



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y  
OCEANOGRÁFICAS



**Efecto del gradiente oceanográfico zonal y vertical sobre la estructura  
comunitaria del zooplancton en el Pacífico Sur Oriental**

Por

Maria Elisa Vergara Diaz

Seminario de Título presentado al  
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFÍA  
DE LA UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN

Para optar al Título de  
BIÓLOGA MARINA

Diciembre, 2023

Concepción - Chile

UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN  
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFÍA

Este Seminario de Título ha sido realizado en el Departamento de Oceanografía de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas.

Profesor Guía



---

Dr. Rubén Escribano

Ha sido aprobada por la  
Siguiete Comisión Evaluadora

---

Dra. Pamela Del Carmen Hidalgo

---

Dra.(C) Leissing Frederick

Jefe de Carrera

---

Dr. Ariel Valenzuela

*Para Isabel y Héctor*

## AGRADECIMIENTOS

Primeramente, agradecer a mi familia, mamá y papá, sin su apoyo y amor incondicional no lo hubiera podido lograr, gracias por estar presente y por su esfuerzo, desde de mi corazón y toda mi alma esto es para y por ustedes.

A mi profesor guía, Dr. Rubén Escribano por su disposición y guía durante la elaboración de Proyecto y de Seminario de título.

También a quienes fueron parte del desarrollo de esta tesis, Daniel Toledo, Carolina González, Reinaldo Rivera, a Nicolás Bralic, quien en este último tiempo fue pieza fundamental, gracias por la guía, el apoyo y la disposición.

A la comisión evaluadora, Dra. Pamela Hidalgo y Dra. (C). Leissing Frederick.

Agradecer al Instituto Milenio de Oceanografía, por el financiamiento de la Beca de pregrado para el desarrollo de Seminario de Título.

A mis amigas, Andrea, Katalina, Francisca, queda en este documento que las amo con todo mi corazón, no importa los km y los años.

A la banda cachorra, desde siempre y para siempre.

Durante mi vida universitaria, conocí a muchas personas, de ellas agradecer a quienes me marcaron en este proceso, a mis amigas, Cecilia, Yoselin, Rocío, Rosvita, quienes se quedaron hasta el último momento, siempre con palabras de aliento, chismes y buenos ratos después de un largo día, esto no es el final, si no que el comienzo.

A mi abuela, Mamita, tu partida solo significa unión y saber que en cada momento estas con nosotros ayudándonos y cuidándonos.

Finalmente, gracias a mí, por la resiliencia, por no darme por vencida y por creer en mí misma. Costó, pero se llegó y se logró.

## INDICE

<b>1</b>	<b>RESUMEN.....</b>	<b>10</b>
<b>2</b>	<b>ABSTRACT.....</b>	<b>12</b>
<b>3</b>	<b>INTRODUCCION.....</b>	<b>14</b>
<b>3.1</b>	<b>Pacifico Sur Oriental (PSO) .....</b>	<b>14</b>
<b>3.2</b>	<b>Comunidad pelágica.....</b>	<b>15</b>
<b>3.3</b>	<b>Biomasa y espectro de tamaño .....</b>	<b>16</b>
<b>4</b>	<b>HIPÓTESIS.....</b>	<b>18</b>
<b>5</b>	<b>OBJETIVOS.....</b>	<b>18</b>
<b>5.1</b>	<b>Objetivo general.....</b>	<b>18</b>
<b>5.2</b>	<b>Objetivos específicos.....</b>	<b>18</b>
<b>6</b>	<b>MATERIALES Y METODOS.....</b>	<b>19</b>
<b>6.1</b>	<b>Área de estudio .....</b>	<b>19</b>
<b>6.2</b>	<b>Crucero oceanográfico y de muestreo .....</b>	<b>20</b>
<b>6.3</b>	<b>Análisis de muestras.....</b>	<b>20</b>
<b>6.4</b>	<b>Análisis de datos .....</b>	<b>21</b>
<b>6.5</b>	<b>Análisis de datos y estadísticos .....</b>	<b>22</b>
<b>7</b>	<b>RESULTADOS .....</b>	<b>24</b>
<b>7.1</b>	<b>Espectro de tamaño .....</b>	<b>24</b>
<b>7.2</b>	<b>Condiciones oceanográficas.....</b>	<b>32</b>
<b>8</b>	<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>44</b>
<b>8.1</b>	<b>Estructura comunitaria.....</b>	<b>44</b>

<b>8.2</b>	<b>Condiciones oceanográficas .....</b>	<b>46</b>
<b>8.3</b>	<b>Gradiente vertical.....</b>	<b>48</b>
<b>9</b>	<b>CONCLUSION .....</b>	<b>49</b>
<b>10</b>	<b>REFERENCIAS.....</b>	<b>50</b>

## INDICE DE FIGURAS

- Figura 1:** Mapa geográfico de la transecta de muestreo realizada en el océano Pacífico Sur Oriental en el crucero EPIC en el mes enero y febrero del 2019. Los puntos rojos representan cada estación de muestreo desde la costa hacia el océano. .... 19
- Figura 2:** Espectros de tamaño de biomasa de las estaciones muestreadas. El eje X representa las clases de tamaño con log 10 y el eje Y representa la biomasa normalizada en log 10. Los distintos símbolos de colores representan los distintos estratos de profundidad (m) y, además, se representan las pendientes con los colores de los estratos correspondientes. a) Spg1, b) Spg2, c) Spg3, d) Spg4. .... 25
- Figura 3:** Espectros de tamaño de biomasa de las estaciones muestreadas. El eje X representa las clases de tamaño con log 10 y el eje Y representa la biomasa normalizada en log 10. Los distintos símbolos de colores representan los distintos estratos de profundidad (m) y, además, se representan las pendientes con los colores de los estratos correspondientes. e) Spg5, f) Spg6, g) Spg7, h) Spg8. .... 26
- Figura 4:** Espectros de tamaño de biomasa de la estación muestreada más oceánica. El eje X representa las clases de tamaño con log 10 y el eje Y representa la biomasa normalizada en log 10. Los distintos símbolos de colores representan los distintos estratos de profundidad (m) y, además, se representan las pendientes con los colores de los estratos correspondientes. .... 27
- Figura 5:** Índice de Shannon ( $H'$ ) para las distintas estaciones. En el eje X se encuentran las distintas estaciones y en el eje Y el valor del índice  $H'$ . Los colores de las barras representan los distintos estratos (m). .... 31
- Figura 6:** Índice de tamaño medio de comunidad para las distintas estaciones. En el eje X se encuentran las distintas estaciones y en el eje Y el valor del índice CS. Los colores de las barras representan los distintos estratos (m). .... 32
- Figura 7:** Contorno costa-océano de temperatura de la zona muestreada del PSO. En el eje X está la distancia desde la costa hacia el océano, en el eje Y está la profundidad (m)

y en el eje Z se representa la temperatura (°C). Los triángulos representan las estaciones muestreadas. La línea roja segmentada representa la isoterma. ....	34
<b>Figura 8:</b> Contorno costa-océano de Oxígeno disuelto, en ( $\mu\text{mol/kg}$ ), y profundidad y distancia en (m) en la región muestreada del PSO, con sus respectivas estaciones. ....	35
<b>Figura 9:</b> Contorno costa-océano de salinidad (PSU), y profundidad y distancia en (m) en la región muestreada del PSO, con sus respectivas estaciones. ....	35
<b>Figura 10:</b> Clúster de análisis de similitudes sobre estratos en base a las pendientes de la región muestreada del PSO en el crucero EPIC durante enero y febrero del 2019.....	36
<b>Figura 11:</b> Clúster del análisis de similitudes sobre estaciones en base a las pendientes de la región muestreada del PSO en el crucero EPIC durante enero y febrero del 2019.....	37
<b>Figura 12:</b> Grafico correlación Pearson de variables ambientales sobre las estaciones. ....	38
<b>Figura 13:</b> Modelo aditivo generalizado (GAM) para la relación entre pendientes y la variable ambiental de salinidad en la región muestreada del PSO en el crucero EPIC durante enero y febrero del 2019.....	39
<b>Figura 14:</b> Modelo aditivo generalizado (GAM) para la relación entre pendientes y la variable ambiental Chl-a en la región muestreada del PSO en el crucero EPIC durante enero y febrero del 2019.....	40
<b>Figura 15:</b> Gráfico Biomasa vs Estación, En el eje X se encuentra las estaciones y en el eje Y la Biomasa total ( $\text{m}^3$ ). Cada estación tiene su barra con el color respectivo del estrato correspondiente. ....	41



## INDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1:</b> Coordenadas geográficas de las estaciones muestreadas junto con la hora de muestreo. ....	21
<b>Tabla 2:</b> Resumen de las estadísticas para cada estación con estratos integrados. Se indica pendiente e intervalos de confianza. ....	29
<b>Tabla 3:</b> Análisis Permanova para las estaciones, estratos y entre las estaciones y estratos. ....	37
<b>Tabla 4:</b> Análisis GAM en relación de Salinidad y Chl-a en base a las pendientes. ....	38
<b>Tabla 5:</b> ANOVA y test Shapiro-Wilk sobre el gradiente zonal en base a las pendientes, biomasa, CS y H'. ....	42
<b>Tabla 6:</b> ANOVA y test Shapiro-Wilk sobre 200-600 m en base a las pendientes, biomasa, CS y H'. ....	43
<b>Tabla 7:</b> ANOVA y test Shapiro-Wilk sobre 600-800 m en base a las pendientes, biomasa, CS y H'. ....	43

## 1 RESUMEN

El Pacífico Sur Oriental (PSO), caracterizado por su dinámica en la circulación y surgencia costera, exhibe una alta variabilidad hidrográfica en sus condiciones, tanto horizontal como verticalmente. Esta región es una de las más productivas del mundo. La temperatura, salinidad y clorofila-a son variables clave que reflejan la complejidad de las corrientes y la influencia climática.

El zooplancton desempeña un papel esencial en el ecosistema marino, siendo un eslabón clave en la cadena alimentaria y contribuyendo significativamente al ciclo del carbono. En este grupo, el espectro de tamaño es una representación gráfica de la distribución de biomasa en diferentes clases de tamaño y es crucial para comprender la estructura y dinámica de las comunidades planctónicas. Este seminario evalúa los efectos de los gradientes zonales y verticales sobre la estructura comunitaria del zooplancton en el Pacífico Sur Subtropical, a través de muestras obtenidas en el crucero EPIC que se realizó en el verano del 2019 entre Caldera frente a Chile y Papeete. Para el análisis, se empleó el enfoque RAPID, utilizando imágenes digitalizadas del zooplancton usando el ZooScan Hydroptic. Se aplicó el programa ZooProcess para analizar los datos y se calculó la biomasa de clases de tamaño del zooplancton mediante una relación entre Carbono orgánico vs tamaño. Se estimó un índice de diversidad de tamaños mediante Shannon-Weaver, y un índice de tamaño de comunidad. Se generó un espectro de tamaño mediante el paquete "sizeSpectra" en R, y se realizaron diversos análisis estadísticos, como ANOVA, GLM, PERMANOVA y GAM, para examinar la biomasa, diversidad y tamaño de la comunidad en diferentes estratos y estaciones. También se exploró la asociación entre la pendiente del espectro y variables ambientales. El análisis multivariado y la formación de "clúster" se utilizaron para identificar relaciones de proximidad entre estratos y estaciones. En el gradiente zonal se obtuvieron diferencias significativas en la biomasa y en la diversidad, las pendientes se hacen más negativas y ocurre una disminución significativa en el tamaño de comunidad hacia la región oceánica. Para el

gradiente vertical, no se evidencia un cambio significativo total, dependiendo la zona epipelágica y mesopelágica en las pendientes, pero si, un cambio en la diversidad y una disminución en el tamaño de la comunidad y en la biomasa. Las condiciones oceanográficas, reflejaron la complejidad del Pacífico Sur Subtropical indicando que la diversidad del zooplancton estuvo relacionada positivamente con la temperatura superficial del mar, y la zonación ecológica mostro cambios significativos desde la costa hacia la región oceánica.

## 2 ABSTRACT

The Eastern South Pacific (ESP), characterized by its circulation dynamics and coastal upwelling, exhibits a high hydrographic variability in its conditions, both horizontally and vertically. This region is one of the most productive of the world ocean. Temperature, salinity, and chlorophyll-a are key variables reflecting the complexity of currents and climatic influence in the ESP.

The zooplankton plays an essential role in the marine ecosystem, acting as a key link in the food chain and contributing significantly to the carbon cycle. In this group, the size spectrum is a graphical representation of the biomass distribution across different size classes, which is crucial for understanding the structure and dynamics of planktonic communities.

This seminar evaluates the effects of zonal and vertical gradients on the community structure of zooplankton in the Subtropical Southeast Pacific, using samples obtained during the EPIC cruise conducted in the Summer 2019 between Caldera (27° S) at the coast of Chile and Papeete, Tahiti. For the analysis, the RAPID approach was employed, using digitized images of zooplankton through the ZooScan Hydroptic. The ZooProcess program was applied to analyze the data, and zooplankton biomass was calculated using an Organic Carbon vs. Size relationship. A size diversity index was estimated using the Shannon-Weaver index, along with a community size index. A size spectrum was generated using the "sizeSpectra" package in R, and various statistical analyses, such as ANOVA, GLM, PERMANOVA, and GAM were performed to examine biomass, diversity, and community size across different strata and stations. The association between the spectrum slope and environmental variables was explored. Multivariate analysis and cluster formation were used to identify proximity relationships between strata and stations. In the zonal gradient, significant differences were observed in biomass and diversity, with slopes becoming more negative and a significant decrease in community size toward the oceanic region. For the vertical gradient, no overall significant change was evident, with

the epipelagic and mesopelagic zones showing differences in slopes but changes in diversity and a decrease in community size and biomass. Oceanographic conditions reflected the complexity of the Subtropical South Pacific, indicating a positive relationship between zooplankton diversity and sea surface temperature, with ecological zonation showing significant changes from the coast to the oceanic region.

### **3 INTRODUCCION**

#### **3.1 Pacífico Sur Oriental (PSO)**

El océano Pacífico Sur Oriental (PSO) es una de las áreas más variables del planeta debido a su dinámica de circulación dominada por la surgencia costera, que se traduce en una alta heterogeneidad en las condiciones hidrográficas, tanto horizontal como verticalmente, ya sea desde la costa hasta el mar abierto, como desde su superficie hacia la profundidad más allá de la capa de mezcla, con un fuerte gradiente en el oxígeno disuelto, la temperatura, la densidad y la salinidad (González et al., 2020). Esta región alberga una de las áreas de mayor productividad en los océanos del mundo, teniendo uno de los ecosistemas costeros más productivos, caracterizándose además por la presencia de una importante zona de mínimo oxígeno (ZMO), lo que se ve reflejado en la distribución y migración del zooplancton debido a que actúa como una barrera afectando así su desplazamiento (Espinosa-Leal et al., 2020). Además, experimenta una surgencia costera estacional de aguas frías y profundas ricas en oxígeno sostenidas por el Sistema de Corrientes de Humboldt (HCS) (Fernández-Urruzola et al., 2023).

La variabilidad de la temperatura superficial del mar, desde la costa hasta aguas más oceánicas, refleja la complejidad de las corrientes marinas y la influencia de factores climáticos regionales (Ramos-Rodríguez et al., 2012). A su vez, la salinidad, con sus gradientes horizontales y verticales, revela la interacción entre masas de agua subtropicales, intermedias y ecuatoriales (Duan et al., 2021) y la clorofila-a, indicadora de la productividad biológica, sigue patrones estacionales y geográficos, revelando áreas de mayor actividad fotosintética (Zhang et al., 2012).

### 3.2 Comunidad pelágica

El zooplancton, abarca una amplia diversidad morfológica y taxonómica, incluyendo formas unicelulares, coloniales y multicelulares, protozoos y protistas, así como invertebrados y vertebrados (Kiørboe, 2011). Los tamaños del zooplancton abarcan muchas órdenes de magnitud, desde flagelados de unos pocos micrones de tamaño hasta formas gelatinosas de varios metros de tamaño (Kiørboe, 2011).

El ambiente marino pelágico presenta una alta diversidad de organismos como parte de una compleja red trófica (Lenz, 2012), y uno de los principales grupos dentro de la comunidad pelágica es el zooplancton, compuesto en su mayoría por especies con ciclos de vida cortos (<1 año) y que se considera un eslabón trófico clave en la cadena alimentaria marina (González et al, 2020). Juega un papel ecológico fundamental en todos los ecosistemas marinos debido a su posición trófica entre la producción primaria y los depredadores tope de la cadena alimentaria, siendo crucial la posición que ocupa para la transferencia de energía dentro de la comunidad pelágica (Fernández-Urruzola et al., 2023).

El zooplancton participa activamente en los procesos de reciclamiento, redistribución y secuestro de carbono y nutrientes, no sólo a diferentes niveles en la trama trófica, sino también horizontal y verticalmente en la columna de agua, lo cual controla los flujos verticales de carbono, regulando de esta manera la eficiencia de la bomba biológica (Ariza et al., 2015), por lo que estos organismos cumplen un rol importante al consumir y transformar completamente las partículas alimentándose en superficie (por pastoreo directo o alimentándose de consumidores del micro zooplancton) (Cavan et al., 2017). Este grupo exhibe una alta diversidad taxonómica altamente sensible a los cambios ambientales (Pino-Pinuer et al., 2014), principalmente sus cambios de distribución y en abundancia pueden utilizarse como indicadores de la respuesta del ecosistema a las variaciones impulsadas por el clima (Richardson, 2008). Recientemente se ha estudiado el rol del zooplancton como indicador de cambio climático a gran escala debido a que estos organismos son sensibles a variables como el oxígeno, calidad y cantidad de

alimento, temperatura y a la estratificación, donde las respuestas a estas variables podrían reflejarse en cambios en la estructura de tamaños (Beaugrand et al., 2010).

La gran diversidad que presenta el zooplancton, sus historias de vida, tamaños, ecología y fisiologías determinan complejas relaciones entre las tramas tróficas (Bianchi et al., 2014). En Fernández-de-Puelles (2015) expone que también se consideran importantes en las pesquerías, debido a que las larvas de peces presentes en el zooplancton y sus ciclos biológicos resultan ser indicadores del reclutamiento y producción pesquera, así como también indicadores de tendencias de variación ambiental y afectaciones por contaminación, en lo que su distribución en las masas de agua está estrechamente relacionada por el patrón de circulación local y regional.

Este grupo taxonómico contribuye de manera sustancial al ciclo del carbono a través de la respiración, la sedimentación de excrementos, sedimentación de cadáveres y la migración vertical diaria (DVM) en todos los océanos (Ducklow, 2001), y su biomasa puede representar el 4% y el 70% del flujo total del carbono orgánico particulado (Ducklow, 2001), actuando como un conducto para la transferencia de energía desde el fitoplancton hacia niveles tróficos superiores, incluyendo especies de importancia comercial en la industria pesquera (Ratnarajah et al., 2023).

### **3.3 Biomasa y espectro de tamaño**

El espectro de tamaño es una representación gráfica bidimensional de las pirámides ecológicas (Cousins, 1985), diseñada para mostrar la distribución de la biomasa en diferentes clases de tamaño en una comunidad (Gómez-Canchong et al., 2013), además, se ha recomendado como una forma alternativa de describir la estructura de los ecosistemas marinos (Benoit & Rochet, 2004). El estudio de la estructura y dinámica de las comunidades planctónicas requiere de observaciones sobre su composición, abundancia, diversidad y ciclos de vida, así como el análisis de procesos ecológicos y metabólicos y su relación con factores fisicoquímicos en diferentes escalas espaciales y temporales (Sabatini et al., 2009). Este estudio involucra una propiedad ecológica y



evolutiva fundamental, como es el tamaño de organismos (Rodríguez, 2005), y además asocia procesos básicos como el metabolismo, locomoción y tasas de reproducción y evolución (Preisser & Orrock, 2012).

La relación entre el tamaño del cuerpo y la abundancia es un vínculo esencial entre las características a nivel individual y de la población de las especies, como también en la estructura y dinámica de las comunidades ecológicas (Cohen et al., 2003), además, dado que el tamaño del cuerpo es uno de los principales determinantes del metabolismo y, por lo tanto, del uso de recursos, la relación entre el tamaño y la abundancia también revela como se dividen los recursos en los sistemas ecológicos (Woodward et al., 2005). El espectro de tamaño de biomasa normalizado es el más comúnmente utilizado, donde la abundancia es representada como una función del tamaño de los individuos, clasificados en clases de tamaño de amplitud regular (Quintana et al., 2002), Una función continua de biomasa normalizada en función de la masa corporal facilita el desarrollo de teorías porque se puede integrar sobre la masa, y una ventaja práctica es que la normalización estandariza los datos, de modo que los espectros de biomasa en los cuales los intervalos logarítmicos no son constantes, o entre los cuales la amplitud del intervalo difiere, pueden ser analizados y comparados estadísticamente (Sprules & Barth, 2016)

El ecosistema pelágico (y las comunidades planctónicas en particular) son el marco idóneo para la aplicación de un enfoque basado en la estructura de tamaños, ya que su estructura tridimensional permite la existencia de un incremento continuo de tamaño desde los productores primarios hasta los consumidores superiores (Rodríguez, 2005), siendo su análisis de estructura de tamaño la que ha contribuido sustancialmente a entender el acoplamiento entre procesos físicos y biológicos en la mesoescala oceánica (Rodríguez et al., 2001).

En esta tesis, se utilizará la metodología y teoría del espectro de tamaño, y las variaciones de sus pendientes, para relacionar la influencia de los gradientes oceanográficos zonales y verticales sobre la estructura comunitaria del zooplancton, y así someter a prueba hipótesis respecto a los mecanismos que modulan la diversidad y composición de

comunidades pelágicas en el Pacífico Sur Oriental. El análisis de antecedentes conlleva a las siguientes preguntas científicas:

- 1) ¿Es el gradiente térmico zonal y vertical un factor estructurador de la comunidad del zooplancton?
- 2) ¿Qué otros factores oceanográficos son importantes en la estructuración de la diversidad del zooplancton?
- 3) ¿Cómo es la relación entre el gradiente térmico y la estructura comunitaria?

#### **4 HIPÓTESIS**

- a) La pendiente del espectro de tamaño normalizado del zooplancton será más inclinada (positiva y o negativa) hacia la zona oceánica producto del aumento de clases de tamaño pequeñas, por efecto de una mayor temperatura y limitación de alimento.
- b) En el gradiente vertical, producto de la disminución de la temperatura se espera un mayor tamaño del zooplancton, existiendo un predominio de organismos carnívoros, lo cual se reflejará en un espectro de tamaño con una pendiente negativa.

#### **5 OBJETIVOS**

##### **5.1 Objetivo general**

Evaluar los efectos de los gradientes zonales y verticales sobre la estructura comunitaria del zooplancton en el Pacífico Sur Subtropical.

##### **5.2 Objetivos específicos**

- (I) Determinar las variaciones en el espectro de tamaño del zooplancton a través del gradiente oceanográfico zonal y vertical en el Pacífico sur oriental subtropical.

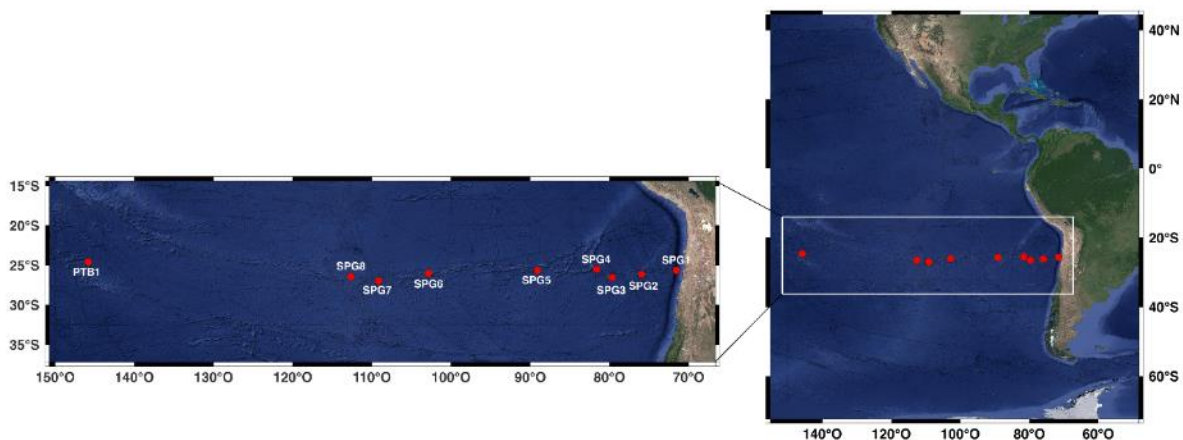
- (II) Determinar la influencia de gradientes zonales y verticales de variables oceanográficas sobre la estructura comunitaria del zooplancton.

## 6 MATERIALES Y METODOS

### 6.1 Área de estudio

El estudio se realizó en la región oriental del Pacífico sur y está basado sobre un crucero oceanográfico realizado en la zona subtropical del PSO (Figura 1).

La gran variabilidad del PSO también se manifiesta claramente en la productividad de las aguas superficiales, desde la zona de surgencia costera altamente productiva (Corriente de Humboldt), hasta el giro central ultra-oligotrófico del Pacífico Suroriental (GPSO) (Morel et al., 2010). Además, hay un predominio de diferentes masas de agua que promueven una mayor variabilidad oceanográfica en este vasto ecosistema (Palma et al.2009).



**Figura 1:** Mapa geográfico de la transecta de muestreo realizada en el océano Pacífico Sur Oriental en el crucero EPIC en el mes enero y febrero del 2019. Los puntos rojos representan cada estación de muestreo desde la costa hacia el océano.

## **6.2 Crucero oceanográfico y de muestreo**

Las muestras fueron colectadas a bordo del buque científico RV MIRAI de la agencia JAMSTEC (Agencia Japonesa de Ciencias de la Tierra y del Mar), en la expedición EPIC, una campaña Internacional del Pacífico Este/Central, específicamente entre el 29 enero y el 18 de febrero del 2019.

El zooplancton se colectó durante día y noche, en 9 estratos de profundidad entre la superficie (0) y los 1.600 m mediante lances oblicuos de la red “Intelligent Operative Net Environmental Sampling System” (IONESS) con aberturas de 2 m<sup>2</sup> y malla de 333 µm. El sistema de red estaba equipado con sensores de conductividad, presión, oxígeno y temperatura, así como con un flujómetro montado en el marco de la red para cuantificar el volumen de agua de mar filtrada en cada lance.

Se obtuvieron datos hidrográficos en las 8 estaciones mediante el despliegue de un CTD Seabird SBE-911 plus equipado con un sensor de oxígeno y montado en un muestreador en forma de roseta con 36 botellas Niskin de 10 litros.

## **6.3 Análisis de muestras**

La identificación de grupos zooplanctónicos se realizó a través del enfoque RAPID (Benfield et al., 2007), que utiliza el Hydroptic Zooscan para digitalizar imágenes y posteriormente analizarlas en un proceso automatizado gestionado por el software ZooProcess v1.5. El método aplicó una técnica de aprendizaje automático basada en un conjunto de entrenamiento específicamente diseñado para identificar los principales grupos en la región.

Cabe destacar que, de 2 estaciones, Ptb1 y Spg6, los estratos 200-100 y 1600-1200 respectivamente, no se analizaron mediante Zooscan, debido a que fueron usadas para otra metodología aparte de esta tesis.

## 6.4 Análisis de datos

Los datos resultantes del Zooprocess incluyen, la etiqueta para identificación de estación (Tabla 1), con su estrato superior e inferior y fecha, volumen (m<sup>3</sup>), fracción, área, Diámetro Esférico Equivalente (ESD), ESD (mm) y su predicción taxonómica, para el cálculo de la biomasa (mg C), según ecuación modificada de Hernández-León, 2006 para ZooImage, convirtiendo nuestros valores de área corporal a ECD (μm) y el peso seco a carbono (μg C).

Previamente en la recopilación de datos, éstos se agruparon para determinar la marca de clase, la que se definió como 0.1 μg C. Posteriormente mediante la opción de Filtro en programa Excel sus respectivas biomásas μgC para cada estación y estratos correspondientes, se integraron los 8 estratos, quedando solamente 4, (0-200, 200-600, 600-800, 800-1600), para diferenciar la zona epipelágica, mesipelágica y ZMO.

**Tabla 1:** Coordenadas geográficas de las estaciones muestreadas junto con la hora de muestreo.

Estación	Latitud	Longitud	Hora
Spg1	25°S	71°W	14:34
Spg2	26°S	75°W	15:20
Spg3	26°S	79°W	16:15
Spg4	25°S	81°W	20:47
Spg5	25°S	89°W	21:13
Spg6	26°S	102°W	17:54
Spg7	26°S	109°W	17:42
Spg8	26°S	112°W	19:53
ptb1	24°S	145°W	1:52

Para comparar la diversidad de las muestras en las 8 estaciones, se aplicó el índice de diversidad Shannon-Weaver (H') (Shannon & Wiener, 1949), definido de la siguiente manera:

$$H' = -\sum (p_i \times \ln p_i)$$

Donde  $p_i$  es la proporción de biomasa del estrato de esa clase, dividido la sumatoria de la biomasa total de ese estrato, multiplicado por el logaritmo natural.

El índice de tamaño de comunidad (CS), es un descriptor comunitario adicional del tamaño promedio ponderado, definido cómo:

$$CS = \sum (c_i \times n_i) / N$$

Donde, CS es la sumatoria de la multiplicación de  $c_i$ , media de la clase de tamaño, por  $n_i$ , la biomasa total de esa clase, dividida por N, biomasa total del estrato.

## 6.5 Análisis de datos y estadísticos

El espectro de tamaño se generó en base a la función `LBNBiom.method` del paquete `sizeSpectra` (Edwards, 2020), el cual tiene como argumentos: “bodyMass”, “counts”, “binbreaks”, “lowerCutOff”, sin embargo, el argumento “bodyMass” fue remplazado por la biomasa  $\text{ugC m}^3$  del estrato a calcular, y “counts” fue eliminado debido a que se relacionaba con el argumento que se remplazó. Para los siguientes argumentos, “lowerCutOff” y “binbreaks”, el primero se le asignó 0, no aceptando números  $<0$ , y el segundo se le estableció la clase de tamaño a trabajar, que es 0.1. De la función `LBNBiom.method`, nos entrega la pendiente, intervalos de confianza y el intercepto, además de los `Binvals`, un dataframe con 10 variables, de las cuales ocupamos `Log10binMid` (X), que representa la clase de tamaño con logaritmo en base 10 y `Log10totalBiomNorm` (Y), que sería la biomasa total normalizada con logaritmo en base 10 para graficar.

Los análisis estadísticos utilizados fueron análisis de varianza ANOVA 1-vía y modelos lineales generalizados (GLM), para comparar las pendientes, biomasa, diversidad y tamaño de comunidad, en la capa superficial de las estaciones “Sp1” a “Sp8”, lo mismo

para los estratos, específicamente (200-600 m) y (600-800 m), debido a que no todas las estaciones tienen datos desde los 800-1600 m, y se utilizó el test Shapiro-Wilk, para estudiar la distribución de normalidad y el test de Levene para verificar la homogeneidad de varianzas.

Para analizar la distribución de datos en las estaciones, estratos y estaciones sobre estratos, se realizó un análisis multivariado PERMANOVA, teniendo la variable pendiente como respuesta, y un modelo aditivo generalizado (GAM) para estudios posteriores de asociación entre la pendiente del espectro y variables ambientales

Para el análisis de agrupamiento de datos (clúster), generó un dendrograma que representa las relaciones de proximidad entre los estratos y estaciones teniendo la pendiente como variable respuesta.

Las variables oceanográficas testeados fueron temperatura (°C), Oxígeno disuelto ( $\mu\text{mol/kg}$ ), Salinidad (PSU). Estas variables se asumieron con sus valores de la mediana de los estratos, por lo tanto, las mediciones de CTD a utilizar fueron de las profundidades: 100, 400, 700 y 1200 m. Los datos de Chl-a ( $\text{mg m}^{-3}$ ), se recopilaron de Global Ocean Biogeochemistry Hindcast, de la base de datos Copernicus (<https://www.copernicus.eu/en>).

Para la estación “ptb1” no hay datos en el CTD. Para los perfiles y contornos de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y Chl-a se lograron mediante el programa SURFER V.9.

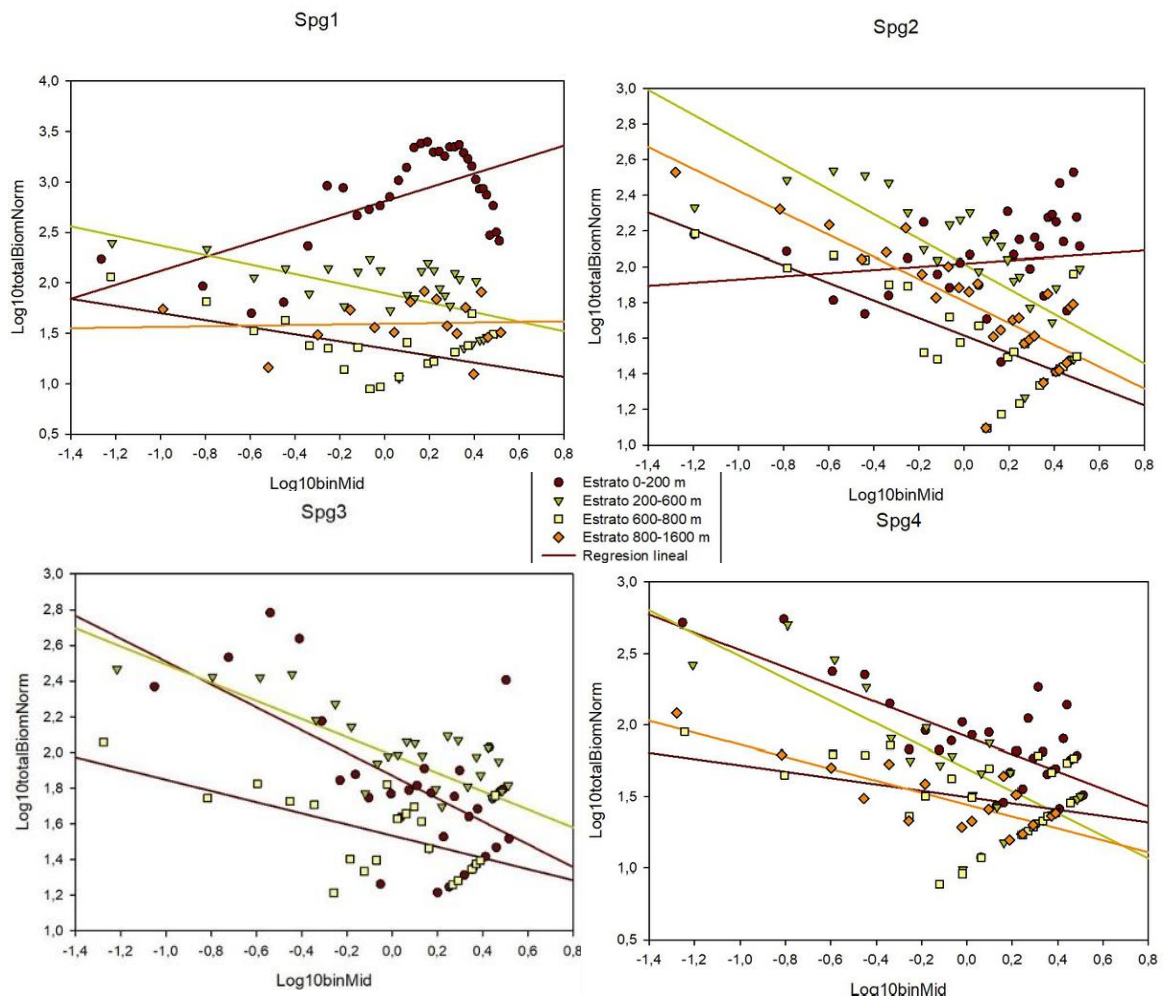
Los análisis estadísticos se realizaron mediante los programas SYSTAT V.12 y R (R Core Team 2023).

## **7 RESULTADOS**

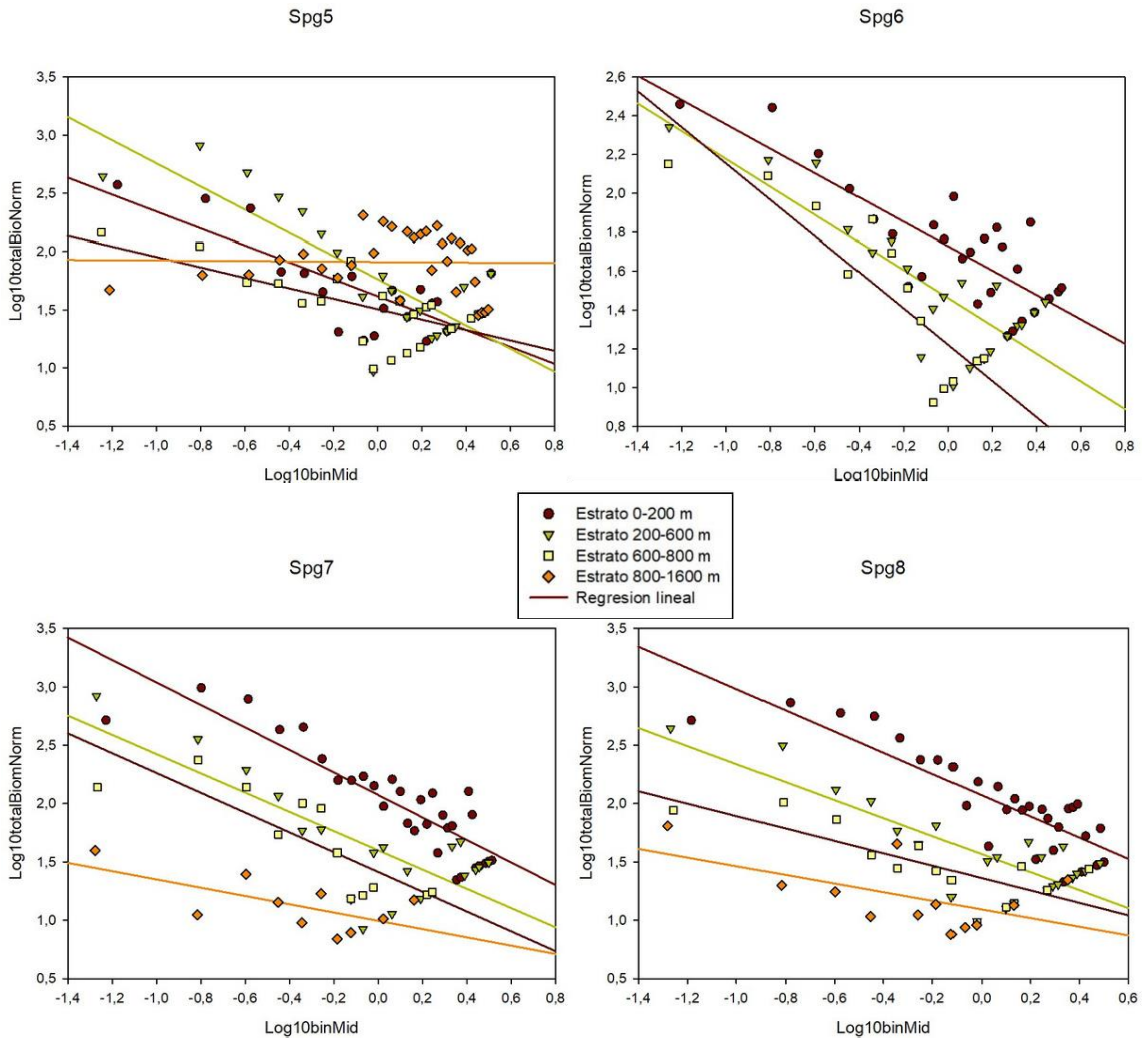
### **7.1 Espectro de tamaño**

Sobre la estructura comunitaria, (Tabla 2), se representa las pendientes de cada estrato en su respectiva estación. Siendo “Spg1” la estación más cercana a la costa y “ptb1” la más oceánica. Cada estación con estratos de profundidad de 0-1600 metros, en algunas excepciones, de 0-800 metros, (“Spg3”, “Spg6”, “ptb1”). Los estratos se integraron a 4, dando un total de 4 pendientes por cada estrato, 3 en las estaciones mencionadas anteriormente, (véase Figura 2 y 3), fueron calculadas mediante la función LBNBiom.method, paquete “sizeSpectra” en R (Edwards, 2020). Los resultados en grafico de los espectros de tamaño se presentan en la Figura 3 y 4.

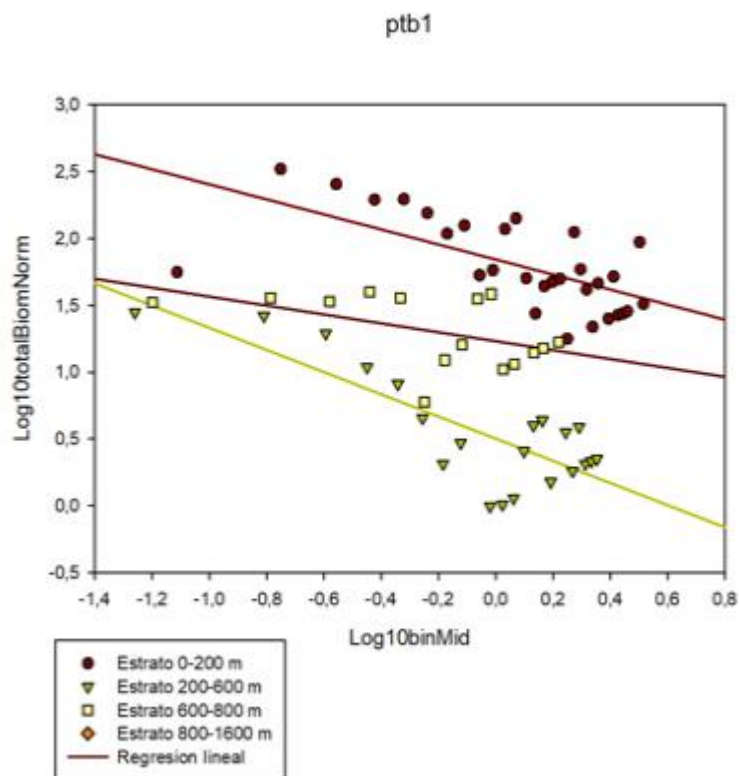




**Figura 2:** Espectros de tamaño de biomasa de las estaciones muestreadas. El eje X representa las clases de tamaño con log 10 y el eje Y representa la biomasa normalizada en log 10. Los distintos símbolos de colores representan los distintos estratos de profundidad (m) y, además, se representan las pendientes con los colores de los estratos correspondientes. a) Spg1, b) Spg2, c) Spg3, d) Spg4.



**Figura 3:** Espectros de tamaño de biomasa de las estaciones muestreadas. El eje X representa las clases de tamaño con log 10 y el eje Y representa la biomasa normalizada en log 10. Los distintos símbolos de colores representan los distintos estratos de profundidad (m) y, además, se representan las pendientes con los colores de los estratos correspondientes. e) Spg5, f) Spg6, g) Spg7, h) Spg8.



**Figura 4:** Espectros de tamaño de biomasa de la estación muestreada más oceánica. El eje X representa las clases de tamaño con log 10 y el eje Y representa la biomasa normalizada en log 10. Los distintos símbolos de colores representan los distintos estratos de profundidad (m) y, además, se representan las pendientes con los colores de los estratos correspondientes.

En la estación más costera, “Spg1” (Figura 3a), de las 4 pendientes, en la capa superficial, (0-200 m), existe una pendiente positiva, lo mismo para el estrato más profundo (800-1600 m). Los datos empiezan agruparse desde -0.4 (Log10binMid), lo que equivale a la clase de tamaño 0.3.

De la estación “Spg2” (Figura 3b), se observa una pendiente positiva en el estrato más superficial, (0-200 m), siendo la única de esta estación. Los datos se encuentran distribuidos en -0.6 (Log10binMid), y se empiezan agrupar en -0.2 (Log10binMid), que equivalen a las clases de tamaño 0.2 y 0.5 respectivamente.

La estación “Spg3” (Figura 3c), posee solamente 3 estratos, con profundidad de 0-800 m, se observan 3 pendientes negativas, notándose una acumulación de biomasa desde cierta

clase de tamaño (0.5) equivalente a -0.2 (Log10binMid). Los datos se encuentran distribuidos entre -1.2 y -0.4 (Log10binMid), la clase media representada sería entre los 0.08 y 4.

En la estación “Spg4” (Figura 3d), tiene como resultado 4 pendientes negativas, con algunas superponiéndose entre ellas, se observa un mayor número de clase tamaño -0.4 (Log10binMid), que resulta ser 0.3.

La estación “Spg5” (Figura 4e), contiene 4 estratos de los cuales todos tienen una pendiente negativa, estos datos están ampliamente distribuidos, formando una débil agrupación a diferencia de las estaciones anteriores. Se observó una pendiente paralela al eje X, la cual corresponde al estrato más profundo (800-1600 m).

En la estación “Spg6” (véase en la Figura 4f), tiene 3 estratos (0-800 m), de los cuales todas las pendientes son negativas, los datos se muestran ampliamente distribuidos, pero con cierta cantidad más acumulada desde cierta clase de tamaño 0.0 (Log10binMid) equivalente a 1 en la clase de tamaño media.

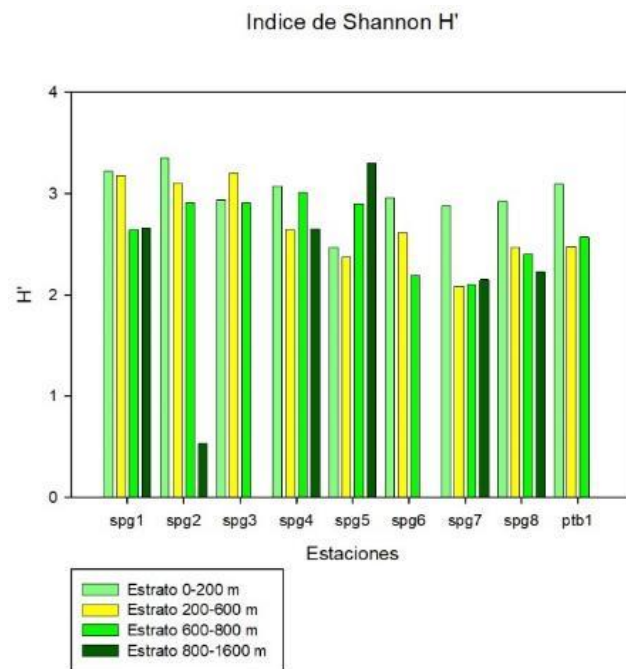
En la estación “Spg7” (Figura 4g), las pendientes de los 4 estratos son negativas, los datos están ampliamente distribuidos, existiendo una mayor diferencia entre estratos, y una mayor concentración en la clase de tamaño 0.5, (-0.2, Log10binMid). En la estación “Spg8” (Figura 4h), los 4 estratos exhibieron pendientes negativas y los datos están distribuidos de forma en que se logra notar la diferencia entre los estratos de la estación, siendo la clase de tamaño con más concentración entre 1.5 y 3, (0.2 y 0.5 Log10binMid). En la estación más oceánica, “ptb1”, (Figura 4) tiene 3 estratos, con profundidad 0-800 m, evidenciando 3 pendientes negativas, si bien el número de datos es bajo, se pudo observar diferencias entre los estratos.

**Tabla 2:** Resumen de las estadísticas para cada estación con estratos integrados. Se indica pendiente e intervalos de confianza.

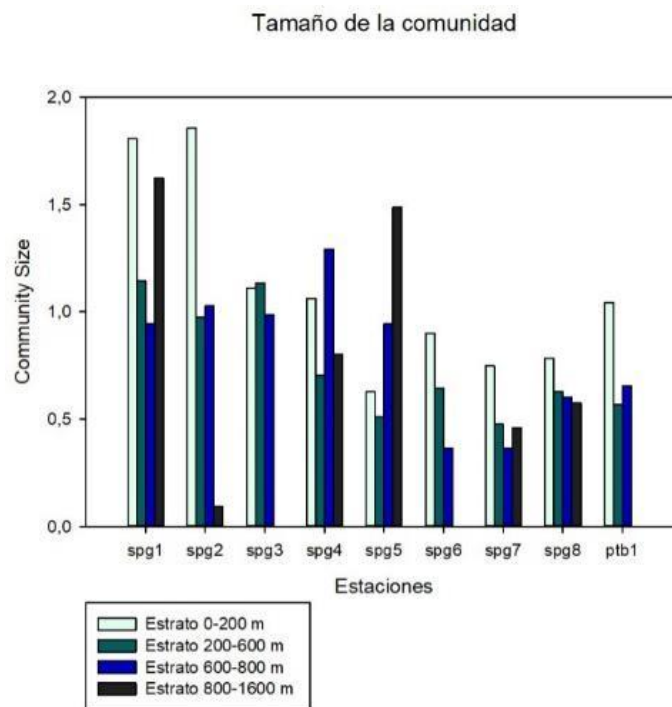
Estación	Estrato (m)	Pendiente	Intervalos de confianza	
			Inferior 2.5%	Superior 97.5%
Spg1	0-200	0.6899	0.3588127	1.021083
	200-600	-0.4731	-0.7394914	-0.2066805
	600-800	-0.3508	-0.6366102	-0.0650865
	800-1600	0.1175	-0.1103643	0.3454282
Spg2	0-200	0.0886	-0.146147	0.3233569
	200-600	-0.6976	-0.9250833	-0.4701017
	600-800	-0.4911	-0.7121511	-0.2699609
	800-1600	-0.6154	-0.7944717	-0.4363176
Spg3	0-200	-0.6409	-0.9487469	-0.3330051
	200-600	-0.5079	-0.7050781	-0.3107951
	600-800	-0.3128	-0.51552	-0.110122
Spg4	0-200	-0.6085	-0.8368366	-0.3801958
	200-600	-0.7877	-1.044497	-0.5310023
	600-800	-0.2223	-0.4964475	0.0518513
	800-1600	-0.4186	-0.5814523	-0.2556679
Spg5	0-200	-0.7268	-1.032664	-0.4209066
	200-600	-0.9949	-1.312273	-0.6775273
	600-800	-0.4484	-0.6810417	-0.2152349
	800-1600	-0.0129	-0.2470466	0.2212668
Spg6	0-200	-0.6278	-0.8039691	-0.4516153
	200-600	-0.7165	-0.9426573	-0.4902678
	600-800	-0.9338	-1.269167	-0.5983925
Spg7	0-200	-0.9636	-1.158726	-0.7684272
	200-600	-0.8247	-1.15272	-0.4966713

	600-800	-0.8485	-1.243692	-0.4532411
	800-1600	-0.3544	-0.6918569	-0.01702946
Spg8	0-200	-0.9092	-1.114659	-0.7037307
	200-600	-0.7718	-1.02457	-0.51903
	600-800	-0.5317	-0.7949526	-0.2684221
	800-1600	-0.3703	-0.7473541	0.006709757
ptb1	0-200	-0.5624	-0.8166636	-0.3081406
	200-600	-0.8297	-1.124687	-0.5347977
	600-800	-0.3332	-0.6823418	0.0159542

La diversidad de clases de tamaño se estimó mediante el índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) (Shannon & Wiener, 1949), (Figura 5), se observa una estabilidad en la diversidad en la capa de la superficie, en la capa más profunda solo varía con diferencia en la estación “Spg2”, en las demás estaciones no se observa una diferencia importante. Se estimó el tamaño medio de la comunidad (CS), (Figura 6), lo que representa una línea de tendencia bajista, siendo con los mayores números en la estación “Spg1”, la más costera contienen el mayor tamaño promedio de la muestra y la estación con los menores tamaños corresponde a la más oceánica, “ptb1”. Se ve una clara disminución de tamaño de comunidad desde la costa hacia mar abierto.



**Figura 5:** Índice de Shannon ( $H'$ ) para las distintas estaciones. En el eje X se encuentran las distintas estaciones y en el eje Y el valor del índice  $H'$ . Los colores de las barras representan los distintos estratos (m).



**Figura 6:** Índice de tamaño medio de comunidad para las distintas estaciones. En el eje X se encuentran las distintas estaciones y en el eje Y el valor del índice CS. Los colores de las barras representan los distintos estratos (m).

## 7.2 Condiciones oceanográficas

Sobre las mediciones de las estaciones, (véase Figuras 7, 8 y 9), en Spg1 se observó una disminución en la temperatura ( $T^{\circ}$ ), desde los  $12^{\circ}\text{C}$  en la capa superficial y que disminuye a  $3^{\circ}\text{C}$  en los estratos más profundos ( $>1000$  m).

El oxígeno comienza en los primeros 200 m con  $3 \mu\text{mol/kg}$ , y a los 600 m llega hasta  $6.3 \mu\text{mol/kg}$ , sin embargo, aumenta en estratos profundos llegando hasta los  $86.3 \mu\text{mol/kg}$ , la salinidad se mantiene estable en los diferentes estratos, solo disminuyendo en centésimas entre la capa superficial y las más profundas, la Chl-a para la estación es  $1.2 (\text{mg m}^{-3})$ . En la siguiente estación, “Spg2”, la temperatura en los primeros 200 m es de  $13^{\circ}\text{C}$ , la que va disminuyendo a medida que aumenta la profundidad, llegando así a los  $3^{\circ}\text{C}$ , el oxígeno

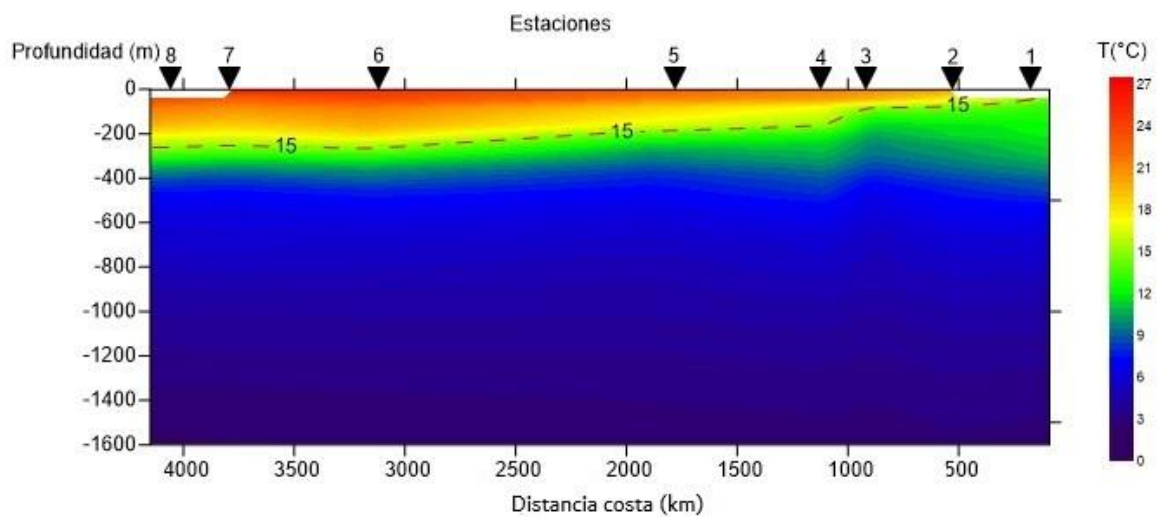


cambia de centésimas entre los primeros 200 m empezando con 0.9  $\mu\text{mol/kg}$  y con 0.103  $\mu\text{mol/kg}$  en los 1600 m, la salinidad en la capa superficial es de 34.29 PSU y hacia la profundidad aumenta a 34.5 PSU, la Chl-a fue de 0.217 ( $\text{mg m}^{-3}$ ). En la estación “Spg3”, la temperatura baja de 14°C, en la capa superficial a 2.9°C en los 800 m, la variación del oxígeno es mayor en los primeros 200 m de 0.650  $\mu\text{mol/kg}$ , disminuye hacia los 800 m en 0.5 centésimas, la salinidad no varía mucho entre los estratos, la Chl-a en la estación fue 0.0562 ( $\text{mg m}^{-3}$ ). En la siguiente estación, “Spg4”, la temperatura cambia de 16°C a 3°C, desde los 200 m hasta el estrato más profundo, el oxígeno comienza con 4.0  $\mu\text{mol/kg}$  y disminuye hacia los 800 m solo variando en algunas décimas en los 1600 m llegando a 0.103  $\mu\text{mol/kg}$ , la salinidad no tiene muchas diferencias entre unidades en los primeros 600 m marcando 34.55 PSU, ocurre una disminución entre los 600-800 m, luego para la profundidad mayor fue 34.52 PSU, la Chl-a medida fue 0.1386 ( $\text{mg m}^{-3}$ ). La estación “Spg5”, en los primeros 200 m tiene como T° 18°C, la que va disminuyendo hacia la profundidad marcando finalmente 3°C, en la capa superficial el oxígeno marcó 11.8  $\mu\text{mol/kg}$ , lo que con la profundidad demuestra una variación alta terminando en los 1600 m con 0.103  $\mu\text{mol/kg}$ , la salinidad disminuye del estrato superficial, 34.7 PSU, hacia los 800 m, después aumenta a 34.5 PSU en los 1600 m, la Chl-a para la estación fue 0.0460 ( $\text{mg m}^{-3}$ ).

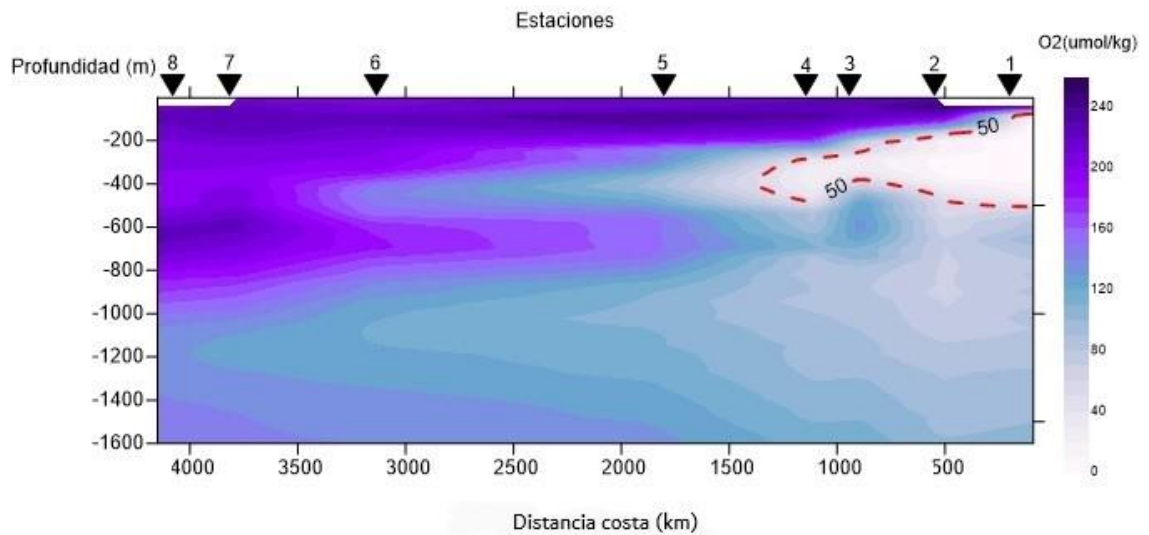
En la estación “Spg6”, la temperatura inicial de los primeros 200m es de 21°C, la cual disminuye con la profundidad, hasta los 800m a 5°C, el oxígeno baja de 49.8  $\mu\text{mol/kg}$ , en los 200 m a 0.103  $\mu\text{mol/kg}$  manteniéndose así hasta los 800 m, la salinidad baja de 35.7 PSU en la capa superficial a 34.3 PSU en profundidad, la Chl-a para la estación presento una medida de 0.0623 ( $\text{mg m}^{-3}$ ). En la estación “Spg7”, la temperatura de la capa superficial es de 20°C, el oxígeno demuestra una diferencia en los primeros 200 m con un valor de 36.7  $\mu\text{mol/kg}$ , bajando hasta 0.103  $\mu\text{mol/kg}$  en los 1600 m. La salinidad disminuye de 35.6 PSU a 34.4 PSU a mayor profundidad, la Chl-a para la estación fue de 0.0677 ( $\text{mg m}^{-3}$ ). En la estación “Spg8”, la temperatura en los primeros 200 m fue de 21°C, la cual disminuye con la profundidad hasta los 3°C. El oxígeno en la capa superficial fue de 25.2  $\mu\text{mol/kg}$ , luego sufre una disminución en los siguientes estratos, pero

aumentando decimales en los 1600 m, la salinidad disminuye de 35.8 PSU a 34.4 PSU en los estratos más profundos, la medición de Chl-a fue de 0.0688 ( $\text{mg m}^{-3}$ ).

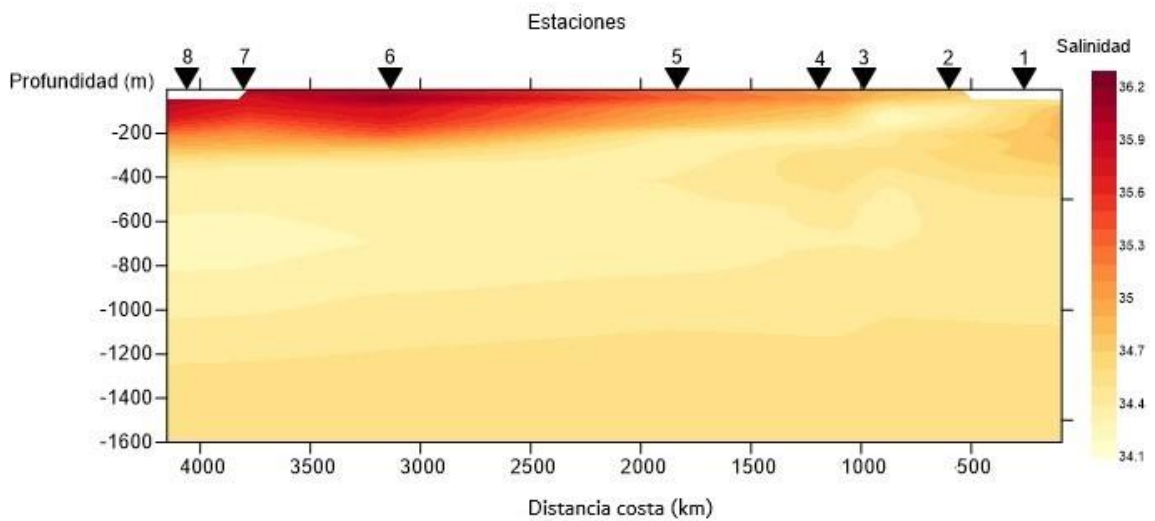
El análisis de agrupamiento reveló tres agrupaciones significativas, (Figura 10). Este clúster revela como se asocian los estratos independientes de las estaciones de acuerdo con los valores de los índices comunitarios, además, la altura 6 indica que los estratos que se unen a esta altura tienen una mayor diferencia entre ellos. En la Figura 11, el clúster indica cómo se asocian las estaciones, en base a esto existen tres agrupaciones significativas indicando una alta similitud entre estaciones que están próximas entre sí.



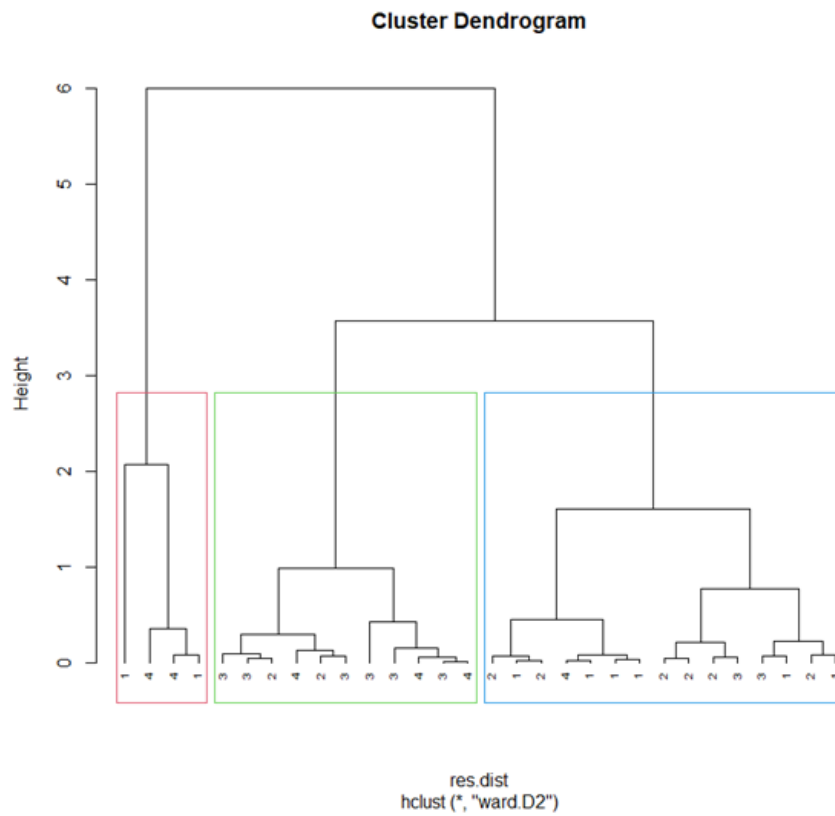
**Figura 7:** Contorno costa-océano de temperatura de la zona muestreada del PSO. En el eje X está la distancia desde la costa hacia el océano, en el eje Y está la profundidad (m) y en el eje Z se representa la temperatura (°C). Los triángulos representan las estaciones muestreadas. La línea roja segmentada representa la isoterma.



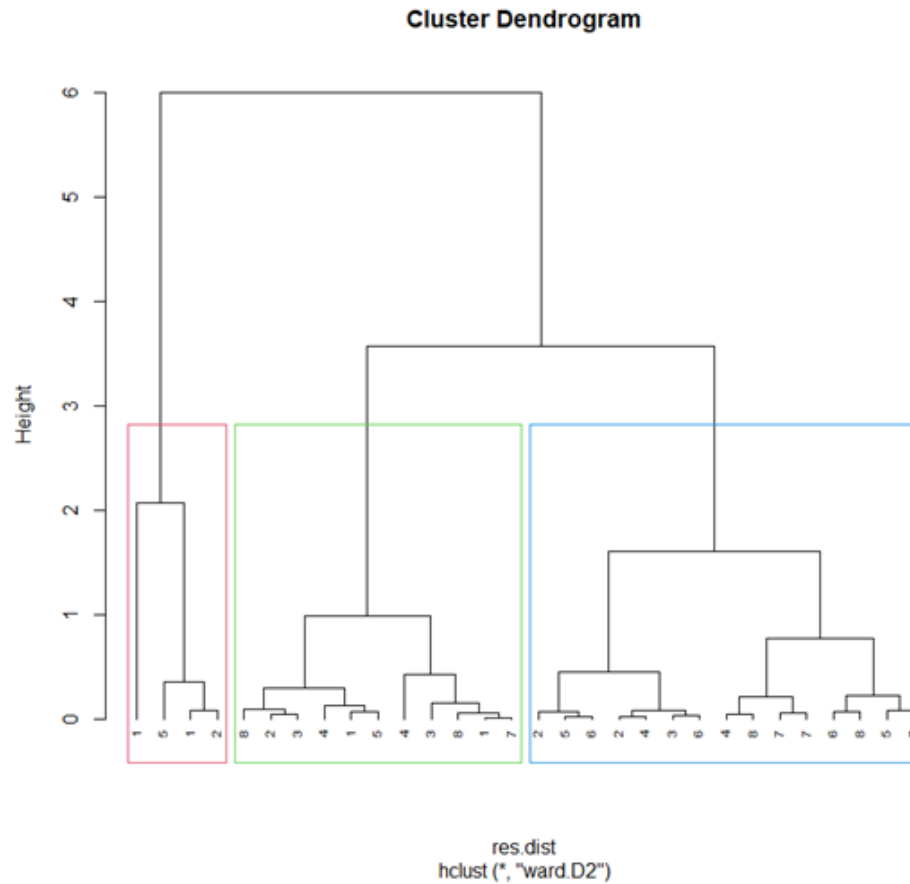
**Figura 8:** Contorno costa-océano de Oxígeno disuelto, en ( $\mu\text{mol/kg}$ ), y profundidad y distancia en (m) en la región muestreada del PSO, con sus respectivas estaciones.



**Figura 9:** Contorno costa-océano de salinidad (PSU), y profundidad y distancia en (m) en la región muestreada del PSO, con sus respectivas estaciones.



**Figura 10:** Clúster de análisis de similitudes sobre estratos en base a las pendientes de la región muestreada del PSO en el cruceo EPIC durante enero y febrero del 2019.



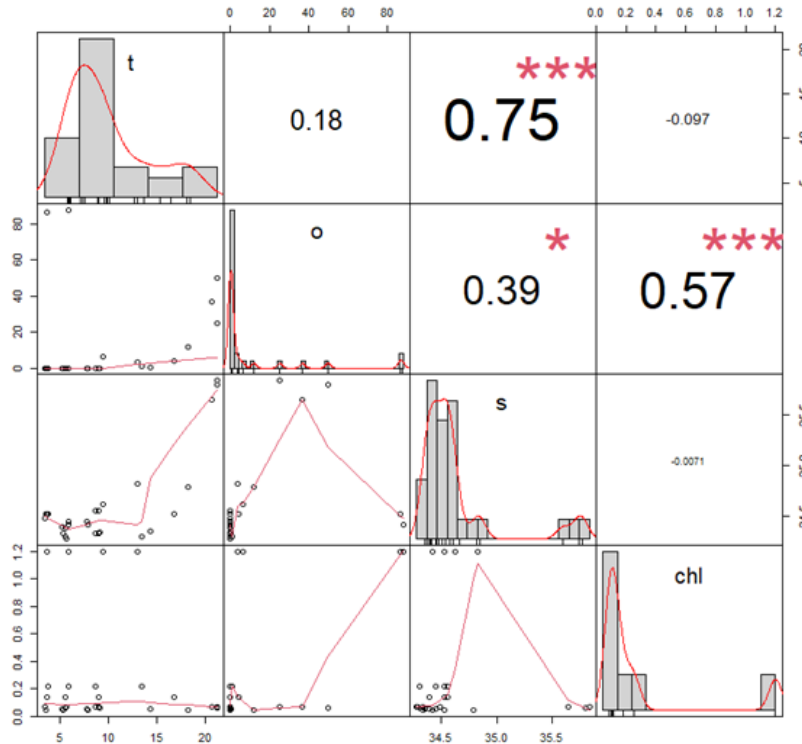
**Figura 11:** Clúster del análisis de similitudes sobre estaciones en base a las pendientes de la región muestreada del PSO en el crucero EPIC durante enero y febrero del 2019.

En análisis, PERMANOVA, (Tabla 3), indica diferencias significativas entre estaciones ( $F = 13.37$ ,  $p < 0.01$ ). Entre estratos no existe diferencias significativas ( $F = 1.887$ ,  $P > 0.05$ ). La interacción estación/estrato evidenció diferencias significativas ( $F = 6.197$ ,  $P < 0.05$ ).

**Tabla 3:** Análisis Permanova para las estaciones, estratos y entre las estaciones y estratos.

PERMANOVA	Df	SumOfSqs	R2	F	Pr (>F)
Estación	1	8.12	0.280	13.2	0.0008
Estrato	1	1.15	0.039	1.88	0.1862
Estación/Estrato	1	3.79	0.130	6.19	0.0239

La correlación entre variables ambientales, indica una correlación significativa y positiva entre la T° y salinidad con 0.75, entre el T° y oxígeno disuelto con 0.39, lo mismo entre oxígeno disuelto y Chl-a (Figura 12).

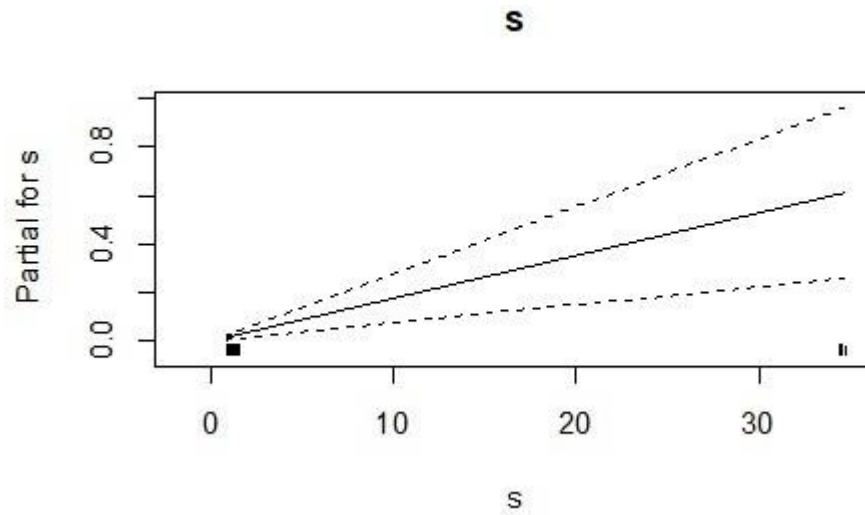


**Figura 12:** Grafico correlación Pearson de variables ambientales sobre las estaciones.

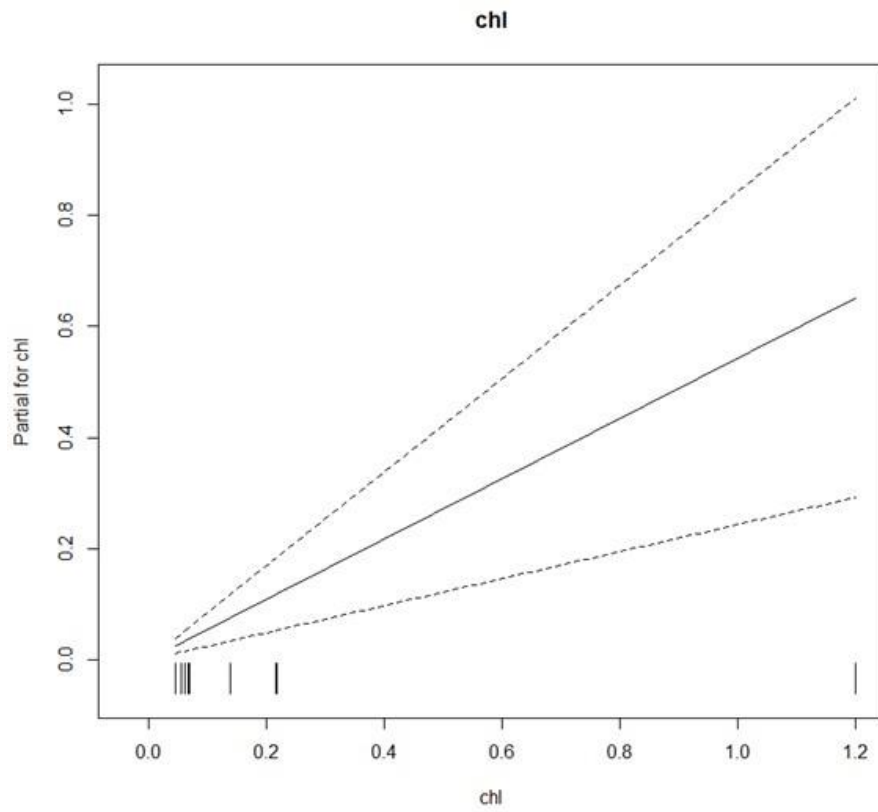
El modelo aditivo general (GAM), demuestra que la salinidad no se asocia significativamente entre las pendientes, con de  $t = -0.861$ ,  $P = 0.397$ , en cambio la Chl-a, si indica una asociación significativa con  $t = 3.635$ ,  $P = 0.00111$ . (Tabla 4)

**Tabla 4:** Análisis GAM en relación de Salinidad y Chl-a en base a las pendientes.

GAM	Estimate	Std.Error	t value	Pr (>t)
Salinidad	-0.1415	5.6842	-0.861	0.397
Chl-a	0.54276	0.14933	3.635	0.00111

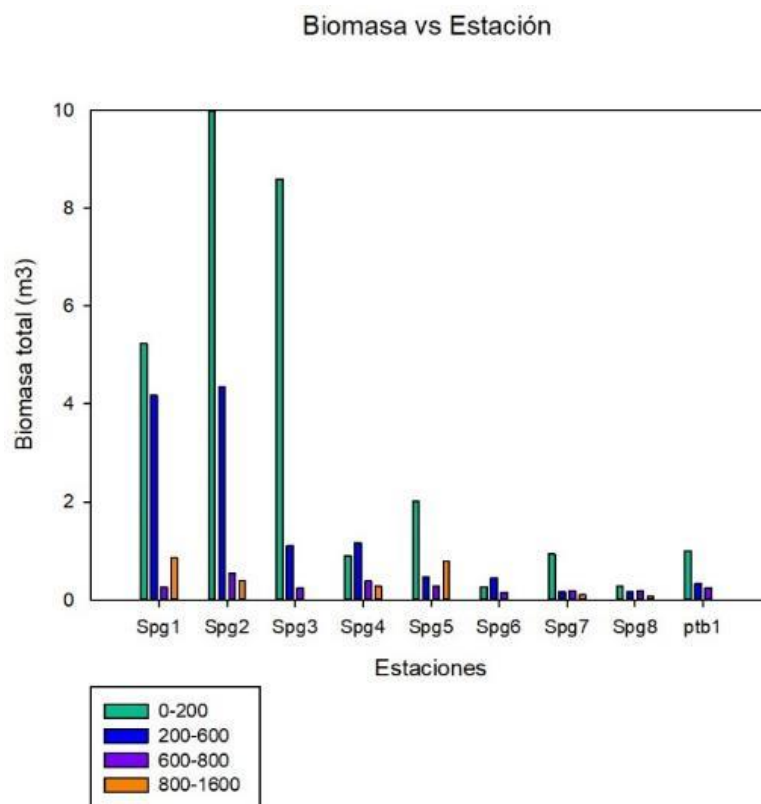


**Figura 13:** Modelo aditivo generalizado (GAM) para la relación entre pendientes y la variable ambiental de salinidad en la región muestreada del PSO en el crucero EPIC durante enero y febrero del 2019.



**Figura 14:** Modelo aditivo generalizado (GAM) para la relación entre pendientes y la variable ambiental Chl-a en la región muestreada del PSO en el crucero EPIC durante enero y febrero del 2019.





**Figura 15:** Gráfico Biomasa vs Estación, En el eje X se encuentra las estaciones y en el eje Y la Biomasa total (m3). Cada estación tiene su barra con el color respectivo del estrato correspondiente.

Para los análisis estadísticos sobre las muestras en el gradiente zonal, (Tabla 5), de la estación “Spg1” hasta la estación “Spg8”, costa hacia océano abierto, los resultados en tabla 3. Mediante el análisis de varianza (ANOVA), resulta un p- value: 0.021, lo que demuestra que las pendientes se hacen más negativas significativamente hacia el océano, para la prueba de normalidad, Shapiro-Wilk el p-value: 0.442, por lo que no habría normalidad.

El ANOVA para la biomasa no habría cambio significativo hacia el océano. Para la prueba de normalidad, Shapiro-Wilk, no presenta normalidad. Para los índices, Shannon-Wiener de diversidad ( $H'$ ), y Tamaño de comunidad (CS), ANOVA resultante fue de p-value: 0.327 y p-value: 0.023 respectivamente. Para la prueba de normalidad, ( $H'$ ) p-value:

0.127, por lo que la diversidad no cambia de costa a océano, y para (CS) p-value: 0.677, se demuestra que el tamaño de comunidad disminuye significativamente hacia el océano. La prueba de Shapiro-Wilk demuestra normalidad en los datos para ambos índices.

El análisis estadístico para la profundidad, específicamente en los estratos (200-600) y (600-800), (Tabla 6), primeramente, para la pendiente del estrato (200-600) el ANOVA, indica que la pendiente no disminuye linealmente en esta profundidad. Para la biomasa en este estrato, tuvo como resultado una disminución significativa hacia el océano, teniendo un p-value: 0.006 en ANOVA, y normalidad mediante la prueba de Shapiro-Wilk. Para los índices (H'), ANOVA con un p-value: 0.006, indicando un cambio significativo desde la costa hacia el océano y lo mismo para (CS), con un p-value: 0.009, por lo que el tamaño de comunidad disminuiría hacia el océano. La prueba Shapiro-Wilk indica normalidad en ambos índices.

Para el estrato 600-800 m, Tabla 7, el ANOVA para la pendiente no habría diferencias significativas, pero si normalidad. En la biomasa, mediante ANOVA no habría diferencias significativas y normalidad en los datos en Shapiro-Wilk. En el ANOVA de los índices, (H'), p-value: 0.105 y (CS) p-value: 0.053, indican que la diversidad no cambia, y que el tamaño de la comunidad disminuye hacia el océano, además indican normalidad en los datos en ambos índices en la prueba Shapiro-Wilk.

**Tabla 5:** ANOVA y test Shapiro-Wilk sobre el gradiente zonal en base a las pendientes, biomasa, CS y H'.

<b>Zonal</b>	<b>SS</b>	<b>g.l</b>	<b>MS&gt;</b>	<b>F</b>	<b>p</b>	<b>Shapiro-Wilk</b>
Pendiente	1,252	1	1,252	8,857	0,021	0,442
Biomasa	4.427,980	1	4.427,980	1,720	0,231	0,015
Community Size (CS)	0,855	1	0,855	8,434	0,023	0,677
Shannon-Wiener (H')	0,068	1	0,068	1,112	0,327	0,127

**Tabla 6:** ANOVA y test Shapiro-Wilk sobre 200-600 m en base a las pendientes, biomasa, CS y H'.

<b>200-600</b>	<b>SS</b>	<b>g.l</b>	<b>MS&gt;</b>	<b>F</b>	<b>p</b>	<b>Shapiro-Wilk</b>
Pendiente	0,082	1	0,082	4,420	0,074	0,426
Biomasa	15,566	1	15,566	15,553	0,006	0,813
Community Size (CS)	0,372	1	0,372	14,804	0,006	0,939
Shannon-Wiener (H')	0,800	1	0,800	13,039	0,009	0,435

**Tabla 7:** ANOVA y test Shapiro-Wilk sobre 600-800 m en base a las pendientes, biomasa, CS y H'.

<b>600-800</b>	<b>SS</b>	<b>g.l</b>	<b>MS&gt;</b>	<b>F</b>	<b>p</b>	<b>Shapiro-Wilk</b>
Pendiente	0,056	1	0,056	0,936	0,366	0,505
Biomasa	0,039	1	0,039	3,216	0,116	0,516
Community Size (CS)	0,354	1	0,354	5,427	0,053	0,857
Shannon-Wiener (H')	0,298	1	0,298	3,454	0,105	0,189

## 8 DISCUSIÓN

Nuestro estudio se realizó para evaluar los efectos de los gradientes zonales y verticales sobre la estructura comunitaria del zooplancton en el Pacífico Sur Subtropical.

Los análisis estadísticos concluyeron que, desde la estación más costera hacia la más oceánica, las pendientes se hacen más negativas hacia el océano. Para el índice de diversidad y biomasa habría un cambio significativo hacia el océano, y para el tamaño de comunidad ocurre una disminución significativa.

Entre las estaciones solamente, el análisis de Permanova demuestra que hay significancia, ( $p= 0.0008$ ); lo mismo para estaciones y estratos juntos ( $p= 0.0239$ ). Sin embargo, solo para el estrato, no hay significancia ( $p=0.1862$ ). Los modelos aditivos generales (GAM) son comúnmente utilizados para modelar la influencia de variables ambientales (Venables & Ripley, 2002). Los resultados indican que los cambios en la salinidad, (Figura 13), no están relacionados con las pendientes, en cambio la clorofila si, (Figura 14). Gómez-Ocampo et al. (2017) utilizaron un GAM para modelar la concentración de clorofila superficial y la productividad primaria como función de diferentes variables ambientales y sugirieron que el GAM produjo un mejor ajuste en comparación con otras técnicas de modelamiento para predecir la clorofila y la productividad primaria.

### 8.1 Estructura comunitaria

Sobre la estructura de tamaño, basados en la relación biomasa  $\mu\text{g C m}^3$  y clase de tamaño, graficados anteriormente como “Log10totalbiomNorm” y “Log10binMid”, se calcularon las pendientes mediante la función en R de del paquete sizeSpectra (Edwards,2020). Los análisis estadísticos, ANOVA y Shapiro-Wilk, indican que la biomasa en el gradiente zonal no tendría un cambio significativo, pero si en la pendiente, haciéndose más negativas al océano. Sin embargo, los datos no son normales. Para los índices  $H'$  y CS, la diversidad no cambiaría significativamente, pero el tamaño de comunidad si disminuirá hacia el océano.

Para el gradiente vertical, en los estratos 200-600 m. La pendiente no disminuye hacia el océano; en cambio, la biomasa sí. En los índices, se observa un cambio en la diversidad y una disminución en el tamaño de la comunidad hacia el océano. A mayor profundidad, el estrato de 600-800 m, indica normalidad en los datos, pero no habría cambios significativos en la pendiente y en la biomasa, la diversidad no cambiaría, pero sí, disminuiría el tamaño de comunidad. Estos comportamientos difieren entre zonas, epipelágica y mesopelágica respectivamente.

Sobre la biomasa, (Figura 15), en las primeras 3 estaciones (“Spg1”, “Spg2”, “Spg3”), acumulan la mayor concentración de biomasa  $\mu\text{g C m}^3$  en los estratos más superficiales, específicamente 0-200 m, disminuyendo hacia océano abierto. En González et al. (2019), otros estudios realizados en la zona, difiriendo en la temporada (primavera austral), obtienen el máximo de biomasa en la zona de surgencia disminuyendo abruptamente hacia el giro central.

Con respecto a la zonación ecológica a lo largo del gradiente zonal, encontramos que la composición del zooplancton cambia significativamente desde el área costera hasta la región oceánica. La proporción de este grupo taxonómico cambia de una zona a otra, y es muy probable que sigan ocurriendo diferentes tendencias, como se observa en Riquelme-Bugueño et al. (2012).

La diversidad de especies y la diversidad de tamaños proporcionan información complementaria sobre la estructura de la comunidad de zooplancton (Cavan et al., 2017). Las relaciones encontradas entre ambas diversidades y varias variables ambientales sugieren que la diversidad de tamaños está principalmente relacionada con interacciones tróficas, Quintana i Pou et al. (2006) indican que la competencia intra/intraspecífica por la disponibilidad de alimentos cuando los peces están ausentes y la migración diurna vertical serían influyentes en lo mencionado anteriormente.

## 8.2 Condiciones oceanográficas

La gran variabilidad del PSO se manifiesta claramente en la productividad de las aguas superficiales, desde la zona de surgencia costera altamente productiva (Corriente de Humboldt), hasta el giro central ultra-oligotrófico del Pacífico Suroriental (GPSO) (Morel et al., 2010).

Estudios en la misma zona, (Peters et al., 2018), demuestran una temperatura superficial en la costa de aproximadamente 15°C y, más al oeste aumentando su temperatura a casi 30°C, cercanas a la de este estudio, variando menos 3°C. Sin embargo, a los 140° W nuestros datos alcanzando 21°C.

En la comunidad del zooplancton, específicamente en copépodos, González et al. (2020), indican que la temperatura puede modificar las tasas de varios procesos biológicos, como el crecimiento, la productividad y la mortalidad, pero también influye en las condiciones físicas de la columna de agua, como la estratificación y la disponibilidad de nutrientes, afectando indirectamente en su ecología.

Al comparar nuestros resultados y asociar las estaciones muestreadas en este crucero oceanográfico, a las zonas descritas en González et al. (2020), que se mencionaran a continuación. La distribución del oxígeno disuelto mostró una variación fuerte dentro de la CUP-Z y la CTZ a los 400 metros, reflejando la presencia y distribución de la zona de mínimo de oxígeno (OMZ) (González et al., 2020). Las zonas mencionadas anteriormente corresponden a las estaciones, “Spg1”, “Spg2”, “Spg3”, “Spg4”, sin embargo, en la primera estación después de los 600 m se obtiene el peak de la región muestreada del PSO. El Agua Tropical del Pacífico Sur (también llamada Agua Subtropical) se forma por la subducción de aguas superficiales de alta salinidad en el giro subtropical del Pacífico Sur, extendiéndose hacia el ecuador, lo que indicaría en González et al. (2019), que en U-OLIGO-Z, (región más oceánica), una masa de agua de alta salinidad (>35.5) dominaba los primeros 200 metros. La salinidad exhibió una mayor variación, tanto en los gradientes horizontales como verticales en los primeros 1000 metros, si comparamos nuestros datos,

en los lugares donde obtuvimos mayores concentraciones de salinidad fueron en la región oceánica, que corresponderían a las estaciones, “Spg6”, “Spg7” y “Spg8”.

Las mediciones de Chl-a fueron superficiales, pero en comparación con los datos en González et al. (2019), obtienen medidas parecidas, donde la clorofila en la superficie disminuyó bruscamente en la OLIGO-Z y la U-OLIGO-Z, (88°W y 104°W).

Las condiciones alimenticias, al menos en términos de cantidad de alimentos, pueden no ser un factor determinante para las respuestas del zooplancton (Medellín-Mora et al., 2016), pero si las alteraciones en la calidad de los alimentos mediante modificaciones en la comunidad autótrofa, en términos de grupos dominantes pueden afectar la alimentación del zooplancton en sistemas de surgencia y posiblemente influir en la composición de especies del zooplancton (Vargas et al., 2006).

Quintana i Pou et al. (2006), indica que cuando las interacciones competitivas son débiles, los espectros de tamaño son de forma lineal, con una abundancia relativa de tamaños pequeños, y curvos cuando hay una mayor abundancia relativa de tamaños más grandes, debido a una falta de aportes de nutrientes e interacciones competitivas más fuertes.

La pendiente también cambia dependiendo del grado de eutrofia (Quintana et al., 2002), siendo más negativa es una pendiente más inclinada, lo que indicaría más presencia de organismos más pequeños. En el PSO, el área de la costa es más eutrófica debido a la zona de surgencia, sin embargo, hacia la región oceánica, esta disminuye siendo caracterizada en González et al. (2019), como una zona ultra oligotrófica. Asimismo, sugieren los resultados de esta tesis, la pendiente se hace más negativa hacia mar abierto, lo que indicaría organismos más pequeños y un cambio en la biomasa no significativo.

La diversidad estaba positivamente relacionada con la temperatura de la superficie del mar, aunque las especies más abundantes en biomasa estaban concentradas dentro de la zona costera. En Riquelme-Bugueño et al. (2012), sugiere que la alta productividad en la zona de surgencia puede sostener las poblaciones de eufáusidos en la zona de transición costera y en la región mar adentro, y que la abundancia y diversidad elevadas en toda la región pueden mantenerse debido a un entorno altamente heterogéneo promovido por la surgencia, generando así un mayor número de posibles nichos ecológicos. Esta tesis no

presenta identificación de grupos taxonómicos, por lo que solo se enfoca a nivel de comunidad de zooplancton en general.

### **8.3 Gradiente vertical**

En el gradiente vertical, Tittensor et al. (2010), indica que, al aumentar la profundidad, los fuertes gradientes, algunos como oxígeno, temperatura, luz, ayudan al hábitat a expandirse, lo que promovería una mayor diversidad. Nuestros resultados, demuestran que, en el gradiente vertical, la diversidad solo cambiaría en cierto estrato (200-600), pero en el más profundo no habría cambio significativo. Los cambios en las pendientes en los estratos no evidencian diferencias. En la temporada de surgencia, Pino-Pinuer et al. (2014) concluyen que hay alteraciones en proporciones de copépodos mediante pendientes pronunciadas, cuando los organismos pequeños son más abundantes, y pendientes más suaves a mayor profundidad por más diversidad y menor tamaño de estas comunidades. Huntley and Lopez (1992) señala que la temperatura afecta las tasas fisiológicas del zooplancton, influyendo en su dinámica poblacional. Lo que afectaría a futuro, no solo a la estructura comunitaria y de tamaño, si no que al haber bajas temperaturas, el desarrollo es retrasado en huevos y larvas, lo que afecta al reclutamiento y al crecimiento poblacional.

En cualquier caso, la temperatura y sus disposiciones espaciales se han informado como un correlato importante de la diversidad del zooplancton en otros estudios también (Beaugrand et al., 2010).

La distribución vertical de las diferentes clases de tamaño de zooplancton al no ser comunidades aisladas se asocia principalmente a la migración vertical diurna (MVD) y sus tiempos prolongados día o de noche, dependiendo de la hora en la que fueron obtenidas las muestras. Este mecanismo es desempeñado para reducir el riesgo de depredación (Tutasi Lopez, 2020).

Sobre el gradiente zonal, nuestros resultados no demuestran comunidades aisladas, lo que se asocia a los procesos de transporte costa-océano, tales como la Corriente de Humboldt,



masas de agua, como Agua Ecuatorial Subsuperficial (ESSW), Agua Intermedia Antártica (AAIW) y Agua Subtropical Superficial (STSW), y la variabilidad estacional (Carrasco & Farías, 2009).

## **9 CONCLUSION**

En conclusión, nuestro estudio abordó la evaluación de los efectos de los gradientes zonales y verticales sobre la estructura comunitaria del zooplancton en el Pacífico Sur Subtropical. Los análisis estadísticos, revelaron cambios significativos desde la estación más costera hacia la más oceánica, con pendientes negativas hacia el océano, alteraciones en la diversidad y biomasa, así como una disminución significativa en el tamaño de la comunidad.

En cuanto a la estructura de tamaño los análisis indicaron cambios significativos en la biomasa y diversidad a lo largo del gradiente zonal y vertical. Se observó una variación en la biomasa hacia el océano, especialmente en estratos más profundos.

Las condiciones oceanográficas, incluida la variabilidad y la distribución del oxígeno, reflejaron la complejidad del Pacífico Sur Subtropical. La diversidad del zooplancton estuvo relacionada positivamente con la temperatura superficial del mar, y la zonación ecológica mostró cambios significativos desde la costa hacia la región oceánica.

En relación con las hipótesis planteadas:

a) Efectivamente, los análisis revelaron pendientes más negativas hacia el océano, lo cual respalda la hipótesis. La variación en la biomasa y diversidad hacia el océano también apoya la influencia de la temperatura y la disponibilidad de alimento en la estructura del zooplancton.

b) Los análisis sugieren cambios significativos en la biomasa y diversidad en diferentes estratos verticales. Aunque la relación con la temperatura no fue tan directa como se esperaba, se observaron variaciones en la estructura del zooplancton en relación con la profundidad, respaldando parcialmente la hipótesis.

Nuestras observaciones respaldan parcialmente las hipótesis planteadas. La complejidad de los factores ambientales en el Pacífico Sur Subtropical podría influir en la variabilidad de las respuestas biológicas.

En resumen, este estudio contribuye a la comprensión de los patrones espaciales y verticales de la comunidad de zooplancton en el Pacífico Sur Subtropical, destacando la importancia de los factores oceanográficos en la determinación de la estructura y diversidad de estas comunidades marinas.

## 10 REFERENCIAS

- Ariza, A., Garijo, J. C., Landeira, J. M., Bordes, F., & Hernández-León, S. (2015). Migrant biomass and respiratory carbon flux by zooplankton and micronekton in the subtropical northeast Atlantic Ocean (Canary Islands). *Progress in Oceanography*, *134*, 330-342.
- Beaugrand, G., Edwards, M., & Legendre, L. (2010). Marine biodiversity, ecosystem functioning, and carbon cycles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(22), 10120-10124.
- Benoit, E., & Rochet, M.-J. (2004). A continuous model of biomass size spectra governed by predation and the effects of fishing on them. *Journal of theoretical Biology*, *226*(1), 9-21.
- Bianchi, D., Babbin, A. R., & Galbraith, E. D. (2014). Enhancement of anammox by the excretion of diel vertical migrators. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(44), 15653-15658. doi.org/doi:10.1073/pnas.1410790111
- Carrasco, C., & Farías, L. (2009). Agua Intermedia Antártica: el pulmón del océano Pacífico. INACH, Punta Arenas (Chile). <https://aquadocs.org/handle/1834/4493>. (Acceso 24 Octubre de 2023).
- Cavan, E. L., Henson, S. A., Belcher, A., & Sanders, R. (2017). Role of zooplankton in determining the efficiency of the biological carbon pump. *Biogeosciences*, *14*(1), 177-186. doi.org/10.5194/bg-14-177-2017

- Cohen, J. E., Jonsson, T., & Carpenter, S. R. (2003). Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *100*(4), 1781-1786.
- Cousins, S. (1985). Ecologists build pyramids again. *New Scientist*, *106*(1463), 50-54.
- Duan, W., Cheng, X., Zhu, X., & Ma, T. (2021). Variability in upper-ocean salinity stratification in the tropical Pacific Ocean. *Acta Oceanologica Sinica*, *40*, 113-125.
- Ducklow, H. (2001). Upper Ocean Carbon Export and the Biological Pump. *Oceanography*, *14*, 50-54. doi.org/10.5670/oceanog.2001.06
- Edwards, A.M. (2020). sizeSpectra: R package for fitting size spectra to ecological data (including binned data). Available at <https://github.com/andrew-edwards/sizeSpectra>.
- Espinosa-Leal, L., Bode, A., & Escribano, R. (2020). Zonal and depth patterns in the trophic and community structure of hyperiid amphipods in the Southeast Pacific. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, *165*, 103402.
- Fernández-de-Puelles, M. L. (2015). Orden Calanoida. Centro Oceanográfico de Baleares.
- Fernández-Urruzola, I., Bode, A., Loick-Wilde, N., Schneider, W., Lindsay, D., & Escribano, R. (2023). Trophic ecology of midwater zooplankton along a productivity gradient in the Southeast Pacific. *Frontiers in Marine Science*, *10*. doi.org/10.3389/fmars.2023.1057502
- Global Ocean Biogeochemistry Hindcast. E.U. Copernicus Marine Service Information (CMEMS). Marine Data Store (MDS). doi.org/10.48670/moi-00019 (Acceso 28 Noviembre 2023).
- Gómez-Canchong, P., Blanco, J. M., & Quiñones, R. A. (2013). On the use of biomass size spectra linear adjustments to design ecosystem indicators. *Scientia Marina*, *77*(2), 257-268.
- Gómez-Ocampo, E., Gaxiola-Castro, G., & Durazo, R. (2017). Approach for estimating the dynamic physical thresholds of phytoplankton production and biomass in the tropical-subtropical Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *122*(6), 1385-1403.

- González, C. E., Escribano, R., Bode, A., & Schneider, W. (2019). Zooplankton taxonomic and trophic community structure across biogeochemical regions in the Eastern South Pacific. *Frontiers in Marine Science*, 5, 498.
- González, C. E., Medellín-Mora, J., & Escribano, R. (2020). Environmental gradients and spatial patterns of Calanoid copepods in the Southeast Pacific. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 554409.
- Huntley, M. E., & Lopez, M. D. (1992). Temperature-dependent production of marine copepods: a global synthesis. *The American Naturalist*, 140(2), 201-242.
- Kjørboe, T. (2011). How zooplankton feed: mechanisms, traits and trade-offs. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 86(2), 311-339. doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00148.x
- Lenz, P. H. (2012). The biogeography and ecology of myelin in marine copepods. *J. Plankton Res.* 34, 575–589. doi: 10.1093/plankt/fbs037.
- Medellín-Mora, J., Escribano, R., & Schneider, W. (2016). Community response of zooplankton to oceanographic changes (2002–2012) in the central/southern upwelling system of Chile. *Progress in Oceanography*, 142, 17-29.
- Morel, A., Claustre, H., & Gentili, B. (2010). The most oligotrophic subtropical zones of the global ocean: similarities and differences in terms of chlorophyll and yellow substance. *Biogeosciences*, 7(10), 3139-3151.
- Peters, B. D., Jenkins, W. J., Swift, J. H., German, C. R., Moffett, J. W., Cutter, G. A., Brzezinski, M. A., & Casciotti, K. L. (2018). Water mass analysis of the 2013 US GEOTRACES eastern Pacific zonal transect (GP16). *Marine Chemistry*, 201, 6-19.
- Pino-Pinuer, P., Escribano, R., Hidalgo, P., Riquelme-Bugueño, R., & Schneider, W. (2014). Copepod community response to variable upwelling conditions off central-southern Chile during 2002-2004 and 2010-2012. *Marine Ecology Progress Series*, 515, 83-95.
- Preisser, E. L., & Orrock, J. L. (2012). The allometry of fear: interspecific relationships between body size and response to predation risk. *Ecosphere*, 3(9), 1-27.

- Quintana i Pou, X., Boix Masafret, D., Badosa, A., Brucet, S., Compte i Ciurana, J., Gascón i Garcia, S., López-Flores, R., Sala i Genóher, J., & Moreno-Amich, R. (2006). Community structure in mediterranean shallow lentic ecosystems: size-based vs. taxon-based approaches. *Limnetica*, 25(1-2), 303-320.
- Quintana, X. D., Comín, F. A., & Moreno-Amich, R. (2002). Biomass-size spectra in aquatic communities in shallow fluctuating Mediterranean salt marshes (Empordà wetlands, NE Spain). *Journal of Plankton Research*, 24(11), 1149-1161. doi.org/10.1093/plankt/24.11.1149
- R-Core-Team. (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramos-Rodríguez, A., Lluç-Cota, D., Lluç-Cota, S., & Trasviña-Castro, A. (2012). Sea surface temperature anomalies, seasonal cycle and trend regimes in the Eastern Pacific coast. *Ocean Science*, 8(1), 81-90.
- Ratnarajah, L., Abu-Alhaja, R., Atkinson, A., Batten, S., Bax, N. J., Bernard, K. S., Canonico, G., Cornils, A., Everett, J. D., & Grigoratou, M. (2023). Monitoring and modelling marine zooplankton in a changing climate. *Nature Communications*, 14(1), 564.
- Richardson, A. J. (2008). In hot water: zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science*, 65(3), 279-295. doi.org/10.1093/icesjms/fsn028
- Riquelme-Bugueño, R., Núñez, S., Jorquera, E., Valenzuela, L., Escribano, R., & Hormazábal, S. (2012). The influence of upwelling variation on the spatially-structured euphausiid community off central-southern Chile in 2007–2008. *Progress in Oceanography*, 92, 146-165.
- Rodríguez, J. (2005). La estructura de tamaños del plancton: un tópico interdisciplinar y Margalefiano. *Ecosistemas*, 14(1).
- Rodríguez, J., Tintoré, J., Allen, J. T., Blanco, J. M., Gomis, D., Reul, A., Ruiz, J., Rodríguez, V., Echevarría, F., & Jiménez-Gómez, F. (2001). Mesoscale vertical motion and the size structure of phytoplankton in the ocean. *Nature*, 410(6826), 360-363.

- Sabatini M., Escribano R., & Hidalgo P. (2009). Mesozooplankton. In Alder V. A. & Morales C. E. (Eds.), *Manual de métodos para el estudio de sistemas planctónicos marinos* (pp. 139 - 160): Eudeba.
- Sprules, W. G., & Barth, L. E. (2016). Surfing the biomass size spectrum: some remarks on history, theory, and application. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 73(4), 477-495. doi.org/10.1139/cjfas-2015-0115
- Tittensor, D. P., Mora, C., Jetz, W., Lotze, H. K., Ricard, D., Berghe, E. V., & Worm, B. (2010). Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*, 466(7310), 1098-1101. doi.org/10.1038/nature09329
- Tutasi Lopez, P. L. (2020). Exportación de carbono debido a la migración vertical diaria del zooplancton y su rol en la eficiencia de la bomba biológica en la región del Pacífico Sur Oriental. Tesis para optar al grado de Doctor en Oceanografía. Universidad de Concepción. 158pp.
- Vargas, C. A., Escribano, R., & Poulet, S. (2006). Phytoplankton food quality determines time windows for successful zooplankton reproductive pulses. *Ecology*, 87(12), 2992-2999.
- Venables, W. N., & Dichmont, C. M. (2004). GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research. *Fisheries research*, 70(2-3), 319-337.
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J. M., Olesen, J. M., Valido, A., & Warren, P. H. (2005). Body size in ecological networks. *Trends in ecology & evolution*, 20(7), 402-409.
- Zhang, D., Wang, C., Liu, Z., Xu, X., Wang, X., & Zhou, Y. (2012). Spatial and temporal variability and size fractionation of chlorophyll a in the tropical and subtropical Pacific Ocean. *Acta Oceanologica Sinica*, 31, 120-131.