrante” se utiliza para caracterizar la MOD que se acumula y es resistente a su eliminación mediante la rápida degradación microbiana. Sin embargo, este término no especifica la reactividad de dicha fracción. Además, destaca el trabajo de Nianzhi Jiao (citado anteriormente) en cuanto al papel de COD derivado de microorganismos heterótrofos como un reservorio de C a largo plazo.

Hansell (2013) presenta cinco fracciones de COD, cada una de ellas representa diferentes roles en el ciclo del C. Una de ellas es el COD lábil, las otras cuatro formas representan el COD recalcitrante según su reactividad y vida útil (COD semi lábil, COD semi refractario, COD refractario, y COD ultra refractario). El CODL respalda la producción microbiana y apoya el bucle microbiano. Su producto de mineralización, el CO_2 , permanece en el océano superior, lo que le otorga un papel indirecto en la bomba biológica. La mayor fracción de CODL proviene probablemente de la liberación extracelular de MOD asociada la producción fótossintética de la MOP. Además, se produce en las zonas mesopelágica y batipelágica mediante procesos como la solubilización de partículas en descenso, lisis viral de células, excreción del zooplancton que migra verticalmente y por quimioautotrofia en la profundidad de la columna de agua. El CODSL principalmente se acumula por encima de la piconclina estacional, su tiempo de vida es aproximadamente 1,5 años, se exporta vertical y horizontalmente desde esta fracción de agua, y sus productos mineralizados se devuelven a la interfaz de aire-mar en cuestión de meses a años. Este contribuye a la bomba microbiana y a la bomba biológica. Tanto el CODSL como el CODSR representan la fase disuelta de la bomba biológica. El CODSR requiere la presencia de una piconclina permanente, con la mezcla de invierno éste se diluye. El CODR por otro lado, se observa generalmente a profundidades mayores a 1000 m, y su edad media de radiocarbono está en escalas de tiempo de miles de años. Finalmente, el CODUR es esencialmente inerte en la escala de tiempo de la circulación oceánica, su existencia se infiere a partir de la composición radiocarbónica y molecular, sus componentes incluyen compuestos aromáticos policíclicos, como el carbono negro termogénico (materia orgánica transformada por calor en la estructura de hidrocarburos poliaromáticos).

El estudio de la dinámica de la MOD en ecosistemas acuáticos, especialmente en la región subantártica, es crucial debido a la importancia que tienen sobre el clima las interacciones de los diferentes reservorios en el ciclo del C, y al incremento de la presión que genera el calentamiento global sobre estos ecosistemas (Stedmon y Cory, 2014; Meredith et al., 2019).

Corriente Circumpolar Antártica y Ecosistemas Marinos Subantárticos

Los procesos oceánicos y atmosféricos están interconectados, y comprender la absorción de C oceánico que opera en escala de milenios es importante. En el Hemisferio Sur, las oscilaciones climáticas a lo largo de milenios están estrechamente vinculadas con el sistema de corrientes más intensa de la tierra, la “Corriente Circumpolar Antártica” (CCA), y amplificadas por cambios en la extensión del hielo marino antártico. Se ha sugerido que la “ruta de aguas frías”, es decir, la CCA que transporta agua fría y fresca desde el Pacífico al Atlántico a través del Pasaje de Drake, junto con las fugas de la ruta de aguas cálidas de la Corriente de Agulhas, regulan la fuerza de la “Circulación de vuelco meridional del Atlántico” (CVMA), lo que implica que las fluctuaciones de la CCA pueden influir en el almacenamiento de C marino en escalas de milenios (Yamamoto et al., 2018, y referencias en la fuente; Wu et al., 2021). A nivel centenario, se ha observado que en los últimos 150 años la CVMA ha estado debilitada, lo que puede haber afectado el transporte de calor oceánico hacia el norte, y el calentamiento atmosférico, al alterar la transferencia de calor entre el océano y la atmósfera. Además, se ha planteado que los cambios en la CVMA no siempre son sincrónicos con los cambios en la temperatura, y que la CVMA ha respondido a cambios climáticos a escala centenaria, en lugar de impulsarlos (Thornalley et al., 2018).

Debido a que la CCA se ramifica, se forma la “Corriente de Humboldt” en el Pacífico Oriental y la “Corriente de Cabo de Hornos” (CCH) que se desplaza hacia el Pasaje de Drake. Los frentes subantárticos asociados a la CCA y sus transportes frontales están impulsados por la fuerza del viento (Domingues et al., 2013). Como resultado, la variabilidad de la CCA puede influir en la CCH. La CCH, que transporta aguas subantárticas a una profundidad de 100 m por debajo de la superficie a lo largo del borde continental de la Patagonia Pacífica, ingresa al talud continental a través de un cañón submarino en la entrada occidental del Canal Beagle (CB) (Giesecke et al., 2021). Esto permite la conectividad interoceánica en el extremo sur de América del Sur, entre las plataformas continentales del sureste del Pacífico Sur y el suroeste del Atlántico Sur (Brun et al.,

2020; Cucco et al., 2022; Rodríguez-Flórez et al., 2023). En resumen, tanto el sistema Antártico como subantártico en las regiones del sur son susceptibles al calentamiento global (Iriarte et al., 2019).

El ecosistema subantártico marino del Canal Beagle: un legado de la glaciación

El CB (55° S), ubicado en el extremo sur de América del Sur, es una compleja sucesión de valles glaciares sumergidos de origen tectónico-glacial que en las condiciones actuales del nivel del mar resultan en un conducto ininterrumpido desde el océano Pacífico hasta el Atlántico (Rabassa, 2008; Bujalesky, 2011). El sector oeste del CB se extiende desde el océano Pacífico hasta aproximadamente el Canal Murray (ubicado en la costa sur) o la Bahía Lapataia (en la costa norte); desde este sector, el canal interno se extiende hasta antes del Paso Mackinlay, y, el canal externo continua hasta Cabo San Pío (Cucco et al., 2022). El sector oeste se caracteriza por sistemas de fiordos asociados a turberas, mientras que los canales interno y externo se caracterizan por redes hidrográficas y turberas en sus valles.

El área de estudio comprende tanto el canal interno como el externo del CB, a lo largo de la costa norte del Canal desde Bahía Lapataia hasta el extremo este del Canal (~68° 38'W a ~66° 28'W). Este tramo tiene una extensión de ~125 km, presentando una serie de subcuencas y sillars, con la zona más profunda (240 m) situada ligeramente al oeste de la Bahía Lapataia (Bujalesky et al., 2008). Estas subcuencas son influenciadas por descargas de agua dulce de glaciares y descargas de ríos (Antezana, 1999; Isla et al., 1999; Giesecke et al., 2021). El CB, como entorno con aguas de transición semiconfinadas (Keith et al., 2020), es especialmente vulnerable a los efectos del cambio climático en su entorno físico y sus redes tróficas (Manganelli et al., 2009; Constable et al., 2014; Pachauri et al., 2014). Además, está expuesto a una creciente presión antropogénica a través del tráfico marítimo, la industria del turismo y los asentamientos urbanos que han experimentado un notable crecimiento en los últimos años (Molua, 2009; Neumann et al., 2015; Raya Rey et al., 2017).

El canal interno presenta una dinámica estuarina con un régimen micromareal semidiurno con desigualdades diurnas, una amplitud de marea de 1,1 m, y un sentido general de circulación de oeste a este (flujo residual). A la altura del Paso Mackinlay (30 m de profundidad, 1,8 km de

ancho), el angostamiento (Silla de Isla Gable) condiciona los efectos de la corriente de marea del flujo residual del Canal (Balestrini et al. 1998, Bujalesky et al. 2008 y citas en la fuente). El patrón de circulación del canal interno es de oeste a este como en todo el CB, la intensidad es moderada, exhibe una baja variabilidad estacional influenciada por la velocidad del viento, con velocidades mínimas de corriente residual en otoño y máximas en verano. La propagación de la marea en aguas superficiales del oeste al este aumenta a medida que se avanza desde el Paso Mackinlay hacia el este del Canal, es decir hacia el canal externo (Cucco et al., 2022; Martín et al., 2023).

En el canal interno se ha observado una producción secundaria marina significativa (Diez et al., 2009; Presta et al., 2019, 2020), incluidas especies comerciales (Lovrich, 1997) y especies clave en la estructura de la red trófica (Diez et al., 2018; Riccialdelli et al., 2017, 2020; Rodríguez et al., 2021). Sin embargo, las floraciones de fitoplancton son de corta duración y están limitadas local y temporalmente (Almandoz et al., 2011; Iachetti et al., 2021), lo que sugiere que las vías tróficas distintas de la clásica "cadena trófica de pastoreo" pueden sustentar la producción secundaria en esta región del Canal.

La subcuenca de la Bahía Ushuaia, enclavada en el canal interno del CB (entre 68,30 a 68,00 °O, y 54,80 a 54,90 °S), es un ecosistema de aguas semi-estuarinas (salinidades en el rango 28-31 PSU). Está relativamente confinada respecto al Canal por bancos e islas, con un patrón de circulación cerrada; el agua residual presenta un giro antihorario. Debido a su batimetría y tiempos de residencia del agua relativamente altos, es propensa a la deficiencia de oxígeno (Balestrini et al., 1998; Flores-Melo et al., 2020; Cucco et al., 2022). Está expuesta a efluentes urbanos e industriales sin procesamiento adecuado (Gil et al., 2011; Calderoli et al., 2018). El impacto antropogénico al que es sometida la subcuenca de la Bahía Ushuaia está alterando el metabolismo de los organismos expuestos a sus aguas. Algunos estudios que consideran biomarcadores en *Mytilus chilensis* (molusco bivalvo) y *Halicarcinus planatus* (cangrejo de las rocas) expuestos a efluentes no tratados a lo largo de la costa de la bahía (Diodato et al., 2012; Diodato et al., 2021), y biomarcadores para evaluar la bioacumulación de metales pesados en *Mytilus edulis chilensis* (Guiarratano et al., 2010), sustentan la idea de una degradación progresiva de la calidad del agua de la bahía. A su vez, el análisis molecular de las comunidades microbianas de los sedimentos submareales de la costa de la Bahía Ushuaia indicó la presencia de procesos de nitrificación y desnitrificación asociados a la MO de origen antropogénico (Calderoni et al., 2018). Además de la MOD de origen antropogénico, existe aporte alóctono de origen terrestre significativo en la

bahía. Los dos principales ríos que ingresan a la bahía cruzan turberas aportando MO alóctona (Garzón-Cardona et al, 2019; Malits et al., 2023b) y se tiene evidencia de la incidencia de la MODt sobre la trama trófica microbiana en aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) a lo largo del Canal en invierno (Rodríguez-Flórez et al., 2023, Capítulo 3 de esta Tesis).

Impacto del calentamiento global en los ecosistemas marinos: vulnerabilidad y adaptabilidad de las comunidades microbianas

En promedio, la temperatura superficial de la tierra ha aumentado 1,53 °C desde el periodo preindustrial (1850-1900) (Shukla et al., 2019). En tanto que la temperatura media de la superficie del mar a aumentado 0,88 °C desde principios del siglo XX, y se prevé que siga aumentando en el siglo XXI (Cooley et al., 2022). Algunos cambios impulsados por el cambio climático, como el incremento de la temperatura, la rápida transformación de la criósfera, que incluye la rápida pérdida de hielo en la Antártida Occidental (próxima al sur del continente Sudamericano), y la disminución de la capa de nieve que genera el aumento de la escorrentía (Meredith et al., 2019), son estresores ambientales para los ecosistemas marinos.

Otros estresores ambientales incluyen la contaminación por compuestos orgánicos, la explotación de los recursos marinos, el enriquecimiento de nutrientes y los cambios en la salinidad, especialmente en ecosistemas estuarinos. Las interacciones entre los estresores pueden ser aditivas o no aditivas, es decir, cuando el efecto combinado de múltiples factores es mayor (efecto sinérgico) o menor (efecto antagónico) al que se predice por la interacción aditiva. En última instancia, los estresores ambientales afectan a los ecosistemas marinos y a los servicios que éstos proveen al alterar su capacidad de respuesta y resiliencia frente a las perturbaciones. La posible pérdida de componentes o funciones de alto valor ecosistémico, reflejan la vulnerabilidad de los ecosistemas marinos (Trathan et al., 2009; Weißhuhn et al. 2018; Carrier-Belleau et al., 2021; y citas en sus fuentes).

Las comunidades microbianas marinas se enfrentan a desafíos para adaptarse a los cambios en las condiciones oceánicas causadas por el calentamiento global, como el aumento de la temperatura de la superficie del mar, la acidificación, los cambios en el contenido de oxígeno y en la circulación, así como cambios en la estratificación de la columna de agua. En respuesta, estas

comunidades experimentan cambios en su estructura y en el rango biogeográfico de sus poblaciones, y sufren procesos de evolución adaptativa. A su vez, estas modificaciones en las comunidades microbianas pueden tener impactos en los ciclos biogeoquímicos globales (Abirami et al., 2021). Los estudios que investigan la dinámica de las comunidades microbianas marinas a diferentes escalas espaciales y temporales, y que examinan los cambios en su abundancia o proporciones relativas de microorganismos en respuesta a variaciones en las propiedades físicas, químicas o biológicas del entorno marino, nos brindan una comprensión integral del sistema. Estos estudios permiten un mejor entendimiento del funcionamiento de las comunidades microbianas marinas y su papel en los ecosistemas marinos, revelando las condiciones ambientales preferidas por los microorganismos, la estacionalidad de las comunidades, y las interacciones entre ellos. Además, pueden proporcionar información sobre los bucles de retroalimentación que promueven la estabilidad o variabilidad de estas comunidades (Fuhrman et al., 2015; y citas en la fuente).

Esta Tesis se llevó a cabo con el objetivo de comprender el rol de los microorganismos en las tramas tróficas y ciclos biogeoquímicos en los sectores Centro y Este del Canal Beagle. Y representa la primera contribución en esta área del conocimiento, sentando así las bases para futuras investigaciones en un ecosistema marino de alta latitud, el cual está actualmente poco estudiado y amenazado por el cambio climático global.

La tesis está estructurada en tres capítulos principales: el capítulo 2 abarca la metodología general, el capítulo 3 analiza los patrones espaciales de microorganismos marinos y de firmas biogeoquímicas durante el invierno austral en la parte oriental del Canal Beagle, y evalúa cómo los parámetros fisicoquímicos y bio-ópticos afectan la trama trófica microbiana, mediante un análisis de bicapa de la columna de agua. En el capítulo 4 se estudió un análisis integral de resolución estacional, de los parámetros hidrográficos, fisicoquímicos y de calidad de la MOD, así como de la biomasa del fitoplancton, abundancia de nano- y picoplancton y los virus asociados. Además, se estudió la dinámica de la abundancia, y la composición y estructura de la comunidad microbiana procariota (bacterias y arqueas) en la Bahía Ushuaia y aguas adyacentes, y su relación con los parámetros fisicoquímicos descriptos. Asimismo, se describieron y analizaron los grupos funcionales, gremios ecológicos, y el ensamble de procariotas tanto planctónicos como de aguas profundas.

Objetivo general

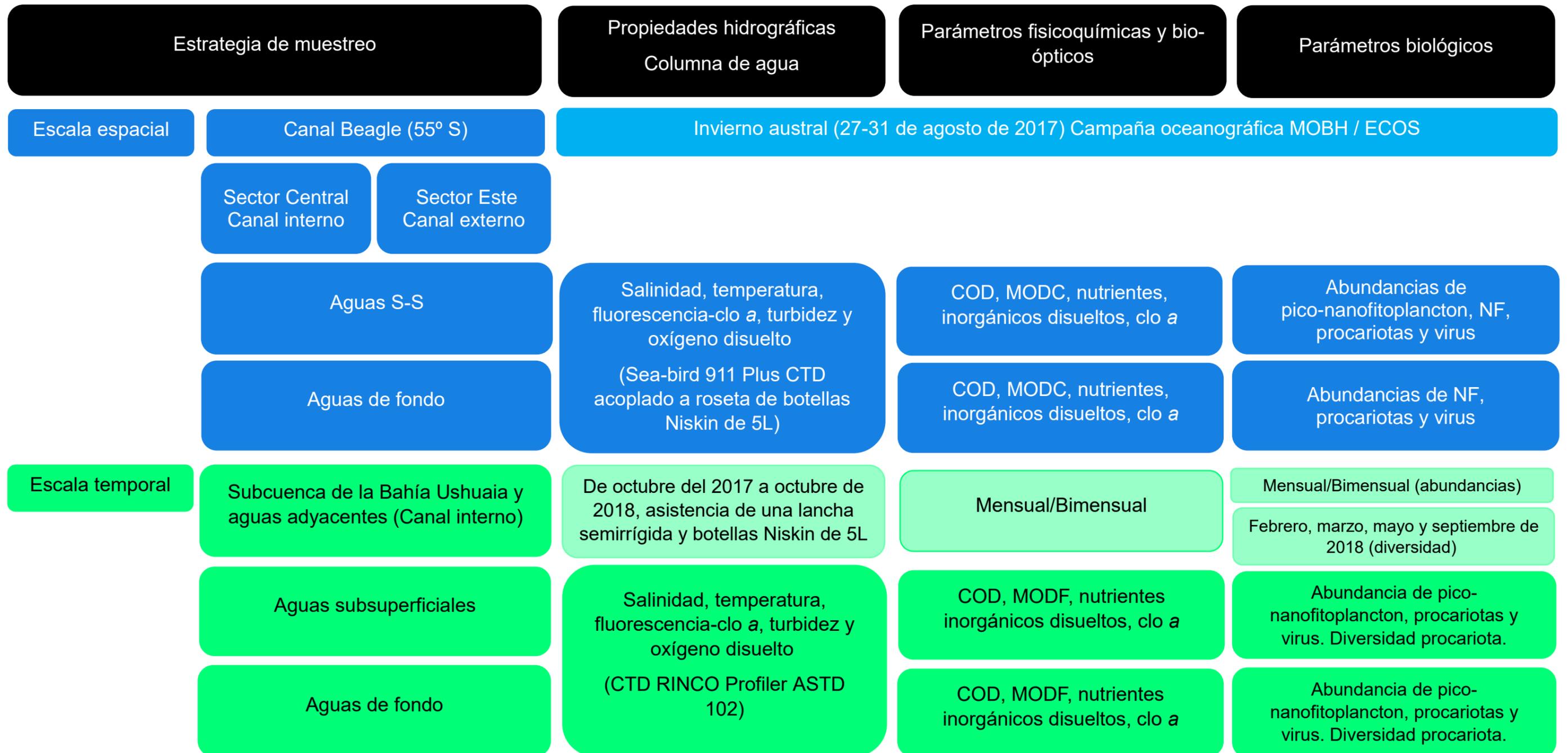
Obtener el primer estudio ecológico y biogeoquímico exhaustivo de la red trófica microbiana de la parte oriental del Canal de Beagle, considerando una escala espacial y una temporal.

Capítulo 2: Metodología general

Este capítulo presenta un esquema conceptual de la estrategia de muestreo (Fig. 1) y un marco metodológico general para abordar los capítulos 3 y 4. En estos últimos se profundizarán los aspectos que no se consideran en esta instancia.

El presente capítulo abarca aspectos breves de las propiedades hidrográficas, y detallados de las propiedades fisicoquímicas y bio-ópticas: nutrientes inorgánicos disueltos, el COD, la clorofila *a* (clo *a*), la MOD cromofórica o coloreada (MODC), la MOD fluorescente (MODF) e índices derivados. Asimismo, se abordan parámetros biológicos como abundancias microbianas por citometría de flujo, abundancia de NF por microscopía y la diversidad procariota.

Figura 1. Esquema conceptual de la estrategia de muestreo. COD: carbono orgánico disuelto, MODC: materia orgánica disuelta cromofórica o coloreada, MODF: materia orgánica disuelta fluorescente, clo α : clorofila α , NF: nanoflagelados.



Análisis fisicoquímico

Las muestras de nitrógeno inorgánico disuelto (nitrato+nitrito: $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$, amonio: NH_4), fosfato (FID, PO_4) y ácido silícico ($\text{Si}[\text{OH}]_4$) se filtraron a través de filtros Whatman GF/F precalcinados (1 h a 400–500 °C) y fueron almacenadas hasta el análisis a -20 °C. $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$, PO_4 y $\text{Si}[\text{OH}]_4$ se determinaron utilizando un autoanalizador Skalar San Plus (Skalar Analytical VB 2005a) mientras que el NH_4 se midió manualmente siguiendo el método colorimétrico de azul de indofenol (Strickland y Parsons, 1972). El nitrógeno inorgánico disuelto (NID) se definió como la suma de $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ y NH_4 . Las relaciones molares NID:FID y ácido silícico:NID se calcularon para determinar la limitación potencial del crecimiento del fitoplancton por los nutrientes (Redfield, 1958; Brzezinsky, 1985). El COD se determinó a partir de muestras acidificadas y filtradas (filtros Whatman GF/F precalcinados) utilizando un analizador Shimadzu TOC 500.

Criterio estequiométrico de nutrientes: relación de Redfield

Los sistemas acuáticos experimentan una transición de limitación de fósforo en aguas dulces a limitación de nitrógeno en aguas marinas. La relación de Redfield, que representa las proporciones relativas de C, N y fósforo (106:16:1) en la biomasa fitoplanctónica, ha sido utilizado como un indicador de limitación de nutrientes (Ptacnik y Tamminen, 2010). Para el océano superior del hemisferio sur, la estequiometría del fitoplancton entre 45°S y 65°S fluctúa entre 66:11:1 (C:N:P, ponderada en función de la biomasa) y 74:13:1 (Martiny et al., 2013). Por otro lado, cuando la proporción de Si:N es inferior a 1, el silicio es un nutriente limitante para las diatomeas (Brzezinski, 1985). Dado que tanto la proporción como la tasa de suministro de nutrientes influyen la estequiometría celular, a medida que aumenta la tasa de aporte de nutrientes y el crecimiento asociado, la estequiometría celular converge en un óptimo, mientras que, a condiciones de suministro ambiental a bajas tasas de crecimiento, la estequiometría celular coincide con la estequiometría ambiental (Moreno y Martiny, 2008; y citas en la fuente). En este estudio se reportan los resultados de la estequiometría ambiental como un indicador indirecto de limitación de nutrientes.

Materia orgánica disuelta cromofórica o coloreada

La absorbancia de MODC se midió en muestras de agua filtradas a través de filtros Whatman GF/F precalcinados (1 hora a 400–500 °C) y almacenadas en tubos Falcon en la oscuridad a -20 °C hasta el análisis. Los valores de absorbancia se registraron de 250 a 800 nm usando un fotómetro CINTRA 10e GBC con agua Milli-Q como blanco. El coeficiente de absorción a 375 nm (a_{375}) se calculó multiplicando la absorbancia a una longitud de onda específica por 2,303 y dividiéndola por la longitud de la cubeta (Kirk, 2011). El a_{375} ha sido usada como un parámetro para evaluar la concentración y la naturaleza del MODC, y su valor puede oscilar entre 0,06 a 4,2 m^{-1} , observándose valores mayores a 1 m^{-1} en el Mar Báltico o en zonas contaminadas, y valores cercanos a 0,36 m^{-1} en zonas de descarga fluvial. Valores bajos sugieren una menor concentración de compuestos orgánicos coloridos (Bricaud et al., 1981; Pavlov et al., 2016). La absorbancia UV específica ($SUVA_{254}$) es un indicador de la aromaticidad del contenido de C y proporciona información sobre su origen (Weishaar et al., 2003). Se calculó como la relación entre la absorbancia UV a 254 nm (m^{-1}) y la concentración de COD ($mg L^{-1}$). La relación de pendiente espectral (S_R) entre las pendientes espectrales en los rangos de 275–295 nm ($S_{275-295}$) y 350–400 nm ($S_{350-400}$) está inversamente correlacionada con el peso molecular de la MOD (Helms et al., 2008). $S_{275-295}$ y $S_{350-400}$ se calcularon utilizando procedimientos de ajuste de mínimos cuadrados no lineales en R.

Materia orgánica disuelta fluorescente e índices derivados

Se determinaron las propiedades espectrales de la MODF utilizando un espectrofluorómetro Fluoromax4 (Horiba Jobin Yvon) en una celda de cuarzo de 1 cm de ancho. Se utilizó agua Milli-Q como blanco de referencia. Las muestras se mantuvieron a temperatura ambiente antes de realizar las mediciones. Se realizaron tres enjuagues de la celda con la muestra. Se calcularon los valores del índice de humificación (HIX) de Ohno (2002), mediante la fórmula $HIX = \sum I_{435:480} nm / (\sum I_{300:345} nm + \sum I_{435:480} nm)$, cuando la muestra es excitada a 254 nm). Los valores del HIX varían en un rango de 0,6 a 0,9, el aumento en el valor indica un incremento en la humificación (Hansen et al., 2016; y citas en la fuente). Se determinó el índice de frescura ($\beta:\alpha$) de Parlanti et al. (2000), y Wilson y Xenopoulos (2009), éste se calcula mediante la relación de la intensidad de emisión a 380 nm dividido por la intensidad de emisión máxima entre 420 y 435 nm en la longitud de onda de excitación de 310 nm. Representado por $\beta:\alpha$, el índice también es sensible a la alteración fotoquímica. En esta relación, β se refiere a la

MOD recientemente producida, posiblemente de actividad biológica, mientras que α se relaciona con la presencia de MOD antigua o aparentemente húmica. Valores más altos representan una mayor proporción de MOD fresco (Hansen et al. 2016). Valores inferiores a 0,6 indican la predominancia MOD antigua (Garzón-Cardona et al., 2023). El índice de fluorescencia (FI) permite analizar las diferencias en las materias orgánicas que actúan como precursoras de las sustancias húmicas acuáticas (Gabor et al., 2014; Hansen et al., 2016). El FI fue calculado mediante la relación de longitudes de onda de emisión a 470 nm y 520 nm, cuándo la muestra es excitada a 370 nm (McKnight et al. 2001; Cory et al. 2010). La forma de interpretar los índices puede cambiar dependiendo de la procedencia de la MO, la matriz en la que se encuentra y las condiciones ambientales, tales como la salinidad, el pH, y la exposición a la luz solar (Gabor et al., 2014). Según investigaciones citadas Gabor et al. (2014) y Hansen et al. (2016), el rango registrado para aguas naturales varía entre 1,2 a 1,8 (valores por encima pueden provenir de MO de efluentes de aguas residuales, y de MO intracelular de cianobacterias), y se puede inferir lo siguiente: un FI cercano a 1,8 indica una mayor proporción de MOD de origen microbiano; un cercano a FI a 1,2 indica una mayor proporción de MOD de origen terrestre; un rango de FI entre 1,4 y 1,5 sugiere la presencia de MO proveniente de ríos. Por otro lado, se encontró que el valor de FI para el lixiviado del suelo de turba es de 1,6 y se mantiene relativamente estable durante la biodegradación.

Clorofila *a*

Se filtraron a baja presión las muestras para clo *a* utilizando un volumen de agua entre 2,4 a 4 L sobre filtros GF/F de 47 mm de diámetro precalcificados (1 h a 400–500 °C) y almacenadas a -20 °C hasta el análisis. Se ha demostrado que los filtros GF/F precalcificados retienen el picofitoplancton de manera más eficiente para la extracción de pigmentos (Comunicación personal de Malits). La clo *a* se extrajo en acetona al 90 % durante 24 h y se midió con un espectrofotómetro CINTRA 10e GBC según Strickland y Parsons (1972). Mediante una regresión lineal simple se utilizaron las concentraciones de clo *a* analítica para calibrar los datos de fluorescencia-clo *a* del fluorómetro acoplado a la roseta (en el caso de la Campaña oceanográfica MOBH / ECOS de 2017), y del fluorómetro del CTD RINCO Profiler ASTD 102.

Criterio de clasificación valores de clorofila *a*

Un indicador estándar para estimar la biomasa del fitoplancton es el pigmento fotosintético de la clo *a*. En conjunto con otros datos puede emplearse para entender la calidad del agua, el estado de eutrofización (proceso de contaminación del agua impulsado por el exceso de nutrientes) y el estado del ecosistema (Jiang et al., 2017; Davis et al., 2018).

De acuerdo con Ramírez y Pizarro (2003), se establecen diferentes categorías: muy baja (clo *a* < 0,5 mg m⁻³, clo *a* integrada < 10 mg m⁻²), baja (0,51 - 1,5 mg m⁻³, 10,1 - 100 mg m⁻²), moderada (1,51 - 5 mg m⁻³, 100,1 - 200 mg m⁻²), alta (5,10 - 10 mg m⁻³, 200,1 - 300 mg m⁻²), muy alta (> 10,1 mg m⁻³, > 300 mg m⁻²). Por otro lado, de Lutz et al. (2010) reportan concentraciones de clo *a* alta (19 - 29 mg m⁻³) en los frentes marinos del Mar Argentino.

Abundancias microbianas por citometría de flujo

Se fijaron con glutaraldehído filtrado por filtros de 0,2 μm de tamaño de poro las muestras para determinar las abundancias de virus y procariotas (c/u 1 ml) y las de pico-nanofitoplancton (1,8 ml). La concentración final de glutaraldehído fue de 0,5 % para virus y procariotas, y 0,1 % para pico-nanofitoplancton. Las muestras fueron incubadas a 4 °C en la heladera durante 15 a 30 min, posteriormente fueron dispuestas en nitrógeno líquido y almacenado a -80 °C. Las muestras se analizaron utilizando un citómetro de flujo FACSCalibur (Becton Dickinson) a un caudal de alta velocidad de aprox. 95 μL min⁻¹ siguiendo el protocolo descrito por Marie et al. (2001). Las muestras de virus y procariotas se diluyeron en tampón TE (pH = 8, 10 mM TRIS-1 mM EDTA), se tiñeron con SYBR Green I (100 X en agua Milli-Q prefiltrada) y SYBR Green I (10 X en dimetilsulfóxido, DMSO), respectivamente, y determinados en gráficos de dispersión de luz (SSC) de 90° versus fluorescencia de ADN verde (FL1) siguiendo a Brussaard (2004) y Gasol y Morán (2015).

Los virus de fluorescencia baja, media y alta (VBaja, VMed y VAlta) y los procariotas con alto contenido de ácido nucleico (HNA) y bajo contenido de ácido nucleico (LNA) (Gasol et al., 1999) se distinguieron en función de las señales de dispersión y fluorescencia verde, que se relacionaron con su tamaño. Picocianobacterias (*Synechococcus*: Syn), piceucariotas (PE)

(<2 μm) y nanofitoplancton NE, 2–20 μm) se contaron en muestras no teñidas de acuerdo con el método de Marie et al. (2001).

Abundancia de nanoflagelados por microscopía de epifluorescencia

Las muestras (~40 mL) para NFs (2–20 μm) se prefiltraron a través de una malla de 115 μm , se fijaron con glutaraldehído (concentración final 0,5 %) y se almacenaron a -20 °C hasta su procesamiento. Se filtraron en promedio 37 mL de muestra sobre filtros de policarbonato negro (0,6 μm), se tiñeron con 4', 6-dimidino-2 fenilindol (DAPI) y se contaron con un aumento de 1000x utilizando un microscopio de epifluorescencia (LEICA DMLB) bajo excitación de luz verde y azul. Se reportan las abundancias totales de NF debido a las dificultades para distinguir entre NF con y sin pigmentos.

Diversidad procariota

El agua de mar se recogió en botellas Niskin (5 L) y se prefiltró con una malla de 213 μm , tras lo cual cada muestra de agua (~4 L) se concentró en una unidad de filtrado Sterivex de 0,22 μm (Millipore). Las unidades Sterivex se almacenaron sin exceso de líquido en bolsas de muestreo estériles (Microclar) a -20 °C, hasta la lisis celular y la extracción de ácidos nucleicos.

La lisis celular y la extracción de ácidos nucleicos se llevaron a cabo siguiendo el protocolo modificado de Somerville y colaboradores (Somerville et al., 1989). La cuantificación del ADN se realizó con Lambda Phage DNA (Promega). Las muestras se secuenciaron en INDEAR (Argentina). La cuantificación de las muestras iniciales de ADN se realizó utilizando el Quant-iT™ PicoGreen® DNA Assay Kit (Invitrogen). Los amplicones de la región V4 del gen ARNr 16S se obtuvieron utilizando los cebadores 515F (GTGCCAGCMGCCGCGGTA) (Parada et al., 2016) y 806R (GGAC-TACNVGGGTWTCTAAT) (Apprill et al., 2015). Se realizó una segunda ronda de PCR con códigos de barras y adaptadores estándar de Illumina. Las bibliotecas se agruparon a la misma concentración y se analizó 1 μl de la agrupación en el bioanalizador 2100 (Agilent Technologies) utilizando el kit del chip DNA 12000. El conjunto de bibliotecas se cuantificó con DeNovix. Las bibliotecas se secuenciaron en una plataforma Illumina MiSeq.

Los archivos/datos crudos FASTQ se preprocesaron con el paquete QIIME2 (Bolyen et al., 2018). Brevemente, las secuencias demultiplexadas pareadas se recortaron a 150 pb, se fusionaron y las secuencias resultantes se desnaturalizaron en Deblur (Amir et al., 2017) en el entorno QIIME2, con el fin de identificar variantes de secuencia de amplicón (ASV). Las ASVs son una agrupación de secuencias en dónde la técnica de análisis infiere las secuencias en la muestra, antes de que se introduzcan errores de amplificación y secuenciación (Callahan et al., 2017), en tanto que las OTUs (unidades taxonómicas operativas) son una agrupación de secuencias amplificadas a través de un solo marcador usando ADN extraído a nivel comunitario (Escalas et al., 2019), se agrupan en función de su similitud, habitualmente fijado en 97 %, mediante diferentes técnicas de agrupación (Mysara et al., 2017). Una de las principales ventajas de las ASVs es que proporcionan mayor resolución en la identificación. Asimismo, las ASVs son reutilizables y reproducibles (Callahan et al., 2017). Las ASV se clasificaron taxonómicamente en QIIME2 utilizando el clasificador Greengenes (<https://data.qiime2.org/2019.1/common/gg-13-8-99-515-806-nb-classifier.qza>). La tabla de características resultante y las asignaciones taxonómicas se analizaron en QIIME2 y phyloseq (Bolyen et al., 2018; McMurdie y Holmes, 2013).

Criterios de clasificación de procariontas

Debido al uso de diferentes nomenclaturas de grupos filogenéticos por parte de distintos autores, así como las actualizaciones o reorganizaciones taxonómicas, se ha incluido esta sección de criterios en la clasificación de procariontas con el fin de garantizar una cohesión terminológica. En menos de tres décadas, el análisis genético del ARNr ambiental ha proporcionado modificaciones sustanciales en el árbol filogenético de arqueas. Inicialmente, las primeras ramificaciones de este árbol comprendían a los filos de Crenarchaeota y Euryarchaeota basándose en cultivos de laboratorio (Auguet et al., 2010). El método del gen del ARNr ha tenido un mejor desempeño en términos de evitar errores en la clasificación taxonómica (Rinke et al., 2021). Sin embargo, aunque se utilicen secuenciaciones genéticas para comprender los ciclos biogeoquímicos en los ecosistemas marinos (e.g., C), es necesario respaldar estas inferencias con pruebas experimentales de las funciones de las proteínas, ya que la secuenciación por sí sola no es suficiente (Worden et al., 2015). Recientemente, en el estudio de Rinke et al. (2021), propone una taxonomía estandarizada para arqueas. Esta taxonomía se

constituye a partir de una filogenia de 122 proteínas concatenadas, lo que permite resolver grupos polifiléticos y normalizar los rangos basados en la divergencia evolutiva relativa. En esta línea, los autores lograron identificar 16 filos distintos de arqueas y llevaron a cabo la reclasificación de tres unidades monofiléticas importantes del grupo anteriormente denominado Euryarchaeota. Además, proponen un “super filo” que fusiona los grupos Thaumarchaeota–Aigarchaeota–Crenarchaeota–Korarchaeota, al que denominan super filo TACK.

Asimismo, la transición en el análisis de datos de amplicones del gen 16S ARN, de OTUs a ASVs, implica un desplazamiento desde un enfoque de agrupación fundamentado en la identidad de secuencia hacia métodos de eliminación de ruido, que permiten obtener variantes más precisas de las secuencias de amplicones. Análisis llevados a cabo sobre una amplia gama de comunidades simuladas y naturales, han identificado diferencias en la asignación taxonómica y la estimación de la abundancia relativa de taxones (Chiarello et al., 2022, y citas en la fuente). Los resultados utilizando el método de análisis de ASVs han asignado a Thaumarchaeota a la categoría taxonómica de clase, dentro del filo Crenarchaeota. Inicialmente, en la década del 90, los Thaumarchaeota fueron clasificados como Crenarchaeota mesofílicos, aunque posteriormente la ubicación filogenética de Thaumarchaeota en árboles basados en ARN 16S los ha separado de los Crenarchaeota y Euryarchaeota (Pester et al., 2011, y citas en la fuente).

Siguiendo la taxonomía establecida por el NCBI y consultado el mapa de vida de la Universidad de Lyon, [Lifemap ncbi \(univ-lyon1.fr\)](https://lifemap.ncbi.univ-lyon1.fr), con datos actualizados al 04 de mayo del 2023, se puede trazar la línea de linaje de la familia Cenarchaeaceae de la siguiente manera: arquea, grupo TACK, Thaumarchaeota, Nitrososphaerota, Cenarchaeales, Cenarchaeaceae. En tanto que, la línea de linaje del género Nitrosopumilus se sitúa en el reino de arquea, grupo TACK, Nitrososphaerota, Nitrososphaeria, Nitrosopumilales, Nitrosopumilaceae.

El análisis de asignación taxonómica de los ASVs ha situado al género Nitrosopumilus dentro la familia Cenarchaeaceae. De acuerdo con la lista de nombres procariontes con estatus de nomenclatura, LPSN por sus singlas en inglés (Parte et al., 2020, [Family: Cenarchaeaceae](#)

dsmz.de), la denominación "Candidatus Cenarchaeaceae" propuesta por DeLong y Preston (1996) no es reconocida como válida, siendo el sinónimo heterotípico aceptado en su lugar: Nitrosopumilaceae.

En tal sentido, el sinónimo homotípico del filo [Pseudomonadota](#) (corregido) es Protobacteria, mientras que el de [Bacteroidota](#) (corregido) es Bacterioidetes, y el de [Planctomycetota](#) (corregido) es Planctomycetes.

Capítulo 3: Aporte de materia orgánica disuelta terrígena y condiciones limitantes de luz y nutrientes en la red trófica microbiana de invierno en el Canal Beagle

Resumen

La red trófica microbiana con sus vías tróficas: la derivación viral y el bucle microbiano, son reconocidas como los principales impulsores de los ciclos de carbono y nutrientes en el mar. Ubicado en el extremo sur de América del Sur, el Canal Beagle es un ambiente marino subantártico influenciado por la escorrentía terrestre y el deshielo de los glaciares, con una alta variabilidad temporal y espacial. Existe un vacío de conocimiento en torno a las vías y la red trófica microbiana en la parte oriental del Canal. Se presenta aquí por primera vez un estudio completo y espacialmente amplio de los efectos de los parámetros fisicoquímicos y bio-ópticos en la red trófica microbiana a lo largo de la parte oriental del Canal Beagle. El estudio se llevó a cabo en condiciones hidrográficas invernales, con una débil estratificación vertical de la columna de agua y bajas concentraciones de clorofila *a* ($0,13 \pm 0,07 \text{ mg m}^{-3}$). Se observaron notables gradientes biogeoquímicos entre el canal interno y el canal externo, al oeste y al este del Paso Mackinlay respectivamente (umbral poco profundo que los separa). La presencia de concentraciones más altas de $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ en aguas de fondo en el canal interno, trazador químico de la masa de agua, y la diferencia en el diagrama T-S indican que el origen de esta masa de agua es del Pacífico Subantártico. De acuerdo con los modelos de ecuaciones estructurales, los principales parámetros que afectaban la red trófica microbiana en las aguas superficiales/subsuperficiales fueron la absorbancia UV específica del agua (SUVA_{254} , un indicador del contenido de carbono de compuestos aromáticos) y el $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$. Estos resultados sugieren que la biomasa de los procariotas estaba parcialmente sustentada por la materia orgánica disuelta (MOD) alóctona transportada por los ríos. Los resultados destacan el papel de la derivación viral en aguas superficiales/subsuperficiales y su capacidad de retener nutrientes en los niveles basales de la red trófica. Los resultados sugieren que la derivación viral en las aguas superficiales/subsuperficiales y el tiempo de residencia del agua al oeste del Paso Mackinlay permite que las células infectadas y los productos de lisis viral alcancen las aguas del fondo, lo que impulsa la producción de MOD recalcitrante y lábil allí.

Palabras clave

Red trófica microbiana, firmas biogeoquímicas, materia orgánica disuelta, ecosistema estuarino subantártico, Canal Beagle

Puntos destacados

- Se observaron diferentes características biogeoquímicas, como la estequiometría de nutrientes, al este y al oeste del umbral poco profundo del Paso Mackinlay.
- La baja biomasa de fitoplancton estuvo dominada por células pequeñas en el invierno austral.
- En aguas superficiales/subsuperficiales, la derivación viral parece modular una red trófica microbiana impulsada por nitratos y MOD terrígeno.
- En profundidad, la entrada de aguas subantárticas impulsa las abundancias microbianas.
- Al oeste del Paso de Mackinlay, los virus impulsan la producción de MOD recalcitrante y lábil en las aguas cercanas al fondo.

Introducción

Las fuentes de energía para las comunidades microbianas heterótrofas incluyen la MOD autóctona (producción *in situ*, principalmente por el fitoplancton) y MOD alóctona (Broman et al., 2019). La MODC es una fracción de la MOD que absorbe luz tanto en longitudes de onda ultravioleta (UV) como visible (Coble, 2007). Las propiedades ópticas de la MODC permiten rastrear su origen, es decir, discernir si es de producción autóctona o alóctona (Hansell y Carlson, 2002). La MOD alóctona de fuentes terrígenas y antropogénicas se moviliza a través de redes de drenaje (fuentes de agua terrestres), debido a la precipitación, el deshielo, el derretimiento de glaciares y la escorrentía a través de las turberas que rodean algunas áreas costeras en latitudes altas (Fenner et al., 2011; Anderson y Amon, 2015; Raymond et al., 2016), influenciando la red trófica microbiana (Mitrovic y Baldwin, 2016). Concretamente, en los ecosistemas costeros y estuarinos marinos, la cantidad de descarga de MOD alóctona en las aguas marinas contribuye a la producción de procariotas heterotróficos y puede inducir cambios en la estructura de la comunidad de bacterias y arqueas con consecuencias en el ciclo de los nutrientes inorgánicos y del C (Figuerola et al., 2016; Sipler et al., 2017). En fiordos o sistemas similares, tanto la MOD más refractaria, terrígena como la MOD más lábil, sustentan la red trófica microbiana con un claro gradiente decreciente de material refractario hacia el mar abierto debido a la transformación fotoquímica y microbiana (González et al., 2019, Malits et al., 2023).

La transformación por microorganismos del C orgánico biodegradable a C orgánico resistente a la degradación microbiana se ha denominado bomba de carbono microbiano. Este proceso se da por exudación directa de células microbianas durante la producción y proliferación, la lisis viral y la degradación de la MOP (Jiao et al., 2010; Hansell, 2012). Este almacenamiento de carbono a largo plazo no implica ningún transporte físico de carbono orgánico producido fotosintéticamente entre la superficie y las profundidades, sino más bien una transformación química (Legendre et al., 2015; Zhang et al., 2017; Zhang et al., 2018, y sus referencias). Las regiones menos productivas o las estaciones dominadas por pico y nanofitoplancton apoyan el ciclo microbiano y alimentan la bomba de carbono microbiano (Polimene et al., 2017, y referencias allí). Asimismo, la bomba biológica de carbono es el mecanismo mediante el cual las actividades fotosintéticas fijan el CO₂, seguido de la liberación de la MOP y el

almacenamiento a largo plazo de carbono en los sedimentos (Hansell, 2012; Legendre et al., 2015).

Los datos de otros sistemas marinos productivos de aguas frías (e.g., Vargas et al., 2007) sugieren que la mayor parte de la producción primaria podría canalizarse a través de la red trófica microbiana aumentando la capacidad de carga de peces pelágicos comercialmente explotables con respecto a una cadena trófica dominada simplemente por herbívoros. Además, la dominancia de la red trófica clásica o microbiana en los ecosistemas costeros puede variar en una escala estacional. Por ejemplo, las vías microbianas dominan los flujos de carbono en los fiordos del sur de Chile en invierno, pero no durante la floración primaveral del plancton (Antezana, 1999b; González et al., 2010). Sin embargo, existe un vacío de conocimiento sobre la red trófica microbiana y sus vías tróficas en la parte oriental del CB.

Una columna de agua casi mezclada y bajas concentraciones de nutrientes que limitan el crecimiento del fitoplancton son características típicas del CB en invierno (Flores Melo et al., 2020; Giesecke et al., 2021; Iachetti et al., 2021). Además, a través de una importante red fluvial que rodea el área de estudio, la MOD alóctona constituye una fuente potencial para sostener la producción heterótrofa en otras estaciones (Barrera et al., 2017; Garzón Cardona et al., 2019; Malits et al., 2023), lo que sugiere que la MODt puede llegar a aguas S-S y apoyar parcialmente a las comunidades microbianas heterótrofas en invierno. Por otro lado, la barrera física impuesta por el Paso Mackinlay puede promover diferencias en las propiedades del agua cerca del fondo entre el canal interno y el externo. Suponiendo un alto tiempo de residencia del agua en las cuencas del canal interno en invierno (Cucco et al., 2022), la actividad viral en las aguas S-S podría llegar al fondo impulsando la proporción de MOD recalcitrante allí.

Se presenta por primera vez un estudio completo y espacialmente amplio de los efectos de los parámetros fisicoquímicos y bio-ópticos en la red trófica microbiana a lo largo del este del CB bajo condiciones hidrográficas de invierno. Se evaluaron las siguientes hipótesis: i) en la red trófica microbiana, la MODt en las aguas S-S puede sustentar parcialmente las comunidades microbianas heterótrofas en invierno, apoyando la producción secundaria y el almacenamiento de C marino a largo plazo a través del bucle microbiano y la derivación viral.

ii) La clorofila *a* y las abundancias microbianas están influenciadas por las propiedades del agua cerca del fondo del canal interno y externo.

Métodos

Área de estudio

El área de estudio en el CB presenta un estrechamiento topográfico notable denominado Paso Mackinlay (<30 m de profundidad y 1,5 km de ancho, Fig. 2C), que separa el área en dos sectores oceanográficos, en adelante definidos como el canal interno y externo, al oeste y al este del Paso, respectivamente. Este pasaje angosto y poco profundo acelera el flujo general de agua hacia el este (Martín et al., 2023), afectando los tiempos de retención de agua (Cucco et al., 2022) y dividiendo efectivamente el CB en dos sectores de características oceanográficas y biológicas contrastantes (Giesecke et al., 2021; Presta et al., 2022).

El río Lapataia drena las espesas turberas que rodean la Bahía Lapataia, promoviendo así altas concentraciones de COD (83–167 μM , Hernando et al., 2012) en la desembocadura del río. El canal externo al este del Paso Mackinlay está influenciado por aguas subantárticas ricas en nutrientes, transportadas por la CCA (Antezana, 1999; Barrera et al., 2017; Garzón-Cardona et al., 2019).

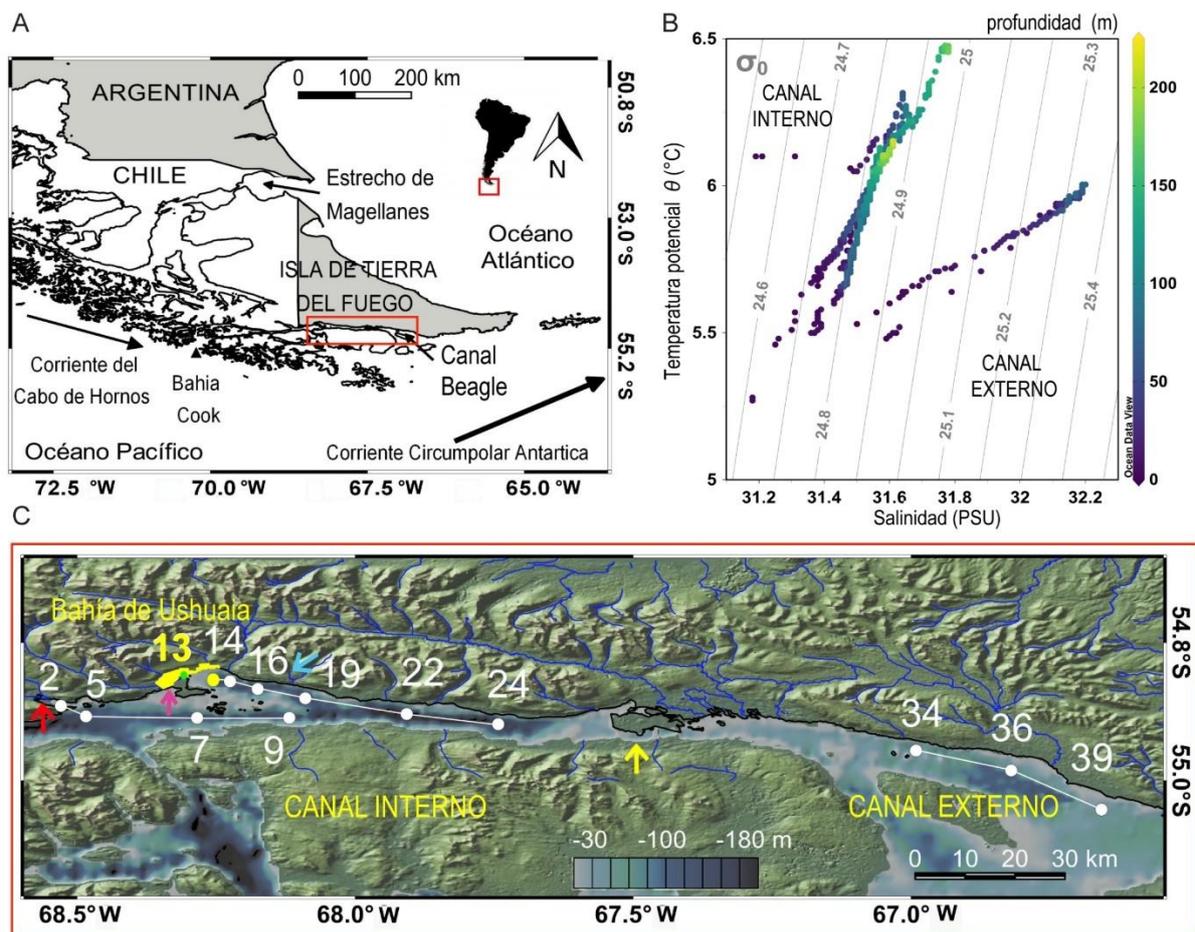


Figura 2. (A) Mapa que muestra la ubicación del Canal Beagle en el extremo sur de América del Sur; la dirección principal de las corrientes regionales más relevantes se esquematiza con flechas. (B) Diagrama de temperatura potencial de salinidad (T-S). (C) Una vista ampliada del Canal Beagle que muestra su batimetría (gradiente de color), redes fluviales y estaciones de muestreo para este estudio. Canal interior: Bahía Lapataia (flecha roja), Bahía Golondrina (flecha morada) y Bahía Ushuaia (estación 13). La ciudad de Ushuaia está marcada con un color amarillo, la Bahía Encerrada con un punto verde y el Río Encajonado con una flecha azul. La flecha amarilla vertical indica la ubicación del Paso Mackinlay.

Muestreo y datos hidrográficos

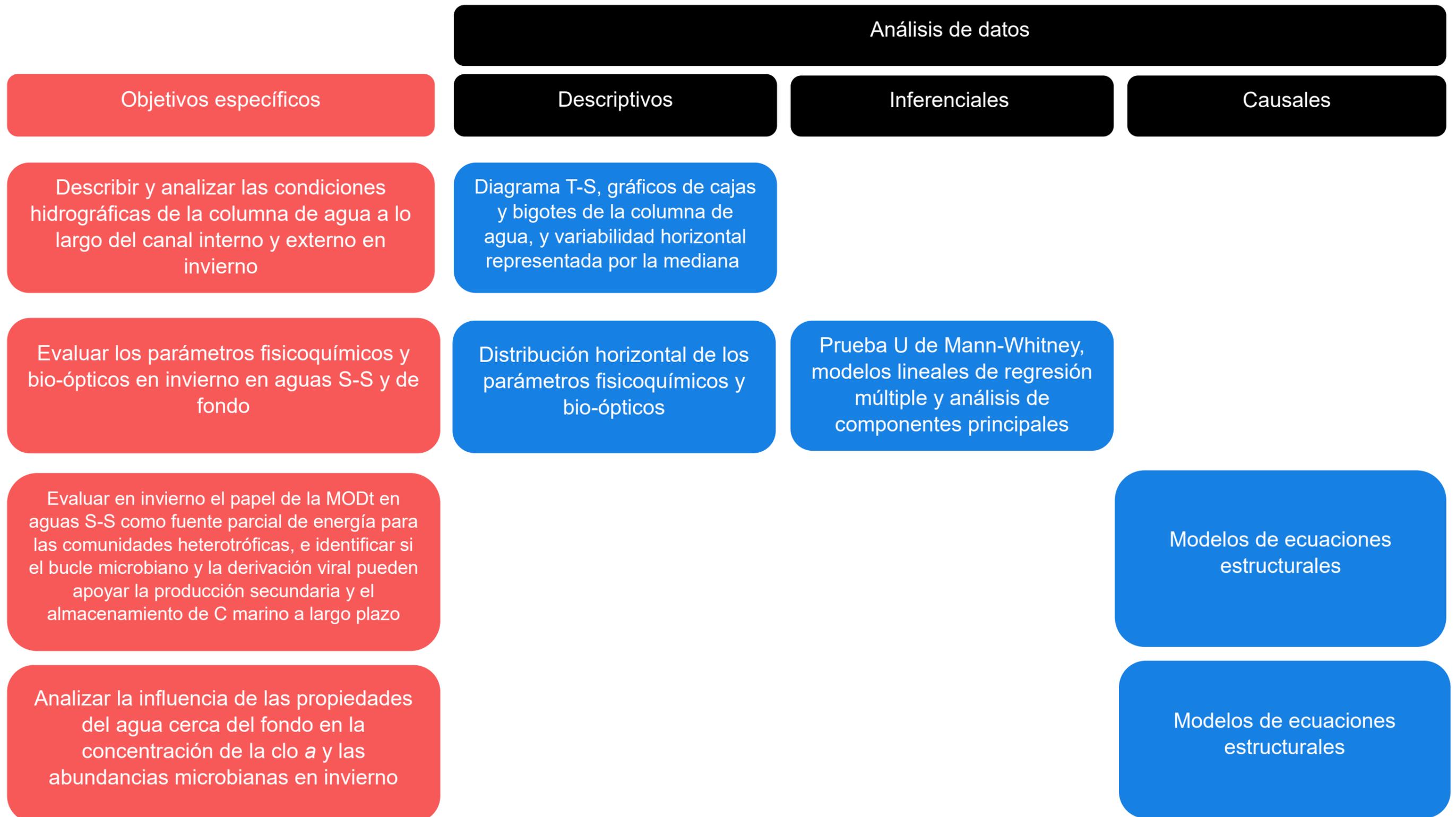
En el marco de la campaña oceanográfica MOBH / ECOS (27-31 de agosto de 2017) a bordo del R / V Dr. Bernardo Houssay, se recolectaron muestras de agua de mar en trece estaciones a lo largo de tres transectas. Las transectas 1 (estaciones: 2, 5, 7 y 9) y 2 (estaciones: 13, 14, 16, 19, 22 y 24) estaban situadas en el canal interior y la transecta 3 (estaciones: 34, 36 y 39) en el canal externo (Fig. 2C). Dado que la columna de agua era casi homogénea debido a la mezcla típica de la estación invernal, se separó la columna de agua según sus condiciones de luz en aguas S-S hasta el límite inferior de la zona eufótica (Iachetti et al., 2021) y aguas de

fondo en un enfoque de análisis bicapa. En cada estación de muestreo, se recolectaron muestras de agua de 2 a 4 profundidades usando botellas Niskin colocadas en una roseta equipada con una sonda Sea-bird 911 Plus CTD. Las profundidades de muestreo se eligieron de acuerdo con el perfil de datos de CTD descendente (salinidad, temperatura, fluorescencia, turbidez y oxígeno disuelto) tomado antes del muestreo (Tablas C.1 y C.2). Los perfiles verticales de las propiedades hidrográficas se obtuvieron mediante la sonda CTD complementada con sensores de oxígeno disuelto (OD, SBE-43), turbidez y fluorescencia-clo *a* (ECO-FLNTU, Wetlabs). Además, para determinar la estructura (estabilidad) de la columna de agua, se calculó la frecuencia de Brunt-väisälä al cuadrado (N^2) por debajo de 1 m de profundidad como: $N^2 = -(g/\rho) \cdot (\Delta\rho/\Delta z)$, donde: g = aceleración de la gravedad ($9,81 \text{ m s}^{-2}$), ρ = densidad del agua de mar en kg m^{-3} y z = profundidad (m).

Análisis de datos

En el capítulo 2 de esta tesis se describe detalladamente la estrategia de muestreo y las técnicas de procesamiento utilizadas para obtener el conjunto de datos. El objetivo general del capítulo 3 es analizar los patrones espaciales de microorganismos marinos y de firmas biogeoquímicas durante el invierno austral en la parte oriental del CB, y evaluar cómo los parámetros fisicoquímicos y bio-ópticos afectan la trama trófica microbiana, mediante un análisis de bicapa de la columna de agua. Se describen los análisis de datos realizados conforme a los objetivos específicos en la Fig.3.

Figura 3. Análisis de datos desagregados por objetivo específico.



Se utilizaron datos no transformados para realizar todos los análisis estadísticos descriptivos e inferenciales. Los análisis descriptivos se realizaron con el conjunto completo de datos. En los apartados de descripción se consideró el error estándar de la media (SE). En el análisis inferencial de S-S y aguas de fondo, y canal interno y externo respectivamente, los valores atípicos identificados mediante diagramas de cajas y bigotes, como las estaciones con datos faltantes no se incluyeron en el análisis.

Las variables fisicoquímicas y biológicas se sometieron a prueba de normalidad mediante la prueba de Shapiro-Wilk y de homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Bartlett. Se utilizó la prueba U de Mann-Whitney (valor de p de Monte Carlo) para revelar diferencias en las variables fisicoquímicas, proporciones de nutrientes, clo a , NF, procariotas y virus, entre S-S y aguas de fondo, y entre el canal interno y externo, respectivamente.

Se utilizaron modelos lineales de regresión múltiple (LM) para estudiar los efectos de la temperatura del agua (Temp), la salinidad del agua (Sal), NO_3+NO_2 y SUVA_{254} sobre la abundancia microbiana y la concentración de clo a . Según los resultados del factor de inflación de la varianza (VIF), las variables fisicoquímicas restantes no se incluyeron en el análisis debido a la alta multicolinealidad con otros parámetros ($\text{VIF} > 5$). La selección de modelos se realizó mediante un procedimiento automatizado de selección por pasos basado en el Criterio de información de Akaike ajustado para tamaños de muestra pequeñas (AICc) (Burnham y Anderson, 2002), véase el código: <http://wwwuser.gwdg.de/~cscherb1/ste pAICc.txt>. Además, se realizaron análisis de componentes principales (ACP) para visualizar las principales relaciones entre los principales grupos de la red trófica microbiana, la clo a y las variables fisicoquímicas en las aguas S-S y de fondo a lo largo del CB (Quinn y Keough, 2002). Las variables de los ACP se centraron y estandarizaron.

Las relaciones entre las abundancias de virus, procariotas, flagelados y concentración de clo a como variables dependientes y NO_3+NO_2 , SUVA_{254} y salinidad como variables independientes seleccionadas a partir de los resultados de LM y ACP se examinaron mediante modelos de ecuaciones estructurales (MEE) para las aguas S-S y de fondo, respectivamente. Se calcularon

los coeficientes de trayectoria estandarizados y R^2 , mientras que la bondad de ajuste del modelo se comprobó mediante la prueba C de Fisher.

El mapa del CB se preparó utilizando datos batimétricos de Ryan et al. (2009), IGN-GIS Layers (2020) en QGIS (2009). La visualización de los datos fisicoquímicos y biológicos se realizó con los softwares Ocean Data View 4 (Schlitzer, 2002, 2021) y OriginPro 8 SR3 (OriginLab poration, 2008). Los análisis de datos se realizaron en R versión 3.6.2 (2019-12-12) utilizando los paquetes car, gvlma, performance, MASS, lavaan; Software PAST 3.26b y Canoco 5 (Hammer et al., 2001; Dalgaard, 2010; ter Braak y Smilauer, 2012; RStudio, 2016).

Resultados

Condiciones hidrográficas

Columna de agua. El diagrama T-S (Fig. 2B) muestra una clara diferencia entre las propiedades del agua del canal interno y externo. Este patrón se relaciona con que el canal interno está sujeto a mayores entradas de aguas continentales y a la influencia de las aguas de la sección occidental del CB (Fig. 2C), lo que resulta en aguas menos salinas, algo más cálidas, con concentraciones de OD relativamente bajas y altas concentraciones de NO_3+NO_2 . Mientras tanto, las aguas del canal externo tienen una firma menos modificada, más oceánica, siendo más salinas, más frías, y con mayor OD y menores concentraciones de NO_3+NO_2 (Figs. 4A-C, 3B).

Como es típico de las condiciones invernales en la zona de estudio, la columna de agua estaba débilmente estratificada a mezclada, la estructura de la columna de agua se clasificó de la siguiente manera: débilmente estratificada (e.g., Bahía Lapataia y Bahía Ushuaia en el canal interno, y en las estaciones 34 a 39 en el canal externo), completamente mezclada (estaciones 5 y 7 en el canal interior, y una situación donde las columnas estaban cubiertas por una pluma de agua dulce poco profunda probablemente procedente de ríos locales (estaciones 9, y 14 a 24 en el canal interior) (Tabla 1). La concentración de clo *a* fue baja ($0,13 \pm 0,07 \text{ mg m}^3$) a lo largo de toda el área de estudio (Fig. 4D).

Tabla 1. Frecuencia de Brunt-väisälä (N^2 , s^{-1}) en las estaciones de muestreo. n/a: no aplicable.

	Estación	Profundidad máxima (m)	N^2 (s^{-1})	Profundidad (m) menos 1m	Estructura vertical de la columna de agua
Canal interno	2	26	0,0011	4	débilmente estratificada
	5	183	n/a	n/a	completamente mezcladas
	7	141			
	9	216	0,0001	6	cubierta por una pluma de agua dulce poco profunda
	13	49	0,0005	6	débilmente estratificada
	14	135	0,0002	4	cubiertas por una pluma de agua dulce poco profunda
	16	159	0,00001	15	
	19	142	0,00004	10	
	22	145	0,0002	8	
	24	206	0,0001	8	
	Canal externo	34	73	0,0007	5
36		76	0,0003	15	
39		35	0,0008	8	

Aguas superficiales/subsuperficiales y de fondo. Se encontraron diferencias significativas de temperatura (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,001$), salinidad ($p < 0,05$), OD ($p < 0,01$) y clo a ($p < 0,001$) entre las aguas S-S y las del fondo. La salinidad y el OD difirieron significativamente entre el canal interno y externo tanto en las aguas S-S ($p < 0,01$, y $p < 0,05$, respectivamente), como en las aguas de fondo ($p < 0,01$ para ambas variables), mientras que la temperatura y la clo a fueron diferentes entre el canal interno y externo sólo en las aguas de fondo ($p < 0,05$, Tabla A.1).

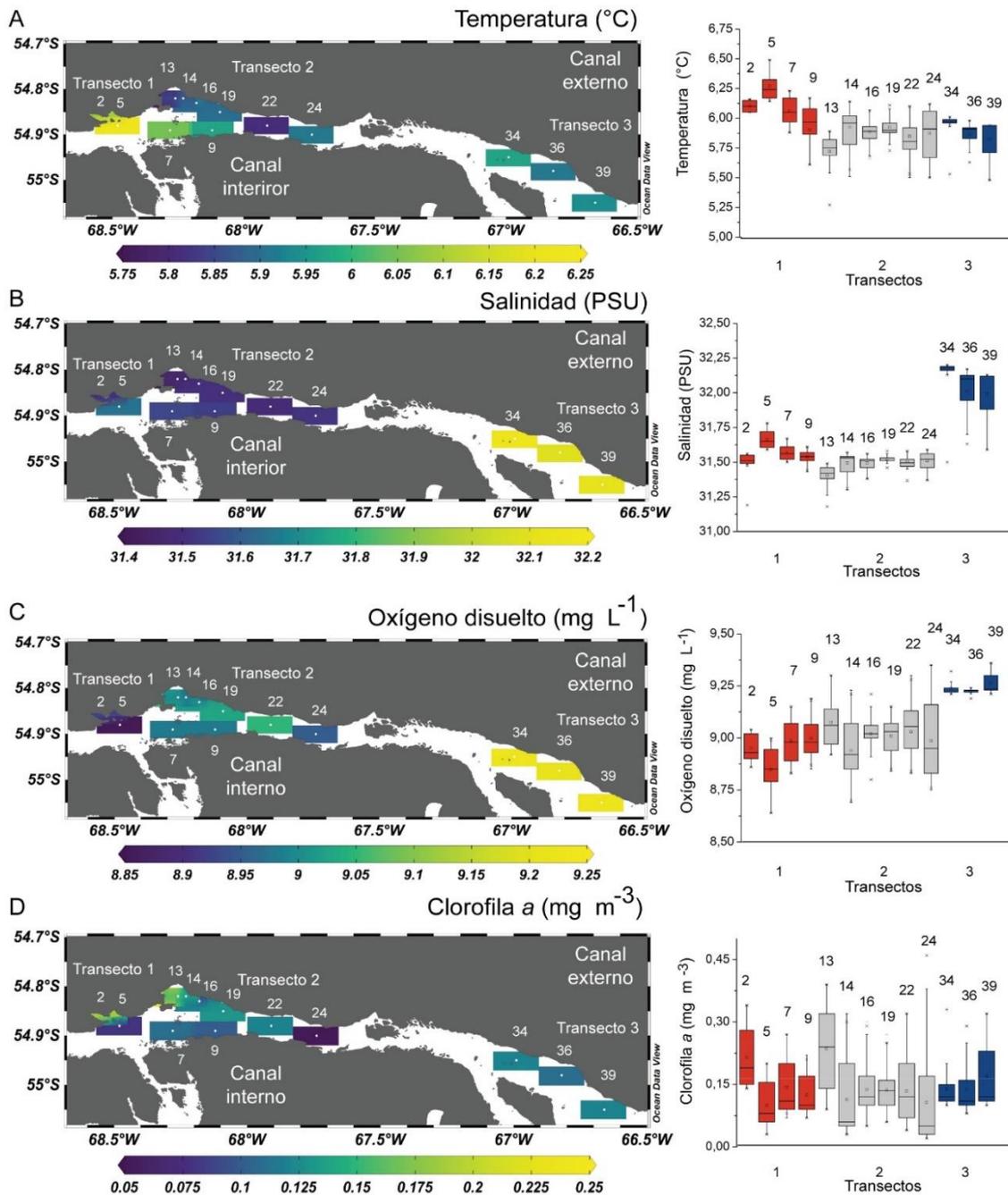


Figura 4. Variabilidad horizontal representada por la mediana, y vertical de las mediciones de (A) temperatura, (B) salinidad, y concentraciones de (C) oxígeno disuelto y (D) clorofila *a* en la columna de agua del Canal Beagle durante el invierno austral. Los gráficos de cajas y bigotes muestran la mediana de las variables. Las estaciones se indican con números encima de las cajas y bigotes. El percentil 75 (Q3) hasta el valor máximo está indicado por la línea superior en las cajas y bigotes, y el percentil 25 (Q1) hasta el valor mínimo está indicado por la línea inferior.

Turbidez y nutrientes inorgánicos disueltos

La turbidez en aguas S-S fue homogénea y baja a lo largo del CB ($0,35 \text{ NTU} \pm 0,01$), mientras que en aguas de fondo se encontraron algunos máximos de turbidez en la subcuenca de la Bahía Ushuaia ($0,66 \text{ NTU} \pm 0,05$, estaciones 13 a 19), y en la estación 36 en el canal exterior ($0,68 \text{ NTU}$, Fig. 5A). Las concentraciones medias de NO_3+NO_2 en aguas S-S fueron de $13,04 \pm 0,28 \mu\text{M}$ (Fig. 5B). En las aguas de fondo, aunque se registró una concentración media de NO_3+NO_2 ligeramente superior en el canal interior ($13,58 \pm 0,10 \mu\text{M}$) que en el canal exterior ($13,04 \pm 0,05 \mu\text{M}$), la prueba U de Mann-Whitney (Fig. 5B) no mostró diferencias significativas. A su vez, las concentraciones de NH_4 en aguas S-S fueron las más altas en el canal externo ($0,56 \pm 0,28 \mu\text{M}$), seguido de la subcuenca de la Bahía Ushuaia y aguas adyacentes ($0,40 \pm 0,10 \mu\text{M}$, transecta 2), mientras que, en aguas de fondo, la concentración de NH_4 fue homogénea a lo largo del CB ($0,30 \pm 0,01 \mu\text{M}$, Fig. 5C). Los valores de PO_4 y $\text{Si}[\text{OH}]_4$ fueron similares a lo largo del CB independientemente de las masas de agua y variaron de 1,10 a 1,37 μM (promedio: $1,24 \mu\text{M} \pm 0,01$) y de 2,51 a 4,18 μM (promedio: $2,99 \mu\text{M} \pm 0,06$), respectivamente (Fig. 5D-E).

Se encontraron diferencias significativas en turbidez, PO_4 y $\text{Si}[\text{OH}]_4$ entre S-S y aguas de fondo (Prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,001$ y $p < 0,05$ para PO_4 y $\text{Si}[\text{OH}]_4$). Además, NH_4 y $\text{Si}[\text{OH}]_4$ mostraron diferencias entre el canal interno y externo en aguas de fondo ($p < 0,05$ para NH_4 y valor de $p < 0,01$ para $\text{Si}[\text{OH}]_4$, Tabla A.1). El NID fue más alto en las aguas de fondo del canal interno ($13,79 \pm 0,05 \mu\text{M}$) y en las aguas S-S del canal externo ($13,84 \pm 0,22 \mu\text{M}$), (Tabla 2). Las relaciones ácido silícico:NID fueron significativamente diferentes tanto en S-S como en aguas de fondo entre el canal interno y el canal externo (Prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,05$ y $p < 0,001$, respectivamente) (Tabla A.1).

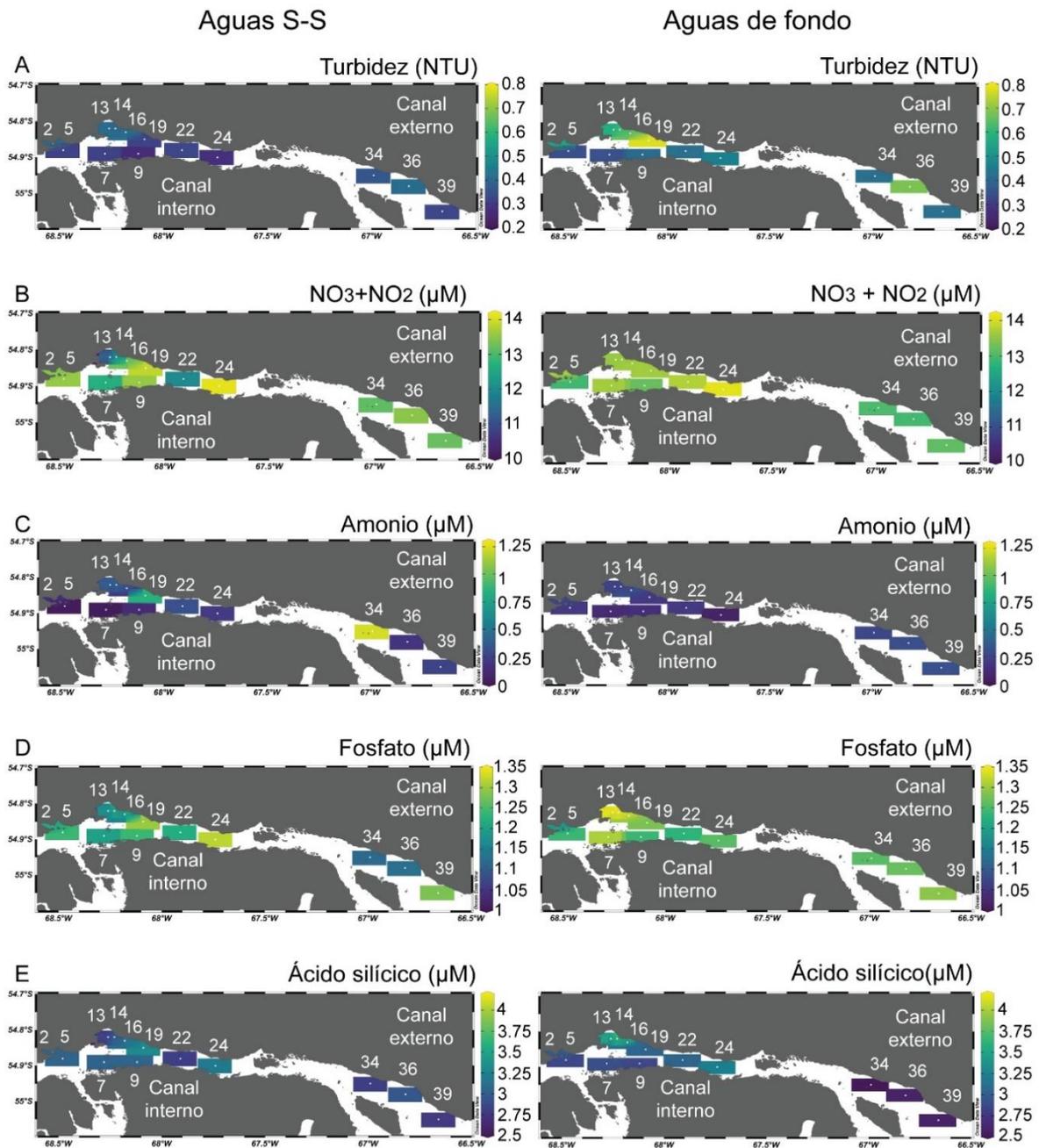


Figura 5. Distribución horizontal de (A) turbidez, (B) $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$, (C) amonio, (D) fosfato y (E) ácido silícico en las aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) y de fondo del Canal Beagle durante el invierno austral.

Tabla 2. Relaciones NID, NID:FID y ácido silícico:NID en las aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) y de fondo, NID: nitrógeno inorgánico disuelto, FID: fósforo inorgánico disuelto. ES: error estándar.

	Estación	NID		NID:FID		ácido silícico:NID	
		S-S	Fondo	S-S	Fondo	S-S	Fondo
Canal interno	2	13,61	14,00	11,25	11,76	0,22	0,21
	5	13,60	13,12	10,97	10,58	0,22	0,22
	7	12,73	13,80	10,61	10,53	0,24	0,21
	9	13,70	13,39	11,05	10,80	0,25	0,21
	13	10,29	13,74	9,35	10,41	0,24	0,22
	14	13,58	13,93	10,65	10,17	0,23	0,30
	16	13,49	13,96	11,63	10,74	0,22	0,22
	19	14,73	13,85	11,33	10,82	0,22	0,22
	22	12,32	13,95	10,10	11,34	0,23	0,22
	24	14,34	14,15	10,86	11,23	0,22	0,23
media ± ES		13,24	13,79	10,78	10,84	0,23	0,23
		±	±	±	±	±	±
		0,37	0,09	0,20	0,14	0,00	0,01
Canal externo	34	14,38	13,30	12,84	10,56	0,19	0,19
	36	13,66	13,24	12,09	10,43	0,22	0,20
	39	13,49	13,48	10,54	10,45	0,21	0,19
media ± ES		13,84	13,34	11,82	10,48	0,21	0,19
		±	±	±	±	±	±
		0,22	0,06	0,55	0,03	0,01	0,00

Concentraciones de COD y propiedades ópticas de MOD

Las concentraciones de COD, SUVA₂₅₄, a₃₇₅ y S_R no difirieron significativamente entre las aguas S-S y de fondo, y el canal interno y externo, respectivamente (Prueba U de Mann-Whitney, Tabla A.1). La media del COD fue de 156,54 ± 5,19 µM y osciló entre 108,24 y 224,81 µM, con las concentraciones más altas en la Bahía de Lapataia en aguas S-S y de fondo

(183,18 y 224,81 μM , respectivamente, Fig. 6A). El SUVA_{254} alcanzó una media de $0,55 \pm 0,04 \text{ L mg}^{-1} \text{ m}^{-1}$ a lo largo del CB, con los valores más altos en las aguas S-S del canal interno de la Bahía Ushuaia (0,94 y $0,84 \text{ L mg}^{-1} \text{ m}^{-1}$, estaciones 14 y 13), y en la estación 36 del canal externo ($0,82 \text{ L mg}^{-1} \text{ m}^{-1}$). En las aguas de fondo, los valores más altos de SUVA_{254} se observaron en las estaciones 16 y 22 del canal interno ($1,1 \text{ L mg}^{-1} \text{ m}^{-1}$ y $0,83$, respectivamente) y en la estación 34 del canal externo ($0,62 \text{ L mg}^{-1} \text{ m}^{-1}$, Fig. 6B).

La media de a_{375} fue de $0,34 \pm 0,07 \text{ m}^{-1}$ en aguas S-S. Los valores de a_{375} en aguas S-S fueron más altos en el canal interno, en la estación 14 de la Bahía Ushuaia ($0,82 \text{ m}^{-1}$), y antes del Paso Mackinlay, en la estación 24 ($0,65 \text{ m}^{-1}$). En las aguas S-S del canal externo, el valor más alto se detectó en la estación 36 ($0,61 \text{ m}^{-1}$). En las aguas del fondo, la media de a_{375} fue de $0,48 \pm 0,17 \text{ m}^{-1}$, con los valores más altos en el canal interno en las estaciones 16 y 22 ($1,66$ y $1,29 \text{ m}^{-1}$, respectivamente), y en el canal externo en la estación 34 ($1,69 \text{ m}^{-1}$, Fig. 6C).

El S_R osciló entre 0,50 y 1,97 (media de $1,18 \pm 0,14$) en aguas S-S, y entre 0,25 y 3,90 ($1,22 \pm 0,31$) en aguas de fondo. Los valores más bajos de S_R en aguas S-S se midieron en el transecta de Bahía Lapataia (el canal interno) (0,50, 0,59, 0,66 y 0,86: estaciones 9, 7, 5 y 2, respectivamente). Mientras que en aguas de fondo los valores más bajos de S_R fueron medidos frente al río Encajonado: 0,25 y 0,37, estaciones 19 y 9 respectivamente; frente a Bahía Golondrina (0,43, estación 7), y Bahía Ushuaia (0,65, estación 13) en el canal interno (Fig. 6D).

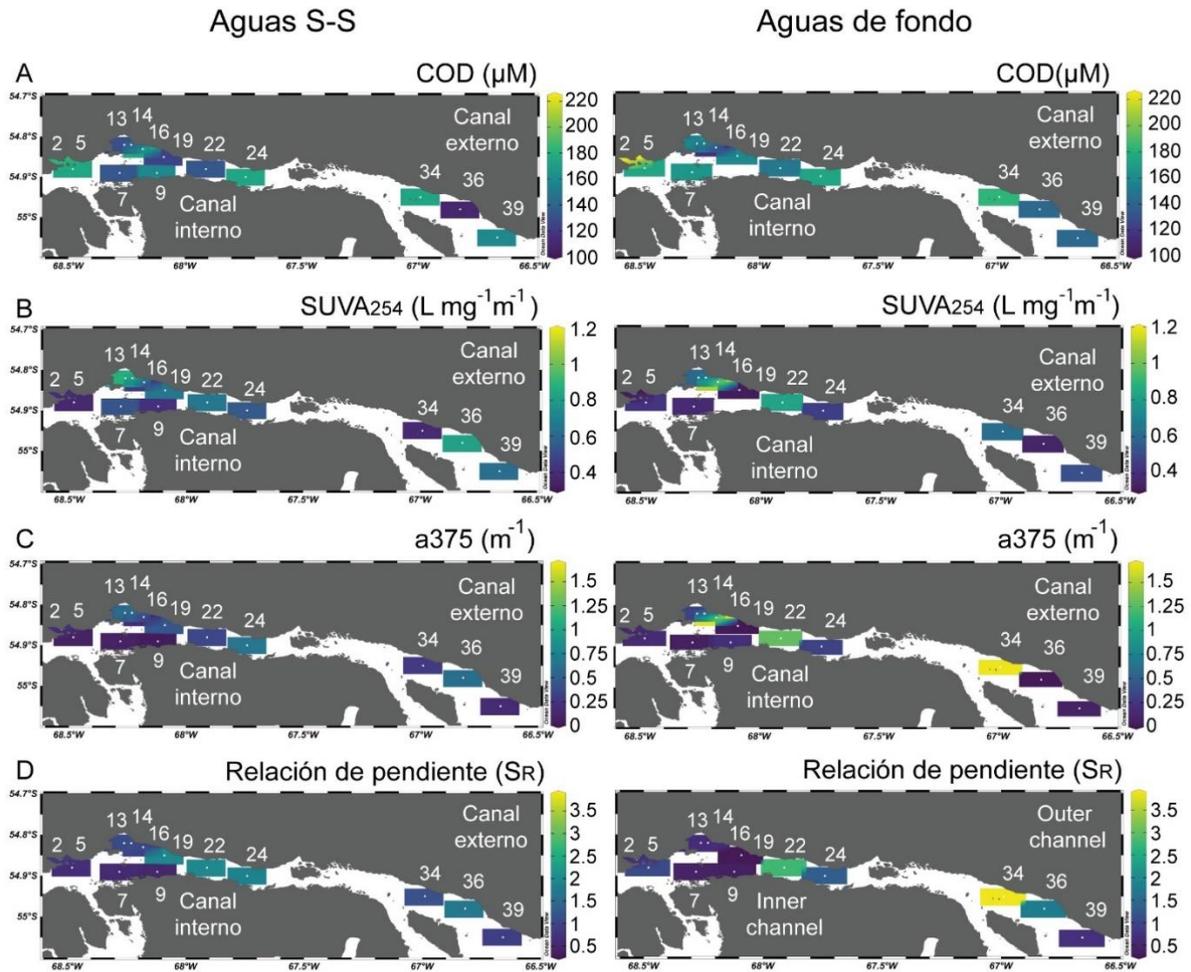


Figura 6 . Distribución horizontal de (A) COD, (B) $SUVA_{254}$, (C) a_{375} , y (D) relación de pendiente (S_R) en las aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) y de fondo del Canal Beagle durante el invierno austral.

Estructura y distribución espacial de microorganismos y virus marinos

En aguas S-S, la abundancia de pico-nanofitoplancton fue en promedio de 6801 ± 758 células mL^{-1} en el canal interno, y 5544 ± 534 células mL^{-1} en el canal externo (Fig. 7A), sin diferencias significativas ($p = 0,57$). Considerando toda el área estudiada, las contribuciones relativas al pico-nanofitoplancton global fueron $80,06 \pm 0,99$ % de PE, $13,65 \pm 0,75$ de Syn, y $6,28 \pm 0,42$ de NE. Se encontró una relación significativa entre la clo a y el pico-nanofitoplancton (coeficiente de Spearman $r = 0,59$, $p = 0,04$, $\alpha = 0,05$). La abundancia de NF difirió significativamente entre las aguas S-S (251 ± 22 células mL^{-1}) y las aguas de fondo (156 ± 27 células mL^{-1} , Prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,001$, Tabla A.1). En promedio, la abundancia de NF fue de 265 ± 18 células mL^{-1} en aguas S-S y de 116 ± 18 células mL^{-1} en aguas de fondo

del canal interno, y 277 ± 2 células mL^{-1} , 185 ± 28 células mL^{-1} en el canal externo, respectivamente (Fig. 7B).

Se observaron diferencias significativas en la abundancia de procariotas entre las aguas S-S ($3,16 \times 10^5 \pm 1,64 \times 10^4$ células mL^{-1}) y las aguas del fondo ($2,25 \times 10^5 \pm 1,26 \times 10^4$ células mL^{-1} , Prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,001$, Tabla A.1). La media de abundancia de procariotas en el canal interno fue de $3,23 \times 10^5 \pm 2,01 \times 10^4$ células mL^{-1} en aguas S-S, y de $2,20 \times 10^5 \pm 1,58 \times 10^4$ células mL^{-1} en aguas de fondo. En el canal externo, la media fue de $2,92 \times 10^5 \pm 1,80 \times 10^4$ células mL^{-1} en aguas S-S y de $2,45 \times 10^5 \pm 4,65 \times 10^3$ células mL^{-1} en aguas de fondo. Las mayores abundancias de procariotas se registraron en aguas S-S de la subcuenca de la Bahía Ushuaia: $3,69 \times 10^5 \pm 3,21 \times 10^4$ células mL^{-1} , transecta 2 (estaciones 13 a 19) (Fig. 7C). Los procariotas de HNA contribuyeron ligeramente más a la abundancia total de procariotas en promedio: $57,0 \pm 1,6\%$ en aguas S-S y $60,4 \pm 3,7\%$ en aguas de fondo del canal interno, y, $53,5 \pm 1,5\%$ y $50,7 \pm 0,2\%$, respectivamente en el canal externo.

La abundancia viral en aguas S-S fue de $3,67 \times 10^6 \pm 1,75 \times 10^5$ virus mL^{-1} y en aguas de fondo de $3,45 \times 10^6 \pm 1,72 \times 10^5$ virus mL^{-1} . En el canal interno, la abundancia media de virus fue de $3,54 \times 10^6 \pm 2,10 \times 10^5$ virus mL^{-1} en aguas S-S y de $3,46 \times 10^6 \pm 2,08 \times 10^5$ virus mL^{-1} en aguas de fondo; y en el canal externo, de $4,08 \times 10^6 \pm 9,13 \times 10^4$ virus mL^{-1} y $3,42 \times 10^6 \pm 2,68 \times 10^5$ virus mL^{-1} , respectivamente. No se detectaron diferencias significativas. Las mayores abundancias de virus ($4,12 \times 10^6 \pm 1,94 \times 10^5$ virus mL^{-1}) se dieron en las aguas del fondo de la subcuenca de la Bahía Ushuaia (estaciones 13 a 19), en la transecta 2 (Fig. 7D). La proporción de virus/procarionte (VPR) promedio fue de $11,5 \pm 1,2$ en aguas S-S y $16,4 \pm 1,3$ en aguas de fondo del canal interno, y $14,1 \pm 0,7$, $14,0 \pm 1,3$ en el canal externo, respectivamente.

Considerando la contribución relativa de las tres poblaciones virales en aguas S-S y de fondo, los VBaja representaron la mayor contribución del total de virus, seguida de los VMed y los VAlto. Las medias de VBaja, VMed y VAlto en aguas S-S fueron $65,1 \pm 1,7\%$, $30,9 \pm 1,5\%$ y $4,1 \pm 0,2\%$. En las aguas del fondo fueron $63,3 \pm 1,2\%$, $32,6 \pm 1,1\%$ y $4,2 \pm 0,1\%$, respectivamente. En el canal interno, las medias de VBaja en aguas S-S fueron del $66,0 \pm 2,0$

% y del $62,0 \pm 2,3$ % en el canal exterior. En aguas de fondo, en el canal interno los promedios de VBaja fueron $65,2 \pm 0,8\%$ y $56,8 \pm 0,7\%$ en el canal externo.

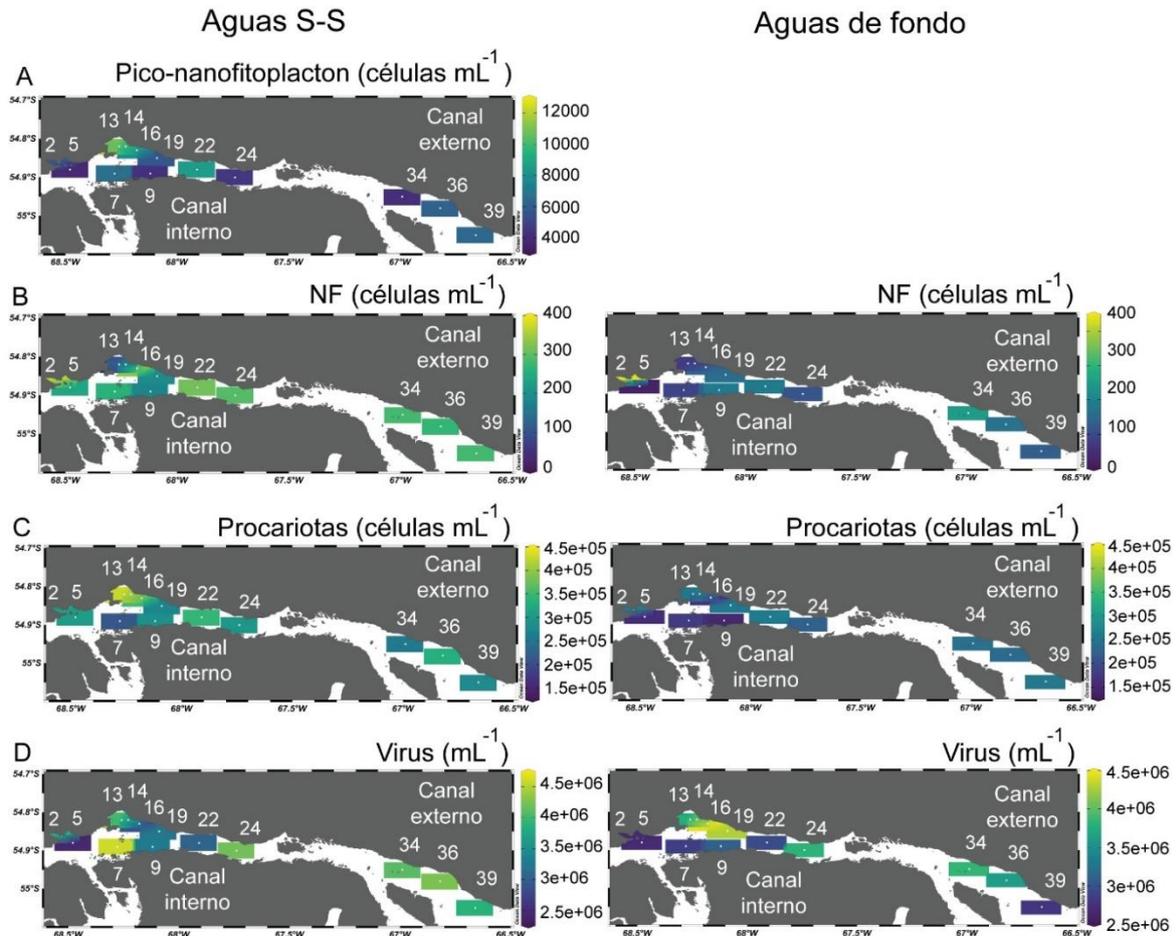


Figura 7. Distribución horizontal de la abundancia total de (A) pico-nanofitoplancton, (B) nanoflagelados: NF, (C) procariotas, y (D) virus en las aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) y de fondo del Canal Beagle durante el invierno austral.

Relación entre las variables fisicoquímicas, bioópticas y la red trófica microbiana

Los dos primeros ejes del ACP explicaron el 55,16 % de la varianza total de los datos de las aguas S-S y el 67,21 % de la varianza de los datos de las aguas de fondo. El primer eje del ACP explicó el 33,85 % de la variabilidad de las aguas S-S y estuvo fuertemente correlacionado de forma positiva con la abundancia de pico-nanofitoplancton (0,94), la concentración de *clo a* (0,67) y $SUVA_{254}$ (0,57), mientras que se correlacionó negativamente con NO_3+NO_2 (-0,73). El segundo eje del ACP explicó el 21,37 % de la variabilidad espacial de la red trófica

microbiana en función de la salinidad (-0,45) y se correlacionó negativamente con las abundancias de NF y virus (-0,66 y -0,59, Fig. 8A, Tabla 3). Además, la correlación positiva entre la abundancia de pico-nanofitoplancton y la concentración de *chl a* sugiere un predominio de células pequeñas en la composición de la comunidad fitoplanctónica. Los modelos de regresión múltiple confirmaron que la abundancia de pico-nanofitoplancton estaba relacionada con el $SUVA_{254}$ y el NO_3+NO_2 , mientras que la variable explicativa principal de la *chl a* era el NO_3+NO_2 (Tabla 4). Las estaciones 14, 16 y 22 en el canal interno y 36 en el canal externo se caracterizaron por la influencia de la entrada de ríos de agua dulce (Fig. 2 y Fig. 8A). La acumulación de virus y biomasa de NF fue facilitada por un aumento de la salinidad, que fue la condición hidrográfica predominante en el canal interno (estaciones 2 y 7) y en el canal externo (estaciones 34 y 39).

En cuanto a las aguas de fondo, el primer eje del ACP explicó el 36,76 % de la variabilidad y se correlacionó positivamente con la temperatura (0,75), NO_3+NO_2 (0,44), fuerte y negativamente con la concentración de la *chl a* (-0,83), la abundancia de NF (-0,81) y la salinidad (-0,75). El segundo eje explicó el 30,45 % y se correlacionó moderadamente con la salinidad (0,55), la temperatura (0,38), y fuerte y negativamente con los procariontes (-0,78), y la abundancia de virus (-0,64), NO_3+NO_2 (-0,74), y $SUVA_{254}$ (-0,51) (Fig. 8B y Tabla 3). El ACP de las aguas de fondo reveló una clara separación entre las estaciones situadas en el canal interno y externo, impulsada por la salinidad y la temperatura. Las estaciones 5 y 7 del canal interno presentaron los valores más altos de temperatura. En el canal externo, la alta salinidad y la baja temperatura contribuyeron a aumentar la concentración de la *chl a* y la abundancia de NF. De acuerdo con el modelo LM, la concentración de la *chl a* fue impulsada por la salinidad (Tabla 4). Las estaciones de la subcuenca de la Bahía Ushuaia (13 y 14) y las aguas adyacentes en el canal interno (19, 22 y 24) se caracterizaron por una mayor abundancia de procariontes y virus debido a la alta concentración de NO_3+NO_2 y la baja salinidad.

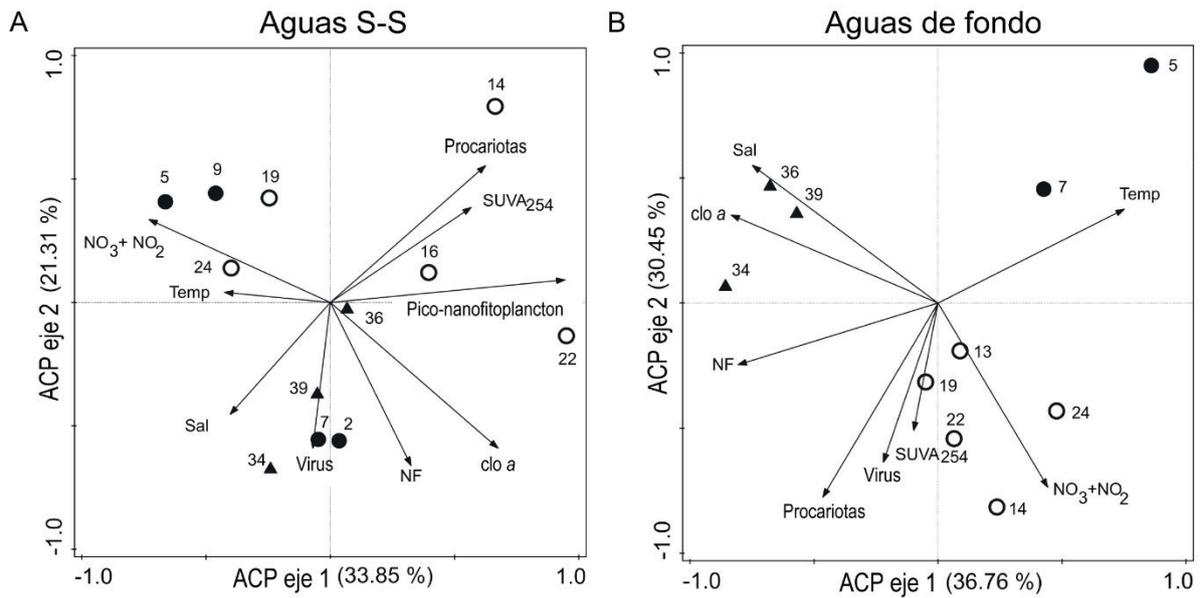


Figura 8. Gráficas de análisis de componentes principales de variables fisicoquímicas, bio-ópticas y biológicas relacionadas de (A) aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) y (B) aguas de fondo del Canal Beagle durante el invierno austral. Los círculos negros representan la transecta 1 y los círculos vacíos representan la transecta 2 en el canal interno. Los triángulos negros representan el canal externo, la transecta 3. Temp: temperatura, Sal: salinidad, NF: nanoflagelados, clo *a*: clorofila *a*.

Tabla 3. Puntuaciones de variables para el primer y segundo eje del ACP de variables fisicoquímicas, bio-ópticas y microbianas en el Canal Beagle de aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) y de fondo. Temp: temperatura, Sal: salinidad, NO₃ +NO₂: nitrato+nitrito, SUVA₂₅₄, clo *a*: clorofila *a*, pico-nanofitoplancton, NF: abundancia de nanoflagelados, procariotas y virus. n/a: no disponible.

	S-S		Fondo	
	eje 1	eje 2	eje 1	eje 2
Temp	-0,43	0,04	0,75	0,38
Sal	-0,40	-0,45	-0,75	0,55
NO ₃ +NO ₂	-0,73	0,34	0,44	-0,74
SUVA ₂₅₄	0,57	0,39	-0,10	-0,51
clo <i>a</i>	0,67	-0,59	-0,83	0,35
Pico-nanofitoplancton	0,94	0,09	n/a	n/a
NF	0,32	-0,66	-0,81	-0,25
Procariotas	0,62	0,55	-0,46	-0,78
Virus	-0,07	-0,59	-0,22	-0,64
Valores Eigen	0,34	0,21	0,37	0,30
Varianza explicada (acumulada %)	33,85	55,16	36,76	67,21

Tabla 4. Resumen de la tabla AICc de las variables fisicoquímicas y bio-ópticas que influyen en la abundancia de microorganismos marinos y la clorofila *a* de las aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) y de fondo (clo *a*: clorofila *a*, abundancia de pico-nanofitoplancton, NO₃+NO₂: nitrato+nitrito, Sal: salinidad y SUVA₂₅₄), de los modelos lineales de regresión múltiple significativos.

	Variable respuesta	Modelo	<i>K</i>	Log <i>L</i>	AICc	ΔAICc	<i>w_i</i>
S-S	clo <i>a</i>	NO ₃ +NO ₂	3	23,82	-38,64	0,00	1,0
	Pico-nanofitoplancton	SUVA ₂₅₄ , NO ₃ +NO ₂	4	-98,68	211,08	0,00	1,0
Fondo	clo <i>a</i>	Sal	3	23,72	-37,44	0,00	1,0

Efectos directos e indirectos de las variables fisicoquímicas y bioópticas en la trama trófica microbiana

Los MEEs de las aguas S-S sugirió que el NO_3+NO_2 influyeron directa y negativamente en la concentración de la clo *a*, explicando el 45 % de su variación (coeficiente estándar = -0,67, $p < 0,05$) (Fig. 9A). La concentración de clo *a* tuvo un efecto positivo sobre la abundancia de NF (un incremento en la clo *a* puede estar asociado a un aumento en la abundancia total de NF, dado que los NF mixótrofos contienen este pigmento, pueden realizar fototrofia como fagotrofia), sin embargo, no se observó ninguna relación con la abundancia de procariotas (coeficiente estándar = 0,01). Una mayor concentración de SUVA_{254} estuvo relacionada con un aumento de la abundancia de procariotas (coeficiente estándar =0,62, $p < 0,05$). Además, se observó una relación negativa de los virus sobre la abundancia de los procariotas (coeficiente estándar =-0,57, $p < 0,05$), el aumento de virus está relacionado con una disminución de los procariotas. El poder explicativo del MEE para la abundancia de NF y procariotas fue del 37 % y 58 %, respectivamente. En las aguas de fondo, la salinidad pareció modelar directa y positivamente la concentración de la clo *a*, explicando el 47 % de su variación (coeficiente estándar = 0,69, $p < 0,05$) (Fig. 9B). El test estadístico C de Fisher mostró una satisfactoria bondad de ajuste de los dos modelos (C de Fisher = 9,47, $p = 0,80$, C de Fisher =3,17, $p =0,98$).

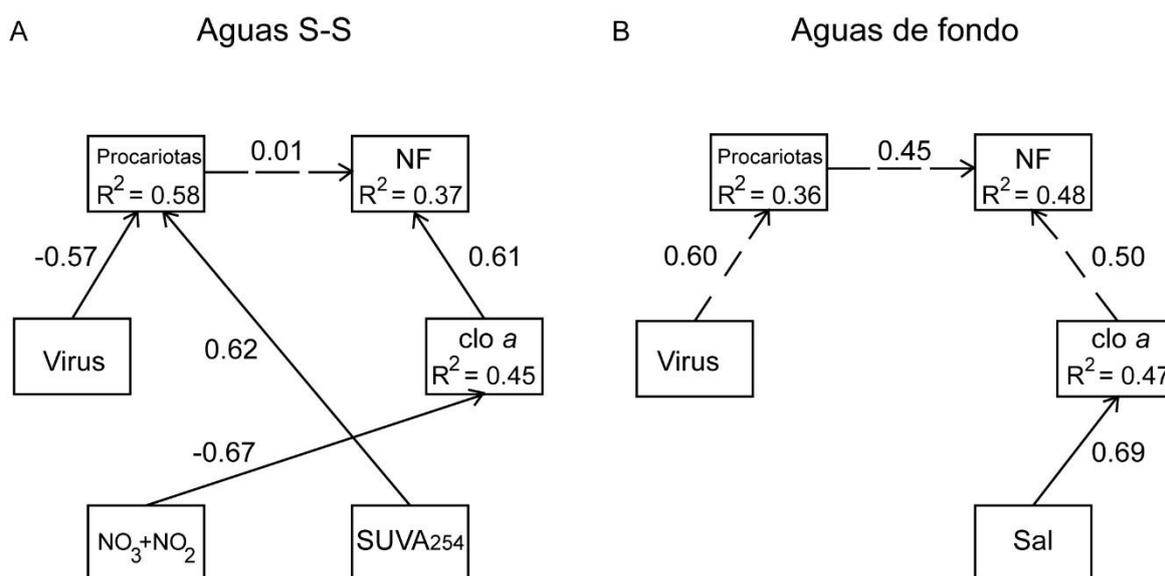


Figura 9. Diagrama de trayectorias/senderos para el modelo de ecuaciones estructurales que relaciona nitrato+nitrito (NO_3+NO_2), SUVA_{254} y salinidad (Sal) con la abundancia de procariotas, virus, nanoflagelados (NF) y clorofila *a* (clo *a*) de (A) aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) y (B) aguas de fondo, respectivamente, del Canal de Beagle durante el invierno austral. Los números junto a cada flecha son coeficientes de regresión

estandarizados del MEE. Las flechas negras sólidas representan trayectorias significativas ($p < 0,05$), las flechas negras punteadas representan trayectorias no significativas.

Discusión

Heterogeneidad espacial de las propiedades hidrográficas invernales en el Canal Beagle

Los resultados muestran una clara diferencia en las propiedades hidrográficas de la columna de agua entre el canal interno y el externo, a pesar de las ligeras diferencias de densidad encontradas, características de la estación invernal. Esto concuerda con lo observado por Iachetti et al. (2021), quienes también encontraron diferencias estacionales en la temperatura superficial y la salinidad a lo largo del CB.

Las aguas S-S del canal interno y externo presentaron una salinidad en el rango de 31–32 PSU. Mientras que el canal interno se ve afectado por la entrada de agua subantártica modificada (mSAAW) transportada desde la parte occidental de CB y posteriormente modificada aún más por entradas continentales, el canal externo está probablemente influenciado también por aguas de alta mar transportadas por la CCA (Sievers et al., 2002; Giglio y Johnson, 2016; Giesecke et al., 2021), lo que resulta en su firma más salada. Aunque la columna de agua en el canal interno está en general mezclada en invierno (Flores-Melo et al., 2020; Giesecke et al., 2021), encontramos una cierta variabilidad zonal en la estructura vertical, que puede estar relacionada con las descargas de los ríos. Las plumas de agua dulce influyeron en el canal interno y externo dando lugar a una estratificación débil y poco profunda en las bahías de Lapataia y Ushuaia. Aunque a menudo subestimadas, las plumas de agua dulce de las redes fluviales de escala relativamente pequeña pueden transportar MOD, nutrientes y contaminantes, y afectar a las tendencias de salinidad debido a las precipitaciones y el deshielo, y en consecuencia a los procesos biológicos en las redes tróficas y los ciclos biogeoquímicos asociados (Tilburg et al., 2011; Shi y Lu, 2011; y citas en las fuentes). También se detectó una cierta estratificación en el canal externo, donde el flujo residual hacia el este (Balestrini et al., 1998; Martin et al., 2023) promueve la salida de aguas relativamente diluidas del canal interno, sobreponiéndose a aguas más densas en el canal externo y promoviendo así una pinoquina a ~20 m de profundidad, consistente con las observaciones de Giesecke et al. (2021).

Durante el mismo crucero, en la subcuenca de la Bahía Ushuaia, se registraron capas nefeloides (grandes agregados, de 100-200 μm de tamaño) con una velocidad de corriente mínima junto con los valores de turbidez más altos encontrados en este estudio. Esto sugiere que la MO transportada por los ríos y producida *in situ* en la superficie alcanza las capas de agua más profundas y tiende a concentrarse cerca del fondo (Flores-Melo et al., 2020). Debido a su heterogeneidad inherente, estos grandes agregados pueden interpretarse como puntos críticos para la actividad microbiana (Azam, 1998; Stemmann y Boss, 2012 y citas en la fuente).

Limitación de nutrientes inorgánicos en la capa eufótica y el predominio de células pequeñas en la biomasa de fitoplancton en condiciones invernales

La baja concentración de la *chl a* en el presente estudio concuerda con Almandoz et al. (2019), destacaron que las concentraciones más bajas de clorofila son en otoño-invierno junto con la baja densidad y biomasa de fitoplancton según el ciclo anual de biomasa reportado en otros estudios de la zona (Almandoz et al., 2011).

Los resultados relacionados con la estequiometría del medio en invierno austral muestran una débil limitación de nitrógeno y una limitación de ácido silícico en aguas S-S ($11,02 \pm 0,23$ NID:DIP y $0,22 \pm 0,00$ ácido silícico:NID) y en aguas de fondo ($10,76 \pm 0,12$ NID:DIP y $0,22 \pm 0,01$, Tabla 2). Estos probablemente co-limitan el crecimiento de algas (Redfield, 1958; Brzezinski, 1985). Esto está de acuerdo con Giesecke et al. et al. (2021), quienes encontraron que la limitación de nitrato era consistente entre todas las masas de agua de todo el CB, y con la limitación de ácido silícico del canal interno y externo observada en un estudio de 2,5 años realizado por Iachetti et al. (2021). La limitación de sílice induce un “cortocircuito” a través de la sucesión de diatomeas pequeñas a grandes, como lo muestran Behrenfeld et al. (2021, Fig. 3 a y b) en el Mándala de Margalef modificado y propuesto.

La parte oriental del CB ($\sim 68,0^{\circ}38' \text{ W}$ a $\sim 66,0^{\circ}28' \text{ W}$) se puede considerar un ambiente bajo en nutrientes. Barrera et al. (2017, y citas en la fuente) sugieren que el CB presenta concentraciones de nutrientes inorgánicos similares a otros estuarios de aguas frías. En relación

con las variaciones estacionales de nutrientes inorgánicos, Almandoz et al. (2011) para el ciclo anual 2006-2007 en una estación de muestreo en el canal interno encontraron que las concentraciones más bajas para nitrato y fosfato durante la primavera verano coincidieron con el pico de fitoplancton. Iachetti et al. (2021) mostraron una limitación general en ácido silícico y sugirieron una limitación de nitrógeno en el CB. Sin embargo, los valores de estos nutrientes fueron superiores en ambos estudios durante el invierno. Otros factores limitan la producción primaria en invierno, como la dilución del micronutriente hierro (Fe) y la baja irradiancia (Sverdrup, 1953; Venables y Moore, 2010; Iriarte et al., 2013). Las demandas de Fe del fitoplancton están relacionadas con la fuente de nitrógeno, es decir, aumenta cuando la célula eucariota crece con nitrato (Schoffman et al., 2016). Debido a su mayor relación superficie-volumen, el picofitoplancton tiene una ventaja sobre las diatomeas y otros grupos fitoplanctónicos de mayor tamaño en términos de absorción de nutrientes, por lo que pueden superar la limitación de Fe (Sarmiento y Gruber, 2006). La limitación del Fe se ha identificado en aguas costeras y de alta mar del Océano Austral, así como en aguas subantárticas. Sin embargo, se ha sugerido una estacionalidad de la limitación del crecimiento del fitoplancton por el Fe (Latour et al., 2022). Existen lagunas de conocimiento en el área de estudio sobre la limitación del plancton por el Fe.

En invierno, la disponibilidad de luz desempeña un papel fundamental en la canalización del flujo de carbono a través de la red trófica microbiana en latitudes altas, donde las pequeñas células de fitoplancton dominan la biomasa autótrofa (Müller et al., 2021). En el presente estudio, el pico-nanofitoplancton fue bastante abundante a pesar de la concentración extremadamente baja de clorofila, lo que sugiere el predominio de células pequeñas en la comunidad fitoplanctónica del CB en invierno austral. Esto concuerda con estudios para sistemas de fiordos y canales de la Patagonia chilena en las capas mixtas superiores someras con baja disponibilidad de luz y baja $chl\ a$, donde predominaron las células pequeñas (Paredes y Montecino, 2011; Cuevas et al., 2019). Los análisis de los modelos sugirieron que en aguas S-S, la baja concentración de NO_3+NO_2 y los altos valores de $SUVA_{254}$ promovieron el crecimiento de pico-nanofitoplancton y procariotas. El fitoplancton pequeño es un actor clave en los ecosistemas con bajos niveles de nutrientes, ya que es eficiente para sostener redes tróficas complejas (Behrenfeld et al., 2021 y referencias en el mismo) debido a su alta eficiencia de absorción (Cloern, 2018), sus tasas superiores de adquisición de luz, sus menores necesidades de nutrientes y sus tasas de hundimiento más lentas (Key et al., 2010). En el

presente estudio, los picoeucariotas dominaron la comunidad pico-nanofitoplanctónica, seguidos por la picocianobacteria *Synechococcus*. Aun así, *Synechococcus* puede ser el picoplancton dominante durante otras estaciones en el CB (Malits et al., 2023) y convertirse en un actor principal en ambientes costeros subantárticos como el CB en el futuro si se consideran las proyecciones de Visintini et al. (2021) y Flombaum y Martiny (2021).

Ingreso de amonio y fosfato de origen terrestre al Canal Beagle

Las concentraciones de amonio en invierno fueron inferiores a las registradas por Garzón-Cardona et al. (2016) en otoño y mostraron una elevada heterogeneidad espacial. La mayor concentración de NH_4 para las aguas S-S se registró en el canal externo, influido principalmente por las descargas de los ríos próximos al Paso Mackinlay. Por el contrario, se han notificado concentraciones más altas en el canal interno que en el canal externo asociados a fuentes terrígenas (Garzón-Cardona et al., 2016).

En cuanto al PO_4 , las concentraciones más elevadas se detectaron en las aguas de fondo de la subcuenca de la Bahía Ushuaia. El impacto de las aguas residuales en la Bahía Encerrada (una pequeña bahía situada al noroeste de la Bahía Ushuaia, rellena artificialmente y cuya conexión con las aguas abiertas se limita a una tubería de 1 m de diámetro) conduce a exportaciones de fosfato de $15,7 \text{ kg día}^{-1}$ desde la Bahía Encerrada a la Bahía de Ushuaia (Torres et al., 2009). Asimismo, para el enriquecimiento de PO_4 en la subcuenca de la Bahía de Ushuaia debe considerarse la dinámica del enriquecimiento de materia orgánica y de la capa nefeloide del fondo en invierno (Flores-Melo et al., 2020), ya que el 90 % del fósforo transportado por los ríos a los estuarios está asociado a los sólidos en suspensión (Li et al., 2017, y sus referencias).

MOD terrígeno y condiciones limitantes de nutrientes: efectos sobre los procesos de la red alimentaria microbiana en aguas superficiales-subsuperficiales del Canal Beagle

Los resultados de los MEEs y LM para las aguas S-S sugieren que el pico-nanofitoplancton está regulado por el control ascendente a lo largo de la entrada de MODt, según el seguimiento de SUVA_{254} , aparentemente como un efecto indirecto de la degradación de MODt por el

consumo procariota y la liberación de nutrientes inorgánicos (Traving et al., 2017). Los procariotas están controlados de abajo hacia arriba por la MODt, y de arriba hacia abajo por la lisis vírica, mientras que el modelo muestra un desacoplamiento entre la abundancia de procariotas y NF. Se ha sugerido que existe una tendencia de control de abajo hacia arriba en las comunidades costeras y estuarinas, mientras que en el océano abierto predomina el control de pastoreo (Ducklow, 1992). También hay pruebas de un fuerte control de abajo hacia arriba en la mayoría de los entornos oligotróficos, favorecido por el menor tamaño celular y la menor tasa de crecimiento procariota. Así mismo, en las zonas costeras, el 50 % de las pérdidas de procariotas pueden deberse a virus (Gasol et al., 2002, y sus referencias) y, en aguas subantárticas, la lisis viral puede suponer hasta el 70 % de la pérdida bacteriana (Evans et al., 2009; Evans y Brussaard, 2012; Malits et al., 2014). Los resultados de modelización indican la posibilidad de reciclaje de carbono y nutrientes por lisis vírica en las aguas S-S del CB en invierno. Esto podría implicar que la derivación vírica cambia la tasa de acumulación de carbono en la zona fótica, reteniendo MOD en los niveles basales de la red trófica y retrasando su flujo hacia niveles tróficos superiores (Zhang et al., 2021; y citas en las misma). La derivación vírica se considera la principal fuente de COD en los sistemas marinos (Weinbauer et al., 2011). Por ejemplo, para las aguas costeras antárticas, Evans et al. (2021) descubrieron que a principios del verano el sistema transfiere materia y energía a través del bucle microbiano, y al final del verano el flujo de carbono se redirige a la derivación vírica, cambiando el sistema a un modo de reciclaje y reduciendo el suministro a los niveles tróficos superiores.

Que se haya encontrado un desacoplamiento entre Procariotas-NF no es una prueba sólida para descartar que la red trófica microbiana esté canalizando energía hacia niveles tróficos superiores, ya que no se evaluó el papel de los ciliados más pequeños (<30 μm) en la depredación de procariotas. La presión de pastoreo de los ciliados puede ser comparable a la de los NF heterótrofos (Simek et al., 2019). En ambientes marinos, las formas oligotricas aloricadas son importantes ciliados bacterívoros. Los datos publicados sobre el microzooplankton de las bahías de Ushuaia y Golondrina indican que los ciliados aloricados predominan sobre los tintínidos durante el invierno (agosto de 2004) (Biancalana et al., 2007). De Cao et al. (2013) coincidieron con estos resultados para la misma zona, con *Strombidium* spp. como actor mixótrofo clave en invierno, alcanzando la máxima abundancia en esta estación. Otra explicación del desacoplamiento entre Procariotas-NF podría ser una cascada

trófica mediada por el zooplancton sobre ciliados, nanoplancton y bacterias (Zöllner et al., 2009).

Comunidades microbianas e implicaciones en la bomba de carbono microbiano en las aguas de fondo del Canal Beagle

Los resultados del modelo en las aguas del fondo sugieren que la afluencia de masas de agua oceánicas impulsa principalmente las abundancias microbianas. Se destaca la aparente actividad de los virus en el canal interno mediante sus mayores abundancias allí. La estructura de la columna de agua y la profundidad a la que se produce la actividad vírica son importantes para la exportación de carbono y nutrientes a las aguas del fondo. Cuando la estratificación es débil y las aguas son poco profundas, las células infectadas pueden alcanzar el bentos antes de la lisis, y los productos de lisis permanecen en la interfaz sedimento-agua (Weinbauer et al. 2011). En este caso, la lisis viral estimula la producción de MODR a partir de MODL y MODSL (Jiao et al., 2010; Weinbauer et al., 2011). Esto implica la conversión de la MOD-BPM en MOD-APM, siendo la MOD-APM más resistente a la remineralización por procariontes (Carlson, 2002; y citas en los mismos). La tasa de pendiente espectral (S_R) está correlacionada con el peso molecular de la MODC y los valores de S_R disminuyen con la degradación microbiana y aumentan con la degradación fotoquímica (Helms et al., 2008). Los resultados muestran una mediana del S_R : 0,66 en aguas de fondo en el canal interno que sugiere la producción de MODR y MODL, probablemente con una mayor proporción de MODR, facilitando allí el funcionamiento de la bomba microbiana de carbono.

Conclusiones

Se presenta por primera vez un estudio exhaustivo y espacialmente amplio de los efectos de los parámetros fisicoquímicos y bio-ópticos sobre la red trófica microbiana a lo largo del Canal Beagle oriental en invierno.

Existe una clara diferencia en las propiedades hidrográficas de la columna de agua entre el canal interno y el externo, a pesar de las ligeras diferencias de densidad. Los valores más altos de NO_3+NO_2 como trazador químico de la masa de agua junto con el diagrama T-S demuestran

la influencia de las aguas subantárticas del Pacífico en el canal interno cerca del fondo. A pesar de la homogeneidad vertical general, las plumas de agua dulce asociados a las desembocaduras de los ríos y a los desagües urbanos provocan una estratificación débil. Las descargas de los ríos provocan la mayor concentración de amonio en el canal externo y la mayor concentración de fosfato en las aguas del fondo de la Bahía Ushuaia, asociada al aporte de materia orgánica. Sin embargo, la luz, el silicato y el nitrógeno están co-limitando el crecimiento de las algas en invierno, lo que conduce a una baja biomasa de fitoplancton y a una comunidad de fitoplancton dominada por el pico-nanoplancton.

Por otro lado, la MODt y el NO_3+NO_2 impulsan la red trófica microbiana en las aguas S-S. El pico-nanofitoplancton está regulado por el control de abajo hacia arriba mediante la entrada de MODt según el indicador/SUVA₂₅₄ a través de un efecto indirecto de la degradación de MODt por procariotas y la liberación de nutrientes inorgánicos. Así, los procariotas parecen estar regulados por controles de abajo hacia arriba (MODt) y de arriba hacia abajo (lisis viral). Aunque se ha modelizado un desacoplamiento entre procariotas y NF, no se puede descartar por completo la idea de que el "bucle microbiano" esté actuando, porque no fue considerado el rol de los ciliados. El desacople indicaría una baja eficiencia en la transferencia trófica hacia niveles superiores. Por el contrario, los resultados muestran un papel protagonista de la derivación vírica en aguas S-S, es decir una importante fracción del carbono parece estar siendo remineralizada debido al efecto de la lisis viral y la degradación bacteriana. Dado que el estudio tuvo lugar en una situación de homogeneidad vertical a estratificación débil de la columna de agua, se sugiere que las células infectadas y los productos de lisis viral llegan a las aguas del fondo impulsando la producción de MODR y MODL afectando al funcionamiento de la bomba de carbono microbiana.

En el Canal Beagle, al sur de la Patagonia, las redes tróficas microbianas son especialmente sensibles a las consecuencias del calentamiento global. Las estimaciones de precipitaciones regionales de la Precordillera marítima son escasas, y sigue habiendo una laguna de conocimiento. Pero teniendo en cuenta el aumento de la temperatura del aire en la región y los patrones inusuales de precipitaciones, es probable que un volumen significativo de materia orgánica disuelta terrestre se movilice hacia las redes de drenaje, terminando en el Canal Beagle. La interacción del aumento de las precipitaciones en un lugar con las turberas

circundantes, el deshielo y los vertidos de aguas residuales probablemente aumentará la entrada de materia orgánica y, junto con los elevados tiempos de retención del agua, puede potenciar los flujos de energía a través de los microorganismos.

Páginas 76 a 148 eliminadas a pedido del autor

Apéndice

Tabla A. 1. Resultados de la prueba U de Mann-Whitney entre aguas superficiales/subsuperficiales (S-S) y aguas de fondo, y canal interior y exterior, respectivamente. Temp: temperatura, Sal: salinidad, OD: oxígeno disuelto, Turbi: turbidez del agua, NO₃ +NO₂: nitrato+nitrito, NH₄: amonio, PO₄: fosfato, Si (OH)₄: ácido silícico, COD: carbono orgánico disuelto, SUVA₂₅₄, a₃₇₅: coeficiente de absorción a 375 nm, S_R: relación de pendiente espectral, clo a: clorofila a, abundancia de virus, procariotas, nanoflagelados y pico-nanofitoplancton, n/a: no aplica. Valor p de Monte Carlo.

		variable	n	U	z score	p
	S-S vs. Fondo	Temp	13 vs. 13	14,5	3,57	0,0001
S-S	Canal interior vs. canal exterior	Temp	10 vs. 3	7	1,27	0,19
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	Temp	10 vs. 3	3	1,95	0,04
	S-S vs. Fondo	Sal	13 vs. 13	37	2,41	0,01
S-S	Canal interior vs. canal exterior	Sal	10 vs. 3	0	2,45	0,004
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	Sal	10 vs. 3	0	2,47	0,008
	S-S vs. Fondo	OD	13 vs. 13	24	3,08	0,001
S-S	Canal interior vs. canal exterior	OD	10 vs. 3	1,5	2,21	0,02
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	OD	10 vs. 3	0	2,46	0,007
	S-S vs. Fondo	Turbi	13 vs. 13	19,5	3,32	0,0005
S-S	Canal interior vs. canal exterior	Turbi	10 vs. 3	11	0,59	0,52
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	Turbi	10 vs. 3	14	0,08	0,94
	S-S vs. Fondo	NO ₃ +NO ₂	13 vs.13	63	1,08	0,28
S-S	Canal interior vs. canal exterior	NO ₃ +NO ₂	10 vs. 3	14	0,08	0,93
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	NO ₃ +NO ₂	10 vs. 3	3	1,95	0,05
	S-S vs. Fondo	NH ₄	13 vs. 13	81,5	0,13	0,89
S-S	Canal interior vs. canal exterior	NH ₄	10 vs. 3	10	0,76	0,47
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	NH ₄	10 vs. 3	2,5	2,04	0,03
	S-S vs. Fondo	PO ₄	13 vs. 13	45	2,01	0,04
S-S	Canal interior vs. canal exterior	PO ₄	10 vs. 3	9,5	0,85	0,40
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	PO ₄	10 vs. 3	14,5	0	0,96
	S-S vs. Fondo	Si (OH) ₄	13 vs. 13	70	2,01	0,04
S-S	Canal interior vs. canal exterior	Si (OH) ₄	10 vs. 3	4,5	1,7	0,07
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	Si (OH) ₄	10 vs. 3	0	2,46	0,007
	S-S vs. Fondo	NID	13 vs. 13	74	0,51	0,61
S-S	Canal interior vs. canal exterior	NID	10 vs. 3	10,5	0,68	0,49
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	NID	10 vs. 3	4	1,77	0,08
	S-S vs. Fondo	NID:FID	13 vs. 13	60	1,23	0,22

S-S	Canal interior vs. canal exterior	NID:FID	10 vs. 3	8	1,09	0,29
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	NID:FID	10 vs. 3	7	1,27	0,22
S-S vs. Fondo		Ácido silícico:NID	13 vs. 13	53,5	1,63	0,47
S-S	Canal interior vs. canal exterior	Ácido silícico:NID	10 vs.3	2,5	2,14	0,04
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	Ácido silícico:NID	10 vs. 3	0	2,54	0,003
S-S vs. Fondo		COD	13 vs. 12	59	1,04	0,30
S-S	Canal interior vs. canal exterior	COD	10 vs. 3	13	0,26	0,78
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	COD	9 vs. 3	11	0,37	0,68
S-S vs. Fondo		SUVA ₂₅₄	13 vs. 13	61	1,18	0,23
S-S	Canal interior vs. canal exterior	SUVA ₂₅₄	10 vs. 3	15	0,08	1
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	SUVA ₂₅₄	10 vs. 3	1,5	0,17	0,84
S-S vs. Fondo		a ₃₇₅	13 vs. 13	73	0,56	0,58
S-S	Canal interior vs. canal exterior	a ₃₇₅	10 vs. 3	14	0,08	0,91
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	a ₃₇₅	10 vs. 3	13	0,25	0,82
S-S vs. Fondo		S _R	13 vs. 12	63	0,82	0,42
S-S	Canal interior vs. canal exterior	S _R	10 vs. 3	13	0,25	0,81
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	S _R	9 vs. 3	4	1,66	0,1
S-S vs. Fondo		clo <i>a</i>	13 vs. 13	0	4,32	0,0001
S-S	Canal interior vs. canal exterior	clo <i>a</i>	10 vs. 3	15	0,08	1
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	clo <i>a</i>	10 vs. 3	3	1,98	0,04
S-S	Canal interior vs. canal exterior	Pico-nanofitoplancton	10 vs. 3	11	0,59	0,57
S-S vs. Fondo		NF	13 vs. 13	5	3,84	0,0001
S-S	Canal interior vs. canal exterior	NF	9 vs. 3	12	0,18	0,87
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	NF	9 vs. 3	6	1,29	0,22
S-S vs. Fondo		Procariotas	13 vs. 13	17	3,43	0,0004
S-S	Canal interior vs. canal exterior	Procariotas	10 vs. 3	9	0,93	0,38
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	Procariotas	10 vs. 3	12	0,42	0,69
S-S vs. Fondo		Virus	13 vs. 13	68	0,82	0,42
S-S	Canal interior vs. canal exterior	Virus	10 vs. 3	8	1,1	0,28
Fondo	Canal interior vs. canal exterior	Virus	10 vs. 3	15	0,08	1

Tabla B. 1. Resumen de la tabla AICc de las variables fisicoquímicas y bioópticas que influyen en la abundancia de procariotas con alto contenido en ácido nucleico (HNA) y picoeucariotas (PE) en aguas superficiales/subsuperficiales (S-S). NO₃+NO₂: nitrato+nitrito, Sal: salinidad, y SUVA₂₅₄.

	VR	Modelo	<i>K</i>	Log <i>L</i>	AICc	ΔAICc	<i>w_i</i>
S-S	HNA	SUVA ₂₅₄ , Sal	4	-135,59	284,89	0.00	1.0
	PE	SUVA ₂₅₄ , NO ₃ +NO ₂	4	4,46	4,80	0.00	1.0

Tabla C. 1. Resumen de las variables fisicoquímicas de todas las estaciones muestreadas durante el periodo de estudio. Long: Longitud, Lat: Latitud, E: Estación, Mp: profundidad máxima de la estación, Prof: Profundidad, Temp: temperatura, Sal: salinidad, OD: oxígeno disuelto, Turbi: turbidez del agua, NO₃+NO₂: nitrato+nitrito, NH₄: amonio, PO₄: fosfato, Si (OH)₄: ácido silícico, COD: carbono orgánico disuelto, SUVA₂₅₄, a375: coeficiente de absorción a 375 nm, S_R: relación de pendiente espectral.

Long	Lat	E	Mp	Prof	Temp	Sal	OD	Turbi	NO ₃ +NO ₂	NH ₄	PO ₄	Si (OH) ₄	COD	SUVA ₂₅₄	a375	S _R
			(m)	(m)	(°C)	(PSU)	(mg L ⁻¹)	(NTU)	(μM)	(μM)	(μM)	(μM)	(μM)	(L mg ⁻¹ m ⁻¹)	(m ⁻¹)	
-68,53	-54,86	2	26	12	6,07	31,51	9,00	0,41	13,45	0,16	1,21	3,05	183,18	0,42	0,22	0,86
				24	6,16	31,56	8,86	0,55	13,72	0,28	1,19	2,98	224,81	0,31	0,14	0,69
-68,48	-54,88	5	183	19	6,16	31,59	8,99	0,31	13,58	0,02	1,24	3,05	174,85	0,37	0,07	0,66
				175	6,48	31,78	8,64	0,34	12,91	0,21	1,24	2,86	174,85	0,43	0,16	1,05
-68,28	-54,89	7	141	14	5,89	31,50	9,14	0,31	12,70	0,03	1,20	3,04	133,22	0,53	0,07	0,59
				137	6,23	31,67	8,83	0,35	13,67	0,13	1,31	2,90	166,53	0,38	0,06	0,43
-68,12	-54,89	9	216	22	5,72	31,47	9,14	0,27	13,56	0,14	1,24	3,05	158,20	0,42	0,04	0,50
				212	6,17	31,61	8,85	0,41	13,23	0,16	1,24	2,87	—	0,21	0,09	0,37
-68,26	-54,82	13	49	7	5,54	31,31	9,23	0,43	10,01	0,28	1,10	2,55	124,90	0,84	0,43	0,98
				42	5,89	31,49	8,94	0,52	13,51	0,23	1,32	2,98	141,55	0,59	0,21	0,65
-68,23	-54,82	14	135	18	5,74	31,41	9,11	0,38	13,08	0,51	1,28	3,21	137,39	0,94	0,82	1,20
				126	6,12	31,57	8,73	0,67	13,67	0,27	1,37	4,18	179,02	0,62	0,52	0,66
-68,18	-54,83	16	159	8	5,74	31,41	9,16	0,42	13,26	0,23	1,16	3,11	174,85	0,45	0,20	0,97
				158	6,07	31,56	8,80	0,66	13,65	0,31	1,30	3,14	116,57	1,11	1,66	—
-68,09	-54,85	19	142	8	5,83	31,48	9,12	0,32	13,88	0,85	1,30	3,31	124,90	0,66	0,46	1,96
				142	6,11	31,58	8,85	0,78	13,64	0,21	1,28	3,04	158,20	0,32	0,00	0,25
-67,91	-54,88	22	145	8	5,58	31,39	9,25	0,33	12,00	0,32	1,22	2,80	133,22	0,66	0,37	1,97
				142	6,10	31,58	8,83	0,42	13,74	0,21	1,23	3,04	149,88	0,83	1,29	2,79
-67,74	-54,90	24	206	41	5,67	31,46	9,16	0,28	14,12	0,22	1,32	3,19	174,85	0,55	0,65	1,86
				197	6,12	31,58	8,75	0,46	14,09	0,06	1,26	3,23	174,85	0,46	0,32	1,34
-66,99	-54,95	34	73	4	5,66	31,69	9,27	0,36	13,14	1,24	1,12	2,80	174,85	0,39	0,29	1,16
				72	6,01	32,20	9,21	0,42	13,02	0,28	1,26	2,51	183,18	0,62	1,69	3,90
-66,82	-54,98	36	76	8	5,68	31,70	9,23	0,41	13,48	0,18	1,13	2,95	108,24	0,82	0,61	1,70
				76	5,98	32,17	9,19	0,68	12,94	0,30	1,27	2,59	141,55	0,35	0,00	1,80
-66,66	-55,05	39	35	7	5,64	31,79	9,32	0,33	13,24	0,26	1,28	2,79	158,20	0,62	0,17	0,90
				35	5,94	32,13	9,21	0,42	13,16	0,32	1,29	2,59	141,55	0,52	0,07	0,74

Tabla C. 2. Resumen de la abundancia de microorganismos marinos y clorofila a para todas las estaciones muestreadas. Long: Longitud, Lat: Latitud, E: Estación, Mp: profundidad máxima de la estación, Prof: Profundidad, clo a: clorofila a, NE: nanofitoplancton, PE: picoeucariotas, Syn: Synechococcus, NF: nanoflagelados, LNA, HNA: procariotas con bajo y alto contenido de ácido nucleico bajo, respectivamente, VLow, VMed, VHigh: virus con fluorescencia verde baja, media y alta, respectivamente.

Long	Lat	E	Mp	Prof	clo a	NE	PE	Syn	NF	LNA	HNA	VLow	VMed	VHigh
			(m)	(m)	(mg m ⁻³)	(células mL ⁻¹)	(virus mL ⁻¹)	(virus mL ⁻¹)	(virus mL ⁻¹)					
-68,53	-54,86	2	26	12	0,31	4,17E+02	4,45E+03	1,03E+03	366,42	1,49E+05	1,62E+05	3,03E+06	7,10E+05	1,13E+05
				24	0,14	—	—	—	433,71	1,33E+05	1,31E+05	1,69E+06	8,93E+05	1,18E+05
-68,48	-54,88	5	183	19	0,18	2,29E+02	2,88E+03	7,14E+02	238,49	1,50E+05	1,54E+05	1,36E+06	9,09E+05	1,64E+05
				175	0,04	—	—	—	18,80	4,98E+04	1,11E+05	1,72E+06	8,85E+05	1,28E+05
-68,28	-54,89	7	141	14	0,25	3,79E+02	5,36E+03	9,54E+02	259,90	6,89E+04	1,42E+05	2,79E+06	1,60E+06	2,11E+05
				137	0,09	—	—	—	87,51	6,39E+04	1,16E+05	1,86E+06	8,58E+05	1,27E+05
-68,12	-54,89	9	216	22	0,18	3,11E+02	3,41E+03	6,01E+02	183,91	1,36E+05	1,53E+05	2,39E+06	7,86E+05	1,12E+05
				212	0,09	—	—	—	183,77	4,22E+04	1,07E+05	2,13E+06	8,49E+05	1,29E+05
-68,26	-54,82	13	49	7	0,39	5,93E+02	1,04E+04	1,08E+03	48,77	1,68E+05	2,78E+05	2,83E+06	1,36E+06	1,96E+05
				42	0,09	—	—	—	67,76	6,57E+04	1,56E+05	2,34E+06	9,86E+05	1,31E+05
-68,23	-54,82	14	135	18	0,24	4,31E+02	7,27E+03	9,71E+02	202,11	1,58E+05	2,45E+05	2,44E+06	8,97E+05	1,15E+05
				126	0,04	—	—	—	86,32	1,55E+05	1,51E+05	2,83E+06	1,29E+06	1,60E+05
-68,18	-54,83	16	159	8	0,26	5,02E+02	6,53E+03	8,72E+02	330,65	1,49E+05	2,06E+05	1,93E+06	8,12E+05	1,16E+05
				158	0,08	—	—	—	138,94	3,29E+04	1,39E+05	3,02E+06	1,27E+06	1,55E+05
-68,09	-54,85	19	142	8	0,23	3,91E+02	4,46E+03	8,37E+02	191,90	1,25E+05	1,48E+05	1,97E+06	1,14E+06	1,25E+05
				142	0,09	—	—	—	160,30	1,25E+05	1,31E+05	2,61E+06	1,46E+06	2,23E+05
-67,91	-54,88	22	145	8	0,31	4,40E+02	7,16E+03	8,73E+02	316,45	1,43E+05	2,02E+05	2,06E+06	9,22E+05	1,18E+05
				142	0,06	—	—	—	185,51	1,33E+05	1,30E+05	1,95E+06	8,54E+05	1,43E+05
-67,74	-54,90	24	206	41	0,17	4,86E+02	3,33E+03	6,80E+02	292,18	1,40E+05	1,57E+05	2,60E+06	1,44E+06	1,61E+05
				197	0,04	—	—	—	115,28	1,16E+05	1,07E+05	2,46E+06	1,21E+06	1,45E+05
-66,99	-54,95	34	73	4	0,28	2,39E+02	3,33E+03	6,70E+02	279,57	1,28E+05	1,32E+05	2,60E+06	1,37E+06	1,39E+05
				72	0,11	—	—	—	250,83	1,22E+05	1,24E+05	2,21E+06	1,48E+06	1,67E+05
-66,82	-54,98	36	76	8	0,23	3,21E+02	4,94E+03	8,06E+02	269,12	1,44E+05	1,90E+05	2,82E+06	1,27E+06	1,63E+05
				76	0,12	—	—	—	169,84	1,14E+05	1,20E+05	2,00E+06	1,48E+06	1,43E+05
-66,66	-55,05	39	35	7	0,24	3,61E+02	5,15E+03	8,14E+02	281,03	1,32E+05	1,48E+05	2,19E+06	1,51E+06	1,74E+05
				35	0,12	—	—	—	134,58	1,26E+05	1,28E+05	1,61E+06	1,07E+06	1,03E+05

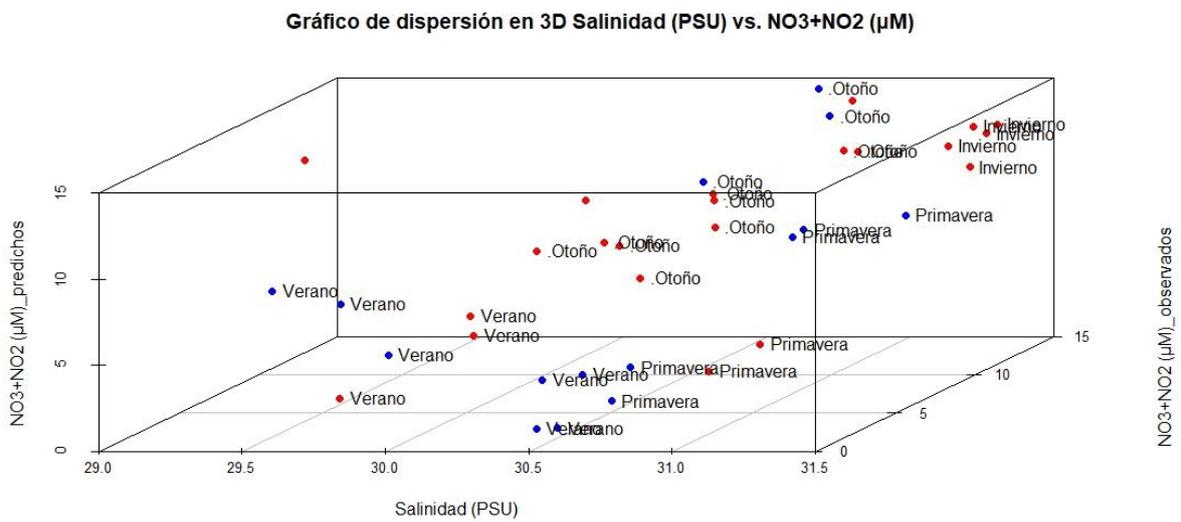
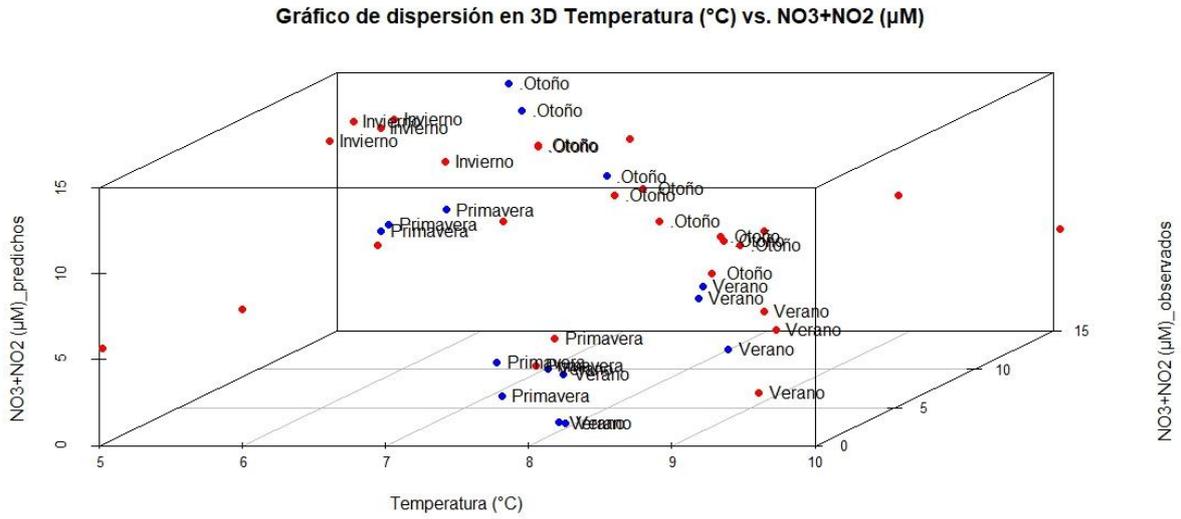


Figura A. 1. Aguas subsuperficiales de la Bahía Ushuaia y aguas adyacentes. Valores predichos vs. valores observados (puntos rojos y azules) de los modelos escogidos.

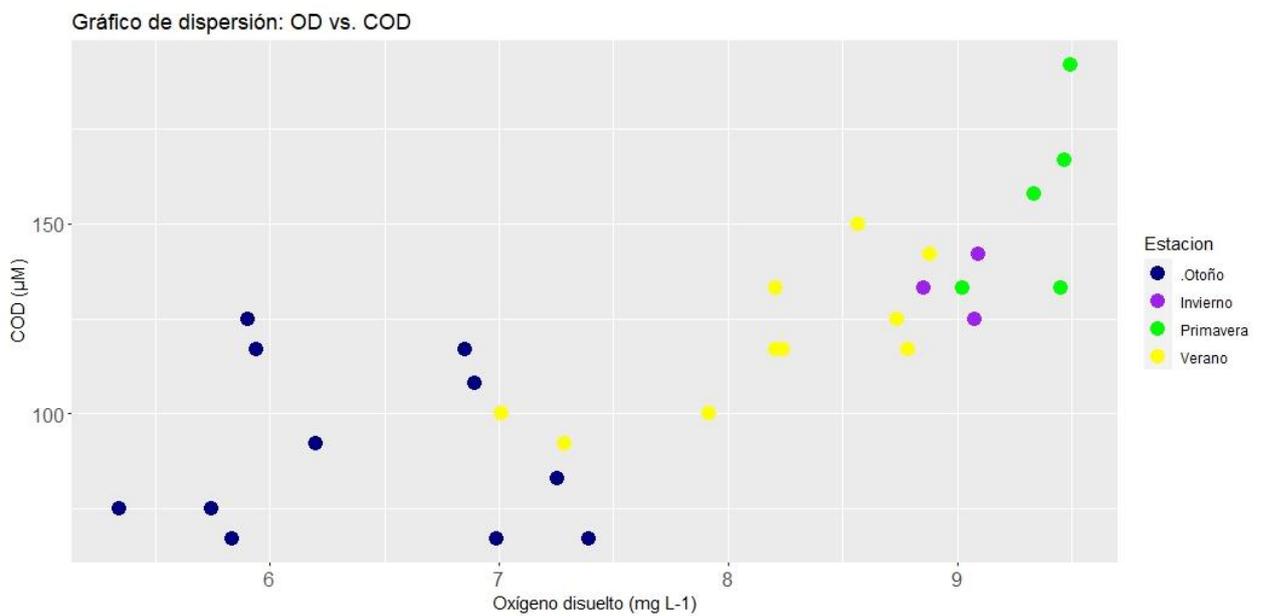
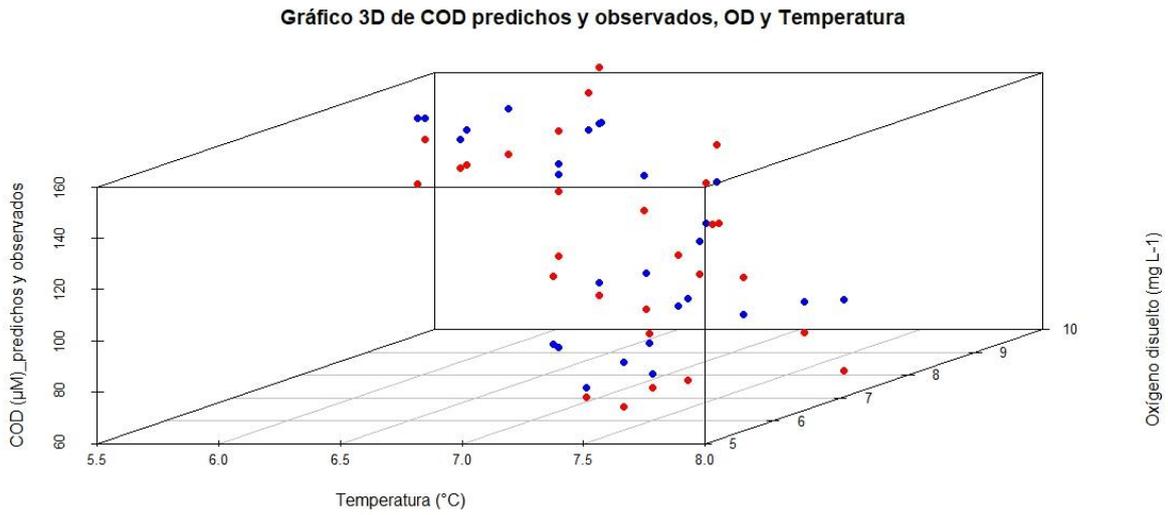


Figura A. 2. Aguas de fondo de la Bahía Ushuaia y aguas adyacentes. Panel superior, valores predichos vs. valores observados (puntos rojos y azules) del modelo escogido. Panel inferior, gráfico de dispersión de los valores observados.

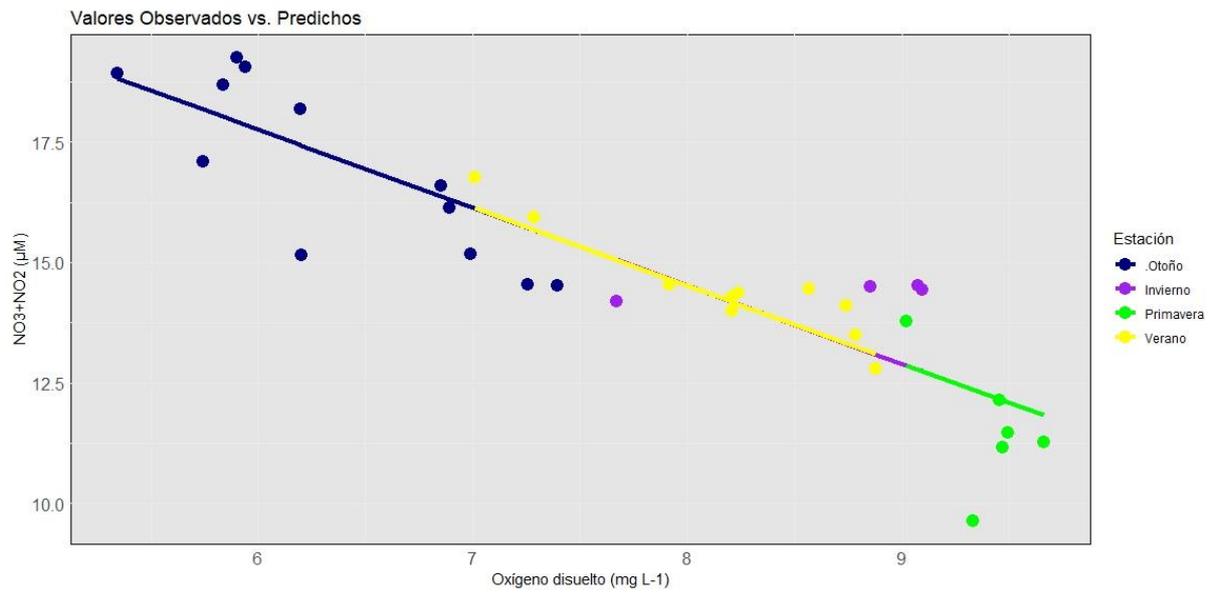


Figura A. 3. Aguas de fondo de la Bahía Ushuaia y aguas adyacentes. Puntos valores observados, línea predichos del modelo escogido.

Referencias

Abirami, B., Radhakrishnan, M., Kumaran, S. and Wilson, A., 2021. Impacts of global warming on marine microbial communities. *Science of The Total Environment*, 791, p.147905.

Almandoz, G.O., Cefarelli, A.O., Diodato, S., Montoya, N.G., Benavides, H.R., Carignan, M., Hernando, M., Fabro, E., Metfies, K., Lundholm, N. and Schloss, I.R., 2019. Harmful phytoplankton in the Beagle Channel (South America) as a potential threat to aquaculture activities. *Marine pollution bulletin*, 145, pp.105-117. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.05.026>

Almandoz, G.O., Hernando, M.P., Ferreyra, G.A., Schloss, I.R. and Ferrario, M.E., 2011. Seasonal phytoplankton dynamics in extreme southern South America (Beagle channel, Argentina). *Journal of Sea Research*, 66(2), pp.47-57. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.03.005>

Ametrano, S., Etcheverry, R., Echeveste, H. and Godeas, M., 2021. Beatriz Mine: A Polymetallic Massive Occurrence in Tierra del Fuego. *Geological Resources of Tierra del Fuego*, pp.19-32. https://doi.org/10.1007/978-3-030-60683-1_2

Aminot, A. and Rey, F., 2000. Standard procedure for the determination of chlorophyll a by spectroscopic methods. *International Council for the Exploration of the Sea*, 112, p.25.

Amir, A., McDonald, D., Navas-Molina, J.A., Kopylova, E., Morton, J.T., Zech Xu, Z., Kightley, E.P., Thompson, L.R., Hyde, E.R., Gonzalez, A. and Knight, R., 2017. Deblur rapidly resolves single-nucleotide community sequence patterns. *MSystems*, 2(2), pp. e00191-16.

Anderson, L.G. and Amon, R.M., 2015. DOM in the Arctic Ocean. In *Biogeochemistry of marine dissolved organic matter* (pp. 609-633). Academic press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-405940-5.00014-5>

Anderson, O.R., 2016. The role of heterotrophic microbial communities in estuarine C budgets and the biogeochemical C cycle with implications for global warming: research opportunities and challenges. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 63(3), pp.394-409.

Anderson, T.R. and Ducklow, H.W., 2001. Microbial loop carbon cycling in ocean environments studied using a simple steady-state model. *Aquatic Microbial Ecology*, 26(1), pp.37-49.

Andrade Ochoa, S., Erosa de la Vega, G. and Nevárez Moorillón, G.V., 2015. Amonio-oxidasas bacterianas y arqueales involucradas en el ciclo del nitrógeno. *Terra Latinoamericana*, 33(3), pp.233-245.

Antezana, T., 1999. Hydrographic features of Magellan and Fuegian inland passages and adjacent Subantarctic waters. *Scientia Marina*, 63(S1), pp.23-34. <https://doi.org/10.3989/scimar.1999.63s123>

- Antezana, T., 1999b. Plankton of southern Chilean fjords: trends and linkages. *Scientia Marina*, 63(S1), pp.69-80. <https://doi.org/10.3989/scimar.1999.63s169>
- Apprill, A., McNally, S., Parsons, R. and Weber, L., 2015. Minor revision to V4 region SSU rRNA 806R gene primer greatly increases detection of SAR11 bacterioplankton. *Aquatic Microbial Ecology*, 75(2), pp.129-137.
- Auguet, J.C., Barberan, A. and Casamayor, E.O., 2010. Global ecological patterns in uncultured Archaea. *The ISME journal*, 4(2), pp.182-190.
- Azam, F. y Malfatti, F., 2007. Microbial structuring of marine ecosystems. *Nature Reviews Microbiology*, 5(10), pp.782-791.
- Azam, F., 1998. Microbial control of oceanic carbon flux: the plot thickens. *Science*, 280(5364), pp.694-696. <https://doi.org/10.1126/science.280.5364.694>
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A. and Thingstad, F.J.M.E.P.S., 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 10(3), pp.257-263.
- Balestrini, C., Manzella, G. y Lovrich, G.A., 1998. Simulación de corrientes en el Canal Beagle y Bahía Ushuaia, mediante un modelo bidimensional. *Servicio de Hidrografía Naval*, 98, pp.1-58.
- Bamford, D. y Zuckerman, M., 2021. *Encyclopedia of Virology*. Academic Press.
- Barbarelli, S. and Nastasi, B., 2021. Tides and Tidal Currents—Guidelines for Site and Energy Resource Assessment. *Energies*, 14(19), p.6123.
- Barbier, E.B., Hacker, S.D., Kennedy, C., Koch, E.W., Stier, A.C. y Silliman, B.R., 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological monographs*, 81(2), pp.169-193.
- Barnes, R.S.K. and Hughes, R.N., 1999. *An introduction to marine ecology*. John Wiley & Sons.
- Barrera, F., Lara, R.J., Krock, B., Garzón-Cardona, J.E., Fabro, E. and Koch, B.P., 2017. Factors influencing the characteristics and distribution of surface organic matter in the Pacific-Atlantic connection. *Journal of Marine Systems*, 175, pp.36-45. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2017.07.004>
- Basu, S. and Mackey, K.R., 2018. Phytoplankton as key mediators of the biological carbon pump: Their responses to a changing climate. *Sustainability*, 10(3), p.869.
- Battin, T.J., Lauerwald, R., Bernhardt, E.S., Bertuzzo, E., Gener, L.G., Hall Jr, R.O., Hotchkiss, E.R., Maavara, T., Pavelsky, T.M., Ran, L. and Raymond, P., 2023. River ecosystem metabolism and carbon biogeochemistry in a changing world. *Nature*, 613(7944), pp.449-459.

Behrenfeld, M.J., Boss, E.S. and Halsey, K.H., 2021. Phytoplankton community structuring and succession in a competition-neutral resource landscape. *ISME communications*, 1(1), p.12. <https://doi.org/10.1038/s43705-021-00011-5>

Berg, J.S., Ahmerkamp, S., Pjevac, P., Hausmann, B., Milucka, J. and Kuypers, M.M., 2022. How low can they go? Aerobic respiration by microorganisms under apparent anoxia. *FEMS Microbiology Reviews*, 46(3), p. fuac006.

Biancalana, F., Barría de Cao, M.S. and Hoffmeyer, M.S., 2007. Micro and mesozooplankton composition during winter in Ushuaia and Golondrina Bays (Beagle Channel, Argentina). *Brazilian Journal of Oceanography*, 55, pp.83-95.

Blondel, J., 2003. Guilds or functional groups: does it matter? Wiley Online Library.

Bolyen, E., Rideout, J.R., Dillon, M.R., Bokulich, N.A., Abnet, C., Al-Ghalith, G.A., Alexander, H., Alm, E.J., Arumugam, M., Asnicar, F. and Bai, Y., 2018. *QIIME 2: Reproducible, interactive, scalable, and extensible microbiome data science* (No. e27295v1). PeerJ Preprints.

Boyd, P.W. and Doney, S.C., 2003. The impact of climate change and feedback processes on the ocean carbon cycle. *Ocean biogeochemistry: The role of the ocean carbon cycle in global change*, pp.157-193.

Bragg, J.G., Dutkiewicz, S., Jahn, O., Follows, M.J. and Chisholm, S.W., 2010. Modeling selective pressures on phytoplankton in the global ocean. *PLoS One*, 5(3), p.e9569.

Breitbart, M., Bonnain, C., Malki, K. and Sawaya, N.A., 2018. Phage puppet masters of the marine microbial realm. *Nature microbiology*, 3(7), pp.754-766.

Bricaud, A., Morel, A. and Prieur, L., 1981. Absorption by dissolved organic matter of the sea (yellow substance) in the UV and visible domains. *Limnol. Oceanogr.*, 26(1), pp.43-53.

Brix, H., Currie, K.I. and Mikaloff Fletcher, S.E., 2013. Seasonal variability of the carbon cycle in subantarctic surface water in the South West Pacific. *Global Biogeochemical Cycles*, 27(1), pp.200-211.

Broman, E., Asmala, E., Carstensen, J., Pinhassi, J. and Dopson, M., 2019. Distinct coastal microbiome populations associated with autochthonous-and allochthonous-like dissolved organic matter. *Frontiers in Microbiology*, 10, p.2579. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02579>

Bronk, D.A., and Steinberg, D.K., 2008. Chapter 8 - Nitrogen Regeneration. En: Douglas G Capone, Deborah A Bronk, Margaret R Mulholland, Edward J Carpenter, *Nitrogen in the Marine Environment* (Second Edition), Academic Press, pp. 385-467, ISBN 9780123725226. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-372522-6.00008-6>

Brun, A.A., Ramirez, N., Pizarro, O. and Piola, A.R., 2020. The role of the Magellan Strait on the southwest South Atlantic shelf. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 237, p.106661.

Brussaard, C.P., 2004. Optimization of procedures for counting viruses by flow cytometry. *Applied and Environmental Microbiology*, 70(3), pp.1506-1513. <https://doi.org/10.1128/AEM.70.3.1506-1513.2004>

Brzezinski, M.A., 1985. The Si: C: N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables 1. *Journal of Phycology*, 21(3), pp.347-357. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1985.00347.x>

Bujalesky, G.G., 2011, August. La inundación del Valle Beagle (11.000 AÑOS AP), Tierra del Fuego. The Flood of the Beagle Valley (11.000 YR BP), Tierra del Fuego. In: *Anales del Instituto de la Patagonia* (Vol. 39, No. 1, pp. 5-21).

Bujalesky, G.G., Coronato, A.M., Rabassa, J.O. and Acevedo, R.D., 2008. El Canal Beagle. Un ambiente esculpido por el hielo.

Burnham, K.P. and Anderson, D.R., 2004. Model selection and multimodel inference. *A practical information-theoretic approach*, 2.

Caffrey, J.M., Bano, N., Kalanetra, K. and Hollibaugh, J.T., 2007. Ammonia oxidation and ammonia-oxidizing bacteria and archaea from estuaries with differing histories of hypoxia. *The ISME journal*, 1(7), pp.660-662.

Cai, S., Wang, C., Zhu, Q. and Lao, Q., 2023. Source, distribution, and transformation of dissolved and particulate organic matters in Qinzhou Bay, Northern Beibu Gulf. *Frontiers in Marine Science*, 10, p.1163899.

Calderoli, P.A., Espinola, F.J., Dionisi, H.M., Gil, M.N., Jansson, J.K. and Lozada, M., 2018. Predominance and high diversity of genes associated to denitrification in metagenomes of subantarctic coastal sediments exposed to urban pollution. *PloS one*, 13(11), p.e0207606. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207606>

Callahan, B.J., McMurdie, P.J. and Holmes, S.P., 2017. Exact sequence variants should replace operational taxonomic units in marker-gene data analysis. *The ISME journal*, 11(12), pp.2639-2643.

Callahan, B.J., McMurdie, P.J. and Holmes, S.P., 2017. Exact sequence variants should replace operational taxonomic units in marker-gene data analysis. *The ISME journal*, 11(12), pp.2639-2643.

Calleja, M.L., Al-Otaibi, N. and Morán, X.A.G., 2019. Dissolved organic carbon contribution to oxygen respiration in the central Red Sea. *Scientific reports*, 9(1), p.4690.

Carlson, C., 2002. Production and removal processes. *Biogeochemistry of marine dissolved organic matter*, pp.91-151.

change and Southern Ocean ecosystems I: how changes in physical habitats directly affect marine biota. *Global change biology*, 20(10), pp.3004-3025. <https://doi.org/10.1111/gcb.12623>

Cooley, S., Schoeman, D., Bopp, L., Boyd, P., Donner, S., Ito, S.I., Kiessling, W., Martinetto, P., Ojea, E., Racault, M.F. and Rost, B., 2022. Oceans and coastal ecosystems and their services. In *IPCC AR6 WGII*. Cambridge University Press.

Córdova-Tapia, F. and Zambrano, L., 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*, 24(3), pp.78-87.

Cory, R.M., McNeill, K., Cotner, J.P., Amado, A., Purcell, J.M. and Marshall, A.G., 2010. Singlet oxygen in the coupled photochemical and biochemical oxidation of dissolved organic matter. *Environmental Science & Technology*, 44(10), pp.3683-3689.

Cottingham, K.L., Lennon, J.T. and Brown, B.L., 2005. Knowing when to draw the line: designing more informative ecological experiments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(3), pp.145-152.

Coutinho, F.H., Meirelles, P.M., Moreira, A.P.B., Paranhos, R.P., Dutilh, B.E. and Thompson, F.L., 2015. Niche distribution and influence of environmental parameters in marine microbial communities: a systematic review. *PeerJ*, 3, p.e1008.

Cucco, A., Martín, J., Quattrocchi, G., Fenco, H., Umgieser, G. and Fernández, D.A., 2022. Water circulation and transport time scales in the Beagle Channel, southernmost tip of South America. *Journal of Marine Science and Engineering*, 10(7), p.941.

Cuevas, L.A., Tapia, F.J., Iriarte, J.L., González, H.E., Silva, N. and 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, pp.103-113. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.02.012>

Dalgaard, P., 2010. R Development Core Team (2010): R: A Language and Environment for Statistical Computing.

Damashek, J. and Francis, C.A., 2018. Microbial nitrogen cycling in estuaries: from genes to ecosystem processes. *Estuaries and Coasts*, 41(3), pp.626-660.

Dang, H., 2020. Grand challenges in microbe-driven marine carbon cycling research. *Frontiers in Microbiology*, 11, p.1039. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01039>

Davies, C.H., Ajani, P., Armbrecht, L., Atkins, N., Baird, M.E., Beard, J., Bonham, P., Burford, M., Clementson, L., Coad, P. and Crawford, C., 2018. A database of chlorophyll a in Australian waters. *Scientific data*, 5(1), pp.1-8.

De Cao, M.B., Abbate, M.L., Pettigrosso, R.E. and Hoffmeyer, M.S., 2013. The planktonic ciliate community and its relationship with the environmental conditions and water quality in

two bays of the Beagle Channel, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(7), pp.1753-1760.

Del Giorgio, P.A. and Duarte, C.M., 2002. Respiration in the open ocean. *Nature*, 420(6914), pp.379-384.

Diez, M.J., Cabreira, A.G., Madirolas, A., De Nascimento, J.M., Scioscia, G., Schiavini, A. and Lovrich, G.A., 2018. Winter is cool: spatio-temporal patterns of the squat lobster *Munida gregaria* and the Fuegian sprat *Sprattus fuegensis* in a sub-Antarctic estuarine environment. *Polar Biology*, 41(12), pp.2591-2605. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2394-2>

Diez, M.J., Romero, M.C., Obenat, S.M., Albano, M.J., and Tapella, P.F., 2009. Distribution of Benthic Invertebrates in the Beagle Channel, Argentina.

Diodato, S., Comoglio, L., Camili3n, C. and Amin, O., 2012. Responses of the resident rocky crab (*Halicarcinus planatus*, Decapoda) to natural stressors and effluent discharges in Ushuaia Bay, Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 436, pp.11-18.

Diodato, S., Comoglio, L., Camilion, C., Amin, O. and Marcovecchio, J., 2021. Integrated biomarker response in *Mytilus chilensis* exposed to untreated urban discharges along the coast of Ushuaia Bay (Beagle Channel, Argentina). *Environmental Science and Pollution Research*, 28(29), pp.39892-39906. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-13587-1>

Domingues, R., Goni, G., Swart, S. and Dong, S., 2014. Wind forced variability of the Antarctic Circumpolar Current south of Africa between 1993 and 2010. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 119(2), pp.1123-1145.

Douve, F., 2008. The importance of marine spatial planning in advancing ecosystem-based sea use management. *Marine policy*, 32(5), pp.762-771.

Ducklow, H.W., 1992. Factors regulating bottom-up control of bacteria biomass in open ocean plankton communities. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol*, 37, pp.207-217.

Ducklow, H.W., Steinberg, D.K. and Buesseler, K.O., 2001. Upper ocean carbon export and the biological pump. *Oceanography*, 14(4), pp.50-58.

Erguder, T.H., Boon, N., Wittebolle, L., Marzorati, M. and Verstraete, W., 2009. Environmental factors shaping the ecological niches of ammonia-oxidizing archaea. *FEMS microbiology reviews*, 33(5), pp.855-869.

Escalas, A., Hale, L., Voordeckers, J.W., Yang, Y., Firestone, M.K., Alvarez-Cohen, L. and Zhou, J., 2019. Microbial functional diversity: From concepts to applications. *Ecology and Evolution*, 9(20), pp.12000-12016.

- Eswaran, R. and Khandeparker, L., 2021. Ecological relevance of high and low nucleic acid content bacteria in a monsoon influenced tropical estuary: implications on the β -glucosidase activity. *Acta Oecologica*, 110, p.103697.
- Evans, C. and Brussaard, C.P., 2012. Regional variation in lytic and lysogenic viral infection in the Southern Ocean and its contribution to biogeochemical cycling. *Applied and environmental microbiology*, 78(18), pp.6741-6748. <https://doi.org/10.1128/AEM.01388-12>
- Evans, C., Brandsma, J., Meredith, M.P., Thomas, D.N., Venables, H.J., Pond, D.W. and Brussaard, C.P., 2021. Shift from carbon flow through the microbial loop to the viral shunt in coastal Antarctic waters during austral summer. *Microorganisms*, 9(2), p.460. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9020460>
- Evans, C., Pearce, I. and Brussaard, C.P., 2009. Viral-mediated lysis of microbes and carbon release in the sub-Antarctic and Polar Frontal zones of the Australian Southern Ocean. *Environmental Microbiology*, 11(11), pp.2924-2934. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2009.02050.x>
- Falkowski, P.G., Fenchel, T. and Delong, E.F., 2008. The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles. *science*, 320(5879), pp.1034-1039.
- Fenchel, T., 2008. The microbial loop—25 years later. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1-2), pp.99-103.
- Fenner, N., Williams, R., Toberman, H., Hughes, S., Reynolds, B. and Freeman, C., 2011. Decomposition 'hotspots' in a rewetted peatland: implications for water quality and carbon cycling. *Hydrobiologia*, 674, pp.51-66. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0733-1>
- Fiedler, P.C., 2010. Comparison of objective descriptions of the thermocline. *Limnology and Oceanography: Methods*, 8(6), pp.313-325.
- Figueroa, D., Rowe, O.F., Paczkowska, J., Legrand, C. and Andersson, A., 2016. Allochthonous carbon—a major driver of bacterioplankton production in the subarctic Northern Baltic Sea. *Microbial ecology*, 71, pp.789-801.
- Flombaum, P. and Martiny, A.C., 2021. Diverse but uncertain responses of picophytoplankton lineages to future climate change. *Limnology and Oceanography*, 66(12), pp.4171-4181.
- Flores Melo, X., Martín, J., Kerdel, L., Bourrin, F., Colloca, C.B., Menniti, C. and de Madron, X.D., 2020. Particle dynamics in Ushuaia Bay (Tierra del Fuego)-Potential effect on dissolved oxygen depletion. *Water*, 12(2), p.324.
- Follett, C.L., Repeta, D.J., Rothman, D.H., Xu, L. and Santinelli, C., 2014. Hidden cycle of dissolved organic carbon in the deep ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(47), pp.16706-16711.

- Freeman, C., Fenner, N., Ostle, N.J., Kang, H., Dowrick, D.J., Reynolds, B., Lock, M.A., Sleep, D., Hughes, S. and Hudson, J., 2004. Export of dissolved organic carbon from peatlands under elevated carbon dioxide levels. *Nature*, 430(6996), pp.195-198.
- Fuhrman, J.A. and Steele, J.A., 2008. Community structure of marine bacterioplankton: patterns, networks, and relationships to function. *Aquatic Microbial Ecology*, 53(1), pp.69-81.
- Fuhrman, J.A., 1999. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature*, 399(6736), pp.541-548.
- Gabor, R.S., Baker, A., McKnight, D.M. and Miller, M.P., 2014. Fluorescence indices and their interpretation. *Aquatic organic matter fluorescence*, 303.
- Garzón-Cardona, J.E., Martínez, A., Pantoja, S., Guinder, V., Koch, B., Krock, B., Barrera, F. and Lara, R., 2019. Linking optical and chemical signatures of dissolved organic matter in the southern Argentine shelf: Distribution and bioavailability. *Journal of Marine Systems*, 195, pp.74-82.
- Garzón-Cardona, J.E., Martínez, A.M., Barrera, F., Pfaff, F., Koch, B.P., Freije, R.H., Gomez, E.A., Lara, R.J., 2016. The Pacific-Atlantic connection: biogeochemical signals in the southern end of the Argentine shelf. *Journal of Marine Systems*, 163, pp.95-101.
- Garzón-Cardona, J.E., Martínez, A.M., Koch, B.P., Krock, B., Palma, E.D., Kong, X. and Lara, R.J., 2024. Sources and distribution of dissolved organic matter and inorganic nitrogen in waters of the southern Patagonian shelf and northern Drake Passage (51–56° S, 64–69° W). *Journal of Marine Systems*, 241, p.103893.
- Gasol, J.M. and Morán, X.A.G., 2016. Flow cytometric determination of microbial abundances and its use to obtain indices of community structure and relative activity. *Hydrocarbon and lipid microbiology protocols: single-cell and single-molecule methods*, pp.159-187.
- Gasol, J.M., Pedrós-Alió, C. and Vaqué, D., 2002. Regulation of bacterial assemblages in oligotrophic plankton systems: results from experimental and empirical approaches. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 81, pp.435-452.
- Gasol, J.M., Zweifel, U.L., Peters, F., Fuhrman, J.A. and Hagström, Å., 1999. Significance of size and nucleic acid content heterogeneity as measured by flow cytometry in natural planktonic bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 65(10), pp.4475-4483.
- Gerard, V.A., 1986. Photosynthetic characteristics of giant kelp (*Macrocystis pyrifera*) determined in situ. *Marine Biology*, 90, pp.473-482.
- Giarratano, E., Duarte, C.A. and Amin, O.A., 2010. Biomarkers and heavy metal bioaccumulation in mussels transplanted to coastal waters of the Beagle Channel. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 73(3), pp.270-279.

Giblin, A.E., Tobias, C.R., Song, B., Weston, N., Banta, G.T. and H. RIVERA-MONROY, V.I.C.T.O.R., 2013. The importance of dissimilatory nitrate reduction to ammonium (DNRA) in the nitrogen cycle of coastal ecosystems. *Oceanography*, 26(3), pp.124-131.

Giesecke, R., Martín, J., Piñones, A., Höfer, J., Garcés-Vargas, J., Flores-Melo, X., Alarcón, E., Durrieu de Madron, X., Bourrin, F. and González, H.E., 2021. General hydrography of the beagle channel, a subantarctic interoceanic passage at the southern tip of South America. *Frontiers in Marine Science*, 8, p.621822.

Giglio, D. and Johnson, G.C., 2016. Subantarctic and polar fronts of the Antarctic Circumpolar Current and Southern Ocean heat and freshwater content variability: A view from Argo. *Journal of Physical Oceanography*, 46(3), pp.749-768. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-15-0131.1>

Gil, M.N., Torres, A.I., Amin, O. and Esteves, J.L., 2011. Assessment of recent sediment influence in an urban polluted subantarctic coastal ecosystem. Beagle Channel (Southern Argentina). *Marine Pollution Bulletin*, 62(1), pp.201-207.

Glibert, P.M. and Mitra, A., 2022. From webs, loops, shunts, and pumps to microbial multitasking: Evolving concepts of marine microbial ecology, the mixoplankton paradigm, and implications for a future ocean. *Limnology and Oceanography*, 67(3), pp.585-597.

González, H.E., Calderón, M.J., Castro, L., Clement, A., Cuevas, L.A., Daneri, G., Iriarte, J.L., Lizárraga, L., Martínez, R., Menschel, E. and Silva, N., 2010. Primary production and plankton dynamics in the Reloncaví Fjord and the Interior Sea of Chiloé, Northern Patagonia, Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 402, pp.13-30.

González, H.E., Nimptsch, J., Giesecke, R. and Silva, N., 2019. Organic matter distribution, composition and its possible fate in the Chilean North-Patagonian estuarine system. *Science of the Total Environment*, 657, pp.1419-1431.

Gordillo, S., Coronato, A.M. and Rabassa, J.O., 1993. Late Quaternary evolution of a subantarctic paleofjord, Tierra del Fuego. *Quaternary Science Reviews*, 12(10), pp.889-897.

Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1–9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.html

Hansell, D.A. and Carlson, C.A. eds., 2002. *Biogeochemistry of marine dissolved organic matter*. Academic Press.

Hansell, D.A., 2013. Recalcitrant dissolved organic carbon fractions. *Annual review of marine science*, 5, pp.421-445. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120710-100757>

Hansen, A.M., Kraus, T.E., Pellerin, B.A., Fleck, J.A., Downing, B.D. and Bergamaschi, B.A., 2016. Optical properties of dissolved organic matter (DOM): Effects of biological and photolytic degradation. *Limnology and oceanography*, 61(3), pp.1015-1032.

He, W., Chen, M., Schlautman, M.A. and Hur, J., 2016. Dynamic exchanges between DOM and POM pools in coastal and inland aquatic ecosystems: A review. *Science of the Total Environment*, 551, pp.415-428.

Hedges, J.I., 2002. Chapter 1 -Why Dissolved Organics Matter. En: Hansell DA, Carlson CA (eds) *Biogeochemistry of Marine Dissolved Organic Matter*. Academic Press, San Diego, pp. 1-33.

Helms, J.R., Stubbins, A., Ritchie, J.D., Minor, E.C., Kieber, D.J. and Mopper, K., 2008. Absorption spectral slopes and slope ratios as indicators of molecular weight, source, and photobleaching of chromophoric dissolved organic matter. *Limnology and oceanography*, 53(3), pp.955-969. <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.3.0955>

Heneghan, R., Holloway-Brown, J., Gasol, J., Herndl, G., Morán, X.A. and Galbraith, E., 2023. The global distribution and climate resilience of marine heterotrophic prokaryotes. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-3026465/v1>

Hernando, M., Ferreyra, G. and Malanga, G., 2012. Photochemical degradation of dissolved organic carbon: hydrogen peroxide production and potential effects on plankton in the Beagle Channel (Tierra del Fuego). *Revista Chilena de Historia Natural*, 85(4), pp.481-494. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2012000400010>

Herndl, G.J. and Weinbauer, M.G., 2003. Marine microbial food web structure and function. In *Marine science frontiers for Europe* (pp. 265-277). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

Heusser, C.J., 1987. Late Quaternary pollen records from subantarctic Chile-Argentina. *IGCP-201, "Cuaternario de América del Sur," Volúmen de Resúmenes y Excursiones, CADIC, Contribución Científica, 4.*

Hopkinson, C.S. and Vallino, J.J., 1995. The relationships among man's activities in watersheds and estuaries: A model of runoff effects on patterns of estuarine community metabolism. *Estuaries*, 18(4), pp.598-621.

Hothorn, T., Bretz, F., and Westfall, P., 2021. multcomp: Simultaneous Inference in General Parametric Models. R package version 1.4-17. Recuperado de <https://CRAN.R-project.org/package=multcomp>

Howarth, R.W. and Marino, R., 2006. Nitrogen as the limiting nutrient for eutrophication in coastal marine ecosystems: evolving views over three decades. *Limnology and oceanography*, 51(1part2), pp.364-376.

Hugelius, G., Loisel, J., Chadburn, S., Jackson, R.B., Jones, M., MacDonald, G., Marushchak, M., Olefeldt, D., Packalen, M., Siewert, M.B. and Treat, C., 2020. Large stocks of peatland carbon and nitrogen are vulnerable to permafrost thaw. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(34), pp.20438-20446.

Hugelius, G., Loisel, J., Chadburn, S., Jackson, R.B., Jones, M., MacDonald, G., Marushchak, M., Olefeldt, D., Packalen, M., Siewert, M.B. y Treat, C., 2020. Large stocks of peatland carbon and nitrogen are vulnerable to permafrost thaw. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(34), pp.20438-20446.

Huguet, A., Vacher, L., Relexans, S., Saubusse, S., Froidefond, J.M. and Parlanti, E., 2009. Properties of fluorescent dissolved organic matter in the Gironde Estuary. *Organic Geochemistry*, 40(6), pp.706-719.

Hutchins, D.A., Jansson, J.K., Remais, J.V., Rich, V.I., Singh, B.K. and Trivedi, P., 2019. Climate change microbiology—problems and perspectives. *Nature Reviews Microbiology*, 17(6), pp.391-396.

Iachetti, C.M., Lovrich, G. and Alder, V.A., 2021. Temporal variability of the physical and chemical environment, chlorophyll and diatom biomass in the euphotic zone of the Beagle Channel (Argentina): evidence of nutrient limitation. *Progress in Oceanography*, 195, p.102576. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102576>

IGN-GIS-Layers, 2020. December 15. <https://www.ign.gob.ar/NuestrasActividades/InformacionGeoespacial/CapasSIG>

Iriarte, J.L., Gómez, I., González, H.E., Nahuelhual, L. and Navarro, J.M., 2019. Subantarctic and Antarctic marine ecosystems: outlining patterns and processes in a changing ocean. *Progress in Oceanography*, 174, pp.1-6.

Iriarte, J.L., Pantoja, S., González, H.E., Silva, G., Paves, H., Labbé, P., Rebolledo, L., Van Ardelan, M. and 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, pp.5055-5070.

Isla, F., Bujalesky, G. and Coronato, A., 1999. Dinámica estuarina del Canal Beagle, Tierra del Fuego. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 54(4), pp.307-318.

Iturraspe, R., 2010. Las turberas de Tierra del Fuego y el cambio climático global. *Fundación Humedales-Wetlands International*.

Jari Oksanen, F. Guillaume Blanchet, Michael Friendly, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Dan McGlinn, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens, Eduard Szoecs and Helene Wagner (2020). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Javaheri, N., Dries, R., Burson, A., Stal, L.J., Sloot, P.M.A. and Kaandorp, J.A., 2015. Temperature affects the silicate morphology in a diatom. *Scientific Reports*, 5(1), p.11652.

Jiang, W., Knight, B.R., Cornelisen, C., Barter, P. and Kudela, R., 2017. Simplifying regional tuning of MODIS algorithms for monitoring chlorophyll-a in coastal waters. *Frontiers in Marine Science*, 4, p.151.

Jiao, N., Herndl, G.J., Hansell, D.A., Benner, R., Kattner, G., Wilhelm, S.W., Kirchman, D.L., Weinbauer, M.G., Luo, T., Chen, F. and Azam, F., 2010. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long-term carbon storage in the global ocean. *Nature Reviews Microbiology*, 8(8), pp.593-599.

Jiao, N., Herndl, G.J., Hansell, D.A., Benner, R., Kattner, G., Wilhelm, S.W., Kirchman, D.L., Weinbauer, M.G., Luo, T., Chen, F. and Azam, F., 2011. The microbial carbon pump and the oceanic recalcitrant dissolved organic matter pool. *Nature Reviews Microbiology*, 9(7), pp.555-555.

Johnson, K.S. and Bif, M.B., 2021. Constraint on net primary productivity of the global ocean by Argo oxygen measurements. *Nature Geoscience*, 14(10), pp.769-774.

Jorgenson, E. and Witte, J.S., 2006. A gene-centric approach to genome-wide association studies. *Nature Reviews Genetics*, 7(11), pp.885-891.

Karl, D.M., 2007. Microbial oceanography: paradigms, processes and promise. *Nature Reviews Microbiology*, 5(10), pp.759-769.

Keith, D.A., Ferrer-Paris, J.R., Nicholson, E. and Kingsford, R.T., 2020. IUCN Global ecosystem typology 2.0. *Descriptive profiles for biomes and ecosystem functional groups. IUCN, Gland.*

Kennish, M.J., 2002. Environmental threats and environmental future of estuaries. *Environmental conservation*, 29(1), pp.78-107.

Key, T., McCarthy, A., Campbell, D.A., Six, C., Roy, S. and Finkel, Z.V., 2010. Cell size trade-offs govern light exploitation strategies in marine phytoplankton. *Environmental microbiology*, 12(1), pp.95-104.

Kirk, J.T., 2011. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge university press.

Koran, M. and Kropil, R., 2014. What are ecological guilds? Dilemma of guild concepts. *Russian Journal of Ecology*, 45(5), p.445.

Landry, M.R., 2002. Integrating classical and microbial food web concepts: evolving views from the open-ocean tropical Pacific. *Hydrobiologia*, 480, pp.29-39.

Latour, P., Strzepek, R.F., Wuttig, K., van der Merwe, P., Eggins, S., Bach, L.T., Boyd, P.W., Ellwood, M.J., Pinfold, T.L. and Bowie, A.R., 2022. Seasonality of phytoplankton growth limitation by iron and manganese in subantarctic waters. *Authorea Preprints*. <https://doi.org/10.1002/essoar.10511502.1>

Lebaron, P., Servais, P., Agogu e, H., Courties, C. and Joux, F., 2001. Does the high nucleic acid content of individual bacterial cells allow us to discriminate between active cells and inactive cells in aquatic systems? *Applied and environmental microbiology*, 67(4), pp.1775-1782.

Legendre, L. and Le Fèvre, J., 1995. Microbial food webs and the export of biogenic carbon in oceans. *Aquatic Microbial Ecology*, 9(1), pp.69-77.

Legendre, L. and Rassoulzadegan, F., 1995. Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia*, 41(1), pp.153-172. <https://doi.org/10.1080/00785236.1995.10422042>

Legendre, L., Rivkin, R.B., Weinbauer, M.G., Guidi, L. and Uitz, J., 2015. The microbial carbon pump concept: Potential biogeochemical significance in the globally changing ocean. *Progress in Oceanography*, 134, pp.432-450.

Legendre, L., Rivkin, R.B., Weinbauer, M.G., Guidi, L. and Uitz, J., 2015. The microbial carbon pump concept: Potential biogeochemical significance in the globally changing ocean. *Progress in Oceanography*, 134, pp.432-450. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.01.008>

Lewis, W.M., 2009. The ecological niche in aquatic ecosystems. Elsevier.

Li, R., Xu, J., Li, X., Shi, Z. and Harrison, P.J., 2017. Spatiotemporal variability in phosphorus species in the Pearl River estuary: influence of the river discharge. *Scientific Reports*, 7(1), pp.1-13. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13924-w>

Li, X., Liu, Z., Chen, W., Wang, L., He, B., Wu, K., Gu, S., Jiang, P., Huang, B. and Dai, M., 2018. Production and transformation of dissolved and particulate organic matter as indicated by amino acids in the Pearl River Estuary, China. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 123(12), pp.3523-3537.

Litchman, E., de Tezanos Pinto, P., Klausmeier, C.A., Thomas, M.K. and Yoshiyama, K., 2010. Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton. *Fifty years after the ‘Homage to Santa Rosalia’*: Old and new paradigms on biodiversity in aquatic ecosystems, pp.15-28.

Lovrich, G.A., 1997. La pesquería mixta de las centollas *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Anomura: Lithodidae) en Tierra del Fuego, Argentina. *Investigaciones marinas*, 25, pp.41-57. <https://doi.org/10.4067/S0717-71781997002500004>

Lüdecke, Patil, Ben-Shachar, Wiernik, Bacher, Thériault, & Makowski (2022). easystats: Framework for Easy Statistical Modeling, Visualization, and Reporting. CRAN. Available from <https://easystats.github.io/easystats/>

Lutz, V.A., Segura, V., Dogliotti, A.I., Gagliardini, D.A., Bianchi, A.A. and Balestrini, C.F., 2010. Primary production in the Argentine Sea during spring estimated by field and satellite models. *Journal of Plankton Research*, 32(2), pp.181-195.

Madsen, E.L., 2011. Microorganisms and their roles in fundamental biogeochemical cycles. *Current opinion in biotechnology*, 22(3), pp.456-464.

Malits, A., Christaki, U., Obernosterer, I. and Weinbauer, M.G., 2014. Enhanced viral production and virus-mediated mortality of bacterioplankton in a natural iron-fertilized bloom event above the Kerguelen Plateau. *Biogeosciences*, 11(23), pp.6841-6853. <https://doi.org/10.5194/bg-11-6841-2014>

Malits, A., Ibarbalz, F.M., Martín, J. and Flombaum, P., 2023a. Higher biotic than abiotic natural variability of the plankton ecosystem revealed by a time series along a subantarctic transect. *Journal of Marine Systems*, 238, p.103843.

Malits, A., Monforte, C., Iachetti, C., Gereá, M. and Latorre, M., 2023b. Source characterization of dissolved organic matter in the eastern Beagle Channel from a spring situation. *Journal of Marine Systems*, 240, p.103863.

Manganelli, M., Malfatti, F., Samo, T.J., Mitchell, B.G., Wang, H., and Azam, F., 2009. Major role of microbes in carbon fluxes during austral winter in the Southern Drake Passage. *PLoS One* 4 (9), e6941. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006941>

Marcovecchio, J. & Freije, R.H. 2013. *Procesos Químicos en Estuarios*. ISBN: 978-987-1896-16-5.

Marie, D., Partensky, F., Vaultot, D., Brussaard, C., 2001. Enumeration of phytoplankton, bacteria, and viruses in marine samples. In: *Current Protocols in Cytometry*, 10(1), pp.11-11. <https://doi.org/10.1002/0471142956.cy1111s10>

Marinov, I. and Sarmiento, J.L., 2004. The role of the oceans in the global carbon cycle: An overview. *The ocean carbon cycle and climate*, pp.251-295.

Martens-Habbena, W., Berube, P.M., Urakawa, H., de La Torre, J.R. and Stahl, D.A., 2009. Ammonia oxidation kinetics determine niche separation of nitrifying Archaea and Bacteria. *Nature*, 461(7266), pp.976-979.

Martín, J., Alonso, G., Dragani, W., Meyerjürgens, J., Giesecke, R., Cucco, A. and Fenco, H., 2023. General circulation and tidal wave propagation along the Beagle Channel. *Journal of Marine Systems*, 240, p.103889.

Martiny, A.C., Pham, C.T., Primeau, F.W., Vrugt, J.A., Moore, J.K., Levin, S.A. and Lomas, M.W., 2013. Strong latitudinal patterns in the elemental ratios of marine plankton and organic matter. *Nature Geoscience*, 6(4), pp.279-283. <https://doi.org/10.1038/ngeo1757><https://doi.org/10.1038/ngeo1757>

Masojídek, J., Torzillo, G. and Koblížek, M., 2013. Photosynthesis in microalgae. *Handbook of microalgal culture: applied phycology and biotechnology*, pp.21-36.

McKnight, D.M., Boyer, E.W., Westerhoff, P.K., Doran, P.T., Kulbe, T. and Andersen, D.T., 2001. Spectrofluorometric characterization of dissolved organic matter for indication of precursor organic material and aromaticity. *Limnology and Oceanography*, 46(1), pp.38-48.

McMurdie P.J. and Holmes S., 2013. phyloseq: an R package for reproducible interactive analysis and graphics of microbiome census data. *PloS one*, 8, p.e61217.

Meredith, M., M. Sommerkorn, S. Cassotta, C. Derksen, A. Ekaykin, A. Hollowed, G. Kofinas, A. Mackintosh, J. Melbourne-Thomas, M.M.C. Muelbert, G. Ottersen, H. Pritchard, and E.A.G. Schuur, 2019. Polar Regions. In: *IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157964.005>.

Meunier, C.L., Boersma, M., El-Sabaawi, R., Halvorson, H.M., Herstoff, E.M., Van de Waal, D.B., Vogt, R.J. and Litchman, E., 2017. From elements to function: toward unifying ecological stoichiometry and trait-based ecology. *Frontiers in Environmental Science*, p.18.

Mitrovic, S.M. and Baldwin, D.S., 2016. Allochthonous dissolved organic carbon in river, lake and coastal systems: transport, function and ecological role. *Marine and Freshwater Research*, 67(9), pp.i-iv. https://doi.org/10.1071/MFv67n9_ED

Molua, E.L., 2009. Accommodation of climate change in coastal areas of Cameroon: selection of household-level protection options. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 14, pp.721-735.

Moran, X.A., Gasol, J.M., Arin, L. and Estrada, M., 1999. A comparison between glass fiber and membrane filters for the estimation of phytoplankton POC and DOC production. *Marine Ecology Progress Series*, 187, pp.31-41.

Moreno, A.R. and Martiny, A.C., 2018. Ecological stoichiometry of ocean plankton. *Annual review of marine science*, 10, pp.43-69.

Mosier, A.C. and Francis, C.A., 2011. Determining the distribution of marine and coastal ammonia-oxidizing archaea and bacteria using a quantitative approach. In *Methods in enzymology* (Vol. 486, pp. 205-221). Academic Press.

Müller, O., Seuthe, L., Pree, B., Bratbak, G., Larsen, A., and Paulsen, M.L., 2021. How microbial food web interactions shape the arctic ocean bacterial community revealed by size fractionation experiments. *Microorganisms* 9 (11), p. 2378. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9112378>

Mysara, M., Vandamme, P., Props, R., Kerckhof, F.M., Leys, N., Boon, N., Raes, J. and Monsieurs, P., 2017. Reconciliation between operational taxonomic units and species boundaries. *FEMS microbiology ecology*, 93(4), p.fix029. <https://doi.org/10.1093/femsec/fix029>

Nagata, T., Tamburini, C., Arístegui, J., Baltar, F., Bochdansky, A.B., Fonda-Umani, S., Fukuda, H., Gogou, A., Hansell, D.A., Hansman, R.L. and Herndl, G.J., 2010. Emerging concepts on microbial processes in the bathypelagic ocean—ecology, biogeochemistry, and

genomics. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 57(16), pp.1519-1536.

Neumann, B., Vafeidis, A.T., Zimmermann, J., Nicholls, R.J., 2015. Future coastal population growth and exposure to sea-level rise and coastal flooding-a global assessment. *PLoS One* 10 (3), e0118571. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118571>

Ohno, T., 2002. Fluorescence inner-filtering correction for determining the humification index of dissolved organic matter. *Environmental science & technology*, 36(4), pp.742-746.

OriginLab Corporation, 2008. OriginPro 8 SR3, Northampton, MA, USA.

Pachauri, R.K., Allen, M.R., Barros, V.R., Broome, J., Cramer, W., Christ, R., Church, J.A., Clarke, L., Dahe, Q., Dasgupta, P. and Dubash, N.K., 2014. *Climate change 2014: synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (p. 151). Ippc.

Parada, A.E., Needham, D.M. and Fuhrman, J.A., 2016. Every base matters: assessing small subunit rRNA primers for marine microbiomes with mock communities, time series and global field samples. *Environmental microbiology*, 18(5), pp.1403-1414.

Paredes, M.A. and Montecino, V., 2011. Size diversity as an expression of phytoplankton community structure and the identification of its patterns on the scale of fjords and channels. *Continental Shelf Research*, 31(3-4), pp.272-281. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.07.012>

Parlanti, E., Wörz, K., Geoffroy, L. and Lamotte, M., 2000. Dissolved organic matter fluorescence spectroscopy as a tool to estimate biological activity in a coastal zone submitted to anthropogenic inputs. *Organic geochemistry*, 31(12), pp.1765-1781.

Parte, A.C., Sardà Carbasse, J., Meier-Kolthoff, J.P., Reimer, L.C. and Göker, M., 2020. List of Prokaryotic names with Standing in Nomenclature (LPSN) moves to the DSMZ. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 70(11), pp.5607-5612. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.004332>

Pavlov, A.K., Taskjelle, T., Kauko, H.M., Hamre, B., Hudson, S.R., Assmy, P., Duarte, P., Fernández-Méndez, M., Mundy, C.J. and Granskog, M.A., 2017. Altered inherent optical properties and estimates of the underwater light field during an Arctic under-ice bloom of *P. haecystis pouchetii*. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(6), pp.4939-4961. <https://doi.org/10.1002/2016JC012471>

Pelegri, J.L., Marotta, H., Navarrete, S.A. and Pascual, A., 2018. El papel regulador de los océanos en el sistema terrestre.

Pester, M., Schleper, C. and Wagner, M., 2011. The Thaumarchaeota: an emerging view of their phylogeny and ecophysiology. *Current opinion in microbiology*, 14(3), pp.300-306.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., and R Core Team, 2021. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-152. Recuperado de <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>

Pizarro, E. and Ramírez, B., 2005. Distribución de clorofila ay feopigmentos en los canales australes chilenos comprendidos entre Puerto Montt y la laguna San Rafael, Chile. *Ciencia y Tecnología del Mar*.

Polimene, L., Sailley, S., Clark, D., Mitra, A. and Allen, J.I., 2017. Biological or microbial carbon pump? The role of phytoplankton stoichiometry in ocean carbon sequestration. *Journal of Plankton Research*, 39(2), pp.180-186. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbw091>.

Presta, M.L., Capitanio, F.L. and Hoffmeyer, M.S., 2019. Spatio-temporal dynamics of mesozooplankton in the subantarctic Beagle Channel: The case of Ushuaia Bay (Argentina). *Regional Studies in Marine Science*, 28, p.100546. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100546>

Presta, M.L., Hoffmeyer, M.S. and Capitanio, F.L., 2020. Mesozooplankton succession in a sub-Antarctic bay (Beagle channel, Southern tip of South America): distinctive annual patterns between two environmentally different zones. *Polar Biology*, 43, pp.1175-1191. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02698-z>

Presta, M.L., Xaus, L., Martín, J., Diez, M.J., Lovrich, G.A. and Capitanio, F.L., 2023. Spatial distribution of *Munida gregaria* (Decapoda, Munididae) larvae in the silled Beagle Channel: Insights from spring and autumn surveys. *Journal of Marine Systems*, 237, p.103815. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2022.103815>

Preston, C.M., Wu, K.Y., Molinski, T.F. and DeLong, E.F., 1996. A psychrophilic crenarchaeon inhabits a marine sponge: *Cenarchaeum symbiosum* gen. nov., sp. nov. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(13), pp.6241-6246.

Ptacnik, R., Andersen, T. and Tamminen, T., 2010. Performance of the Redfield ratio and a family of nutrient limitation indicators as thresholds for phytoplankton N vs. P limitation. *Ecosystems*, 13, pp.1201-1214.

QGIS, D. T, 2009. QGIS Geographic Information System, Open Source Geospatial Foundation.

Quinn, G.P. and Keough, M.J., 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge university press.

Rabassa, J., 2008. Late cenozoic glaciations in Patagonia and Tierra del Fuego. *Developments in quaternary sciences*, 11, pp.151-204.

Rawlins, M.A., Connolly, C.T. and McClelland, J.W., 2021. Modeling terrestrial dissolved organic carbon loading to western Arctic rivers. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 126(10), p.e2021JG006420.

Raya Rey, A.N., Pizarro Pinochet, J.C., Anderson, C.B., Huettmann, F., 2017. Even at the Uttermost Ends of the Earth: How Seabirds Telecouple the Beagle Channel with regional and Global Processes that affect Environmental Conservation and Socio- Ecological Sustainability. <https://doi.org/10.5751/ES-09771-220431>

Raymond, P.A., Saiers, J.E. and Sobczak, W.V., 2016. Hydrological and biogeochemical controls on watershed dissolved organic matter transport: Pulse-shunt concept. *Ecology*, 97(1), pp.5-16. <https://doi.org/10.1890/14-1684.1><https://doi.org/10.1890/14-1684.1>.

Redfield, A.C., 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *American scientist*, 46(3), pp.230A-221.

Reed, D.C., Algar, C.K., Huber, J.A. and Dick, G.J., 2014. Gene-centric approach to integrating environmental genomics and biogeochemical models. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(5), pp.1879-1884.

Riccialdelli, L., Becker, Y.A., Fioramonti, N.E., Torres, M., Bruno, D.O., Rey, A.R. and Fernández, D.A., 2020. Trophic structure of southern marine ecosystems: a comparative isotopic analysis from the Beagle Channel to the oceanic Burdwood Bank area under a wasp-waist assumption. *Marine Ecology Progress Series*, 655, pp.1-27. <https://doi.org/10.3354/meps13524>

Riccialdelli, L., Newsome, S.D., Fogel, M.L. and Fernández, D.A., 2017. Trophic interactions and food web structure of a subantarctic marine food web in the Beagle Channel: Bahía Lapataia, Argentina. *Polar Biology*, 40, pp.807-821. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-2007-x>.

Rii, Y.M., Peoples, L.M., Karl, D.M. and Church, M.J., 2022. Seasonality and episodic variation in picoeukaryote diversity and structure reveal community resilience to disturbances in the North Pacific Subtropical Gyre. *Limnology and Oceanography*, 67, pp. S331-S351.

Rinke, C., Chuvochina, M., Mussig, A.J., Chaumeil, P.A., Davín, A.A., Waite, D.W., Whitman, W.B., Parks, D.H. and Hugenholtz, P., 2021. A standardized archaeal taxonomy for the Genome Taxonomy Database. *Nature Microbiology*, 6(7), pp.946-959.

Rodriguez, I.D., Marina, T.I., Schloss, I.R. and Saravia, L.A., 2022. Marine food webs are more complex but less stable in sub-Antarctic (Beagle channel, Argentina) than in Antarctic (Potter cove, Antarctic peninsula) regions. *Marine Environmental Research*, 174, p.105561. <https://doi.org/10.1101/2021.04.12.439560>

Royo, C. and Álvarez-Cobelas, M., 2003. Are there steady-state phytoplankton assemblages in the field?. In *Phytoplankton and Equilibrium Concept: The Ecology of Steady-State Assemblages: Proceedings of the 13th Workshop of the International Association of Phytoplankton Taxonomy and Ecology (IAP), held in Castelbuono, Italy, 1–8 September 2002* (pp. 3-12). Springer Netherlands.

Romera-Castillo, C., Sarmiento, H., Alvarez-Salgado, X.A., Gasol, J.M. and Marraséa, C., 2010. Production of chromophoric dissolved organic matter by marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 55(1), pp.446-454. <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.1.0446>

Romera-Castillo, C., Sarmiento, H., Álvarez-Salgado, X.A., Gasol, J.M. and Marrasé, C., 2011. Net production and consumption of fluorescent colored dissolved organic matter by natural bacterial assemblages growing on marine phytoplankton exudates. *Applied and environmental microbiology*, 77(21), pp.7490-7498.

Rosselló-Mora, R. and Amann, R., 2001. The species concept for prokaryotes. *FEMS microbiology reviews*, 25(1), pp.39-67.

RStudio, R. T, 2016. Integrated Development Environment for R. RStudio. Inc, Boston, MA, USA.

Ryan, W.B., Carbotte, S.M., Coplan, J.O., O'Hara, S., Melkonian, A., Arko, R., Weissel, R. A., Ferrini, V., Goodwillie, A., Nitsche, F., Bonczkowski, J., 2009. Global multi-resolution topography synthesis. *Geochemistry. Geophysics. Geosystems*. 10 (3). <https://doi.org/10.1029/2008GC002332>

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

Sánchez, J. and Sanabria, J., 2009. Metabolismos microbianos involucrados en procesos avanzados para la remoción de Nitrógeno, una revisión prospectiva. *Revista Colombiana de Biotecnología*, 11(1), pp.114-124.

Sarmiento, J.L. and Gruber, N., 2004. OCEAN BIOGEOCHEMICAL DYNAMICS. Chapter 10: Oceanic carbon cycle, atmospheric CO₂, and climate. *Princeton University Press*.

Sarmiento, J.L., 2006. Ocean biogeochemical dynamics. Princeton university press.

Schlitzer, R, 2021. Ocean Data View, odv.awi.de

Schlitzer, R., 2002. Interactive analysis and visualization of geoscience data with Ocean Data View. *Computers & geosciences*, 28(10), pp.1211-1218. [https://doi.org/10.1016/S0098-3004\(02\)00040-7](https://doi.org/10.1016/S0098-3004(02)00040-7)

Schoffman, H., Lis, H., Shaked, Y. and Keren, N., 2016. Iron–nutrient interactions within phytoplankton. *Frontiers in plant science*, 7, p.1223.

Sherr, E. and Sherr, B.F., 1988. Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept. *Limnology and oceanography*, 33(5). <https://doi.org/10.4319/lo.1988.33.5.1225>

Shi, J.Z. and Lu, L.F., 2011. A short note on the dispersion, mixing, stratification and circulation within the plume of the partially-mixed Changjiang River estuary, China. *Journal of Hydro-environment Research*, 5(2), pp.111-126.

Shukla, P.R., Skea, J., Calvo Buendia, E., Masson-Delmotte, V., Pörtner, H.O., Roberts, D.C., Zhai, P., Slade, R., Connors, S., Van Diemen, R. and Ferrat, M., 2019. IPCC, 2019: Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems.

Sievers, H., Calvete, C., Silva, N., 2002. Distribución de características físicas, masas de agua y circulación general para algunos canales australes entre el Golfo de Penas y el Estrecho de Magallanes (Crucero CIMAR-2 fiordos), Chile. *Revista Ciencia y Tecnología del Mar*, 25(2), pp.1-43.

Šimek, K., Grujić, V., Nedoma, J., Jezberová, J., Šorf, M., Matoušů, A., Pechar, L., Posch, T., Bruni, E.P. and Vrba, J., 2019. Microbial food webs in hypertrophic fishponds: omnivorous ciliate taxa are major protistan bacterivores. *Limnology and Oceanography*, 64(5), pp.2295-2309.

Sipler, R.E., Kellogg, C.T., Connelly, T.L., Roberts, Q.N., Yager, P.L. and Bronk, D.A., 2017. Microbial community response to terrestrially derived dissolved organic matter in the coastal Arctic. *Frontiers in microbiology*, 8, p.1018. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01018>

Slobodkina, G.B., Mardanov, A.V., Ravin, N.V., Frolova, A.A., Chernyh, N.A., Bonch-Osmolovskaya, E.A. and Slobodkin, A.I., 2017. Respiratory ammonification of nitrate coupled to anaerobic oxidation of elemental sulfur in deep-sea autotrophic thermophilic bacteria. *Frontiers in microbiology*, 8, p.87.

Soares, A.R., Lapierre, J.F., Selvam, B.P., Lindström, G. and Berggren, M., 2019. Controls on dissolved organic carbon bioreactivity in river systems. *Scientific reports*, 9(1), p.14897.

Somerville, C.C., Knight, I.T., Straube, W.L. and Colwell, R.R., 1989. Simple, rapid method for direct isolation of nucleic acids from aquatic environments. *Applied and environmental microbiology*, 55(3), pp.548-554.

Stedmon, C. y Cory, R.M., 2014. Biological origins and fate of fluorescent dissolved organic matter. In *Aquatic organic matter fluorescence* (pp. 278-300). Cambridge University Press.

Stemmann, L. and Boss, E., 2012. Plankton and particle size and packaging: from determining optical properties to driving the biological pump. *Annual Review of Marine Science*, 4, pp.263-290.

Stewart, R.H., 2006. *Introduction to physical oceanography*. Robert H. Stewart. [book.dvi \(washington.edu\)](http://book.dvi.washington.edu)

- Stock, C.A., Powell, T.M. and Levin, S.A., 2008. Bottom–up and top–down forcing in a simple size-structured plankton dynamics model. *Journal of Marine Systems*, 74(1-2), pp.134-152.
- Stone, L. and Berman, T., 1993. Positive feedback in aquatic ecosystems: the case of the microbial loop. *Bulletin of Mathematical Biology*, 55(5), pp.919-936.
- Strickland, J.D.H. and Parsons, T.R., 1972. A practical handbook of seawater analysis.
- Strom, S.L., 2008. Microbial ecology of ocean biogeochemistry: a community perspective. *science*, 320(5879), pp.1043-1045.
- Stroud, J.T., Bush, M.R., Ladd, M.C., Nowicki, R.J., Shantz, A.A. and Sweatman, J., 2015. Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. *Ecology and evolution*, 5(21), pp.4757-4765.
- Suttle, C.A., 2005. Viruses in the sea. *Nature*, 437(7057), pp.356-361. <https://doi.org/10.1038/nature04160>
- Sverdrup, H.U., 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 18(3), pp.287-295.
- ter Braak, C.J. and Šmilauer, P., 2012. Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0.
- Thornalley, D.J., Oppo, D.W., Ortega, P., Robson, J.I., Brierley, C.M., Davis, R., Hall, I.R., Moffa-Sanchez, P., Rose, N.L., Spooner, P.T. and Yashayaev, I., 2018. Anomalously weak Labrador Sea convection and Atlantic overturning during the past 150 years. *Nature*, 556(7700), pp.227-230.
- Tilburg, C.E., Gill, S.M., Zeeman, S.I., Carlson, A.E., Arienti, T.W., Eickhorst, J.A. and Yund, P.O., 2011. Characteristics of a shallow river plume: observations from the Saco River Coastal Observing System. *Estuaries and Coasts*, 34, pp.785-799.
- Torres, A.I., Gil, M.N., Amin, O.A. and Esteves, J.L., 2009. Environmental characterization of a eutrophicated semi-enclosed system: nutrient budget (Encerrada Bay, Tierra del Fuego Island, Patagonia, Argentina). *Water, Air, and Soil Pollution*, 204(1-4), pp.259-270.
- Trathan, P.N. and Reid, K., 2009. Exploitation of the marine ecosystem in the sub-Antarctic: historical impacts and current consequences. In *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania* (Vol. 143, No. 1, pp. 9-14).
- Traving, S.J., Rowe, O., Jakobsen, N.M., Sørensen, H., Dinasquet, J., Stedmon, C.A., Andersson, A. and Riemann, L., 2017. The effect of increased loads of dissolved organic matter on estuarine microbial community composition and function. *Frontiers in microbiology*, 8, p.351. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00351>

Tringe, S.G. and Hugenholtz, P., 2008. A renaissance for the pioneering 16S rRNA gene. *Current opinion in microbiology*, 11(5), pp.442-446.

Tully, B.J., Nelson, W.C. y Heidelberg, J.F., 2012. Metagenomic analysis of a complex marine planktonic thaumarchaeal community from the Gulf of Maine. *Environmental Microbiology*, 14(1), pp.254-267.

Vargas, C.A., Martínez, R.A., Cuevas, L.A., Pavez, M.A., Cartes, C., González, H.E., Escribano, R., Daneri, G., 2007. The relative importance of microbial and classical food webs in a highly productive coastal upwelling area. *Limnol. Oceanogr.* 52 (4), pp.1495–1510. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.4.1495><https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.4.1495>.

Vellend, M., 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology*, 85(2), pp.183-206.

Venables, H. and Moore, C.M., 2010. Phytoplankton and light limitation in the Southern Ocean: Learning from high-nutrient, high-chlorophyll areas. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 115(C2). <https://doi.org/10.1029/2009JC005361>

Verbeek, M., 2008. *A guide to modern econometrics*. John Wiley & Sons.

Verdugo, P., Alldredge, A.L., Azam, F., Kirchman, D.L., Passow, U. and Santschi, P.H., 2004. The oceanic gel phase: a bridge in the DOM–POM continuum. *Marine chemistry*, 92(1-4), pp.67-85.

Visintini, N., Martiny, A.C. and Flombaum, P., 2021. Prochlorococcus, Synechococcus, and picoeukaryotic phytoplankton abundances in the global ocean. *Limnology and Oceanography Letters*, 6(4), pp.207-215. <https://doi.org/10.1002/lo.10188>

Wang, S., Yang, Y. and Jing, J., 2022. A Synthesis of Viral Contribution to Marine Nitrogen Cycling. *Frontiers in Microbiology*, 13, p.834581. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.834581>

Ward, B.A., Dutkiewicz, S. and Follows, M.J., 2014. Modelling spatial and temporal patterns in size-structured marine plankton communities: top–down and bottom–up controls. *Journal of Plankton Research*, 36(1), pp.31-47.

Weber, T.S. and Deutsch, C., 2010. Ocean nutrient ratios governed by plankton biogeography. *Nature*, 467(7315), pp.550-554.

Weinbauer, M.G., Chen, F. and Wilhelm, S.W., 2011. Virus-mediated redistribution and partitioning of carbon in the global oceans. *Microbial carbon pump in the ocean*, pp.54-56.

Weishaar, J.L., Aiken, G.R., Bergamaschi, B.A., Fram, M.S., Fujii, R. and Mopper, K., 2003. Evaluation of specific ultraviolet absorbance as an indicator of the chemical composition and reactivity of dissolved organic carbon. *Environmental science & technology*, 37(20), pp.4702-4708. <https://doi.org/10.1021/es030360x>

- Weißhuhn, P., Müller, F. and Wiggering, H., 2018. Ecosystem vulnerability review: proposal of an interdisciplinary ecosystem assessment approach. *Environmental management*, 61, pp.904-915.
- Weitz, J.S. and Wilhelm, S.W., 2012. Ocean viruses and their effects on microbial communities and biogeochemical cycles. *F1000 biology reports*, 4.
- Wilhelm, S.W. and Suttle, C.A., 1999. Viruses and nutrient cycles in the sea: viruses play critical roles in the structure and function of aquatic food webs. *Bioscience*, 49(10), pp.781-788. <https://doi.org/10.2307/1313569>
- Williams, P.L., 1981. Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web. *Kieler Meeresforschungen-Sonderheft*, 5, pp.1-28.
- Wilson, H.F. and Xenopoulos, M.A., 2009. Effects of agricultural land use on the composition of fluvial dissolved organic matter. *Nature Geoscience*, 2(1), pp.37-41.
- Wooldridge, J.M., 2015. *Introductory econometrics: A modern approach*. Cengage learning.
- Worden, A.Z., Follows, M.J., Giovannoni, S.J., Wilken, S., Zimmerman, A.E. and Keeling, P.J., 2015. Rethinking the marine carbon cycle: factoring in the multifarious lifestyles of microbes. *Science*, 347(6223), p.1257594.
- Wu, S., Lembke-Jene, L., Lamy, F., Arz, H.W., Nowaczyk, N., Xiao, W., Zhang, X., Hass, H.C., Titschack, J., Zheng, X. and Liu, J., 2021. Orbital-and millennial-scale Antarctic Circumpolar Current variability in Drake Passage over the past 140,000 years. *Nature Communications*, 12(1), p.3948.
- Yamamoto, A., Abe-Ouchi, A. and Yamanaka, Y., 2018. Long-term response of oceanic carbon uptake to global warming via physical and biological pumps. *Biogeosciences*, 15(13), pp.4163-4180.
- You, J., Das, A., Dolan, E.M. y Hu, Z., 2009. Ammonia-oxidizing archaea involved in nitrogen removal. *Water research*, 43(7), pp.1801-1809.
- Zhang, C., Dang, H., Azam, F., Benner, R., Legendre, L., Passow, U., Polimene, L., Robinson, C., Suttle, C.A. and Jiao, N., 2018. Evolving paradigms in biological carbon cycling in the ocean. *National Science Review*, 5(4), pp.481-499. <https://doi.org/10.1093/nsr/nwy074>.
- Zhang, C.L., Xie, W., Martin-Cuadrado, A.B. y Rodriguez-Valera, F., 2015. Marine Group II Archaea, potentially important players in the global ocean carbon cycle. *Frontiers in Microbiology*, 6, p.1108.
- Zhang, R., Weinbauer, M.G. and Peduzzi, P., 2021. Aquatic viruses and climate change. *Current Issues in Molecular Biology*, 41(1), pp.357-380.

Zhang, Y., Zhao, M., Cui, Q., Fan, W., Qi, J., Chen, Y., Zhang, Y., Gao, K., Fan, J., Wang, G. and Yan, C., 2017. Processes of coastal ecosystem carbon sequestration and approaches for increasing carbon sink. *Science China Earth Sciences*, 60, pp.809-820. <https://doi.org/10.1007/s11430-016-9010-9>

Zhao, Y., Zhuang, X., Ahmad, S., Sung, S. and Ni, S.Q., 2020. Biotreatment of high-salinity wastewater: current methods and future directions. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 36, pp.1-11.

Zöllner, E., Hoppe, H.G., Sommer, U. and Jürgens, K., 2009. Effect of zooplankton-mediated trophic cascades on marine microbial food web components (bacteria, nanoflagellates, ciliates). *Limnology and Oceanography*, 54(1), pp.262-275.

Zsolnay, A., Baigar, E., Jimenez, M., Steinweg, B. and Saccomandi, F., 1999. Differentiating with fluorescence spectroscopy the sources of dissolved organic matter in soils subjected to drying. *Chemosphere*, 38(1), pp.45-50.