



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Programa de Doctorado en Sistemática y Biodiversidad

**DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y PROCESOS BIOGEOGRÁFICOS
QUE SUBYACEN EN EL GRADIENTE LATITUDINAL DE
LOS FORAMINÍFEROS BENTÓNICOS Y PLANCTÓNICOS
DE CHILE**



Tesis para optar al grado de Doctora en Sistemática y Biodiversidad

POR: Laura Tavera Martínez

Profesor Guía: Dra. Margarita Marchant San Martín

Profesor Co-guía: Dr. Leonardo D. Fernández

Profesor Co-guía: Dr. Roberto T. Abdala Díaz

Concepción, Chile 2022

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a la Dra. Margarita Marchant por ser mi mentora y brindarme todo su apoyo incondicional, a lo largo de toda mi trayectoria del postgrado. Sus valiosos aportes me fortalecerán como doctora, seguiremos compartiendo la pasión por los foraminíferos.

Agradezco especialmente al doctor Leonardo Fernández, por asesorarme durante el proceso de desarrollo de la tesis. Sus enseñanzas fortalecieron mi trabajo y me desafiaron como investigadora, incentivándome a aprender cada día más, fortaleciéndome en el área biogeográfica. Así mismo agradezco al doctor Roberto Abdala, quien fue de gran apoyo durante mi pasantía en la Universidad de Málaga, brindándome valiosos aportes en el campo de los isótopos estables, siendo este un tema desconocido para mí.

A la expedición “PUCK” porque gracias a esta se lograron obtener gran parte de muestras de sedimento y datos analizados, en este trabajo de tesis. Junto a la expedición CIMAR 2 y a la Dra. Tatiana Hromic, por brindarme acceso al set de datos correspondientes al muestreo de los fiordos de la región de Magallanes. De igual forma, al crucero científico ChiMeBo por la recolección de las muestras de sedimentos analizadas durante mi pasantía. Junto con los Fondos de Movilidad Estudiantil Proyecto UCO 1866, por el financiamiento de la pasantía y al proyecto VRID-investigación N° 2021000237INV, en el cual se enmarcó dicho trabajo de tesis

Así mismo, agradecer de manera muy especial a la Universidad de Málaga y Servicios Centrales de Apoyo a la Investigación (SCAI) de la misma universidad, por tener acceso a sus instalaciones y equipos necesarios para el análisis isotópico. Además de estar agradecida con su personal técnico del laboratorio de espectrometría de masas, especialmente con Marisa Pola, por instruirme en el manejo de los equipos.

Finalmente, pero no menos importante agradecer infinitamente a mis padres, quienes han sido mi más grande motivación e inspiración para culminar con éxito mis estudios. Su confianza y palabras de aliento es lo que me impulsa a trabajar con pasión y convicción. ¡Los amo muchísimo!

A mi pareja Enzo Mardones por brindarme su apoyo incondicional y paciencia durante todo este proceso. A mi amiga Macarena Díaz por

motivarme y darme fortaleza en los momentos más difíciles, y a mis compañeros del Doctorado, especialmente a Paulo Vallejos, Alexander Pari y Katheryn Pino, por compartir este camino del postgrado y vivir grandes experiencias juntos.



TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	ii
RESUMEN GENERAL	xiii
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1. Patrones de Biodiversidad	1
1.2. Procesos biogeográficos que determinan los patrones de distribución espacial.....	2
1.2.1. Ecológicos	2
1.2.2. Históricos-Evolutivos.....	5
1.3. Distribución espacial de los Microorganismos	8
1.4. Los Foraminíferos como Modelo de Estudio.....	9
1.5. Patrones de Distribución Global en Foraminíferos	11
1.6. Margen Costero Chileno: Corrientes, Surgencia y Provincias Biogeográficas	13
1.7. Estudios Biogeográficos en Foraminíferos de Chile.....	14
2. PROBLEMA	16
3. HIPÓTESIS	18
4. OBJETIVOS.....	19
5. MATERIALES Y MÉTODOS	20
5.1. Obtención de las Muestras de Sedimento	20
5.2. Diversidad Taxonómica	22
5.3. Parámetros Comunitarios	24
5.4. Distribución latitudinal.....	25
5.5. Variables ambientales que influyen en la distribución de los foraminíferos a escala regional	27
5.6. Rasgos ecológicos de los foraminíferos a escala local.....	29
5.7. Procesos Ecológicos	30
5.8. Procesos Históricos-Evolutivos.....	31
6. RESULTADOS	34

6.1. Objetivo específico 1	34
6.1.1. Diversidad taxonómica-Foraminíferos Bentónicos	34
6.1.2. Estructura Comunitaria-Foraminíferos Bentónicos	38
6.1.3. Diversidad Taxonómica-Foraminíferos Planctónicos	44
6.1.4. Estructura Comunitaria-Foraminíferos Planctónicos.....	46
6.1.5. Distribución latitudinal-Foraminíferos Bentónicos	52
6.1.6. Distribución latitudinal-Foraminíferos Planctónicos.....	63
6.2. Objetivo 2	73
6.2.1. Variables ambientales que influyen en la distribución a escala regional-Foraminíferos Bentónicos	73
6.2.2. Variables ambientales que influyen en la distribución a escala regional-Foraminíferos Planctónicos	77
6.2.3. Rasgos ecológicos de los foraminíferos bentónicos y planctónicos a escala local.....	79
6.3. Objetivo Específico 3	83
6.3.1. Procesos Ecológicos-Foraminíferos Bentónicos.....	83
6.3.2. Procesos Ecológicos-Foraminíferos Planctónicos	86
6.3.3. Procesos Históricos-Evolutivos-Foraminíferos Bentónicos	87
6.3.4. Procesos Históricos-Evolutivos-Foraminíferos Planctónicos	91
7. DISCUSIÓN	96
7.1. Diversidad Taxonómica y Estructura Comunitaria-Foraminíferos Bentónicos.....	96
7.2. Diversidad taxonómica y estructura comunitaria-Foraminíferos Planctónicos	100
7.3. Distribución latitudinal-Foraminíferos Bentónicos.....	105
7.4. Distribución latitudinal-Foraminíferos Planctónicos	108
7.5. Variables ambientales que influyen en la distribución a escala regional-Foraminíferos Bentónicos	111
7.5.1. Región Templada Cálida (RTC)	112
7.5.2. Región Templada Fría (RTF).....	114
7.6. Variables ambientales que influyen en la distribución a escala regional-Foraminíferos Planctónicos	117

7.7. Rasgos ecológicos de los foraminíferos bentónicos y planctónicos a escala local	121
7.8. Procesos Ecológicos-Foraminíferos Bentónicos	124
7.9. Procesos Ecológicos-Foraminíferos planctónicos.....	127
7.10. Procesos Históricos-Evolutivos-Foraminíferos Bentónicos .	130
7.11. Procesos Históricos-Evolutivos-Foraminíferos Planctónicos 133	
8. CONCLUSIONES	135
9. ANEXOS.....	138
10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	150



ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Coordenadas geográficas y profundidad de las muestras obtenidas en las expediciones científicas “PUCK” (Hebbeln <i>et al.</i> , 2001), “ChiMeBo” (Hebbeln <i>et al.</i> , 2011) y “Cimar 2” (Hromic <i>et al.</i> , 2006), a lo largo de la costa de Chile.....	23
Tabla II. Valores promedio de las variables ambientales obtenidas del WOA 2001, WOD 1996 y variables de granulometría provenientes del crucero PUCK y Cimar 2 para cada latitud de la costa de Chile. *SD= Desviación estándar.....	28
Tabla III. Hipótesis ecológicas evaluadas sobre el gradiente de diversidad evidenciado para foraminíferos planctónicos y bentónicos a lo largo de la costa de Chile, con los parámetros y predicción de cada modelo.	31
Tabla IV. Valores de los índices de Shannon-Wiener (H') y dominancia de Simpson (D) y riqueza de especies de foraminíferos bentónicos presentes en cada latitud de la costa de Chile.....	42
Tabla V. Valores de los índices de Shannon-Wiener (H') y dominancia de Simpson (D) de los foraminíferos planctónicos presentes en cada latitud de la costa de Chile.....	50
Tabla VI. Rangos de distribución de las especies de foraminíferos bentónicos registradas para la costa de Chile. *DA= especies con distribución amplia (mayor a 27 bandas latitudinales); MG= especies con rangos mediano-grandes (entre 15 y 26 bandas latitudinales)	54
Tabla VII. Rangos de distribución de las especies de foraminíferos planctónicos registradas en la costa de Chile. *DA= especies con distribución amplia (mayor a 27 bandas latitudinales); MG= especies con rangos mediano-grandes (entre 15 y 26 bandas latitudinales).	65
Tabla VIII. Análisis de regresión lineal de mínimos cuadrados ordinarios (OLS) y autorregresiones espaciales simultáneas (SAR), entre las variables ambientales obtenidas y las variables respuesta (R= riqueza de especies, A= abundancia y H' = diversidad de Shannon) * Indica variables explicatorias significativas ($p < 0.01$).	74
Tabla IX. Análisis de regresión lineal de mínimos cuadrados ordinarios (OLS) y autorregresiones espaciales simultáneas (SAR), entre las	

variables ambientales obtenidas y las variables respuesta (R= riqueza de especies, A= abundancia y H' = diversidad de Shannon). * Indica variables explicatorias significativas (p<0.01).	78
Tabla X. Valores de δC_{13} y δO_{18} obtenidos en caparazones de foraminíferos planctónicos y bentónicos entre los 23°S y 28°S.	79
Tabla XI. Análisis de similitud (ANOSIM) entre los ecogrupos formados a escala local. de acuerdo a los valores de δC_{13} y δO_{18} obtenidos en foraminíferos.	83
Tabla XII. Hipótesis ecológicas que influyen en las regiones biogeográficas de foraminíferos bentónicos a lo largo de la costa de Chile, según el análisis SAR. * RTC: Región Templada Cálida y RTF: Región templada Fría. recuadros indican las principales hipótesis ecológicas que influyen en la riqueza y diversidad de especies.	84
Tabla XIII. Hipótesis ecológicas que influyen en las regiones biogeográficas de foraminíferos bentónicos a lo largo de la costa de Chile, según el análisis OLS. * RTC: Región Templada Cálida y RTF: Región templada Fría). recuadros indican las principales hipótesis ecológicas que influyen en la riqueza y diversidad de especies.	85
Tabla XIV. Hipótesis ecológicas que influyen en la distribución de los foraminíferos planctónicos de la costa de Chile, con base en los análisis SAR y OLS. *Recuadros indican las principales hipótesis ecológicas que influyen en la riqueza y diversidad de especies.	86
Tabla XV. Valores de recambio y anidamiento (diversidad β) de la comunidad de foraminíferos bentónicos. con base en los índices de Sorensen y Jaccard para las regiones biogeográficas de la costa de Chile.	90
Tabla XVI. Valores de recambio y anidamiento (diversidad β) de la comunidad de foraminíferos planctónicos con base en los índices de Sorensen y Jaccard para la Zona Norte y Sur de Chile.	94

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa de estaciones de muestreo entre los 22°S y 53°S en la costa de Chile. a). Foraminíferos planctónicos (expediciones PUCK, Hebbeln *et al.*, 2001 y ChiMeBo, Hebbeln *et al.*, 2011) y b). foraminíferos bentónicos (expediciones PUCK y Cimar 2, Hromic *et al.*, 2006) 21
- Figura 2.** Porcentajes de especies para la totalidad de clases y ordenes de foraminíferos bentónicos registrados en la costa de Chile..... 35
- Figura 3.** a). Número de taxa reportadas en las familias y b) géneros más representativos de foraminíferos bentónicos a lo largo de la costa de Chile. c) Distribución latitudinal de las especies de foraminíferos bentónicos más frecuentes. * Boxplot indica la mediana (línea central), cuartiles inferior y superior, representación del rango intercuartil (bigotes) y los outliers representados por pequeños círculos azules. 37
- Figura 4.** Abundancia (ind/cm³) de las familias (a) y géneros (b) de foraminíferos bentónicos más representativos, a lo largo de la costa de Chile..... 38
- Figura 5.** Porcentaje de abundancia de las especies más representativas de foraminíferos bentónicos de acuerdo a la latitud, para la costa de Chile. 41
- Figura 6.** Curvas de rarefacción para la diversidad de foraminíferos bentónicos encontrada a lo largo de la costa de Chile. * La línea continua corresponde a la interpolación, la línea punteada representa la extrapolación y el sombreado el intervalo de confianza del 95 % por cada latitud. * La línea continua corresponde a la interpolación, la línea punteada representa la extrapolación y el sombreado el intervalo de confianza del 95 % por cada latitud. 43
- Figura 7.** Porcentaje de especies para la totalidad de familias y géneros de foraminíferos planctónicos registrados en la costa de Chile. 45
- Figura 8.** Distribución latitudinal de las especies de foraminíferos planctónicos más frecuentes a lo largo de la costa de Chile. * Boxplot indica la mediana (línea central), cuartiles inferior y superior y representación del rango intercuartil (bigotes). 46

Figura 9. Abundancia total (ind/cm ³) de las familias (a) y géneros (b) de foraminíferos planctónicos registrados para la costa de Chile.....	48
Figura 10. Porcentaje de abundancia de las especies de foraminíferos planctónicos de acuerdo a la latitud, para la costa de Chile.....	49
Figura 11. Curvas de rarefacción para la diversidad de foraminíferos planctónicos, encontrada a lo largo de la costa de Chile. * La línea continua corresponde a la interpolación, la línea punteada representa la extrapolación y el sombreado el intervalo de confianza del 95 % por cada latitud.	51
Figura 12. Gradiente latitudinal de riqueza de especies de foraminíferos bentónicos de la costa de Chile. a) Riqueza observada de especies (R_{obs}), b). riqueza estimada (R_{est}) a partir del Análisis Asintótico propuesto por Chao <i>et al.</i> (2014), junto con el límite superior (UCL) e inferior (LCL) con el 95% de confianza.....	52
Figura 13. Mapas de abundancia (ind/cm ³), riqueza de especies y diversidad (Shannon) de los foraminíferos bentónicos encontrados a lo largo de Chile.....	58
Figura 14. a). Cluster de similitud con SIMPROF test y b). Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS), basado en el índice de Bray Curtis para foraminíferos bentónicos, registrados para la costa de Chile. (transformación con raíz cuadrada).....	59
Figura 15. a). Cluster de similitud con SIMPROF test y b). Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS), basado en el índice de Jaccard para foraminíferos bentónicos, registrados para la costa de Chile. (transformación con raíz cuadrada).....	60
Figura 16. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) basado en Bray Curtis (a) y Jaccard (b) para foraminíferos bentónicos registrados a lo largo de la costa de Chile. *Color rojo correspondió a la RTC y el azul a la RTF.	61
Figura 17. Diversidad taxonómica de las regiones biogeográficas de los foraminíferos bentónicos de la costa de Chile. Número de especies (a) y abundancia por cada familia (b), número de especies (c) y abundancia de acuerdo a los géneros más representativos.....	63

Figura 18. Gradiente latitudinal de riqueza de especies de foraminíferos planctónicos de la costa de Chile. a) Riqueza observada de especies (R_{obs}), b). riqueza estimada (R_{est}). * Líneas punteadas indican el límite superior (UCL) e inferior (LCL) con el 95% de confianza.	64
Figura 19. Mapas de abundancia (ind/cm ³), riqueza de especies y diversidad (Shannon) de los foraminíferos planctónicos encontrados a lo largo de la costa de Chile.....	68
Figura 20. a). Cluster de similitud con SIMPROF test y b). Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS) basado en el índice de Bray Curtis para foraminíferos planctónicos registrados para la costa de Chile.	69
Figura 21. a). Cluster de similitud con SIMPROF test y b). Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS) basado en el índice de Jaccard para foraminíferos planctónicos registrados para la costa de Chile.	70
Figura 22. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) basado en Bray Curtis (a) y Jaccard (b) para foraminíferos planctónicos de la costa de Chile.*puntos rojos indican latitudes norte (22°S-35°S) y los puntos azules latitudes sur (36°S-44°S).....	71
Figura 23. Abundancia (a.) y número de especies (b.) de foraminíferos planctónicos de acuerdo a su tipo de hábitat en la costa de Chile. *Color rojo: especies subtropicales, tropicales, aguas cálidas y no surgencia; color azul: especies de agua frías, subpolares y de surgencia, verde: especies de amplios rangos de tolerancia de temperatura y salinidad.	73
Figura 24. Variables ambientales significativas (rojo) y no significativas (azul) que influyeron en la riqueza de especies, diversidad de Shannon y abundancia de foraminíferos bentónicos, a escala regional en la costa de Chile. Según el análisis OLS (a) y SAR (b).	76
Figura 25. Ecogrupos formados a partir de los valores de δC_{13} y δO_{18} en los caparazones de los foraminíferos encontrados a escala local (entre los 23°S y 28°S).....	81
Figura 26. a). Cluster de similitud y b). análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) basado en la distancia euclidiana, de acuerdo a los valores de δC_{13} y δO_{18} encontrados en los foraminíferos a escala local (entre los 23°S y 28°S).	82

Figura 27. Índice de distinción taxonómica (Δ^+) obtenido para los foraminíferos bentónicos a lo largo de la costa de Chile.	88
Figura 28. Efecto Rapoport para los foraminíferos bentónicos de la costa de Chile, donde se evidencia la correlación entre la latitud y el rango medio latitudinal.....	89
Figura 29. Procesos de recambio y anidamiento que influyen en cada una de las regiones biogeográficas de los foraminíferos bentónicos de Chile, según el índice de Sorensen (a). y Jaccard (b). *Líneas azules correspondieron a la RTF, líneas negras corresponden a la RTC.	91
Figura 30. Índice de distinción taxonómica (Δ^+) obtenido para los foraminíferos planctónicos a lo largo de la costa de Chile.	92
Figura 31. Efecto Rapoport para los foraminíferos planctónicos donde se evidenció la correlación entre la latitud y el rango medio latitudinal. ...	93
Figura 32. Procesos de recambio y anidamiento que influyen en la comunidad de foraminíferos planctónicos de la Zona Norte y Sur de Chile, según el índice de Sorensen (a). y Jaccard (b). *Líneas azules corresponden a la zona sur. líneas negras corresponden a la zona norte.	95

RESUMEN GENERAL

La biogeografía de microorganismos ha estado en un constante debate por entender la distribución espacial y los procesos que determinan su diversidad, siendo una de las preguntas aún sin responder en la ecología. El escaso conocimiento de la diversidad de microorganismos ha restringido el entendimiento de los mecanismos biogeográficos, y si estos son similares a los de los macroorganismos. Por este motivo, se usaron los foraminíferos como modelo de estudio para esclarecer el paradigma EiE (*“todo está en todas partes, pero el medio ambiente selecciona”*) propuesto para los microorganismos. Dada su amplia distribución, elevadas abundancias y diferentes formas de vida (planctónica y bentónica), que los convierten en un grupo de protistas ideal para evaluar modelos de distribución opuestos (cosmopolita o endemidad moderada) y procesos biogeográficos distintos que emergen de ellos.

Por tal motivo se caracterizó la estructura comunitaria y se evaluó la distribución espacial de los foraminíferos planctónicos y bentónicos de la costa de Chile entre los 22°S y 53°S, evaluando los parámetros comunitarios, rangos de distribución de cada especie y el desarrollo de un análisis de similitud. Por otro lado, se identificó en una escala regional las variables ambientales que influyeron en la distribución de estos microorganismos, realizando análisis de regresión lineal de mínimos cuadrados ordinarios (OLS) y autorregresiones espaciales simultáneas (SAR). Junto con la identificación de los rasgos ecológicos que reflejaron procesos biogeoquímicos a una escala local, mediante la estimación de ecogrupos formados por la señal isotópica de δC^{13} y δO^{18} en sus caparazones. Finalmente, se evaluaron los procesos ecológicos e

históricos-evolutivos que determinaron la diversidad de foraminíferos planctónicos y bentónicos, a partir de aproximaciones al conservadurismo de nicho (índice de distinción taxonómica y diversidad β). Lo que permitió entender si la distribución del grupo está determinada por los mismos procesos de los macroorganismos.

Los resultados indicaron distintos gradientes de diversidad para cada forma de vida (bentónicos y planctónicos). Reflejadas por regiones biogeográficas en foraminíferos bentónicos (Región Templada Cálida-RTC y Región Templada Fría-RTF) y una ausencia de estas en planctónicos. A escala regional, para el caso de las especies bentónicas, la cantidad de nutrientes, temperatura y el oxígeno influyeron en la diversidad de la RTC. Mientras que la salinidad y tipo de sustrato influyeron en mayor medida en la RTF. A diferencia de las especies planctónicas que estuvieron influidas por la surgencia costera. Los rasgos ecológicos por otra parte, evidenciaron una variabilidad en los procesos biogeoquímicos a una escala local, reflejando diferentes microhábitats. Por consiguiente, los foraminíferos bentónicos exhibieron un modelo de distribución de endemidad moderada, dada por las condiciones históricas locales que restringieron la dispersión, siendo las dinámicas de colonización y extinción las que mantuvieron la diversidad. En contraste con los planctónicos, que reflejaron un modelo de distribución cosmopolita, representado por amplios rangos de tolerancia ambiental.

Con relación a lo anterior, la forma de vida condicionó los procesos biogeográficos determinantes en su distribución. De manera que, la comunidad bentónica estuvo explicada por los mismos procesos que los macroorganismos (procesos ecológicos e históricos-evolutivos). Diferente

a la comunidad planctónica, que depende únicamente de procesos ecológicos. Dichos hallazgos permitieron aportar evidencia a la biogeografía de microorganismos, reconociendo que sus modelos de distribución son flexibles y no se ajustan a un único modelo biogeográfico.

Palabras claves: biogeografía, microorganismos, foraminíferos, distribución latitudinal, Chile.



1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. Patrones de Biodiversidad

A lo largo del tiempo los organismos vivos han colonizado y transformado los ambientes marinos y terrestres, desarrollando diversas formas, fisiologías e historias de vida (Borregaard *et al.*, 2008). Por tanto, su distribución en el espacio es heterogénea y no aleatoria, reflejándose una variación en sus rangos de distribución (Gastón, 2000), lo que permite revelar patrones a diferentes escalas espaciales (*e.g.* latitudinal, altitudinal y batimétrico). Estos son conocidos comúnmente como patrones biogeográficos y están condicionados por el tipo y capacidad de dispersión de la especie (Gaston, 2003), rasgos comportamentales, disponibilidad de alimento (Bjorkstedt *et al.*, 2002 y Woodson & McManus, 2007) y duración de los estadios de vida (Sponaugle *et al.*, 2002; McManus & Woodson, 2012). Entre estos patrones biogeográficos, el más conocido es el gradiente de diversidad latitudinal (Wiens & Graham, 2005; Mittelbach *et al.*, 2007), que comúnmente predice una disminución de la riqueza de especies desde regiones tropicales hacia las zonas polares (Hillebrand & Azovsky, 2001). Mientras que otros indican un patrón latitudinal inverso, en donde la diversidad aumenta desde los polos hacia regiones tropicales (Willig *et al.*, 2003; Hillebrand, 2004a, b). Diferente a lo señalado en un patrón unimodal, en el que la mayor diversidad de especies se ubica en las latitudes medias y las diversidades más bajas se encuentran tanto en altas como bajas latitudes (Krug *et al.*, 2009; Tittensor *et al.*, 2010; Guo *et al.*, 2013; Fernández *et al.*, 2016). Por lo cual, estos patrones biogeográficos son determinados por procesos ecológicos,

históricos y evolutivos, que modulan la especiación y extinción de la biota en una región determinada (Wiens & Donoghue, 2004; Fine, 2015).

1.2. Procesos biogeográficos que determinan los patrones de distribución espacial

1.2.1. Ecológicos

Estos procesos actúan sobre escalas de tiempo generacional (*e.g.* días, semana, meses o años) (McClain *et al.*, 2015; Cruz-Motta *et al.*, 2020), originando una diversidad de especies dependiente y controlada por el ambiente. Donde la diversidad aumenta abruptamente, y es producida por la inmigración de especies aledañas a un área determinada (McClain *et al.*, 2015). Por tanto, la coexistencia y sobrevivencia está determinada por procesos abióticos, los cuales dependen de los requerimientos ambientales de cada una de las especies (*e.g.* especialistas o generalistas), y a su vez, se relacionan con el rango de tolerancia ambiental. Definido como el límite superior e inferior de un parámetro ambiental en que una especie prospera (Huggett, 2004). Por lo tanto, la capacidad de dispersión y los rangos de distribución están determinados por la tolerancia ambiental de cada especie, donde los rangos pequeños de distribución dependen estrictamente de condiciones regionales y/o locales.

Mientras que los organismos que se encuentran limitados por patrones climáticos a gran escala (amplias bandas latitudinales), presentan amplios rangos de distribución (Jackson, 1974; Jablonski & Valentine, 1981; Harley *et al.*, 2003; Huggett, 2004). Lo cual afecta considerablemente la composición comunitaria entre sitios, generando una disimilitud entre

localidades (Baselga, 2010). Por otra parte, los procesos bióticos como la competencia, depredación, parasitismo y coexistencia, afectan también los gradientes de distribución y patrones de especiación entre zonas tropicales y templadas. En donde aumenta la especialización y diferenciación de especies, incrementando el número de nichos disponibles. Lo que influye en las tasas de especiación y extinción, indicando la coexistencia en ambientes heterogéneos (Fine, 2015). Como consecuencia de ello, los organismos colonizan diferentes tipos de hábitat y evidencian una relación positiva entre la complejidad del hábitat y la diversidad genética (Pianka, 1966; Otte, 1976; Davidowitz & Rosenzweig, 1998; Nuismer *et al.*, 2012). De esta manera, los organismos desarrollan diferentes estrategias para la explotación del recurso, dependiendo de su disponibilidad (Scott & Baer, 2019), desarrollando una serie de rasgos como respuesta a la interacción y sobrevivencia a determinadas condiciones ambientales.

Estos rasgos incluyen características ecológicas como tipo de hábitat y hábitos tróficos (Bregman *et al.*, 2014; Pimiento *et al.*, 2017), los cuales brindan información acerca de las condiciones ambientales de un área en particular, reflejando comunidades ecológicamente estratificadas o grupos funcionales (Kearns *et al.*, 2021). De manera que la obtención de recursos y el tipo de hábitat genera una huella en la composición química del organismo, permitiéndoles a estos organismos la ocupación de diversos nichos (Newsome *et al.*, 2007). Esto puede evidenciarse a partir de la señal isotópica de δC^{13} y δO^{18} en los organismos, representando diferentes estrategias metabólicas reguladas por las condiciones físico-químicas. A su vez, indican los procesos biogeoquímicos (*e.g.* fotosíntesis, remineralización, oxido-reducción, entre otros) que están operando en una

localidad determinada (Kearns *et al.*, 2021), así como la variación de estos a lo largo de un gradiente latitudinal o batimétrico.

En el caso de los ambientes terrestres, los procesos ecológicos que influyen sobre la biodiversidad han sido descritos ampliamente y están relacionados a la disponibilidad de energía, estabilidad climática, productividad e interacciones bióticas (Rohde, 1992; Willig *et al.*, 2003; Davies *et al.*, 2004; Mittelbach *et al.*, 2007; Fine, 2015; Fernández *et al.*, 2016). Mientras que, en el océano los procesos ecológicos están enfocados en la heterogeneidad ambiental, productividad y energía, donde la temperatura y disponibilidad de nutrientes son las principales variables predictoras que determinan la distribución de las especies (Miller & Wheeler, 2012; Gagné *et al.*, 2020; Cruz-Motta *et al.*, 2020; Moreno *et al.*, 2021).

Sin embargo, en varios grupos de invertebrados marinos como crustáceos y moluscos, se ha evidenciado que la hipótesis de energía, definida como el incremento de la diversidad de acuerdo a la energía que ingresa al ecosistema (Currie, 1991; Stevens *et al.*, 2007), no es un proceso determinante en los patrones de diversidad (Valdovinos *et al.*, 2003; Rivadenerira *et al.*, 2011). Por lo cual, la heterogeneidad espacial y los atributos de la historia de vida (sobrevivencia, desarrollo larval, crecimiento y fecundidad) generan un mayor efecto en dichos gradientes de diversidad (Valdovinos *et al.*, 2003; Fernández *et al.*, 2009). De modo que los procesos ecológicos determinados por las condiciones abióticas, explican los patrones de riqueza en la biota marina, pueden variar con respecto a lo evidenciado en ambientes terrestres. Por lo cual, en este trabajo de grado se abarcó la mayor cantidad de procesos ecológicos

posibles a evaluar, relacionados a la productividad, energía, heterogeneidad ambiental y límites ecológicos.

1.2.2. Históricos-Evolutivos

Se relacionan con los procesos históricos como explicación del gradiente de diversidad por diferencias geográficas (Fischer, 1960; Miltelbach *et al.*, 2007), causadas por glaciaciones y movimientos de las placas tectónicas que generan en una gran variabilidad de biotopos (Mariani *et al.*, 1996). Esto afecta los rangos de distribución de las especies, expandiéndolos o fragmentándolos (Brattström & Johanssen, 1983; Marchant *et al.*, 1998; Miltelbach *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2016), incidiendo en los eventos de diversificación causados por barreras geográficas, que generan especiación alopátrica con un flujo génico reducido. Así como también eventos de especiación parapátrica, donde actúa la selección divergente a causa de un gradiente ambiental fuerte (Miltelbach *et al.*, 2007).

Estos cambios tan abruptos en las condiciones climáticas pasadas (*e.g.* transgresiones y regresiones), generan extinciones locales y cambios en la dispersión de las especies más tolerantes, tal como se evidenció durante el pleistoceno en el suroeste de América del Sur (Villagrán & Hinojosa, 1997; Villagrán & Hinojosa, 2005). Lo que originó que la mayor diversidad se concentrara en las latitudes medias, y una riqueza de especies más baja en altas y bajas latitudes (patrón unimodal) (Fernández *et al.*, 2016). Estos efectos son muy similares con los procesos evolutivos, los cuales están relacionados a las tasas de extinción-especiación y cómo afectan los procesos de diversificación (Terborgh 1973; Chown & Gaston 2000; Jablonski *et al.*, 2006; Miltelbach *et al.*, 2007; Fine, 2015). Así como también en la velocidad en la que la selección actúa y se genera la adaptación de los organismos

(Fine, 2015). De manera que, los gradientes de diversidad se evidencian a partir de tasas de diversificación más rápidas y un mayor tiempo de especiación, como se ha registrado en las zonas tropicales. En donde las condiciones ambientales han sido históricamente más estables comparadas con las zonas templadas (Fischer, 1960). Dado que ambos procesos (históricos y evolutivos) operan a lo largo de escalas de tiempo geológicas (miles y millones de años) (Cruz-Motta *et al.*, 2020), a menudo son referidos como procesos históricos-evolutivos (*e.g.* Rivadeneira *et al.*, 2011, Weese *et al.*, 2012; Cruz-Motta *et al.*, 2020; Moreno *et al.*, 2021).

Estos eventos históricos-evolutivos que determinan los patrones de distribución de las especies pueden ser agrupados en varias hipótesis, una de las más populares para explicar los patrones biogeográficos es el conservadurismo de nicho (Wiens *et al.*, 2010). La cual hace referencia a la permanencia de las especies en condiciones ambientales similares a las que sus ancestros evolucionaron, debido a que se conservan a lo largo del tiempo los rasgos de los nichos de dichas taxa ancestrales (Wiens *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2020). Por tanto, esto podría estar causando que la mayoría de las especies no se dispersen hacia nuevas condiciones climáticas y presenten pequeños rangos de distribución, restringidos por a las características ambientales óptimas (Li *et al.*, 2020; Su *et al.*, 2020), mientras que unas pocas especies evidencian rangos de distribución amplia, dispersándose fuera de las condiciones ambientales óptimas (Rohde, 1992). Lo anterior coincide con el efecto Rapoport, el cual indica un aumento del rango geográfico de los taxa hacia el extremo de un gradiente climático (Stevens, 1989). Por tanto, evidencia un patrón macroecológico, donde las especies incrementan sus rangos de distribución desde condiciones ambientales óptimas a subóptimas. De manera que las especies cercanamente

relacionadas que comparten rasgos de nichos ancestrales, no coexisten bajo características climáticas óptimas, debido a que compiten entre sí por un mismo recurso. Por lo cual, las condiciones climáticas subóptimas generan un filtro ambiental que restringe las especies que no están adaptadas para sobrevivir a dichas condiciones (Fernández *et al.*, 2022).

Finalmente, como evidencia para el conservadurismo de nicho, el patrón de distribución de las especies corresponde a la de recambio-anidamiento, haciendo referencia a la variación en la composición de especies de una comunidad (diversidad beta) (Baselga, 2010), sugiriendo que la variabilidad en la riqueza de especies es el resultado de un mecanismo no azaroso. De manera que se identifican dos fenómenos distintos, conocidos como anidamiento y recambio. El anidamiento refleja los sitios con especies raras como un subconjunto de áreas con mayor riqueza (Darlington, 1957; Atmar & Patterson, 1993; Moreno *et al.*, 2008; Baselga, 2010). Mientras que el recambio de especies indica el reemplazo de unas especies por otras. Sin embargo, no necesariamente son excluyentes entre sí, ya que ciertas áreas pueden presentar anidamiento y otras reflejar un recambio de especies (Dobrovolski *et al.*, 2012).

Dicha hipótesis permite inferir dinámicas de dispersión-extinción que se encuentran moldeando los patrones de riqueza de especies (Atmar & Patterson, 1993; Wright *et al.*, 1998). De tal forma que las comunidades anidadas son evidenciadas como áreas de baja riqueza causadas por altas tasas de extinción, donde la diversidad es mantenida por eventos de dispersión y colonización desde áreas con alta riqueza de especies, más no por la presencia de novedades evolutivas o especiación (Brualdi & Sanderson, 1999; Ulrich & Gotelli, 2007; Rivadeneira *et al.*, 2011).

1.3. Distribución espacial de los Microorganismos

A nivel general, la distribución actual de macroorganismos (organismos multicelulares), ha evidenciado una distribución generada tanto por procesos históricos-evolutivos como por procesos ecológicos (Martiny *et al.*, 2006). Sin embargo, en microorganismos (organismos unicelulares), aún no se tiene certeza de la evidencia de patrones biogeográficos, y si están determinados por los mismos procesos descritos para macroorganismos multicelulares (Martiny *et al.*, 2006; Sutherland *et al.*, 2013). Actualmente, la biogeografía de microorganismos gira en torno al paradigma “*todo está en todas partes, pero el medio ambiente selecciona*” (EiE), propuesto por Beijerinck (1913) y modificado por Bass Beacking (1934), indicando que los procesos ecológicos son los que modulan la distribución y riqueza de especies. No obstante, alrededor de dicho paradigma se ha generado un debate controversial, sugiriendo por un lado que los organismos menores a 1 mm presentan una distribución cosmopolita o ubicua. Debido a que sus pequeños tamaños y elevadas abundancias (miles de individuos/cm³), favorecen la dispersión aleatoria y global de estos organismos, evidenciándose una baja especiación alopátrica, elevadas tasas de migración y baja extinción (Finlay *et al.*, 1996; Finlay & Clarke 1999; Finlay, 2002).

En contraste con lo anterior, se plantea una distribución de endemividad moderada (Foissner, 1999, 2004, 2006; Fenchel & Finlay, 2004; Katz *et al.*, 2005; Scheckenbach *et al.*, 2005; Martiny *et al.*, 2006; Green & Bohannan, 2007), la cual evidencia un patrón biogeográfico generado por las condiciones históricas regionales y locales que formaron barreras geográficas, restringiendo la dispersión y generándose un aislamiento físico (Papke & Ward, 2004). En consecuencia, la distribución restringida y los pequeños tamaños poblacionales de estas especies incrementan la

probabilidad de extinción (Gaston, 1998), donde la colonización está limitada a una escala netamente local (Vincent, 2000). Por lo tanto, en este caso, los patrones de diversidad en microorganismos están dados por procesos tanto ecológicos como históricos-evolutivos (Jadoon *et al.*, 2013), similar a lo descrito en macroorganismos.

Esta última postura de endemividad moderada, ha permitido que dicho paradigma tome aún mayor relevancia al momento de desarrollar estudios sobre la diversidad y patrones biogeográficos en protistas. Además de estar directamente relacionada con el nivel taxonómico al cual se han descrito los patrones (Mitchell & Meisterfeld, 2005; Heger *et al.*, 2009; Geisen *et al.*, 2018) e incluso, las diversas formas de vida (*e.g.* planctónicas y bentónicas), podrían condicionar los procesos biogeográficos que subyacen, generando diferentes modelos de distribución.

1.4. Los Foraminíferos como Modelo de Estudio

Estos se definen como protistas constituidos por una masa citoplasmática, recubierta por un caparazón de carbonato de calcio (Frontalini & Coccioni, 2008), sílice (Marchant, 2011) o material aglutinado (Loeblich & Tappan, 1988). Junto con los radiolarios, son uno de los microfósiles más usados como indicadores (proxies) en estudios paleoceanográficos, ya que conservan la señal isotópica y química en sus caparazones. En este sentido, cada especie es propia de condiciones abióticas particulares (Henderson, 2002), además de presentar abundancias elevadas en cada muestra de sedimento (miles de individuos/gramos de sedimento) (Culver & Buzas, 1999; Munsel *et al.*, 2010; Capotondi *et al.*, 2015), una extraordinaria preservación de sus caparazones, distribución cosmopolita y ciclos de vida cortos (Alve & Nagy, 1986; Culver & Buzas, 1999). Lo anterior ha permitido

el estudio de la distribución del phylum en diferentes escalas temporales y espaciales.

Por lo tanto, los foraminíferos representan un excelente grupo de estudio para poner a prueba el paradigma ampliamente debatido en microorganismos, evaluando los modelos de distribución cosmopolita (los procesos ecológicos generan los patrones de diversidad) y de endemividad moderada (diversidad causada por procesos históricos-evolutivos y ecológicos). Sumado a que estos microorganismos exhiben dos formas de vida (planctónica y bentónica), en los cuales su distribución depende de diversas condiciones ambientales. En el caso de los foraminíferos planctónicos, la surgencia, materia orgánica, nutrientes y estratificación del agua, influyen directamente sobre la estructura y composición comunitaria (Marchant, 1998; Mothadi *et al.*, 2005; Gajardo & Marchant, 2012; Gajardo *et al.*, 2013).

Mientras que la diversidad de foraminíferos bentónicos, está mayormente atribuida por la heterogeneidad del sustrato, como lo es tamaño de partícula, topografía y geoformas del fondo marino (Hromic, 2001; Hromic & Montiel, 2011; Stefanoudis *et al.*, 2016). De tal forma que, la variación en la distribución espacial y temporal de los foraminíferos es causada por la interacción de múltiples factores físicos (*e.g.* nutrientes, luz solar, temperatura, corrientes, salinidad, oxígeno, turbidez, pH y tipo de sustrato) y biológicos (*e.g.* nutrición, fecundidad, interacción depredador-presa y relaciones simbióticas) (Bé & Hutson, 1977). La variabilidad de estos parámetros ambientales está ligado a la estacionalidad y modos climáticos como ENSO, afectando la abundancia y diversidad de estos organismos (*e.g.* Marchant *et al.*, 1998, Marchant *et al.*, 2004; Coloma *et al.*, 2005). A una escala local, la disponibilidad de alimento controla la distribución de especies infaunales o que viven enterrados al interior del sedimento,

generando cambios geoquímicos en el hábitat y competencia por el consumo de materia orgánica (van der Zwaan *et al.*, 1999), lo que modula la abundancia y riqueza de los foraminíferos bentónicos, reflejando límites biogeoquímicos en el sedimento (Murray, 2006).

1.5. Patrones de Distribución Global en Foraminíferos

Uno de los estudios pioneros enmarcados en la distribución de foraminíferos corresponde al de Cushman (1948), el cual reconoce patrones generales de diferentes grupos (*e.g.* lagénidos y miliólidos). Por lo que, propone provincias biogeográficas globales dependientes de la temperatura del agua, dividiendo una biota de aguas frías relacionada a las corrientes oceánicas y una biota de aguas cálidas, que corresponde a zonas costeras. Esto mismo fue descrito posteriormente por Hedgpeth (1957) y años después por Boltovskoy & Wright (1976) y Murray (1991), corroborando que la temperatura es el principal factor que modula la distribución de especies.

Por otro lado, el patrón de distribución de foraminíferos planctónicos del Pacífico descrito por Parker & Berger (1971), está definido por los límites entre la zona de convergencia subtropical, zona polar antártica y corriente superficial de Perú-Chile, evidenciando una mayor diversidad en regiones tropicales. Lo anterior coincide con el trabajo de Arnold & Parker (1999), reportando la formación de centros de origen y altas tasas de especiación en latitudes bajas. A gran escala, las comunidades de foraminíferos planctónicos han reflejado patrones de fertilización oceánica y provincias biogeográficas en las comunidades planctónicas (Bé & Tolderlund, 1971), en las que se incluyen la Zona Polar (Al sur de los 45°S), Subpolar (30°S-60°S), Transicional (30°S-45°S), Subtropical (10°S-35°S) y Tropical (10°N-10°S) (Bé & Hutson, 1977; Darling & Wade, 2008). Sin embargo, también

han sido evidenciados patrones latitudinales bimodales en el océano Atlántico (*e.g.* Rutherford *et al.*, 1999; Brayard *et al.*, 2005), a los que se le atribuye un efecto de dominio medio, reflejado por una disminución de la riqueza en la zona ecuatorial y un incremento hacia latitudes medias (Brayard *et al.*, 2005).

Los foraminíferos bentónicos por su parte, en zonas profundas del océano Pacífico sur, han evidenciado un patrón latitudinal en el que la mayor diversidad de especies se ubica hacia las zonas subtropicales (Thomas & Gooday, 1996; Culver & Buzas, 2000), donde el fitodetrito afecta la variación estacional, favoreciendo la presencia de especies oportunistas (Gooday, 1988; Gooday, 1993; Culver & Buzas, 2000; Gooday, 2003; Murray, 2006). Por otro lado, en zonas de la plataforma continental del mar Atlántico, se ha identificado un patrón en foraminíferos bentónicos dependiente de la temperatura superficial del mar, diferenciándose provincias biogeográficas de acuerdo a las masas de aguas cálidas y frías (Buzas & Culver, 1980, 1990; Culver & Buzas, 1981; Culver & Buzas, 1999). Sin embargo, no se han identificado centros de origen (Culver & Buzas, 1989, 1999 y Murray, 2006), por lo cual Culver & Buzas (1999) mencionan múltiples eventos de dispersión, que han contribuido a la amplia distribución geográfica de los foraminíferos bentónicos. Mientras que Murray (2006), describe que factores locales como la surgencia y la estratificación de la columna de agua, determinan la distribución de especies.

1.6. Margen Costero Chileno: Corrientes, Surgencia y Provincias Biogeográficas

El sistema de corrientes del margen costero chileno presenta una influencia de masas de aguas subantárticas que forman la Corriente Circumpolar Antártica, con salinidades y temperaturas bajas. Esta se divide en la Corriente de Humboldt o Perú-Chile que fluye en dirección norte y la Corriente de Cabo de Hornos, que se extiende hacia sur del continente (Shaffer *et al.*, 1995; Strub *et al.*, 1998), y se encuentra bordeando la zona del archipiélago chileno (Camus, 2001). Por otro lado, a una distancia de 100 y 300 km de la costa, las aguas superficiales subtropicales de la Contracorriente Perú-Chile, se dirigen hacia el sur del continente desde los 5°S hasta los 35°S (Strub *et al.*, 1995) y producen una bifurcación de la Corriente de Humboldt, formándose una ramificación costera y una oceánica (Silva & Sievers, 1981). Por debajo de estos flujos de agua fluye la Corriente subtropical de Günther y la Corriente baja Chile-Perú, localizadas a una profundidad entre los 100 y 400 m (Lukas, 1986). Por debajo de estas, las Aguas Intermedias Antárticas se localizan a partir de los 400 m de profundidad y se dirigen hacia la zona ecuatorial e interactúa con las Aguas Profundas del Pacífico. Finalmente, las Aguas del Fondo Antártico conforman las zonas más profundas de Chile (Strub *et al.*, 1998).

La surgencia es sin duda, otro de los factores que inciden en la costa chilena sobre todo en la zona norte (23°S) y centro (30° y 33°S), debido a la formación del anticiclón subtropical del Pacífico Sur Oriental (Bakun & Nelson, 1991). El cual controla el patrón de vientos provenientes del sur y suroeste (Bello *et al.*, 2004). De manera que se registran tres importantes puntos de surgencia: a los 23°S, 30°S y 33°S (Mohtadi *et al.*, 2005), siendo esta última latitud confirmada por varios autores (Brandhorst, 1971; Fonseca

& Farías, 1987; Strub *et al.*, 1998), promoviendo un incremento en la productividad y recirculamiento de nutrientes (Hebbeln *et al.*, 2000). Mientras que, a partir de los 42°S predominan los vientos provenientes del oeste, inhibiendo la surgencia costera (Strub *et al.*, 1998).

La variación en estas condiciones ambientales (corrientes y surgencia) forman Provincias Biogeográficas a lo largo de la costa de Chile, las cuales fueron recopiladas y analizadas por Brattström & Johanssen (1983) y Camus (2001). Ambos autores coinciden en la formación de una Provincia Peruviana (entre los 18°S y 30°S), caracterizada por albergar una biota de aguas cálidas y templadas, por la incidencia de la corriente subtropical subsuperficial ecuatorial de Günther (GUC) y la contracorriente subsuperficial subtropical Chile-Perú (PCCC). Entre los 31°S y 41°S se encuentra Zona Intermedia o de Transición, donde habitan especies de aguas frías y cálidas, actuando como una zona mixta en la que prevalecen especies subantárticas. Mientras que las latitudes entre los 41°S hasta los 56°S, abarcan una Provincia Magallánica, conformando una biota austral fría y endémica con relictos postglaciales

1.7. Estudios Biogeográficos en Foraminíferos de Chile

Han sido varios los trabajos enfocados en conocer la distribución de especies y la estructura comunitaria de los foraminíferos planctónicos y bentónicos en Chile. El primero de estos fue realizado por Boltovskoy en 1976, el cual describe las especies que conforman las subprovincias a partir de los 32° al sur de la costa chilena (Subprovincia Patagónica norte entre los 32°-33°S hasta los 42°-43°S y Subprovincia Patagónica sur desde los 42°-43°S hasta los 56°S). Zapata & Moyano (1996), describieron la distribución batimétrica de especies bentónicas ubicadas en la costa austral, identificando tres

zonaciones: plataforma interna, plataforma externa y batial superior. Un año más tarde, Zapata & Moyano (1997) sugieren la formación de un quiebre biogeográfico a los 42°S, permitiendo definir dos provincias: Peruano-Chilena (3°S-42°S) y Magallánica (al sur de los 42°16´S).

Por otra parte, para el área insular de Chile Zapata & Olivares (2000) mencionan en su trabajo zoogeográfico, que los foraminíferos aglutinados se encuentran mayormente distribuidos a medida que aumenta la profundidad y disminuye la temperatura, mientras que los grupos calcáreos predominan en las zonas del litoral de la Isla de Pascua. Así mismo, estos autores resaltan la importancia de las masas de agua en la distribución de los foraminíferos, por lo que sugieren a la Isla de Pascua como una provincia zoogeográfica de Chile, debido a las especies tropicales y subtropicales que presenta.

Posteriormente, en foraminíferos bentónicos se realizaron estudios descriptivos de la estructura comunitaria del orden Rotaliida entre los 36°S y 44°S (*e.g.* Figueroa *et al.*, 2005). Además de describirse la comunidad de grupos calcáreos a lo largo de los 36°S hasta los 44°S, como lo menciona Figueroa *et al.* (2006). Finalmente, Hromic (2006) estudió la distribución espacial de los subórdenes y familias de foraminíferos bentónicos encontrados en los fiordos patagónicos, planteando que tanto la diversidad como abundancia no está correlacionada con un gradiente latitudinal. Por lo tanto, los factores históricos de la zona, son los que influyen en la distribución de los mismos. Por otra parte, para la comunidad de foraminíferos planctónicos se ha evaluado su distribución espacial entre los 23°S y 44°S, destacando a la surgencia como un factor determinante en la estructura comunitaria (*e.g.* Mohtadi *et al.*, 2005; Coloma *et al.*, 2005). Además de caracterizar la estructura comunitaria a través de la variación estacional e interanual (*e.g.* Marchant *et al.*, 1998, 2004).

2. PROBLEMA

La discusión en torno a la distribución espacial y los procesos que determinan la diversidad en microorganismos, ha sido considerada como una de las preguntas más relevantes en la ecología, aún sin responder (Sutherland *et al.*, 2013). La incertidumbre y escaso conocimiento de la diversidad global de los microorganismos (Jadoon *et al.*, 2013), ha restringido los avances en la biogeografía de estos grupos, permitiendo dilucidar si los patrones macroecológicos y procesos que controlan la distribución de macroorganismos, son aplicables o similares a los microorganismos. En consecuencia, esto ha generado un debate en estudios realizados en protistas como ciliados terrestres y acuáticos (Finlay , 2002; Mitchell & Meisterfeld, 2005; Katz *et al.*, 2005), flagelados (LaJeunesse, 2001), amebas (Aguilar *et al.*, 2014) y tecamebas (Mitchell & Meisterfeld, 2005; Foissner, 2007), en el que por un lado, se defiende la idea de una distribución espacial ubicua o cosmopolita, con grandes tamaños poblacionales y una alta capacidad de dispersión, que disminuye la especiación alopátrica (Finlay & Clarke 1999; Finlay & Fenchel 1999; Finlay *et al.*, 1999, 2001; Finlay 2002). Mientras que otros autores plantean una distribución con alto endemismo que limita la presencia de los microorganismos (Foissner, 1997, 1998, 1999). Por lo cual, ante estas posturas contradictorias se ha sugerrido un modelo intermedio que evidencia tanto cosmopolitismo como endemidad moderada (Jadoon *et al.*, 2013), indicando que los microorganismos se distribuyen de manera ubicua, sí las condiciones ambientales lo permiten. Por consiguiente, esto genera una mayor flexibilidad en cuanto al tipo de distribución presente en los microorganismos, evitando agruparlos en un modelo único biogeográfico.

Con el fin de esclarecer dicha dualidad, los foraminíferos son un modelo ideal para estudiar la distribución espacial y los procesos que determinan la

diversidad de microorganismos, como lo son los protistas. Sus diferentes formas de vida planctónica y bentónica, podrían representar modelos de distribución opuestos (cosmopolita o endemismo moderado) y por lo tanto, estar determinados por procesos biogeográficos distintos. Por un lado, los amplios rangos de distribución de los foraminíferos planctónicos reflejan una mayor dispersión, presentando una similitud en la composición de especies a lo largo del borde costero de Chile (Mohtadi *et al.*, 2005). De esta manera, la comunidad de foraminíferos planctónicos estaría indicando una distribución cosmopolita, donde los procesos históricos-evolutivos están atenuados.

Por otro lado, los patrones de foraminíferos bentónicos evidenciarían una distribución de endemismo moderado, debido a la mayor diversidad que se presenta en latitudes altas (Figueroa, 2005), donde las condiciones ambientales históricas (*e.g.* glaciaciones, movimiento de placas tectónicas, fluctuaciones en el nivel de mar y divergencia de corrientes oceánicas), han restringido su distribución, contribuyendo a eventos de colonización-extinción que favorece la diversificación local de especies (Shmida & Wilson, 1985., Castilla *et al.*, 1993; Mariani *et al.*, 1996; Ahumada *et al.*, 2000; Santelices & Meneses 2000; Camus, 2001; Hernández *et al.*, 2005; Hromic, 2006). Esto indicaría el efecto de procesos tanto ecológicos como históricos-evolutivos, estaría explicando la diversidad de estos organismos bentónicos.

Dado lo anterior, es necesario evaluar la distribución espacial de los foraminíferos bentónicos y planctónicos de la costa de Chile, junto con la estimación de los procesos biogeográficos (ecológicos e históricos-evolutivos) que influyen y determinan en la diversidad de este phylum. De manera que este estudio contribuya a un mayor conocimiento de la

distribución espacial de los protistas, esclareciendo el debate de la ecología de los microorganismos, y extrapolar a otros grupos de protistas. Además de evaluar si los procesos que determinan la biogeografía son los mismos tanto para macroorganismos como para microorganismos.

3. HIPÓTESIS

1.- La distribución espacial de los foraminíferos presenta un modelo de distribución cosmopolita o ubicua y está determinada únicamente por procesos ecológicos, opuesto a lo descrito por macroorganismos.

2.- La distribución espacial de los foraminíferos presenta un modelo de distribución de endemidad moderada, en donde los procesos ecológicos e históricos-evolutivos desempeñan un papel primordial, coincidiendo con lo observado en macroorganismos.

Predicciones:

1.- De acuerdo a su forma de vida, se espera que los foraminíferos planctónicos de la costa de Chile, al estar influidos por el Sistema de Corriente de Humboldt, exhiban una distribución cosmopolita. Donde los procesos ecológicos determinan la diversidad del grupo.

2.- Por otro lado, teniendo en cuenta que los foraminíferos bentónicos de la costa de Chile, dependen de la heterogeneidad del sustrato y diversidad de geoformas, se predice que su distribución reflejará un modelo de endemidad moderada. Explicado tanto por procesos ecológicos como por procesos históricos-evolutivos.

4. OBJETIVOS

Objetivo General

Evaluar la distribución espacial de los foraminíferos planctónicos y bentónicos, con el fin de comprender los procesos biogeográficos que determinan la diversidad del phylum a lo largo de la costa de Chile.

Objetivo Específico 1

Caracterizar la estructura comunitaria y evaluar la distribución espacial de los foraminíferos planctónicos y bentónicos de la costa de Chile, identificando el gradiente latitudinal de cada grupo.

Objetivo Específico 2

Identificar a una escala regional las variables ambientales que influyen en la distribución de los foraminíferos de la costa de Chile. Así como también, identificar a los rasgos ecológicos que reflejan las condiciones ambientales y procesos biogeoquímicos a una escala local.

Objetivo Específico 3

Evaluar los procesos biogeográficos (ecológicos e históricos-evolutivos) que determinan la diversidad de foraminíferos planctónicos y bentónicos a lo largo de la costa de Chile. Con el fin de conocer sí la diversidad de este grupo está determinada por los mismos procesos de los organismos multicelulares

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Obtención de las Muestras de Sedimento

Se obtuvieron un total de 132 muestras de sedimento entre los 22°S y 53°S, de las cuales 91 correspondieron a puntos de muestreo de foraminíferos planctónicos y bentónicos de la expedición científica “PUCK”, realizada a bordo de la embarcación R/SONNE research vessel (Hebbeln *et al.*, 2001), entre el 24 de abril al 14 de mayo del año 2001. Dicho muestro fue realizado con multicorer, abarcando desde Iquique (22°S) hasta las Islas Guaitecas (44°S) (Figura 1a y 1 b), entre profundidades desde los 110 m hasta los 4.470 m, donde se analizó el primer centímetro de cada muestra (Tabla I).

Adicionalmente, en la campaña de investigación ChiMeBo realizada entre el 9 y 29 de noviembre del 2010 (Hebbeln *et al.*, 2011), se recolectaron 6 testigos de sedimento con multicorer a los 23°S, 25°S y 27°S, con profundidades que oscilaron entre los 529 m y 1.200 m, analizándose la comunidad de foraminíferos planctónicos y bentónicos (Tabla I, Figura 1a). Finalmente, entre octubre y noviembre del año 1996 en la expedición Cimar 2, se realizó un muestreo de foraminíferos bentónicos a partir de los 46°S (Golfo Penas) hasta los 53°S (Puerto Natales), obteniéndose 35 muestras de sedimentos superficiales de los fiordos patagónicos con un box corer (Figura 1b), Donde las profundidades variaron entre 9 y 970 m (Hromic *et al.*, 2006).

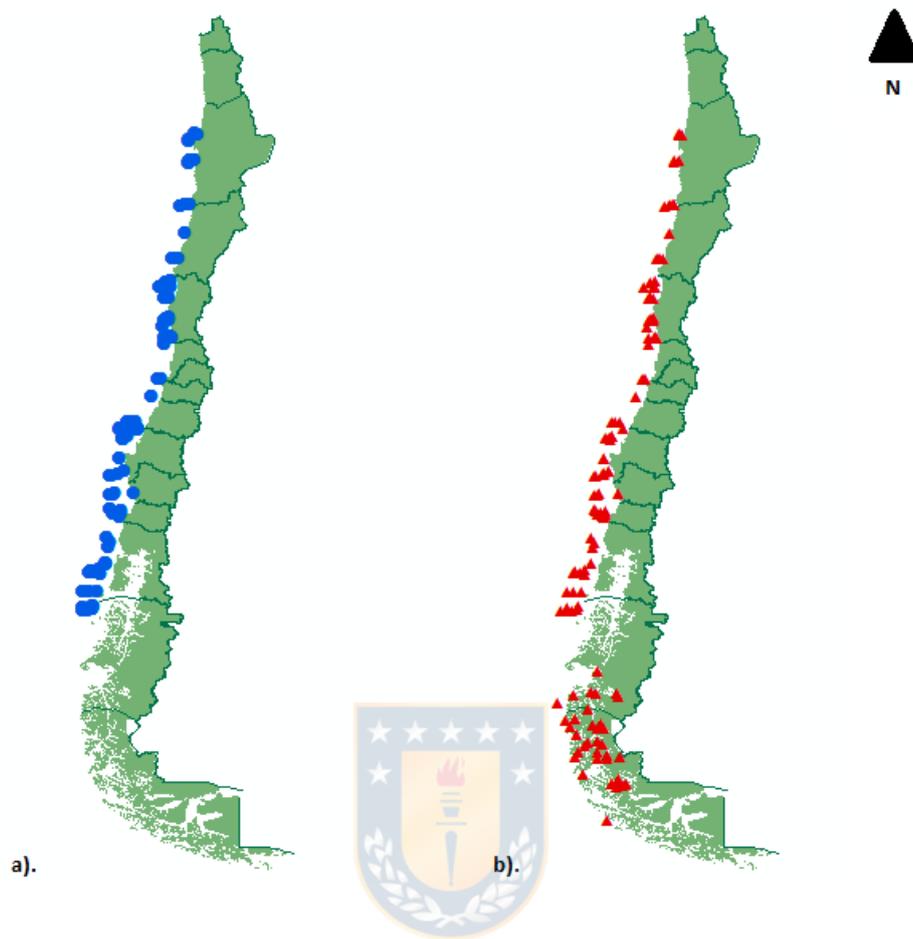


Figura 1. Mapa de estaciones de muestreo entre los 22°S y 53°S en la costa de Chile. a). Foraminíferos planctónicos (expediciones PUCK, Hebbeln *et al.*, 2001 y ChiMeBo, Hebbeln *et al.*, 2011) y b). foraminíferos bentónicos (expediciones PUCK y Cimar 2, Hromic *et al.*, 2006)

Bajo condiciones de laboratorio, se realizó el lavado de las muestras con un tamiz de 63 μm , luego fueron colocadas sobre un papel filtro, para realizar el secado a temperatura ambiente. Posteriormente, las muestras fueron tamizadas con tres fracciones: $>212 \mu\text{m}$, 212-150 μm y 150-63 μm , de las cuales se analizaron las dos de mayor tamaño. Debido a que la fracción de 150-63 μm dificulta la identificación taxonómica a nivel de especie, siendo en su mayoría organismos juveniles.

5.2. Diversidad Taxonómica

En el laboratorio de foraminiferología de la Universidad de Concepción, se realizó la separación de foraminíferos con una lupa o estereoscopio, con el fin de cuantificarlos e identificarlos a nivel de género y especie, mediante las guías y claves taxonómicas de Boltovskoy (1954), Parker (1962), Kennett & Srinivasan (1983), Zapata (1987), Loeblich & Tappan (1988), Hemleben *et al.* (1989), Zapata *et al.* (1995) y Zapata (1999), Figueroa *et al.* (2005), Coloma *et al.* (2005) y Hromic' (2006).

Posteriormente, con el fin de actualizar la taxonomía del grupo y evitar sobreestimar la diversidad, se realizó la validación de todas las especies registradas con la herramienta de “march taxa” en World Register of Marine Species-WoRMS (www.marinespecies.org). De manera que se actualizó la nomenclatura de los nombres científicos y se evitó el registro de especies sinónimas.

Tabla I. Coordenadas geográficas y profundidad de las muestras obtenidas en las expediciones científicas “PUCK” (Hebbeln *et al.*, 2001), “ChiMeBo” (Hebbeln *et al.*, 2011) y “Cimar 2” (Hromic *et al.*, 2006), a lo largo de la costa de Chile.

Expedición científica “PUCK”				Expedición científica “PUCK”				Expedición científica Cimar 2							
No. GeoB	Lat	Long	Prof (m)	No. GeoB	Lat	Long	Prof (m)	No. GeoB	Lat	Long	Prof (m)	No. GeoB	Lat	Long	Prof (m)
7106-1	22,48	70,37	1351	7147-1	31,59	71,40	398	7216-1	40,03	73,56	165	76b	48,11	73,32	9
7108-3	22,51	70,35	1006	7150-1	32,17	71,57	1591	7197-1	40,60	74,33	816	89	48,65	74,65	352
7103-4	22,52	70,33	890	7153-1	33,48	72,10	863	7195-1	41,12	74,25	521	90	48,39	75,99	550
7104-5	22,52	70,29	312	7154-2	33,48	72,16	1385	7194-1	41,25	74,26	308	91	48,07	75,28	535
7114-1	23,60	70,50	1395	7152-1	33,48	72,07	420	7173-4	42,05	74,34	160	23	49,17	70,40	138
7115-1	23,60	70,36	523	7156-1	34,35	72,31	1247	7193-1	42,11	74,43	209	24	49,37	74,42	334
7112-1	24,02	70,49	2508	7157-1	35,47	73,35	2107	7172-3	42,25	74,47	296	25	49,56	74,21	538
7121-1	25,60	70,54	1442	7158-1	35,47	73,29	1563	7175-4	42,27	75,13	1973	27	49,36	74,12	275
7118-1	25,60	70,49	460	7159-1	35,47	73,14	506	7174-2	42,33	75,00	1222	29	49,53	73,97	175
7122-2	25,60	70,50	673	7160-3	36,02	73,04	367	7179-1	42,34	75,20	2760	83	49,81	75,16	296
7119-1	26,00	70,52	954	7163-4	36,26	73,36	366	7177-2	42,35	74,50	905	85	49,48	75,42	98
7116-1	26,00	70,60	1996	7167-3	36,27	73,54	2064	7180-1	43,22	75,34	3485	87	49,10	75,25	970
7120-1	26,01	71,14	4467	7166-2	36,28	73,46	1294	7181-1	43,22	75,17	1212	36	50,12	74,25	350
7123-1	27,17	71,03	557	7162-3	36,33	73,40	798	7182-1	43,22	74,55	301	39	50,24	74,02	73
7131-1	28,23	71,30	1650	7171-2	37,24	73,57	1386	7183-1	44,03	75,08	443	40	50,16	74,70	323
7127-1	28,23	71,28	1462	7204-1	37,60	73,45	125	7192-1	44,05	75,22	1014	41	50,35	74,82	438
7130-1	28,25	71,37	2080	7205-1	37,60	73,44	124	7186-1	44,09	75,10	1171	42	50,60	75,08	532
7129-1	28,25	71,20	476	7203-1	38,02	73,58	281	7187-1	44,12	75,10	476	43	50,79	75,21	254
7133-1	29,23	71,39	635	7201-1	38,05	74,04	700	7191-1	44,17	75,36	1939	70	50,91	74,25	252
7132-1	29,28	71,54	3253	7202-1	38,07	73,56	629	7189-1	44,17	75,23	868	71	50,85	73,25	254
7135-1	29,40	71,41	1432	7198-1	38,10	74,23	2287	7190-1	44,17	75,52	3285	72	50,73	73,80	354
7136-1	29,43	72,10	3189	7199-2	38,12	74,20	1673	Expedición científica ChiMeBo				75	50,93	73,81	170
7134-1	29,43	71,46	1888	7200-1	38,12	74,05	364	Testigo	Lat	Long	Prof (m)	76	50,58	74,25	392
7138-1	30,08	71,52	2733	7209-2	38,59	74,10	1525	15004-4	28,06	72,54	1200	47	51,58	74,85	615
7137-2	30,10	71,44	1199	7208-1	39,01	74,13	1794	15007-4	25,93	70,89	920	57	51,82	73,32	136
7139-1	30,12	71,59	3267	7207-1	39,04	74,22	2236	15008-2	26,09	70,81	539	58	51,95	73,30	154
7140-1	31,02	71,45	345	7212-1	39,42	74,23	1469	15011-4	23,28	71,26	1113	50	53,67	73,79	410
7141-1	31,05	71,45	301	7213-1	39,44	74,17	1190	15012-2	24,46	70,13	529	55	52,07	72,98	275
7143-1	31,06	71,53	1371	7220-1	39,46	73,54	112	15022-2	27,19	70,02	545	56	52,09	73,13	136
7144-1	31,10	71,58	1961	7215-1	39,49	74,04	498	Expedición científica Cimar 2				59	52,17	73,36	238
7142-2	31,11	71,45	481	7219-1	39,49	73,35	122	Estación	Lat	Long	Prof (m)	60	52,07	73,61	170
7149-1	31,29	72,00	3086	7214-1	39,53	74,10	772	94	46,96	74,25	92				
7145-1	31,53	71,42	326	7218-1	39,55	73,53	638	5	47,92	74,53	674				
7146-1	31,58	71,38	183	7211-1	39,56	74,16	890	16	47,99	73,38	290				
7148-1	31,58	71,56	2289	7217-1	39,59	73,56	174	6	48,01	74,38	735				

5.3. Parámetros Comunitarios

Para la obtención de la abundancia y riqueza de cada muestra de sedimento, se subdividió la muestra con un cuarteador o splitter con el fin de realizar el conteo de los ejemplares y especies de una manera más eficiente. De manera que se realizaron conteos entre 200 y 400 ejemplares por muestra, siendo esta representativa de la comunidad total de foraminíferos. Mientras que conteos más bajos a estos rangos, indican una subrepresentación de especies raras (Schönfeld *et al.*, 2012; Patterson & Fishbein, 1989). Por lo cual, se calculó la abundancia relativa de individuos (ind/cm³) para cada especie identificada en el centímetro más superficial de cada muestra. Las especies dominantes para cada muestra correspondieron a las que contribuyeron con una abundancia mayor al 70%. Con base en los datos de riqueza y abundancia, se estimaron medidas de diversidad para la comunidad de foraminíferos planctónicos y bentónicos, estimándose el índice de Shannon-Wiener (H') para cada punto de muestreo y banda latitudinal. Este es un estimador que considera tanto la riqueza de especies como la abundancia, además del índice de dominancia de Simpson (D) que se refleja de manera inversa al índice de Shannon-Weiner (Magurran, 1988; Moreno, 2001).

Una vez ingresados todos los datos de abundancia y riqueza de especies en una matriz, se realizó una interpolación tanto de los registros de riqueza como de abundancia por cada latitud. Esto debido a la distribución parchosa o fragmentada de los datos analizados, por lo cual se asumió una distribución continua de las especies, lo que permitió visualizar de mejor manera el gradiente latitudinal de diversidad para ambos grupos. Posteriormente, con el paquete de iNEXT online (Chao & Hsieh, 2016) se obtuvieron curvas de rarefacción, las cuales permitieron realizar la estandarización del esfuerzo de

muestreo a lo largo de Chile, comparando la riqueza de especies cuando las muestras difieren en tamaño, comparando adecuadamente la riqueza entre las diferentes muestras (Gotelli & Colwell, 2011).

5.4. Distribución latitudinal

A partir de una matriz de riqueza de especies por cada latitud, se realizó un análisis asintótico con el paquete de iNEXT online (Chao & Hsieh, 2016), basado en los números de Hill de orden q , atribuyéndole un valor a cada parámetro de la diversidad (riqueza de especies $q=0$, diversidad de Shannon $q=1$ y diversidad de Simpson $q=2$) (Hsieh & Chao, 2016). De manera que se calculó el número máximo de especies que deberían muestrearse en cada latitud. Esto con el fin de conocer si la riqueza empírica u observada (R_{obs}) se asemeja a la riqueza máxima o estimada (R_{est}), indicando que independientemente del muestreo, el gradiente latitudinal de riqueza va a ser el mismo. De lo contrario se observaría que el efecto del esfuerzo estaría influyendo sobre el gradiente de diversidad.

Por otro lado, con el fin de conocer los rangos de distribución de cada especie, se categorizó de acuerdo a lo descrito por Hernández *et al.* (2005) en: 1) especies registradas en un solo grado latitudinal, 2) especies con rangos mediano-pequeños de distribución, encontrándose en 2° y 14° de latitud, 3) especies que presentan una distribución con rangos medianos-grandes entre 15° y 26° latitudinales y 4) especies de distribución amplia, encontrándose entre 27° y 37° de latitud. Posteriormente, a partir del programa ArcMap 10.3, se realizó el mapeo de los valores de diversidad, abundancia y riqueza de los puntos de muestreo de foraminíferos planctónicos y bentónicos, con una resolución de 1° de latitud.

Para identificar la existencia de patrones de distribución, se realizó un análisis de similitud, donde se construyó un cluster UPGMA (grupos no ponderados con promedios aritméticos), basado en el índice de similitud de Bray-Curtis, el cual compara las abundancias entre especies y construye una matriz de distancia. Además, se encuentra fuertemente influido por las especies dominantes y resta importancia a las especies raras (Chao *et al.*, 2006a). Así mismo, se estimó el índice de similitud de Jaccard, basado en la riqueza de especies compartidas para los sitios de muestreo, oscilando entre 0 cuando no existen especies compartidas entre los sitios o muestras y valores cercanos a 1, en el caso de presentar una composición de especies similar entre los sitios (Moreno, 2001). La significancia y soporte de los grupos formados en el cluster, se evaluó mediante una prueba de perfiles de similitud (SIMPROF). Para esto, se obtuvieron 10000 permutaciones de similitudes entre filas (especies) y columnas (latitudes), las cuales correspondieron al perfil promedio, junto con la ordenación en rangos de las similitudes más pequeñas hasta las de mayor similitud. Además de la representación de los límites superior e inferior, que hacen referencia al 99% de las similitudes permutadas.

De manera complementaria, se obtuvo un Análisis de Escalamiento Multidimensional métrico (MDS) y no métrico (nMDS), con el fin de representar espacialmente los grupos formados por los clusters. De tal manera que la distancia entre cada agrupación, reflejó mayor o menor similitud. Además, dicho análisis estima el valor del coeficiente de estrés que oscila entre 0 y 1, midiendo el grado de acierto del gráfico de MDS (<0,05: excelente, <0,1: bueno, <0,2 potencialmente útil) (Carnahan, 2005).

5.5. Variables ambientales que influyen en la distribución de los foraminíferos a escala regional

Se extrajo información de las variables ambientales correspondientes a fosfatos ($\mu\text{mol/l}$), nitratos ($\mu\text{mol/l}$), silicatos ($\mu\text{mol/l}$), clorofila ($\mu\text{g/l}$), temperatura del mar ($^{\circ}\text{C}$), salinidad (UPS), pH y oxígeno (ml/l), provenientes del set de datos del World Ocean Atlas-WOA NODC – NOAA, del año 2001 (www.ncei.noaa.gov/products/world-ocean-atlas) y World Ocean Database-WOD NODC – NOAA del año 1996 (www.ncei.noaa.gov/access/world-ocean-database/bin/getwodyearlydata.pl?Go=TimeSorted). Una vez descargada la información, se realizó el filtrado de los datos ambientales para las coordenadas geográficas y profundidades en las que se realizó el muestreo de foraminíferos para el año 2001 (expedición PUCK) y 1996 (expedición Cimar 2) y finalmente, se calculó el promedio de las variables para cada grado latitudinal. Adicionalmente, se consideraron las variables de granulometría (% arcilla, % limo y % arena) y profundidad, obtenidas en las mismas muestras de sedimento analizadas (Tabla II).

Posteriormente, se evaluó la relación entre la diversidad (índice de Shannon), abundancia y riqueza de especies para la comunidad de foraminíferos bentónicos y planctónicos con las variables ambientales anteriormente mencionadas. Para lo cual se realizó un análisis de regresión lineal de mínimos cuadrados ordinarios (OLS) y autorregresiones espaciales simultáneas (SAR) en el software SAM (Spatial Analysis in Macroecology), indicando el modelo con la combinación de variables ambientales que mejor explica la diversidad de cada grupo, a partir del criterio de Akaike corregido (AICc), r^2 ajustado y el valor p.

Tabla II. Valores promedio de las variables ambientales obtenidas del WOA 2001, WOD 1996 y variables de granulometría provenientes del crucero PUCK y Cimar 2 para cada latitud de la costa de Chile. *SD= Desviación estándar.

Latitud	Prof (m)	Fosfatos (μmol/l)	SD	Nitratos (μmol/l)	SD	Clorofila (μg/l)	SD	Temperatura (°C)	SD	Salinidad (UPS)	SD	Oxígeno (ml/l)	SD	pH	SD	Silicatos (μmol/l)	SD	% Arcilla	% Limo	% Arena
22°S	890	2.84	0.00	37.35	1	0.21	0.00	7.30	5.38	34.61	0.03	1.86	0.36	-	-	71.38	15.57	6.29	45.85	47.86
23°S	959	2.60	0.37	35.02	6	0.22	0.00	6.34	2.57	34.60	0.06	2.26	0.03	-	-	60.14	32.29	4.11	35.88	60.03
24°S	2508	2.60	0.00	35.75	4	9.24	0.01	2.64	5.09	34.78	0.04	2.96	0.32	-	-	125.74	22.65	8.77	77.44	13.76
25°S	858	1.88	1.04	37.93	1	0.18	0.00	7.00	2.12	34.62	0.05	0.79	0.59	-	-	60.24	21.44	2.95	31.88	65.18
26°S	2472	2.83	0.35	35.36	1	0.24	0.00	2.71	1.62	34.63	0.08	3.11	0.74	-	-	114.82	34.59	4.23	38.06	57.70
27°S	557	2.06	0.00	31.01	0	0.11	0.00	9.20	0.00	34.86	0.00	2.30	1.00	-	-	38.62	3.00	20.45	76.22	3.30
28°S	1417	3.07	0.21	39.95	1	0.19	0.00	4.89	2.50	34.60	0.05	1.34	0.89	-	-	89.56	40.74	6.39	56.58	37.04
29°S	2079	2.50	0.18	33.11	3	0.22	0.01	3.52	2.58	34.63	0.06	3.15	0.12	-	-	98.56	49.43	7.23	58.87	33.91
30°S	2400	2.53	0.16	34.46	2	0.13	0.00	3.27	1.99	34.72	0.01	3.02	1.01	-	-	113.16	17.95	11.04	74.77	14.19
31°S	1074	2.74	0.55	36.96	8	0.21	0.00	6.89	4.57	34.68	0.19	1.51	1.20	-	-	71.78	51.99	6.15	41.69	52.15
32°S	1591	2.45	0.00	31.58	0	0.12	0.00	4.09	0.00	34.50	0.00	3.57	1.00	-	-	62.49	3.00	5.11	37.70	57.14
33°S	889	2.33	0.65	30.37	8	0.15	0.00	6.60	2.24	34.72	0.06	2.81	1.15	-	-	68.21	38.05	11.22	65.85	22.93
34°S	1247	3.10	0.00	41.93	0	0.17	0.00	4.33	1.00	34.53	2.00	1.41	3.00	-	-	77.92	5.00	16.66	76.71	6.63
35°S	1392	2.14	0.54	29.63	9	7.46	0.00	5.22	3.68	34.59	0.12	3.73	0.44	-	-	62.61	54.08	11.04	68.50	20.46
36°S	933	1.56	0.74	24.21	11	0.16	0.00	7.48	3.72	34.78	0.15	4.41	1.11	-	-	38.14	46.43	11.99	77.01	10.99
37°S	545	0.98	1.69	13.58	24	0.18	0.00	13.83	8.37	35.08	0.49	4.15	1.95	-	-	25.73	41.50	16.81	79.26	3.94
38°S	1066	1.53	0.86	21.11	12	0.29	0.01	9.42	6.79	34.79	0.39	4.15	0.40	-	-	34.56	40.90	-	-	-
39°S	879	1.38	1.19	18.13	17	9.33	0.13	11.68	8.70	35.00	0.47	4.35	0.79	-	-	36.31	37.35	6.39	73.71	19.90
40°S	695	2.61	0.22	35.60	2	0.19	0.02	5.92	1.60	34.44	0.05	3.16	0.90	-	-	38.64	27.81	4.72	62.53	32.73
41°S	415	1.23	0.00	16.89	0	0.14	0.00	11.07	0.00	34.88	0.00	4.43	0.00	-	-	8.40	0.00	8.86	75.07	16.06
42°S	1074	1.44	1.38	23.48	11	0.13	0.00	10.47	8.28	35.07	0.61	4.60	0.72	-	-	40.82	43.71	12.74	83.71	3.55
43°S	1666	2.28	0.21	24.44	21	0.13	0.01	4.13	2.43	34.50	0.16	3.46	0.59	-	-	71.07	56.84	11.02	73.27	15.72
44°S	1314	1.85	0.45	30.77	6	0.10	0.00	5.91	3.49	34.61	0.17	4.17	0.44	-	-	50.00	48.98	9.68	60.42	29.90
46°S	92.00	0.72	0.00	5.18	0.00	-	-	9.95	0.00	23.85	0.00	2.76	0.00	7.89	0.00	2.30	0.00	7.89	0.00	100.00
47°S	482	1.27	0.26	14.91	1.33	-	-	8.65	0.23	31.14	1.08	2.11	5.14	7.69	0.08	9.71	0.27	7.69	0.00	100.00
48°S	400	1.31	0.11	15.61	0.93	-	-	8.70	0.30	28.91	2.94	2.15	0.06	7.70	0.05	12.50	3.44	7.70	10.80	33.73
49°S	353	1.25	1.25	13.17	3.12	-	-	8.39	0.66	30.71	1.10	2.38	28.38	7.81	0.04	6.80	2.38	7.81	1.24	45.66
50°S	308	1.21	0.13	10.03	1.42	-	-	7.64	1.12	29.87	2.39	2.30	0.78	7.83	0.04	5.87	1.61	7.83	6.39	54.83
51°S	302	1.16	0.11	9.75	1.10	-	-	8.17	0.12	29.65	2.04	2.66	0.07	7.82	0.01	6.05	2.29	7.82	0.00	71.50
52°S	205	1.21	0.11	10.01	1.25	-	-	7.99	0.61	26.80	3.35	2.51	0.19	7.71	0.10	9.42	5.53	7.71	7.87	39.00
53°S	410	1.13	0.00	9.18	0.00	-	-	7.90	0.00	31.28	0.00	2.84	0.00	7.85	0.00	3.82	1.00	7.85	0.00	100.00

5.6. Rasgos ecológicos de los foraminíferos a escala local

Se realizó la estimación de isótopos estables de δC^{13} y δO^{18} contenidos en los caparazones de foraminíferos bentónicos y planctónicos de 6 testigos de sedimento, extraídos de la expedición ChiMeBo, 2010. De manera que se abarcó las latitudes entre los 23°S y 28°S (Tabla I), siendo estos los puntos más importantes de surgencia en Chile (23°S, 30°S y 33°S) (Mohtadi *et al.*, 2005). Lo que genera una alta productividad primaria y consecutivamente un incremento de materia orgánica particulada (MOP), que al momento de degradarse y mineralizarse produce gran cantidad de nutrientes que afectan la diversidad de foraminíferos (Sverdrup, 1953; Reygondeau *et al.*, 2012), incrementando la presencia de especies detritívoras y tolerantes a las bajas concentraciones de oxígeno (Murray, 2006).

Para tal fin, en condiciones de laboratorio y con una lupa estereoscópica se realizó la separación de caparazones de foraminíferos bentónicos y planctónicos, los cuales fueron pesados con una balanza analítica, alcanzando entre 0.02 y 0.19 g de muestra. Posteriormente, las 26 muestras fueron llevadas a Servicios Centrales de Apoyo a la Investigación (SCAI) de la Universidad de Málaga, donde cada muestra fue molturada y pesada entre 0.2 y 0.3 mg. Además, se realizó el pesaje de los estándares isotópicos para δC_{13} y δO_{18} (NBS 18-2, IAEA 603-4, ACROS-2), los cuales sirven como valores de referencia y aseguran la calidad del análisis isotópico. Luego de esto, se estimó la señal isotópica de δC^{13} y δO^{18} con el sistema GasBench. El cual es un método de cromatografía de gases que calcula la relación isotópica con alta precisión en muestras de carbonatos, siendo altamente sensible con poca cantidad de muestra. Una vez estimada la relación isotópica de los foraminíferos, se construyó un gráfico de dispersión para visualizar la

formación de los diferentes ecogrupos formados, los cuales reflejan el hábitat y condiciones ambientales en las que se encuentran, evidenciando las diferentes estrategias metabólicas que emplean los foraminíferos para sobrevivir a dichas condiciones climáticas (Kearns *et al.*, 2021). Adicionalmente, a cada muestra se le asignó un grupo de acuerdo a la latitud y se realizó un análisis de similitud, mediante un cluster con base en la distancia euclidiana. Seguido de esto, se obtuvo un ANOSIM con el fin de corroborar las diferencias significativas entre los grupos previamente establecidos, evidenciando un patrón latitudinal de los rasgos ecológicos y una reconstrucción de las variables ambientales a escala local.

5.7. Procesos Ecológicos

Con base en el análisis de regresión lineal de mínimos cuadrados ordinarios (OLS) y las autorregresiones espaciales simultáneas (SAR) previamente descritos, se plantearon las hipótesis ecológicas que están influyendo sobre el gradiente latitudinal de la comunidad de foraminíferos planctónicos y bentónicos. Por lo tanto, cada hipótesis fue interpretada a la luz del conjunto de variables ambientales explicatorias, que permitieron categorizarlas en hipótesis de: energía, productividad, heterogeneidad ambiental y límites ecológicos (Tabla III). Por lo cual, el mejor ajuste de cada modelo fue escogido de acuerdo al criterio de Akaike corregido (AICc), r^2 ajustado y el valor p. Los resultados que indicaron un valor de r^2 ajustado muy bajo (menor a 0.10) no se mostraron, ya que esto estaría indicando un bajo porcentaje explicativo de las variables comunitarias.

Tabla III. Hipótesis ecológicas evaluadas sobre el gradiente de diversidad evidenciado para foraminíferos planctónicos y bentónicos a lo largo de la costa de Chile, con los parámetros y predicción de cada modelo.

Hipótesis ecológica	Parámetros del modelo	Predicción	Referencia
Productividad	Clorofila, nitratos, fosfatos silicatos, oxígeno y temperatura	Relación positiva entre los tamaños poblacionales con la energía disponible. Mayor diversidad genética, mayor probabilidad de especiación y menor probabilidad de extinción en zonas con mayor productividad. Temperaturas bajas y bajo oxígeno asociado a surgencia.	Jetz & Fine (2012), Hurlbert & Stegen (2014); Coogan <i>et al.</i> (2019)
Heterogeneidad ambiental	% arcilla, % limo, % arena y profundidad	Riqueza de especies incrementa con el número de nichos ecológicos. Coexistencia de especies en donde diferentes taxa pueden colonizar áreas con condiciones ambientales diferentes. Relación entre la riqueza de especies con el tamaño de partícula del sedimento	Massicotte <i>et al.</i> (2015); Field <i>et al.</i> (2009)
Límites ecológicos	Salinidad y oxígeno	Capacidad de carga de las especies dentro de una región determinada por la cantidad de recursos disponibles, en donde la diversidad de especies se encuentra en equilibrio por la inmigración, especiación o extinción. Especies con requerimientos ecológicos similares compiten fuertemente.	Rabosky & Hurlbert (2015); Fine (2015)
Energía	Promedio de temperatura del mar	Incremento de la riqueza de especies de acuerdo a la energía que ingresa al ecosistema	Currie (1991); Evans <i>et al.</i> (2005)

5.8. Procesos Históricos-Evolutivos

Debido a la carencia de filogenias del grupo para la costa de Chile, se usaron análisis indirectos para estimar la importancia de procesos históricos-evolutivos en la diversidad del Phylum Foraminifera. Para lo cual se evaluó el conservadurismo de nicho a partir del índice de distinción taxonómica (Δ^+), propuesto por Clarke & Warwick (1998) y calculado en PRIMER 6. Dicho índice taxonómico funciona como *proxy* de la diversidad filogenética (Rivadeneira *et al.*, 2011; Winter *et al.*, 2013; Fernández *et al.*, 2016), estimando el grado de interrelación filogenética entre especies y asume que dichas relaciones filogenéticas se reflejan en un árbol de clasificación taxonómica (Fernández *et al.*, 2016). Por lo cual, esta distinción hace

referencia a la longitud promedio de la distancia taxonómica entre pares de especies, además de géneros, familias y ordenes, ya que se asume una distancia similar entre las ramas del árbol. Una vez obtenidos los valores de $\Delta+$, fueron comparados con un modelo nulo generado por el remuestreo de la riqueza de especies para cada sitio, con 10.000 iteraciones (Rivadeneira *et al.*, 2011). Los valores invariables $\Delta+$ o que no difieren de los obtenidos por el modelo nulo, a lo largo de las bandas latitudinales, indican que la distribución espacial de los foraminíferos no está relacionada directamente con procesos históricos-evolutivos. Mientras que valores altos de $\Delta+$ o mayores a los obtenidos por el modelo nulo, corresponden a comunidades taxonómicamente muy diversas, reflejando la presencia de novedades evolutivas soportadas por procesos históricos. Que incrementan las tasas de especiación y disminuyen las tasas de extinción (Rivadeneira *et al.*, 2011; Fernández *et al.*, 2016).



Por lo tanto, dichos resultados estarían indicando un efecto del conservadurismo de nicho, donde las novedades evolutivas se estarían evidenciando en zonas subóptimas (Fernández *et al.*, 2022). Este análisis se complementó con la estimación del efecto Rapoport, a partir del método de punto medio (midpoint) propuesto por Rhode (1992). En el que se estima la correlación de Pearson entre la latitud y el rango medio latitudinal de todas las especies bentónicas y planctónicas registradas. Por lo tanto, una correlación positiva indica la presencia de un efecto Rapoport, reflejando un incremento de los rangos medios latitudinales desde zonas templadas cálidas hacia zonas templadas frías. De esta manera estaría apoyando la hipótesis de conservadurismo de nicho, donde los rangos de distribución de las especies estarían incrementando desde ambientes óptimos hacia ambientes subóptimos.

Por otra parte, se evaluó el recambio y anidamiento de ambas comunidades de foraminíferos, identificando la importancia de las dinámicas de dispersión-extinción en la diversidad. Las cuales se generan a gran escala y evidencian regiones de baja diversidad, donde la tasa de extinción es alta (anidamiento). Así como también se identifican zonas con mayor riqueza de especies, mantenidas por la dispersión y colonización (recambio de especies), más que por la especiación del lugar en sí o la aparición de novedades evolutivas (Rivadeneira *et al.*, 2011). Para este fin, con el paquete *Betapart* en R studio, se estimaron los componentes de la diversidad beta (recambio de especies y anidamiento), propuestos por Baselga (2010), como los agentes causales de la variación en la riqueza de especies. Por lo cual, los valores de recambio (β_{SIM}) y anidamiento (β_{nes}) se estimaron a partir de las medidas de disimilitud de Sorensen y Jaccard, para cada zona biogeográfica encontrada, según los resultados del objetivo 1. Donde el recambio de especies (β_{SIM}) se calculó mediante la disimilitud de sitios múltiples, mientras que el anidamiento (β_{nes}), se obtuvo mediante la diferencia entre la relación de la diversidad gama-alfa (diversidad beta) y el recambio de especies, variando entre 0 (similitud perfecta) y 1 (disimilitud perfecta).

6. RESULTADOS

6.1. Objetivo específico 1

6.1.1. Diversidad taxonómica-Foraminíferos Bentónicos

La comunidad de foraminíferos bentónicos registró un total de 4 clases, donde Globothalamea fue la más representativa, abarcando el 57% de todas las especies. Seguido de las clases Nodosariata y Tubothalamea con el 25% y 14% de las especies respectivamente, mientras que Monothalamea fue la menos representativa con solo un 4%. A nivel de órdenes, se registraron en total 14 grupos, donde el 40% de las especies pertenecieron a Rotaliida, siendo este el más representativo. Seguido del orden Miliolida, que abarco el 12% de las especies, similar al 10% que correspondieron a Lituolida y Nodosariida. Mientras que el 28% de las especies conformaron los 8 órdenes restantes (Polymorphinida, Astrorhizida, Vaginulinida, Textulariida, Robertinida, Spirillinida y Loftusiida) y una subclase (Hormosinana), registrándose con una baja representatividad (entre un 5% y 1 %) (Figura 2).

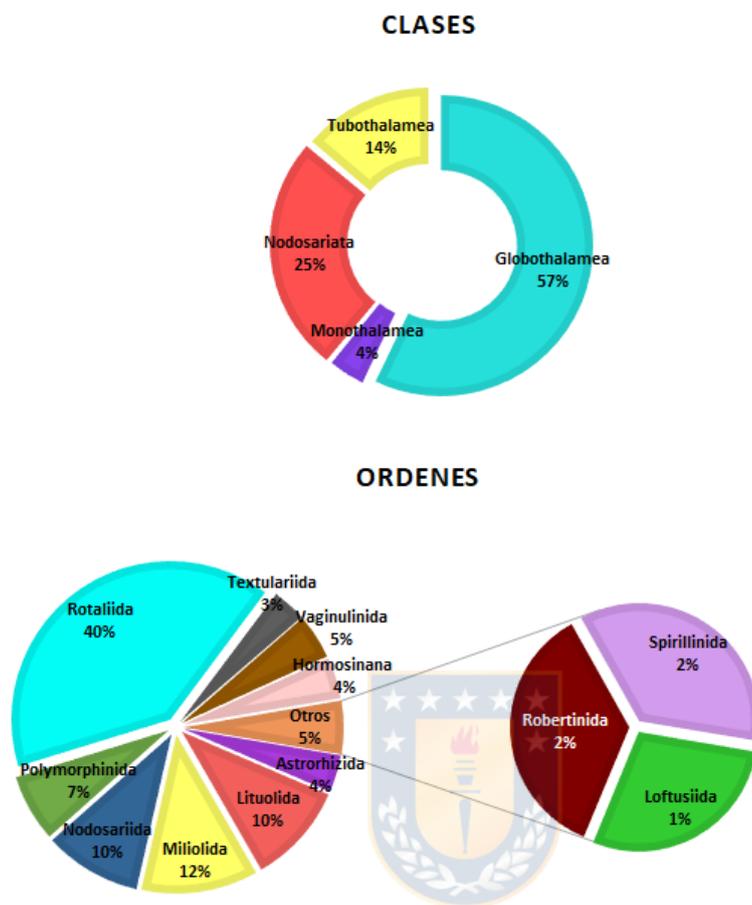


Figura 2. Porcentajes de especies para la totalidad de clases y ordenes de foraminíferos bentónicos registrados en la costa de Chile.

Por otro lado, se registró un total de 69 familias de foraminíferos bentónicos, de las cuales Hauerinidae estuvo representada por la mayor cantidad de taxa (géneros y especies), con un valor de 25, similar a Lagenidae que abarcó un total de 21 taxa. Consecutivamente se registró a Ellipsolagenidae con 15 taxa, Bolivinitidae con 14 y Vaginulinidae con 12 taxa (Figura 3a). Con respecto a los géneros, se reportaron 135 en total, siendo *Lagena* el más representativo, agrupando 16 especies. *Fissurina* y *Bolivina* por otra parte, reportaron un total de 9 especies cada una, seguido de los géneros *Pyrgo* y *Uvigerina* que evidenciaron 8 y 7 especies respectivamente (Figura 3b). Mientras que los géneros restantes tuvieron

una muy baja cantidad de especies, donde en su mayoría estuvieron representados por una sola especie.

En total, se identificaron 263 taxa al nivel taxonómico más específico, de los cuales 229 correspondieron a especies y 34 a nivel de género. *Hoeglundina elegans*, *Cassidulina laevigata* y *Reophax scorpiurus* fueron las especies más frecuentes, evidenciándose cada una en el 87% de todos los puntos de muestreo. *H. elegans* se registró en todas las latitudes (22°S-53°S) y su frecuencia fue mayor entre los 31°S y 48°S. Similar a *C. laevigata*, que fue registrada entre los 23°S-53°S siendo aún más frecuente entre los 35°S y 49°S y a *R. scorpiurus*, que se encontró entre los 22°S y 52°S y su frecuencia se concentró entre los 30°S y 42°S. Por otra parte, especies como *Cyclammia cancellata* y *Pullenia subcarinata*, se evidenciaron en el 77% de las estaciones de muestreo y abarcaron todo el rango latitudinal. Mientras que *Uvigerina peregrina* y *Trifarina angulosa* se reportaron en el 74% y 70% de todas las muestras respectivamente. Sin embargo, la ocurrencia de *U. peregrina* estuvo distribuida entre los 22°S y 44°S y *T. angulosa* se encontró en todas las latitudes (Figura 3c, Anexo 1).

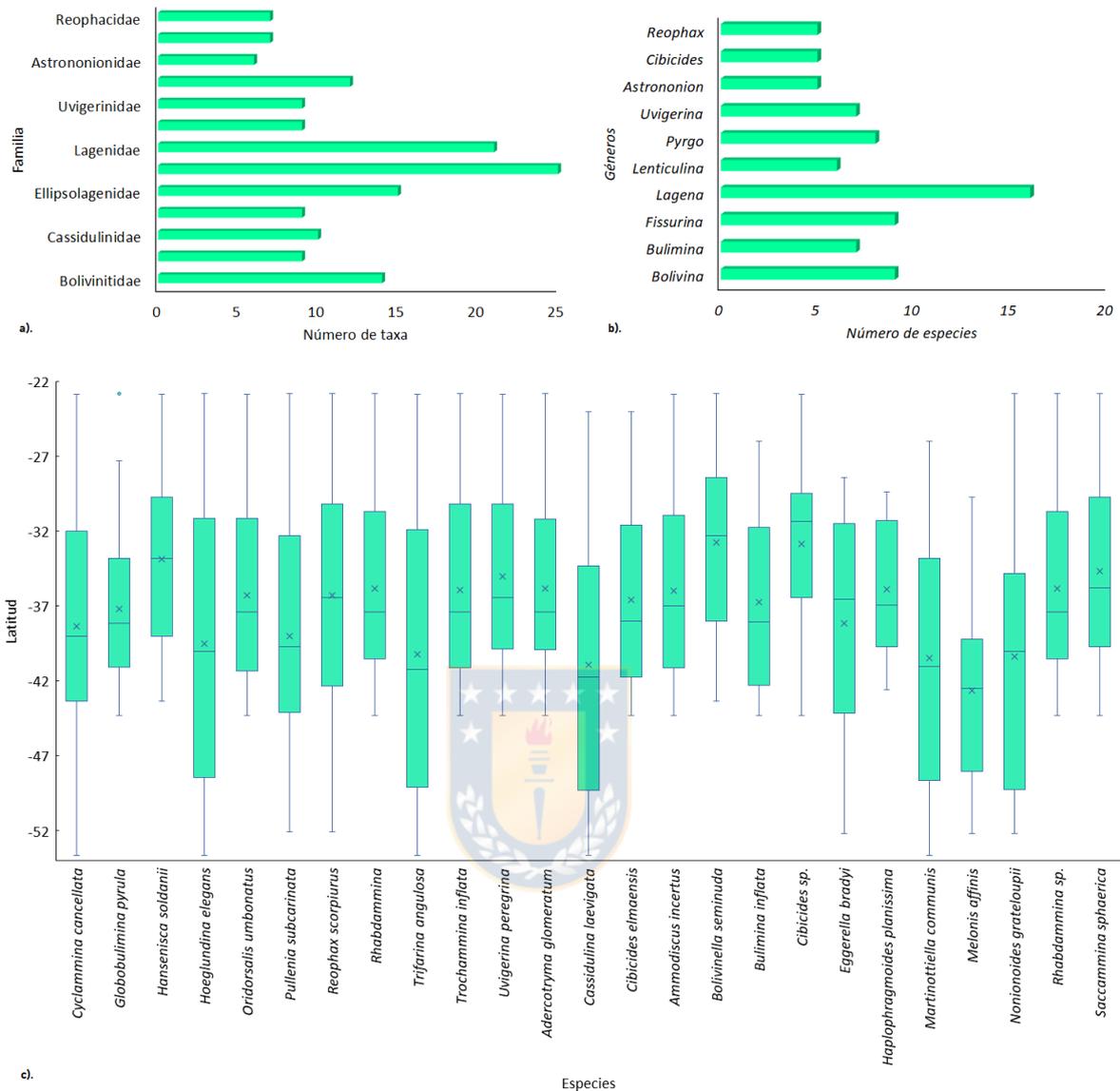


Figura 3. a). Número de taxa reportadas en las familias y b) géneros más representativos de foraminíferos bentónicos a lo largo de la costa de Chile. c) Distribución latitudinal de las especies de foraminíferos bentónicos más frecuentes. * Boxplot indica la mediana (línea central), cuartiles inferior y superior, representación del rango intercuartil (bigotes), los outliers representados por pequeños círculos azules y la X que indica la media de los datos.

6.1.2. Estructura Comunitaria-Foraminíferos Bentónicos

Las familias con mayor abundancia correspondieron a Uvigerinidae con 5990 ind/cm³, seguida de Cassidulinidae con 4087 ind/cm³, Cancriscidae con 3270 ind/cm³ y Bolivinitidae que estuvo representada por 2874 ind/cm³. Consecutivamente, Cibicididae se registró con un total de 1371 ind/cm³ y Gavelinellidae con 1077 ind/cm³. Mientras que las familias restantes se reportaron con una abundancia menor a 1000 ind/cm³ (Figura 4a). Por otra parte, las mayores abundancias a nivel de género estuvieron concentradas en *Uvigerina* (3417 ind/cm³), *Valvulineria* (3175 ind/cm³), *Bolivina* (2860 ind/cm³), *Globosassidulina* (2585 ind/cm³) y *Trifarina* (2573 ind/cm³) (Figura 4b).

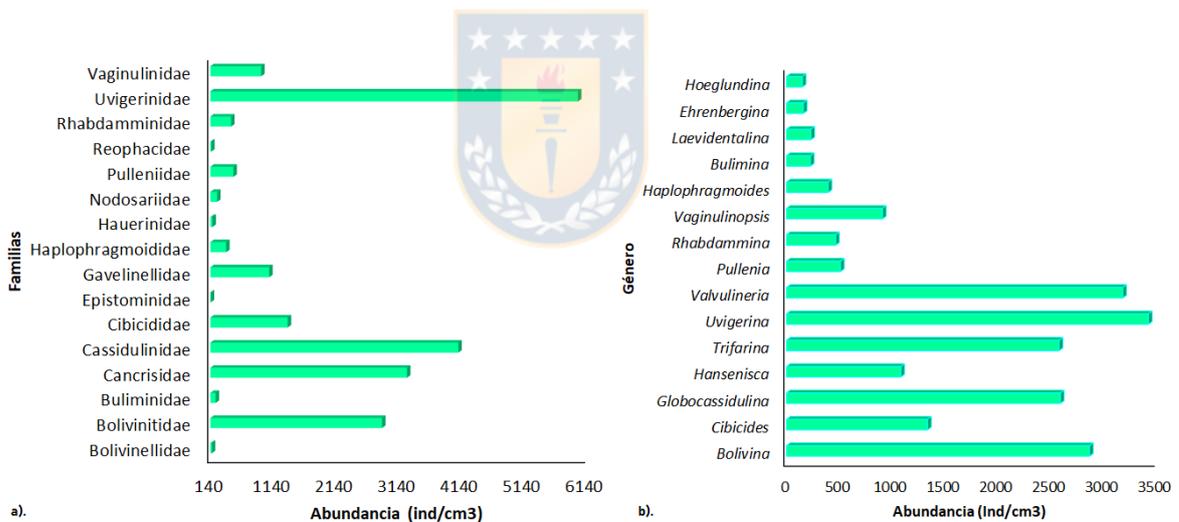


Figura 4. Abundancia (ind/cm³) de las familias (a) y géneros (b) de foraminíferos bentónicos más representativos, a lo largo de la costa de Chile.

La especie más representativa en términos de abundancia correspondió *U. peregrina* (Anexo 2), la cual varió a lo largo de las latitudes y registró sus mayores abundancias en los 25°S (41%), 44°S (33%) y 28°S (28%). *T. angulosa* estuvo también muy bien representada, sobre todo hacia el sur

de la costa de Chile: a los 52°S (33%), 43°S (28%) y 48°S (25%). *G. crassa* por su parte, hasta los 43°S evidenció una abundancia máxima del 16% (23 y 24°S), pero incrementó notablemente a los 48°S (35%) y 52°S (41%). Mientras que *Uvigerina bortotara* se evidenció con mayor abundancia entre los 30°S y 34°S (14%-19%) (Figura 5). Las latitudes de los 29°S, 30°S, así como también los 38°S, 39°S y 40°S presentó una predominancia poco marcada de las especies anteriormente descritas y por tanto se reflejó un aumento considerable de otras especies, pero con una baja abundancia (e.g. *Adercotryma glomeratum*, *Ammodiscus incertus*, *Cibicidoides wuellerstorfi* y *Euloxostomum bradyi*, entre otras), donde cada especie no superó el 7%. Mientras que hacia el norte (23°S y 24°S) y sur de Chile (52° y 53°S), aumento la abundancia de unas pocas especies (Anexo 4) y disminuyó tanto la presencia como la abundancia de la mayoría de especies. Donde *U. peregrina*, *G. crassa* y *Cibicides* sp., aumentaron en el norte (hasta un 23%), a diferencia de *T. angulosa*, *G. crassa* y *Astrononion echolsi* que evidenciaron las mayores proporciones (hasta el 50%) en el sur (Figura 5).

Con relación a la riqueza de especies de foraminíferos bentónicos a lo largo de la costa de Chile, los valores más elevados fueron reportados en las latitudes sur, siendo los 46°S, 49°S y 44°S donde se encontró la mayor cantidad de especies (136, 115 y 110 respectivamente). Opuesto a lo reportado en los 53°S que reportó la cantidad más baja de especies (23), junto con la latitud de los 24°S que reflejó un total de 24 especies. Por otro lado, la diversidad de Shannon (H') varió entre 0.87 y 3.84, siendo las latitudes entre los 38°S y 42°S, así como a los 50°S, las que evidenciaron los valores más elevados. Donde específicamente a los 40°S se evidenció el valor más alto de H' (3.84), seguido de los 39°S (3.32) y 50°S (3.14).

En contraste con lo anterior, en las latitudes de los 29°S y 30°S, se registraron los valores más bajos de H' (1.04 y 0.87 respectivamente). La dominancia de Simpson por su parte, osciló entre 0.29 y 1.59, reflejándose el valor más elevado hacia los 53°S y el más bajo a los 30°S (Tabla IV).



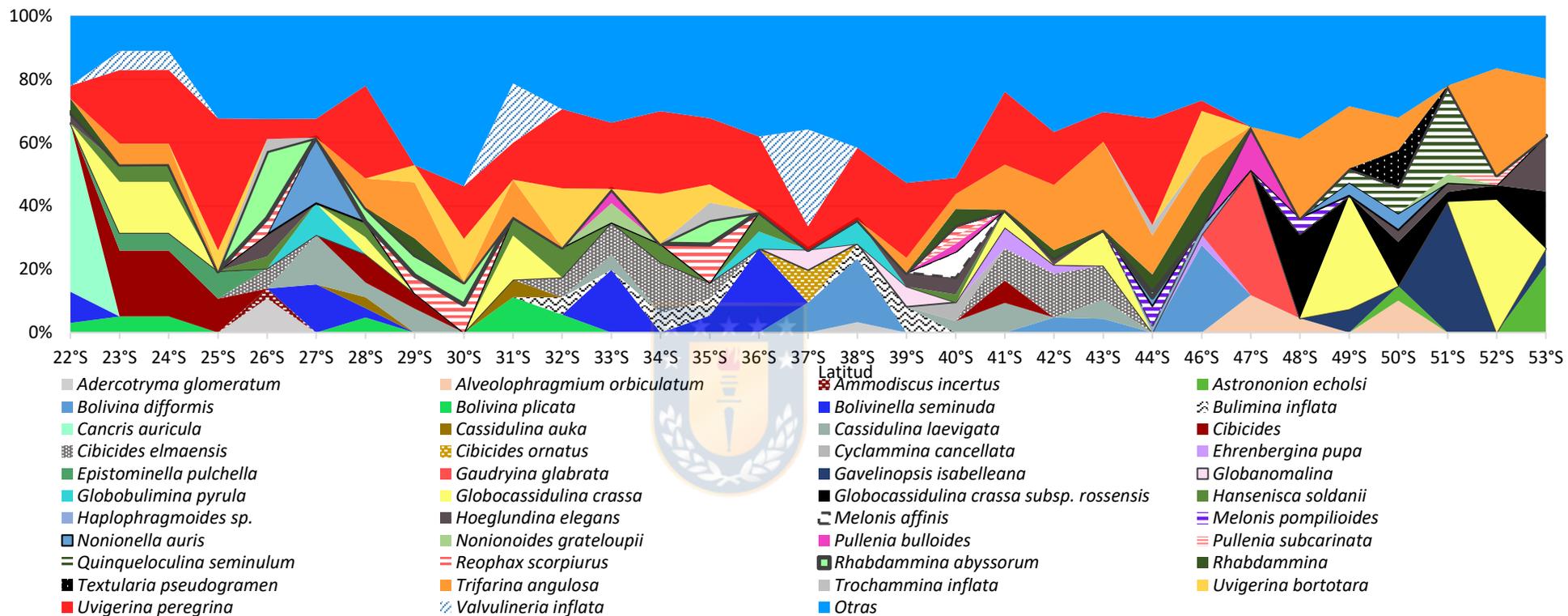


Figura 5. Porcentaje de abundancia de las especies más representativas de foraminíferos bentónicos de acuerdo a la latitud, para la costa de Chile.

Tabla IV. Valores de los índices de Shannon-Wiener (H') y dominancia de Simpson (D) y riqueza de especies de foraminíferos bentónicos presentes en cada latitud de la costa de Chile.

Latitud	Índice de Shannon	Índice de Simpson	Riqueza de especies
22°S	2.05	0.95	31
23°S	2.30	0.86	31
24°S	2.32	0.86	24
25°S	2.44	0.83	36
26°S	2.43	0.88	31
27°S	2.70	0.88	25
28°S	2.96	0.90	47
29°S	1.04	0.32	59
30°S	0.87	0.29	50
31°S	2.57	0.89	65
32°S	1.83	0.78	34
33°S	1.79	0.68	48
34°S	1.84	0.64	29
35°S	2.63	0.82	44
36°S	2.66	0.86	63
37°S	2.74	0.89	41
38°S	3.36	0.95	64
39°S	3.32	0.93	81
40°S	3.84	0.98	76
41°S	2.99	0.91	50
42°S	3.14	0.91	93
43°S	2.43	0.77	66
44°S	2.52	0.79	110
46°S	2.62	0.87	136
47°S	1.78	0.65	24
48°S	2.98	0.92	94
49°S	2.75	0.86	115
50°S	3.14	0.94	105
51°S	2.55	0.85	50
52°S	1.97	0.74	88
53°S	2.15	1.59	23

Con respecto a las curvas de rarefacción se evidenció que la totalidad de latitudes alcanzaron la asíntota, indicando que el esfuerzo de muestreo fue el adecuado para comparar la diversidad de especies entre latitudes. De manera que se muestreó la diversidad de especies esperada en cada la latitud, alcanzando rápidamente la asíntota a los 22°S, 46°S y 52°S, donde posiblemente el esfuerzo de muestreo que se requería para estimar la diversidad esperada fue menor. Mientras que las latitudes de los 40°S, 41°S y 37°S requirieron de un mayor esfuerzo de muestreo para obtener la diversidad esperada, por lo cual fueron los últimos puntos de muestreo en llegar a la asíntota (Figura 6).

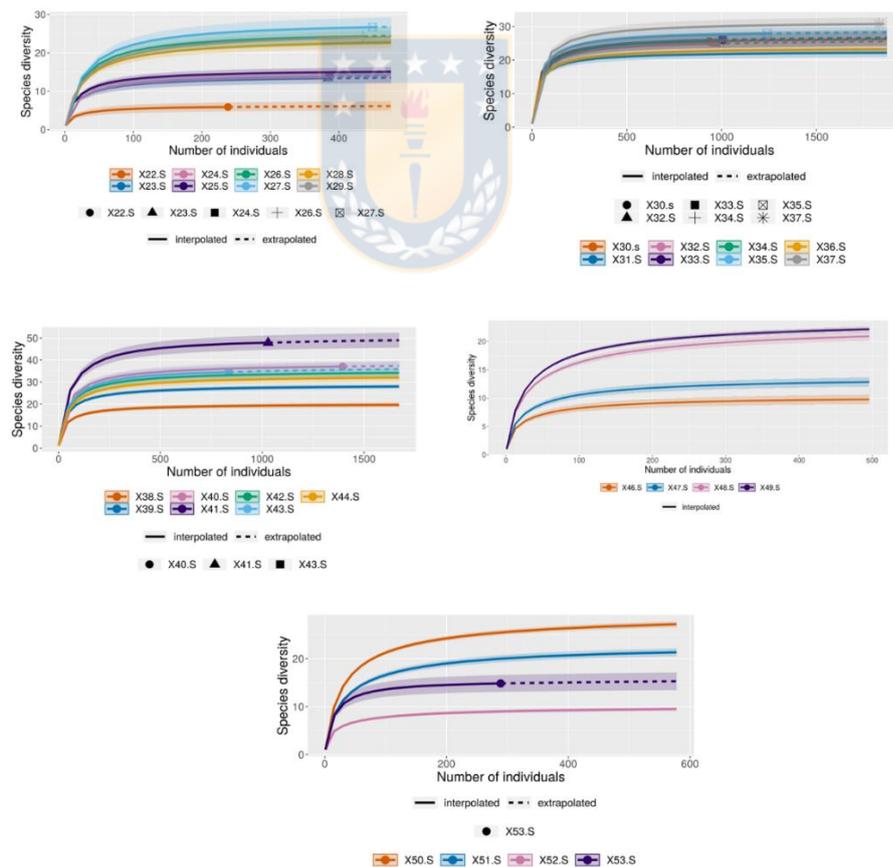


Figura 6. Curvas de rarefacción para la diversidad de foraminíferos bentónicos encontrada a lo largo de la costa de Chile. * La línea continua corresponde a la interpolación, la línea punteada representa la

extrapolación y el sombreado el intervalo de confianza del 95 % por cada latitud.

6.1.3. Diversidad Taxonómica-Foraminíferos Planctónicos

La totalidad de la comunidad de foraminíferos planctónicos se encontró agrupada dentro de la clase Globothalamea y el orden Rotaliida. Dentro de dicho orden fueron registradas un total de 4 familias, siendo Globigerinidae la más representativa con un total de 48% taxa (géneros y especies). Seguida de esta, el 38% de taxa reportadas correspondieron a la familia Globorotaliidae, mientras que Glogigerinitidae y Pulleniatinidae tuvieron una menor representatividad, abarcando el 9% y 5% de todas las taxa identificadas respectivamente (Figura 7).

Por otro lado, se evidenciaron un total de 14 géneros, de los cuales *Globorotalia* presentó la mayor proporción de especies (19%). Consecutivamente, *Neogloboquadrina* estuvo representada por el 14% de las especies, a diferencia de *Globigerina* y *Globigerinoides* que reportaron cada uno el 9%. Mientras que los géneros restantes estuvieron representados por la misma cantidad de especies (5%) (Figura 7).

En total se registraron 21 especies, siendo las más frecuentes *Neogloboquadrina pachyderma*, quién se encontró en el 92% de todos los puntos de muestreo. Seguida de *Globigerina bulloides*, registrada en el 80% de los puntos de muestreo, *Globigerina glutinata* con un 69% y *Orbulina universa* con el 59%. Por lo cual, dichas especies se distribuyeron a lo largo de todo el gradiente latitudinal (entre los 22°S-44°S). De manera similar, las ocurrencias de *Globoconella inflata*, *Neogloboquadrina dutertrei* y *Neogloboquadrina incompta* estuvieron en gran parte del rango latitudinal, a excepción de los 22°S y registradas igualmente en la mayoría

de los puntos de muestreo (entre un 60% y 84%). Para la totalidad de especies mencionadas, las ocurrencias se concentraron entre los 30°S hasta los 41°S y 42°S, para el caso de *G. bulloides*, *N. dutertrei*, *N. incompta*, *G. glutinata* y *G. inflata*. Mientras que en otras como *N. pachyderma* y *O. universa* su distribución estuvo mayormente restringida hasta los 39°S (Figura 8, Anexo 1).

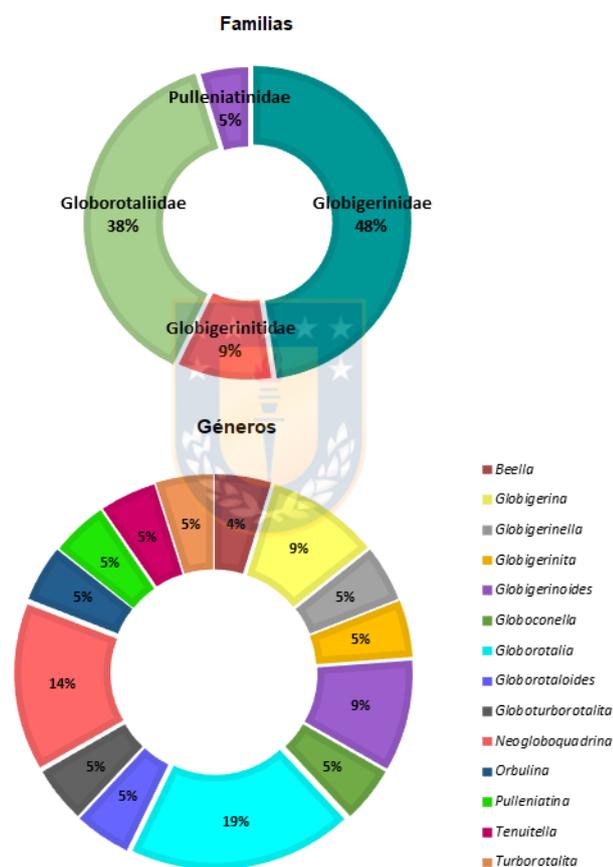


Figura 7. Porcentaje de especies para la totalidad de familias y géneros de foraminíferos planctónicos registrados en la costa de Chile.

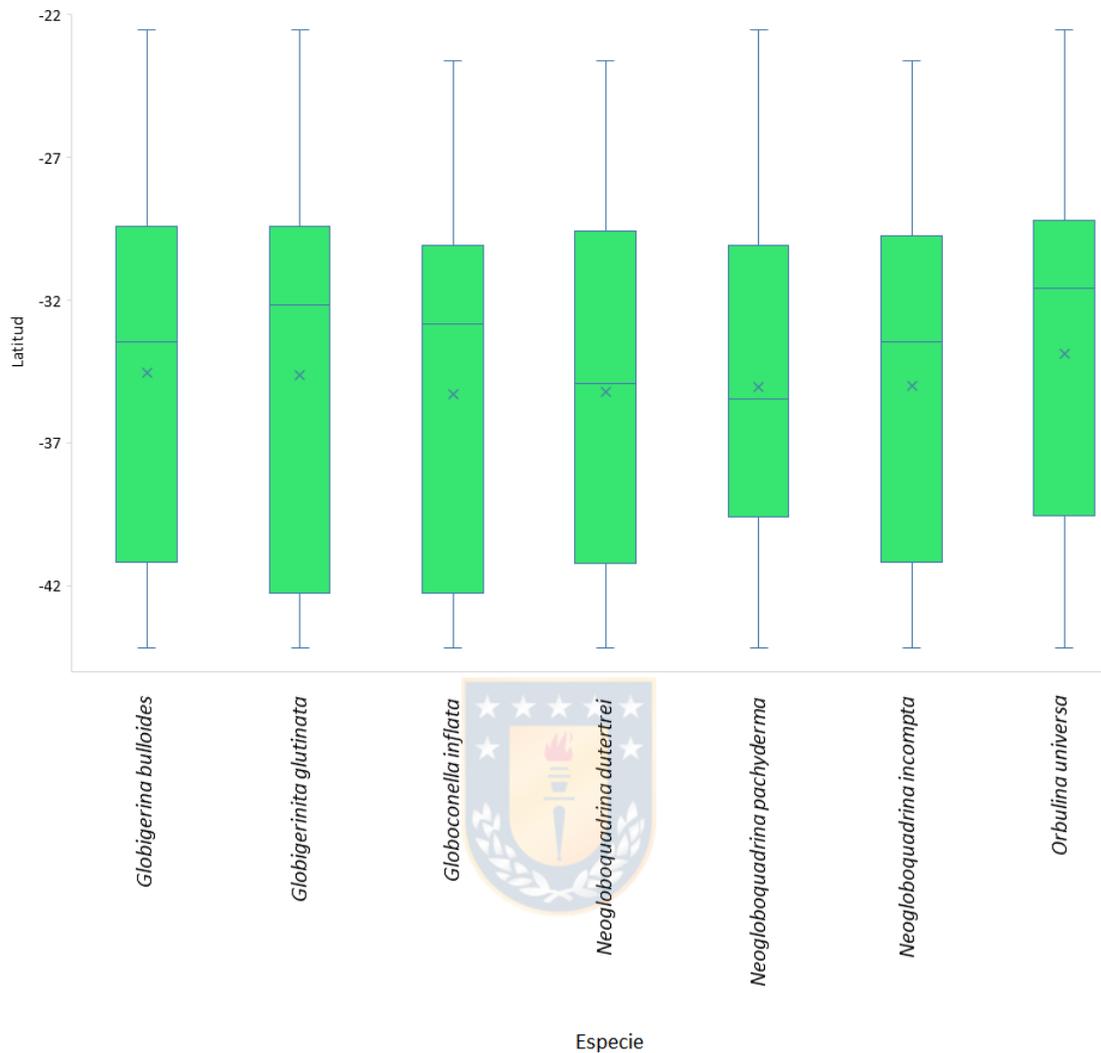


Figura 8. Distribución latitudinal de las especies de foraminíferos planctónicos más frecuentes a lo largo de la costa de Chile. * Boxplot indica la mediana (línea central), cuartiles inferior y superior, representación del rango intercuartil (bigotes) y la media de los datos (X).

6.1.4. Estructura Comunitaria-Foraminíferos Planctónicos

Con relación a la abundancia de los foraminíferos planctónicos, se registró un total de 5737 ind/cm³, de los cuales 3786 ind/cm³ correspondieron a Globorotallidae, siendo la familia más abundante. La cantidad restante de individuos estuvo representada por Globigerinidae con 1693 ind/cm³,

seguido de Globigerinitidae con 217 ind/cm³ y sólo 41 ind/cm³ pertenecieron a la familia Pulleniatinidae (Figura 9a). Por otra parte, la abundancia a nivel de géneros se concentró mayormente en *Neogloboquadrina* y *Globigerina*, las cuales arrojaron valores de 3529 ind/cm³ y 1517 ind/cm³ respectivamente. En contraste con lo evidenciado en los demás géneros en los cuales la abundancia fluctuó entre 13 ind/cm³ (*Globorotalita*) y 199 ind/cm³ (*Globigerinita*) (Figura 9b).

La especie más abundante correspondió a *N. incompta* (2702 ind/cm³), la cual evidenció los mayores porcentajes en las latitudes del centro y sur de Chile (35°S, 36°S, 39°S, 42°S, 43°S y 44°S), oscilando entre 65% y 82%. En contraste con lo evidenciado a los 37°S, donde la especie no se registró. *G. bulloides* fue también una de la más representativas a lo largo del gradiente latitudinal (1485 ind/cm³), donde los porcentajes más elevados se reportaron a 26°S (29%) y 31°S (29%). Mientras que al sur de los 36°S esta especie disminuyó su abundancia notablemente, mostrando valores entre el 2 y 9%. *N. dutertrei* por su parte, registró una abundancia total de 281 ind/cm³, reflejando porcentajes muy variables entre las latitudes. Su mayor representatividad se mostró a los 24°S (44%), 26°S (41%) y las proporciones más bajas se evidenciaron a los 35°S con apenas un 1%. En contraste con lo encontrado para *N. pachyderma*, quién mostró una predominancia del 67% a los 37°S (Anexo 3), donde la mayoría de especies estuvieron ausentes. En las latitudes al norte de los 31°S, hubo un mayor registro de especies (e.g. *Globigerina falconensis*, *Beella digitata*, *Globoconella inflata*, *Turborotalita quinqueloba*, *Pulleniatina obliquiloculata*, entre otras) pero con un bajo porcentaje de abundancia que no superó el 4%, a excepción de los 22°S, en donde la abundancia de estas especies incrementó a un 9%. Por lo cual la predominancia de *N.*

incompta disminuyó. Mientras que después de los 36°S, se observó una mayor representatividad de dicha especie y bajas proporciones de las especies restantes (Figura 10).

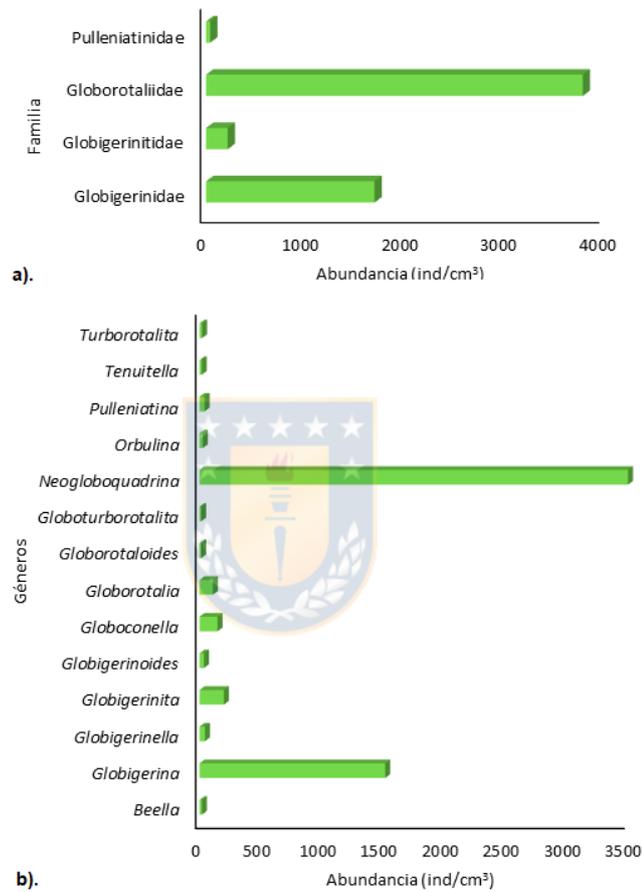


Figura 9. Abundancia total (ind/cm³) de las familias (a) y géneros (b) de foraminíferos planctónicos registrados para la costa de Chile.

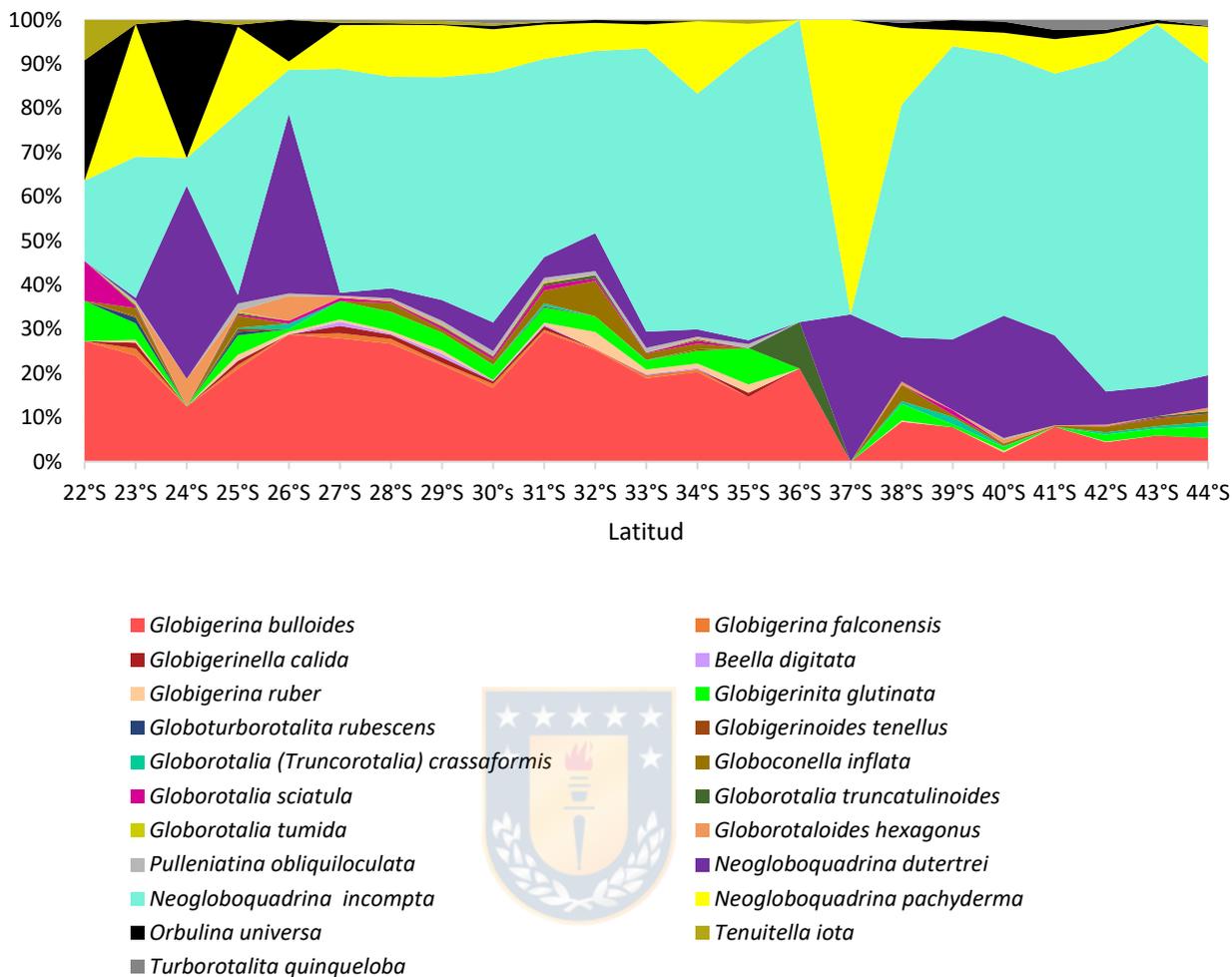


Figura 10. Porcentaje de abundancia de las especies de foraminíferos planctónicos de acuerdo a la latitud, para la costa de Chile.

Con respecto a la riqueza de especies de foraminíferos planctónicos, los valores más elevados fueron evidenciados hacia el centro de la costa de Chile, específicamente a los 31°S y 25°S, cada una con 21 especies. Seguido por las latitudes de los 29° y 30°S, las cuales arrojaron 18 especies. Por otro lado, los sitios con baja riqueza estuvieron reflejados a los 36°S y 37°S, con 3 y 2 especies respectivamente. La diversidad de Shannon (H') varió entre 0.64 y 1.77, de manera que los valores más

elevados estuvieron ubicados a los 25°S (1.77), 22°S (1.67), 23°S (1.66) y 31°S (1.64). A diferencia de los 36°S, 37°S y 43°S, donde se reportaron las diversidades más bajas (0.82, 0.64 y 0.76 respectivamente). En contraste con lo anterior, la dominancia de Simpson fluctuó entre 0.21 y 0.68, observándose los valores más altos hacia las latitudes sur (42°S y 43°S) y las dominancias más bajas al norte (22°S y 23°) y centro de Chile (25°S, 26° y 32°S) (Tabla V).

Tabla V. Valores de los índices de Shannon-Wiener (H') y dominancia de Simpson (D) de los foraminíferos planctónicos presentes en cada latitud de la costa de Chile.

Latitud	Índice de Shannon	Índice de Simpson	Riqueza de especies
22°S	1.67	0.21	6
23°S	1.66	0.25	16
24°S	1.33	0.31	5
25°S	1.77	0.26	21
26°S	1.60	0.27	11
27°S	1.41	0.35	15
28°S	1.52	0.32	17
29°S	1.56	0.32	18
30°S	1.49	0.36	18
31°S	1.64	0.30	21
32°S	1.70	0.25	12
33°S	1.24	0.45	16
34°S	1.40	0.35	15
35°S	1.19	0.46	9
36°S	0.82	0.52	3
37°S	0.64	0.56	2
38°S	1.51	0.33	12
39°S	1.15	0.47	13
40°S	1.18	0.43	12
41°S	1.22	0.41	8
42°S	1.03	0.57	13
43°S	0.76	0.68	10

44°S	1.16	0.51	13
------	------	------	----

Las curvas de rarefacción indicaron que la diversidad de especies muestreadas en cada latitud alcanzó la asíntota, por lo cual el esfuerzo de muestro fue el adecuado para poder comparar entre las diferentes muestras o latitudes. De manera que la diversidad muestreada fue la esperada, evidenciándose que la mayoría de latitudes llegaron rápidamente a la asíntota, donde posiblemente se requirió de un menor esfuerzo de muestreo para recolectar la diversidad esperada. Mientras que, para obtener la diversidad esperada en las bandas latitudinales de los 26°S y 36°S, fue necesario de un mayor esfuerzo de muestreo con respecto a las demás latitudes, por lo cual se registró que estas curvas fueron las últimas en llegar a la asíntota (Figura 11).

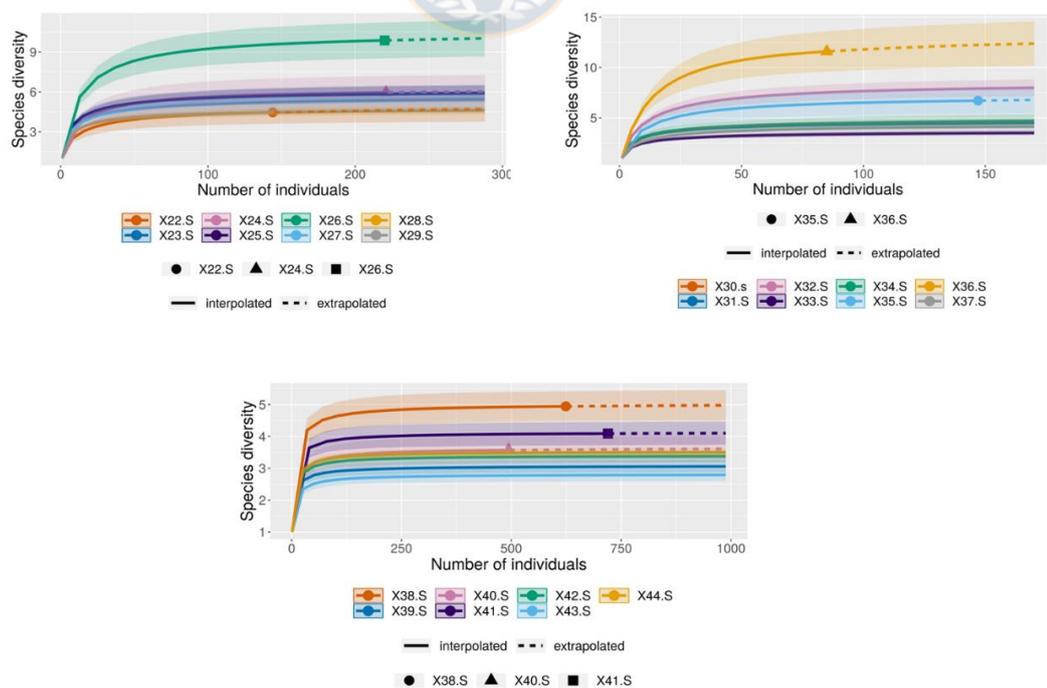


Figura 11. Curvas de rarefacción para la diversidad de foraminíferos planctónicos, encontrada a lo largo de la costa de Chile. * La línea continua corresponde a la

interpolación, la línea punteada representa la extrapolación y el sombreado el intervalo de confianza del 95 % por cada latitud.

6.1.5. Distribución latitudinal-Foraminíferos Bentónicos

El gradiente de riqueza de especies observado permitió identificar una tendencia hacia el aumento gradual de especies al incrementar la latitud, alcanzando la máxima cantidad de especies a los 46°S (136). No obstante, se registró un quiebre a los 47°S, donde el número de especies disminuyó drásticamente a 24, y la riqueza comenzó a aumentar nuevamente hasta la banda latitudinal de los 50°S, llegando a 105 especies. Mientras que a partir de los 51°S y hasta los 53°S la cantidad de especies decrece notoriamente, reportándose un valor de 23 en la última latitud (Figura 12a). Lo anterior coincide con el gradiente de riqueza estimado según el análisis asintótico. Donde se evidenció la misma tendencia al aumento a medida que la latitud incrementa. El quiebre al sur también fue detectado, sin embargo, este se mostró más extendido entre los 46°S y 47°S. Además, se identificó también el posterior aumento de la riqueza hasta los 50°S y la disminución hasta los 53°S (Figura 12b).

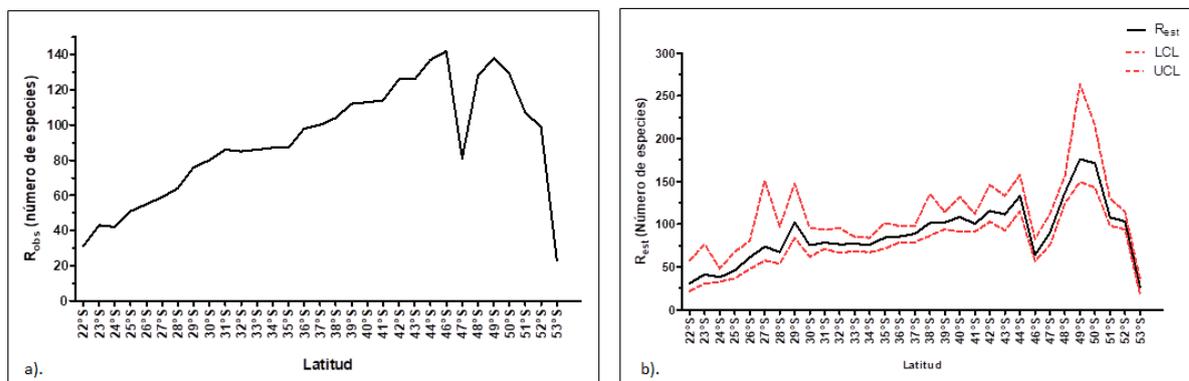


Figura 12. Gradiente latitudinal de riqueza de especies de foraminíferos bentónicos de la costa de Chile. a) Riqueza observada de especies (R_{obs}), b). riqueza estimada (R_{est}) a partir del Análisis Asintótico propuesto por

Chao *et al.* (2014), junto con el límite superior (UCL) e inferior (LCL) con el 95% de confianza.

De las 228 especies registradas de foraminíferos bentónicos, 154 presentaron rangos mediano-pequeños de distribución, abarcando entre 2 y 14 grados latitudinales, como se evidenció en la mayoría de especies de *Bolivina*, *Bulimina*, *Lagena*, *Lenticulina*, *Oolina*, *Pyrgo*, *Trochammina*, entre otras. Diferente a lo encontrado en 36 especies que abarcaron rangos de distribución mediano-grandes (*e.g.* *Valvulineria*, *Uvigerina* y *Cibicides*), al igual que la cantidad de especies que presentaron una distribución restringida (36), las cuales se ubicaron en una sola banda latitudinal como se observó en especies de *Fissurina* y *Lagena*. Finalmente, las especies de foraminíferos bentónicos con amplia distribución fueron pocas, reportándose únicamente 3 especies que se distribuyeron en 27 o más bandas latitudinales (*C. laevigata*, *H. elegans* y *R. scorpiurus*) (Tabla VI, Anexo 7). Las mayores abundancias de foraminíferos bentónicos se ubicaron a los 31°S y 32°S, así como también a los 46°S, fluctuando entre 3172 y 5658 ind/cm³. Mientras que en las latitudes restantes la abundancia no superó los 1051 ind/cm³.

Por otra parte, la riqueza de especies se encontró mayormente concentrada desde los 40°S al sur, reportándose entre 39 y 64 especies y de 136 a los 46°S. A diferencia de las latitudes ubicadas entre los 22°S y 27°S (Anexo 6), donde la riqueza varió entre 5 y 26 especies en su gran mayoría. De manera similar, la diversidad (H') fue mayor hacia el sur de la costa de Chile, específicamente entre los 41°S y 46°S, donde el índice de Shannon varió entre 2.03 y 3,54. Mientras que las menores diversidades se distribuyeron en puntos de muestreo de las latitudes norte (22°S y 23°S),

centro (36°S y 38°S) y a los 52°S, reportándose valores de 0.94 y 1.3 (Figura 13).

Tabla VI. Rangos de distribución de las especies de foraminíferos bentónicos registradas para la costa de Chile. *DA= especies con distribución amplia (mayor a 27 bandas latitudinales); MG= especies con rangos mediano-grandes (entre 15 y 26 bandas latitudinales).

Especie	DA	MG	MP	DR
<i>Adercotryma glomeratum</i>		X		
<i>Alveolophragmium orbiculatum</i>			X	
<i>Ammobaculites exiguus</i>			X	
<i>Ammobaculinus recurvus</i>			X	
<i>Ammodiscus incertus</i>		X		
<i>Ammodiscus tenuis</i>			X	
<i>Ammoglobigerina globigeriniformis</i>			X	
<i>Ammolagena clavata</i>			X	
<i>Amphicoryna scalaris</i>			X	
<i>Astronomion antarcticus</i>				X
<i>Astronomion echolsi</i>			X	
<i>Astronomion stellatum</i>			X	
<i>Astronomion umbilicatum</i>			X	
<i>Bathysiphon eocenicus</i>			X	
<i>Biloculina elongata</i> var. <i>quadrata</i>			X	
<i>Bolivina beyrichi</i>				X
<i>Bolivina costata</i>			X	
<i>Bolivina darvillensis</i>			X	
<i>Bolivina difformis</i>			X	
<i>Bolivina plicata</i>			X	
<i>Bolivina pseudoplicata</i>			X	
<i>Bolivina punctata</i>			X	
<i>Bolivina variabilis</i>				X
<i>Bolivinella seminuda</i>		X		
<i>Bolivinellina pseudopunctata</i>			X	
<i>Buccella frigida</i>			X	
<i>Buccella peruviana</i>			X	
<i>Bulimina aculeata</i>			X	
<i>Bulimina inflata</i>		X		
<i>Bulimina gibba</i>			X	
<i>Bulimina marginata</i>			X	
<i>Bulimina patagonica</i>			X	
<i>Bulimina pulchella</i>			X	
<i>Buliminella elegantissima</i>				X
<i>Cancris auricula</i>		X		
<i>Cassidulina auka</i>			X	
<i>Cassidulina laevigata</i>		X		
<i>Cassidulina obtusa</i>			X	
<i>Cassidulinoides parkeriana</i>		X		
<i>Cassidulinoides porrecta</i>			X	
<i>Chilostomella ovoidea</i>			X	
<i>Cibicides aknerianus</i>				X
<i>Cibicides elmaensis</i>		X		

Especie	DA	MG	MP	DR
<i>Cibicides ornatus</i>		X		
<i>Cibicides refulgens</i>				X
<i>Cibicidoides dispars</i>				X
<i>Lobatula lobatula</i>				X
<i>Cibicidoides variabilis</i>				X
<i>Cibicidoides wuellerstorfi</i>		X		
<i>Cornuspira foliacea</i>				X
<i>Cornuspira involvens</i>				X
<i>Criboelphidium excavatum</i>				X
<i>Cribrostomoides jeffreysii</i>				X
<i>Cribrostomoides kosterensis</i>				X
<i>Cushmanina striatopunctata</i>				X
<i>Cyclammina cancellata</i>		X		
<i>Deuterammia Discorbis</i>				X
<i>Discanomalina vermiculata</i>				X
<i>Discorbinaella bertheloti</i>				X
<i>Discorbis peruvianus</i>				X
<i>Discorbis vilardeboanus</i>				X
<i>Eggerella bradyi</i>		X		
<i>Eggerelloides scaber</i>				X
<i>Eggerelloides medius</i>				X
<i>Ehrenbergina pupa</i>		X		
<i>Elphidium macellum</i>				X
<i>Epistominella pulchella</i>				X
<i>Eponides meridionalis</i>				X
<i>Euloxostomum bradyi</i>				X
<i>Favolagena digitalis</i>				X
<i>Favulina hexagona</i>				X
<i>Fissurina (Fissurina) biancae</i>				X
<i>Fissurina clathrata</i>				X
<i>Fissurina laevigata</i>		X		
<i>Fissurina longispina</i>				X
<i>Fissurina lucida</i>				X
<i>Fissurina obscurocostata</i>				X
<i>Fissurina pulchella</i>				X
<i>Fissurina staphyllearia</i>				X
<i>Fursenkoina fusiformis</i>		X		
<i>Gaudryina glabrata</i>				X
<i>Gavelinopsis isabelleana</i>				X
<i>Glaphyrammina americana</i>				X
<i>Glandulina communis</i>				X
<i>Glandulina laevigata</i>				X
<i>Globocassidulina crassa</i>		X		

Especie	DA	MG	MP	DR
<i>Globocassidulina crassa</i> subsp. <i>rossensis</i>			X	
<i>Globobulimina ovula</i>				X
<i>Globobulimina pyrula</i>		X		
<i>Globulina sororia</i>			X	
<i>Glomospira gordialis</i>				X
<i>Hansenisca soldanii</i>		X		
<i>Haplophragmoides planissima</i>			X	
<i>Haynesina depressula</i>				X
<i>Hoeglundina elegans</i>	X			
<i>Homalohedra acuticosta</i>			X	
<i>Hormosinelloides guttifer</i>			X	
<i>Hyalinonetrion gracillimum</i>			X	
<i>Hyperammima friabilis</i>				X
<i>Hyperammima laevigata</i>			X	
<i>Karrerella baccata</i>			X	
<i>Laevidentalina communis</i>			X	
<i>Laevidentalina elegans</i>		X		
<i>Laevidentalina subsoluta</i>				X
<i>Lagena aspera</i>		X		
<i>Lagena aspirula</i>			X	
<i>Lagena caudata</i>			X	
<i>Lagena elegantissima</i>			X	
<i>Lagena elongata</i>			X	
<i>Lagena filicosta</i>			X	
<i>Lagena hispidula</i>			X	
<i>Lagena interrupta</i>			X	
<i>Lagena lyellii</i>				X
<i>Lagena parvulipora</i>				X
<i>Lagena perlucida</i>				X
<i>Lagena striata</i>			X	
<i>Lagena sulcata</i>			X	
<i>Lagena substriata</i>			X	
<i>Lagena tenuistriata</i>				X
<i>Lagenammima difflugiformis</i>			X	
<i>Laminononion tumidum</i>				X
<i>Laticarinina pauperata</i>			X	
<i>Lenticulina argentinensis</i>			X	
<i>Lenticulina gibba</i>			X	
<i>Lenticulina mamilligera</i>			X	
<i>Lenticulina orbicularis</i>			X	
<i>Lenticulina rotulata</i>			X	
<i>Lepidodeuterammima ochracea</i>			X	

Especie	DA	MG	MP	DR
<i>Leptohalysis scottii</i>				X
<i>Martinottiella communis</i>		X		
<i>Martinottiella nodulosa</i>			X	
<i>Melonis affinis</i>		X		
<i>Melonis pompilioides</i>			X	
<i>Melonis sphaeroides</i>			X	
<i>Miliammima arenacea</i>			X	
<i>Miliammima earlandi</i>			X	
<i>Miliolinella lutea</i>			X	
<i>Miliolinella suborbicularis</i>				X
<i>Miliolinella subrotunda</i>			X	
<i>Nodulina dentaliniformis</i>			X	
<i>Nonion commune</i>			X	
<i>Nonionella auris</i>		X		
<i>Nonionella iridea</i>				X
<i>Nomionoides turgidus</i>			X	
<i>Nonionoides grateloupii</i>		X		
<i>Notrotalia clathrata</i>			X	
<i>Nuttallides sp.</i>			X	
<i>Oolina borealis</i>			X	
<i>Oolina vilardeboana</i>			X	
<i>Oridorsalis tener</i>			X	
<i>Oridorsalis umbonatus</i>		X		
<i>Paracassidulina minuta</i>			X	
<i>Patellina corrugata</i>			X	
<i>Praeglobobulimina spinescens</i>			X	
<i>Procerolagena clavata</i>			X	
<i>Procerolagena distoma</i>			X	
<i>Protoglobobulimina pupoides</i>			X	
<i>Psammosiphonella discreta</i>			X	
<i>Pseudoparrella pacifica</i>			X	
<i>Pseudonodosinella nodulosa</i>			X	
<i>Pseudononion japonicum</i>				X
<i>Pseudotriloculina patagonica</i>				X
<i>Pullenia bulloides</i>		X		
<i>Pullenia quinqueloba</i>			X	
<i>Pullenia subcarinata</i>		X		
<i>Pyrgo depressa</i>			X	
<i>Pyrgo elongata</i>			X	
<i>Pyrgo nasuta</i>			X	
<i>Pyrgo peruviana</i>			X	
<i>Pyrgo ringens</i>		X		
<i>Pyrgo rotalaria</i>			X	

Especie	DA	MG	MP	DR
<i>Pyrgo subsphaerica</i>			X	
<i>Pyrgoella sphaera</i>			X	
<i>Quinqueloculina gregaria</i>				X
<i>Quinqueloculina semimulum</i>			X	
<i>Quinqueloculina seminuda</i>			X	
<i>Recurvoides contortus</i>			X	
<i>Recurvoides coronatus</i>			X	
<i>Recurvoides scitulum</i>			X	
<i>Remaneica helgolandica</i>			X	
<i>Reophax pilulifer</i>			X	
<i>Reophax regularis</i>			X	
<i>Reophax rostrata</i>			X	
<i>Reophax scorpiurus</i>	X			
<i>Reusoolina apiculata</i>			X	
<i>Rhabdammina abyssorum</i>		X		
<i>Rhizammina algaeformis</i>				X
<i>Robertina arctica</i>				X
<i>Robertinoides oceánica</i>				X
<i>Rosalina williamsoni</i>			X	
<i>Rotalina pleurostomata</i>			X	
<i>Rutherfordoides rotundata</i>			X	
<i>Saccammina sphaerica</i>		X		
<i>Schlumbergerina alveoliniformis</i>			X	
<i>Sigmopyrgo vespertilio</i>			X	
<i>Siphogenerina dimorpha</i>			X	
<i>Sphaeroidina bulloides</i>			X	
<i>Spiroloculina robusta</i>			X	
<i>Spirosigmoilina tenuis</i>			X	
<i>Spiroplectammina biformis</i>				X
<i>Stomatorbina concéntrica</i>			X	
<i>Textularia gramen</i>			X	
<i>Textularia pseudogramen</i>			X	
<i>Textularia tenuissima</i>			X	
<i>Tolypammina vagans</i>			X	
<i>Trifarina angulosa</i>		X		
<i>Triloculina schreiberiana</i>				X
<i>Triloculina tricarinata</i>			X	
<i>Triloculina trigonula</i>			X	
<i>Tritaxis conica</i>			X	
<i>Tritaxis fusca</i>			X	
<i>Trochammina inflata</i>		X		
<i>Trochammina intermedia</i>			X	
<i>Trochammina plana</i>			X	

Especie	DA	MG	MP	DR
<i>Trochammina squamata</i>				X
<i>Trochamminita salsa</i>				X
<i>Tubinella finalis</i>				X
<i>Uvigerina asperula</i>				X
<i>Uvigerina bifurcata</i>				X
<i>Uvigerina bortotara</i>		X		
<i>Uvigerina brumensis</i>				X
<i>Uvigerina cushmani</i>				X
<i>Uvigerina peregrina</i>		X		
<i>Uvigerina tenuistriata</i>				X
<i>Vaginulinopsis reniformis</i>		X		
<i>Valvulineria bradyana</i>		X		
<i>Valvulineria camerata</i>				X
<i>Valvulineria inflata</i>		X		
<i>Verneuilimulla propinqua</i>				X

De acuerdo al cluster de similitud con el índice de Bray Curtis (abundancia), se identificaron 2 grandes grupos, los cuales fueron estadísticamente significativos según el SIMPROF test. El conglomerado con mayor número de muestras incluyó todas las bandas latitudinales entre los 22°S y 46°S, reflejando una similitud del 30%. Mientras que los

subgrupos formados al interior de este evidenciaron una similitud del 60%. El segundo gran grupo estuvo conformado por las latitudes al sur de los 47°S hasta los 53°S, mostrando una similitud del 30%. Además de presentar una similitud del 50% entre los subgrupos de dicho conglomerado. Además, es importante resaltar que el SIMPROF test arrojó una no significancia estadísticamente significativa en gran parte de los subgrupos formados dentro cada gran grupo (Figura 14a).

Lo anterior fue corroborado por el Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS), el cual indica un buen ajuste del análisis (coeficiente de estrés =0.1) y donde se identificaron espacialmente los dos grandes grupos formados por el cluster (Figura 14b). Por lo tanto, se identificó un patrón de distribución, diferenciándose una Región Templada Cálida (RTC) conformada por la abundancia de foraminíferos bentónicos entre los 22°S y 46°S y una Región Templada Fría (RTF) ubicada entre los 47°S y 53°S (Figura 14a y b).

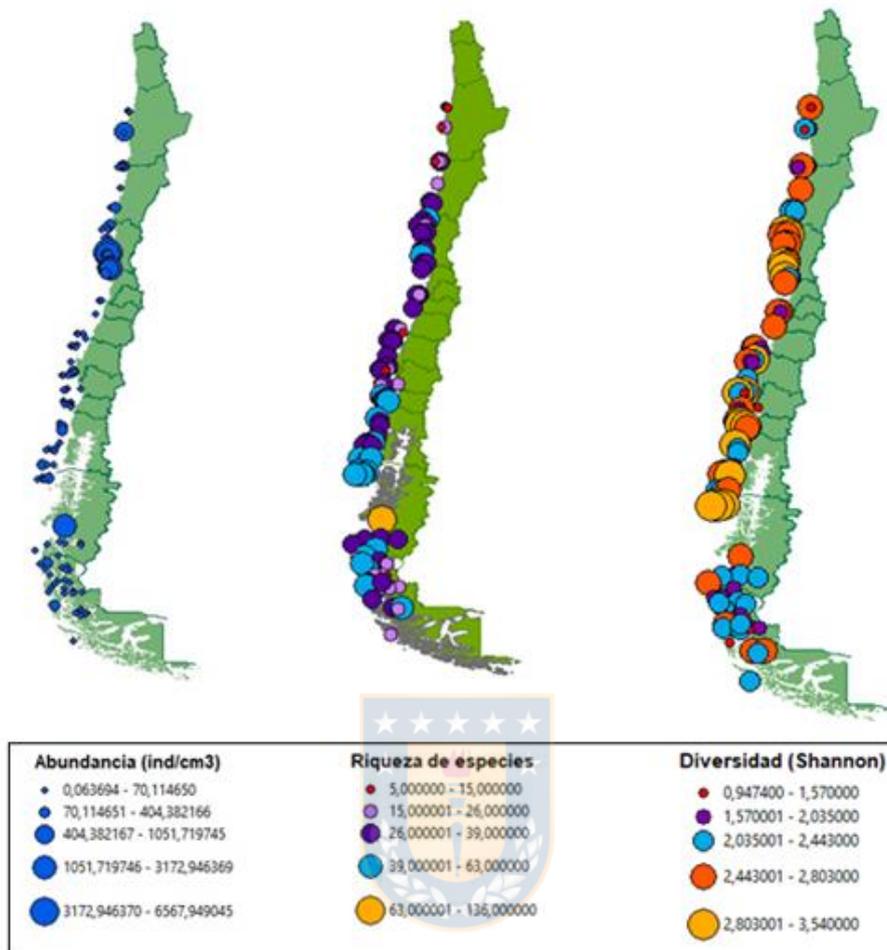
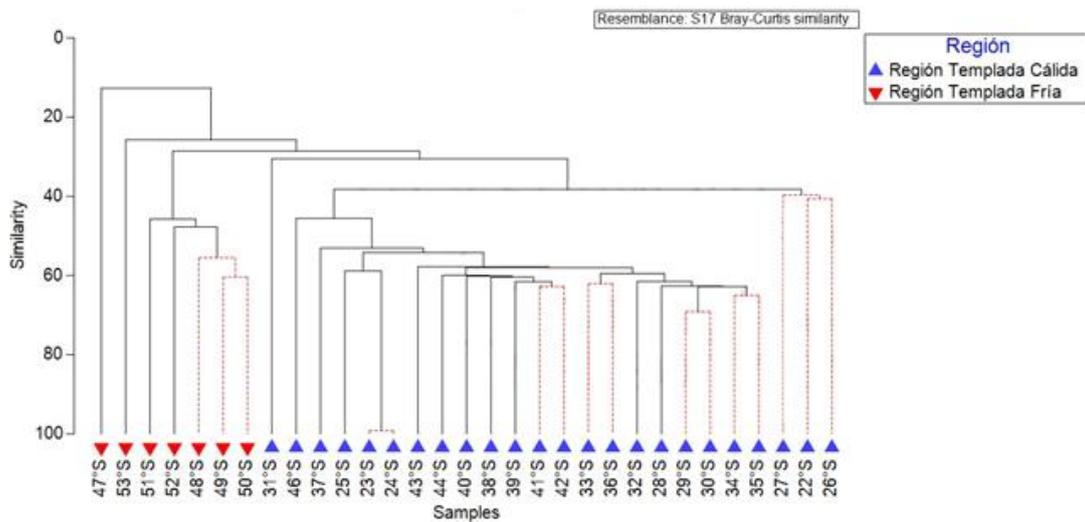
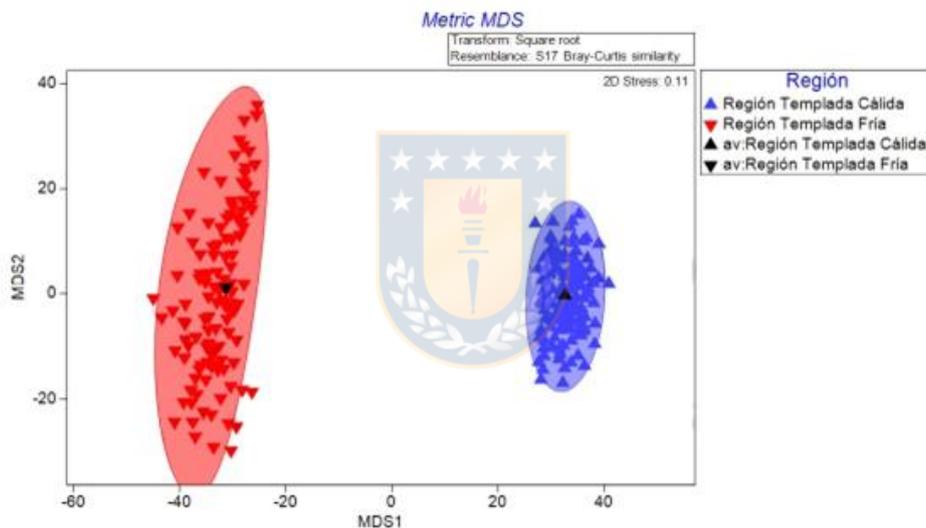


Figura 13. Mapas de abundancia (ind/cm³), riqueza de especies y diversidad (Shannon) de los foraminíferos bentónicos encontrados a lo largo de Chile.



a).



b).

Figura 14. a). Cluster de similitud con SIMPROF test y b). Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS), basado en el índice de Bray Curtis para foraminíferos bentónicos, registrados para la costa de Chile. (transformación con raíz cuadrada).

Al igual que los resultados anteriores, el cluster de similitud realizado con el índice de Jaccard (riqueza de especies), indicó la formación de los 2 grandes grupos, estadísticamente significativos, de acuerdo al SIMPROF test. El primero conformado por las especies entre las latitudes de los 22°S y 46°S, compartiendo cerca del 40% de la similitud entre los sitios,

conformando una Región Templada Cálida (RTC). El segundo grupo evidenció las especies entre los 48°S y 53°S, registrándose una similitud de casi el 30%, conformando una Región Templada Fría (RTF). Así mismo, el Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS) mostró espacialmente la formación de los grupos formados por el cluster, con un buen ajuste del análisis (coef. de estrés = 0.1). Por lo cual se identificó una RTC y RTF, evidenciándose ambos grupos espacialmente distantes entre sí.

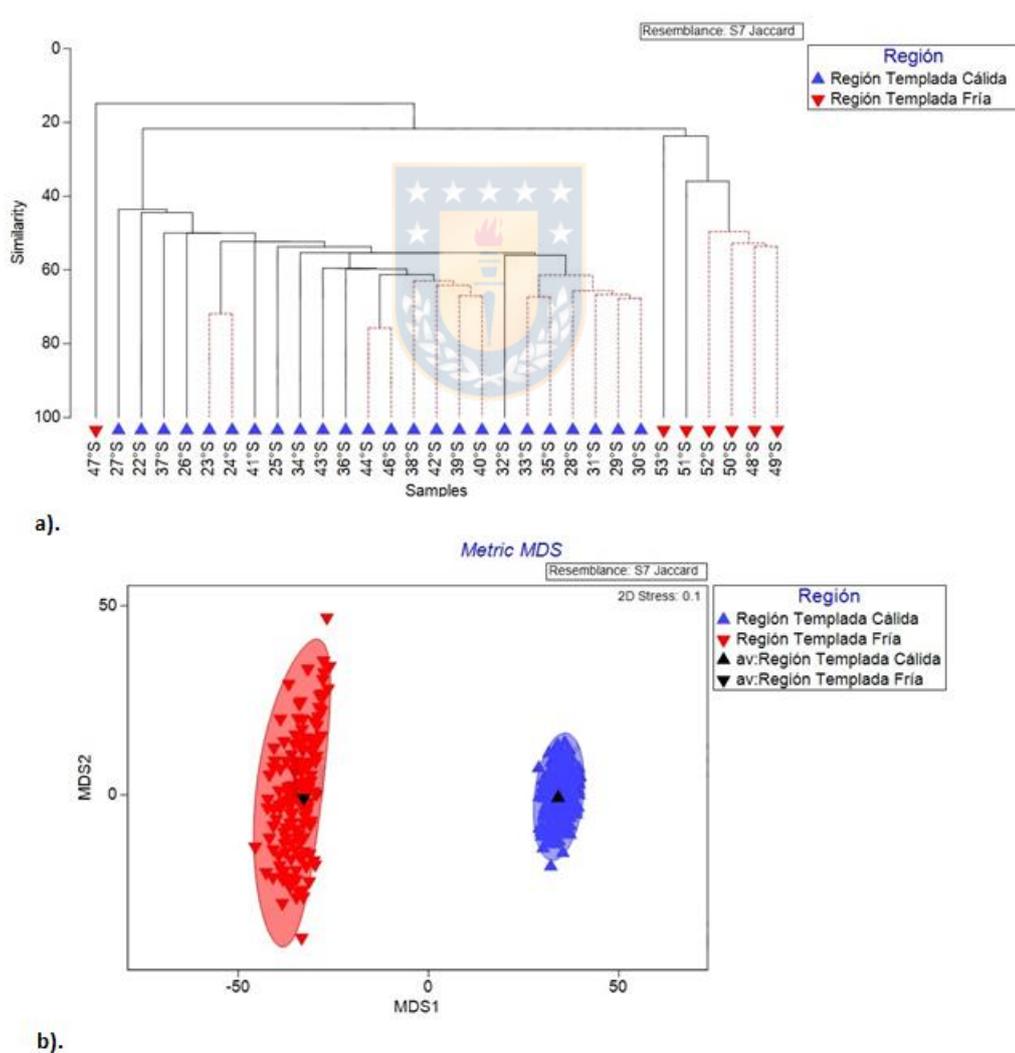


Figura 15. a). Cluster de similitud con SIMPROF test y b). Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS), basado en el índice de Jaccard

para foraminíferos bentónicos, registrados para la costa de Chile. (transformación con raíz cuadrada).

El escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS), corroboró la formación de las dos regiones (RTC y RTF) tanto para el índice de Bray Curtis como para Jaccard. Sin embargo, en el caso de la Figura 16a, el índice de Bray Curtis evidenció una mayor distancia entre los puntos de muestreo de la RTC comparada con la RTC del índice de Jaccard en la Figura 16b. Por lo cual, se registró una mayor disimilitud en los subgrupos formados al interior de la RTC con respecto a la abundancia de los foraminíferos. Por otro lado, las latitudes que conformaron la RTF según la riqueza de especies (Jaccard), fueron más disímiles entre sí, observándose una mayor distancia entre los puntos de muestreo, comparado con la RTF según la abundancia (Bray Curtis) (Figura 16a y b).

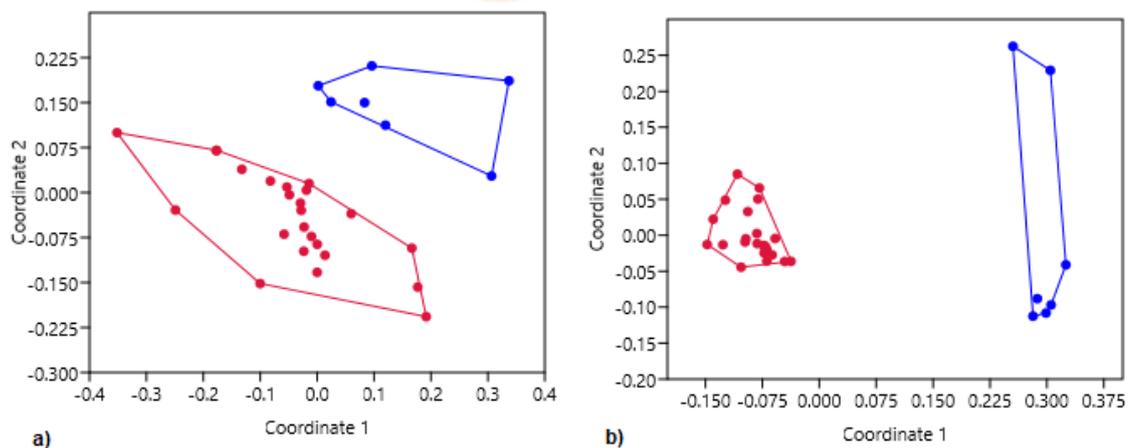


Figura 16. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) basado en Bray Curtis (a) y Jaccard (b) para foraminíferos bentónicos registrados a lo largo de la costa de Chile. *Color rojo correspondió a la RTC y el azul a la RTF.

Dicho patrón de distribución evidenciado en los foraminíferos bentónicos, permitió identificar una RTC (entre los 22°S-46°S), caracterizada por evidenciar una mayor riqueza de especies pertenecientes a la familia Hauerinidae (13 especies) y Lagenidae (12 especies). Mientras que Bolivinitidae, Cibicididae, Uvigerinidae y Vaginulinidae se registraron cada una con 8 especies (Figura 17a). Además, esta región presentó una dominancia de la familia Uvigerinidae (5907 ind/cm³) y Cassidulinidae (3970 ind/cm³) y Cancriscidae (3270 ind/cm³) (Figura 17b). Los géneros *Lagena*, *Pyrgo* y *Bolivina* fueron los que abarcaron una mayor cantidad de especies (entre 6 y 8 especies) (Figura 17c), mientras que la abundancia estuvo mayormente representada por *Uvigerina* (3404 ind/cm³), *Valvulineria* (3175 ind/cm³), *Bolivina* (2861 ind/cm³) y *Trifarina* (2503 ind/cm³). Las especies de *Cibicides* presentaron abundancias elevadas (1331 ind/cm³), junto con *Valvulineria*, *Vaginulinopsis*, *Laevidentalina* y *Pullenia* que se mostraron mayormente abundantes con respecto a la RTF (abundancias entre 904 y 3175 ind/cm³) (Figura 17d).

Por otra parte, la RTF (entre los 47°S y 53°S) registró una mayor riqueza de especies conformada principalmente por Hauerinidae (23 especies), Lagenidae (21 especies) y Ellipsolagendae (14 especies) (Figura 17a). A diferencia de la RTC, la abundancia fue menor y estuvo representada mayormente por Uvigerinidae (1009 ind/cm³), Bolivinitidae (900 ind/cm³), Haplophragmoididae (366 ind/cm³) y Rhabdamminidae (348 ind/cm³) (Figura 17b). En cuanto a los géneros registrados, *Lagena* abarcó una mayor cantidad de especies (16 especies), seguido de *Fissurina* y *Pyrgo* (8 especies) (Figura 17c). En contraste con la RTC, los géneros *Astrononion*, *Bulimina*, *Lenticulina* y *Reophax* tuvieron mayor representatividad (entre 4 y 7 especies). Mientras que la abundancia

estuvo concentrada mayormente en *Bolivina* (898 ind/cm³), *Uvigerina* (583 ind/cm³) y *Trifarina* (426 ind/cm³). Comparado a la RTC, los géneros *Rhabdammina* y *Ehrenbergina*, mostraron importantes abundancias (344 ind/cm³ y 108 ind/cm³ respectivamente) (Figura 17d).

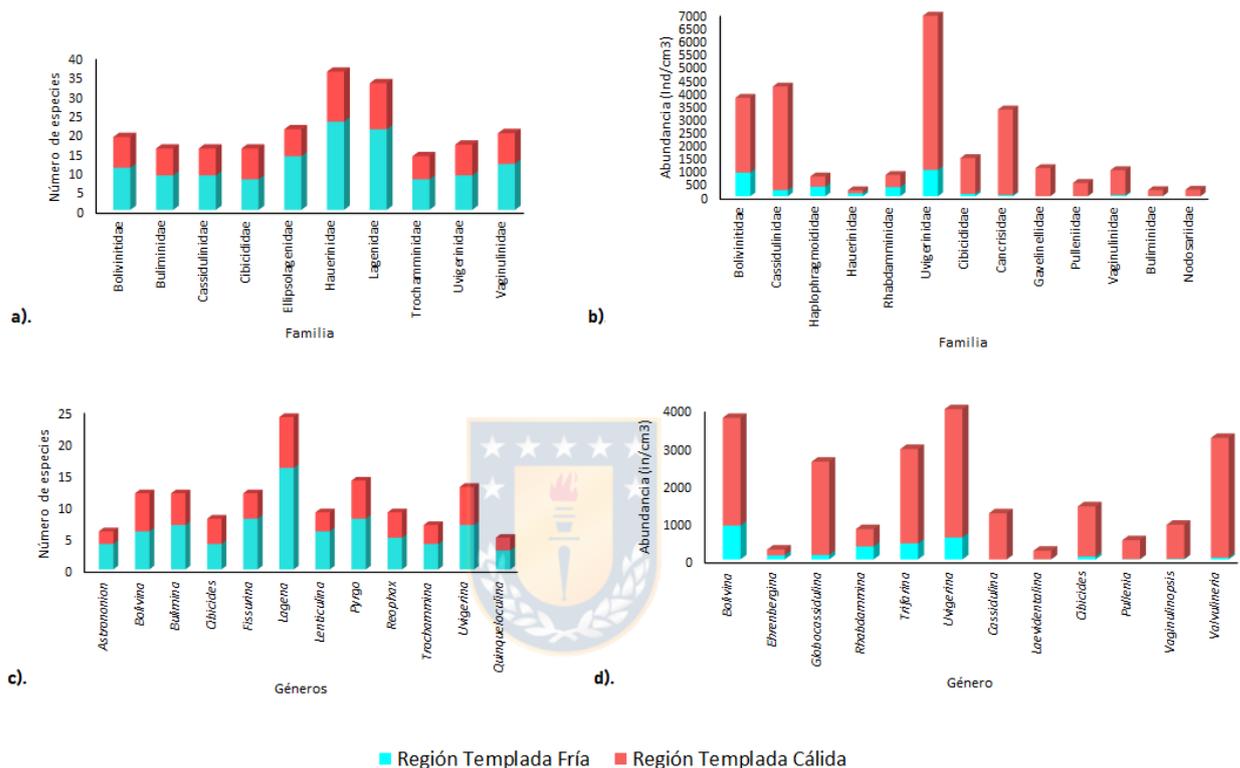


Figura 17. Diversidad taxonómica de las regiones biogeográficas de los foraminíferos bentónicos de la costa de Chile. Número de especies (a) y abundancia por cada familia (b), número de especies (c) y abundancia de acuerdo a los géneros más representativos.

6.1.6. Distribución latitudinal-Foraminíferos Planctónicos

El gradiente latitudinal de la riqueza especies observada (Robs) para la comunidad de foraminíferos planctónicos, evidenció una tendencia prominente hacia el aumento de especies conforme incrementa la latitud hasta los 25°S, donde la riqueza alcanzó su máximo valor (21 especies) y

se mantuvo constante hasta los 31°S. A partir de los 32°S, la cantidad de especies comenzó a disminuir gradualmente, observándose con valores constantes en ciertos rangos latitudinales (entre los 32°S y 34°s, 35°S y 39°S), y llegando a una riqueza mínima de 13 especies a los 44°S (Figura 18a).

Lo anteriormente descrito no concuerda con el gradiente latitudinal de la riqueza estimada (R_{est}) con el Análisis Asintótico. Debido a que en este caso, la cantidad de especies a los 22°S no es tan baja como la evidenciada en la Robs (25 especies). Por lo tanto, no se detectó el incremento abrupto de la riqueza de especies hasta los 25°S, pero si representó un aumento gradual en la riqueza de especies hacia los 26°S (27 especies). Luego, entre los 27°S y 32°s la riqueza se observó relativamente constante similar a la Robs. Posterior a estas latitudes, la riqueza estimada alcanzo su máximo valor (31 especies) entre los 33°S y 34°S, a diferencia de los 35°S donde se detectó una disminución drástica en la cantidad de especies. A partir de esta banda latitudinal y hasta los 44°S, la riqueza continuó disminuyendo, pero de forma gradual (Figura 18b).

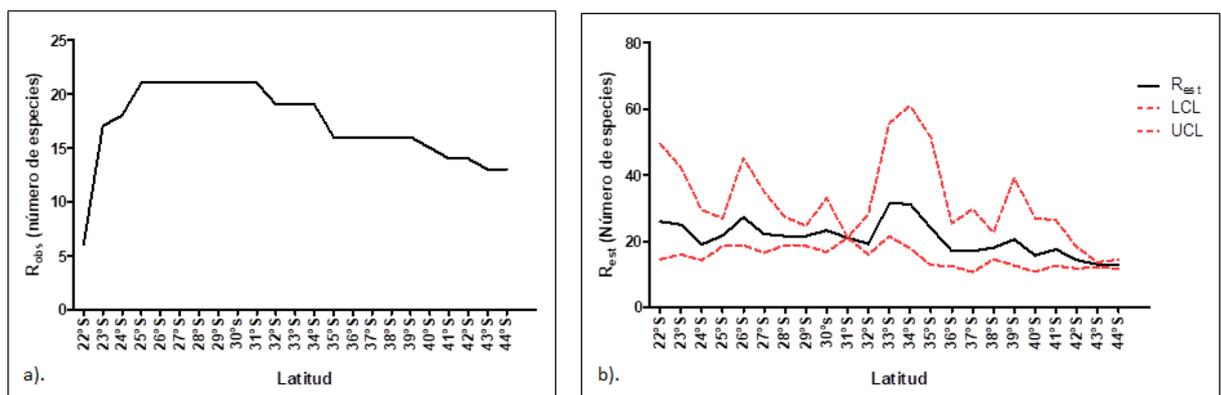


Figura 18. Gradiente latitudinal de riqueza de especies de foraminíferos planctónicos de la costa de Chile. a) Riqueza observada de especies (R_{obs}),

b). riqueza estimada (R_{est}). * Líneas punteadas indican el límite superior (UCL) e inferior (LCL) con el 95% de confianza.

De las 21 especies registradas de foraminíferos planctónicos, 11 presentaron rangos de distribución mediano-pequeños (*Globigerina falconensis*, *Globigerinella calida*, *Beella digitata*, *Globigerinoides tenellus*, *Globoturborotalita rubescens*, *Globorotalia (Truncorotalia) crassaformis*, *Globorotalia tumida*, *Tenuitella iota*, *Turborotalita quinqueloba*, *Globorotalia truncatulinoides* y *Pulleniatina obliquiloculata*), encontrándose entre 2 y 14 grados latitudinales. Esto fue similar con la cantidad de especies que presentaron una distribución mediano-grande, evidenciándose 10 especies con este tipo de distribución, las cuales se registraron entre 15 y 26 bandas latitudinales. Mientras que hubo una ausencia de especies con rangos de distribución restringida, así como también con distribución amplia (Tabla VII, Anexo 8).

Tabla VII. Rangos de distribución de las especies de foraminíferos planctónicos registradas en la costa de Chile. *DA= especies con distribución amplia (mayor a 27 bandas latitudinales); MG= especies con rangos mediano-grandes (entre 15 y 26 bandas latitudinales).

Especie	DA	MP	MG	DR
<i>Globigerina bulloides</i>			X	
<i>Globigerina falconensis</i>		X		
<i>Globigerinella calida</i>		X		
<i>Beella digitata</i>		X		
<i>Globigerinoides ruber</i>			X	
<i>Globigerinita glutinata</i>			X	
<i>Globoturborotalita rubescens</i>		X		
<i>Globigerinoides tenellus</i>		X		

<i>Globorotalia</i> (<i>Truncorotalia</i>) <i>crassaformis</i>	X
<i>Globoconella inflata</i>	X
<i>Globorotalia sciatula</i>	X
<i>Globorotalia</i> <i>truncatulinoides</i>	X
<i>Globorotalia tumida</i>	X
<i>Globorotaloides hexagonus</i>	X
<i>Pulleniatina</i> <i>obliquiloculata</i>	X
<i>Neogloboquadrina</i> <i>dutertrei</i>	X
<i>Neogloboquadrina</i> <i>incompta</i>	X
<i>Neogloboquadrina</i> <i>pachiderma</i>	X
<i>Orbulina universa</i>	X
<i>Tenuitella iota</i>	X
<i>Turborotalita quinqueloba</i>	X

Las mayores abundancias de foraminíferos planctónicos se encontraron distribuidas en los puntos de muestro de la costa central de Chile, desde los 29°S hasta los 33°S, donde los valores fluctuaron entre 315 y 1200 ind/cm³. Opuesto a lo observado desde la banda latitudinal de los 34°S hasta los 44°S, reflejando abundancias que no sobrepasaron los 83 ind/cm³. Por otro lado, la riqueza de especies se registró más elevada en la costa norte-central. Donde se evidenciaron valores máximos de riqueza (20 especies) en los puntos de muestreo a los 31°S. En contraste con la cantidad de especies más baja, que fue observada hacia los 35°S y 38°S, siendo valores que no superaron las 4 especies. De manera similar a lo anterior, los valores más altos de diversidad (H') se ubicaron entre los

27°S y 33°S, variando entre 1.23 y 1.83. A diferencia de las latitudes centro-sur (35°S-44°S), donde la gran mayoría de valores de H' estuvieron entre 0 y 0.79 (Figura 19).

Con base en el cluster de similitud realizado según el índice de Bray Curtis (abundancia), no se evidenció la formación de grupos entre latitudes cercanas. Lo cual fue corroborado por el SIMPROF test donde se evidenciaron 2 grandes grupos significativos estadísticamente, el primero conformado por latitudes mezcladas del sur y centro de la costa de Chile, arrojando una similitud del 65%. Mientras que el segundo grupo incluyó latitudes del norte, centro y sur de Chile, con una similitud cercana al 80% (Figura 20a). Resultados similares se encontraron en el análisis MDS, en el que se observó las latitudes dispersadas espacialmente y mezcladas entre sí, corroborando la ausencia de un patrón de distribución y por lo tanto de regiones biogeográficas (Figura 20b).

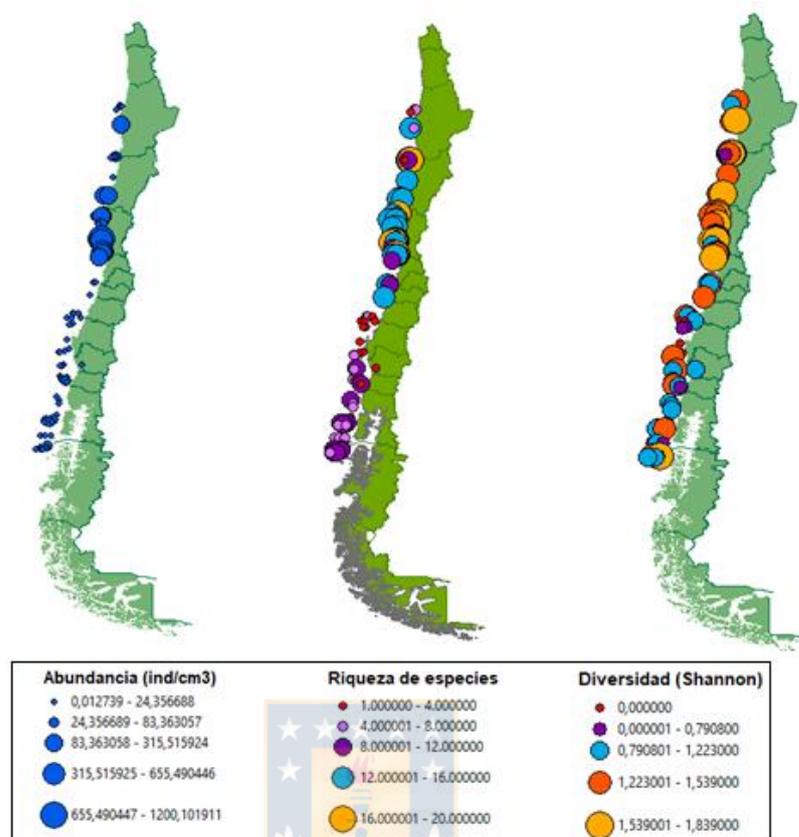
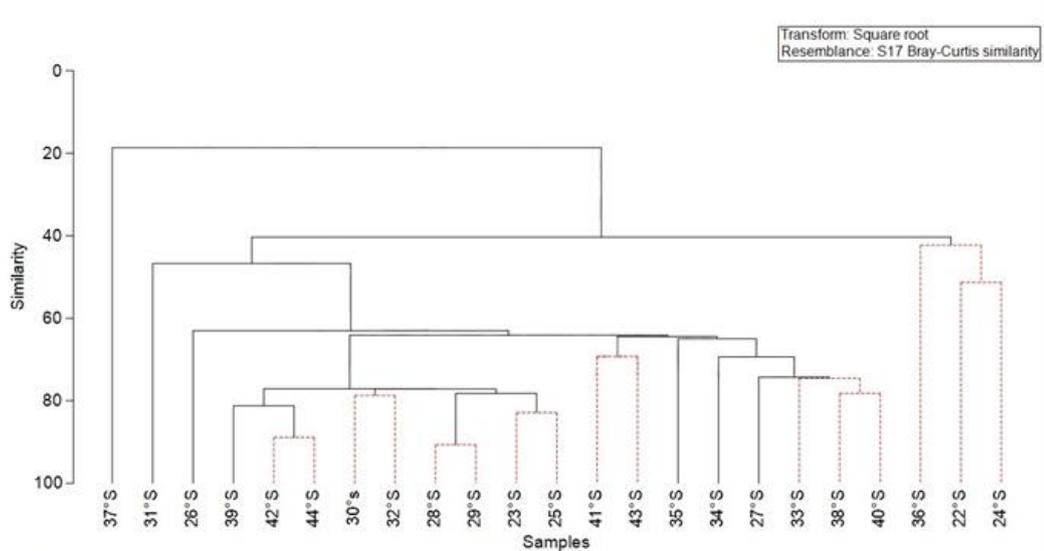
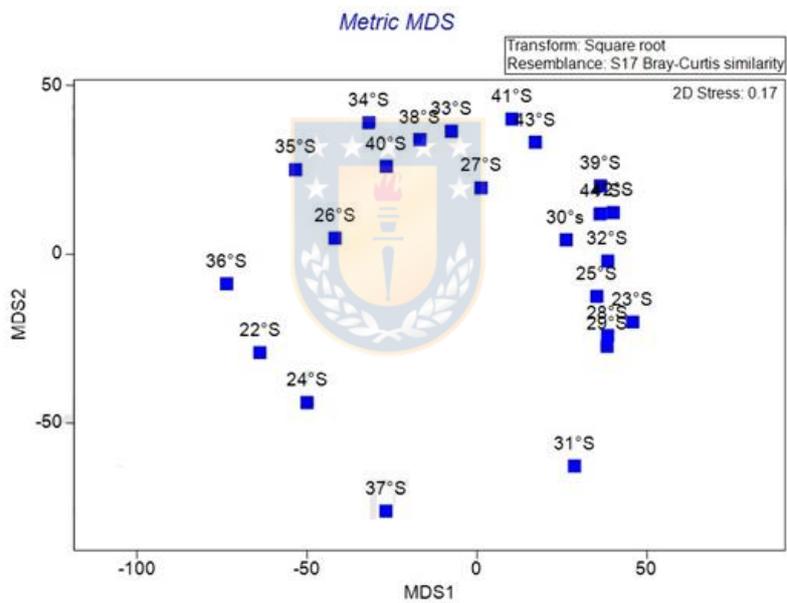


Figura 19. Mapas de abundancia (ind/cm³), riqueza de especies y diversidad (Shannon) de los foraminíferos planctónicos encontrados a lo largo de la costa de Chile.

Algo similar arrojó el cluster de similitud con el índice de Jaccard (riqueza de especies), en donde no se observó la formación de grupos entre latitudes cercanas. Por lo cual se observó una mezcla de las latitudes del norte, centro y sur de Chile, formándose 2 pequeños grupos. Los cuales no fueron estadísticamente significativos, de acuerdo al SIMPROF test, sin embargo, dichos conglomerados mostraron similitudes entre el 80 y 90% (Figura 21a). Así mismo, el análisis MDS arrojó una dispersión de las latitudes espacialmente, en donde no se detectó grupos o regiones biogeográficas, observándose una sobreposición entre las diferentes bandas latitudinales (Figura 21b).

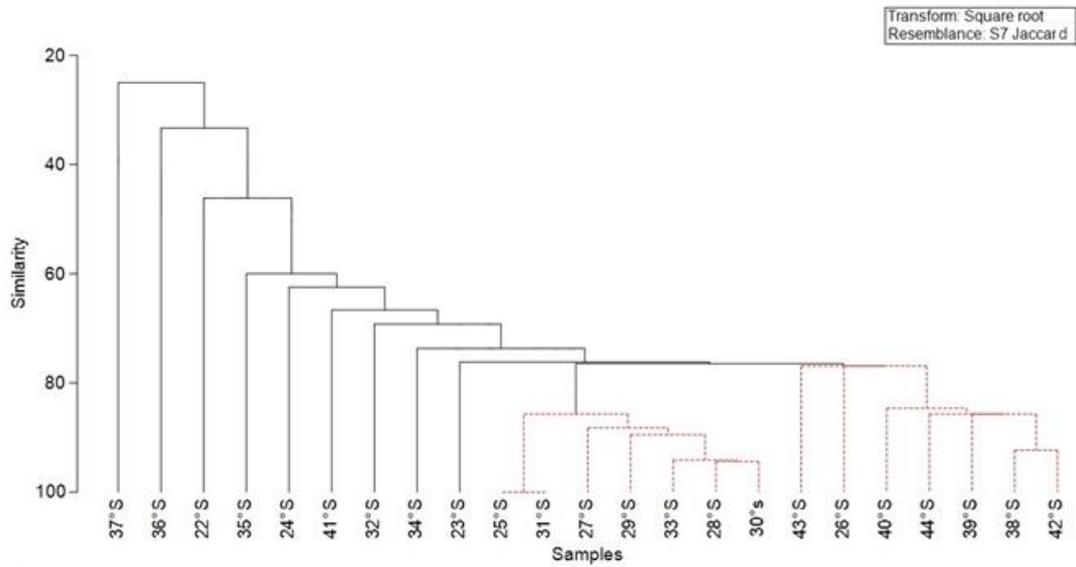


a).

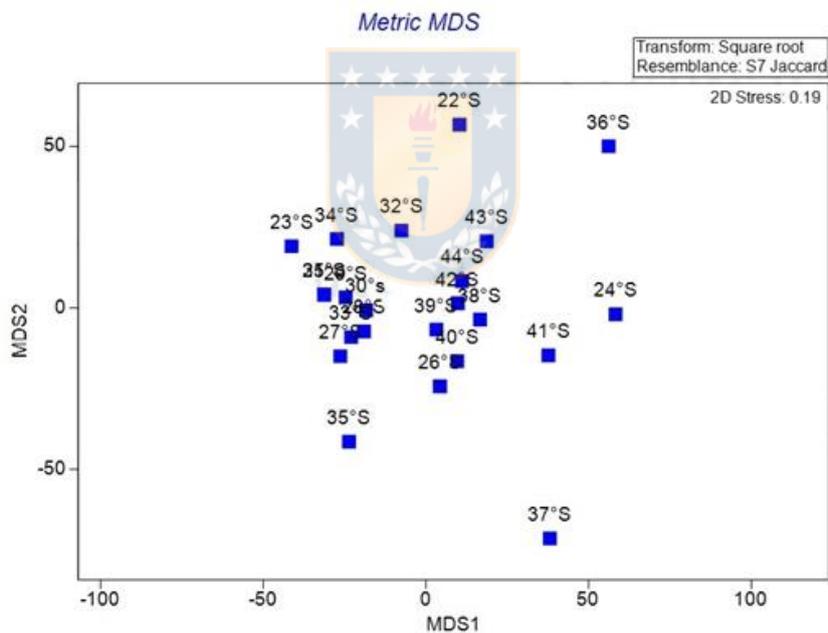


b).

Figura 20. a). Cluster de similitud con SIMPROF test y b). Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS) basado en el índice de Bray Curtis para foraminíferos planctónicos registrados para la costa de Chile.



a).



b).

Figura 21. a). Cluster de similitud con SIMPROF test y b). Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS) basado en el índice de Jaccard para foraminíferos planctónicos registrados para la costa de Chile.

Lo anterior es corroborado por el nMDS para ambos índices de similitud, donde se observó la sobreposición y mezcla de las latitudes del norte y sur. Sumado a la gran distancia evidenciada entre varios puntos de

muestreo de latitudes cercanas geográficamente (latitudes del norte o sur), reflejando una gran disimilitud entre estos sitios, lo que corrobora la ausencia de un patrón de distribución y por ende de regiones biogeográficas (Figura 22a y b).

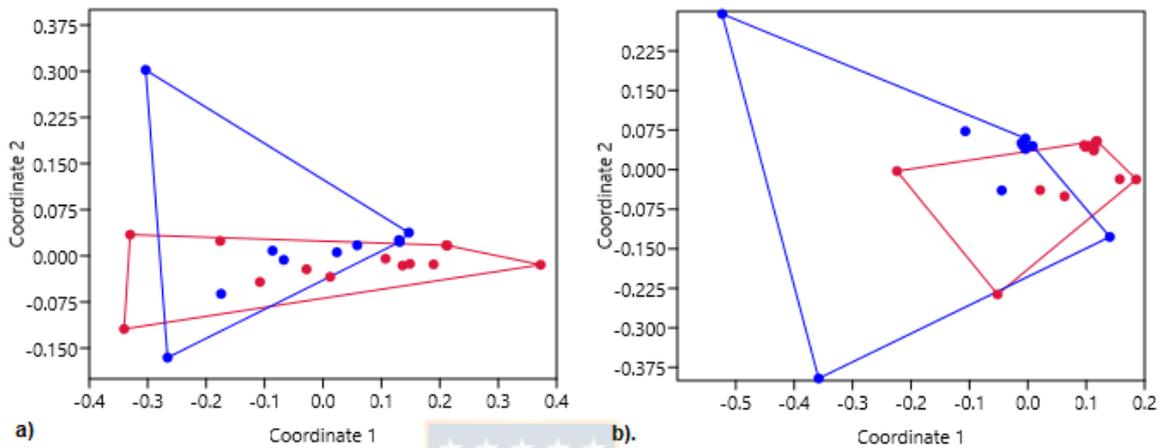


Figura 22. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) basado en Bray Curtis (a) y Jaccard (b) para foraminíferos planctónicos de la costa de Chile.*puntos rojos indican latitudes norte (22°S-35°S) y los puntos azules latitudes sur (36°S-44°S).

La sobreposición y ausencia de regiones biogeográficas a lo largo del gradiente latitudinal descrito anteriormente, coincidió con la concentración importante de abundancias de especies de diferentes tipos de hábitat a los 31°S. Donde se registró la máxima cantidad de individuos de especies subtropicales y de aguas cálidas (361 ind/cm³), de especies de aguas frías y de surgencia (3264 ind/cm³), junto con las especies tolerantes a amplios rangos de temperatura y salinidad (1297 ind/cm³). Mientras que en las demás latitudes, no se observaron mayores fluctuaciones o diferencias marcadas entre estas (Figura 23a).

Con respecto a riqueza, la mayor cantidad de especies de aguas subtropicales y cálidas (*e.g.* *P. obliquiloculata*, *G.scitula* y *N. dutertrei*),

se evidenció en latitudes del norte y centro de la costa (22°S, 25°S, 31°S y 34°S), registrándose entre 9 y 12 especies. Mientras que al sur de los 36°S, la riqueza permaneció baja (entre 1 y 5 especies). Las especies de aguas frías, subpolares y de surgencia (*e.g.* *N. pachyderma*, *N. incompta* y *G. glutinata*), incrementaron a los 30°S y 31°S (7 especies), así como también a los 38°S, 32°S y 44°S (Anexo 5). Por lo cual la diversidad de estas especies fue parchosa y no se observó una tendencia hacia el aumento o disminución de especies al aumentar o disminuir la latitud. Finalmente, las especies con amplia tolerancia ambiental (*e.g.* *G. bulloides*, *Orbulina universa* y *Globoconella inflata*), variaron poco a lo largo del gradiente latitudinal, comparado con los grupos descritos previamente. De manera que se detectaron latitudes con un incremento de estas especies (máximo 6) y permaneció constante en las latitudes siguientes, tal como se mostró a los 25°S y entre los 27°S, 33°S y 38°S. Además, es importante resaltar que dichos grupos de foraminíferos planctónicos evidenciaron un quiebre a los 37°S, donde la riqueza de especies disminuyó para los 3 grupos (figura 23b).

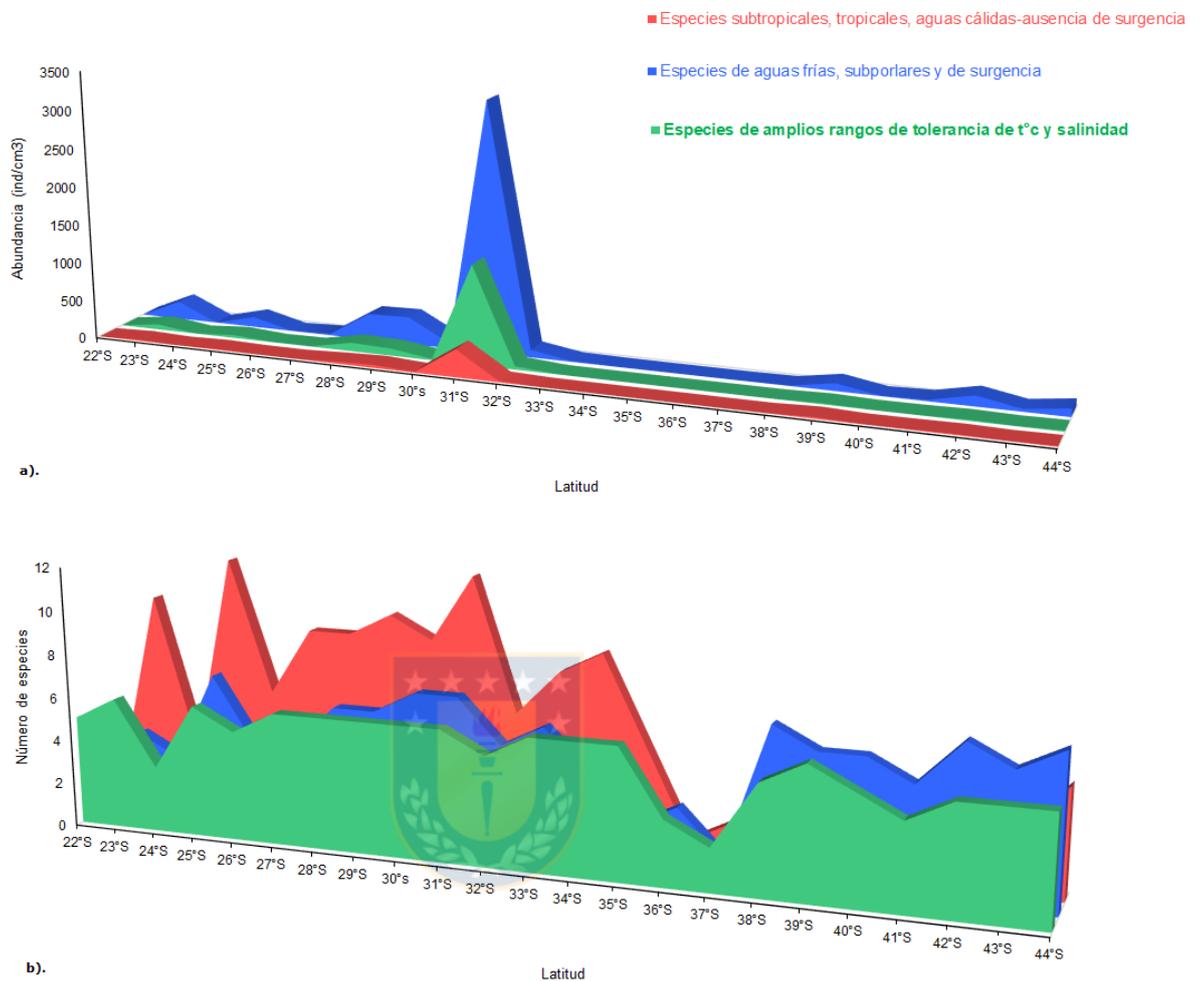


Figura 23. Abundancia (a.) y número de especies (b.) de foraminíferos planctónicos de acuerdo a su tipo de hábitat en la costa de Chile. *Color rojo: especies subtropicales, tropicales, aguas cálidas y no surgencia; color azul: especies de agua frías, subpolares y de surgencia, verde: especies de amplios rangos de tolerancia de temperatura y salinidad.

6.2. Objetivo 2

6.2.1. Variables ambientales que influyen en la distribución a escala regional-Foraminíferos Bentónicos

De acuerdo al análisis de regresión lineal de mínimos cuadrados ordinarios (OLS) realizado para la RTC, se observó que las variables

ambientales que influyen en la comunidad de foraminíferos bentónicos varían de acuerdo a la riqueza, abundancia y diversidad de especies. En el caso de la diversidad (H'), el 46% de esta estuvo explicada por la concentración de silicatos, clorofila y % de arcilla ($AICc= 43.4$), siendo los silicatos la única variable explicatoria significativa ($p<0.01$). Por otra parte, el 28% de la riqueza de especies estuvo determinada por la temperatura, oxígeno, clorofila, nitratos, % de arcilla y % de limo, donde ninguna de estas variables fue significativa (Tabla VIII).

Con respecto a las autorregresiones espaciales simultáneas (SAR) realizadas en la RTC, la diversidad, abundancia y riqueza fueron explicadas en mayor medida, comparado con los resultados del OLS. De manera que, el 69% de la diversidad estuvo influida por la temperatura, concentración de oxígeno, clorofila, silicatos, fosfatos, tipo de sustrato (% arcilla, % limo, % arena) y la profundidad ($AICc= 76.57$), no evidenciándose una significancia en dichas variables ($p>0.01$). Mientras que la riqueza de especies estuvo determinada en un 52% por la salinidad, temperatura, oxígeno, clorofila, nutrientes (silicatos, fosfatos y nitratos), tipo de sustrato (% arcilla, % limo, % arena) y la profundidad ($AICc=258.43$). En donde los nitratos correspondieron a la variable explicatoria significativa ($p<0.01$). Por último, el 27% de la abundancia estuvo determinada por la temperatura, clorofila, nitratos, fosfatos y tipo de sustrato ($AICc=469.74$), los cuales no mostraron significancia ($p>0.01$) (Tabla VIII).

Tabla VIII. Análisis de regresión lineal de mínimos cuadrados ordinarios (OLS) y autorregresiones espaciales simultáneas (SAR), entre las variables ambientales obtenidas y las variables respuesta (R = riqueza de

especies, A= abundancia y H'= diversidad de Shannon) * ■ Indica variables explicatorias significativas (p<0.01).

Región Templada Cálida (entre los 22°-46°S)													
OLS													
r ² adj	AICc	Variable respuesta	Sal	T°C	O ₂	Clor	NO ₃	SiO ₃	PO ₄	% Arc	% Lim	% Are	Prof
0.46	43.4	(H')				X		X		X			
0.28	219.25	(R)		X	X	X	X			X	X		
SAR													
r ² adj	AICc	Variable respuesta	Sal	T°C	O ₂	Clor	NO ₃	SiO ₃	PO ₄	% Arc	% Lim	% Are	Prof
0.27	469.742	(A)		X		X	X		X	X	X	X	
0.69	76.577	(H')		X	X	X		X	X	X	X	X	X
0.52	258.432	(R)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Región Templada Fría (entre los 47°-53°S)													
OLS													
r ² adj	AICc	Variable respuesta	Sal	T°C	O ₂	Clor	NO ₃	SiO ₃	PO ₄	% Arc	% Lim	% Are	Prof
0.99	107.31	(A)	X										
0.8	157.622	(R)	X	X	X							X	
0.76	87.872	(H')			X					X	X	X	
SAR													
r ² adj	AICc	Variable respuesta	Sal	T°C	O ₂	Clor	NO ₃	SiO ₃	PO ₄	% Arc	% Lim	% Are	Prof
1	-63.923	(A)	X		X					X	X	X	
0.99	-88.658	(R)					X		X	X	X	X	
0.91	-136.081	(H')	X						X	X	X	X	

En el caso de la RTF, el análisis OLS evidenció que el 99% de la abundancia esta explicada por la salinidad (AICc=107.31), siendo esta variable significativa (p<0.01). De manera similar, el 80% de la riqueza de especies estuvo influida por la salinidad, % de arena, temperatura y oxígeno (AICc=157.62), siendo las dos primeras variables significativas (p<0.01). La diversidad por su parte, registró que el 76% de está explicada por la concentración de oxígeno y tipo de sustrato, encontrándose al % de arcilla como la variable explicatoria significativa.

Dado lo anterior, el análisis SAR mostró un porcentaje o r^2 ajustado mayor. Donde la salinidad, oxígeno y tipo de sustrato explicaron el 100% de la abundancia de foraminíferos ($AICc=-63.92$), observándose significancia en la totalidad de variables explicatorias ($p<0.01$). Lo anterior fue muy similar a lo reportado en la riqueza de especies, en la cual influyeron en un 99% los nitratos ($p<0.01$), fosfatos ($p<0.01$) y tipo de sustrato ($\%$ de arena con $p<0.01$) con un valor de $AICc$ igual a -136.08 . Por otra parte, el 91% de la diversidad estuvo explicada por la salinidad, fosfatos y tipo de sustrato, siendo significativas todas las variables ambientales, excepto el $\%$ de arena (Tabla IX).

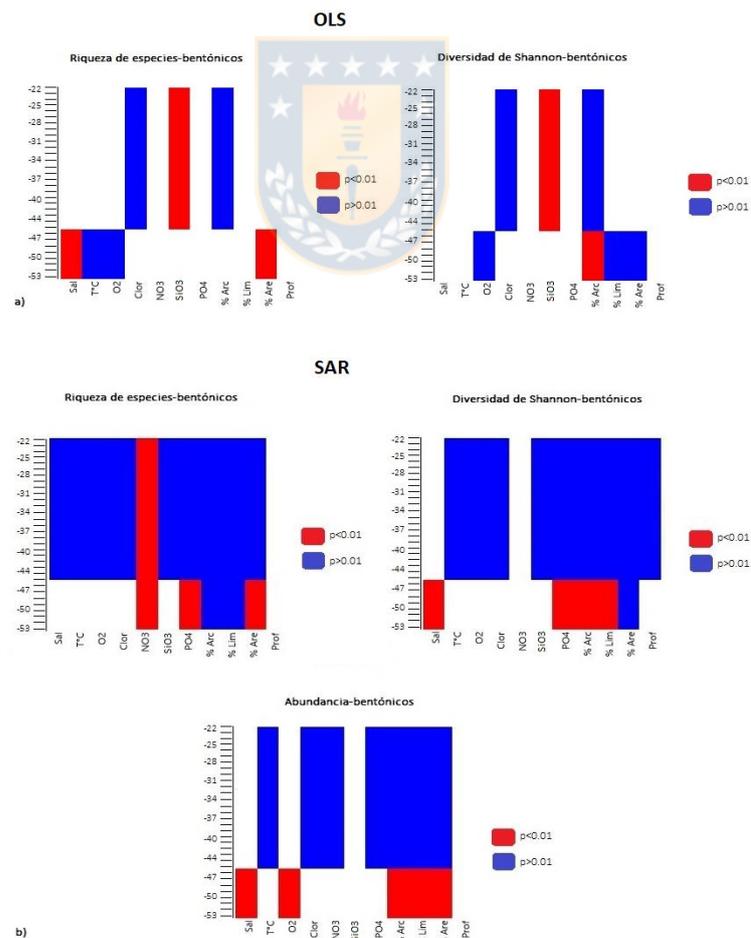


Figura 24. Variables ambientales significativas (rojo) y no significativas (azul) que influyeron en la riqueza de especies, diversidad de Shannon y

abundancia de foraminíferos bentónicos, a escala regional en la costa de Chile. Según el análisis OLS (a) y SAR (b).

Por lo tanto, los resultados anteriores permitieron observar un cambio a lo largo del gradiente latitudinal de las variables ambientales que influyen en la abundancia, riqueza y diversidad de foraminíferos bentónicos. En el cual considerando el análisis OLS, tanto la riqueza como diversidad de especies distribuida al norte de los 46°S, se vio influida por la clorofila, silicatos y % de arcilla. Diferente a lo encontrado en la comunidad de foraminíferos al sur de los 46°S, siendo afectada principalmente por la salinidad y tipo de sustrato, temperatura y oxígeno (Figura 25a). De manera similar, al estimar el efecto de las variables ambientales y la autocorrelación espacial (SAR), las variables que explicaron la estructura comunitaria variaron a través del rango latitudinal. En el cual se observó que al norte de los 46°S, la temperatura, oxígeno, clorofila, nutrientes (nitratos, silicatos, fosfatos), el tipo de sustrato y la profundidad influyen sobre la estructura comunitaria de los foraminíferos. En contraste con las especies distribuidas al sur de los 46°S, determinadas significativamente por el tipo de sustrato, salinidad y concentración de oxígeno (Figura 25b).

6.2.2. Variables ambientales que influyen en la distribución a escala regional-Foraminíferos Planctónicos

Con base en el análisis de regresión lineal de mínimos cuadrados ordinarios (OLS) para toda la comunidad de foraminíferos planctónicos en Chile, las variables ambientales que influyeron en el 58% de la riqueza de especies, correspondieron a la temperatura, salinidad y oxígeno (AICc= 101.96), siendo significativamente explicatorias con un valor de $p < 0.01$. Sumado a lo anterior, las autorregresiones espaciales simultáneas (SAR), permitieron detectar otras variables ambientales que influyeron en la

comunidad de foraminíferos, a parte de los descritos por el OLS. Además de presentar valores de r^2 ajustados más elevados, que indicaron un mayor efecto de las variables ambientales sobre la comunidad de los foraminíferos planctónicos (Tabla IX).

Por lo cual, la concentración de oxígeno, junto con la salinidad y temperatura determinaron el 72% de la riqueza de especies planctónicas (AICc=101.35), observándose al oxígeno como la única variable significativa ($p<0.01$). No obstante, sólo el 18% de la abundancia se encuentra afectada en solo por la temperatura, nutrientes (silicatos, fosfatos y silicatos) y la profundidad (AICc=399.02), en los cuales no se reportó una significancia ($p>0.01$). Por último, el 32% de la diversidad de Shannon estuvo explicada por la totalidad de variables estimadas (AICc=55.152). Sin embargo, la temperatura fue la única que afectó significativamente la estructura comunitaria, evidenciándose un valor $p<0.01$ (Tabla IX).

Tabla IX. Análisis de regresión lineal de mínimos cuadrados ordinarios (OLS) y autorregresiones espaciales simultáneas (SAR), entre las variables ambientales obtenidas y las variables respuesta (R= riqueza de especies, A= abundancia y H' = diversidad de Shannon). * ■ Indica variables explicatorias significativas ($p<0.01$).

Entre los 22°S- 44°S										
OLS										
r^2 adj	AICc	Variable respuesta	Sal	T°C	O ₂	Clor	NO ₃	SiO ₃	PO ₄	Prof
0.58	101.963	(R)	X	X	X					
SAR										
r^2 adj	AICc	Variable respuesta	Sal	T°C	O ₂	Clor	NO ₃	SiO ₃	PO ₄	Prof
0.72	101.35	(R)	X	X	X					
0.18	399.02	(A)		X	X		X	X	X	X
0.32	55.152	(H')	X	X	X	X	X	X	X	X

6.2.3. Rasgos ecológicos de los foraminíferos bentónicos y planctónicos a escala local

A partir de la estimación de isótopos en los caparazones de foraminíferos planctónicos y bentónicos, las señales de δC^{13} más elevadas se obtuvieron en los testigos de los 23°S (GeoB15011-4) y 25°S (GeoB15007-4) a profundidades de 1113 m y 920 m respectivamente, con valores entre 0.70 ‰ y 1.15 ‰. A diferencia de las latitudes de los 24°S (GeoB15012-2) a y 27°S (GeoB15022-2), en donde los valores de δC^{13} fluctuaron entre -0.13 ‰ y 0.30 ‰. Por otra parte, el δO^{18} arrojó un valor máximo de 5.86 ‰ y un mínimo de 2.05 ‰ para todas las latitudes locales, encontrándose las señales más elevadas a los 23°S y 25°S (entre 4.1 y 5.86). Seguido de las muestras obtenidas en los 28°S, 26°S y 24°S, registrando cantidades de δO^{18} que no superaron los 4.07 ‰. Mientras que las muestras obtenidas en los 27°S, indicaron los valores más bajos (2.13-2.29 ‰) (Tabla X).

Tabla X. Valores de δC^{13} y δO^{18} obtenidos en caparazones de foraminíferos planctónicos y bentónicos entre los 23°S y 28°S.

Testigo	Lat	Prof (m)	δC^{13} (‰)	δO^{18} (‰)
GeoB15004-4_5-8 cm	28.06	1200	0.929	3.977
GeoB15004-4_8-11 cm	28.06	1200	0.692	4.025
GeoB15004-4_11-15 cm	28.06	1200	0.716	3.912
GeoB15004-4_15-18 cm	28.06	1200	0.667	3.904
GeoB15022-2_5-10 cm	27.19	545	-0.131	2.058
GeoB15022-2_11-21 cm	27.19	545	0.177	2.263
GeoB15022-2_21-28 cm	27.19	545	0.206	2.135
GeoB15022-2_28-31 cm	27.19	545	0.278	2.226
GeoB15022-2_31-32 cm	27.19	545	0.301	2.298
GeoB15008-2_5-7 cm	26.09	539	0.890	3.755

GeoB15008-2_7-9 cm	26.09	539	0.666	3.448
GeoB15008-2_9-11 cm	26.09	539	0.479	3.919
GeoB15008-2_11-12 cm	26.09	539	-0.201	3.963
GeoB15007-4_5-9 cm	25.93	920	0.667	4.484
GeoB15007-4_9-13 cm	25.93	920	0.916	4.139
GeoB15007-4_13-17 cm	25.93	920	0.973	4.645
GeoB15007-4_17-21 cm	25.93	920	0.561	4.572
GeoB15012-2_11-14 cm	24.46	529	0.120	3.904
GeoB15012-2_14-17 cm	24.46	529	0.097	4.076
GeoB15012-2_17-20 cm	24.46	529	0.095	3.216
GeoB15011-4_5-8 cm	23.28	1113	0.730	4.640
GeoB15011-4_8-11 cm	23.28	1113	1.156	4.279
GeoB15011-4_11-14 cm	23.28	1113	0.960	4.683
GeoB15011-4_14-18 cm	23.28	1113	0.894	5.863

De acuerdo a estos resultados, las señales isotópicas de δC^{13} y δO^{18} se agruparon por latitudes formando 4 ecogrupos. El primero de ellos incluyó todas las muestras obtenidas a los 24°S, reflejando valores de 0.09 ‰ a 0.12 ‰ para el δC^{13} , y entre 3.21 ‰ a 4.07 ‰ en el caso del δO^{18} . El segundo ecogrupo estuvo conformado por las señales isotópicas obtenidas a los 27°S, caracterizado por mostrar cantidades bajas de ambas relaciones isotópicas, indicando valores de δC^{13} desde -0.13 ‰ hasta 0.30 ‰ y δO^{18} de 2.05 ‰ a 2.29 ‰. Diferente a lo encontrado en el tercer ecogrupo, en el que se encontraron muestras de los 26°S y 28°S, con señales de δC^{13} relativamente elevadas (hasta de 0.92 ‰), así como también el δO^{18} que llegó a 4.06 ‰. Finalmente, el último ecogrupo conformó las muestras obtenidas a los 23°S y 25°S, indicando los valores máximos de δC^{13} (1.15 ‰ y δO^{18} (5.86 ‰) (Figura 25).

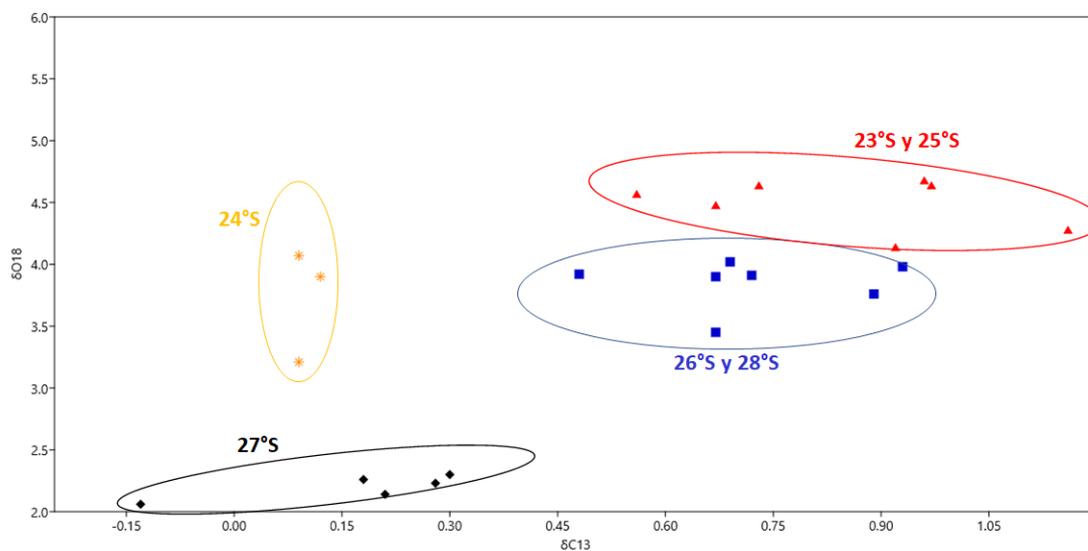


Figura 25. Ecogrupos formados a partir de los valores de δC^{13} y δO^{18} en los caparazones de los foraminíferos encontrados a escala local (entre los $23^{\circ}S$ y $28^{\circ}S$).

Lo anterior fue corroborado por el cluster de similitud con distancia euclidiana, en el que se evidenció la formación de los 4 ecogrupos anteriormente descritos. Los cuales mostraron una similitud cercana a 0.5, a excepción del ecogrupo 1, que evidenció una similitud de 0.3 (Figura 26a). De manera similar, el análisis de nMDS reflejó los ecogrupos formados y los ubicó espacialmente distantes entre sí, sobre todo el ecogrupo 1 ($27^{\circ}S$), siendo este el más disímil. A diferencia del ecogrupo 1 ($24^{\circ}S$), que se mostró levemente sobrelapado con el ecogrupo 3 ($26^{\circ}S$ y $28^{\circ}S$) (Figura 26b). Por lo tanto, los resultados del Análisis de Similitud (ANOSIM) indicaron que existen diferencias significativas entre las bandas latitudinales ($R=0.77$ y valor $p<0.05$), siendo significativamente diferentes los ecogrupos entre sí, registrando valores $p<0.05$ (Tabla XI).

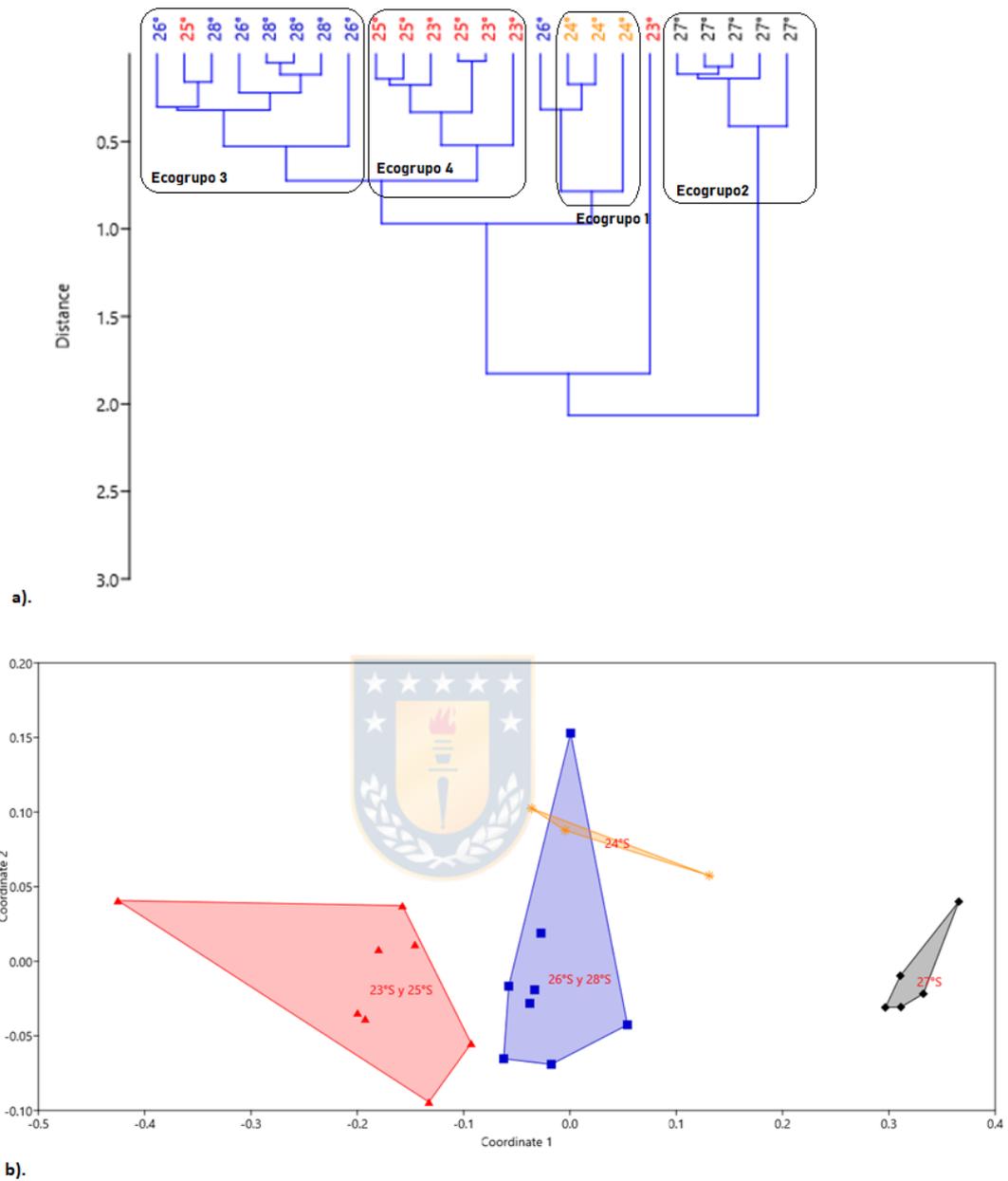


Figura 26. a). Cluster de similitud y b). análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) basado en la distancia euclidiana, de acuerdo a los valores de δC^{13} y δO^{18} encontrados en los foraminíferos a escala local (entre los 23°S y 28°S).

Tabla XI. Análisis de similitud (ANOSIM) entre los ecogrupos formados a escala local. de acuerdo a los valores de δC^{13} y δO^{18} obtenidos en foraminíferos.

ANOSIM				
Valor <i>p</i>	0.0001			
R	0.77			
ANOSIM entre grupos				
	Ecogrupo 1	Ecogrupo 2	Ecogrupo 3	Ecogrupo 4
Ecogrupo 1		0.0163	0.03	0.0174
Ecogrupo 2	0.0163		0.0008	0.0012
Ecogrupo 3	0.03	0.0008		0.0007
Ecogrupo 4	0.0174	0.0012	0.0007	

6.3. Objetivo Específico 3

6.3.1. Procesos Ecológicos-Foraminíferos Bentónicos

De acuerdo a los resultados obtenidos en el análisis SAR del objetivo 2, tanto la riqueza de especies como diversidad de Shannon en la RTC, estuvo explicada por el ingreso de energía al medio marino, indicado por la temperatura promedio del mar. Junto con la hipótesis de productividad, en la cual los nitratos y fosfatos explicaron en gran medida la riqueza y diversidad respectivamente. Mientras que la hipótesis de límites ecológicos, representada en este caso por la disponibilidad de oxígeno, se evidencio como un mecanismo determinante en la riqueza de especies de esta región biogeográfica (Tabla XII).

Esto fue diferente a lo obtenido en la RTF, donde la heterogeneidad espacial, indicada a través del tipo de sustrato (% de arcilla y % de limo) influyó directamente en la riqueza y diversidad de especies. Así mismo,

comparada con la RTC, la productividad explicada por los nitratos en la riqueza de especies y fosfatos en la diversidad de Shannon, influyó considerablemente en estos parámetros comunitarios. Mientras que la hipótesis de límites ecológicos, medida a través de la salinidad, estuvo influyendo fuertemente en la diversidad de especies (H') (Tabla XII).

Tabla XII. Hipótesis ecológicas que influyen en las regiones biogeográficas de foraminíferos bentónicos a lo largo de la costa de Chile, según el análisis SAR. * RTC: Región Templada Cálida y RTF: Región templada Fría. recuadros indican las principales hipótesis ecológicas que influyen en la riqueza y diversidad de especies.

RTC (22°S-44°S)						
Hipótesis ecológica	Variable predictora	Coef. de regresión estand.	Significancia	r2 adj	AICc	Variable respuesta
Energía	Temperatura (°C)	1.01	>0.01	0.52	258.43	Riqueza
Productividad	Nitratos	1.33	<0.01			
Límites ecológicos	Oxígeno	0.84	>0.01			
Heterogeneidad espacial	%Limo	0.43	>0.01	0.69	76.57	Diversidad
Productividad	Silicatos	0.24	>0.01			
Heterogeneidad espacial	% Arcilla	-0.65	>0.01			
Heterogeneidad espacial	% Arena	-0.18	>0.01			
Productividad	Clorofila	-0.10	>0.01			
Límites ecológicos	Salinidad	-0.34	>0.01			
Productividad	Fosfatos	0.91	<0.01			
Energía	Temperatura (°C)	0.53	>0.01	0.99	-88.65	Riqueza
Productividad	Clorofila	0.25	>0.01			
Heterogeneidad espacial	Profundidad	0.21	>0.01			
Heterogeneidad espacial	% Limo	0.20	>0.01			
Límites ecológicos	Oxígeno	0.19	>0.01			
Productividad	% Arena	-0.31	>0.01			
Productividad	% Arcilla	-0.64	>0.01			
Productividad	Silicatos	-0.97	>0.01	0.91	-136.08	Diversidad
Productividad	Nitratos	0.92	<0.01			
Heterogeneidad espacial	% Arcilla	0.53	>0.01			
Heterogeneidad espacial	% Limo	0.01	>0.01			
Productividad	Fosfatos	-1.48	<0.01			
Heterogeneidad espacial	% Arena	-1.08	<0.01			
Productividad	Fosfatos	2.95	<0.01			
Límites ecológicos	Salinidad	2.23	<0.01			
Heterogeneidad espacial	% Arcilla	1.57	<0.01			
Heterogeneidad espacial	% Limo	0.62	<0.01			
Heterogeneidad espacial	% Arena	0.00	>0.01			

Con base en el análisis OLS para la RTC, las hipótesis ecológicas que explican la riqueza y diversidad de especies varían entre sí. Por lo cual, en el caso de la riqueza, los mecanismos que están influyendo en mayor

medida son los límites ecológicos representados por la disponibilidad de oxígeno en el ambiente y la productividad, evidenciada por la concentración de nitratos. La diversidad de especies (H') por otro lado, estuvo determinada únicamente por la hipótesis de productividad, siendo los silicatos y la clorofila las variables predictoras de este modelo (Tabla XIII).

Lo anterior fue diferente a los resultados estimados para la RTF, siendo la hipótesis de límites ecológicos, indicados por la concentración de salinidad y la heterogeneidad del sustrato (% de arena), los mecanismos más influyentes sobre la riqueza de especies. Por otro lado, se evidenció que la diversidad está explicada únicamente por la heterogeneidad espacial, donde el tipo de sustrato (% de arcilla y % de limo) desempeña un papel primordial en la comunidad de foraminíferos bentónicos (Tabla XIII).

Tabla XIII. Hipótesis ecológicas que influyen en las regiones biogeográficas de foraminíferos bentónicos a lo largo de la costa de Chile, según el análisis OLS. * RTC: Región Templada Cálida y RTF: Región templada Fría). recuadros indican las principales hipótesis ecológicas que influyen en la riqueza y diversidad de especies.

RTC (22°S-44°S)						
Hipótesis ecológica	Variable predictoras	Coef. de regresión estand.	Significancia	r2 adj	AICc	Variable respuesta
Límites ecológicos	Oxígeno	0.933	>0.01	0.28	219.25	Riqueza
Productividad	Nitratos	0.756	>0.01			
Energía	Temperatura	0.507	>0.01			
Heterogeneidad espacial	% Limo	0.495	>0.01			
Heterogeneidad espacial	% Arcilla	-0.565	>0.01	0.46	43.4	Diversidad
Productividad	Clorofila	-0.267	>0.01			
Productividad	Silicatos	-0.711	<0.01			
Productividad	Clorofila	0.278	>0.01			
Heterogeneidad espacial	% Arcilla	-0.251	>0.01			
RTF (46°S-53°S)						
Hipótesis ecológica	Variable predictoras	Coef. de regresión estand.	Significancia	r2 adj	AICc	Variable respuesta
Límites ecológicos	Salinidad	1.394	<0.01	0.81	157.62	Riqueza
Heterogeneidad espacial	% Arena	-0.798	<0.01			
Energía	Temperatura	-0.46	>0.01	0.76	87.87	Diversidad
Límites ecológicos	Oxígeno	-0.23	>0.01			
Heterogeneidad espacial	% Arcilla	1.33	<0.01			
Heterogeneidad espacial	% Limo	0.419	>0.01			
Heterogeneidad espacial	% Arena	-0.361	>0.01			
Límites ecológicos	Oxígeno	-0.79	>0.01			

6.3.2. Procesos Ecológicos-Foraminíferos Planctónicos

Según los resultados del análisis SAR, la estructura comunitaria de los foraminíferos planctónicos de todo el rango latitudinal, se encontró explicada por la hipótesis de productividad, tanto para la riqueza como para la diversidad de especies (H'). Sin embargo, la variable predictora de dicho modelo estuvo representada por la disminución del oxígeno, para el caso de la riqueza de especies y por la disminución en la temperatura en la diversidad. Además, este último parámetro comunitario estuvo influido también por la hipótesis de límites ecológicos, indicado por la salinidad (Tabla XIV).

Tabla XIV. Hipótesis ecológicas que influyen en la distribución de los foraminíferos planctónicos de la costa de Chile, con base en los análisis SAR y OLS. *Recuadros indican las principales hipótesis ecológicas que influyen en la riqueza y diversidad de especies

SAR						
Hipótesis ecológica	Variable predictora	Coef. de regresión estand.	Significancia	r2 adj	AICc	Variable respuesta
Productividad	Oxígeno	-0.34	<0.01	0.72	101.35	Riqueza
Límites ecológicos	Salinidad	0.17	>0.01			
Productividad	Temperatura	-0.11	>0.01	0.32	55.15	Diversidad
Productividad	Temperatura	-1.82	<0.01			
Límites ecológicos	Salinidad	0.77	>0.01			
Heterogeneidad espacial	Profundidad	0.36	>0.01			
Productividad	Fosfatos	0.10	>0.01			
Productividad	Oxígeno	-0.50	>0.01			
Productividad	Silicatos	-1.66	>0.01			
Productividad	Clorofila	-0.12	>0.01			
Productividad	Nitratos	-0.41	>0.01			
OLS						
Hipótesis ecológica	Variable predictora	Coef. de regresión estand.	Significancia	r2 adj	AICc	Variable respuesta
Límites ecológicos	Salinidad	0.63	<0.01	0.58	101.96	Riqueza
Productividad	Oxígeno	-0.75	<0.01			
Productividad	Temperatura	-0.59	<0.01			

Finalmente, de acuerdo a lo descrito en el análisis OLS para la comunidad de foraminíferos planctónicos, se encontró que la riqueza de especies está determinada en gran parte por dos hipótesis ecológicas, la primera de estas

correspondió a los límites ecológicos reflejados por la concentración de salinidad en el medio. La segunda, hizo referencia a la productividad, donde la disminución de la temperatura y el oxígeno fueron las variables explicatorias de este modelo (Tabla XIV).

6.3.3. Procesos Históricos-Evolutivos-Foraminíferos Bentónicos

Los resultados del índice de distinción taxonómica ($\Delta+$) arrojaron valores mínimos de 1.18 y máximos de 1.32 entre las bandas latitudinales de los 22°S y 47°S. Los cuales fueron considerados valores invariantes, encontrándose dentro del límite inferior y superior del modelo nulo. Mientras que, entre los 48°S y 52°S los valores de $\Delta+$ fueron bajos (entre 1.09 y 1.13) y estuvieron por debajo de los límites superior e inferior del modelo nulo. Esto indicó que, al norte de los 47°S el gradiente de diversidad de foraminíferos no estuvo influido por procesos histórico-evolutivos. Diferente a lo ocurrido al sur de los 47°S, donde estos procesos están influyendo sobre la diversidad de especies. No obstante, al detectarse valores bajos de $\Delta+$ los mecanismos históricos-evolutivos estarían indicando una pérdida de diversidad filogenética (Figura 27).

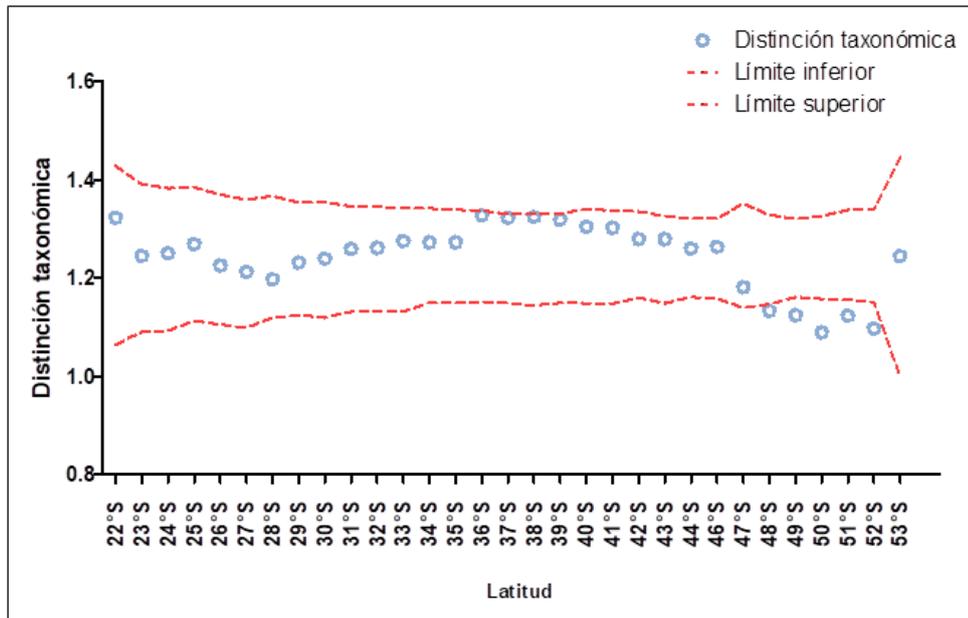


Figura 27. Índice de distinción taxonómica ($\Delta+$) obtenido para los foraminíferos bentónicos a lo largo de la costa de Chile.

Por otro lado, a partir del método de punto medio, el gradiente de diversidad de los foraminíferos bentónicos indicó la presencia del efecto Rapoport. En el cual, el rango medio latitudinal de estos organismos aumentó a medida que la latitud incrementó, evidenciándose una correlación significativa ($p < 0.05$) de 0.31. De modo que el rango de distribución de las especies bentónicas aumenta desde zonas templadas a áreas más frías (Figura 28).

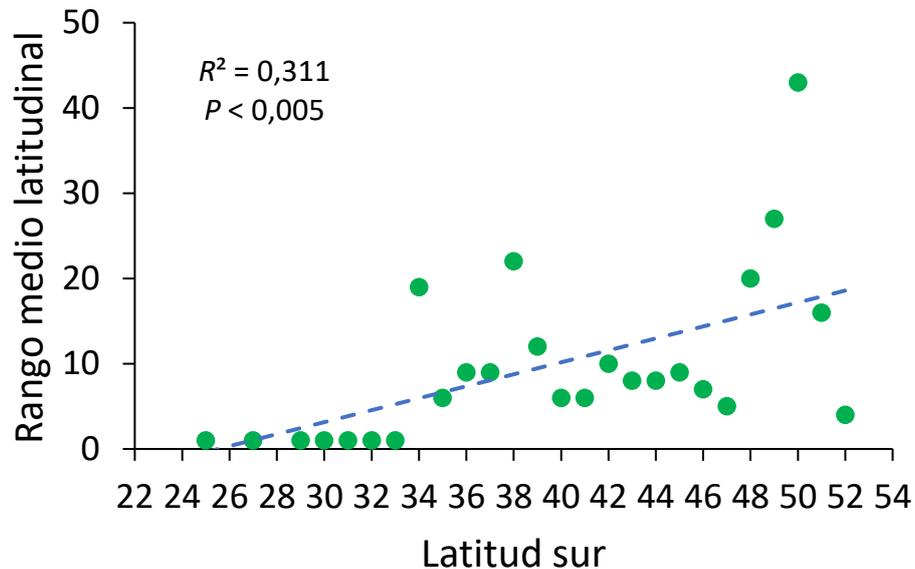


Figura 28. Efecto Rapoport para los foraminíferos bentónicos de la costa de Chile, donde se evidencia la correlación entre la latitud y el rango medio latitudinal.

Al estimar los componentes de la diversidad β en los foraminíferos bentónicos, se encontró que el anidamiento de especies (β_{SNE}) es mayor que el recambio (β_{SIM}) en la RTC para ambos índices de similitud, registrándose 0.52 para Sorensen (β_{SNE}) y 0.49 para Jaccard (β_{JNE}). Mientras que el recambio de especies fue del 0.22 y 0.36 para Sorensen (β_{SIM}) y Jaccard (β_{JTU}) respectivamente. Por otro lado, la diversidad β en la RTF, estuvo conformada por un mayor recambio de especies según la similitud de Jaccard ($\beta_{JTU} = 0.44$ y $\beta_{JNE} = 0.28$). Diferente a lo reportando por Sorensen, el cual indicó que el recambio y anidamiento de especies fue igual ($\beta_{SIM} = 28\%$ y $\beta_{SNE} = 28\%$) para esta región biogeográfica (Tabla XV).

Tabla XV. Valores de recambio y anidamiento (diversidad β) de la comunidad de foraminíferos bentónicos, con base en los índices de Sorensen y Jaccard para las regiones biogeográficas de la costa de Chile.

Índice de Sorensen			
Región biogeográfica	Recambio (β_{SIM})	Anidamiento (β_{SNE})	Diversidad β_{SOR}
RTC	0.22	0.52	0.74
RTF	0.28	0.28	0.56
Índice de Jaccard			
Región biogeográfica	Recambio (β_{JTU})	Anidamiento (β_{JNE})	Diversidad β_{JAC}
RTC	0.36	0.49	0.85
RTF	0.44	0.28	0.72

Lo anteriormente mencionado indicó que según el índice de Sorensen, el anidamiento de especies desempeñó un rol más importante en la composición de especies de la RTC ($\beta_{SNE} = 0.52$), comparado con el recambio de especies donde su efecto fue más atenuado ($\beta_{SIM} = 0.22$). La RTF por su parte, mostró que el recambio y anidamiento de especies tienen igual efecto sobre la diversidad de esta región ($\beta_{SIM} = 0.28$ y $\beta_{SNE} = 0.28$) (Figura 29a). De manera similar al índice de Sorensen, Jaccard registró un rol más importante del anidamiento en la diversidad de especies encontrada para la RTC ($\beta_{JNE} = 0.49$), comparada con el recambio ($\beta_{JTU} = 0.36$). Sin embargo, según este índice en la RTF, el recambio generó un mayor efecto sobre la composición de especies ($\beta_{JTU} = 0.44$), contrastada con el anidamiento ($\beta_{JNE} = 0.28$) (Figura 29b).

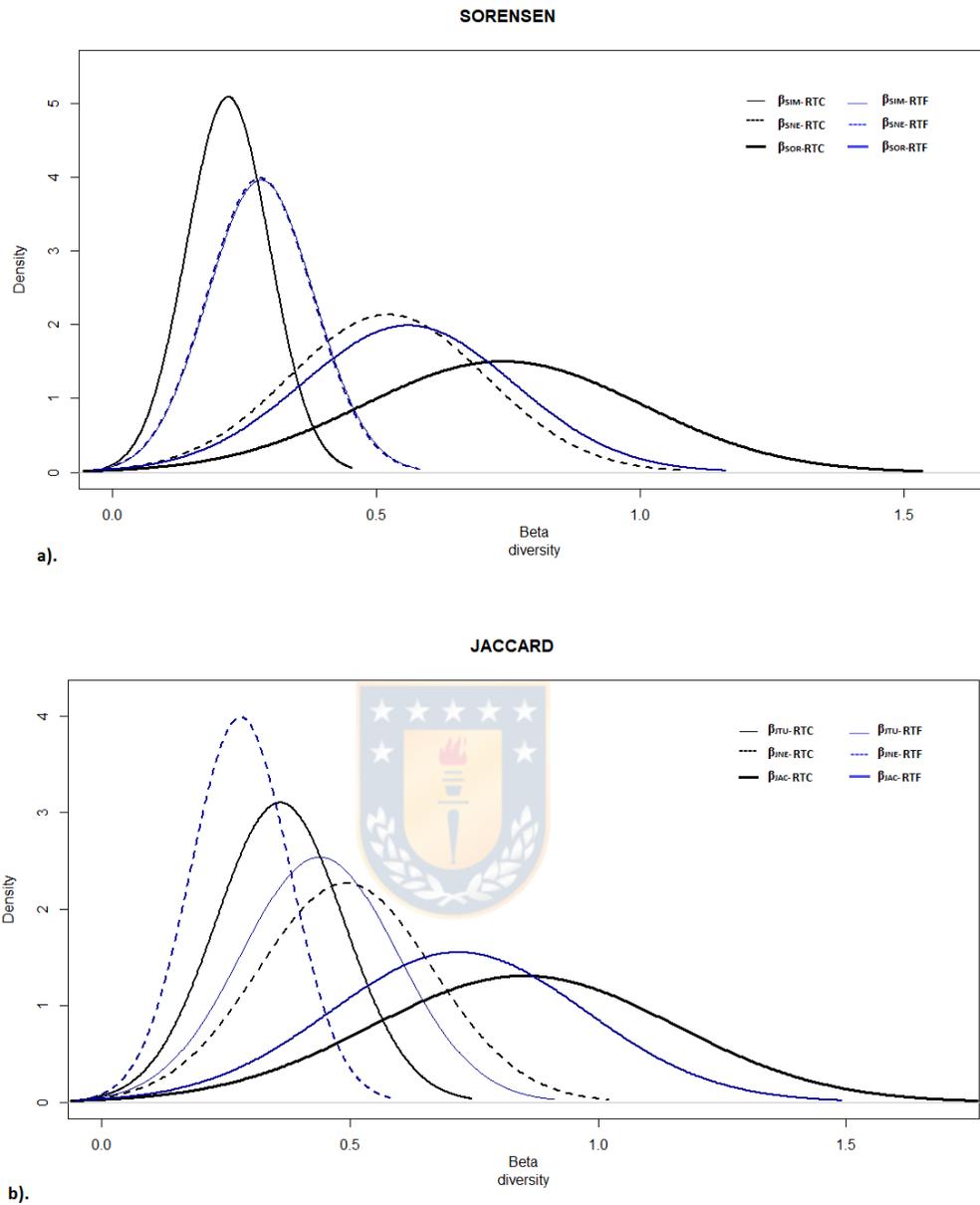


Figura 29. Procesos de recambio y anidamiento que influyen en cada una de las regiones biogeográficas de los foraminíferos bentónicos de Chile, según el índice de Sorensen (a). y Jaccard (b). *Líneas azules correspondieron a la RTF, líneas negras corresponden a la RTC.

6.3.4. Procesos Históricos-Evolutivos-Foraminíferos Planctónicos

El índice de distinción taxonómica (Δ^+) estimado para la comunidad de foraminíferos planctónicos, osciló entre 1.0 y 1.15, encontrándose los

valores más bajos desde la latitud de los 22°S hasta los 24°S. No obstante, estos valores estuvieron justo entre los límites inferior y superior del modelo nulo. Al sur de los 25°S y hasta los 34°S, los valores de $\Delta+$ se mantuvieron relativamente constantes (fluctuaron entre 1.09 y 1.10), y a partir de la banda latitudinal de los 25°S hasta los 44°, se detectó un leve aumento de dichos valores, variando entre 1.12 y 1.15. Los cuales se encontraron dentro de los rangos del modelo nulo. Por lo tanto, la totalidad de valores de $\Delta+$ fueron invariantes y representaron una atenuación de los procesos histórico-evolutivos involucrados en el aumento o disminución de la diversidad filogenética de este grupo (Figura 30).

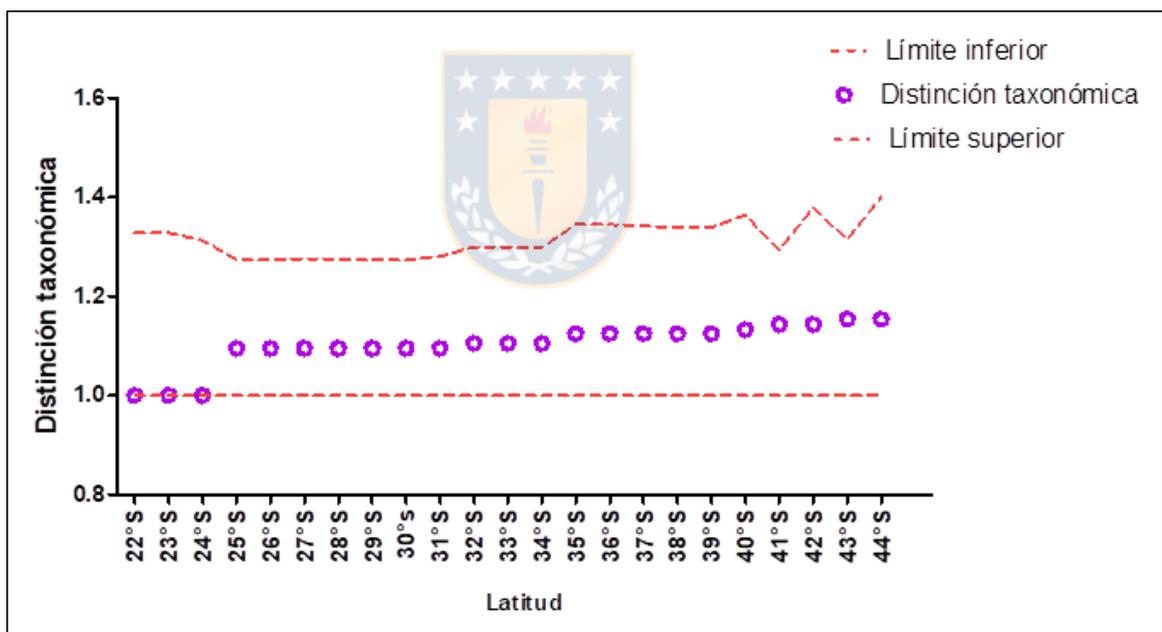


Figura 30. Índice de distinción taxonómica ($\Delta+$) obtenido para los foraminíferos planctónicos a lo largo de la costa de Chile.

Por otro lado, la correlación de Pearson entre el rango medio latitudinal de las especies planctónicas y el gradiente latitudinal indicó la presencia de un efecto Rapoport, donde la correlación es baja ($R^2=0.03$) pero significativa ($p<0.05$). De manera que se observó un incremento de los

rangos de distribución desde zonas templadas hacia áreas templadas frías, indicando un aumento en la distribución de las especies desde ambientes óptimos hacia condiciones ambientales subóptimas (Figura 31).

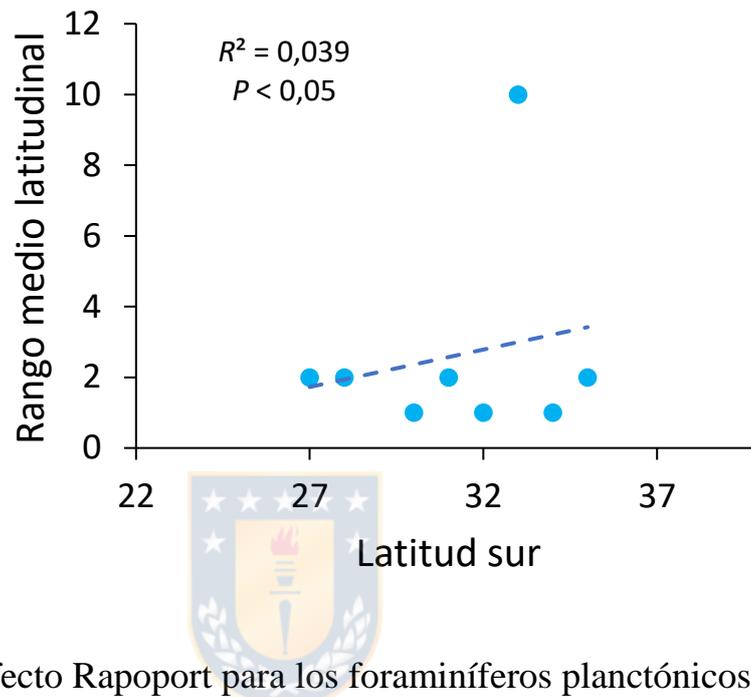


Figura 31. Efecto Rapoport para los foraminíferos planctónicos donde se evidenció la correlación entre la latitud y el rango medio latitudinal.

La estimación de la diversidad β en la comunidad de foraminíferos planctónicos, indicó la ausencia de recambio de especies tanto en la zona sur como en la zona norte. Por lo tanto la totalidad de la diversidad β estuvo representada por el anidamiento de especies, según ambos índices de similitud. Donde la zona sur estuvo mayormente reflejada por este componente, en comparación a la zona norte, siendo aún mayor el arrojado por el índice de Jaccard ($\beta_{JNE} = 0.50$ y $\beta_{SNE} = 0.31$). Mientras que la zona norte evidenció un anidamiento de sólo 0.18 en el caso del índice de Sorensen y de 0.33 para Jaccard (Tabla XVI).

Tabla XVI. Valores de recambio y anidamiento (diversidad β) de la comunidad de foraminíferos planctónicos con base en los índices de Sorensen y Jaccard para la Zona Norte y Sur de Chile.

Índice de Sorensen			
Región biogeográfica	Recambio (β_{SIM})	Anidamiento (β_{SNE})	Diversidad β_{SOR}
Zona Norte	0	0.18	0.18
Zona Sur	0	0.31	0.31
Índice de Jaccard			
Región biogeográfica	Recambio (β_{JTU})	Anidamiento (β_{JNE})	Diversidad β_{JAC}
Zona Norte	0	0.33	0.33
Zona Sur	0	0.5	0.5

Con base en dichos resultados, se encontró que el anidamiento de especies para ambos índices de similitud desempeñó un rol más importante en la zona sur ($\beta_{JNE} = 0.50$, $\beta_{SNE} = 0.31$). En contraste con la zona norte, donde el efecto del anidamiento sobre la diversidad se encontró más atenuado ($\beta_{SNE} = 0.18$, $\beta_{JNE} = 0.33$) (Figura 31a y 31b). Por lo tanto, esto indicó la ausencia de eventos de colonización y un efecto de procesos de extinción, sobre todo en la zona sur, que están influyendo en la composición de especies de foraminíferos planctónicos para la costa de Chile.

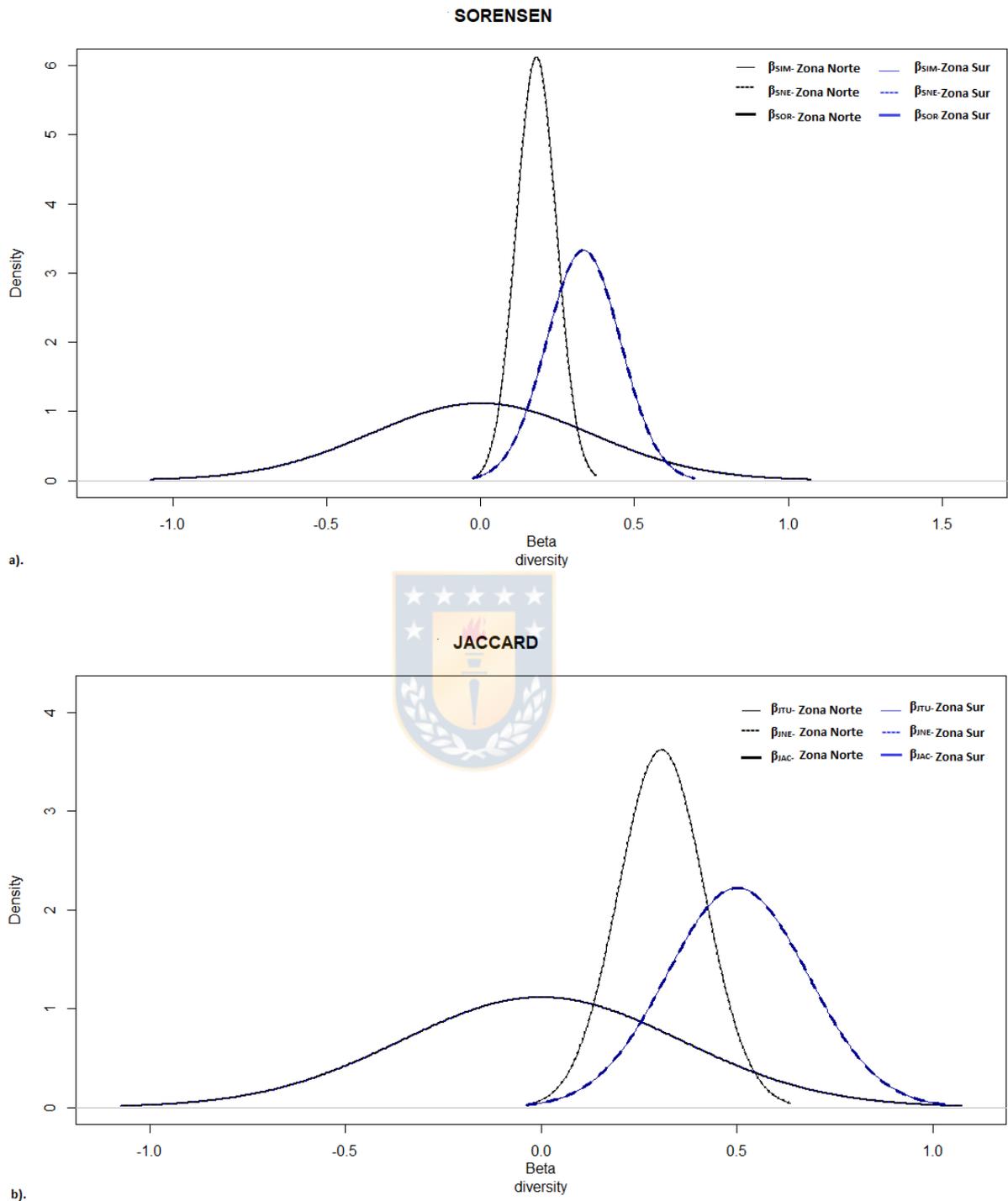


Figura 32. Procesos de recambio y anidamiento que influyen en la comunidad de foraminíferos planctónicos de la Zona Norte y Sur de Chile, según el índice de Sorensen (a). y Jaccard (b). *Líneas azules corresponden a la zona sur. líneas negras corresponden a la zona norte.

7. DISCUSIÓN

7.1. Diversidad Taxonómica y Estructura Comunitaria-Foraminíferos Bentónicos

La mayor diversidad de foraminíferos bentónicos, estuvo representada por el orden Rotaliida (40%), con caparazones planispirales y en su mayoría trocoespirales (Sen-Gupta 2003). La alta tasa de evolución de este grupo, generó una sustitución de especies en un corto periodo de tiempo (Boix-Martínez 2007). Por lo cual les permitió diversificar y colonizar diferentes tipos de sustrato, siendo típicos de zonas costeras y distribuyéndose en toda la zona fótica (Haynes 1981; Boix-Martínez 2007). A nivel más específico (familia y género), los taxa más abundantes correspondieron a organismos calcáreos detritívoros y de condiciones con bajo oxígeno (*e.g. Uvigerina, Cassidulina, Bolivina y Epistominella, Valvulinera*) (Sen-Gupta & Machain-Castillo, 1993; Páez *et al.*, 2001; Figueroa *et al.*, 2005; Murray *et al.*, 2006). Debido a la elevada productividad presente en el Sistema de Corriente de Humboldt, en donde se generan surgencias estacionales, que producen pulsos de materia orgánica y se depositan como fitodetrito en grandes cantidades sobre los estratos más superficiales del sedimento. Por lo cual estas especies incrementan su abundancia y colonizan rápidamente los estratos más superficiales del sedimento, convirtiéndolas en especies oportunistas (Murray, 2006).

Por otro lado, los grupos que concentraron un mayor número de taxa, reflejaron ambientes de alta energía o turbulencia, donde Hauerinidae, estuvo representada en su mayoría por especies de *Pyrgo* (8), *Quinqueloculina* (4), *Triloculina* (3) y *Miliolinella* (3). Dada la eficiencia de sus pseudópodos para poder adherirse a las macroalgas, junto con la

optimización de sus tasas de crecimiento y calcificación, que les confiere caparazones robustos y muy resistentes (Saraswati, 2002; Murray, 2006). De manera similar, la familia Lagenidae agrupó 21 taxa, de las cuales pertenecieron en su mayoría a especies de *Lagena*, siendo estas especies ectoparásitas de otros foraminíferos (Haynes, 1981).

La elevada frecuencia de especies como *C. laevigata* y *R. scorpiurus* a lo largo de toda la costa de Chile, estuvo dada por la tolerancia a las bajas concentraciones de oxígeno (Caulle *et al.*, 2015). Así como también por las concentraciones de detrito depositado en el sedimento, el cual no necesariamente tiene que encontrarse en grandes cantidades para que dichas especies puedan beneficiarse. Lo que les permite habitar ambientes con amplios rangos de contenido de carbono orgánico total (Hess & Kuhnt, 1996; Licari, 2006). A pesar de ser detritívoras son especies selectivas frente al tipo de sustrato en el que se encuentran (Haynes, 1981; Murray, 2006), por lo cual, las mayores ocurrencias pudieron estar asociadas a sedimentos con altos contenidos de cuarzo.

En el caso de *R. scorpiurus*, al ser una especie aglutinada suele formar su caparazón con este tipo de material, además de indicar ambientes con turbulencia con altas tasas de sedimentación, producto de la intensidad de las corrientes (Hess & Kuhnt, 1996). *H. elegans* por su parte, fue otra de las especies encontradas a lo largo de todo el gradiente latitudinal. Debido a que al efectuar el muestreo a diferentes profundidades (Tabla 1), esta especie se evidenció en gran parte del rango batimétrico, encontrándose desde los 136 m de profundidad (52°S) hasta los 3485 m (43°S), siendo esto corroborado por Murray (1991), confirmando su amplia distribución geográfica y batimétrica. Esto se relaciona a la tolerancia de esta especie

a condiciones leves de bajo oxígeno, que a pesar de no soportar fuertes eventos hipoxia (menores a 3.5 ml/l^{-1}) (Murray, 2006), la intensidad intermitente de las corrientes puede oxigenar levemente los sedimentos, permitiendo que *H. elegans* colonice estas zonas (Caulle *et al.*, 2015).

La elevada representatividad de *U. peregrina* al norte de los 28°S estuvo asociada a concentraciones elevadas de materia orgánica particulada generada por la surgencia costera permanente a los 24°S , 30°S y 33°S (Mohtadi *et al.*, 2005), siendo esta indicadora de productividad primaria. Ha sido reportada como una especie ampliamente distribuida en diversos ambientes eutróficos (Fontanier *et al.*, 2002), distribuyéndose tanto en la plataforma continental como en el talud superior (Figueroa *et al.*, 2005). Por otro lado, la elevada abundancia de esta especie a los 44°S , estuvo relacionada a la elevada productividad en ausencia de surgencia, donde el aporte de aguas continentales aumenta la concentración de nutrientes en las zonas costeras. Junto con el aporte de fosfatos y nitratos que transporta la Corriente Circumpolar Antártica, la cual presenta bajas concentraciones de clorofila (Mohtadi *et al.*, 2005). Por otra parte, las especies como *T. angulosa* y *G. crassa*, registradas mayormente al sur (41°S - 52°S), se han reportado anteriormente como típicas de la región de Magallanes. En el caso de *T. angulosa*, prefiere sedimentos barro-arcillosos y profundidades mayores a los 100 m, mientras que *G. crassa* es encontrada comúnmente en sustratos fangosos y de arenas finas a diferentes profundidades (Volanti *et al.*, 2000; Hromic, 2009). Lo cual es corroborado por el aumento del porcentaje de sedimentos arcillosos y arenosos al sur de los 41°S , obtenidos en este estudio (Tabla 1).

El aumento de especies detritívoras a los 29°-30°S y desde los 38°S hasta los 41°S, estuvo relacionado a la productividad primaria que aumentó la disponibilidad de fitodetrito y nutrientes. Esto debido a que específicamente en la zona central de Chile, se produce una surgencia costera relacionada a la masa de agua ecuatorial subsuperficial, con gran cantidad de nutrientes que se depositan en los sedimentos (Camus, 2001). Mientras que, al sur de los 38°S hasta los 41°S, la alta productividad está dada por los aportes de aguas continentales que fertilizan los sedimentos del norte de Chiloé, extendiéndose estas condiciones hacia la zona centro sur de Chile, dando continuidad al ambiente estuarino del archipiélago de Chiloé (Viviani, 1979). De modo que, estas condiciones favorecieron la permanencia de un mayor número de especies, pero con pequeños tamaños poblacionales. Lo que pudo ser causado por el agotamiento del oxígeno disuelto producto de la eutrofización, que restringió la reproducción de las especies, junto a la poca disponibilidad de espacio para colonizar los sedimentos superficiales.

Lo anteriormente descrito, está relacionado con los valores más altos de diversidad de Shannon (entre 3.14 y 3.84) encontradas en el centro-sur (38°S-42°S) y sur de la costa de Chile (50°S). Dado principalmente por el ambiente estuarino de la zona norte de la Patagonia, donde se evidencia una convergencia de aguas oceánicas y continentales provenientes de los ríos locales, por lo cual se genera un sistema marino transicional (Silva *et al.*, 1995; Iriarte *et al.*, 2010). Este a su vez se encuentra formado entre microcuencas, donde el oleaje interno contribuye a la mezcla de la columna de agua, aumentando los nutrientes en la superficie y la productividad primaria (Ross *et al.*, 2014, Martínez *et al.*, 2015), siendo mayor en la zona norte de la Patagonia, en comparación con el sur de esta

región (Montecino *et al.*, 2009). Esto sumado a las características geomorfológicas del sistema insular desde Chiloé (41°S) hasta Cabo de Hornos (56°S), donde se forman golfos, fiordos y canales. Como consecuencia de los movimientos tectónicos y glaciaciones (Camus, 2001), lo cual genera una gran heterogeneidad espacial que fomenta una mayor especialización de las especies allí presentes, aumentando la diversidad en la zona.

Por el contrario, si bien la riqueza de especies fue relativamente alta en la costa central de Chile (29°S y 30°S), se evidenció una menor diversidad de Shannon, influenciada por las bajas abundancias registradas en estas latitudes (entre 5 y 100 ind/cm³). Donde el exceso de materia orgánica producto de la surgencia costera, genera un agotamiento del oxígeno disuelto en el sedimento, actuando como una variable limitante que restringe los tamaños poblacionales de la mayoría de especies (Valencia *et al.*, 2019). De manera que, únicamente las especies tolerantes a las altas concentraciones de materia orgánica y condiciones de hipoxia colonizaron y dominaron en la comunidad bentónica. Sumado a la poca heterogeneidad en la geomorfología en esta zona, evidenciándose planicies litorales continuas sin quiebres o rasgos geográficos abruptos (Camus, 2001), lo que disminuye diversidad.

7.2. Diversidad taxonómica y estructura comunitaria- Foraminíferos Planctónicos

La mayor representatividad de las familias planctónicas Globigerinidae y Globorotaliidae, estuvo reflejada por la cantidad de especies que abarcaron (10 y 8 respectivamente), y a la abundancia total de cada una de

estas (1786 ind/cm³ para Globorotalidae y 1693 ind/cm³ para Globigerinidae). Las cuales habitan diversos ambientes, y la variación en sus parámetros comunitarios indicaron variabilidad estacional o climática (Coloma *et al.*, 2005; Gajardo & Marchant, 2012, Gajardo *et al.*, 2013). Por lo cual, estas familias estuvieron representadas por especies de zonas de transición, de aguas cálidas o tropicales y de eventos de El Niño. Así como también se registraron especies de aguas frías de surgencia, de zonas polares y de eventos de la Niña (Marchant *et al.*, 1998).

El mayor número de especies pertenecientes al género *Globorotalia*, correspondieron a *G. (Truncorotalia) crassaformis*, *G. scitula*, *G. truncatulinoides* y *G. tumida*, habitando comúnmente en aguas cálidas y sobre la termoclina estacional, registrándose en otros estudios para la zona de Coquimbo y Concepción bajo condiciones de El Niño (Coloma *et al.*, 2005; Gajardo & Marchant, 2012). Además de preferir aguas subsuperficiales con concentraciones de clorofila máxima, donde hay gran disponibilidad de alimento (Schweitzer & Lohmann, 1991; Schmuker & Schiebel, 2002; Farmer *et al.*, 2007). Sin embargo, la dominancia de temperaturas frías producto del Sistema de Corriente de Humboldt en la costa de Chile, mantuvieron bajas las abundancias de este género (2 ind/cm³), disminuyendo aún más tanto en abundancia como en diversidad hacia las latitudes mayores (Figura 10).

De manera similar, la diversidad que agrupó el género *Neogloboquadrina* estuvo representada por 3 especies (*N. dutertrei*, *N. incompta* y *N. pachyderma*). En el caso de *N. dutertrei*, las abundancias más elevadas en las latitudes del norte de Chile (23°S, 24°S y 26°S) se debieron a que es una especie de aguas tropicales y de elevadas concentraciones de

nutrientes, habitando comúnmente la zona de termoclina con las máximas cantidades de clorofila (Bé & Tolderlund, 1971; Fairbanks *et al.*, 1980). Donde la influencia de la corriente subsuperficial de Gunther y la contracorriente Perú-Chile provenientes del ecuador, ingresan hacia estas zonas. A su vez, es una especie que ha sido predominante en aguas estratificadas (Reynolds & Thunell, 1985), por lo cual coincide con el incremento de esta en zonas del centro-sur de la Chile (37°S).

Diferente a lo anterior *N. incompta* predominó en casi todas las latitudes, siendo aún más representativa en la zona sur (entre los 41°S y 44°S), debido a las temperaturas bajas reportadas generalmente para la costa de Chile. La cual es una especie típica de aguas templadas frías y de regiones subantárticas con temperaturas mayores a los 8°C (Bolvoskoy 1981; Reynolds & Thunell 1986; Gajardo & Marchant 2012). Por otra parte, *N. pachyderma* también es una especie de aguas frías (Bé & Tolderlund 1971), sin embargo, habita zonas subantárticas y prefiere temperaturas menores a los 8°C (Boltovskoy 1981). Esta especie es dominante en zonas con intensas concentraciones de clorofila, señalando condiciones de surgencia costera (Marchant 1997, Marchant *et al.*, 1998), tal como se evidenció a las latitudes del centro de Chile (28°S-34°S), donde la surgencia es permanente. Además de ser una de las pocas especies registradas en zonas de aguas estratificadas (37°S), reportándose en zonas subpolares del Atlántico norte con condiciones similares (Jonkers *et al.*, 2010).

Por otra parte, con respecto a la diversidad de especies de la familia Globigerinidae, el género más representativo correspondió a *Globigerinoides*, agrupando tres especies en total (*G. ruber*, *G. tenellus* y

G. hexagonus). Las cuales, por lo general son de ambientes cálidos, en el caso de *G. ruber*, ha sido descrita como una especie subtropical (Bé & Tolderlund, 1971; Boltovskoy, 1981) y muy abundante en zonas de mezcla, con un rango de tolerancia entre los 10.4 y 30°C (Bijma *et al.*, 1990a; Coloma *et al.*, 2005). Similar a *G. hexagonus*, que presenta un límite de tolerancia de temperatura entre 25 y 30°C (Boltovskoy & Wright, 1976), habitando en la zona fótica durante sus primeros estadios de vida y se desplaza a zonas más profundas en fase adulta (Boltovskoy, 1981). Por lo tanto, estas especies se distribuyeron en latitudes del norte y el centro de la costa (31°S), donde fueron mayormente abundantes (Figura 10). Debido a que además de ser una zona de surgencia, confluyen las corrientes cálidas provenientes del Ecuador (corriente de Gunther y contracorriente Perú-Chile) y las corrientes frías como la de Humboldt, generando una zona de transición (Camus, 2001).

G. bulloides y *O. universa* correspondieron a las especies ampliamente distribuidas en todo el gradiente latitudinal. Debido a que particularmente *G. bulloides*, presenta amplios rangos de temperatura (−0.7 y 27°C), habitando aguas de transición y regiones polares. Así como también es indicadora de surgencia y mar abierto, siendo una especie que evidencia una distribución y abundancia afectada por la disponibilidad de alimento (Marchant *et al.*, 1998; Coloma *et al.*, 2005). Lo cual coincide con las elevadas abundancias entre los 27°S y 32°S, donde se evidencia una surgencia costera. *O. universa* por su parte, está distribuida en zonas tanto tropicales como subpolares, abarcando amplios rangos de salinidad (23 y 46 ups) y temperatura (10 y 30°C). Además de presentar diferentes hábitos tróficos dependiendo de su estadio de vida (Boltovskoy 1981; Boltovskoy & Wright 1976), confiriéndole una mayor sobrevivencia.

Los valores más elevados de los parámetros comunitarios (riqueza de especies, abundancia y diversidad de Shannon) en las zonas del norte y centro de la costa (22°S, 23°S, 25°S y 31°S), reflejaron la interacción de rasgos subantárticos (biota austral y subtropical), constituyendo una comunidad templada-cálida. La cual converge en las latitudes del centro de Chile, donde la distribución de especies de aguas cálidas y frías finaliza en esta zona, siendo más predominante la presencia de especies de aguas cálidas (Camus, 2001). Esto es causado por el ingreso de aguas subsuperficiales ecuatoriales y subtropicales de la corriente de Gunther y contracorriente Perú-Chile, hacia las latitudes de la costa central chilena (Bernal *et al.*, 1982; Mohtadi *et al.*, 2005).

De manera adicional, estas zonas de mayor diversidad coincidieron con los tres puntos de surgencia costera más importantes de Chile (23°S, 30°S y 33°S) (Brandhorst, 1971; Fonseca & Farías, 1987; Strub *et al.*, 1998; Mohtadi *et al.*, 2005). En donde el incremento de nutrientes y la productividad primaria genera un aumento de especies tropicales y subtropicales típicas de afloramiento de aguas subsuperficiales (Mohtadi *et al.*, 2005). Por lo cual la dominancia en esta zona permaneció baja. En contraste con lo evidenciado al sur de los 35°, donde hubo una ausencia de surgencia costera y una mayor estratificación de las aguas, sobre todo hasta los 38°S. Por lo que la dominancia de especies tolerantes a la estratificación aumentó (*e.g.* *N. dutertrei* y *N. pacyderma*). Mientras que al sur de los 39°, las temperaturas bajas causadas por la mayor influencia de la rama costera del Sistema de Corrientes de Humboldt y Corriente de Cabo de Hornos (Brattström & Johanssen, 1983; Camus, 2001), restringió la distribución de especies de aguas cálidas y subtropicales, evidenciándose una mayor dominancia de especies típicas de aguas frías,

polares con amplios rangos de temperatura (*e.g.* *N. incompta* y *G. bulloides*).

7.3. Distribución latitudinal-Foraminíferos Bentónicos

Los resultados indicaron un gradiente latitudinal con un patrón inverso, en donde aumento la riqueza de especies al incrementar la latitud (Figura 12a). Este mismo gradiente coincide con lo evidenciado por varios grupos de invertebrados bentónicos de la costa de Chile como briozoos (*e.g.* Moyano, 1991; 1995 y 1999), equinodermos (*e.g.* Lancellotti & Vásquez, 2000), crustáceos (*e.g.* Lancellotti & Vasquez, 2000), peracáridos (Rivadeneira *et al.*, 2011), esponjas (*e.g.* Lacellotti & Vasquez, 2000), poliquetos (*e.g.* Hernández *et al.*, 2005) y moluscos (*e.g.* Valdovinos *et al.*, 2003). No obstante, se evidenció un quiebre biogeográfico a los 47°S, donde la riqueza de especies disminuyó abruptamente. Este quiebre posiblemente está representado por cambios en la geomorfología costera hace 14 millones de años, causados por la confluencia de las placas tectónicas Sudamericana, Nazca y Antártica, junto con la cordillera submarina chilena que se unió al continente en los 46°S, formando el punto triple (Ahumada *et al.*, 2000; Behrmann & Kopf, 2001). Además, durante el periodo Cuaternario (2.5 m.a) y hasta hace 12.800 años, esta área del punto triple estuvo afectada por múltiples glaciaciones y recesiones (Isla & Espinosa, 2021). Lo cual indicó que estos eventos históricos pudieron haber causado extinciones locales, disminuyendo drásticamente la diversidad de los foraminíferos bentónicos. Al comparar la riqueza observada con la riqueza estimada del análisis asintótico, el gradiente latitudinal fue muy similar entre sí, detectándose así mismo el

quiebre del punto triple. Lo cual indicó que independientemente del muestreo, el gradiente de riqueza no cambia, asemejándose los datos empíricos a la riqueza máxima que debería evidenciarse en cada latitud. Por lo tanto, el gradiente observado es real y no está influenciado por el esfuerzo de muestreo (Figura 12).

La mayoría de especies bentónicas evidenciaron rangos de distribución mediano-pequeños (entre 2 y 14 bandas latitudinales), siendo estas especies oportunistas. Las cuales colonizaron rápidamente el espacio, ante la disponibilidad de materia orgánica en el sedimento (Murray, 2006). Por lo que, gran parte de estas especies fueron raras y probablemente se reprodujeron sólo cuando las condiciones ambientales fueron óptimas (Murray, 2006), reflejadas por las grandes cantidades de fitodetrito disponible para su consumo. Opuesto a lo anterior, únicamente 3 especies (*C. laevigata*, *H. elegans* y *R. scorpiurus*) registraron rangos de distribución amplios (encontradas en 27 o más bandas latitudinales), correspondiendo a especies generalistas. Las cuales son menos sensibles frente a las fluctuaciones ambientales, presentando amplios rangos de tolerancia a las bajas concentraciones de oxígeno disuelto y cantidad de materia orgánica (Murray, 2006; 2013). Lo que les permitió dispersarse a lo largo de la costa de Chile. Además de reportarse a *C. laevigata* como un fuerte competidor por el alimento y elevada resistencia contra invertebrados depredadores (Stiger, 1964).

De acuerdo a los análisis de similitud, se identificó un patrón latitudinal conformado por dos regiones biogeográficas, la primera de estas correspondió a una Región Templada Cálida (RTC) entre los 22°S y 46°S, caracterizada por una mayor diversidad en la zona sur de esta región (44°S

y 46°S), con un valor máximo de 136 especies. Mientras que en las latitudes restantes (entre los 22°S y 43°S) la diversidad se mantuvo baja, oscilando entre 24 y 93 especies. No obstante, las abundancias registradas fueron elevadas, llegando a un valor máximo de 5900 ind/cm³ por especie. La segunda región biogeográfica denominada Región Templada Fría (RTF), se ubicó entre los 47°S y 53°S, en la cual se encontró una mayor diversidad en las latitudes medias de esta región (49°S y 50°S), arrojando un valor máximo de 115 especies. A diferencia de las latitudes extremas (47°S-48°S y 52°S-53°S) que mostraron una diversidad menor (entre 23 y 94 especies), junto con una abundancia máxima por especie que fue de 1000 ind/cm³ (Figura 17).

La comunidad de foraminíferos en la RTC, exhibió en su mayoría especies con rangos mediano-pequeños de distribución (97 especies) y especies de amplia distribución. Mientras que la presencia de especies con una distribución restringida fue baja (4 especies). Por lo cual la dominancia en esta región biogeográfica estuvo representada por especies generalistas, siendo tolerantes al gradiente ambiental y a la poca heterogeneidad del sustrato en dicha región, sobre todo hasta los 41°S, donde se ha descrito como una zona de planicies litorales (Benitez, 1994). Lo anterior difiere de la RTF, donde se evidenció una comunidad de especies con rangos de distribución mediano-pequeña y restringida. Donde varias de ellas se distribuyeron únicamente en una banda latitudinal (34 especies), indicando un posible grado de endemismo en esta región. Por tanto, las especies presentaron una mayor especialización que les permitió diversificar sus nichos y coexistir. Estos nichos están relacionados la configuración del sustrato, donde se evidencia gran variedad de geoformas y tipos de sustrato en los fiordos magallánicos, generando ecosistemas

fragmentados durante el último máximo glacial (Aguilera *et al.*, 2019; Esquete & Aldea, 2020).

Al comparar con la biogeografía anteriormente descrita para los foraminíferos bentónicos de Chile (*e.g.* Boltovskoy, 1976; Zapata, 1987; Zapata & Moyano, 1997), no coincide con las regiones biogeográficas encontradas en este estudio. En donde Zapata (1987) y Zapata & Moyano (1997) reportaron un quiebre faunístico a los 43°S, diferenciando una Provincia Peruano-chilena/Subprovincia Chilena de una Provincia/Subprovincia Magallánica. Mientras que Boltovskoy (1976) reportó una sola provincia peruano-chilena. De manera que, el quiebre biogeográfico evidenciado a los 47°S en el que se encuentra el punto triple, no había sido reportado anteriormente para este phylum. Mientras que el quiebre de los 42°-43°S reportado por Zapata (1987) y Zapata & Moyano (1997) no fue detectado en este estudio, evidenciándose en el análisis SIMPORF una similitud significativa entre estas latitudes con las zona norte y centro-sur de Chile (Figura 14). Finalmente, la presencia de regiones biogeográficas coincide con lo descrito para foraminíferos de zonas polares (Darling *et al.*, 2004; 2007) y otros microorganismos como cianobacterias (Papke *et al.*, 2003), ciliados (Chao *et al.*, 2006b; Foissner, 2006) y diatomeas (Vanormelingen *et al.*, 2008). En los cuales, sus rangos de distribución fluctúan a lo largo del tiempo y espacio o se encuentran restringidos, generando divergencia en las comunidades y endemismo (Vanormelingen *et al.*, 2008).

7.4. Distribución latitudinal-Foraminíferos Planctónicos

De acuerdo a los resultados se identificó un gradiente de diversidad unimodal, donde la riqueza de especies fue mayor en las latitudes medias

(28°-34°S) y menor en las latitudes bajas (22°-27°S) y altas (35°-44°S) (Figura 18). Esto coincidió con lo descrito para otros protistas de Chile como los ciliados (Campello-Nunez *et al.*, 2022) y amebas tecadas (Fernández *et al.*, 2016), además del fitoplancton marino en la región de Magallanes, que evidenció dicho gradiente latitudinal (Paredes & Montecinos, 2011). A pesar de existir una carencia de estudios en Chile que evalúen el gradiente de diversidad en foraminíferos planctónicos, se ha descrito también un gradiente unimodal de estos microorganismos en el océano Atlántico Norte y Sur (Brayard *et al.*, 2005; Yasuhara *et al.*, 2012). De acuerdo a los resultados del análisis asintótico, el gradiente de riqueza observado no coincidió con el obtenido por la riqueza estimada. El cual, pese a que también mostró un gradiente unimodal, la riqueza máxima esperada se observó entre los 33° y 35°S. Esto indicó el efecto del esfuerzo de muestreo sobre el gradiente de riqueza observado, obteniéndose las muestras con un multicore, siendo este un protocolo de muestreo más específico para sedimentos. Junto con la variabilidad estacional que comúnmente influye sobre la diversidad de especies planctónicas. Por tanto, esto pudo generar una subestimación de la riqueza de especies.

Las especies de foraminíferos planctónicos se evidenciaron casi en igual proporción con rangos de distribución pequeños (entre 2 y 14 bandas latitudinales) y grandes (entre 15 y 26 bandas latitudinales). Al ser especies planctónicas, las corrientes facilitan su dispersión, incluso en ambientes poco favorables, indicando una atenuación de barreras que restrinjan su distribución (Sexton & Norris, 2008). Por tanto, las especies que comúnmente habitan zonas de surgencia y aguas frías, exhibieron una distribución más amplia. De manera que, si bien estas prefieren

condiciones óptimas de surgencia, donde aumentaron sus tamaños poblacionales, lograron dispersarse hacia zonas subóptimas donde la productividad primaria disminuyó y su abundancia se mantuvo baja. Lo cual permitió evidenciar sus amplios rangos de tolerancia ambiental. Contrario a las especies que mostraron una distribución pequeña, correspondiendo en su mayoría a especies de zonas ecuatoriales y de aguas cálidas, dispersadas por las corrientes de Gunther y Contracorriente Perú-Chile (Mohtadi *et al.*, 2005), ingresando hasta las latitudes del centro de la costa chilena. De manera que estas especies no se encuentran adaptadas a las bajas temperaturas, evidenciando rangos de tolerancia ambiental más estrechos, que restringe su dispersión hacia latitudes más altas.

A pesar de registrarse una mayor diversidad en las latitudes del norte-centro de la costa de Chile y una menor riqueza de especies en latitudes sur, el análisis de similitud indicó la ausencia de regiones biogeográficas. En donde se registró una mezcla de especies subtropicales, de aguas cálidas y de ausencia de surgencia, así como también de aguas frías y de surgencia, junto con especies de amplios rangos de tolerancia ambiental. Lo que evitó una diferenciación de zonas biogeográficas. Esto estaría reflejando una extensa área de transición entre los 30° y 42°S, en donde se mezclan especies de origen subtropical y subantártico (Brattström & Johanssen, 1983), en la cual la diversidad es favorecida por la surgencia costera, debido a la gran disponibilidad de alimento (Mohtadi *et al.*, 2005; Hormazábal *et al.*, 2004; Aguilera *et al.*, 2019). Por tanto, las condiciones ambientales de Chiloé no generaron una barrera que restringiera la dispersión de especies de aguas frías y polares (Brattström & Johanssen, 1983). No obstante, se observó un quiebre aparente a los 37°S, donde la diversidad de especies disminuyó considerablemente. Esto puede estar

relacionado a la estratificación de la columna de agua que disminuyó la productividad primaria, impidiendo el volcamiento de aguas que trae consigo el aporte de nutrientes a la zona eufótica (Lozier *et al.*, 2011). Sin embargo, esta disminución abrupta en la riqueza de especies no fue significativa, como para representar una región biogeográfica diferente.

Esta ausencia de regiones biogeográficas, coincidió con lo descrito para el zooplancton de los canales y fiordos australes (Palma, 2006). Junto con la distribución espacial de los foraminíferos planctónicos de la costa de Chile, destacando el rol fundamental de la surgencia en la diversidad del grupo (Mohtadi *et al.*, 2005). Además, de ser acorde con los trabajos de otros grupos de protistas como ciliados terrestres (Finlay, 2002), tecamebas (Mitchell & Meisterfeld, 2005; Foissner, 2007), dinoflagelados (Taylor *et al.*, 2008) y fitoplancton marino (Cermeño *et al.*, 2010), los cuales exhiben una distribución amplia, careciendo de regiones biogeográficas. Debido a sus tamaños reducidos (Foissner, 2006) y su forma de vida planctónica que facilita su dispersión, junto con una mayor resiliencia a condiciones adversas y elevadas abundancias que les confiere una menor probabilidad de extinción (Finlay, 2002; Fenchel, 2003; Costello & Chaudhary, 2017).

7.5. Variables ambientales que influyen en la distribución a escala regional-Foraminíferos Bentónicos

Con base en los resultados del OLS y SAR, se indicó una diferencia en las variables ambientales que influyeron en la estructura comunitaria, dependiendo de la región biogeográfica. Por tanto, no se evidenció un conjunto de variables explicatorias universales para toda la costa de Chile. Así mismo, se observó que cada uno de los parámetros comunitarios

(abundancia, riqueza de especies y diversidad de Shannon) está influido por diferentes variables ambientales. Lo que difiere de varios estudios que a menudo, han generalizado el mismo efecto de los parámetros abióticos tanto para la riqueza, como para la abundancia y diversidad de especies (e.g. Phleger, 1960; Culver & Buzas, 2000; Gooday, 2003; Murray, 2006). Por otra parte, en comparación con el OLS, al incorporar la autocorrelación espacial (SAR), el modelo de variables ambientales explicó en mayor medida la estructura comunitaria en cada región biogeográfica. De manera que los valores obtenidos de cada variable en localidades cercanas no son independientes entre sí (Dormann *et al.*, 2007), encontrándose una autocorrelación espacial en foraminíferos bentónicos, incluso a una escala regional (980 km) (Jones & Murray, 2017).

7.5.1. Región Templada Cálida (RTC)

A diferencia del OLS, el SAR detectó la influencia de la temperatura del mar sobre todos los parámetros comunitarios de esta región, siendo esta descrita como una de las variables que controla los patrones de distribución de los foraminíferos bentónicos. De manera que desempeña un papel fundamental en la reproducción, el crecimiento y sobrevivencia de estos (Phleger, 1960; Murray, 2006; Dong *et al.*, 2019), afectando la composición de especies. Donde las bajas temperaturas (12°C-18°C) son preferidas por las especies hialinas, aumentando su abundancia en estas condiciones (Li *et al.*, 2019). Lo que es corroborado por la elevada representatividad de este tipo de especies en la región (e.g. *Lagena*, *Uvigerina*, *Bolivina*, *Lenticulina*, *Dentalina*, *Globocassidulina*). Por otro lado, a pesar que otros autores han descrito una mayor diversidad y abundancia en temperaturas altas (Goldstein & Alve, 2011; Weinmann &

Goldstein, 2016; Dong *et al.*, 2019), los resultados no evidenciaron dicha relación (mayor riqueza de especies en latitudes del sur, entre los 44° y 46°S). Por tanto esto estaría indicando una elevada proporción de especies con amplios rangos de tolerancia térmica y hábitos infaunales (*e.g.* *Globobulimina pyrula*, *Melonis pompilioides*, *Melonis sphaeroides*, *Nonionella auris*), en donde dicha variable no afecta significativamente la estructura comunitaria.

Por otra parte, los nutrientes como los nitratos y silicatos influyeron significativamente en la diversidad de Shannon y la riqueza de especies, según lo evidenciado por el SAR y OLS respectivamente. El efecto de los silicatos particularmente, no había sido estudiado a profundidad, hasta que en el trabajo de Jones & Murray (2017) lo describen como una variable abiótica determinante en la diversidad del grupo en sedimentos costeros y abisales. Por lo cual se relaciona al tipo de detrito orgánico formado por diatomeas y silicoflagelados (Jones & Murray, 2017), que es ingerido por los foraminíferos detritívoros. Por otra parte, dada la gran disponibilidad de nitrato depositado en el detrito, a causa de la surgencia costera en el centro-norte de Chile y el sistema estuarino producto de los fiordos magallánicos, contribuyó a la colonización y diversidad de especies desnitrificantes. Las cuales almacenan el nitrato en su célula para realizar la respiración, llevando a cabo diferentes estrategias para la obtención de este nutriente debido a su capacidad anaerobia facultativa. Lo que les ha permitido adaptarse a una gran variedad de microhábitats y desplazarse verticalmente al interior del sedimento (Risgaard-Petersen *et al.*, 2006; Piña-Ochoa *et al.*, 2010; Cardich-Salazar, 2012). De manera que, la concentración de nitratos modula la distribución de especies desnitrificantes, las cuales estuvieron bien representadas en esta región

(e.g. *Uvigerina*, *Valvulineria*, *Bulimina*, *Bolivina* y *Reophax*). Finalmente, los fosfatos influyeron en todos los parámetros comunitarios según el análisis SAR, pero no fue significativo. Dicho nutriente contribuye a la síntesis de ATP en la célula (Glock *et al.*, 2020) y mantiene una relación inversa con el oxígeno disuelto (Lomnitz *et al.*, 2016; Glock *et al.*, 2020). De manera que los valores más elevados de fosfatos estuvieron evidenciados en las zonas cercanas a la surgencia (28°S-30°S), donde el oxígeno fue bajo y la diversidad junto con la abundancia disminuyeron (Tabla II y Tabla V)

Complementando lo anteriormente descrito, el oxígeno disuelto correspondió a otra de las variables explicativas de la riqueza y diversidad de Shannon en la RTC. Debido a que las concentraciones disóxicas producidas por el exceso de materia orgánica en zonas de elevada productividad primaria (0.79 y 1.51 ml/l) (Sen-Gupta & Machain-Castillo, 1993; Leiter & Altenbach, 2010), restringieron la distribución de la gran mayoría de especies bentónicas. Por tanto, se evidenció mayor representatividad de especies tolerantes a las bajas concentraciones de oxígeno, las cuales tuvieron una amplia distribución latitudinal (e.g. especies de *Bolivina*, *Uvigerina*) (Sen-Gupta & Machain-Castillo, 1993; Bernhard & Sen Gupta 1999). Mientras que bajo condiciones óxicas (4.17 ml/l), la diversidad y riqueza aumentó (44°S), evidenciándose especies con rangos de tolerancia más estrechos (e.g. *Tritaxis conica*, *Tolypammina vagans*).

7.5.2. Región Templada Fría (RTF)

Según los resultados del OLS y SAR en esta región, la salinidad afectó significativamente la estructura comunitaria de los foraminíferos. La cual

ha sido descrita como una variable que controla mayormente las zonas de fiordos (Murray, 2013), presentando valores bajos entre 28.91 y 31.28 UPS (Tabla II). Lo que es generado por el aporte de los ríos y agua procedentes de glaciares en esta zona (Dowdeswell & Vásquez, 2011). De modo, que restringe la distribución de especies típicas de bajas salinidades únicamente en los fiordos chilenos. Por tanto, la composición de especies es similar con la descrita para otros fiordos en Suecia, Noruega y Alemania (*e.g.* especies de *Elphidium* y *Miliammina*) (Filipsson & Nordberg, 2004; Lintner *et al.*, 2021; Kujawa *et al.*, 2021). Junto con una mayor representatividad de especies aglutinadas (textulariidos y astrorhizidos) en esta región, como se ha reportado en condiciones de bajas de salinidad (Dong *et al.*, 2019). Esto permite evidenciar cambios en la distribución de los foraminíferos producidos por esta variable ambiental modificando la abundancia y diversidad en la zona (Bé & Hutson, 1977; Debenay *et al.*, 2000; Dong *et al.*, 2019).

El tipo de sustrato (% arena, % limo y % limo) fue otra de las variables determinantes y mayormente explicativas en la diversidad del grupo, según el OLS y SAR. Siendo esto corroborado anteriormente para los fiordos magallánicos (Hromic & Montiel, 2011) y ambientes estuarinos (Armynot du Châtelet *et al.*, 2009). Debido a que al ser sedimentos conformados por un alto porcentaje de arena (entre 34 y 100%, Tabla II), les confiere un sustrato ideal para el refugio y adecuada adherencia, así como también proporcionan un sustrato estable para la alimentación de especies epifaunales (Murray, 1986; Schönfeld, 2002; Hromic & Montiel, 2011). Además, estos sedimentos conformados por cuarzo, son usados para la fabricación de caparzones en especies aglutinadas (*eg.* *Reophax*, *Trochammina*, *Rhizammina*, *Textularia* e *Hyperammina*), quienes

estuvieron mayor representadas en esta región. Por otra parte, el bajo porcentaje de sedimentos arcillosos y limosos en esta región (arcilla= 0.27-5.53% y limo= 0-10.80%, Tabla II), aumentó la porosidad del sedimento y su oxigenación a nivel vertical (Tostevin & Poulton, 2019), favoreciendo la colonización de especies.

Con relación a lo anteriormente descrito, el oxígeno disuelto fue otra de las variables que afectó la estructura comunitaria, sobre todo la abundancia en la cual su efecto fue significativo, según el análisis SAR. Esto se relacionó con las bajas concentraciones de oxígeno en los fiordos, propios de un sistema semicerrado generado por las características topográficas de la zona, donde la circulación del agua es lenta al interior de los canales (Silva & Vargas, 2014; Betti *et al.*, 2021). Lo que permitió la colonización de especies típicas de hipoxia y de amplios rangos de tolerancia ambiental, observándose un incremento de especies de *Uvigerina*, *Fursenkoina*, *Buliminella* y *Bolivina*, con respecto a la RTC. Dicha tolerancia a la hipoxia en esta zona, también ha sido reportada en varios grupos de invertebrados bentónicos (*e.g.* braquiópods y moluscos), lo que ha aumentado la representatividad de estos organismos (Rosenberg, 1980; Tunnicliffe & Wilson, 1988).

Finalmente, con relación al contenido de nitratos y fosfatos en la RTF, se han descrito como los principales nutrientes que mantienen la productividad en la zona (Betti *et al.*, 2021), evidenciándose un efecto significativo de estos en la estructura comunitaria de los foraminíferos. Particularmente el nitrato es usado para la respiración ante condiciones de hipoxia, evidenciando una preferencia por la actividad desnitrificadora (*e.g.* *Bolivina*, *Nonion*, *Fursenkoina*, *Uvigerina*, *Trifarina*). Lo cual es

corroborado por una mayor diversidad de especies con dicho metabolismo (Bernhard *et al.*, 2012; Glock *et al.*, 2019), sobre todo entre los 49°S y 51°S donde la concentración de nitratos es más elevada dentro de esta región (Tabla II). Por otro lado, la influencia del fosfato sobre la comunidad de foraminíferos, ha sido corroborada mediante la co-variación con otras variables abióticas como temperatura, flujo de carbono, salinidad y oxígeno disuelto (Murgese & De Deckker, 2005), siendo inversamente proporcional con esta última variable.

Lo anteriormente descrito permitió establecer diferencias entre las variables ambientales que influyeron en la comunidad de foraminíferos a lo largo del gradiente latitudinal. Debido a que entre los 22° y 46°S (RTC), los silicatos, nitratos, temperatura y oxígeno, correspondieron a las variables mayormente explicativas en la diversidad de foraminíferos. Mientras que a partir de los 47°-53°S (RTF), la salinidad, tipo de sustrato y fosfatos tuvieron un mayor efecto. Por el contrario, el oxígeno y la cantidad de nitratos afectaron la comunidad de foraminíferos en todo el rango latitudinal. Lo anterior reflejó una elevada especialización de sus nichos y adaptaciones a las condiciones históricas regionales, generadas por diferentes barreras que han restringido su dispersión, tal como se ha descritos para varios grupos de protistas (Foissner, 1999; Fenchel & Finlay, 2004).

7.6. Variables ambientales que influyen en la distribución a escala regional-Foraminíferos Planctónicos

A partir de lo evidenciado por el análisis OLS, la riqueza de especies estuvo determinada significativamente por el oxígeno disuelto, temperatura y salinidad. Al incorporar la autocorrelación espacial (SAR),

se identificó un efecto de dichas variables sobre la estructura comunitaria, sin embargo, la significancia fue evidenciada sólo en el oxígeno y la temperatura, sobre la riqueza de especies y diversidad de Shannon, respectivamente.

El efecto del oxígeno disuelto sobre los organismos planctónicos, mantiene una estrecha relación con la productividad primaria a lo largo de toda la costa de Chile (Blanco *et al.*, 2001; Escribano *et al.*, 2011; Aguilera *et al.*, 2019). En la cual, bajo condiciones de surgencia en las latitudes de los 24° y 30°-33°S, implica un gasto de oxígeno disuelto que va a depender del número de organismos que lo están consumiendo (Kuroyanagi *et al.*, 2013). De manera que, las especies de foraminíferos distribuidas en estas zonas (*e.g. N. pachyderma, T. iota, G. bulloides*) correspondieron a especies típicas de condiciones de surgencia y con amplios rangos de tolerancia a las concentraciones bajas de oxígeno (entre 0.79 y 3.57 ml/l, Tabla II), tal como se ha descrito para otras especies zooplanctónicas (Antezana, 2002; Hidalgo *et al.*, 2005). Sumado a la influencia de la corriente de Gunther y contracorriente Perú-Chile provenientes del Ecuador, que ingresan con bajo oxígeno y gran cantidad de nutrientes hasta las latitudes del norte y centro de Chile (Marchant *et al.*, 1998; Mothadi *et al.*, 2005). Lo que intensifica aún más la baja cantidad de oxígeno, permitiendo que las especies tolerantes a estas condiciones se dispersen desde las latitudes medias hasta la zona norte (25°S). Por otro lado, en las latitudes del centro-sur y sur de la costa (34°-44°S), la mayor estratificación de la columna de agua generó una disminución de la productividad primaria y aumento del oxígeno disuelto (entre 3.16 y 4.60 ml/l, Tabla II), causando una disminución de la diversidad de especies de surgencia. De manera que, en esta zona se

dispersaron las especies de ambientes fríos y subpolares, con mayor preferencia hacia zonas más oxigenadas (Ross & Quetin, 1989).

La influencia de la temperatura sobre la diversidad de los foraminíferos planctónicos ha sido ampliamente descrita a nivel global (Boltovskoy, 1966; Bé *et al.*, 1977; Sen-Gupta, 2003) y específicamente en el Sistema de la Corriente de Humboldt. Siendo indicadoras de variaciones climáticas y estacionales como lo son el evento de El Niño y La Niña (Marchant *et al.*, 1998; 2004; Coloma *et al.*, 2005; Gajardo & Marchant *et al.*, 2012; Gajardo *et al.*, 2013), registrándose cambios en la composición de especies a nivel temporal y espacial. En el caso del norte de Chile, la comunidad estuvo muy bien representada por especies de ambientes cálidos, dispersadas por los flujos de aguas provenientes del Ecuador (corriente de Gunther y contracorriente Perú-Chile), hacia el sur del continente. Las cuales ingresan hacia el centro de la costa de Chile y convergen con las especies de aguas de surgencia con temperaturas frías, reflejando una biota transicional (Mothadi *et al.*, 2005). Mientras que al sur de la costa, la rama costera del Sistema de Corrientes de Humboldt y la Corriente de Cabo Hornos con bajas temperaturas, restringieron la dispersión de especies subtropicales y la estratificación del agua inhibió la surgencia (Mothadi *et al.*, 2005). Por lo cual la comunidad reflejó una dominancia de especies subpolares. Esto indicó el efecto de la temperatura sobre la sobrevivencia de las diferentes especies, influyendo sobre su metabolismo (crecimiento, reproducción) y la disponibilidad de alimento (Schweitzer & Lohmann, 1991; Sen-Gupta, 2003; Lombard *et al.*, 2009a; 2009b; Chernihovsky *et al.*, 2020).

Por otra parte, el efecto de la salinidad en la diversidad de especies planctónicas estuvo determinado por los rangos de tolerancia ambiental, reportándose variaciones históricas en la estructura comunitaria de acuerdo a las condiciones de salinidad en periodos de glaciaciones (Fairbanks, 1989; Boltovskoy, 1990). Específicamente en las latitudes sur de la costa Chile, las condiciones hiposalinas (entre 19 y 31 UPS, Tabla II) generadas por el aporte de los ríos y aguas provenientes de glaciares, influyeron sobre la baja diversidad en estas zonas. Lo que reflejó amplios rangos de tolerancia de algunas especies como *G. bulloides*, *O. universa*, *G. ruber* y *N. pachyderma* (Sen-Gupta, 2003), permitiendo dispersarse hacia estas latitudes extremas. Dichos rangos de tolerancia están relacionados con la tasa de alimentación, crecimiento de las cámaras y reproducción de cada especie (Bijma *et al.*, 1990b). Por lo cual se ha evidenciado una disminución de estos parámetros en la mayoría de especies, bajo condiciones extremas de salinidad, restringiendo su dispersión. En contraste con lo encontrado en las latitudes medias de la costa de Chile, donde la alta diversidad estuvo influida por las condiciones óptimas de salinidad (34.5 y 36 UPS) (Bé & Tolderlund, 1971). Lo que permitió incrementar la frecuencia de alimentación, formación de cámaras y gametogénesis de la mayoría de especies (Bijma *et al.*, 1990b), aumentando la sobrevivencia poblacional de estas.

La relación entre la estructura comunitaria de los foraminíferos planctónicos y las variables abióticas, estuvo dada por la combinación de la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto. Donde la surgencia costera y aporte de los ríos desempeñaron un papel primordial en la variabilidad de estos parámetros ambientales, que permitieron detectar las diferencias en los rangos de tolerancia de cada especie, permitiendo establecer cambios

en la diversidad latitudinal de estos microorganismos. Lo anterior reflejó una afinidad entre la distribución espacial y las condiciones del hábitat en las que se encuentran las especies, coincidiendo con lo descrito para protistas (Patterson & Lee, 2000; Foissner, 2006; Costello & Chaudhary, 2017). En los cuales se ha descrito una mayor explicación de la diversidad por las variables mencionadas, y sus amplios rangos de distribución indican la elevada resiliencia frente condiciones adversas.

7.7. Rasgos ecológicos de los foraminíferos bentónicos y planctónicos a escala local

De acuerdo al análisis isotópico, los ecogrupos formados reflejaron diferencias significativas entre los rasgos de tipo de hábitat (δO^{18}) y la estrategia trófica (δC^{13}) de los foraminíferos planctónicos y bentónicos, entre los 23° y 28°S. Lo que permitió identificar diferentes condiciones ambientales a una escala local. El primer ecogrupo formado a los 24°S, reflejó temperaturas frías evidenciadas por valores altos de δO^{18} (entre 3.21 y 4.07 ‰). Sin embargo, los valores bajos de δC^{13} (0.095 y 0.12 ‰) indicaron el consumo de oxígeno por parte de los foraminíferos para realizar procesos de respiración. Lo cual evidenció una comunidad de especies detritívoras, encargadas de la descomposición de materia orgánica depositada por largos periodos de tiempo, y que no está siendo remineralizada (Duplessy *et al.*, 1984, Sen-Gupta, 2003).

Por otra parte, el segundo ecogrupo representado a los 27°S, estaría indicando ambientes cálidos al registrarse valores bajos de δO^{18} (entre 2.05 a 2.13 ‰), corroborado por la presencia de *B. digitata*, *G. calida* y *G. falconensis* en la zona. Junto con una disminución de la productividad primaria y de la remineralización de la materia orgánica, evidenciado por

el agotamiento de δC_{13} (valores entre -0.13 y 0.30 ‰). Por tanto, dichos valores señalaron ambientes de baja energía con detritos depositados por largos periodos de tiempo. Donde no hay un recambio de aguas que renueven los sedimentos, por lo que podría estar evidenciando un ambiente con estratificación en la columna de agua, donde *N. dutertrei* estuvo presente en esta zona y es tolerante a dichas condiciones (Reynolds & Thunell, 1985). Junto con sustratos de bajo flujo de corrientes, encontrándose a *C. wuellerstorfi*, típico de estos ambientes (Linke & Lutze, 1993; Gooday, 2003). Esto indicó el consumo de oxígeno disuelto para realizar procesos de respiración (Zeebe *et al.*, 1999; Sen-Gupta, 2003) distribuyéndose en esta zona especies detritívoras como *T. inflata*, *P. subsphaerica*, *E. pulchella* (Sen-Gupta, 2003).

Opuesto a lo anterior, las condiciones ambientales representadas por el tercer ecogrupo a los 26° y 28°S, indicaron un hábitat de temperaturas frías y aumento de la productividad primaria (altos valores de δO^{18} y δC^{13}). En el caso de la localidad a los 26°S al ser más somera (539 m, Tabla X), se realizó la exportación de carbono orgánico desde la superficie hacia el océano profundo. De manera que las especies de foraminíferos distribuidas en esta zona presentan hábitos autótrofos, las cuales adquieren microalgas como simbiosis al interior de su célula, realizando fotosíntesis (Sen-Gupta, 2003; Mothadi *et al.*, 2005; Kearns *et al.*, 2021). Tal como se ha reportado en las especies de *O. universa*, *P. obliquiloculata*, *G. ruber*, *N. dutertrei*, *N. incompta* y *G. glutinata* (Spindler & Hemleben, 1980; West, 1995; Sen-Gupta, 2003; Shaked & Vargas, 2006; Bird *et al.*, 2018; Takagi *et al.*, 2019), presentes en esta zona. Mientras que a los 28°S las profundidades fueron mayores (1200 m, Tabla X), por tanto la productividad primaria está representada por la alta

deposición de materia orgánica remineralizada constantemente. De modo que, las especies encontradas en esta zona correspondieron a organismos detritívoros y oportunistas como *F. fusiformis*, *G. pyrula*, *E. bradyi*, *R. abyssorum*, *U. peregrina* (Linke & Lutze, 1993; Fontanier *et al.*, 2002; Sen-Gupta, 2003).

Finalmente, las localidades de los 23° y 25°S evidenciaron un ecogrupo caracterizado por ambientes aún más fríos (valores de δO^{18} entre 4.13 y 5.86 ‰), registrándose a *N. pachyderma* y *G. bulloides* en esta zona (Coloma *et al.*, 2005). con un incremento de la productividad primaria y eutrofización de los sedimentos, conformado por el fitodetrito que ha sido exportado desde la superficie hasta estas zonas más profundas (920 m y 1113 m, Tabla XI) (Cesbron *et al.*, 2016). De manera que la comunidad de foraminíferos estuvo conformada por especies detritívoras dependientes de los pulsos de materia orgánica. Causada por una intensificación de la surgencia costera, indicando valores elevados de δO^{18} y δC^{13} (Figura 25), probablemente de las especies de *G. crassa*, *E. pulchella*, *C. auka* y *C. laevigata*, reportadas en esta zona. Una tendencia similar fue descrita para el Sistema de Corrientes de Humboldt realizado por Mothadi *et al.* (2005), donde se evidenció el enriquecimiento de δO^{18} y δC^{13} en foraminíferos. Sin embargo, en este trabajo los valores isotópicos fueron obtenidos por separado en algunas especies de foraminíferos planctónicos. por lo cual la relación isotópica fue menor, comparada con estos resultados que incluyeron tanto especies planctónicas como bentónicas.

Lo anteriormente mencionado, permitió evidenciar las condiciones ambientales locales en la zona de surgencia entre los 23° y 28°S,

identificándose una variabilidad latitudinal en cuanto a la temperatura del agua, procesos de remineralización y productividad primaria. Lo cual permitió que los foraminíferos colonicen diferentes microhábitats en una misma localidad.

7.8. Procesos Ecológicos-Foraminíferos Bentónicos

Con base en los resultados obtenidos, se identificó un cambio en la importancia de los procesos ecológicos que determinaron la distribución de los foraminíferos bentónicos, entre las regiones biogeográficas. Sin embargo, la productividad fue un proceso ecológico que influyó en la diversidad de foraminíferos en ambas regiones. Esto coincidió con lo descrito para la diversidad de otros protistas marinos de ambientes planctónicos (fitoplancton y microzooplancton) y bentónicos (Chen *et al.*, 2017; Holman *et al.*, 2021; Caracciolo *et al.*, 2021; Cabrerizo *et al.*, 2022), donde se encontró un efecto determinante de la productividad, medida a través de la clorofila a y nutrientes. De manera que el aumento de ésta favoreció la diversidad de los protistas marinos, indicando la importancia de la disponibilidad de materia orgánica y nutrientes, transportados desde la superficie hacia el fondo, siendo la principal fuente de alimento de estos microorganismos (Jorinssen *et al.*, 1995). Además de evidenciarse un aumento de la diversidad de otros protistas con hábitos heterótrofos (ciliados, flagelados y foraminíferos), dado por el incremento del fitoplancton (Anderson, 2010; Haraguchi *et al.*, 2018). Lo cual indicó que la productividad primaria, determinada por la surgencia costera y el aporte de los ríos en la costa de Chile, reguló los diferentes niveles tróficos de los microorganismos.

Por otra parte, la disponibilidad de energía desempeñó un papel importante sobre la diversidad en la RTC. Este proceso ha sido considerado como un mecanismo ecológico que modula la diversidad biológica (Hawkins *et al.*, 2003), y ha sido medido en ambientes marinos a través de la temperatura del agua, radiación fotosintéticamente activa y ultravioleta, destacándose su influencia sobre la diversidad de otros protistas marinos como ciliados y diatomeas (Holman *et al.*, 2021; Caracciolo *et al.*, 2021; Cabrerizo *et al.*, 2022). El cual indica su efecto sobre la fisiología de los organismos a partir de los límites de tolerancia térmica de cada especie (Sunday *et al.*, 2012), influyendo sobre el crecimiento, la reproducción y sobrevivencia (Dong *et al.*, 2019). Además de afectar las tasas metabólicas, que permiten tener mayores o menores tiempos generacionales (Fine, 2015). Al comparar con lo encontrado en protistas terrestres como amebas tecadas, ciliados y amebas acuáticas (Kyle & Noblet, 1986; Sleight, 1989; Anderson & Rogerson, 1995; Fernández *et al.*, 2016), los procesos ecológicos que subyacen sobre su distribución son muy similares, donde se destaca la importancia del ingreso de la energía al ecosistema, evidenciándose mayor diversidad en ambientes de alta energía.

Con relación a la heterogeneidad ambiental, ésta influyó sobre la estructura comunitaria de los foraminíferos en la RTF, coincidiendo con lo encontrado para otros protistas bentónicos como diatomeas, ciliados, foraminíferos (Cronin-O'Reilly, 2018), cercozoos, amebas y coanozoos (Forster *et al.*, 2016). Donde la heterogeneidad ambiental en los sedimentos incluso a microescala, actúa como una barrera biogeográfica. Lo que promueve una elevada especialización y coexistencia de estos

microorganismos, afectando la dispersión y colonización (Forster *et al.*, 2016). Por lo cual se ha catalogado como uno de los procesos ecológicos más importantes en los patrones de diversidad (Hortal *et al.*, 2009) y por lo general, suele evidenciar un efecto más pronunciado en el bentos que en el plancton (Forster *et al.*, 2016), debido a estos límites duros que genera la variabilidad en el sedimento. Esto sin duda está relacionado a la diversidad de geoformas y tipos de sedimento, generado por la fragmentación del paisaje en los fiordos magallánicos (Kilian *et al.* 2007), que les confiere una variabilidad de sustratos para poder adherirse, con gran disponibilidad de alimento y refugio (Gallucci *et al.*, 2020). Tal como se ha descrito en otros grupos bentónicos como crustáceos y moluscos (Ríos-Cardoza, 2007). Por lo que dicho proceso ecológico tiene una mayor relevancia en la RTF comparado con la RTC, la cual está ubicada sobre una planicie litoral (Camus, 2003), en donde la composición de los sedimentos es relativamente uniforme. Por tanto, su efecto sobre la diversidad en foraminíferos es menor.

Con respecto al mecanismo de límites ecológicos, fue influyente en ambas regiones biogeográficas, sin embargo, las variables ambientales que midieron dicho proceso fueron diferentes para cada región. En el caso de la diversidad de foraminíferos en la RTC, los límites ecológicos estuvieron dados por el oxígeno disuelto, donde la dispersión de las especies dependió de su disponibilidad. Esto causó que dichos microorganismos se adaptaran y adquirieran diferentes tipos de metabolismo (*e.g.* aerobio o anaerobio) (Fenchel & Finlay, 1995; Bernhard & Alve, 1996). De esta manera, influyendo en la composición de especies en una determinada área, registrándose comunidades típicas de condiciones óxicas y anóxicas

(Kaiho, 1991; Sen-Gupta, 2003). De este mismo modo, otros protistas marinos como ciliados y flagelados, han reflejado dichas estrategias, en donde los tipos simbiotes (bacterias y microalgas) contenidos en su célula varían dependiendo de la disponibilidad de oxígeno (Finlay & Fenchel, 1989; Edgcomb *et al.*, 2010; Edgcomb, 2016), produciendo una estructuración comunitaria similar a la de los foraminíferos.

Por otro lado, en la RTF, los límites ecológicos estuvieron representados por la salinidad, tal como se ha descrito para otras comunidades de microorganismos como bacterioplancton y microeucariotas (Sun *et al.*, Chen *et al.*, 2017; Castro-Cubillos *et al.*, 2022). El cual influye en la sobrevivencia y crecimiento de lo mismos, causando un efecto directo en la osmorregulación de la célula. Esto permite que la composición comunitaria varíe dependiendo de los requerimientos osmóticos de cada especie, conformando una biota estenohalina (adaptadas a pequeños rangos de salinidad) o eurihalina (adaptadas a amplios rangos de salinidad) (Anderson, 2010). Por tanto, la alta variación de la salinidad en las latitudes sur, moldeó la comunidad de foraminíferos actuando como un factor limitante.

7.9. Procesos Ecológicos-Foraminíferos planctónicos

De acuerdo a los resultados encontrados, la diversidad de los foraminíferos planctónicos estuvo determinada principalmente por la productividad. En este caso, los *proxies* que indicaron el efecto de dicho proceso, fueron las bajas temperaturas y la disminución del oxígeno, causado por la surgencia costera (Capone & Hutchins, 2013) en la zona central de Chile. Donde se produce el afloramiento de masas de agua

ecuatorial subsuperficial, con bajas temperaturas y gran cantidad de nutrientes (Camus, 2003; Mohtadi *et al.*, 2005).

Esta relación entre la surgencia y la diversidad de foraminíferos planctónicos, fue corroborada por otros microorganismos como los nanoflagelados y el bacterioplancton (McManus & Peterson, 1988;; Figueiras *et al.*, 2020). En los cuales se ha encontrado una mayor abundancia y riqueza de especies bajo dichas condiciones, favoreciendo la proporción de productores primarios y a su vez, la presencia de protistas heterótrofos. De manera que, estas condiciones de surgencia controlan la composición de especies planctónicas, tal como se ha descrito para la costa central de Chile, donde se encontró una variación de la diversidad de especies de nanoflagelados en zonas con influencia de los ríos y zonas con surgencia costera (Vargas *et al.*, 2012). De modo que, el desplazamiento de las masas de agua frías subsuperficiales hacia la superficie, aumentan los nutrientes y la disponibilidad de alimento, favoreciendo el crecimiento y la reproducción de estos microorganismos (Lombard *et al.*, 2009a).

De manera similar, la disminución del oxígeno es causada por la elevada productividad primaria, el exceso de materia orgánica en condiciones de surgencia y la gran cantidad de organismos que lo están consumiendo (Capone & Hutchins, 2013). De manera que la elevada diversidad de foraminíferos registrada en esta zona, reflejó una comunidad adaptada para sobrevivir a amplios rangos de oxígeno disuelto. Tal como se ha descrito para otros microorganismos como ciliados y bacterias, evidenciando estrategias de anaerobia facultativa y obligada (Stoeck *et al.*, 2003). Lo que les ha permitido desempeñar un rol importante en los procesos biogeoquímicos de desnitrificación y oxidación anaerobia de amonio (Capone & Hutchins, 2013). De manera que el agotamiento de

oxígeno en zonas de surgencia, favorece la expansión de tramas tróficas conformadas por estos microorganismos, donde el zooplancton aerobio disminuye su predominancia (Capone & Hutchins, 2013).

Por otra parte, los límites ecológicos dados por la salinidad afectaron considerablemente la diversidad de foraminíferos planctónicos, donde las bajas salinidades en las latitudes altas restringieron la dispersión de la mayoría de foraminíferos. Representadas en su mayoría por especies distribuidas en todo el gradiente latitudinal, evidenciando amplios rangos de tolerancia a la salinidad. Esto mismo se ha descrito en dinoflagelados, quienes evidenciaron la habilidad de sobrevivir a un amplio espectro salino (Balzano *et al.*, 2015). Incluso, en especies pertenecientes al mismo género de algas verdes unicelulares (*e.g. Micromonas* y *Ostreococcus*), se han reportado bajo diferentes rangos de tolerancia a esta variable ambiental (Balzano *et al.*, 2011). No obstante, otros microorganismos como diatomeas (*Chaetoceros*) indicaron su adaptación a condiciones de salinidad estrictamente locales (Balzano *et al.*, 2015), lo cual no coincidió con lo encontrado en foraminíferos planctónicos. Que sí bien no exhibieron una preferencia por las bajas salinidades, tampoco evidenciaron en rangos estrechos de salinidad. Lo anterior indicó una variación en los rangos de tolerancia en las comunidades de microorganismos planctónicos (Guo *et al.*, 2020), determinando la estructura comunitaria los mismos.

Debido a lo mencionado anteriormente, los procesos ecológicos que emergen de la distribución latitudinal de los foraminíferos planctónicos y bentónicos, se ajustaron a lo evidenciado por otros protistas marinos, coincidiendo en el papel fundamental que desempeña la productividad-

energía y los límites ecológicos. Sin embargo, en los foraminíferos bentónicos se identificó el efecto crucial de la heterogeneidad ambiental, en las latitudes del sur de Chile (RTF). Lo que destacó la influencia de las condiciones locales en la diversidad de especies, tal como se ha descrito en organismos bentónicos multicelulares.

7.10. Procesos Históricos-Evolutivos-Foraminíferos Bentónicos

De acuerdo a los resultados obtenidos por el índice de distinción taxonómica (Δ^+), los valores invariantes al norte de los 47°S (RTC), indicaron una comunidad formada por especies cercanamente emparentadas (Figura 27). En donde los filtros ambientales podrían tener un rol más importante que los procesos históricos-evolutivos. De manera que, los rangos de tolerancia ambiental de cada especie les permitió distribirse en ambientes con gran cantidad de materia orgánica y nutrientes. De tal forma que los rangos medios latitudinales fueron más restringidos en esta región, según lo evidenciado por el efecto Rapoport. Lo que favoreció el crecimiento y la reproducción de los foraminíferos. Mientras que al sur de los 47° (RTF), los valores bajos de Δ^+ señalaron una comunidad de especies distantemente relacionadas filogenéticamente. Donde los procesos históricos locales, que involucraron la actividad tectónica (formación del punto triple entre las placas tectónicas sudamericana, nazca y antártica), y múltiples glaciaciones (Ahumada *et al.*, 2000; Behrmann & Kopf, 2001; Isla & Espinosa, 2021), causaron extinciones locales y fragmentación de las poblaciones. Por lo cual, las especies que sobrevivieron reflejaron adaptaciones fisiológicas a la tolerancia de estos ambientes altamente variables (Brown *et al.*, 2002), evidenciando especies resistentes a las variaciones de salinidad, oxígeno

disuelto y heterogeneidad de los sustratos. Las cuales presentaron rangos medios latitudinales más amplios, según lo encontrado por el efecto Rapoport. Esto permitió inferir que el $\Delta+$ no detectó conservatismo de nicho, sin embargo, se identificó un mecanismo histórico que influyó sobre la diversidad de estos organismos.

Dichas extinciones locales en los fiordos magallánicos han sido reportadas en varios grupos de organismos bentónicos como peracáridos, moluscos, (Desqueyroux & Moyano, 1987; Moyano, 1991; Valdovinos *et al.*, 2003; Rivadeneira *et al.*, 2011). Donde a partir del aislamiento de sus poblaciones, se ha generado especiaciones alopátricas, facilitando la especialización a condiciones locales específicas, incrementando su diversidad (Crame 1997; Valdovinos *et al.*, 2003). Sin embargo, a pesar de no evidenciarse un aumento de novedades evolutivas en el índice de distinción taxonómica, es probable que los foraminíferos estén diversificando por especiación alopátrica. Dado que los rangos de distribución evidenciados en varias especies de esta zona, estuvieron restringidos únicamente para la RTF e incluso en ocasiones, se distribuyeron únicamente en una banda latitudinal (Tabla VII). Por lo cual, se recomienda realizar análisis con datos filogenéticos para corroborar esta afirmación.

No obstante, bajo la luz de los resultados obtenidos, la diversidad β en la RTF estuvo representada por un mayor recambio de especies en las latitudes de los 49°S y 50°S. Donde estas zonas de mayor diversidad fueron reemplazadas por otras, debido a la heterogeneidad ambiental de los fiordos (Qian *et al.*, 2004). Mientras que el anidamiento se evidenció en las latitudes restantes (47°-48°S y 51°-53°S), conformadas por

comunidades de especies raras, como un subconjunto de las zonas con mayor riqueza. Esto permitió identificar dinámicas de dispersión y extinción, donde se evidenció la recolonización desde las zonas de mayor riqueza a hacia las áreas anidadas, posterior a las perturbaciones históricas (Moreno et al., 2008; Rivadeneira *et al.*, 2011). Lo cual pudo haber formado una zona de refugio, conservando las especies que habitaron la zona, previo a las perturbaciones históricas (Baselga, 2010). Por otro lado, la composición de especies en la RTC reflejó una mayor extinción, identificándose una pérdida ordenada de especies hacia las latitudes norte (Figura 12). Debido posiblemente a que la zona de mayor diversidad se encontró en el extremo sur de esta (46°S). Por tanto, la dispersión disminuyó probablemente por efecto de la distancia y la heterogeneidad geomorfológica de los sedimentos, reduciendo la colonización de especies.



Ante la evidencia mostrada, se infiere que la distribución espacial de los foraminíferos bentónicos de la costa de Chile, presentan un modelo de distribución de endemidad moderada. En el cual, las condiciones históricas regionales, han generado barreras geográficas que disminuyen la dispersión, restringiendo la distribución de los mismos (Papke & Ward, 2004). Lo que favoreció los eventos de colonización-extinción, causando cambios en la composición de especies en a lo largo del gradiente latitudinal. Por tanto, el patrón biogeográfico está dado tanto por procesos ecológicos (productividad-energía, heterogeneidad ambiental y límites ecológicos) como por procesos históricos-evolutivos. Lo cual coincidió con los mismos procesos que determinan la diversidad en macroorganismos, y en algunos grupos de arqueas (Whitaker *et al.*, 2003), Hongos (Foissner, 2008), protistas terrestres (Foissner, 2004; Fernández

et al., 2016; Fernández *et al.*, 2022) y marinos (Foissner, 2006; de Vargas *et al.*, 2015). Lo que contradice el paradigma EiE (“*todo está en todas partes, pero el medio ambiente selecciona*”) propuesto para los microorganismos (Bass Beacking, 1934), donde se asegura que la diversidad de protistas está determinada únicamente por procesos ecológicos. De manera que se acepta la hipótesis 2, propuesta en este estudio.

7.11. Procesos Históricos-Evolutivos-Foraminíferos Planctónicos

Según lo evidenciado por el índice de distinción taxonómica ($\Delta+$), los valores invariantes en todo el gradiente latitudinal, señalaron la formación de una comunidad con especies cercanamente emparentadas (Figura 30). Esto indicó un efecto mayor de los filtros ambientales sobre la diversidad de los foraminíferos planctónicos, ocultando la señal filogenética de procesos históricos-evolutivos, reflejando una ausencia de conservatismo de nicho (Rivadeneira *et al.*, 2011). Por lo cual, los rangos de tolerancia ambiental de cada especie, permitieron su dispersión hacia zonas de elevada productividad primaria y salinidad. De modo que los rangos medios latitudinales estuvieron más concentrados en las latitudes del centro de la costa, según lo encontrado por el efecto Rapoport (Figura 31). Sin embargo, su correlación es baja debido a que gran parte de las especies presentaron amplios rangos de distribución, facilitadas por el Sistema de Corrientes de Humboldt. Lo que atenúo aún más los procesos históricos que pueden subyacer en la distribución de dichos organismos. Esto mismo ha sido descrito en otros grupos planctónicos como diatomeas, ciliados y dinoflagelados (Taylor *et al.*, 2008; Agatha, 2011), que corroboró cierta tendencia al cosmopolitismo, donde sus amplios rangos de tolerancia,

facilitaron su dispersión desde condiciones óptimas de elevada productividad hacia zonas subóptimas o de menor productividad primaria. Lo anteriormente mencionado se relacionó con la baja diversidad β , en donde no se evidenció un recambio o reemplazo de especies. Debido a que el efecto de los filtros ambientales fue atenuado, sobretodo en las latitudes bajas. Donde ingresaron las corrientes cálidas de origen ecuatorial, generando una zona de transición, representada por la interacción de especies de origen subtropical y subantártico. De manera tal que se redujo el gradiente ambiental latitudinal (Brattström & Johanssen 1983; Camus, 2003) y la composición de especies no varió considerablemente. Por otro lado, la comunidad de foraminíferos de altas latitudes estuvo representada por una estructura anidada, con especies raras como un subconjunto zonas de mayor riqueza (Moreno *et al.*, 2008; Baselga, 2010). Lo que reflejó una recolonización de las especies con amplios rangos de tolerancia a la baja productividad, salinidades y temperaturas bajas, presentes en esta zona. Debido a la ausencia de barreras geográficas que restringieran su dispersión (Agatha, 2011).

Con base en lo mencionado previamente, la distribución de los foraminíferos planctónicos de la costa de Chile, reflejó un modelo de distribución cosmopolita o ubicua. Donde la composición especies fue similar, causada por los amplios rangos de dispersión que atenuaron las barreras ambientales, revelando una baja especiación alopátrica y elevadas tasas de migración (Finlay *et al.*, 1996; Finlay & Clarke 1999; Finlay, 2002). En consecuencia, la distribución de foraminíferos planctónicos estuvo dada por procesos ecológicos (productividad y límites ecológicos) y un debilitamiento de procesos históricos-evolutivos. Esto mismo ha sido

encontrado en microorganismos como ciliados terrestres y marinos (Finlay, 2002; Katz *et al.*, 2005; Agatha, 2011), tecamebas (Mitchell & Meisterfeld, 2005; Foissner, 2007) y dinoflagelados (Taylor *et al.*, 2008). Por tal motivo, este grupo coincidió con el paradigma EiE descrito para microorganismos (Bass Beacking, 1934), de manera que se acepta la hipótesis 1, propuesta en este estudio.

La evaluación del paradigma ampliamente debatido en la biogeografía de microorganismos, a través del Phylum Foraminifera como modelo de estudio, exhibió que los procesos subyacentes en su distribución, están condicionados por la forma de vida. De manera que la distribución espacial de los foraminíferos bentónicos, está determinada por los mismos procesos que los macroorganismos. Mientras que en los foraminíferos planctónicos, la distribución espacial está dada únicamente por procesos ecológicos, opuesto a los macroorganismos. Por consiguiente, este estudio contribuyó a esclarecer el debate biogeográfico en protistas, corroborando la idea de Jadoon *et al.* (2013), sugiriendo que la distribución de microorganismos es flexible y no debe ser agrupada en un único modelo biogeográfico.

8. CONCLUSIONES

La comunidad de foraminíferos bentónicos de la costa de Chile, evidenció un patrón latitudinal inverso, representado por un aumento de la riqueza de especies al incrementar la latitud, identificándose una Región Templada Cálida (RTC) entre los 22° y 46°S, y una Región Templada Fría (RTF) ubicada desde los 47°S hasta los 53°S. En contraste con la

comunidad de foraminíferos planctónicos, que exhibió un gradiente de diversidad unimodal, reflejado por una mayor riqueza de especies en las latitudes medias (28°-34°S), careciendo de regiones biogeográficas.

A una escala regional, las variables ambientales que influyeron sobre el patrón de diversidad de los foraminíferos bentónicos fluctuaron a lo largo del gradiente latitudinal, encontrándose en la RTC un mayor efecto de los nutrientes, temperatura y oxígeno disuelto. Por tanto, los procesos ecológicos que determinaron la distribución de dichos organismos correspondieron a la productividad, energía y límites ecológicos. A diferencia de la RTF, donde el efecto del tipo de sustrato y salinidad fue mayor, señalando la importancia de procesos ecológicos como la heterogeneidad ambiental y los límites ecológicos.

La diversidad de foraminíferos planctónicos por otra parte, estuvo asociada a condiciones de surgencia costera, reflejando una relación directa con las bajas temperaturas y oxígeno disuelto, así como también por la salinidad. Como consecuencia, los procesos ecológicos que determinaron su distribución correspondieron a la productividad-energía y límites ecológicos.

Los rasgos ecológicos de los foraminíferos a escala local, representaron una variabilidad latitudinal relacionada a la temperatura del agua, procesos de remineralización y productividad primaria. De modo que los foraminíferos colonizaron diferentes microhábitats dentro de una escala espacial reducida.

Los foraminíferos bentónicos presentaron un modelo de distribución de endemidad moderada, dado por las condiciones históricas locales que han restringido su dispersión. Donde los eventos de colonización-

extinción mantuvieron su diversidad. Opuesto a los foraminíferos planctónicos, que exhibieron un modelo de distribución cosmopolita o ubicua, donde las corrientes facilitaron su dispersión, reflejando amplios rangos de tolerancia ambiental.

La forma de vida (planctónica o bentónica) condicionó los procesos biogeográficos subyacentes en la diversidad espacial de los foraminíferos. De tal forma que, la distribución de los foraminíferos bentónicos depende de procesos ecológicos e históricos-evolutivos, como se ha descrito para macroorganismos. A diferencia de la distribución espacial de los foraminíferos planctónicos, la cual está dada únicamente por procesos ecológicos, opuesto a los macroorganismos.

Este estudio contribuyó a esclarecer el paradigma EiE debatido ampliamente en microorganismos, sugiriendo que la distribución de estos es flexible, y no se encuentra agrupada en un único modelo biogeográfico.

9. ANEXOS

Anexo 1. Frecuencia total (%) de las especies más frecuentes de foraminíferos bentónicos y planctónicas.

Especies bentónicas		Especies planctónicas	
Especie	% (frecuencia)	Especie	Frecuencia (%)
<i>Hoeglundina elegans</i>	87.10	<i>Globigerina bulloides</i>	80.2325581
<i>Cassidulina laevigata</i>	87.10	<i>Globigerinita glutinata</i>	68.6046512
<i>Reophax scoriurus</i>	87.10	<i>Globoconella inflata</i>	60.4651163
<i>Cyclammina cancellata</i>	77.42	<i>Neogloboquadrina dutertrei</i>	83.7209302
<i>Pullenia subcarinata</i>	77.42	<i>Neogloboquadrina pachiderma</i>	91.8604651
<i>Uvigerina peregrina</i>	74.19	<i>Neogloboquadrina incompta</i>	70.9302326
<i>Trifarina angulosa</i>	70.97	<i>Orbulina universa</i>	59.3023256
<i>Adercotryma glomeratum</i>	67.74		
<i>Trochammina inflata</i>	67.74		
<i>Hansenisca soldanii</i>	67.74		
<i>Oridorsalis umbonatus</i>	67.74		
<i>Cibicides elmaensis</i>	64.52		
<i>Rhabdammina</i>	61.29		
<i>Globobulimina pyrula</i>	58.06		

Anexo 2. Especies de foraminíferos bentónicos con mayor abundancia.

Especie	Abundancia (ind/cm ³)
<i>Valvulineria inflata</i>	3143,49
<i>Uvigerina peregrina</i>	2803,44
<i>Trifarina angulosa</i>	2572,87
<i>Globocassidulina crassa</i>	2490,20
<i>Bolivina plicata</i>	1886,70
<i>Hansenisca soldanii</i>	1077,50
<i>Cassidulina auka</i>	928,92
<i>Bolivina difformis</i>	922,11
<i>Vaginulinopsis reniformis</i>	904,56
<i>Cibicides sp.</i>	685,49

<i>Uvigerina bortotara</i>	599,15
<i>Cibicides ornatus</i>	424,19
<i>Rhabdammina</i>	394,38
<i>Pullenia bulloides</i>	344,69
<i>Haplophragmoides planissima</i>	302,22
<i>Cassidulina laevigata</i>	295,95
<i>Laevidentalina elegans</i>	227,39
<i>Bulimina inflata</i>	221,64
<i>Cibicides elmaensis</i>	181,80
<i>Bolivinella seminuda</i>	164,62
<i>Pullenia subcarinata</i>	162,43
<i>Ehrenbergina pupa</i>	157,23
<i>Hoeglundina elegans</i>	147,19
<i>Reophax scorpiurus</i>	119,58
<i>Cassidulinoides parkeriana</i>	118,40
<i>Epistominella pulchella</i>	103,67

Anexo 3. Abundancia de las especies de foraminíferos planctónicos.

Especie	Abundancia (ind/cm³)
<i>Neogloboquadrina incompta</i>	2702,64
<i>Globigerina bulloides</i>	1485,40
<i>Neogloboquadrina pachiderma</i>	545,59
<i>Neogloboquadrina dutertrei</i>	281,11
<i>Globigerinita glutinata</i>	199,03
<i>Globoconella inflata</i>	146,97
<i>Globorotalia sciatula</i>	50,08
<i>Globigerinella calida</i>	43,82
<i>Pulleniatina obliquiloculata</i>	41,48
<i>Globigerina falconensis</i>	31,73
<i>Globigerinoides ruber</i>	28,88
<i>Orbulina universa</i>	27,61
<i>Globorotalia (Truncorotalia) crassaformis</i>	25,71
<i>Globorotalia truncatuloides</i>	23,01
<i>Turborotalita quinqueloba</i>	21,11
<i>Beella digitata</i>	20,06
<i>Turborotalia iota</i>	17,95
<i>Globorotaloides hexagonus</i>	14,05
<i>Globoturborotalita rubescens</i>	13,04
<i>Globorotalia tumida</i>	10,70

Anexo 4. Abundancia total de foraminíferos por cada banda latitudinal.

Foraminíferos bentónicos		Foraminíferas planctónicos	
Latitud	Abundancia total (ind/cm³)	Latitud	Abundancia total (ind/cm³)
22°S	3.758	22°S	0.140
23°S	1052.318	23°S	257.796
24°S	1051.898	24°S	0.204
25°S	510.879	25°S	151.439
26°S	3.758	26°S	2.038
27°S	7.363	27°S	21.707
28°S	122.420	28°S	377.885
29°S	201.758	29°S	401.936
30°S	84.076	30°S	85.503
31°S	16000.025	31°S	3806.013
32°S	128.815	32°S	127.592
33°S	102.446	33°S	12.459
34°S	34.854	34°S	3.962
35°S	39.885	35°S	1.389
36°S	73.172	36°S	0.242
37°S	114.777	37°S	0.038
38°S	63.822	38°S	7.796
39°S	144.688	39°S	125.707
40°S	41.580	40°S	6.166
41°S	279.490	41°S	26.828
42°S	247.580	42°S	157.592
43°S	110.076	43°S	39.949
44°S	135.873	44°S	122.752
46°S	3172.946		
47°S	3.035		
48°S	26.840		
49°S	186.277		
50°S	79.856		
51°S	90.000		
52°S	52.127		
53°S	2.149		

Anexo 5. Abundancia de las especies de foraminíferos planctónicos de acuerdo a su tipo de Hábitat.

Latitud	Especies subtropicales, tropicales, aguas cálidas-ausencia de surgencia	Especies de amplios rangos de tolerancia de T°c y salinidad	Especies de aguas frías, subporlares y de surgencia
22°S	0.013	0.076	0.089
23°S	18.064	67.694	234.025
24°S	0.102	0.089	0.038
25°S	13.618	37.618	132.051
26°S	0.981	0.803	0.841
27°S	1.325	6.217	20.229
28°S	23.439	110.981	344.255
29°S	39.236	93.146	357.452
30°s	8.459	16.968	74.395
31°S	361.860	1297.427	3264.484
32°S	18.344	44.025	97.427
33°S	0.854	2.675	11.287
34°S	0.204	0.866	3.694
35°S	0.064	0.204	1.325
36°S	0.000	0.076	0.217
37°S	0.013	0.000	0.025
38°S	0.854	1.185	6.459
39°S	21.490	15.427	98.611
40°S	1.809	0.357	4.127
41°S	5.503	3.338	20.102
42°S	12.879	14.471	137.172
43°S	2.828	3.643	35.834
44°S	10.191	12.510	106.471

Anexo 6. Valores de riqueza de especies, índice de Shannon y dominancia de Simpson, por cada muestra obtenida de foraminíferos

Foraminíferos bentónicos				Foraminíferos planctónicos			
Latitud	Riqueza	Shannon (H')	Simpson (D)	Latitud (°S)	Riqueza	Shannon (H')	Simpson (D)
-22.800	13	2,22	0,15	-22.800	1	0.000	1.000
-22.840	12	2,12	0,16	-22.840	1	0.000	1.000
-22.867	14	2,49	0,10	-22.867	5	1.523	0.235
-22.867	7	0,95	0,56	-22.867	4	1.072	0.432
-24.000	12	1,85	0,26	-23.999	16	1.658	0.253

-23.999	22	2,26	0,14	-24.033	5	1.332	0.313
-24.033	5	1,33	0,33	-25.9995	19	1.644	0.298
-26.000	27	2,41	0,15	-26.000	8	1.746	0.209
-26.000	15	2,21	0,18	-26.000	17	1.823	0.231
-26.000	20	1,91	0,27	-26.000	3	1.011	0.389
-26.000	12	2,31	0,11	-26.000	9	1.509	0.281
-26.000	25	2,67	0,11	-26.018	2	0.410	0.755
-26.018	5	1,61	0,20	-27.286	15	1.414	0.347
-27.286	25	2,57	0,11	-28.383	16	1.388	0.367
-28.383	18	2,22	0,18	-28.384	15	1.392	0.376
-28.384	33	2,80	0,09	-28.416	15	1.432	0.354
-28.416	19	2,35	0,14	-28.417	14	1.640	0.261
-28.417	29	2,24	0,19	-29.376	17	1.539	0.331
-29.376	42	2,52	0,17	-29.467	15	1.344	0.416
-29.467	35	2,91	0,08	-29.667	16	1.647	0.289
-29.667	35	2,85	0,08	-29.717	16	1.424	0.407
-29.717	29	2,75	0,10	-29.719	13	1.453	0.333
-29.719	20	2,61	0,10	-30.133	16	1.355	0.421
-30.133	33	2,80	0,09	-30.167	15	1.574	0.309
-30.167	34	2,68	0,12	-30.200	13	1.507	0.358
-30.200	32	2,74	0,10	-31.029	19	1.839	0.240
-31.029	25	2,52	0,11	-31.089	17	1.675	0.284
-31.089	15	2,10	0,16	-31.108	18	1.723	0.281
-31.108	32	2,74	0,10	-31.160	20	1.686	0.316
-31.160	35	2,93	0,08	-31.180	16	1.609	0.288
-31.180	38	2,57	0,13	-31.486	12	1.066	0.573
-31.486	41	2,88	0,09	-31.882	17	1.401	0.358
-31.882	16	2,04	0,21	-31.966	13	1.334	0.366
-31.966	12	1,78	0,21	-31.975	14	1.322	0.426
-31.975	33	2,89	0,08	-31.975	15	1.336	0.380
-31.975	33	2,14	0,19	-32.280	12	1.704	0.254
-32.280	34	2,65	0,12	-33.800	11	1.321	0.413
-33.800	31	2,68	0,11	-33.800	14	1.116	0.501
-33.800	36	2,76	0,10	-33.800	10	1.195	0.453
-33.800	18	1,80	0,29	-34.584	15	1.400	0.354
-34.584	29	2,49	0,13	-35.783	6	1.484	0.291
-35.783	30	2,48	0,19	-35.783	7	1.070	0.500
-35.783	30	2,67	0,10	-35.783	1	0.000	1.000
-35.783	21	2,03	0,23	-36.039	3	0.956	0.429
-36.039	14	1,72	0,23	-36.426	2	0.637	0.556
-36.426	30	2,96	0,07	-36.426	1	0.000	1.000
-36.426	29	2,26	0,18	-36.459	2	0.637	0.556
-36.459	27	2,47	0,13	-36.467	1	0.000	1.000



-36.467	22	1,89	0,25	-36.543	1	0.000	1.000
-36.543	36	1,90	0,34	-37.399	1	0.000	1.000
-37.399	31	2,29	0,19	-38.000	2	0.693	0.500
-38.000	11	1,77	0,23	-38.000	3	1.030	0.380
-38.000	16	1,88	0,19	-38.025	7	1.288	0.360
-38.025	8	1,79	0,19	-38.090	11	1.468	0.341
-38.090	36	2,89	0,08	-38.991	4	0.451	0.792
-38.122	20	2,27	0,17	-39.000	10	1.143	0.471
-38.172	35	3,00	0,08	-39.011	7	0.954	0.532
-38.196	35	2,27	0,20	-39.071	5	1.110	0.419
-38.205	12	1,13	0,44	-39.696	2	0.693	0.500
-38.991	34	2,33	0,17	-39.731	5	0.722	0.668
-39.000	17	1,40	0,45	-39.767	4	1.221	0.340
-39.011	30	2,67	0,12	-39.817	7	1.084	0.491
-39.071	18	1,89	0,20	-39.914	2	0.586	0.603
-39.696	39	2,92	0,08	-39.933	9	1.318	0.408
-39.731	42	2,92	0,09	-39.989	2	0.515	0.668
-39.767	30	2,30	0,18	-40.000	1	0.000	1.000
-39.817	31	2,31	0,18	-41.000	12	1.174	0.431
-39.914	18	2,30	0,13	-41.208	8	1.175	0.448
-39.933	37	3,01	0,07	-41.418	5	1.119	0.372
-39.989	19	2,22	0,14	-42.090	1	0.000	1.000
-40.000	48	3,54	0,04	-42.177	9	1.355	0.397
-40.043	43	2,76	0,10	-42.410	8	0.702	0.707
-41.000	44	3,26	0,06	-42.452	11	0.895	0.644
-41.208	37	2,36	0,12	-42.544	10	0.791	0.659
-41.418	27	2,30	0,19	-42.567	8	1.028	0.529
-42.090	32	1,83	0,32	-42.582	8	1.260	0.386
-42.177	36	2,19	0,22	-43.367	8	0.680	0.691
-42.410	41	2,73	0,12	-43.367	8	1.223	0.402
-42.452	38	2,48	0,15	-43.368	6	0.431	0.830
-42.544	39	2,70	0,13	-44.057	10	0.962	0.568
-42.567	31	2,54	0,13	-44.088	11	1.292	0.463
-42.582	37	2,98	0,07	-44.150	11	1.770	0.244
-43.367	50	2,44	0,17	-44.200	8	0.747	0.691
-43.367	17	2,26	0,16	-44.283	11	1.130	0.532
-43.368	41	2,46	0,17	-44.283	9	1.104	0.513
-44.057	37	2,38	0,24	-44.284	8	0.870	0.612
-44.088	52	3,40	0,04				
-44.150	44	3,23	0,06				
-44.200	30	1,90	0,32				
-44.283	41	2,90	0,10				
-44.283	44	3,17	0,06				



-44.284	41	3,16	0,07
-46.958	135	2,61	0,13
-47.922	16	1,94	0,23
-47.990	7	1,25	0,41
-48.005	23	2,38	0,13
-48.069	29	2,11	0,22
-48.108	27	2,44	0,14
-48.390	55	2,52	0,12
-48.653	26	1,73	0,31
-49.104	49	1,89	0,26
-49.165	20	1,97	0,20
-49.362	19	1,35	0,34
-49.372	9	2,32	0,13
-49.532	12	2,08	0,15
-49.560	25	1,57	0,28
-49.482	55	2,07	0,19
-49.813	58	2,44	0,14
-50.120	18	1,90	0,21
-50.159	9	1,29	0,44
-50.243	16	1,49	0,29
-50.348	11	1,17	0,46
-50.578	25	2,52	0,11
-50.595	30	1,72	0,23
-50.725	13	2,28	0,14
-50.793	19	1,98	0,21
-50.852	48	2,42	0,11
-50.910	19	1,37	0,45
-50.930	19	2,42	0,13
-51.583	36	1,52	0,34
-51.817	14	1,84	0,19
-51.950	18	1,73	0,25
-52.065	30	2,78	0,08
-52.067	22	2,46	0,12
-52.094	44	1,37	0,36
-52.172	24	2,27	0,14
-53.667	22	2,15	0,15



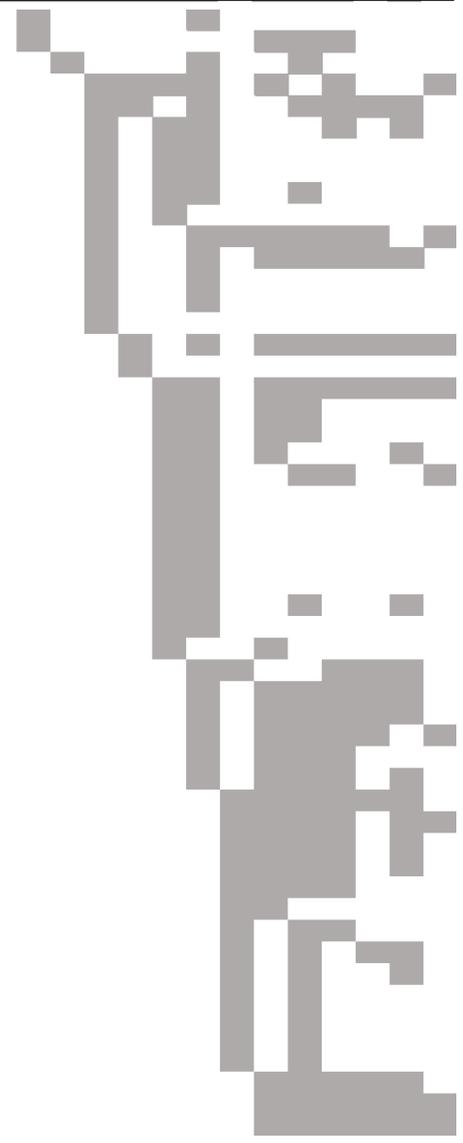
Continuación Anexo 7.

Región Biogeográfica	Región Templada Cálida																	Región Templada Fría																
	Latitud	22°S	23°S	24°S	25°S	26°S	27°S	28°S	29°S	30°S	31°S	32°S	33°S	34°S	35°S	36°S	37°S	38°S	39°S	40°S	41°S	42°S	43°S	44°S	46°S	47°S	48°S	49°S	50°S	51°S	52°S	53°S		
Especie																																		
<i>Lagena aspera</i>																																		
<i>Discorbis peruvianus</i>																																		
<i>Pyrgo subsphaerica</i>																																		
<i>Eggerella bradyi</i>																																		
<i>Cibicides ornatus</i>																																		
<i>Procerolagena clavata</i>																																		
<i>Cibicoides dispars</i>																																		
<i>Rotalina pleurostomata</i>																																		
<i>Haplophragmoides planissima</i>																																		
<i>Trachamina plana</i>																																		
<i>Laticarinina pauperata</i>																																		
<i>Melonis sphaeroides</i>																																		
<i>Melonis affinis</i>																																		
<i>Cibicoides variabilis</i>																																		
<i>Glandulina communis</i>																																		
<i>Procerolagena distoma</i>																																		
<i>Trachamina squamata</i>																																		
<i>Haplophragmium sp.</i>																																		
<i>Ammobaculites exiguus</i>																																		
<i>Ammobaculinus recurvus</i>																																		
<i>Hormosinelloides guttifer</i>																																		
<i>Pseudonodosinella nodulosa</i>																																		
<i>Labatula labatula</i>																																		
<i>Marginulina sp.</i>																																		
<i>Cibicides aknerianus</i>																																		
<i>Spirosigmoinella sp.</i>																																		
<i>Triloculina trigonula</i>																																		
<i>Oolina vilardeboana</i>																																		
<i>Tritaxis fusca</i>																																		
<i>Lagena aspirula</i>																																		
<i>Ammoglobigerina globigeriniformis</i>																																		
<i>Bolivina costata</i>																																		
<i>Oridorsalis tener</i>																																		
<i>Nonionoides turgidus</i>																																		
<i>Nodosaria sp.</i>																																		
<i>Bolivina beyrichi</i>																																		
<i>Bolivina difformis</i>																																		
<i>Rosalina williamsoni</i>																																		
<i>Pyrgo depressa</i>																																		
<i>Globanomalina sp.</i>																																		
<i>Pseudoparrella pacifica</i>																																		
<i>Lagenamina difflugiformis</i>																																		
<i>Lagena striata</i>																																		
<i>Alveolophragmium orbiculatum</i>																																		
<i>Reophax rostrata</i>																																		
<i>Reophax regularis</i>																																		
<i>Favolagena digitalis</i>																																		
<i>Buccella peruviana</i>																																		
<i>Cassidulina obtusa</i>																																		
<i>Uvigerina asperula</i>																																		
<i>Bulimina pulchella</i>																																		
<i>Globocassidulina</i>																																		



Continuación Anexo 7.

Región Biogeográfica	Región Templada Cálida																Región Templada Fría																
	22°S	23°S	24°S	25°S	26°S	27°S	28°S	29°S	30°S	31°S	32°S	33°S	34°S	35°S	36°S	37°S	38°S	39°S	40°S	41°S	42°S	43°S	44°S	46°S	47°S	48°S	49°S	50°S	51°S	52°S	53°S		
Especie																																	
<i>Lenticulina argentinensis</i>																																	
<i>Lagena sulcata</i>																																	
<i>Lenticulina orbicularis</i>																																	
<i>Protoglobobulimina pupoides</i>																																	
<i>Bulimina marginata</i>																																	
<i>Textularia gramen</i>																																	
<i>Eggerelloides medius</i>																																	
<i>Karrerella baccata</i>																																	
<i>Textularia tenuissima</i>																																	
<i>Valvulineria camerata</i>																																	
<i>Comuspira foliacea</i>																																	
<i>Amphicoryna scalaris</i>																																	
<i>Fissurina longispina</i>																																	
<i>Reussoolina apiculata</i>																																	
<i>Fissurina staphyllearia</i>																																	
<i>Bulimina gibba</i>																																	
<i>Laminonion tumidum</i>																																	
<i>Cribrastomoides kosterensis</i>																																	
<i>Pyrgo peruviana</i>																																	
<i>Tubinella funalis</i>																																	
<i>Lagena interrupta</i>																																	
<i>Miliolinella subrotunda</i>																																	
<i>Saracenaria sp.</i>																																	
<i>Schlumbergerina alveoliniformis</i>																																	
<i>Tolypammina vagans</i>																																	
<i>Tritaxis conica</i>																																	
<i>Trochammina salsa</i>																																	
<i>Uvigerina bifurcata</i>																																	
<i>Bolivina danvillensis</i>																																	
<i>Rutherfordoides rotundata</i>																																	
<i>Nadulina dentaliniformis</i>																																	
<i>Uvigerina brunnensis</i>																																	
<i>Disconomalina vermiculata</i>																																	
<i>Astrononion echolsi</i>																																	
<i>Lagena elongata</i>																																	
<i>Uvigerina cushmani</i>																																	
<i>Recurvoides scitulum</i>																																	
<i>Astrononion stellatum</i>																																	
<i>Lagena hispidula</i>																																	
<i>Laevidentalina communis</i>																																	
<i>Pyrgoella sphaera</i>																																	
<i>Martinottiella nodulosa</i>																																	
<i>Gaudryina glabrata</i>																																	
<i>Recurvoides coronatus</i>																																	
<i>Pullenia quinqueloba</i>																																	
<i>Lagena filicosta</i>																																	
<i>Biloculina elongata var. quadrata</i>																																	
<i>Lenticulina mamilligera</i>																																	
<i>Sigmopyrgo vespertilio</i>																																	
<i>Ammodiscus tenuis</i>																																	
<i>Bolivina pseudoplicata</i>																																	
<i>Gavelinopsis isabelleana</i>																																	



Continuación Anexo 7.

Región Biogeográfica	Región Templada Cálida																				Región Templada Fría																
	22°S	23°S	24°S	25°S	26°S	27°S	28°S	29°S	30°S	31°S	32°S	33°S	34°S	35°S	36°S	37°S	38°S	39°S	40°S	41°S	42°S	43°S	44°S	46°S	47°S	48°S	49°S	50°S	51°S	52°S	53°S						
Especie																																					
<i>Lenticulina gibba</i>																																					
<i>Reophax pilulifer</i>																																					
<i>Globocassidulina crassa</i> subsp. <i>rossensis</i>																																					
<i>Hyalinonetrion gracillimum</i>																																					
<i>Cornuspira involvens</i>																																					
<i>Recurvoides contortus</i>																																					
<i>Cribrastomoides jeffreysii</i>																																					
<i>Fissurina lucida</i>																																					
<i>Pyrgo rotalaria</i>																																					
<i>Spirosigmallina tenuis</i>																																					
<i>Paracassidulina minuta</i>																																					
<i>Patellina corrugata</i>																																					
<i>Stomatorbina concentrica</i>																																					
<i>Textularia pseudogramen</i>																																					
<i>Triloculina tricarinata</i>																																					
<i>Lenticulina rotulata</i>																																					
<i>Cibicides refulgens</i>																																					
<i>Discorbis vilardeboanus</i>																																					
<i>Elphidium macellum</i>																																					
<i>Lagena caudata</i>																																					
<i>Bolivina punctata</i>																																					
<i>Fissurina (Fissurina) biancae</i>																																					
<i>Cushmanina striatopunctata</i>																																					
<i>Uvigerina tenuistriata</i>																																					
<i>Glandulina laevigata</i>																																					
<i>Siphogenerina dimorpha</i>																																					
<i>Natorotalia clathrata</i>																																					
<i>Oolina borealis</i>																																					
<i>Lagena substriata</i>																																					
<i>Bolivinelina pseudopunctata</i>																																					
<i>Euloxostomum bradyi</i>																																					
<i>Homalohedra acuticosta</i>																																					
<i>Lagena elegantissima</i>																																					
<i>Laevidentalina subsoluta</i>																																					
<i>Lagena lyellii</i>																																					
<i>Lagena perlucida</i>																																					
<i>Buliminella elegantissima</i>																																					
<i>Fissurina obscurocostata</i>																																					
<i>Triloculina schreiberiana</i>																																					
<i>Rhizammina algaeformis</i>																																					
<i>Astrononion antarcticus</i>																																					
<i>Buccella frigida</i>																																					
<i>Pyrgo elongata</i>																																					
<i>Spiroloculina robusta</i>																																					
<i>Cassidulinoides porrecta</i>																																					
<i>Glabulina saroria</i>																																					
<i>Lepidodeuterammina ochracea</i>																																					
<i>Milammina arenacea</i>																																					
<i>Milammina earlandi</i>																																					
<i>Hyperammina laevigata</i>																																					
<i>Astrononion umbilicatum</i>																																					



Continuación Anexo 7.

Región Biogeográfica	Región Templada Cálida																	Región Templada Fría															
	22°S	23°S	24°S	25°S	26°S	27°S	28°S	29°S	30°S	31°S	32°S	33°S	34°S	35°S	36°S	37°S	38°S	39°S	40°S	41°S	42°S	43°S	44°S	46°S	47°S	48°S	49°S	50°S	51°S	52°S	53°S		
Especie																																	
<i>Nonion commune</i>																																	
<i>Cibicides excavatum</i>																																	
<i>Fissurina clathrata</i>																																	
<i>Fissurina pulchella</i>																																	
<i>Lagena parvulipora</i>																																	
<i>Milanolina subaricularis</i>																																	
<i>Nonionella iridea</i>																																	
<i>Fissurina clathrata</i>																																	
<i>Pseudononion japonicum</i>																																	
<i>Pseudotriloculina patagonica</i>																																	
<i>Robertina arctica</i>																																	
<i>Robertinoides oceanica</i>																																	
<i>Astacolus sp.</i>																																	
<i>Bulimina aculeata</i>																																	
<i>Bathysiphon eocenicus</i>																																	
<i>Bulimina patagonica</i>																																	
<i>Deuteramina discorbis</i>																																	
<i>Remaneica helgolandica</i>																																	
<i>Trochammina intermedia</i>																																	
<i>Eggerelloides scaber</i>																																	
<i>Glamospira gardialis</i>																																	
<i>Haynesina depressula</i>																																	
<i>Hyperammina friabilis</i>																																	
<i>Lagena tenuistriata</i>																																	
<i>Quinqueloculina gregaria</i>																																	
<i>Bolivina variabilis</i>																																	
<i>Vermeilimilla propinqua</i>																																	
<i>Epanides meridionalis</i>																																	
<i>Leptohalysis scottii</i>																																	
<i>Siphotextularia sp.</i>																																	
<i>Glophyramina americana</i>																																	
<i>Globobulimina ovula</i>																																	
<i>Spiraplectamina bifomis</i>																																	



Anexo 8. Distribución latitudinal de las especies de foraminíferos planctónicos encontradas a lo largo de la costa chilena.

Región biogeográfica	Latitud																						
	22°	23°	24°	25°	26°	27°	28°	29°	30°	31°	32°	33°	34°	35°	36°	37°	38°	39°	40°	41°	42°	43°	44°
Especie																							
<i>Globigerina bulloides</i>																							
<i>Globigerinita glutinata</i>																							
<i>Neogloboquadrina incompta</i>																							
<i>Globorotalia truncatulooides</i>																							
<i>Tenuitella iota</i>																							
<i>Globigerina falconensis</i>																							
<i>Globorotalia sciatula</i>																							
<i>Globigerinella calida</i>																							
<i>Orbulina universa</i>																							
<i>Globoturborotalita rubescens</i>																							
<i>Globigerinoides ruber</i>																							
<i>Pulleniatina obliquiloculata</i>																							
<i>Neogloboquadrina dutertrei</i>																							
<i>Neogloboquadrina pachiderma</i>																							
<i>Globigerinoides tenellus</i>																							
<i>Globoconella inflata</i>																							
<i>Globorotalia tumida</i>																							
<i>Globorotaloides hexagonus</i>																							
<i>Globorotalia (Truncorotalia) crassaformis</i>																							
<i>Turborotalita quinqueloba</i>																							
<i>Beella digitata</i>																							

10.REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ahumada, R. B., Pinto, L. A. & Camus, P. A. 2000. The Chilean coast. *In*: Sheppard, C. R. C. (ed.), *Seas at the Millennium: an environmental evaluation*. Pergamon Press. 699-717 pp.
- Agatha. S. 2011. Global diversity of aloricate Oligotrichea (Protista, Ciliophora, Spirotricha) in marine and brackish sea water. *PloS one*, 6(8): e22466.
- Aguilar, M., Fiore-Donno, A.M., Lado, C. & Cavalier-Smith, T. 2014. Using environmental niche models to test the “everything is everywhere” hypothesis for *Badhamia*. *The ISME Journal*, 8: 737–45.
- Aguilera, M.A., Aburto, J.A., Bravo, L., Broitman, B.R., García, R.A., Gaymer, C.F., Gelcich, S., López, B.A., Montecino, V., Pauchard, A., Ramos, M., Rutllant, J.A., Sáez, C.A., Valdivia, N. & Thiel, M. 2019. Chile: Environmental Status and Future Perspectives. *World Seas: an Environmental Evaluation*. 673-702 pp.
- Alve, E. & Nagy, J. 1986. Estuarine foraminiferal distribution in Sandebukta, a branch of the Oslo fjord. *Journal of Foraminiferal Research*, 16: 261-283.
- Armynot du Châtelet, E., Bout-Roumazeilles, V., Riboulleau, A. & Trentesaux, A. 2009. Sediment (grain size and clay mineralogy) and organic matter quality control on living benthic foraminifera. *Revue de Micropaléontologie*, 52: 75-84.
- Anderson M. 2004. DISTLM v.5: A FORTRAN computer program to calculate a distance-based multivariate analysis for a linear model. ed. New Zealand: University of Auckland.
- Anderson, O. R. 2010. Protozoan Ecology. *In*: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. doi: 10.1002/9780470015902.a0001929.pub2
- Anderson, OR., & Rogerson, A. 1995. Annual abundances and growth potential of gymnamoebae in the Hudson Estuary with comparative

- data from the Firth of Clyde. *European Journal of Protistology*, 31: 223–233.
- Antezana, T. 2002. Vertical distribution and diel migration of *Euphausia mucronata* in the oxygen minimum layer of the Humboldt Current. In: Farber, J. (Ed.), *Oceanography of the Eastern Pacific II*, CICESE. 13–28 pp.
- Arnold, A. J. & Parker, W. C. 1999. Biogeography of planktonic Foraminifera. In: Sen Gupta, B. K. (ed.), *Modern Foraminifera*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 103-122 pp.
- Atmar, W. & Patterson, B. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, 96: 373-382.
- Bakun, A. & Nelson, C. 1991. The seasonal cycle of wind stress curl in sub-subtropical eastern boundary current regions. *Journal of Physical Oceanography*, 21: 1.815-1.834.
- Baas Becking, L.G.M. 1934. *Geobiologie of inleiding tot de milieukunde*. The Hague, the Netherlands: W.P. Van Stockum & Zoon (in Dutch).
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 134–143.
- Bé, A. W. H., & Tolderlund, D. S. 1971. Distribution and ecology of living planktonic foraminifera in surface waters of the Atlantic and Indian Oceans. In: Funnell, B. M. & Riedel, W. R., (eds.), *The micropalaeontology of oceans*. London: Cambridge University Press. 105-149 pp.
- Bé, A. W. H., & Hutson, W. H. 1977. Ecology of Planktonic Foraminifera and Biogeographic Patterns of Life and Fossil Assemblages in the Indian Ocean. *Micropaleontology*, 23 (4): 369-414.
- Bé, A. W. H., Hemleben, C., Anderson, O. R., Spindler, M., Hacunda, J. & Tuntivate-Choy, S. 1977. Laboratory and field observations of living planktonic foraminifera. *Micropaleontology*, 23(2): 155-179

- Beijerinck, M. W. 1913. De infusies en de ontdekking der bacteriën. Jaarboek van de Koninklijke Akademie v. Wetenschappen. Müller, Amsterdam.
- Bello, M., Barbieri, M. A., Salinas, S. & Soto, L. 2004. Surgencia costera en la zona central de Chile, durante el ciclo El Niño-La Niña 1997-1999. *In*: Avaria, S., Carrasco, J., Rutllant, J. & Yáñez, E (eds.). El Niño-La Niña 1997-2000, sus Efectos en Chile. CONA, Chile, Valparaíso. 77-94 pp.
- Bernhard, J.M. & Sen Gupta, B.K. 1999. Foraminifera of oxygen-depleted environments. *In*: Modern Foraminifera. Springer, Dordrecht. doi.org/10.1007/0-306-48104-9_12
- Bernhard, J.M., Casciotti, K.L., McIlvin, M.R., Beaudoin, D.J., Visscher, P.T. & Edgcomb, V.P. 2012. Potential importance of physiologically diverse benthic foraminifera in sedimentary nitrate storage and respiration. *Journal of Geophysical Research*, 117: G03002..
- Behrmann, J.H. & Kopf, A. 2001. Balance of tectonically accreted and subducted sediment at the Chile Triple Junction. *Earth Science Journal*, 90: 753–768. doi.org/10.1007/s005310000172
- Benítez, A. 1994. Características climáticas y geológicas de Chile. *En*: Espinoza G, P Pisani, L Contreras & P[A] Camus (eds) Perfil ambiental de Chile: 19-37. Comisión Nacional del Medio Ambiente, Santiago, Chile.
- Bernal, P., Robles, F.L. & Rojas, O. 1982. Variabilidad física y biológica en la región meridional del sistema de corrientes Chile-Perú. *En*: Castilla JC (ed) Bases biológicas para el uso y manejo de recursos naturales renovables: recursos biológicos marinos: 75-102. Monografías Biológicas 2, P. Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Betti, F., Enrichetti, F., Bavestrello, G., Costa, A., Moreni, A., Bo, M., Ortiz Saini, P. & Daneri, G. 2021. Hard-Bottom Megabenthic

Communities of a Chilean Fjord System: Sentinels for Climate Change? *Frontiers in Marine Science*, 8: 635430.

- Bier, R.L., Bernhardt, E.S., Boot, C.M., Graham, E.B., Hall, E.K., Lennon, J.T., Nemergut, D.R., Osborne, B.B., Ruiz-González, C., Schimel, J.P., Waldrop, M.P. & Wallenstein, M.D. 2015. Linking microbial community structure and microbial processes: an empirical and conceptual overview. *FEMS Microbiology Ecology*. 91(10):fiv113. doi: 10.1093/femsec/fiv113.
- Bijma, J, Erez, J. & Hemleben, C. 1990a. Lunar and semilunar reproductive cycles in some spinose planktonic foraminifers. *Journal of Foraminiferal Research*, 20(2):117-127.
- Bijma, J., Farber, W.W. & Hemleben, C. 1990b. Temperature and salinity limits for growth and survival of some planktonic foraminifers in laboratory cultures. *Journal of Foraminiferal Research*, 20:128–48.
- Bird, C., Darling, K. F., Russell, A. D., Fehrenbacher, J. S., Davis, C. V., Free, A. & Ngwenya, B. T. 2018. 16S rRNA gene metabarcoding and TEM reveals different ecological strategies within the genus *Neoglobobulimina* (planktonic foraminifer). *PloS one*, 13(1): e0191653.
- Bjorkstedt, E. P., Rosenfeld, L. K., Grantham, B. A., Shkedy, Y. & Roughgarden, J. 2002. Distributions of larval rockfishes *Sebastes* spp. across nearshore fronts in a coastal upwelling region. *Marine Ecology Progress Series*, 242: 215-228.
- Boix-Martínez, C. 2007. Foraminíferos rotálicos del Cretácico Superior de la Cuenca Pirenaica. Tesis Doctorado. Departament de Geologia. Unitat de Paleontologia. Universitat Autònoma de Barcelona. 139 pp.
- Boltovskoy, E. 1954. Foraminíferos del Golfo de San Jorge. Instituto Nacional de investigación de las ciencias naturales y Museo argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Tomo III (3): 1 - 246.

- Boltovskoy, E. 1966. The subtropical/subantarctic zone of convergence (Atlantic Ocean, western part). *Serv. Hydrogr. Nav., Argentina*, 640: 1–69.
- Boltovskoy, E. 1976. Distribution of recent Foraminifera of the South American Region. *In: Hedley, R. H. & Adams, C.G. (eds). Foraminifera. Volume 2. Academic Press N.Y.* 176-326 pp.
- Boltovskoy, E. & Wright, H. 1976. *Recent Foraminifera. Junke Publishers, The Hague*, 550 pp.
- Boltovskoy, E., 1981. Foraminifera. *In: Boltovskoy, D. (Ed.), Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino, Publicación especial del INIDEP Mar del Plata, Argentina.* 317-352 pp.
- Boltovskoy, E. 1990. Late Pleistocene-Holocene planktic foraminifera of the western equatorial Pacific, *Boreas*, 19:119-125.
- Borregaard, M.K., Hendrichsen, D.K. & Nachman, G. 2008. *Encyclopedia of Ecology. Second Edition. Volume 4. Earth Systems and Environmental Sciences.* 589-596 pp.
- Blanco, J.L., Thomas, A.C., Carr, M.E. & Strub, P.T. 2001. Seasonal climatology of hydrographic conditions in the upwelling region off northern Chile. *Journal of Geophysical Research*, 106: 11451–11467.
- Brandhorst, W. 1971. Condiciones oceanográficas estivales frente a la costa de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía, Valparaíso*, 14(3): 45-84.
- Brattström, H. & Johanssen, A. 1983. Ecological and regional zoogeography of the marine benthic fauna of Chile, *Sarsia*, 68 (4): 289-339.
- Brayard, A., Escarguel, G. & Bucher, H. 2005. Latitudinal gradient of taxonomic richness: combined outcome of temperature and

geographic mid-domains effects?. *Journal of Zankoy Sulaimani*, 43(3): 178–188.

Bregman, T. P., Sekercioglu, C. H. & Tobias, J. A. (2014). Global patterns and predictors of bird species responses to forest fragmentation: implications for ecosystem function and conservation. *Biological Conservation*. 169, 372–383. doi: 10.1016/j.biocon.2013.11.024

Brown, B., Clarke, K. & Warwick, R. 2002. Serial patterns of biodiversity change in corals across shallow reef flats in Ko Phuket, Thailand, due to the effects of local (sedimentation) and regional (climatic) perturbations. *Marine Biology*, 141: 21–29. doi.org/10.1007/s00227-002-0810-0

Brualdi, R.A. & Sanderson, J.G. 1999. Nested species subsets, gaps, and discrepancy. *Oecologia*. 119, 256–264.

Buzas, M. A. & Culver, S. J. 1980. Foraminifera: distribution of provinces in the western North Atlantic. *Science*, 209: 687–9.

Buzas, M. A. & Culver, S. J. 1990. Recent benthic foraminifera on the Pacific continental margin of North and Central America. *Journal of Foraminiferal Research*, 20: 326–35.

Cabrerizo, M., Medina-Sánchez, J., González-Olalla, J., Sánchez-Gómez, D. & Carrillo, P. 2022. Microbial Plankton Responses to Multiple Environmental Drivers in Marine Ecosystems With Different Phosphorus Limitation Degrees. *Science of The Total Environment*, 816: 151491. doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.151491

Camus, P. 2001. Biogeografía marina de Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural*, 74: 587-617.

Campello-Nunes, P. H., Woelfl, S., da Silva-Neto, I. D., da S Paiva, T. & Fernández, L. D. 2022. Checklist, diversity and biogeography of ciliates (Ciliophora) from Chile. *European Journal of Protistology*, 84,125892. doi.org/10.1016/j.ejop.2022.125892

- Capone, D. & Hutchins, D. 2013. Microbial biogeochemistry of coastal upwelling regimes in a changing ocean. *Nature Geosci* 6, 711–717. doi.org/10.1038/ngeo1916.
- Capotondi, L., Bergami, C., Orsini, G., Ravaioli, M., Colantoni, P. & Galeotti, S. 2015. Benthic foraminifera for environmental monitoring: a case study in the central Adriatic continental shelf. *Environmental Science Pollution Research*, 22: 6034–6049.
- Caracciolo, M., Rigaut-Jalabert, F., Romac, S., Mahé, F., Forsans, S., Gac, J. P., Arsenieff, L., Manno, M., Chaffron, S., Cariou, T., Hoebeke, M., Bozec, Y., Goberville, E., Le Gall, F., Guilloux, L., Baudoux, A. C., de Vargas, C., Not, F., Thiébaud, E., Henry, N. & Simon, N. 2022. Seasonal dynamics of marine protist communities in tidally mixed coastal waters. *Molecular ecology*, 31(14): 3761–3783. doi.org/10.1111/mec.16539
- Cardich-Salazar, J. 2012. Especies de foraminíferos bentónicos indicadoras del estado de óxido-reducción del sedimento superficial en el margen continental central del Perú. Tesis de Magíster. Universidad Peruana Cayetano Heredia. 157 pp.
- Carnahan, E. A. 2005. Foraminiferal Assemblages as bioindicators of potentially toxic elements in Biscayne Bay, Florida. Thesis submitted in partial fulfillment of the requirements for the degree of Master of Science. College of Marine Science. University of South Florida. 228 pp.
- Castilla, J. C., Navarrete, S. A. & Lubchenco, J. 1993. Southeastern Pacific coastal environments: main features, large-scale perturbations, and global climate change. *In*: Mooney, H. A., Fuentes, E. R. & Kronberg, B. I. (eds), *Earth system responses to global change. Contrast between North and South America*. Academic Press. 167-188 pp.
- Castro-Cubillos, M.L., Taylor, J.D., Mastretta-Yanes, A. et al. 2022. Monitoring of benthic eukaryotic communities in two tropical coastal

lagoons through eDNA metabarcoding: a spatial and temporal approximation. *Sci Rep*, 12: 10089. doi.org/10.1038/s41598-022-13653-9

- Caulle, C., Mojtahid, M., Gooday, A. J., Jorissen, F. J. & Kitazato, H. 2015. Living (Rose-Bengal-stained) benthic foraminiferal faunas along a strong bottom-water oxygen gradient on the Indian margin (Arabian Sea), *Biogeosciences*, 12: 5005–5019, doi.org/10.5194/bg-12-5005-2015
- Cermeño, P., de Vargas, C., Abrantes, F. & Falkowski, P.G. 2010. Phytoplankton Biogeography and Community Stability in the Ocean. *PLOS ONE* 5(4): e10037. doi.org/10.1371/journal.pone.0010037
- Cesbron, F., Geslin, E., Jorissen, F.J., Delgard, M.L., Charrieau, L., Deflandre, B., Jezéquel, D., Anschutz, P. & Metzger, E. 2016. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 179: 23-38.
- Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K. & Shen, T. J. 2006a. Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. *Biometrics*, 62: 361–371.
- Chao, A., Li, P. C., Agatha, S. & Foissner, W. 2006b. A statistical approach to estimate soil ciliate diversity and distribution based on data from Wve continents. *Oikos*, 114:479–493
- Chernihovsky, N., Almogi-Labin, A., Kienast, S.S. & Torfstein, A. 2020. The daily resolved temperature dependence and structure of planktonic foraminifera blooms. *Scientific Reports*, 10: 17456.
- Chao, A., K. H, Ma. & Hsieh, T. C. 2016. iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/.

- Chen, W., Pan, Y., Yu, L., Yang, J. & Zhang, W. 2017. Patterns and Processes in Marine Microeukaryotic Community Biogeography from Xiamen Coastal Waters and Intertidal Sediments, Southeast China. *Frontiers in Microbiology*, 8:1912. doi: 10.3389/fmicb.2017.01912
- Chown, S.L. & Gaston, K.J. 2000. Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15: 311–315.
- Cronin-O'Reilly, S., Taylor, J.D., Jermyn, I. et al. 2018. Limited congruence exhibited across microbial, meiofaunal and macrofaunal benthic assemblages in a heterogeneous coastal environment. *Sci Rep* 8, 15500 (2018). doi.org/10.1038/s41598-018-33799-9
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117-143.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*, 35: 523–531.
- Duplessy, J.C., Shackleton, N.J., Matthews, R.K., Prell, W.L., Ruddiman, W.F., Caralp, M. & Hendy, C.H. 1984. ¹³C Record of benthic foraminifera in the last interglacial ocean: Implications for the carbon cycle and the global deep water circulation. *Quaternary Research*, 21: 225-243.
- Coloma, C., Marchant, M. & Hebbeln, D. 2005. Foraminíferos planctónicos durante El Niño 1997-98 del área de Coquimbo (30°S, 73°W), Chile. *Gayana Zoológica*, 69(1): 48-77.
- Colwell, R. K., Chao, A., Gotelli, N. J., Lin, S.-Y., Mao, C. X., Chazdon, R. L. & Longino, J.T. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation, and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, 5:3-21.
- Colwell, R. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application. Available from: <http://purl.oclc.org/estimates>

- Coogan, J., Dzwonkowski, B. & Lehrter, J. 2019. Effects of Coastal Upwelling and Downwelling on Hydrographic Variability and Dissolved Oxygen in Mobile Bay. *Journal of Geophysical Research:Oceans*. 124: 791–806. doi.org/10.1029/2018JC014592
- Costello, M.K. & Chaudhary, C. 2017. Marine Biodiversity, Biogeography, Deep-Sea Gradients, and Conservation. *Current Biology*, 27: R511–R527.
- Cruz-Motta, J.J., Miloslavich, P., Guerra-Castro, E., Hernandez-Agreda, A., Herrera, C., Barros, F., Navarrete, S.A., Sepulveda, R.D., Glasby, T.M., Bigatti, G., Cardenas-Calle, M., Carneiro, P.B.M., Carranza, A., Flores, A.A.V., Gil-Kodaka, P., Gobin, J., Gutierrez, J.L., Klein, E., Krull, M., Lazarus, J.F., Londono-Cruz, E., Lotufo, T., Macaya, E.C., Mora, C., Mora, E., Palomo, G., Parrague, M., Pellizzari, F., Retamales, R., Rocha, R.M. & Romero, L. 2020. Latitudinal patterns of species diversity on South American rocky shores: local processes lead to contrasting trends in regional and local species diversity. *Journal of Biogeography*. 47(9): 1966-1979. doi: 10.1111/jbi.13869.
- Culver, S. J. & Buzas, M. A. 1981. Distribution of Recent Benthic Foraminifera in the Gulf of Mexico, Volume 2. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, 8 (2): 1-487.
- Culver, S.J. & Buzas, M. A. 1999. Biogeography of neritic benthic Foraminifera. *In*: Gupta, B. K (ed.), *Modern Foraminifera*, 93–102. Kluwer Academic Publishers. Printed in Great Britain.
- Culver, S.J. & Buzas, M. A. 2000. Global latitudinal species diversity gradient in deep-sea benthic foraminifera. *Deep-Sea Research I*, 47: 259-275.
- Currie, D.J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist*. 137: 27–49.
- Cushman, J. A. 1948. *Foraminifera, their classification and economic use*. 4th edition. Harvard University Press, Cambridge, 605 pp.

- Darling, K.F., Kucera, M., Pudsey, C.J. et al. 2004. Molecular evidence links cryptic diversification in polar planktonic protists to Quaternary climate dynamics. *PNAS*, 101:7657–7662.
- Darling, K.F., Kucera, M. & Wade, C.M. 2007. Global molecular phylogeography reveals persistent Arctic circumpolar isolation in a marine planktonic protist. *PNAS* 104:5002–5007
- Darling, K. F. & Wade, C. M. 2008. The genetic diversity of planktic foraminifera and the global distribution of ribosomal RNA genotypes. *Marine Micropaleontology*, 67: 216–238.
- Darlington, P.J. 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. Wiley, New York.
- Davidowitz, G. & Rosenzweig, M. L. 1998. The Latitudinal Gradient of Species Diversity Among North American Grasshoppers (Acrididae) Within a Single Habitat: A Test of the Spatial Heterogeneity Hypothesis. *Journal of Biogeography*, 25 (3): 553-560.
- Davies, T.J., Savolainen, V., Chase, M.W., Moat, J. & Barraclough, T.G. 2004. Environmental energy and evolutionary rates in flowering plants. *Proceedings of the Royal Society*. 271: 2195–2200.
- Davies, A., Kemp, A. E. S. & Pike, J., 2009. Late Cretaceous seasonal ocean variability from the Arctic. *Nature*, 460: 254–259.
- Debenay, J. P., Guillou, J. J., Redois, F. & Geslin, E. 2000. Distribution trends of foraminiferal assemblages in paralic environments: A base for using foraminifera as bioindicators. In: Martin, R. E., ed. *Environmental Micropaleontology: The Application of Microfossils to Environmental Geology*. Boston: Springer. 39–67.
- de Vargas, C., Audic, S., Henry, N., Decelle, J., Mahé, F., Logares, R., Lara, E., Berney, C., Le Bescot, N., Probert, I., Carmichael, M., Poulain, J., Romac, S., Colin, S., Aury, J. M., Bittner, L., Chaffron, S., Dunthorn, M., Engelen, S., Flegontova, O., ... Karsenti, E. 2015. Ocean plankton. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean.

Science (New York, N.Y.), 348(6237), 1261605.
doi.org/10.1126/science.1261605

Dobrovolski, R., Melo, A.S., Cassemiro, F A. S. & Felizola Diniz-Filho, J.A. 2012. Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 191–197.

Dong, S., Lei, Y., Li, T. & Jian, Z. 2019. Responses of benthic foraminifera to changes of temperature and salinity: Results from a laboratory culture experiment. *Science China Earth Sciences*, 62: 459–472. <https://doi.org/10.1007/s11430-017-9269-3>

Dowdeswell, J. A. & Vásquez, M. 2011. Submarine landforms in the fjords of southern Chile: implications for glacial-marine processes and sedimentation in a mild glacier-influenced environment. *Quaternary Science Reviews*, 64:1–19.

Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araújo, M.B., Bivand, R.S., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R.G., Hirzel, A.H., Jetz, W., Kissling, W.D., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P.R., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F.M. & Wilson, R.J. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, 30: 609–628.

Edgcomb V. P. 2016. Marine protist associations and environmental impacts across trophic levels in the twilight zone and below. *Current opinion in microbiology*, 31: 169–175. doi.org/10.1016/j.mib.2016.04.001

Edgcomb, V.P., Breglia, S.A., Yubuki, N., Beaudoin, D., Patterson, D.J., Leander, B.S. & Bernhard, J.M. 2010. Identity of epibiotic bacteria on symbiontid euglenozoans in O₂-depleted marine sediments: evidence for symbiont and host co-evolution. *The ISME J*, 5: 231-243.

Epifanio, C. E. & Garvine, R. W. 2001. Larval transport on the Atlantic continental shelf of North America: A review. *Estuarine and Coastal Shelf Science* 51: 51–77.

- Escribano, R., Hidalgo, P. & Krautz, C. 2009. Zooplankton associated with the oxygen minimum zone system in the northern upwelling region of Chile during March 2000. *Deep-Sea Res. II*, 56: 1083-1094.
- Esquete, P. & Aldea, C. 2020. Benthic Peracarids (Crustacea) from an unexplored area of Patagonian channels and Fjords. *Biodiversity Data Journal*, 8: e58013. <https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e58013>
- Evans, K.L., Warren, P.H. & Gaston, K.J. 2005. Species–energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Reviews*. 80: 1–25.
- Fairbanks, R.G., Wiebe, P.H. & Bé, A.W.H. 1980. Vertical distribution and isotopic composition of living planktonic foraminifera in the western North Atlantic. *Science*, 207: 61-63.
- Fairbanks, R. G. 1989. A 17,000-year glacio-eustatic sea-level record: Influence of glacial melting rates on the Younger Dryas event and deep-ocean circulation, *Nature*, 342: 637-642.
- Farmer, E.C., Kaplan, A., deMenocal, P.B., Lynch-Stieglitz, J., 2007. Corroborating ecological depth preferences of planktonic foraminifera in the tropical Atlantic with the stable oxygen isotope ratios of core top specimens. *Paleoceanography*, 22(3):1-14.
- Fenchel, T. 2003. Biogeography for bacteria. *Science*, 301: 925–926.
- Fenchel, T. & Finlay, B. J. 2004. The ubiquity of small species: patterns of local and global diversity. *BioScience*, 54: 777-784.
- Fernández, M., Astorga, A., Navarrete, S., Valdovinos, C. & Marquet, P. 2009. Deconstructing latitudinal species richness patterns in the ocean: does larval development hold the clue? *Ecology Letters*. 12: 601–611.
- Fernández, L., Fournier, B., Rivera, R., Lara, E., Mitchell, E.A.D. & Hernández, C.E. 2016. Water–energy balance, past ecological perturbations and evolutionary constraints shape the latitudinal

diversity gradient of soil testate amoebae in south-western South America. *Global Ecology and Biogeography* , 25:1216–1227.

Fernández, L.D., Seppey, C.V.W., Singer, D., Fournier, B., Tatti, D., Mitchell, E.A. & Lara, E. 2022. Niche Conservatism Drives the Elevational Diversity Gradient in Major Groups of Free-Living Soil Unicellular Eukaryotes. *Microbial Ecology*. 83: 459–469. <https://doi.org/10.1007/s00248-021-01771-2>

Field, J., Clarke, K. & Warwick, R. 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 8: 37-52.

Field, R., Hawkins, B.A., Cornell, H.V., Currie, D.J., Diniz-Filho, J.A.F., Gúegan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Turner, J.R.G. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography* 36(1):132–147- doi 10.1111/j.1365-2699.2008.01963.x.

Figueiras, F.G., Arbones, B., Castro, C.G., Froján, M. & Teixeira, I.G. 2020. About Pigmented Nanoflagellates and the Importance of Mixotrophy in a Coastal Upwelling System. *Front. Mar. Sci.* 7:144. doi: 10.3389/fmars.2020.00144

Figuroa, S. 2005. Foraminíferos bentónicos calcáreos de la costa chilena (22°S – 44°S). Tesis de grado para optar al Título de Magister en Ciencias mención Zoología. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Departamento de Zoología. Universidad de Concepción. Concepción, Chile. 124 pp.

Figuroa, S., Marchant, M., Giglio, S. & Ramírez, M. 2005. Foraminíferos bentónicos rotalinidos del centro sur de Chile (36°S - 44°S). *Gayana*, 69(2): 329-363.

Figuroa, S., Marchant, M., Giglio, S. & Ramírez, M. 2006. Foraminíferos bentónicos del talud continental desde Concepción a las islas Guaitecas (36°- 44° s), Chile (Foraminifera: Lagenina, Miliolina y Robertinina). *Gayana*, 70(1): 255-279.

- Fine, P. 2015. Ecological and Evolutionary Drivers of Geographic Variation in Species Diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46: 369-392.
- Finlay B. J. 2001. Protozoa. *Encyclopedia of biodiversity*, 4: 901-915.
- Finlay, B. J. 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, 296: 1061–1063.
- Finlay, B. J., Corliss, J. O., Esteban, G. & Fenchel, T. 1996. Biodiversity at the microbial level: the number of free-living ciliates in the biosphere. *The Quarterly Review of Biology*, 71: 221-237.
- Finlay, B.J. & Clarke, K.J. 1999. Ubiquitous dispersal of microbial species. *Nature*, 400: 828.
- Finlay, B.J. & Fenchel, T. 1999. Divergent Perspectives on Protist Species Richness. *Protist*, 150(3): 229-233.
- Finlay, B.J., Esteban, G.F. & Fenchel, T. 2004. Protist diversity is different? *Protist*, 155:15–22.
- Fischer, A.G. 1960. Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, 14: 64–81.
- Filipsson, H.L. & Nordberg, K. 2004. Climate variations, an overlooked factor influencing the recent marine environment. An example from Gullmar Fjord, Sweden, illustrated by benthic foraminifera and hydrographic data. *Estuaries*, 27: 867–881.
- Foissner W. 1997. Global soil ciliate (Protozoa, Ciliophora) diversity: a probability-based approach using large sample collections from Africa, Australia and Antarctica. *Biodiversity and Conservation*, 6: 1627-1638.
- Foissner W. 1998. An updated compilation of world soil ciliates (Protozoa, Ciliophora), with ecological notes, new records, and descriptions of new species. *European Journal of Protistology*, 34: 195-235

- Foissner, W. 1999. Protist diversity: estimates of the near-imponderable. *Protist*, 150:363–368
- Foissner, W. 2004. Ubiquity and cosmopolitanism of protists questioned. *SIL News*, 43: 6–7.
- Foissner, W. 2006. Biogeography and dispersal of micro-organisms: a review emphasizing protists. *Acta Protozoologica*, 45: 111-136.
- Foissner, W. 2007. Dispersal and Biogeography of Protists: Recent Advances. *Japanese Journal of Protozoology*, 40(1): 1-16.
- Foissner W. 2008 Protist diversity and distribution: Some basic considerations. *Biodiversity Conservation*, 2008;17:235–42.
- Fondi, M., Karkman, M.A., Tamminen, M.V., Bosil, E., Virta, M., Fani, R., Alm, E. & McInerney, J.O. “Every Gene Is Everywhere but the Environment Selects”: Global Geolocalization of Gene Sharing in Environmental Samples through Network Analysis. *Genome Biology and Evolution*, 8(5):1388–1400.
- Fonseca, T. & Farías, M. 1987. Estudio del proceso de surgencia en la costa chilena utilizando percepción remota. *Investigación Pesquera (Chile)*, 34: 33-46.
- Fontanier, C., Jorissen, F. J., Licari, L. et al. 2002. Live benthic foraminiferal faunas from the Bay of Biscay: faunal density, composition, and microhabitats. *Deep-Sea Research I*, 49: 751–85.
- Fontanier, C., Jorissen, F.J., Chaillou, G., David, C., Anschutz, P. & Lafon, V. 2003. Seasonal and interannual variability of benthic foraminiferal faunas at 550 m depth in the Bay of Biscay. *Deep-Sea Research I*, 50: 457–94.
- Forster, D., Dunthorn, M., Mahé, F., Dolan, J. R., Audic, S., Bass, D., Bittner, L., Boute, C., Christen, R., Claverie, J. M., Decelle, J., Edvardsen, B., Egge, E., Eikrem, W., Gobet, A., Kooistra, W. H., Logares, R., Massana, R., Montresor, M., Not, F., ... Stoeck, T. 2016.

- Benthic protists: the under-charted majority. *FEMS microbiology ecology*, 92(8): fiw120. doi.org/10.1093/femsec/fiw120
- Frontalini, F. & Coccioni, R. 2008. Benthic foraminifera for heavy metal pollution monitoring: A case study from the central Adriatic Sea coast of Italy. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76: 404-417.
- Fuhrman, J.A. 2009. Microbial community structure and its functional implications. *Nature*, 459:193–199.
- Gagné, T.O., Reygondeau, G., Jenkins, C.N., Sexton, J.O., Bograd, S.J., Hazen, E.L. & Van Houtan, K.S. 2020. Towards a global understanding of the drivers of marine and terrestrial biodiversity. *PLoS One*. 5;15(2):e0228065. doi: 10.1371/journal.pone.0228065.
- Gajardo, N. & Marchant, M. 2012. Variaciones estacionales de los foraminíferos planctónicos durante 2005-2006 frente a Iquique (20°S) y Concepción (36°S), Chile. *Latin American journal of aquatic research*, 40(2): 376-388.
- Gajardo, N., González, H.E. & Marchant, M. 2013. Caracterización de El Niño, La Niña y condiciones normales a través de foraminíferos planctónicos (2006–2007) en el Pacífico suroriental. *Ciencias Marinas* 39(3): 253–264.
- Gallucci, F. A. Christofolletti, R., Fonseca, G. M. & Dias, G. 2020. The Effects of Habitat Heterogeneity at Distinct Spatial Scales on Hard-Bottom-Associated Communities. *Diversity* 2020, 12, 39. <https://doi.org/10.3390/d12010039>
- Gaston, K.J. 1998. Rarity as double jeopardy. *Nature*. 394: 229-230.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*. 405: 220-227.
- Gaston, K. J. 2003. The structure and dynamics of geographic ranges. *Oxford series in ecology and evolution* Oxford University Press, New York. 280 pp.

- Geisen, S., Mitchell, E., Adl, S., Bonkowski, M., Dunthorn, M., Ekelund, F., Fernández, L., Jousset, A., Krashevska, K., Singer, D., Spiegel, F.W., Walochnik, J. & Lara, E. 2018. Soil protists: a fertile frontier in soil biology research, *FEMS Microbiology Reviews*, 42 (3): 293–323.
- Glock, N., Roy, A., Romero, D., Wein, T., Weissenbach, J., Revsbech, N.P., Høglund, S., Clemens, D., Sommer, S. & Dagan, T. 2019. Metabolic preference of nitrate over oxygen as an electron acceptor in foraminifera from the Peruvian oxygen minimum zone. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116: 2860 - 2865.
- Glock, N., Romero, D., Roy, A.S., Woehle, C., Dale, A.W., Schönfeld, J., Wein, T., Weissenbach, J. & Dagan, T. 2020. A hidden sedimentary phosphate pool inside benthic foraminifera from the Peruvian upwelling region might nucleate phosphogenesis, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 289: 14-32.
- Goldstein, S.T. & Alve, E., 2011. Experimental assembly of foraminiferal communities from coastal propagule banks. *Marine Ecology Progress Series*, 437: 1–11.
- Gooday, A. J. 1988. A response by benthic foraminifers to the deposition of phytodetritus in the deep sea. *Nature*, 332: 70-73.
- Gooday, A. J. 1993. Deep-sea benthic foraminiferal species which exploit phytodetritus: characteristic features and controls on distribution. *Marine Micropaleontology*, 22: 187-206.
- Gotelli, N. & Colwell, R. 2011. *Frontiers in measuring biodiversity*. Chapter 4, Estimating species richness, p. 39–54, New York, Oxford University Press.
- Gooday, A. J. 2003. Benthic foraminifera (Protista) as tools in deep-water palaeoceanography: environmental influences on faunal characteristics. *Advances in Marine Biology*, 46: 1–90.
- Gray, J. S. 2001. Marine diversity: the paradigms in patterns of species richness examined. *Scientia Marina*, 65(2): 41–56.

- Green J., Bohannan B. J. M. (2007) Biodiversity scaling relationships: are microorganisms fundamentally different?. *In*: Storch, D., Marquet, P. & Brown, J. (Eds.), *Scaling Biodiversity* (Ecological Reviews, pp. 129-149). Cambridge: Cambridge University Press.
- Guo, Q., Kelt, D. A., Sun, Z., Liu, H., Hu, L., Hai, R., Jun, W, 2013. Global variation in elevational diversity patterns. *Scientific Reports*. 3(3007):1-7.
- Guo, X., Wu, L. & Huang, L. 2020. Spatiotemporal Patterns in Diversity and Assembly Process of Marine Protist Communities of the Changjiang (Yangtze River) Plume and Its Adjacent Waters. *Front. Microbiol.*, 11:579290. doi: 10.3389/fmicb.2020.579290
- Grytnes, J.A. 2003. Ecological interpretations of the mid-domain effect. *Ecology Letters*, 6: 883–888.
- Haraguchi, L., Jakobsen, H.H., Lundholm, N. & Carstensen, J. 2018. Phytoplankton Community Dynamic: A Driver for Ciliate Trophic Strategies. *Frontiers in Marine Science*, 5:272. doi: 10.3389/fmars.2018.00272
- Harley, C., Smith, K. & Moore, V. 2003. Environmental Variability and Biogeography: The Relationship between Bathymetric Distribution and Geographical Range Size in Marine Algae and Gastropods. *Global Ecology and Biogeography*, 12 (6): 499-506.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guegan, J.-F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E. & Turner, J.R.G. 2003. Water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84: 3105–3117.
- Haynes, J. R. 1981. *Foraminifera*. John Wiley & Sons, New York, 433 pp.
- Hebbeln, D., Marchant, M. & Gerold, W. 2000. Seasonal variations of the particle flux in the Peru-Chile Current at 30°S under normal and El Niño conditions. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 47(9-11): 2101-2128.

- Hebbeln, D., Arntz, W., Boening, P., Bohlmann, H., Contardo, X., Dezileau, L., Ferdelman, T., Figueroa, S., Fleming, J., Gallardo, V., Gerdes, D., Giglio, S., González, P., González, R., Gutiérrez, D., Hayn, C., Langer, J., Lavik, G., Löbner, H., Marchant, M., Meyer-Schack, B., Mohtadi, M., Montie, A., Niggermann, J., Quiroga, E., Romero, O., Rondanelli, M., Sheurle, C., Schewe, F., Schneider, R., Schubert, C., Sellanes, J., Serrano, W., Stregel, S., Teixido, N., Toffin, L., Treude, T., Villa, R., Villagrán, C., Walpersdorf, E., Wintersteller, P. & Wulf, J. 2001. PUCK Report and preliminary results of R/V Sonne Cruise 156 Valparaíso (Chile)- Talcahuano (Chile), March 29-May 14, 2001. *Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen, Bremen*, 182: 195 pp.
- Hebbeln, D., Mohtadi, M., Avila, A., Bergenthal, M., Caniupan, M., De Pol-Holz, R., Duessmann, R., Freudenthal, T., Janssen, C., Kaszemeik, K., Keil, H., Klann, M., Klar, S., Lange, C., Marchant, M., Martinez, G., Mix, A., Renken, J., Reyes, D., Rosiak, U., Schmidt, W., Seiter, C., Spiess, V., Stachowski, A., Wena, S. 2011. Report and preliminary results of RV SONNE cruise SO-211, Valparaíso - Valparaíso, 2 november – 29 november 2010. *ChiMeBo. Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen*, 279:143 pp.
- Hedgpeth, J. W. 1957. Concepts in marine ecology. *In: Hedgpeth, J. W. (ed.). Treatise on marine ecology and paleoecology. Geological Society of America*, 67(1): 29-52.
- Heger, T.J., Mitchell, E., Ledeganck, P., Vincke, S., Van de Vijver, B. & Beyens, L. 2009. The curse of taxonomic uncertainty in biogeographical studies of free-living terrestrial protists: A case study of testate amoebae from Amsterdam Island. *Journal of Biogeography*, 36:1551–60.
- Hemleben, C., Spindler, M. & Anderson, O. R. 1989. *Modern planktonic Foraminifera*. – 363 pp., New York (Springer). 363 pp.
- Henderson, G. M., 2002. New oceanic proxies for paleoclimate. *Earth and Planetary Science Letters*, 203: 1–13.

- Hernández, C. E., Moreno, R. A. & Rozbaczylo, N. 2005. Biogeographical patterns and Rapoport's rule in southeastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast. *Ecography*. 28: 363-373.
- Hess, S. & Kuhnt, W. 1996. Deep-sea benthic foraminiferal recolonization of the 1991 Mt. Pinatubo ash layer in the South China Sea. *Marine Micropaleontology*, 28: 171- 197.
- Hidalgo, P., Escribano, R., Morales, C.E. 2005. Ontogenetic vertical distribution and diel migration of the copepod *Eucalanus inermis* in the oxygen minimum zone off northern Chile. *Journal of Plankton Research*, 27: 519–529.
- Hillebrand, H. & Azovsky, A.I. 2001. Body size determines the strength of the latitudinal diversity gradient. *Ecography*. 24: 251–256
- Hillebrand, H. 2004a. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*. 163: 192–211.
- Hillebrand, H. 2004b. Strength, slope and variability of marine latitudinal gradients. *Marine Ecology Progress Series*. 273: 251–267.
- Holman, L. E., de Bruyn, M., Creer, S., Carvalho, G., Robidart, J. & Rius, M. 2021. Animals, protists and bacteria share marine biogeographic patterns. *Nature Ecology & Evolution*, 5(6):738-746. doi:10.1038/s41559-021-01439-7
- Hromic, T. 2001. Foraminíferos bentónicos del canal Baker (47°S; 74°W) Pacífico sudoriental, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 29: 135-156.
- Hromic, T. 2006. Distribución latitudinal de foraminíferos bentónicos (Protozoa: Foraminiferida) a nivel de subórdenes y familias, en canales y fiordos patagónicos chilenos. *Investigaciones Marinas, Valparaíso*, 34(1): 71-81.

- Hromic, T. 2009. Estructura comunitaria del taxa Foraminiferida (Protozoa), según profundidad, en el Fiordo Comau, Chiloé, Chile. *Anales Instituto Patagonia (Chile)*, 2009. 37(1):39-51.
- Hromic, T., Ishman, S. & Silva, N. 2006. Benthic foraminiferal distributions in Chilean fjords: 47°S to 54°S. *Marine Micropaleontology*, 59:115–134.
- Hromic, T. & Montiel, A. 2011. Foramíferos Bentónicos de Seno Gallegos y Bahía Brookes (54,5° S - 69,5° S), Chile: patrones de distribución y diversidad. *Anales Instituto Patagonia (Chile)*, 39(2): 33-46.
- Hsieh, T.C., Ma, K.H. & Chao, A. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*. 7, 1451–1456.
- Huggett, R. J. 2004. *Fundamentals of biogeography*. Second edition. Routledge Taylor & Francis Group London and New York. 439 pp.
- Hurlbert, A.H. & Stegen, J.C. 2014. On the processes generating latitudinal richness gradients: identifying diagnostic patterns and predictions. *Frontiers in Genetics*. 5:420
- Ibáñez, J. J., Caniego, J. & García-Álvarez. A. 2005. Nested subset analysis and taxa-range size distributions of pedological assemblages: implications for biodiversity studies. *Ecological Modelling*, 182: 239–256.
- Ingle, J. C., Keller, G. & Kolpack, R. L., 1980. Benthic foraminiferal biofacies, sediments and water masses of the southern Peru–Chile Trench area, southeastern Pacific Ocean. *Micropaleontology*, 26: 113–150.
- Iriarte, J.L., González, H.E. & Nahuelhual, L. 2010. Patagonian Fjord Ecosystems in Southern Chile as a Highly Vulnerable Region: Problems and Needs. *Ambio*, 39(7): 463-466.

- Isla, F.I. & Espinosa, M. 2021. Quaternary glaciolacustrine deposits around a Triple Junction site: Paleolakes at the foot of the Northern Patagonian Ice field (Argentina and Chile). *Andean Geology*, 48 (1): 94-109.
- Jablonski, D. & Valentine, J. W. 1981. Onshore-offshore gradients recent eastern Pacific shelf faunas and their paleobiogeographic significance. *Evolution Today, Proceedings of the Second International Congress of Systematic and Evolutionary Biology* (eds. G.C.E. Scudder & J.L. Reveal), 441-453 pp.. Carnegie-Mellon University, Pittsburgh, Pennsylvania.
- Jablonski, D., Roy, K. & Valentine, J.W. 2006. Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science*. 314:102–6
- Jackson, J. B. C. 1974. Biogeographic consequences of eurytopy and stenotopy among marine bivalves and their evolutionary significance. *American Naturalist*, 108: 541-560.
- Jadoon, W.A., Nakai, R. & Naganuma, T. 2012. Biogeographical note on Antarctic microflorae: Endemism and cosmopolitanism. *Geoscience Frontiers*. 4 (6): 633-646 doi: 10.1016/j.gsf.2012.11.002
- Jetz, W. & Fine, P.V.A. 2012. Global gradients in vertebrate diversity predicted by historical area-productivity dynamics and contemporary environment. *PLOS Biology*. 10(3): e1001292
- Jonkers, L., Brummer, G.J.A., Peeters, F.J.C., van Aken, H.M., De Jong, M.F. 2010. Seasonal stratification, shell flux, and oxygen isotope dynamics of left-coiling *N. pachyderma* and *T. quinqueloba* in the western subpolar North Atlantic: seasonal foraminiferal fluxes and $\delta^{18}\text{O}$. *Paleoceanography*, 25 10.1029/2009PA001849.
- Jones, D.O.B. & Murray, J.W. 2017. Controls on the standing crop of benthic foraminifera at an oceanic scale. *Marine Ecology Progress Series*, 581: 71-83.

- Katz, L. A., McManus, G. B., Snoeyenbos-West, O. L. O., Griffin, A., Pirog, K., Costas, B. & Foissner, W. 2005. Reframing the “everything is everywhere” debate: evidence for high gene flow and diversity in ciliate morphospecies. *Aquatic Microbial Ecology*, 41: 55-65.
- Kearns, L.E., Bohaty, S.M., Edgar, K.M., Nogué, S. & Ezard, T.H.G. 2021. Searching for Function: Reconstructing Adaptive Niche Changes Using Geochemical and Morphological Data in Planktonic Foraminifera. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 9:679722. doi: 10.3389/fevo.2021.679722
- Kennett, J. P. & Srinivasan, M. S. 1983. Neogene Planktonic Foraminifera: A Phylogenetic Atlas. Hutchinson Ross Publishing Company, Stroudsburg, Pennsylvania. 265 pp.
- Kilian, R.; Schneider, C; Koch, L; Fesq-Martin, M.; Biester, H; Casassa, G.; Arévalo, M.; Wendt, G.; Baeza, O.; Behrmann, J. 2007. Palaeoecological constraints on late Glacial and Holocene ice retreat in the Southern Andes (53°S). *Global and Planetary Change* 59: 49-66.
- Krug, A. Z., Jablonski, D., Valentine, J. W., & Roy, K. 2009. Generation of earth's first-order biodiversity pattern. *Astrobiology*. 9: 113–124. doi.org/10.1089/ast.2008.0253
- Kruskal, J. B. 1964. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika*, 29(2): 115-129.
- Kucera, M., Weinelt, M., Kiefer, T., Pflaumann, U., Hayesa, A., Weinelte, M., Chen, M., Mix, A. C., Barrows, T. T., Cortijo, E., Duprat, J., Juggins, S. & Waelbroec, C. 2005. Reconstruction of sea-surface temperatures from assemblages of planktonic foraminifera: multi-technique approach based on geographically constrained calibration data sets and its application to glacial Atlantic and Pacific Oceans. *Quaternary Science Reviews*, 24: 951–998.
- Kujawa, A., Łącka, M., Szymańska, N. Pawłowska, J., Telesiński, M.M. & Zajączkowski, M. 2021. Could Norwegian fjords serve as an

analogue for the future of the Svalbard fjords? State and fate of high latitude fjords in the face of progressive “atlantification”. *Polar Biology*, 44: 2217–2233.

Kuroyanagi, A., da Rocha, R., Bijma, J., Spero, H., Russell, A., Eggins, S. & Kawahata, H. 2013. Effect of dissolved oxygen concentration on planktonic foraminifera through laboratory culture experiments and implications for oceanic anoxic events. *Marine Micropaleontology*, 101: 28–32.

Kyle, D.E. & Noblet, G.P. 1986. Seasonal distribution of thermotolerant free-living amoebae I. Willard’s Pond. *Journal of Protozoology*, 33: 422–434.

Lancellotti, D. & Vásquez, J. A. 2000. Zoogeografía de macroinvertebrados bentónicos de la costa de Chile: contribución para la conservación marina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73: 99-129.

LaJeunesse, T.C. 2001. Investigating the biodiversity, ecology, and phylogeny of endosymbiotic dinoflagellates in the genus *Symbodinium* using the ITS region: In search of a “species” level marker. *Journal of Phycology*, 37: 866–880.

Leiter, C. & Altenbach, A. V. 2010. Benthic foraminifera from the diatomaceous mud belt off Namibia: characteristic species for severe anoxia. *Palaeontologia Electronica*, 13:11A.

Levin, L. A., Etter, R. J., Rex, M. A., Gooday, A. J., Smith, C. R., Pineda, J., Stuart, C. T., Hessler, R. R. & Pawson, D. 2001. Environmental influences on regional deep-sea species diversity. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 32: 51–93.

Li, W. J., Sui, X. L., Kuss, P., Liu, Y. Y., Li, A. R. & Guan, K. Y. 2016. Long-Distance Dispersal after the Last Glacial Maximum (LGM) Led to the Disjunctive Distribution of *Pedicularis kansuensis* (Orobanchaceae) between the Qinghai-Tibetan Plateau and Tianshan Region. *PLoS One*, 11(11):e0165700.

- Li, M., Lei, Y., Li, T. & Jian, Z. 2019. Impact of temperature on intertidal foraminifera: Results from laboratory culture experiment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 520: 151224.
- Li, F., Shao, L. & Li, S. 2020. Tropical niche conservatism explains the Eocene migration from India to Southeast Asia in Ochyroceratid spiders. *Systematic Biology*. 69:987–998. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa006>
- Licari, L. 2006. Ecological preferences of benthic foraminifera in the Eastern South Atlantic: distribution patterns, stable carbon isotopic composition, and paleoceanographic implications. Tesis. Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung Columbusstrasse. 159 pp.
- Linke, P. & Lutze, G. F. 1993. Microhabitat preferences of benthic foraminifera: a static concept or a dynamic adaptation to optimise food acquisition? *Marine Micropaleontology*, 20: 215–34.
- Lintner, M.A., Lintner, B., Wanek, W., Keul, N. & Heinz, P. 2021. The effect of the salinity, light regime and food source on carbon and nitrogen uptake in a benthic foraminifer. *Biogeosciences*, 18: 1395-1406.
- Loeblich, A. R. & Tappan, H. 1988. Foraminiferal genera and their classification. Van Nostrand Reinhold Company, New York. Vol. 1: 1- 846.
- Lombard, F., Labeyrie, L., Michel, E., Spero, H.J. & Lea, D.W. 2009a. Modelling the temperature dependent growth rates of planktic foraminifera. *Marine Micropaleontology*, 70: 1–7.
- Lombard, F., Erez, J., Michel, E. & Labeyrie, L. 2009b. Temperature effect on respiration and photosynthesis of the symbiont-bearing planktonic foraminifera *Globigerinoides ruber*, *Orbulina universa*, and *Globigerinella siphonifera*. *Limnology and Oceanography Bulletin, American Society of Limnology and Oceanography*, 54 (1): 210-218.

- Lomnitz, U., Sommer, S., Dale, A. W., Löscher, C. R., Noffke, A., Wallmann, K. & Hensen, C. 2016. Benthic phosphorus cycling in the Peruvian oxygen minimum zone. *Biogeosciences*, 13:1367–1386.
- Lomolino, M.V. 1996. Investigating causality of nestedness of insular communities: Selective immigrations or extinctions?. *Journal of Biogeography*, 23: 699-703
- Lozier, M.S., Apurva, C.D., Palter, J.B., Gerber, L.M. & Barber, R. 2011. The relationship between stratification and primary productivity in the North Atlantic. *Geophysical Research Letters*, 38: L18609, 6p.
- Lukas, R. 1986. The termination of the equatorial undercurrent in the Eastern Pacific. *Progr. Oceanogr.*, 16: 63-90.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing: Oxford, UK Ministerio del Medio Ambiente. (2017). Estrategia Nacional de Biodiversidad 2017 - 2030. https://mma.gob.cl/wp-content/uploads/2018/03/Estrategia_Nac_Biodiv_2017_30.pdf
- Marchant, M. 1997. Rezente und spätquartäre Sedimentation planktischer Foraminiferen im Peru-Chile Strom. Doktorarbeit, Berichte Fachbereich Geowissenschaften der Universität Bremen, Bremen, 105: 1-115.
- Marchant, M. 2011. Paleoecológica mediante Foraminíferos del Paleógeno del área Dorado Sur, de la Cuenca de Magallanes, Chile. *Anales Instituto Patagonia (Chile)*, 39(2): 5-16.
- Marchant, M., Hebbeln, D. & Wefer, G. 1998. High resolution planktic foraminiferal record of the last 13,300 years from the upwelling area off Chile. *Marine Geology*, 161:115–128.
- Marchant, M., Hebbeln, D., Giglio, S., Coloma, C. & González, H.E. 2004. Seasonal and interannual variability in the flux of planktic foraminifera in the Humboldt Current System off central Chile (30°S). *Deep-Sea Research II*, 51: 2441–2455.

- Mariani, S., Gambi, M. C., Lorenti, M. & Mazzella, L. 1996. Benthic populations of the soft bottoms in the Strait of Magellan (Southern America): biodiversity, distribution and biogeography of polychaetes and crustacean isopods. *Biologia Marina Mediterranea*, 3: 155-158.
- Martínez, V., Lara, C., Silva, N., Gudiño, V. & Montecino, V. 2015. Variability of environmental heterogeneity in northern Patagonia, Chile: effects on the spatial distribution, size structure and abundance of chlorophyll-a. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 50(1): 39-52.
- Martiny, J., Bohannan, B., Brown, J., Colwell, R.K., Fuhrman, J.A., Green, J.L., Horner-Devine, M.C., Kane, M., Krumins, J.A., Kuske, C.R., Morin, P.J., Naeem, S., Øvreås, L., Reysenbach, A.L., Smith, V.H. & Staley, J.T. 2006. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Review Microbiology*, 4: 102–112.
- Massicotte, P., Proulx, R., Cabana, G. & Rodríguez, M.A. 2015. Testing the influence of environmental heterogeneity on fish species richness in two biogeographic provinces. *PeerJ*, 3:e760.
- McCain, C.M. 2009. Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*. 18: 346–360.
- McClain, C.R., & Schlacher, T.A. 2015. On some hypotheses of diversity of animal life at great depths on the sea floor. *Marine Ecology*. 36: 849-872.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., and Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*. 21: 178–185. doi: 10.1016/j.tree.2006.02.002
- McManus, G.B. & Peterson, W.T. 1988. Bacterioplankton production in the nearshore zone during upwelling off central Chile *Marine Ecology Progress Series*, 43: 11-17.

- McManus, M. A. & Woodson, C. B. 2012. Plankton distribution and ocean dispersal. *The Journal of Experimental Biology*. 215: 1008-1016.
- Miller, C.B. & Wheeler, P. A. 2012. *Biological Oceanography*. Second edition. Wiley-Blackwell. 925 pp.
- Mitchell, E. & Meisterfeld, R. 2005. Taxonomic confusion blurs the debate on cosmopolitanism versus local endemism of free-living protists. *Protist*, 156: 263–7.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M., Bush, M.B., Harrison, S.P., Hurlbert, A.H., Knowlton, N., Lessios, H.A., McCain, C.M., McCune, A.R., McDade, L.A., McPeck, M.A., Near, T.J., Trevor., Price, D., Ricklefs, R.E., Roy, K., Sax, D.F., Schluter, D., Sobel, J.M. & Turelli, M. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10: 315–331.
- Mohtadi, M., Hebbeln, D. & Marchant, M. 2005. Upwelling and productivity along the Peru–Chile Current derived from faunal and isotopic compositions of planktic foraminifera in surface sediments. *Marine Geology*, 216: 107–126.
- Montecino, V., Uribe, P., Soto, D., González, H., Riveros, J., Alarcón, G., Giglio, S., Martínez, V. & Paredes, M.A. 2009. Bio-óptica y diversidad de tamaños del fitoplancton del mar interior de Chile: variabilidad espacial en invierno-primavera 2004 y 2005. *Ciencia y Tecnología del Mar*, 32(2): 79-99.
- Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 pp.
- Moreno, R. A., Rivadeneira, M. M., Hernández, C. E., Sampértegui, S. & Rozbaczylo, N. 2008. Do Rapoport's rule, the mid-domain effect or the source–sink hypotheses predict bathymetric patterns of polychaete richness on the Pacific coast of South America?. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 415–423.

- Moreno, R.A., Labra, F.A., Cotoras, D.D., Camus, P.A., Gutiérrez, D., Aguirre, L., Rozbaczylo, N., Poulin, E., Lagos, N.A., Zamorano, D. & Rivadeneira, M.M. 2021. Evolutionary drivers of the hump-shaped latitudinal gradient of benthic polychaete species richness along the Southeastern Pacific coast. *PeerJ*, 9: e12010 doi 10.7717/peerj.12010.
- Moyano, G. H. I. 1991. Bryozoa marinos chilenos VIII: Una síntesis zoogeográfica con consideraciones sistemáticas y la descripción de diez especies y dos géneros nuevos. *Gayana Zoología*, 55 (4): 305-389.
- Moyano, G. H. I. 1995. Bryozoa. *In*: Simonetti, J.A., Arroyo, M.T.K., Spotorno, A.E. & Lozada, E. (eds.), *Diversidad Biológica de Chile*, 163-173 pp. CONICYT, Santiago de Chile.
- Moyano, G. H. I. 1999. Magellan Bryozoa: a review of the diversity and of the Subantarctic and Antarctic zoogeographical links. *Scientia Marina*, 63 (1): 219-226.
- Murgese, D.S. & Deckker, P.D. 2005. The distribution of deep-sea benthic foraminifera in core tops from the eastern Indian Ocean. *Marine Micropaleontology*, 56: 25-49.
- Murray, J. W. 1983. Population dynamics of benthic foraminifera: results from the Exe estuary, England. *Journal of Foraminiferal Research*, 13: 1-12.
- Murray, J. W. 1991. *Ecology and paleoecology of benthic Foraminifera*. Logan Scientific & Technical, Avon, 397 pp.
- Murray, J. W. 2006. *Ecology and Applications of Benthic Foraminifera*. Cambridge University Press. New York, United States of America. 426 pp.
- Murray, J. W. 2013. Living benthic foraminifera: biogeographical distributions and the significance of rare morphospecies. *Journal of Micropalaeontology*, 32: 1-58.

- Munsel, D., Kramar, U., Dissard, D., Nehrke, G., Berner, Z., Bijma, J., Reichart, G. J. & Neumann, T. 2010. Heavy metal incorporation in foraminiferal calcite: results from multi-element enrichment culture experiments with *Ammonia tepida*. *Biogeosciences*, 7: 2339–2350.
- Newsome, S.D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S. & Phillips, D.L. 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8): 429–436.
- Nuismer, S. L., Macpherson, A. & Rosenblum, E. 2012. Crossing the threshold: gene flow, dominance and the critical level of standing genetic variation required for adaptation to novel Environments. *Journal of Evolutionary Biology*, 25(12): 2665-71.
- Oksanen, J.; Blanchet, G.; Friendly, M., Kindt, R.; Legendre, P.; McGlinn, D., Minchin, P.R.; O'Hara, B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H., Szoecs, E & Wagner, H. 2010. *Vegan: community ecology package version 2.5-6*. 296p.
- Orcutt BN, Sylvan JB, Knab NJ et al. 2011. Microbial ecology of the dark ocean above, at, and below the seafloor. *Microbiol Molecular Data Analysis Using R*, 75:361–422.
- Otte, D. 1976. Species richness patterns of New World desert grasshoppers in relation to plant diversity. *Journal of Biogeography*, 3: 197-209.
- Páez, M., Zúñiga, O., Valdés, J. & Ortlieb, L. 2001. Foraminíferos bentónicos recientes en sedimentos micróxicos de la bahía de Mejillones del Sur (23° S), Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 36 (2): 129 – 139.
- Palma, S. 2006. Distribución y abundancia de zooplancton en canales y fiordos australes. In: Avances en el conocimiento oceanográfico de las aguas interiores chilenas, Puerto Montt a cabo de Hornos. Silva, N. & Palma, S. (eds.) Comité Oceanográfico Nacional - Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, pp. 107-113.

- Papke, R.T., Ramsing, N.B., Bateson, M.M. & Ward, D.M. 2003. Geographical isolation in hot spring cyanobacteria. *Environmental Microbiology*, 5:650–659
- Papke, R.T. & Ward, D.M. 2004. The importance of physical isolation to microbial diversification. *FEMS Microbiology Ecology*. 48: 293-303.
- Patterson, R. & Fishbein, E. 1989. Re-examination of the statistical methods used to determine the number of point counts needed for micropaleontological quantitative research. *Journal of Paleontology*, 63(2): 245-248. doi:10.1017/S0022336000019272
- Paredes, M.A. & Montencinos, V. 2011. Size diversity as an expresión of phytoplankton community structure and the identification of its patterns on the scale of fjords and channels. *Continental Shelf Research*, 31: 272–281.
- Parker, F.L. 1962. Planktonic Foraminiferal Species in Pacific Sediments. *Micropaleontology*, 8(2): 219-254.
- Parker, F. L. & Berger, W. H. 1971. Faunal and solution patterns of planktonic Foraminifera in surface sediments of the South Pacific. *Deep-Sea Research*, 18: 73 - 107.
- Patterson, D.J. & Lee, W.J. 2000. Geographic distribution and diversity of free-living heterotrophic flagellates. In *The Flagellates: Unity, Diversity and Evolution*, B.S.C. Leadbeater, and J.C. Green, eds. (London: Taylor & Francis), 269–287 pp.
- Pérez-Luque, A.J. 2011. Análisis multivariante ambiental de los melojares de *Quercus pyrenaica* Willd de Sierra Nevada. Tesis de grado, Master Oficial en Estadística Aplicada. Universidad de Granada. España. 63 pp.
- Phleger, F.B. Ecology and Distribution of Recent Foraminifera. 1960. The Johns Hopkins Press. Baltimore. 297 pp.

- Pianka, E. R. 1966. Convexity, Desert Lizards, and Spatial Heterogeneity. *Ecology*, 47 (6): 1055-1059.
- Pimiento, C., Griffin, J. N., Clements, C. F., Silvestro, D., Varela, S., Uhen, M. D., et al. 2017. The pliocene marine megafauna extinction and its impact on functional diversity. *Nature Ecology & Evolution*. 1:1100–1106. doi: 10.1038/s41559-017-0223-6
- Piña-Ochoa, E., Høglund, S., Geslin, E., Cedhagen, T., Revsbech, N. P., Nielsen, L. P., Schweizer, M., Jorissen, F., Rysgaard, S. & Risgaard-Petersen, N. 2010. Widespread occurrence of nitrate storage and denitrification among Foraminifera and Gromiida. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(3): 1148–1153.
- Qian, H., Ricklefs, R.E. & White, P.S. 2005. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and Eastern North America. *Ecology Letters*, 8: 15–22.
- Rabosky, D.L., Title, P.O. & Huang, H. 2015. Minimal effects of latitude on present-day speciation rates in New World birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 282: 20142889.
- Reygondeau, G., Maury, O., Beaugrand, G., Fromentin, J. M., Fonteneau, A. & Cury, P. 2012. Biogeography of tuna and billfish communities. *Journal of Biogeography*, 39: 114–129.
- Reynolds, S.L. & Thunell, R. 1985. Seasonal succession of planktonic foraminifera in the subpolar North Pacific. *Journal of Foraminiferal Research*, 15: 282-301.
- Ricklefs R. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist*, 111:376–381
- Ricklefs, R. E. & Schluter, D. 1993. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical communities*. University of Chicago Press, Chicago. 414 pp.

- Risgaard-Petersen, N., Langezaal, A.M., Ingvarlsen, S., Schmid, M.C, Jetten M.S.M. & Op den Camp, H.J.M. 2006. Evidence for complete denitrification in a benthic foraminifer. *Nature*, 443:93–96.
- Ríos, C. 2007. Marine Benthic Communities of the Magellan Region, Southern Chile: Contributions of Different Habitats to the Overall Biodiversity. Ph.D. Thesis, University of Bremen, Bremen, Germany,
- Rivadeneira, M.M., Thiel, M., González, E.R. & Haye, P.A. 2011. An inverse latitudinal gradient of diversity of peracarid crustaceans along the Pacific Coast of South America: out of the deep south. *Global Ecology and Biogeography*, 20: 437–448.
- Rodríguez-Gironés, M.A. & Santamaría, L. 2006. A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. *Journal of Biogeography*, 33: 924-935.
- Rohde. K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*. 65:514–527. [https:// doi. org/10. 2307/ 35455 69](https://doi.org/10.2307/3545569)
- Ross, R.M. & Quetin L.B. 1989. Energetic cost to develop to the first feeding stage of *Euphausia superba* Dana and the effect of delays in food availability. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 133:103–127.
- Rosenberg, R. 1980. Effect of Oxygen Deficiency on Benthic Macrofauna in Fjords. In: Freeland, H.J., Farmer, D.M., Levings, C.D. (eds) *Fjord Oceanography*. NATO Conference Series, vol 4. Springer, Boston.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 436 p.
- Ross, L., Pérez-Santos, I., Valle-Levinson, A. & Schneider, W. 2014. Semidiurnal internal tides in a Patagonian fjord. *Progress in Oceanography*, 129, Part A: 19-34.

- Rutherford, S.; D'Hondt, S. & Prell, W. 1999: Environmental controls on the geographic distribution of zooplankton diversity. *Nature*, 400: 749–753.
- Sancetta, C. 1979. Paleogene Pacific microfossils and paleoceanography. *Marine Micropaleontology*, 4: 363-398.
- Saraswati, P.K. 2002. Growth and habitat of some recent miliolid foraminifera: Palaeoecological implications. *Current Science*, 82(1): 81-84.
- Santelices, B. & Meneses, I. 2000. A reassessment of the phytogeographic characterization of Temperate Pacific South America. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73: 605-614.
- Scheckenbach, F., Wylezich, C., Weitere, M., Hausmann, K. & Arndt, H. 2005. Molecular identity of heterotrophic flagellates isolated from surface waters and deep-sea sediments of the South Atlantic based on SSU rDNA. *Aquatic Microbial Ecology*, 38: 239-247.
- Schemske, D.W. 2009. Biotic interactions and speciation in the tropics. In: *Speciation and Patterns of Diversity*, ed. Butlin, R., Bridle, J. & Schluter, D). Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press. 219–39 pp.
- Schmuker, B. & Schiebel, R. 2002. Planktic foraminifers and hydrography of the Eastern and northern Caribbean Sea. *Marine Micropaleontology*, 428: 387–403
- Schönfeld, J., Alve, E., Geslin, E., Jorissen, F.J., Korsun, S. & Spezzaferri, S. 2012. The FOBIMO (FORaminiferal BIo-MONitoring) initiative—Towards a standardised protocol for soft-bottom benthic foraminiferal monitoring studies. *Marine Micropaleontology*, 94: 1-13.
- Schweitzer, P.N. & Lohmann, G.P. 1991. Ontogeny and habitat of modern menardiiform planktonic foraminifera. *Journal of Foraminiferal Research*, 21: 332–346.

- Scott, D.A. & Baer, S.G. 2019. Diversity patterns from sequentially restored grasslands support the 'environmental heterogeneity hypothesis'. *Oikos*, 128: 1116–1122.
- Sen-Gupta, B.K. 2003. *Modern Foraminifera*. Primera edición. Springer Dordrecht. Louisiana State University, USA. 371 pp.
- Sen-Gupta, B. & Machain-Castillo, M. 1993. Benthic foraminifera in oxygen-poor habitats. *Marine Micropaleontology*, 20: 183-201.
- Sexton, P.F. & Norris, R.D. 2008. Dispersal and biogeography of marine plankton: Long-distance dispersal of the foraminifer *Truncorotalia truncatulinoides*. *Geology*, 36(11): 899–902.
- Shaffer, G., Salinas, S., Pizarro, O., Vega, A. & Hormazabal, S. 1995. Currents in the deep ocean off Chile (30°S). *Deep-Sea Research*, 42: 425– 436.
- Shaked, Y. & Vargas, C. 2006. Pelagic photosymbiosis: rDNA assessment of diversity and evolution of dinoflagellate symbionts and planktonic foraminiferal hosts. *Marine Ecology Progress Series*, 325:59-71.
- Shmida, A. & Wilson, M. V. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12: 1-20.
- Silva, S. & Sievers, H.A. 1981. Masas de agua y circulación en la región de la rama costera de la corriente Humboldt. Latitudes 18° S - 33° S (Operación Oceanográfica MARCHILE X-ERFEN I). *Cienc. Tecnol. Mar*, 5:5-20.
- Silva, N., Sievers, H. & Prado, R. 1995. Descripción oceanográfica de los canales australes de Chile. Zona Puerto-Laguna San Rafael (41°20'S, 46°40'S). *Revista de Biología Marina*, 30(2): 207-254.
- Silva, N.R. & Vargas, C.A. 2014. Hypoxia in Chilean Patagonian Fjords. *Progress in Oceanography*, 129: 62-74.
- Spindler, M. & Hemleben, Ch. 1980. Symbionts in planktonic foraminifera (protozoa). In: Schwemmler, W. & Schenk, H. E. A.

- (eds.), *Endocytobiology, Endosymbiosis and Cell Biology*, 1, Walterde Gruyter & Co., Berlin-New York, 133-140.
- Sponaugle, S., Cowen, R. K., Shanks, A., Morgan, S. G., Leis, M., Pineda, J., Boehlert, G.W., Kingsford, M. J., Lindeman, K. C., Grimes, C. & Munro, J. L. 2002. Predicting self-recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms. *Bulletin of Marine Science*, 70(1):341–75.
- Stebbins, G.L. 1974. *Flowering Plants: Evolution above the Species Level*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA. 480 p.
- Stefanoudis, P.B., Betta, B.J. & Gooday, A.J. 2016. Abyssal hills: Influence of topography on benthic foraminiferal assemblages. *Progress in Oceanography*, 148: 44-55.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*. 133:240–256. [https:// doi. org/ 10. 1086/ 284913](https://doi.org/10.1086/284913)
- Stiger, H.C. 1964. Recent and fossil benthic foraminifera in the Adriatic Sea: distribution patterns in relation to organic carbon flux and oxygen concentration at the seabed. *Geologica UltraiectinA Mededelingen van de Faculteit Aardwetenschappen Universiteit Utrecht*. 254 p.
- Stoeck, T., Taylor, G. T., & Epstein, S. S. 2003. Novel eukaryotes from the permanently anoxic Cariaco Basin (Caribbean Sea). *Applied and environmental microbiology*, 69(9): 5656–5663. doi.org/10.1128/AEM.69.9.5656-5663.2003
- Strub P.T., Mesias M. & James, C. 1995. Altimeter observations of the Perú-Chile countercurrent, *Geophys. Res. Lett.*, 22, 211-214, [doi:10.1029/94GL02807](https://doi.org/10.1029/94GL02807)
- Strub, P. T., Mesías, J. M., Montecino, V., Rutllant, J. & Salinas, S. 1998. Coastal ocean circulation off western South America. *In: Robinson, A. R. & Brink, K. H. (Eds.). The Global Coastal Ocean—Regional*

Studies and Synthesis. The Sea, Ideas and Observations on Progress in the Study of the Seas. John Wiley & Sons Inc., New York, 273–313 pp.

Su, X., Shrestha, N., Xu, X., Sandanova, D., Wang, Q., Wang, S., Dimitrov, D. & Wang, Z. 2020. Phylogenetic conservatism and biogeographic affinity influence woody plant species richness-climate relationships in eastern Eurasia. *Ecography*. 43:1027–1040. <https://doi.org/10.1111/ecog.04839>

Sunday, J.M., Bates, A.E. & Dulvy, N.K. 2012. Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nature Climate Change*, 2: 686-690.

Sutherland, W.J., Freckleton, R.P., Godfray, H.C., Beissinger, S.R., Benton, T., Cameron, D.D., Carmel, Y., Coomes, D.A., Coulson, T., Emmerson, M.C., Hails, R.S., Hays, G.S., Hodgson, D.J., Hutchings, M.J., Johnson, D., Jones, J.P., Keeling, M.J., Kokko, H., Kunin, W.E., Lambin, X., Lewis, O.T., Malhi, Y., Mieszkowska, N., Milner-Gulland, E.J., Norris, K., Phillimore, A.B., Purves, D.W., Reid, J.M., Reuman, D.C., Thompson, K., Travis, J.M., Turnbull, L.A., Wardle, D.A. & Wiegand, T. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*, 101: 58–67.

Sverdrup, H.U., 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *ICES Journal of Marine Science*, 18: 287–295.

Takagi, H., Kimoto, K., Fujiki, T., Saito, H., Schmidt, C., Kucera, M. & Moriya, K. 2019. Characterizing photosymbiosis in modern planktonic foraminifera, *Biogeosciences*, 16: 3377–3396. doi.org/10.5194/bg-16-3377-2019, 2019.

Taylor, F.J.R., Hoppenrath, M. & Saldarriaga, J.F. 2008. Dinoflagellate diversity and distribution. *Biodiversity and Conservation*, 17: 407–418. doi.org/10.1007/s10531-007-9258-3

Terborgh, J. (1973). On the notion of favorableness in plant ecology. *The American Naturalist*, 107: 481–501.

- Thomas, E. & Gooday, A.J. 1996. Cenozoic deep-sea benthic foraminifers: tracers for changes in oceanic productivity. *Geology*, 24: 355-358.
- Tittensor, D., Mora, C., Jetz, W., Lotze, H. K., Ricard, D., Vanden Berghe, E. & Worm, B. 2010. Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*. 466: 1098–1101. doi.org/10.1038/nature09329
- Tostevin, R. & Poulton, S.W. 2019. Oxidic Sediments. In: Gargaud, M., Irvine, W.M., Ricard-Amils, R., Cleaves, H.J., Pinti, D., Quintanilla, J.C. & Viso, M. (eds.) *Encyclopedia of Astrobiology, Living Edition*. Springer. Berlin, Germany
- Troussellier, M., Escalas, A., Bouvier, T. & Mouillot, D. 2017. Sustaining Rare Marine Microorganisms: Macroorganisms As Repositories and Dispersal Agents of Microbial Diversity. *Frontiers in Microbiology*. 8:947. doi: 10.3389/fmicb.2017.00947
- Tunncliffe, V. & Wilson, K. 1988. Brachiopod populations: distribution in fjords of British Columbia (Canada) and tolerance of low oxygen concentrations. *Marine Ecology*, 47: 117–128. doi: 10.3354/meps047117
- Ulrich, W. & Gotelli, N.J. 2007. Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology*. 88, 1824–1831.
- Valdovinos, C., Navarrete, S.A. & Marquet, P.A. 2003. Mollusk species diversity in the Southeastern Pacific: why are there more species towards the pole?. *Ecography*, 26: 139–144.
- Valencia, B., Giraldo, A., Rivera-Gómez, M., Izquierdo, V. & Cuellar-Chacón, A. 2019. Effects of seasonal upwelling on hydrography and mesozooplankton communities in a Pacific tropical cove off Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 67(4): 945-962. <https://dx.doi.org/10.15517/rbt.v67i4.35489>

- Vanormelingen, P., Verleyen, E. & Vyverman, W. 2008. The diversity and distribution of diatoms: from cosmopolitanism to narrow endemism. *Biodiversity and Conservation*, 17: 393–405.
- Vargas, C.A., Contreras, P.Y. & Iriarte, J.L. 2012. Relative importance of phototrophic, heterotrophic, and mixotrophic nanoflagellates in the microbial food web dynamic of a river-influenced coastal upwelling area. *Aquatic Microbial Ecology*, 65: 233 – 248.
- Villagrán, C. & Hinojosa, L.F. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural*. 70: 241–267.
- Villagrán, C. & Hinojosa, L.F. 2005. Esquema biogeográfico de Chile. Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines (ed. J. Llorente and J.J. Morrone), pp. 551–577. Ediciones de la Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Violanti, D., B. Loi & R. Melis 2000. Distribution of Recent Foraminifera from the Strait of Magellan. First quantitative data. *Bollettino / Museo Regionale di Scienze Naturali Torino*, 17 (2): 511-539.
- Vincent, W.F. 2000. Evolutionary origins of Antarctic microbiota: invasion, selection and endemism. *Antarctic Science*. 12 (3): 374-385.
- Viviani, C.A. 1979. Ecogeografía del litoral chileno. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 14: 65-123.
- Weese, D.J., Ferguson, M.M. & Robinson, B.W. 2012. Contemporary and historical evolutionary processes interact to shape patterns of within-lake phenotypic divergences in polyphenic pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*. *Ecology and Evolution*. 2(3):574-92. doi: 10.1002/ece3.72.
- Weinmann, A.E. & Goldstein, S.T. 2016. Changing structure of benthic foraminiferal communities: implications from experimentally grown assemblages from coastal Georgia and Florida, USA. *Marine Ecology*, 37: 891–906.

- Werner, F. E., Quinlan, J. A., Blanton, B. O., & Luettich, R. A. 1997. The role of hydrodynamics in explaining variability in fish populations. *Journal of Sea Research*, 37:195–212.
- West, O. L. O. 1995. A hypothesis for the origin of fibrillar bodies in planktic foraminifera by bacterial endosymbiosis. *Marine Micropaleontology*, 26(1-4): 131–135.
- Willig, M.R., Kaufman, D.M. & Stevens, R.D. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 34, 273–309.
- Winter, M., Devictor, V. & Schweiger, O. 2013. Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? *Trends in Ecology and Evolution*, 28: 199–204.
- Wiens, J. J. & Donoghue, M. J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 639–44.
- Wiens, J.J. & Graham, C.H. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 519–539.
- Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.A., Harrison, S.P., Hawkins, B.A., Holt, R.D., McCain, C.M. & Stephens, P.R. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*. 13:1310–1324. [https:// doi.org/10. 1111/j. 1461- 0248. 2010. 01515.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x)
- Witkowski, J., Edgar, K., Harding, I., McCartney, K. & Båke, M. 2016. Marine microfossils. *Encyclopedia of Marine Geosciences* DOI 10.1007/978-94-007-6644-0_73-1.
- Whitaker, R. J., Grogan, D. W., & Taylor, J. W. 2003. Geographic barriers isolate endemic populations of hyperthermophilic archaea. *Science* (New York, N.Y.), 301(5635), 976–978. doi.org/10.1126/science.1086909

- Woodson, C. B. & McManus, M. A. 2007. Foraging behavior can influence dispersal of marine organisms. *Limnology and Oceanography*, 562: 2701-2709.
- Wright, D.H., Patterson, B.D., Mikkelsen, G.M., Cutler, A. & Atmar, W. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*. 113, 1–20.
- Yasuhara, M., Hunt, G., Dowsett, H. J., Robinson, M. M. & Stoll, D. K. 2012. Latitudinal species diversity gradient of marine zooplankton for the last three million years. *Ecology letters*, 15(10): 1174–1179.
- Zapata, J. 1987. Los Foraminíferos bentónicos recientes de Chile Austral. Tesis presentada a la Escuela de Graduados de la Universidad de Concepción, para optar al Grado de Magíster en Cs. con Mención en Zoología. Concepción Chile. 1-191.
- Zapata, J., Zapata, C. & Gutierrez, A. 1995. Foraminíferos bentónicos recientes del sur de Chile. *Gayana Zoológica*, 59 (1):25-40.
- Zapata, J. & Moyano, H. 1996. Distribución de los foraminíferos bentónicos recolectados por el Akebono Maru “72”, en el sur de Chile. *Gayana Zoología*, 60(2): 89-98.
- Zapata, J. & Moyano, H. 1997. Foraminíferos bentónicos recientes de Chile Austral. *Boletín de la Sociedad Biología Concepción, Chile*, 68: 27-37.
- Zapata, J. 1999. Foraminíferos bentónicos recientes de bahía Cumberland (33°41' S; 78°50' W), Archipiélago de Juan Fernández, Chile: Aspectos zoogeográficos. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 70: 21-35.
- Zapata, J. & Olivares, J. 2000. Biodiversidad y Zoogeografía de los foraminíferos bentónicos de Isla de Pascua (27°10'S, 109°20'W), Chile. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile*, 71: 55-77.

- Zeebe, R.E., Bijma, J. & Wolf-Gladrow, D.A. 1999. A diffusion-reaction model of carbon isotope fractionation in foraminifera. *Marine Chemistry*, 64: 199-227.
- Zwaan, G. J. van der, Duinsee, I. A. P., Dulk, M. Ernst, S.R., Jannink, N. T. Kouwenhoven, T. J. 1999. Benthic foraminifers: proxies or problems? A review of paleoecological concepts. *Earth-Science Reviews*, 46: 213–36.

