



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas. Magister en Ciencias
Mención en Oceanografía

**Cambios en la estructura comunitaria y su efecto sobre
las tasas de respiración del mesozooplankton en tres
áreas del Pacífico sur oriental frente a Chile**

Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias con Mención en
Oceanografía

Leissing Eugenia Frederick Figueroa
CONCEPCIÓN-CHILE
2017

Profesor Guía: Rubén Escribano Veloso
Departamento de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Universidad de Concepción

Dirección de Postgrado

La Tesis de “*Magister en Ciencias con Mención en Oceanografía*” titulada “*Cambios en la estructura comunitaria y su efecto sobre las tasas de respiración del mesozooplankton en tres áreas del Pacífico sur oriental frente a Chile*”, de la Srta. *Leissing Eugenia Frederick Figueroa* y realizada en la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, ha sido aprobada por la siguiente Comisión de Evaluación:

Dr. Rubén Escribano V.
Profesor Guía
Universidad de Concepción, Chile



Dra. Carmen Morales Van de Wyngard
Miembro Comité de Tesis
Universidad de Concepción, Chile

Dr. Cristian Vargas
Miembro Comité de Tesis
Universidad de Concepción, Chile

Mauricio Urbina
Evaluador Externo
Universidad de Concepción, Chile.

Dra. Laura Farías
Directora
Programa Magíster en Oceanografía
Universidad de Concepción, Chile



“A mi amada familia”

Tabla de Contenidos

	Pág.
AGRADECIMIENTOS	XI
CURRICULUM VITAE	XII
RESUMEN	XIV
ABSTRACT	XVI
1. INTRODUCCION	1
1.1. Metabolismo del zooplancton y su rol ecológico y biogeoquímico.	1
1.2. Factores que determinan la respiración del zooplancton.	3
1.3. El rol de la estructura comunitaria sobre la respiración del zooplancton.	4
1.4. Hipótesis.	5
1.5. Objetivo General.	6
1.6. Objetivos Específicos.	6
2. MATERIALES Y METODOS	7
2.1. Caracterización de las áreas de estudio.	7
2.1.1. Región montes submarinos, Archipiélago Juan Fernández.	7
2.1.2. Región de surgencia costera del norte y centro-sur de Chile.	7
2.2. Muestreos oceanográficos.	9
2.3. Obtención de muestras biológicas.	9
2.4. Diseño experimental.	11

2.4.1. Respiración comunitaria.	11
2.5. Análisis de datos.	12
3. RESULTADOS	14
3.1. Capítulo 1: Respiración del mesozooplankton y estructura comunitaria en una región oligotrófica de montes submarinos en el Pacífico sur oriental.	14
3.2. Capítulo 2: Respiración comunitaria del zooplankton en zona norte y centro sur de Chile.	51
4. DISCUSION GENERAL	71
5. CONCLUSIONES	75
6. REFERENCIAS	76



Índice de Figuras

Figura 1: El Pacífico sur oriental frente a Chile ilustrando la Bahía de Mejillones, La Bahía de Coliumo (Concepción) y localización de los 3 montes submarinos O'Higgins (SM-O), JF5 (SM-JF5) y JF6 (SM-JF6) en la zona del Archipiélago Juan Fernández, donde se realizaron los experimentos de respiración comunitaria del zooplancton.....10

CAPITULO 1: Mesozooplankton respiration and community structure in an oligotrophic seamount region of the eastern South Pacific.

Índice de Figuras

Figure 1: Three seamounts (SM-O, SM-JF5, SM-JF6) in the Juan Fernandez region in the eastern South Pacific off Chile, illustrating sampling stations of mesozooplankton to conduct experiments on community respiration (CR) associated with size and composition community structure..... 38

Figure 2: Vertical profiles of temperature and dissolved oxygen during the oceanographic cruise (September 2015) over three seamounts in the Juan Fernandez region off Chile. SM-O= O'Higgins Seamount, SM-JF5=Juan Fernandez 5 Seamount, SM-JF6= Juan Fernandez 6 Seamount. Each profile indicates a different sampling station as illustrated in Fig.1.....39

Figure 3: Oxygen consumption as a function of incubation time during the experiments on community respiration of mesozooplankton from three seamounts in the Juan Fernandez region off Chile. SM-O= O'Higgins Seamount, SM-JF5= Juan Fernandez 5 Seamount, SM-JF6= Juan Fernandez 6 Seamount. Colors represent different scatter plots and linear regression for each experiment and controls are illustrated by colors...40

Figure 4: Normalized size spectra of the zooplankton community obtained at different sampling stations from three seamounts in the Juan Fernandez region off Chile to conduct experiments on community respiration. SM-O= O'Higgins Seamount, SM-JF5= Juan Fernandez 5 Seamount, SM-JF6= Juan Fernandez 6 Seamount. Linear regression fittings are all significant ($P < 0.05$)..... 41

Figure 5: The relationship between community respiration (CR) and community descriptors of zooplankton from three seamounts in the Juan Fernandez region off Chile. SM-O= O'Higgins Seamount, SM-JF5= Juan Fernandez 5 Seamount, SM-JF6= Juan Fernandez 6 Seamount, a) CR and the slope of the size spectrum (S), b) CR and taxa diversity index (H), and c) CR and size diversity index (HS)..... 42

Figure 6: Estimated community respiration (CR) as a function of zooplankton community descriptors after fitting a general linear model (GLM); a) CR as a function of slope of the zooplankton size spectrum, b) CR as a function of taxa diversity, c) CR as a function of size diversity (HS). Regressions type Model I were fitted in a) and c), and a Model I piecewise regression was fitted in b)..... 43

Figure 7: Zooplankton composition (relative abundance) from samples obtained from three seamounts in the Juan Fernandez region off Chile. SM-O= O'Higgins Seamount, SM-JF5= Juan Fernandez 5 Seamount, SM-JF6= Juan Fernandez 6 Seamount. Taxa categories were identified with a ZooScan and ZooProcess software. Cop-S= Small-size copepods, Cop-L= Large-sized copepods, Annel=Annelidae, Chaet=Chaetognatha, Crust-Calyp= Euphausiidlarvae, Nauplii= Naupliar stages, Hydroz=Cnidarians, Salpa=Thaliacea, Euph=Euphausiids adults, Other =all other taxa.....44

Figure 8: ANOSIM applied to the zooplankton community from three seamounts in the Juan Fernandez region off Chile. SM-O= O'Higgins Seamount, SM-JF5= Juan

Fernandez 5 Seamount, SM-JF6= Juan Fernandez 6 Seamount. Taxa categories were identified with a ZooScan and ZooProcess software. Similarity matrix was obtained with the Bray-Curtis distance index. Significant differences in taxa composition among the seamounts were found (Global R=0.47).....45

Índice de Tablas

Table 1: Summary of experiments carried out onboard to estimate community respiration (CR) of the mesozooplankton over three seamounts in the Archipelago Juan Fernandez region off Chile. SM-O= O'Higgins Seamount, SM-JF5= Juan Fernandez 5 Seamount, SM-JF6= Juan Fernandez 6 Seamount. Incubation temperature and oxygen are initial conditions when starting experiments.....46

Table 2: Community respiration (RC) (mean \pm SD) of the epipelagic mesozooplankton associated with the community structure over three seamounts in the Archipelago Juan Fernandez region off Chile. SM-O= Seamount O'Higgins, SM-JF5= Seamount Juan Fernandez 5, SM-JF6= Seamount Juan Fernandez. S=Slope of the zooplankton size spectrum, H= Taxa diversity index (Shannon-Wiener), HS= Size diversity index, and N is the zooplankton density in the incubation containers.....47

Table 3: Analysis of covariance (ANCOVA) to test differences in fitted linear regressions of oxygen consumption as a function of incubation time among Seamounts (SM-O, SM-JF5, SM-JF6) and stations. ANCOVA was also applied to fitted linear regressions of the zooplankton size spectra to test their dependence with seamounts and stations.....48

Table 4: Two-way ANOVA to test the effect of seamount and location (stations) on zooplankton community respiration (CR), the slope of the size spectrum (S),

zooplankton diversity index (H) and zooplankton size diversity index (HS) in the zooplankton community of the Archipelago Juan Fernandez region.....49

Table 5: General Linear Model GLM adjusted with bootstrap re-sampling (n=1000) to test linear effects of community descriptors on community respiration (CR) of mesozooplankton from three seamounts in the region of Juan Fernandez archipelago off Chile. S=slope of the size spectrum, H=taxa diversity index, HS= size diversity index50

CAPITULO 2: Respiración comunitaria del zooplancton en zona norte y centro sur de Chile.

Índice de Figuras

Figura 1: Zona de surgencia costera donde se realizaron experimentos, a) Bahía Mejillones, norte de Chile, b) Bahía Coliumo, centro-sur de Chile.....59

Figura 2: Perfiles verticales de temperatura y oxígeno disuelto obtenido para las dos localidades, Mejillones y Coliumo.....60

Figura 3: Consumo de oxígeno en función del tiempo de incubación durante los experimentos de respiración comunitaria realizado en Mejillones.....61

Figura 4: Consumo de oxígeno en función del tiempo de incubación durante los experimentos de respiración comunitaria realizado en Coliumo.....62

Figura 5: Espectros de tamaño normalizado de la comunidad del zooplancton obtenidos en Mejillones.....63

Figura 6: Espectros de tamaño normalizado de la comunidad del zooplancton obtenidos en Coliumo.....64

Figura 7: Respiración comunitaria del zooplancton (CR) en función de descriptores comunitarios en las regiones de estudio, Mejillones y Coliumo.....65

Figura 8: Composición de la comunidad zooplanctonicaa (abundancia relativa) para las muestras obtenidas en a) Mejillones y b) Coliumo. Cop.-S= Copépodo de tamaño pequeño, Cop.-L= Copépodo de tamaño grande.....66

Índice de Tablas

Tabla 1: Resumen de los experimentos realizados en Mejillones y Coliumo para estimar la respiración de la comunidad (CR). La temperatura de incubación y el oxígeno corresponden a valores iniciales de cada experimento.....67

Tabla 2: Respiración comunitaria (CR) (media \pm DE) asociada a la estructura comunitaria para la localidad de Mejillones y Coliumo. S = Pendiente del espectro de tamaño del zooplancton, H = Índice de diversidad de taxones (Shannon-Wiener), HS = Índice de diversidad de tamaños.....68

Tabla 3: ANOVA de dos vías para testear el efecto de la localidad y estacionalidad sobre la respiración comunitaria (CR), la pendiente del espectro del tamaño (S), el índice de diversidad del zooplancton (H) y el índice de diversidad del tamaño del zooplancton (HS).....69

Tabla 4: Modelo lineal general GLM ajustado con re-muestreo bootstrap (n = 1000) para probar los efectos lineales de pendiente del espectro de tamaño (S), índice de diversidad de taxa (H) y el índice de diversidad del espectro de tamaño (HS) sobre la respiración comunitaria (CR).....70

Agradecimientos

Deseo expresar mis más sinceros agradecimientos a mis padres, por acompañarme en este camino lleno de altos y bajos. Por motivarme cada día a continuar y jamás rendirme, por su amor incondicional, “su amor infinito”.

A mis hermanos y sobrinos, que con sus abrazos y mimos me acompañan en cada momento y llenan mis días de alegría.

Agradecer a Dr. Rubén Escribano por su labor como profesor guía y su apoyo en el desarrollo de este estudio.

Al equipo de Laboratorio ECOP, por su buena disposición en todo momento y por los buenos momentos vividos, a Valentina Valdés, Daniel Toledo, Liliana Espinoza, Johanna Medellín y Katerine Aniñir.

Agradecer a los *amigos de siempre*, los incondicionales que me acompañan como segunda familia, pese al tiempo y la distancia. Gracia por el cariño y fidelidad.

El crucero de Montes submarinos fue financiado por Fondo de Investigación Pesquera, FIP 2014-04-2. Las campañas en Mejillones y Coliumo fueron financiadas por proyecto FONDECYT 1130511 y el Instituto Milenio de Oceanografía (IMO)

Los estudios de magister fueron financiados por beca FONDECYT 1130511 y Beca del Instituto Milenio de Oceanografía (IMO).

Curriculum Vitae

Leissing Frederick Figueroa
Bióloga Marina

Nacida el 2 de Abril de 1986, en Concepción, Chile.

2014-2016 Magister en Ciencias mención Oceanografía, Universidad de Concepción, Chile

2004-2011 Biología Marina, Universidad de Concepción. Chile

2004-2009 Grado de Licenciado en Biología Marina, Universidad de Concepción, Chile

PUBLICACIONES

Escribano, R., Hidalgo, P., Valdés, V., Frederick, L. 2014. Temperature effects on development and reproduction of copepods in the Humboldt Current: the advantage of rapid growth. *Journal of Plankton Research* 36: 104–116.

AREA DE INVESTIGACION

Principal: Oceanografía Biológica

Secundaria: Ecología pelágica

EXPERIENCIA DOCENTE

Ayudantía Asignatura de Sistemas Pelágicos. Carrera de Biología Marina, Universidad de Concepción, Chile, años 2014-2016.

EXPERIENCIA PROFESIONAL

Asistente de investigación: Proyecto FONDECYT 1110539 “Ocean stratification and its impact on the metazooplanktonic system: An experimental approach”. 2012

Colaboradora Serie de Tiempo Oceanográfica Concepción. Centro FONDAP COPAS, Universidad de Concepción. 2013

Asistente de investigación: Proyecto FONDECYT 1130511 “Oceanographic-climatic processes modulating ecosystem responses in the Humboldt Current System: plankton indicators” a cargo de Dr. Ruben Escribano, Universidad de Concepción. 2013-2014

CRUCEROS OCEANOGRÁFICOS

Crucero Oceanográfico FIP-Montes Submarinos a bordo del Buque Oceanográfico Abate Molina. Septiembre 2015.

Crucero Oceanográfico LOWPHOX a bordo del Buque Oceanográfico Cabo de Hornos. Proyecto financiado por CONICYT. Noviembre- Diciembre 2015.

Crucero Oceanográfico MOPEX a bordo del Buque Oceanográfico Cabo de Hornos. Proyecto financiado por CONICYT AUB160003. Septiembre 2016.

Crucero Oceanográfico CIMAR 22- Islas Desventuradas a bordo del Buque Oceanográfico Cabo de Hornos. Proyecto financiado por CONA. Noviembre-Diciembre 2016.

CURSOS Y PASANTIAS

2014 Curso internacional “*Changing biogeochemical cycles in the coastal ocean*” Austral Summer Institute (ASI), Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Chile.

BECAS

2014. Beca de la Dirección de Postgrado UdeC.
2015. Beca Instituto Milenio de Oceanografía (IMO)
2016. Beca Proyecto FONDECYT 1120478

EXTENSIÓN Y DIVULGACIÓN CIENTÍFICA

2014-2016. Monitora en talleres del Océano, Campamentos Científicos ChileVa!-Explora. Pinto y Tomé, Chile. CICAT e IMO.

Resumen

Cambios en la estructura comunitaria y su efecto sobre las tasas de respiración del mesozooplancton en tres áreas del Pacífico sur oriental frente a Chile.

El zooplancton a través del metabolismo, posee un rol importante en el funcionamiento de la bomba biológica de carbono (C). El presente estudio apuntó a comprender el rol de los cambios en la estructura comunitaria sobre el metabolismo del zooplancton, sujeto a una variedad de condiciones ambientales. Se postuló la hipótesis nula que, dada la alta diversidad taxonómica y fuerte variabilidad espacial y temporal en condiciones ambientales del Pacífico sur oriental, la estructura comunitaria del zooplancton (en tamaño y composición) no ejerce un efecto significativo en sus tasas de respiración comunitaria. Este trabajo se enfocó en estimaciones de la respiración comunitaria del mesozooplancton en tres regiones contrastantes: zona oceánica de montes submarinos asociados al Archipiélago Juan Fernández, zona de surgencia del norte de Chile, y zona de surgencia centro-sur de Chile.

Se realizaron experimentos de consumo de oxígeno en botellas selladas de vidrio que contenían ensambles de mesozooplancton capturado en la capa superior (<50 m) de las tres zonas, bajo condición de temperatura controlada, oxígeno en niveles de normoxia, y mediciones continuas de oxígeno mediante microsensores ópticos. Sobre los montes submarinos los experimentos se realizaron en incubadores a bordo del B/C Abate Molina durante septiembre del 2015, mientras que en el norte de Chile (Mejillones) y centro-sur (Coliumo) se trabajó en cámara fría y en oscuridad en diferentes meses del 2015-2016. La comunidad del zooplancton se analizó mediante ZooScan y programa ZooProcess para derivar sus espectros de tamaño, diversidad taxonómica y biomasa. La respiración comunitarias (CR) C-específica del zooplancton se relacionó a descriptores

comunitarios pendiente del espectro de tamaño e índice de diversidad (Shannon-Wiener) de taxa y clases de tamaño, a través de modelos lineales generalizados (GLM) con re-muestreo. El efecto de las condiciones biológicas y ambientales sobre CR se verificó aplicando análisis de varianza (ANOVA) y covarianza (ANCOVA).

En los montes submarinos CR fluctuó entre 0.7- 3.6 $\mu\text{g O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ h}^{-1}$ con una media global de 2.0 $\mu\text{g O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ h}^{-1}$, sugiriendo que hasta un 14% de la biomasa de zooplancton se respira diariamente. La pendiente del espectro de tamaño e índices de diversidad variaron significativamente entre montes y estaciones de muestreo, y estuvieron correlacionados con CR. En el norte y centro sur de Chile CR se encontró en un rango de 32.4 a 80.1 $\mu\text{g O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para Mejillones y entre 11.1 a 157.0 $\mu\text{g O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para Coliumo. En estas zonas de surgencia la biomasa de zooplancton que se respira diariamente puede alcanzar valores de 18% y 8% para Mejillones y Coliumo, respectivamente.

El estudio concluye que las tasas de respiración comunitaria del mesozooplancton pueden variar sustancialmente en el espacio y el tiempo al comparar la zona oligotrófica oceánica de montes submarinos y la zona eutrófica de surgencia costera de Chile en períodos distintivos. Si bien se reconoce el efecto de factores externos e internos del zooplancton que pueden modificar las tasas metabólicas, una fracción significativa de sus varianzas se explica por efecto de cambios en la estructura comunitaria del zooplancton, en términos del espectro de tamaño y diversidad de taxa. Estos resultados sugieren que la hipótesis planteada debe ser rechazada, dado que las variaciones de CR no son independientes a los cambios en el espectro de tamaño y composición del zooplancton.

Abstract

The zooplankton have an important role in the functioning of the biological carbon pump mediated by their metabolism. This thesis focused in estimating community respiration of mesozooplankton in three highly contrasting zones: the oceanic region of seamounts associated with the Juan Fernández archipelago, the northern upwelling area off Chile, and the central-south upwelling area off Chile. The study aimed at understanding the role that changes in community structure can have in modulating the metabolism of zooplankton under a variety of environmental conditions. It was stated the hypothesis that provided the high taxonomic diversity and strong spatial-temporal variability in environmental conditions of the Eastern south Pacific, the zooplankton community structure does not affect significantly their community respiration.

Experiments on oxygen consumption by zooplankton assemblages captured in the upper 50 m in the three zones were carried out using sealed glass-bottles, under controlled conditions of temperature, normoxic conditions of oxygen and through continuous measurements of oxygen with optic microsensors. In the seamounts regions the experiments were performed in incubators onboard the R/V Abate Molina during September 2015, whereas in northern (Mejillones) and central-south (Coliumo) off Chile in coldrooms under dark conditions in different months of 2015-2016. Community structure of zooplankton was assessed by means of a ZooScan and the ZooProcess software to derive zooplankton size spectra, taxonomic diversity and biomass. C-specific community respiration of zooplankton (CR) was related to the community descriptors slope of the size spectrum and the diversity (Shannon-Wiener) of taxa and size classes through general lineal models (GLM) with re-sampling, and the effect of conditions was verified with application of ANOVA and ANCOVA.

In the seamounts region CR range was 0.7- 3.6 $\mu\text{g O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ h}^{-1}$ with an overall mean of 2.0 $\mu\text{g O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ h}^{-1}$, suggesting that up to 14% of zooplankton biomass can be daily respired. In this region the slope of the size spectrum (S) and the diversity indices (H, HS) varied significantly between seamounts and stations, and were correlated to CR. In the north and central-south of Chile CR was found in the range of 32.4-80.1 $\mu\text{g O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ h}^{-1}$ for Mejillones, and 11.1 a 157.0 $\mu\text{g O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ h}^{-1}$ for Coliumo. In these upwelling zones the zooplankton biomass being respired daily may reach up to 18% y 8% for Mejillones and Coliumo, respectively.

The study concludes that respiration rates of zooplankton can substantially vary in space and time, after contrasting an oceanic oligotrophic region with the upwelling zone during distinct periods. Despite the eventual effects of external and internal factor on zooplankton metabolic rates, a significant fraction of variance in CR can be explained by changes in the community structure, in terms of size spectrum and taxa diversity. These findings suggest that the null hypothesis should be rejected, since variations in CR are not independent from changes in the zooplankton size spectrum and composition.

1. INTRODUCCION

1.1. Metabolismo del zooplancton y su rol ecológico y biogeoquímico.

Los organismos pelágicos cumplen un rol importante en el funcionamiento de la bomba biológica a través del traspaso de carbono proveniente del CO₂ atmosférico, fijado a través de procesos foto-autotróficos en el ecosistema marino. Entre estos organismos, el zooplancton comprende un conjunto filogenético y funcional de diversos consumidores protistas y metazoos que ocupan múltiples niveles tróficos en las redes alimentarias pelágicas, los cuales se desempeñan como un eslabón entre productores primarios y los niveles tróficos superiores (Harris et al., 2000). La gran diversidad que presenta el zooplancton, sus historias de vida, tamaños, ecología y fisiologías, determinan complejas relaciones entre las tramas tróficas y los ciclos biogeoquímicos (Bigdare, 1983; Bianchi et al., 2014). Dentro de esta compleja red, los flujos de carbono a través de vías alternativas del zooplancton conducen a la variabilidad temporal y espacial en el ciclo de nutrientes, exportación y eficiencia de transferencia a niveles tróficos más altos (Le Borgne & Rodier, 2007; Pérez-Aragón et al., 2011).

El zooplancton es sensible a perturbaciones ambientales y por eso los factores externos pueden afectar su abundancia y estructura comunitaria (Beaugrand et al., 2002; Richardson, 2008; Mackas et al., 2012). Esta sensibilidad del zooplancton a las variaciones climáticas y oceanográficas, ha motivado el interés por comprender el rol que juega del zooplancton en la transformación de carbono y así poder predecir cambios futuros en productividad del sistema pelágico marino.

En relación al flujo y reciclamiento de C en el ecosistema marino, el metabolismo del zooplancton se constituye como el proceso por el cual el C fijado por el fitoplancton es transformado, transferido a biomasa de consumidores primarios, y

potencialmente liberado en la columna de agua a la forma de C orgánico disuelto (COD) o C orgánico particulado (COP) (Ikeda et al., 2000). Entre las distintas etapas del proceso metabólico del zooplancton, una fracción del C asimilado es respirado y devuelto al ambiente a la forma de CO₂. Este proceso de respiración aeróbica, llevado a cabo por metazoos y protistas, es un componente clave para el flujo de C y funcionamiento de la bomba biológica en el océano (Del Giorgio & Duarte, 2002). Se reconoce de hecho que la productividad biológica de un sistema depende del balance entre la fijación de C (producción primaria) y la respiración. Tal balance es crítico en el contexto de cambios ambientales que pueden afectar a uno o ambos de estos procesos (López-Urrutia et al., 2006). Es sumamente importante entonces, comprender e identificar los factores y mecanismos por los cuales las tasas de respiración pueden modificarse.

En cuanto al consumo del oxígeno por la respiración aeróbica, se le reconoce por estar directamente relacionado con la asimilación y utilización del carbono, por lo tanto se sugiere que es un indicador de la velocidad de los flujos de materia orgánica en los océanos (Tiano et al., 2014). De tal manera que las mediciones de tasas metabólicas en oceanografía son de suma importancia, ya que permiten evaluar el rol de la comunidad en los flujos de carbono. Es así que el consumo de oxígeno por la respiración aeróbica puede ser considerado como un índice de tasas metabólicas del plancton, ya que es el resultado de integrar todos los procesos fisiológicos que demandan energía (Ikeda et al., 2000).

Entre los roles ecológicos de la respiración se debe destacar aquel que toma lugar mediante el transporte activo por migración vertical diurna-nocturna. La distribución de organismos por migración diurna-nocturna contribuye con el transporte de materia orgánica e inorgánica hacia zonas bajo la termoclina, donde se excreta como

carbono respirado (CO_2) y producto de excreción (NH_3 , DOC, materia fecal) (Pérez-Aragón et al., 2011). Este proceso contribuye a la bomba biológica de carbono y nitrógeno desde las aguas superficiales hasta aguas profundas (Escribano et al., 2009; Dam et al., 2010).

1.2. Factores que determinan la respiración del zooplancton

La respiración del zooplancton está sujeta a una variedad de factores internos y externos. Factores internos incluyen las condiciones nutricionales y fisiológicas, las adaptaciones específicas a las características del hábitat (Auel et al., 2005; Dam, 2013), y la influencia de la estructura comunitaria (Donoso & Escribano, 2014). Algunos factores externos importantes son la temperatura, oxígeno disuelto, alimento, u otras variables ambientales (Seibel, 2011; Dam, 2013; Ikeda et al., 2001).

En el ambiente natural, la temperatura ejerce una fuerte influencia en las respuestas metabólicas del zooplancton, acelerando o retardando la tasa metabólica a través de su efecto sobre las reacciones enzimáticas (Ikeda et al., 2000). Muchos estudios han establecido la relación entre la temperatura y el consumo de oxígeno, como estimación directa de respiración, tal que dicho efecto se puede expresar a través del coeficiente de temperatura (Q_{10}) (Hernández-León & Ikeda, 2005).

El oxígeno constituye un factor relevante que puede limitar los procesos de respiración del zooplancton. La relación entre la tasa respiratoria y la disponibilidad de oxígeno no ha sido estudiada en mucho detalle. Se sabe no obstante, que el efecto de la concentración de oxígeno sobre los organismos pelágicos obedece a adaptaciones dependientes de las especies (Seibel, 2011). A modo de ejemplo se ha descrito que el umbral de oxígeno que determina una condición de hipoxia depende de la especie (Seibel, 2011), y que en algunos casos pueden haber respuestas que conducen a una

drástica reducción de la tasa metabólica (supresión metabólica) para adaptarse a niveles subóxicos (Seibel, 2011; Donoso & Escribano, 2014). Sin embargo, estos procesos no han recibido suficiente atención en sistemas de surgencia costera, tales como en la región de surgencia de Chile, fuertemente sujeta a la presencia de una zona de mínimo de oxígeno (ZMO). De qué manera la respiración del zooplancton responde a las variaciones en los niveles de oxígeno, es un tema relevante en el contexto de potenciales cambios en la oxigenación del océano, sujeto al calentamiento global. Esto, dada la evidencia que sugiere una expansión de las ZMO's y posible desoxigenación del océano producto del cambio climático reciente (Stramma et al., 2010).

1.3. El rol de la estructura comunitaria sobre la respiración del zooplancton

Entre los factores internos importantes, y menos estudiados del zooplancton y que afectan sus tasas respiratorias, está la estructura comunitaria. La diversidad taxonómica del zooplancton es muy alta, incluyendo numerosos filos y miles de especies, que con sus adaptaciones específicas inciden en la respiración comunitaria total (Ikeda et al., 2000). Es extremadamente complejo evaluar tales efectos sobre la base de la taxonomía. Sin embargo, un factor asociado a la diversidad taxonómica es el tamaño de los organismos, que pudiese reflejar en parte la diversidad taxonómica, así como los efectos alométricos (Peters, 1986; Saiz & Calbet, 2007) sobre las tasas metabólicas.

La estructura y función a nivel molecular y celular de los organismos se correlacionan con el tamaño del cuerpo, propiedad ecológica y evolutiva que se asocia con procesos básicos como el metabolismo, locomoción y las tasas reproductivas (Preisser & Orrock, 2012). Estudios plantean la posibilidad de desarrollar una teoría metabólica de la ecología (Brawn et al., 2004) a partir de cómo el tamaño de los

organismos, la temperatura, y la estequiometría, afectan a la estructura y función biológica a nivel de los organismos.

Por lo anterior, se sugiere entonces que un enfoque para evaluar el impacto de la variación ambiental en el zooplancton es el análisis de la estructura de tamaño de sus comunidades, sobre la base de que el tamaño del organismo es un atributo ecológico clave de cualquier comunidad biológica (Peters, 1983; Calder, 1984; Rodríguez, 2004; White et al., 2007). Por lo tanto, se espera que las perturbaciones a gran escala que afectan a los ecosistemas puedan causar cambios en el espectro de tamaño de sus comunidades, como las descritas por Iriarte et al. (Iriarte et al., 2000) y Chiba & Saino (Chiba & Saino, 2002). Muchos trabajos indican que el espectro de tamaño normalizado del plancton refleja de alguna manera el efecto de las tasas metabólicas tamaño-dependientes de los organismos, así como las relaciones tróficas de una comunidad en particular (Fry & Quiñones, 1994; Iriarte et al., 2007). Cuando hablamos de espectro normalizado nos referimos a que cuando se analiza un amplio rango de tamaños, es necesario estandarizar con una función logarítmica las clases de tamaño, en las cuales se distribuirá la propiedad en estudio. El empleo de una escala de logaritmo en base 2 (llamada escala de octavas) es intuitivo, en el sentido de que los organismos incluidos se diferencian como máximo en un factor 2x de su masa individual.

1.4 Hipótesis

En consideración a los antecedentes descritos y en el contexto de factores y mecanismos que modifican la respiración del zooplancton, la presente tesis se enfoca en el análisis de un componente que ha recibido poca atención en la región del Pacífico sur oriental y que puede ser clave para comprender las variaciones en tasas metabólicas del

zooplancton con consecuencias para los flujos de C. Este componente es la estructura comunitaria. Al respecto se plantea la siguiente hipótesis nula de trabajo:

H01: En la región del Pacífico sur oriental, dada la alta diversidad taxonómica y fuerte variabilidad espacial y temporal en condiciones ambientales, la estructura comunitaria (en tamaño y diversidad taxonómica) no ejerce un efecto significativo en sus tasas de respiración comunitaria.

1.5 Objetivo General

Contribuir al conocimiento de factores que regulan el metabolismo del zooplancton, en relación a la tasa de respiración comunitaria (CR) C-específica en zonas y períodos contrastantes de condiciones ambientales en la región del Pacífico sur oriental.

1.6. Objetivos específicos

1. Determinar el efecto del espectro de tamaño y diversidad taxonómica sobre tasas de respiración comunitarias C-específicas del zooplancton en una zona oligotrófica asociadas a montes submarinos del Archipiélago Juan Fernández.
2. Determinar el efecto del espectro de tamaño, la diversidad taxonómica y sus cambios estacionales sobre las tasas de respiración comunitarias C-específicas del zooplancton en la zona de surgencia del norte y centro-sur de Chile

2. Materiales y Métodos

2.1 Caracterización de las áreas de estudio.

2.1.1. Región montes submarinos, Archipiélago Juan Fernández.

Los montes submarinos son hábitats reconocidos como áreas de importancia ecológica, donde la producción biológica es mayor, en comparación con las áreas circundantes, y por lo tanto, proporciona nutrientes para el crecimiento del plancton y la alimentación y la anidación de aves marinas, tortugas y peces asociados (Andrade et al., 2014)

En el Pacífico sur oriental, los montes submarinos pueden desempeñar un papel ecológico importante debido a su mayor productividad en áreas oligotróficas, proporcionando así alimento para peces endémicos (Fernández & Hormazabal, 2014). En esta región, en el centro / sur de Chile (33 ° S), el Archipiélago Juan Fernández da origen a varios montes submarinos y algunas islas oceánicas.

Poco se conoce sobre los aspectos ecológicos de este ecosistema submarino (Cañete & Häussermann, 2012), pero se ha descrito una diversa y abundante comunidad pesquera y bentónica alrededor del archipiélago (Pérez-Matus et al., 2014). Estas comunidades biológicas deben depender de la producción de plancton que tenga lugar cerca de las islas, posiblemente potenciada por nutrientes importados de la zona de afloramiento a través de remolinos de mesoescala (Andrade et al., 2014). Pero su efecto en la biología del sistema a sido poco estudiado.

2.1.2. Regiones de surgencia costera del norte y centro sur de Chile.

El sistema de Corriente de Humboldt (HCS) es clave en términos de producción biológica y agregación de zooplancton (Escribano et al., 2004). La costa de Chile

presenta dos centros de surgencia de gran importancia, donde se observan altas tasas de producción primaria ($>10 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (Daneri et al., 2000). El primero en la zona norte del país, donde los eventos de surgencia son permanentes e intermitentes durante todo el año (Escribano, 1998), a diferencia de lo que ocurre en la zona central donde los eventos de surgencia son predominantemente estacionales (Sobarzo et al., 2007). La alta producción estacional observada en la zona central sustenta importantes comunidades del microzooplancton, mesozooplancton e ictioplancton (Morales et al., 2007; Landaeta et al., 2008; Escribano et al., 2016), que alcanzan sus mayores tasas de crecimiento en primavera-verano (Vargas et al., 2010; Anabalón et al., 2007).

Chile presenta una área de surgencia costera controlada por el anticiclón tropical del Pacífico Sur, con estacionalidad de los vientos definida por el desplazamiento de su centro entre los 27°S en verano y los 32°S en invierno (Strub et al., 1998; Blanco et al., 2001). En la zona norte de Chile, Bahía de Mejillones (Fig. 1) se considera un centro de surgencia muy activo (Marín et al., 2001), con afloramiento intermitente durante todo el año y de alta producción primaria ($0.2 \text{ mg C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) (Rodríguez et al., 1991). En relación al área frente a Concepción (Fig. 1) ésta corresponde a la sección más ancha de la plataforma continental a lo largo del HCS (Sobarzo & Djurfeldt, 2004), y se caracteriza por viento norte que prevalece entre mayo y julio, mientras que entre septiembre y marzo son predominantes los vientos SW (Sobarzo et al., 2007). Estos últimos favorecen la presencia de fuertes eventos de surgencia costera estacional que se intensifica durante el período de primavera-verano (Strub et al., 1998; Sobarzo et al., 2007). Las tasas de producción primaria más altas reportadas para esta región se han observado en octubre cuando se intensifican los vientos favorable a surgencia (Daneri et al., 2000)

2.2 Muestreos oceanográficos

En la región de montes submarinos, la zona que comprende lo montes submarinos cercano al Archipiélago Juan Fernández fue estudiada durante Septiembre de 2015 (Primavera) a través de una expedición organizada por proyecto FIP-Montes Submarinos, a bordo del Buque Abate Molina. Para un total de 15 estaciones oceanográficas distribuidas sobre 3 montes submarinos, denominados como Monte O'Higgins (SM-O), Monte JF5 (SM-JF5) y Monte JF6 (SM-JF6) (Fig. 1), y mediante el uso de perfilador CTD Seabird S-19 Plus se registraron las condiciones de la columna de agua en términos de temperatura ($^{\circ}$ C), salinidad, oxígeno disuelto (mg L^{-1}) y fluorescencia.

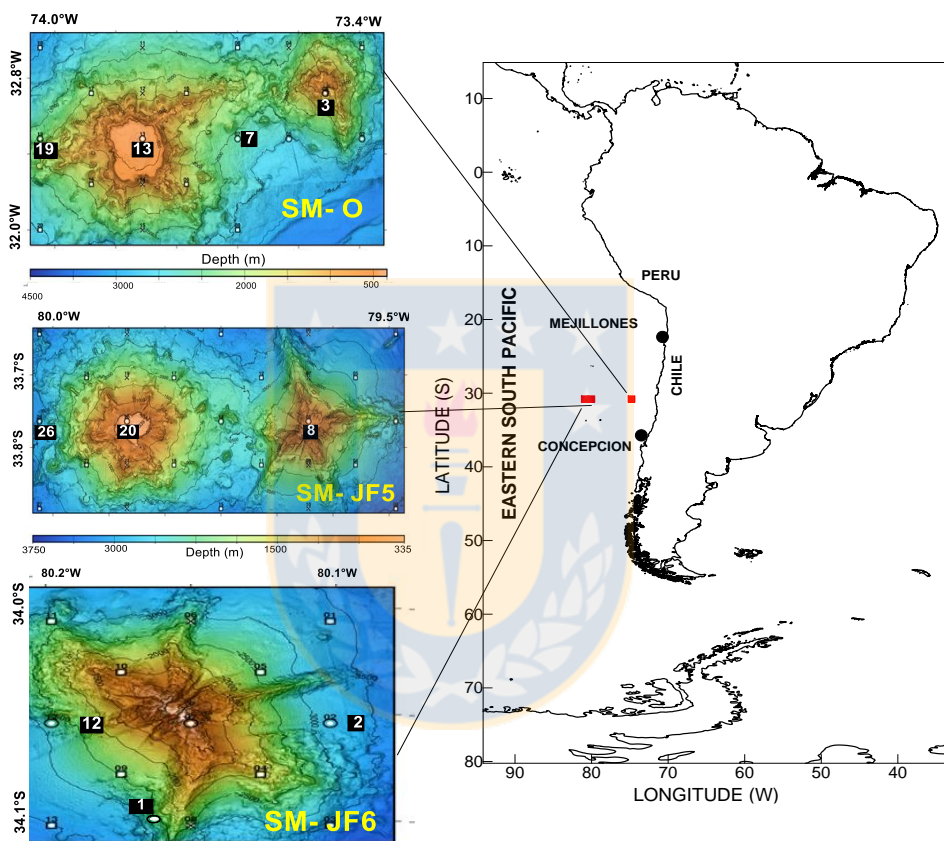
En la zona costera del norte del Chile las muestras fueron obtenidas en Bahía Mejillones (Fig. 1) (23° S) durante Enero y Agosto de 2015 (primavera/verano), sobre 3 estaciones fijas, a través de campañas desarrolladas por proyecto FONDECYT 1130511, mientras que para la zona centro-sur de Chile se colectaron muestras en Bahía Coliumo (36° S) (Fig. 1) durante Junio y Agosto de 2015 y Mayo 2016, apoyadas también por proyecto FONDECYT 1130511 y el Instituto Milenio de Oceanografía (IMO).

2.3 Obtención de muestras biológicas

Las muestras colectadas sobre los montes submarinos y las áreas costeras frente a Mejillones y Coliumo se colectaron en la capa superior de 50 m, mediante lances de red de plancton WP2 de tamaño de malla de 200 micras y 0.5 m de diámetro de abertura, equipado con un copo no-filtrante de 2 L. Una vez colectada la muestra, ésta se diluyó con agua de mar de la superficie y se conservó en cámara fría a 12° C o se

mantuvo en contenedor hermético y en oscuridad mientras se preparaba el medio de incubación.

Las muestras de agua para las incubaciones fueron obtenidas usando botella Niskin de 10 L a una profundidad de 50 m. Todas las muestras se obtuvieron durante condiciones diurnas.



Fuente: Elaboración propia

Figura 1: El Pacífico sur oriental frente a Chile ilustrando la Bahía de Mejillones, La Bahía de Coliumo (Concepción) y localización de los 3 montes submarinos O'Higgins (SM-O), JF5 (SM-JF5) y JF6 (SM-JF6) en la zona del Archipiélago Juan Fernández, donde se realizaron los experimentos de respiración comunitaria del zooplancton.

2.4. Diseño experimental

2.4.1. Respiración Comunitaria

Para llevar a cabo los experimentos de respiración comunitaria (CR), se tomaron sub-muestras de la muestra viva, representativas de la comunidad zooplanctónica (100 ml aprox.) y se colocaron en botellas Duran Schott de 500 ml, las cuales se llenaron con agua de mar filtrada (0.2 micras) y se sellaron herméticamente para realizar mediciones continuas de consumo de oxígeno. Las muestras control, sin zooplancton, contenían sólo el medio de incubación, que corresponde a agua de mar filtrada por 0.2 μm . Todas las mediciones se realizaron mediante el uso de sensor de oxígeno Oxy-4 Micro, PreSens tipo aguja, previamente calibrado, bajo condición normóxica (oxígeno saturado) por un periodo de 4-7 horas. Durante el crucero de Montes Submarinos se utilizó caja incubadora con agua de mar superficial circulante para mantener la temperatura, similar a aquella in situ. Los experimentos en Mejillones y Concepción se realizaron en cámaras frías con temperatura controlada. Todos los experimentos se realizaron en oscuridad. Una vez terminadas las incubaciones, se inspeccionó bajo lupa el estado de los organismos, y a partir de ahí las muestras fueron congeladas para el posterior análisis de composición y abundancia de grupos zooplanctónicos, espectro de tamaño mediante método automatizado ZooProces, utilizando ZooScan Hydroptic. ZooProcess se utilizó también para estimar la biomasa en C de cada muestra experimental de acuerdo a método descrito por Lahette & Alcaraz (2005). Todos los experimentos de CR se realizaron bajo condición normóxica y en oscuridad para evitar la producción de oxígeno por los organismos fotosintéticos eventuales. En relación a la diferencia de temperatura entre las mediciones, se realizaron correcciones asumiendo un Q_{10} igual a 2 (Hochachka & Somero, 1984).

2.5. Análisis de datos

La tasa de consumo de oxígeno (R) se obtuvo como la pendiente de la relación entre la concentración de oxígeno y el tiempo de incubación al aplicar una regresión lineal, tal que esta regresión determina la tasa metabólica media de individuos a la concentración de oxígeno inicial de incubación. Para considerar el tiempo de aclimatación de los microorganismos en las botellas de incubación, no se usaron las mediciones de consumo de oxígeno de los primeros 30 minutos de incubación.

Todas las tasas de respiración fueron estandarizadas por biomasa del zooplancton (mg C), para obtener tasas de respiración comunitarias C-específica (CR). Luego los valores fueron extrapolados a estimaciones de consumo de oxígeno del zooplancton en un volumen por día.

El efecto de los cambios en la composición y abundancia de la comunidad zooplanctónica sobre las tasas de respiración se evaluó después de un análisis de las sub-muestras mediante el uso del método ZooScan y análisis automatizado de zooplancton, como se describe en Medellín-Mora & Escribano (2013). La estructura de tamaño de la comunidad del zooplancton fue evaluada por los valores de la pendiente del espectro normalizado de tamaño del zooplancton.

Los análisis estadísticos utilizados fueron análisis de varianza de 1 o 2 vías para comparar tratamientos o efectos de localidad o período. También se utilizó análisis de covarianza (ANCOVA) para comparar regresiones lineales de consumo de oxígeno en función del tiempo, y de regresiones de espectros de tamaño. Adicionalmente, se aplicaron modelos generalizados lineales (GLM) para probar el efecto asociado de variables continuas y categóricas. Presunciones de normalidad de la distribución de errores se probó con el test Shapiro-Wilk. En situaciones cuando el diseño contaba con

un tamaño muestral pequeño, se aplicaron técnicas de re-muestreo (“bootstrap”) para ajustar modelos GLM con reducción de sesgo. Para efectos de comparación de categorías taxonómicas derivadas de ZooProcess, se utilizó análisis comunitario de similitud ANOSIM, con el índice de distancia de Bray-Curtis. Los análisis estadísticos se realizaron mediante uso de SYSTAT V.12 y PRIMER V.6.



3. Resultados

Artículo científico enviado a la revista *Deep-Sea Research, Part I*

3.1. Capítulo 1: Respiración del mesozooplankton y estructura comunitaria en una región oligotrófica de montes submarinos en el Pacífico sur oriental.

Leissing Frederick, Rubén Escribano

Resumen

Las regiones oceánicas del Pacífico sur oriental son reconocidas como ecosistemas oligotróficos del océano mundial y han sido pobremente estudiadas. Se estudio la respiración comunitaria (CR) de zooplankton epipelágico sobre 3 montes submarinos localizados en la región del Archipiélago Juan Fernández, Chile (33° S-78°W). Para ello se muestreó zooplankton y se estudio la variabilidad oceanográfica de los montes O'Higgins, JF5 y JF6, durante septiembre del 2015 a bordo del B/C Abate Molina. Se realizaron a bordo experimentos de incubación (2- 4 h) para estimar el consumo de oxígeno del zooplankton, en contenedores sellados de vidrio, con mediciones continuas de oxígeno. Se analizaron los ensambles de zooplankton mediante ZooScan para obtener el espectro de tamaño y la diversidad de taxa y de tamaños (índice de Shannon-Wiener). CR fluctuó entre 0.7- 3.6 $\mu\text{g O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ h}^{-1}$ con una media global de 2.0 $\mu\text{g O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ h}^{-1}$, sugiriendo que hasta un 14% de la biomasa de zooplankton se respira diariamente sobre los montes. La pendiente del espectro de tamaño e índices de diversidad variaron significativamente entre montes y estaciones de muestreo, y estuvieron correlacionados con CR (GLM), indicando que cambios en el espectro de tamaño y diversidad de tamaño pueden modificar CR. Se concluye que las alteraciones en la composición de comunidades pelágicas pueden impactar fuertemente en la respiración de C en sistemas de océano abierto con consecuencias para el funcionamiento de la bomba de C.

Mesozooplankton respiration and community structure in an oligotrophic seamount region of the eastern South Pacific

Leissing Frederick^{1,2} and Ruben Escribano^{2*}

¹Graduate Program of Oceanography, Department of Oceanography, Faculty of Natural and Oceanographic Sciences, Universidad de Concepcion, Chile

²Department of Oceanography and Millennium Institute of Oceanography (IMO), Faculty of Natural and Oceanographic Sciences, Universidad de Concepción, Chile

* Corresponding author e-mail. rescribano@udec.cl



Abstract

Oceanic regions of the eastern South Pacific are recognized as oligotrophic, poorly studied ecosystems of the world ocean. We assessed community respiration (CR) of the epipelagic zooplankton over three seamounts located off Chile in the Archipelago Juan Fernandez area (33° S-78°W). During September 2015 a cruise was conducted onboard the Chilean R/V Abate Molina to sample zooplankton and assess oceanographic variability over the seamounts named as seamounts O'Higgins, JF5 and JF6. Incubation experiments (2- 4 h) were carried out onboard under controlled temperature to estimate oxygen consumption by the zooplankton community, using sealed glass containers and continuous measurements of oxygen concentration. Zooplankton assemblages were assessed through automatic analysis of zooplankton using a ZooScan to obtain the zooplankton size spectra and taxa and size diversity (Shannon-Wiener index) . CR range was 0.7- 3.6 $\mu\text{g O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ h}^{-1}$ with an overall mean of 2.0 $\mu\text{g O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ h}^{-1}$, suggesting that up to 14% of the zooplankton biomass can be daily respired over the seamounts. The slope of the size spectrum and taxonomic and size diversity indexes varied significantly among seamounts and sampling stations. These community descriptors were significantly correlated to CR (General Linear Model), indicating that changes in the slope of the size spectra and size diversity may greatly modify CR. Therefore, alterations in composition of pelagic communities may strongly impact C respiration in large open ocean systems with consequences for the functioning of the C pump.

Key Words: Eastern South Pacific, Seamounts, Zooplankton, Respiration, Community structure

1. Introduction

The eastern South Pacific continues to be one of the poorly explored regions of the world ocean, especially in open ocean and deep waters. Little is known on biological and biogeochemical processes governing C and N fluxes in this large region of the south Pacific (von Dassow and Collado-Fabbri 2014). In this large area, associated to some oceanic islands, a variety of seamounts have been described from which very little information on their biology and biogeochemistry is available (Yañez et al. 2009).

Seamounts are special habitats in the world's oceans, occurring in high numbers around mid-ocean ridges, islands, convergent areas and above upwelling mantle plumes (Staudigel and Clague 2010, Wessel et al. 2010). They are also recognized as areas of ecological significance, where biological production can be enhanced, compared to surrounding areas, and hence providing nutrients for plankton growth and feeding and nesting of seabirds, turtles and associated fishes (Rogers 1994). Therefore, these areas are receiving particular attention in the context of conservation (Pitcher and Bulman 2007, CBD 2009, Clark et al. 2010). However, despite their scientific interest these important ecosystems still remain largely unexplored (Kvile et al. 2014).

In the eastern South Pacific, far from the highly productive coastal upwelling zone, seamounts may play an important ecological role because of their enhanced productivity in oligotrophic areas, thus providing food for endemic fishes (Parin et al. 1997). In this region, off central/southern Chile (33°S), the Juan Fernandez ridge gives origin to several seamounts and some oceanic islands. Little is known on the ecological aspects of this seamount ecosystem (Cañete and Häussermann, 2012), but a diverse and abundant fish and benthic community has been described surrounding the Juan Fernandez Archipelago (Pérez-Matus et al. 2014). These biological communities must

depend on plankton production taking place near the islands, possibly enhanced by nutrients being imported from the upwelling zone via mesoscale eddies (Andrade et al. 2014).

As in all marine ecosystems, the zooplankton is the trophic link between primary producers and higher trophic levels, such as fishes, seabirds and mammals. In seamount ecosystems however, little is known about zooplankton ecology, physiology and diversity (Dower et al. 1996, Saltzman and Wishner 1997, Martin et al. 2009). In general it has been shown that zooplankton biomass tends to be aggregated near the surface at locations of seamounts, compared to surrounding waters (e.g. Rogers 1994, Martin et al. 2009). This observation suggests that a greater biological activity takes place associated with seamounts after zooplankton feeding and metabolism. Zooplankton grazing on phytoplankton not only enhances the C flux, but it may also increase the metabolic rate, such that more C is respired and returned to an inorganic form. Altogether these processes contribute to nutrient recycling, and so enhancing biological production and activity.

In the context of C cycling, the metabolic rate of zooplankton can reflect the speed through which the C fixed by phytoplankton is being transferred to primary consumers to produce zooplankton biomass, and also released as organic C in the water column as POC and DOC. This metabolic rate of zooplankton is subject to a variety of internal and external factors. Internal factors may include nutritional and physiological conditions, or species-dependent adaptations to some habitat features (Auel et al. 2005, Dam 2013), whereas external main factors are recognized as the temperature, food, oxygen, or other environmental variables (Seibel 2011, Dam 2013, Ikeda et al. 2001). In the seamount region, these metabolic processes have not being studied and they offer a unique opportunity to assess the efficiency of the biological C pump in systems

representing vast oligotrophic areas of the Pacific Ocean. How the C pump will respond to a changing ocean forced by global warming is certainly a key issue in the context of functioning of the marine ecosystem. Furthermore, planktonic respiration remains the least known term in most models of metabolism, gas exchange and carbon mass balance in the ocean (Balkanski et al. 1999, Del Giorgio & Duarte 2002).

In this work, we estimated respiration of the mesozooplankton community in three seamounts of the Juan Fernandez Archipelago in relation with community size structure and composition. We thereafter use these estimates to evaluate how much of the zooplankton C is being respired in the water column and whether such process depends on zooplankton community structure and prevailing oceanographic conditions. We ultimately aimed at understanding the role of zooplankton respiration in controlling C flux in this oligotrophic ecosystem.

2. Methods

2.1 Study area and field work

The Juan Fernández Archipelago (33°37`S, 78°51`W) is a group of small islands of volcanic origin, named as Robinson Crusoe, Santa Clara and Alejandro Selkirk. They are located at ~ 650 km off the Chilean coast (Pérez-Matus et al., 2014). The archipelago is a shallow manifestation of the Juan Fernández ridge starting at O`Higgins seamount (~72°W) which extends to the west, ending at Alejandro Selkirk Island (~83°W) (Andrade et al., 2014). Near these seamounts a higher biological production has been reported, associated with greater concentrations of Chlorophyll-a (Chla) due to nutrient increments in the photic layer after the interaction of mesoscale eddies and the topography of the islands (Andrade et al., 2012). In this study we sampled three

seamounts of the Juan Fernández ridge: O'Higgins seamount (SM-O), JF5 seamount (SM-JF5) and JF6 seamount (SM-JF6) (Fig. 1). An oceanographic cruise was conducted during September 2015 onboard the Chilean R/V Abate Molina as to collect zooplankton and oceanographic data at 15 stations over each of the seamounts (Fig. 1). Live zooplankton samples were collected in the upper 50 m through vertical tows of a 200 microns mesh-size WP2 net having 0.7 m of opening diameter, equipped with a non-filtering cod end of 2 L, which contained a plastic bag to receive the sample diluted in at least 5 L of seawater. The net was also towed at very low speed ($< 0.5 \text{ m s}^{-1}$) to reduce damage to animals. These live samples were immediately diluted with surface seawater and kept in a dark cooler for about 2 h until beginning of the experiments. The temperature in the cooler remained near 12°C . Water samples for incubation media were obtained with 10 L Niskin bottles at 50 m depth. All samples were collected at daytime conditions. Oceanographic data were collected at each station by deploying a CTD-O profiler, SeaBird 19 Plus, down to near bottom or a maximum depth of 1000 m. Additional zooplankton samples were obtained at each station with a 0.25 m^2 Hydrobios Multinet covering different depth strata down to 600 m. These samples were preserved in 10% formalin for later analysis. For this study, we used data on zooplankton abundance from the upper 100 m.

2.2 Experimental procedures

Zooplankton community respiration (CR) was measured by incubation of samples under simulated in situ conditions onboard the RV Abate Molina. For each incubation experiment, subsamples (100 mL) of live zooplankton were taken from the cooler containing the sample. These 100 mL of sample was obtained with a Pyrex glass after gently and carefully stirring the sample in the cooler. Triplicate subsamples were first rinsed with filtered seawater by putting them over a sieve and then placed in Duran

Shott glass bottles of 250 mL which were re-filled with 0.2 μm filtered seawater. The bottles were sealed with silicon tops and screw caps including the oxygen sensor. Control bottles contained 0.2 μm filtered seawater without zooplankton. Oxygen measurements were performed with an oxygen micro-sensor, PreSensOxy-4 Micro, syringe type. Incubations lasted 4 h in a wooden-made incubator at dark conditions and temperature was controlled by running surface seawater with surface seawater. All incubations started with oxygen-saturated conditions. Once terminated the incubation, the subsamples in the bottles were placed on Petri dishes and examined under a stereomicroscope to visually inspect the state of animals. These were then kept frozen at $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ by later analysis of biomass and composition

2.3. Zooplankton community structure

We used an automated method based on the RAPID approach (Benfield et al. 2007) to assess the size structure and composition of the zooplankton community used to estimate community respiration (CR) and for those samples to estimate in situ abundance of zooplankton in the upper 100 m. For this, digital images of subsamples of zooplankton were processed using a ZooScan Hydroptic and the ZooProcess program V1.5. This automated method provides the size spectrum of the scanned sample in terms of estimating the equivalent circular diameter (ECD) of each object (organism) and also a basic taxonomic identification based on the machine learning technique after building a library of the taxonomic groups present in the samples. All subsamples incubated in the experiments were processed by this automated method to obtain community size spectra, taxa composition and biomass. For this, frozen samples from the incubation experiments were thawed, placed in filtered seawater and processed by the ZooScan. Biomass estimates for each sample were obtained following the method described by Lehette and Hernández-León (2009) which assumes that biovolume of each object

(individual) represent an estimate of body mass and which can be thus converted to C content by using a dry weight to C conversion factor of 0.4 (Escribano et al. 2007).

2.4. Data analysis

Changes in oxygen concentration in the incubation bottles measured continuously were plotted as a function of time, and a single model I linear regression was fitted to obtain the slope. In order to allow an acclimation period for zooplankton in the incubation bottles, we did not use the oxygen measurements obtained during the first 30 minutes of the experiments to estimate respiration rates. Oxygen consumption rates were then estimated from the slope of linear regressions fitted to changes in oxygen concentration as a function of incubation time. Estimates of CR were considered on a daily basis.

Zooplankton community respiration (CR) was obtained after standardizing oxygen consumption with the estimate of biomass as C content, such that CR could be calculated as,

$$CR = 10^3 \times (b/V)/B \quad (1)$$

where CR= Community respiration ($\mu\text{g O}_2 / \text{mg C} \times \text{h}$), b=the slope of the regression between O_2 concentration ($\text{mg O}_2 \text{ L}^{-1}$) and time (h), B=zooplankton biomass (mg C) and V=the volume of the incubation bottle (0.5 L). All CR measurements were corrected to a temperature of 15°C by assuming a Q_{10} of 2 (Hochachka and Somero, 1984).

From the automated analysis of zooplankton, normalized size spectra were obtained after log2-log2 transformations. The slope of these size spectra were derived

after fitting linear regressions. Taxa composition data were also used to estimate an index of diversity. The Shannon-Wiener index was obtained as,

$$H = -\sum p_i \times \ln(p_i) \quad (2)$$

where H is a taxonomic index of diversity and p_i is the proportion of each i taxa as identified by ZooProcess. Note that H is not the traditional Shannon-Wiener index of species diversity, because ZooProcess does not identify species but just major taxa groups. The same Eq. 2 was applied to estimate the size diversity of each incubating sample, such that:

$$H_s = -\sum p_j \times \ln(p_j) \quad (3)$$

where H_s is a size diversity index and p_j the proportion of each j size class in the sample as derived from ZooProcess.

Analysis of covariance (ANCOVA) was used to test differences in the fitted regressions on the relationship between oxygen consumption and incubation time, including the effects of seamount and sampling station. ANCOVA was also used to test differences in linear regression of size spectra between and within seamounts.

Differences in CR and community descriptors between and within seamounts were tested with two-ways ANOVA (Station and Seamount as levels). Normal distribution of errors and homogeneity of variance was previously tested by Shapiro-Wilk test (Neter et al. 1996) and log-transformation was used upon significant deviations from normality.

The relationship between CR and community descriptors was assessed by a General Linear Model (GLM) using seamount as a categorical variable. A bootstrap re-sampling method ($n=1000$) was applied as to search for the best adjusted linear model

incorporating both taxonomic and size effects of the zooplankton community on CR. Taxonomic variation between seamounts was also examined by analysis of similarity (ANOSIM) using the Bray-Curtis index as a measure of distance for joining samples data.

3. Results

3.1 Field conditions

As related to our experiments on zooplankton community respiration we have considered that temperature and oxygenation of the water column were relevant variables. The vertical profiles of temperature and oxygen with variable depths, depending on station, are shown in Fig. 2. O'Higgins Seamount (SM-O) was clearly more stratified than the two others seamounts, although still with a deep mixed layer (ca. 50 m) and with no clear differences among sampled stations, while JF5 (SM-JF5) and JF6 (SM-JF6) Seamounts had an even deeper mixed layer (>100 m). The three seamounts had a rather narrow temperature range, between 13° and 15°C in the upper 50 m where experimental zooplankton were captured (Fig. 2A).

In terms of oxygenation, the three seamounts were similar with a highly oxygenated mixed layer in the upper 50 m in SM-O and in the upper 100 m in SM-JF5 and SM-JF6, and then an abrupt oxycline between 50 and about 200 m, reaching very low oxygen levels (<1 mL L⁻¹) below 200 m in SM-O. It is not known if a similar condition in the two other seamounts can be found below 200 m, because oxygen was not measured deeper than 180 m (Fig. B). All stations had similar profiles of oxygen within seamounts.

3.2 Experimental Results

A summary of all experiments carried out during the cruise is shown in Table 1, including number of experiments, replicates and incubation conditions. For all these experiments, oxygen consumption as a function of time is shown in Fig. 3. Linear regressions fit well to oxygen decline with time, in all cases, judging by the regression coefficients (r^2) which were higher than 0.7 in most cases, except in one of the controls ($r^2 < 0.1$). Absolute values of the slope of these regressions (shown in Fig. 3) were then used to estimate the respiration rate for each experiment. In most cases, experimental controls (without zooplankton) also showed oxygen declines through time, suggesting some microbial respiration, except in Station 13 of SM-O in which both controls remained with constant levels of oxygen during the incubation (Fig. 3).

Community respiration rate (CR), standardized by biomass, ranged between 0.7 and 3.6 $\mu\text{g O}_2 \text{ mgC}^{-1} \text{ h}^{-1}$ with an overall mean of 2.0 $\mu\text{g O}_2 \text{ mgC}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Mean CR values for different seamounts and stations are shown in Table 2.

ZooProcess provided data on zooplankton composition and size. These data allowed us to construct normalized size spectrum for each sample from the experiments. Decreasing abundance of zooplankton as a function of size is properly represented by log-normalized size spectra fitted by linear regression with r^2 ranging between 0.8 and 0.9 (Fig. 4). Same data on size and taxonomic composition was used to derive taxa diversity (H) and size diversity (HS). Mean values of all these community descriptors by seamounts and sampling station are summarized in Table 2.

In order to test differences in CR and size spectra between seamounts and sampling stations, an analysis of covariance was applied (ANCOVA). Oxygen consumption as a function of incubation time (Fig. 3) was tested for seamount and

station effects. ANCOVA indicated a effect significantly the regressions between oxygen consumption and time (Table 3). The effect also highly significant on the zooplankton size spectra (Table 3).

Two-way ANOVA showed significant differences in the three community descriptors (S, H and HS) between stations and seamounts, but not significant differences in CR between seamounts (Table 4).

The influence of S, H and HS on CR was first examined by plotting these variables (Fig. 5). There was an apparent negative relationship between CR and the absolute value of S (Fig. 5A), whereas H and HS did not show any significant effect on CR (Fig. 5B, Fig. 5C). It was thought, however, that significant seamount differences in community descriptors may mask their influence on CR. Therefore, a GLM model incorporating seamount effect was adjusted. Results from GLM revealed significant effects of seamounts, highly significant effects of the slope of the size spectra (S), significant effects of size diversity and non-significant effects of taxa diversity (HS) (Table 5).

In order to look in more detail these linear effects, estimated CR's from the adjusted model were plotted against the community descriptors and polynomial linear fits were applied (Fig. 6). The strong negative effect of S on CR was clearly reflected on a linear highly significant regression (Fig. 6A). Although the effect of taxa diversity (H) was nearly significant ($P=0.056$), polynomial linear fitting showed a two-stage (stepwise) significant linear relationship (Fig. 6B). Finally, HS exhibited a positive linear relationship with CR (Fig. 6C).

In terms of taxa variation, there were remarkable differences in taxa composition among the seamounts. Small copepods dominated (>60%) the community at the three

seamounts, but the other taxa were highly variable in terms of presence and incidence in the zooplankton community (Fig. 7). A cluster analysis showed that the O'Higgins seamount (SM-O) had the most different community, while SM-JF5 and SM-JF6 the stations are mixed, but still different to each other (Fig. 8). Similar composition of zooplankton was found in the upper 100 m as assessed by Multinet sampling. Zooplankton abundance in the upper 100 m was in the range of 169 to 2104 individuals m^{-3} , with the lowest abundance in seamount JF5 and the highest abundance in JF6. In situ biomass estimated by ZooProcess was in the range 1.1-3.2 mg C m^{-3} .

4. Discussion

Our estimated zooplankton CR is subject to a variety of factors, including those controlled by us in the experiments, such as temperature and oxygen levels (Childress 1975, Ikeda et al. 2000). However, there are factors which may be important and cannot be accounted by our experimental design and procedure. Physiological conditions of animals at the time of sampling are unknown, and this factor may certainly affect metabolic rates of zooplankton (e.g. Ikeda et al. 2000). Variable feeding and reproductive conditions, as well as ontogeny, may influence metabolic rates at the community level (Peter et al., 2005). There may also be sampling effects, handling effects and "bottle effects", as discussed by Hernandez-León & Ikeda (2005). Our sampling of live zooplankton was designed as to avoid animal damage, and the incubation experiments were of short time (< 4 h), and excluding data from the first 30 minutes. This allowed us to mitigate sources of errors from eventually high respiration rates at the beginning of the experiment due to stress of specimens (Hernandez-León and Ikeda, 2005), and reduced rates toward the end of experiments due to starvation (Skjoldal et al., 1984). Another potential source of error might occur after confining a zooplankton community in a closed environment at densities much higher than those in

field conditions. Maximal densities in the upper 100 m were estimated as ca. 2000 indiv. m⁻³, while our estimated concentrations in the experimental jars were in the range of 300 to 1500 indiv. L⁻¹ and, therefore, about 2 orders of magnitude than field density of zooplankton. The potential effect of too high concentration of individuals on CR estimates is uncertain, but such concentrations were needed to measure oxygen consumption over a short time upon low respiration rates.

Metazoan respiration is an important component for C flux in the ocean. In this regards, oceanic regions, including seamount systems, may be sources or sinks of CO₂, depending on the balance between primary production and community respiration (Del Giorgio & Duarte, 2002). In order to establish such balance and understand the factors and mechanisms by which it can be modified, basic information is needed on the role that pelagic organisms can have in affecting the C flux. Zooplankton dynamics includes the capture of the freshly produced phytoplankton C by herbivores and through the microbial loop, the use of C for zooplankton growth, and the release of organic and inorganic C by excretion, egestion and respiration. Our work focused on how much C can be respired by zooplankton and what is the role of size and taxonomic structure in causing variation in such process. Our overall estimate of CR on a daily basis was about 48.0 μg O₂ mgC⁻¹ d⁻¹. Assuming an Respiration Quotient (RQ)= 1 (Hernandez and Ikeda 2005), it means that 48 μg C are daily respired by each mg C of zooplankton biomass.

Planktonic respiration has been difficult to measure in oceanic regions, because of presumably low values (Del Giorgio & Duarte, 2002). The proportion of planktonic biomass being respired can go from 1% to more than 50%, depending on the oceanic region, productivity, depth, and method of estimation (Del Giorgio & Duarte, 2002). In this context, our in situ estimates of zooplankton biomass in the upper 50 m over the

seamounts were in the range of 55 and 160 mg C m⁻² and integrated CR in the upper 50 m ranges between 2.4 and 7.7 mg C m⁻² d⁻¹. From these estimates zooplankton can respire their biomass in the range of 2% and 14% on a daily basis over the seamounts. We should also consider the significant variation in community structure among the three seamounts, which can affect the oxygen consumption as revealed by ANCOVA (Table 3), although we do not know if presence of the seamount can exert an effect on the zooplankton community structure, or on its CR. Hisher activity has been suggested in association with seamounts and compared to surrounding water (Clark et al. 2010, Kvile et al., 2014). Zooplankton was more abundant in the SM-O'Higgins compared to SM-JF5 and SM-JF6, but it may be related to a closer location to the continent (see Fig. 1). Thus, whether the seamount itself affects zooplankton metabolism is an issue requiring further study.

In the context of functioning of the biological C pump, in the oligotrophic waters of the eastern South Pacific primary production has been suggested to be ca. 150 mg C m⁻² d⁻¹ (Raimbault and García 2008), and thus it can be said that an equivalent of 1.6% and 5.1% of C produced by phytoplankton is being respired and returned to CO₂ by zooplankton. This estimate may be considerably higher if we take into account the respiration by the rest of the heterotrophic and autotrophic community. Although, we have also to consider that such respiration rates are rather low compared to the coastal highly productive zone off Chile, where CR can reach values between 100 and 1000 mg C m⁻² d⁻¹ in the upper 50 m (Donoso and Escribano, 2014), or compared to an estimated mean of 100 mg C m⁻² d⁻¹ for the upper 50 m for the region 10°-50° S in according to Hernández-León and Ikeda (2005).

The role of community structure in affecting zooplankton respiration has been considered and shown as critical in many other studies (Ikeda et al. 2000, Peter et al.

2005). Size effects on metabolic rates have long been noted and stressed. For instance, it is known that respiration rates per unit body mass of zooplankton change with their body size (Banse 1982, Hernandez and Ikeda 2005), although the role of variable taxonomic composition has rarely been assessed (Ikeda et al. 2001, Donoso and Escribano, 2014). Size structure of the community is indeed related to taxa composition. Although, small copepods dominated the zooplankton community over the three seamounts, other taxa changed substantially among the seamounts (Fig. 7), and therefore some variance of CR can be attributed to a changing taxa composition. Our GLM indicated a weaker effect of taxa diversity on CR than that of size. In this regard, the highly significant and negative relationship between CR and the absolute value of slope of the zooplankton size spectrum is not easily explained. An increasing absolute value of the slope (more negative slopes) indicates steeper size spectra, reflecting dominance of small-sized organisms, or alternatively lack of large size classes. Higher metabolic rates are expected from dominance of small organisms from an allometric perspective (Banse 1982, Ikeda et al. 2000), but it may be that absence of larger organisms may be more important in controlling CR. Our diurnal sampling and slow speed of the vertical tows of the nets may affect the composition of the sampled community. This because larger zooplankton can be deeper (>50 m) distributed during daylight upon vertical migration, and also some larger organisms may avoid a slowly towed net. This issue of having a well represented pelagic size spectrum to estimate CR can thus require further assessment, perhaps considering sampling at different times of the day and mitigating potentially net avoidance.

With the above considerations, it is relevant to show that CR is strongly dependent on the community structure (size and composition). Therefore, any factor or process causing variation in community size spectrum will impact the rate at which C

can be respired in the ocean, and thus affecting efficiency of the C flux. This effect may be critical in these oligotrophic, but extensive regions of the ocean, all of them subject to global climate change (López-Urrutia et al., 2006). Loss of size classes (also taxa) and changing the community may reduce CR and thus affecting the C balance in the upper open ocean ecosystem.

5. Conclusions

Respiration of the epipelagic mesozooplankton inhabiting the seamounts region of the Juan Fernández Archipelago off Chile is strongly dependent on the size structure and taxa composition of the community. Variability in size structure, as synthesized by the slope of the normalized size spectrum and by a size diversity index, can explain a large proportion of the variance in community respiration. Taxa diversity can also influence community respiration, but its effect is weaker and seems non-linear. The negative relationship between community respiration and the slope of the size spectrum suggests that absence of large size classes (large-sized zooplankton) may exert a strong effect on zooplankton respiration. These findings suggest that alterations in composition of pelagic communities may strongly impact C respiration in large open ocean systems with consequences for the functioning of the C pump.

Acknowledgements

This study was funded by the Chilean Funding for Fishery Research, grant FIP 2014-04-2 and the Millennium Institute of Oceanography (IMO) Grant IC120019. Additional funding was provided was Chilean FONDECYT 1130511. We are grateful with Daniel Toledo, Samuel Hormazabal and the Crew of the R/V Abate Molina for help provided during sampling and experiments. J. Medellin-Mora assisted us with data analyses.

References

- Andrade, I., Hormazábal, S., Correa-Ramírez, M.A., 2012. Ciclo anual de la clorofila-a satelital en el archipiélago de Juan Fernández (33°S). *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 40: 657-667.
- Andrade, I., Hormazábal, S., Combes, V., 2014. Intrathermocline eddies at the Juan Fernandez Archipelago, southeastern Pacific Ocean. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 42:888-906.
- Auel, H., Hagen, W., Ekau, W., Verheye, H. M., 2005. Metabolic adaptations and reduced respiration of the copepod *Calanoides carinatus* during diapause at depth in the Angola-Benguela Front and northern Benguela upwelling regions. *Afr. J. Mar. Sci.* 27: 653-657.
- Balkanski, Y., Monfray, P., Batle, M., Heimann, M., 1999. Ocean primary production derived from satellite data: An evaluation with atmospheric oxygen measurements. *Glob. Biogeochem. Cycles* 13: 257-271.
- Banse, K., 1982. Mass-scaled rates of respiration and intrinsic growth in very small invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 9: 267–283.
- Benfield, M., Grosjean, P., Culverhouse, P.F., Irigoien, X., Sieracki, M.E., Lopez-Urrutia, A., Dam, H.G., Hu, Q., Davis, C., Hansen, A., Pilskaln, C.H., Riseman, M., Schultz, H., Utgoff, P.E., Gorsky, G., 2007. Research on Automated Plankton Identification (RAPID). *Oceanography*, 20: 172-187.
- Cañete, J., Häussermann V., 2012. Colonial life under the Humboldt Current System: Deep-sea corals from O'Higgins I seamount. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 40:467-472.
- CBD, 2009. Azores Scientific Criteria and Guidance for Identifying Ecologically or Biologically Significant Areas and Design Representative Networks of Marine Protected Areas in the Open Ocean Waters and Deep-sea habitats. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montréal, Canada.
- Childress, J. J., 1975. The respiratory rates of midwater crustaceans as a function of depth of occurrence and relation to the oxygen minimum layer off southern California. *Comp. Biochem. Physiol.*, 50A:787–799.
- Clark, M., Rowden, A., Schlacher, T., Williams, A., Consalvey, M., Stocks, K., Rogers, A., O'Hara, T., White, M., Shank, T., Hall-Spencer, J., 2010. The Ecology of Seamounts: Structure, Function, and Human Impacts. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 2: 253–78.
- Dam, H., 2013. Evolutionary Adaptation of Marine Zooplankton to Global Change. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2013. 5:349–70

Del Giorgio, P. a, Duarte, C.M., 2002. Respiration in the open ocean. *Nature*, 420: 379–384.

Donoso, K., Escribano, R., 2014. Mass-specific respiration of mesozooplankton and its role in the maintenance of an oxygen-deficient ecological barrier (BEDOX) in the upwelling zone off Chile upon presence of a shallow oxygen minimum zone. *J. Mar. Sys.* doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.05.011.

Dower, J.F., Mackas, D.L., 1996. “Seamount effects” in the zooplankton community near Cobb Seamount. *Deep-Sea Res.*, 43: 837-858.

Escribano, R., Hidalgo, P., González, H., Giesecke, R., Riquelme-Bugueño, R., Manríquez, K., 2007. Seasonal and interannual variation of mesozooplankton in the coastal upwelling zone off central-southern Chile. *Prog. Oceanogr.* 75: 470-485.

Hernández-León, S., Ikeda, T., 2005. A global assessment of mesozooplankton respiration in the ocean. *J. Plankton Res.* 27: 153-158.

Hochachka, P. W., Somero, G. N., 1984. *Biochemical Adaptation*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Ikeda, T., Torres, J. J., Hernández-León, S., Geiger, S. P., 2000. Metabolism. In R. P. Harris, P. H. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal, and M. Huntley (eds) *ICES Zooplankton Methodology Manual*. Academic Press, San Diego, pp. 455–532.

Ikeda, T., Kanno, Y., Ozaki, K., Shinada, A., 2001. Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature. *Mar. Biol.*, 139:587–596.

Kvile, K. O., Taranto, G. H., Pitcher, T. J., Morato, T., 2014. A global assessment of seamount ecosystems knowledge using an ecosystem evaluation framework. *Biol. Conserv.* 173:108–120.

Lehette, P., Hernández-León, S. 2009. Zooplankton biomass estimation from digitized images: a comparison between subtropical and Antarctic organisms. *Limnol. Oceanogr. Methods*, 7, 2009: 304–308

López-Urrutia, A., San Martín, E., Harris, R.P., Irigoien, X., 2006. Scaling the metabolic balance of the oceans. *PNAS*, 103:8739–8744.

Martin, B., Christiansen, B., 2009. Distribution of zooplankton biomass at three seamounts in the NE Atlantic. *Deep-Sea Res. Part II* 56:2, 671–2,682

Neter, J., Kutner, M.H., Nachtsheim, C.J., Wasserman, W. 1996. *Applied linear statistical models*. 4th edition Irwin, McGraw-Hill.

Parin, N.V., Mironov, A.N., Nesis, K.N., 1997. Biology of the Nazca and Sala y Gomez Submarine Ridges, an outpost of the Indo-West Pacific Fauna in the Eastern Pacific

Ocean: composition and distribution of the fauna, its communities and history. *Adv. Mar. Biol.* 32: 145–242.

Perez-Matus, A., Ramírez, F., Eddy, T., Cole, R., 2014. Subtidal reef fish and macrobenthic community structure at the temperate Juan Fernandez Archipelago, Chile. *Lat. J. Aquat. Res.* 42:814-826.

Peter J., Williams, B., del Giorgio, P.A., 2005. Respiration in aquatic ecosystems: history and background. In: del Giorgio & Williams (Eds.) *Respiration in Aquatic Ecosystems*. Oxford University Press, NY, USA, 315 pp.

Pitcher, T.J., Bulman, C., 2007. Raiding the larder: a quantitative evaluation framework and trophic signature for seamount food webs. In: Pitcher, T.J., Morato, T., Hart, P.J.B., Clark, M.R., Haggan, N., Santos, R.S. (Eds.), *Seamounts: Ecology, Conservation and Management*. Fish and Aquatic Resources Series 12. Blackwell, Oxford, UK, pp. 282–296.

Raimbault, P., Garcia, N., 2008. Evidence for efficient regenerated production and nitrogen fixation in nitrogen-deficient waters of the South Pacific Ocean: impact on new and export production estimates. *Biogeosciences*, 5: 323-338.

Rogers, A.D., 1994. The biology of seamounts. *Adv. Mar. Biol.* 30:305–50.

Saltzman, J., Wishner, K.F., 1997. Zooplankton ecology in the eastern tropical Pacific ocean minimum zone above a seamount: 1. General trends. *Deep-Sea Res.* 44: 907-930.

Seibel, B. A., 2011. Critical oxygen levels and metabolic suppression in oceanic oxygen minimum zones. *J. Exp. Biol.* 214: 326-336.

Skjoldal, H. R., Båmstedt, U., Klinken, J., Laing A., 1984. Changes with time after capture in the metabolic activity of the carnivorous copepod *Euchaeta norvegica*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 83: 195–210.

Staudigel, H., Koppers, A.A.P., Lavelle, J.W., Pitcher, T.J., Shank, T.M., 2010. Defining the word “Seamount”. *Oceanography* 23, 20–21.

Von Dassow, P., Collado-Fabbri, S. 2014. Biological oceanography, biogeochemical cycles, and pelagic ecosystem functioning of the east central South Pacific Gyre: focus on Easter Island and Salas y Gomez Island. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 42: 703–742.

Wessel, P., Sandwell, D.T., Kim, S.-S., 2010. The global seamount census. *Oceanography* 23: 24–33.

Yáñez E., Silva C., Vega R., Espíndola F., Álvarez L., Silva N., Palma S., Salinas S., Menschel E., Haussermann V., Soto, D., Ramírez, N., 2009. Seamounts in the southeastern Pacific Ocean and biodiversity on Juan Fernandez seamounts, Chile. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 37: 555-570.

Figure Captions

Figure 1: Three seamounts (SM-O, SM-JF5, SM-JF6) in the Juan Fernandez region in the eastern South Pacific off Chile, illustrating sampling stations of mesozooplankton to conduct experiments on community respiration (CR) associated with size and composition community structure.

Figure 2: Vertical profiles of temperature and dissolved oxygen during the oceanographic cruise (September 2015) over three seamounts in the Juan Fernandez region off Chile. SM-O= O'Higgins Seamount, SM-JF5= Juan Fernandez 5 Seamount, SM-JF6= Juan Fernandez 6 Seamount. Each profile indicates a different sampling station as illustrated in Fig.1.

Figure 3: Oxygen consumption as a function of incubation time during the experiments on community respiration of mesozooplankton from three seamounts in the Juan Fernandez region off Chile. SM-O= O'Higgins Seamount, SM-JF5= Juan Fernandez 5 Seamount, SM-JF6= Juan Fernandez 6 Seamount. Colors represent different scatter plots and linear regression for each experiment and controls are illustrated by colors.

Figure 4: Normalized size spectra of the zooplankton community obtained at different sampling stations from three seamounts in the Juan Fernandez region off Chile to conduct experiments on community respiration. SM-O= O'Higgins Seamount, SM-JF5= Juan Fernandez 5 Seamount, SM-JF6= Juan Fernandez 6 Seamount. Linear regression fittings are all significant ($P < 0.05$).

Figure 5: The relationship between community respiration (CR) and community descriptors of zooplankton from three seamounts in the Juan Fernandez region off Chile. SM-O= O'Higgins Seamount, SM-JF5= Juan Fernandez 5 Seamount, SM-JF6= Juan Fernandez 6 Seamount. a) CR and the slope of the size spectrum (S), b) CR and taxa diversity index (H), and c) CR and size diversity index (HS).

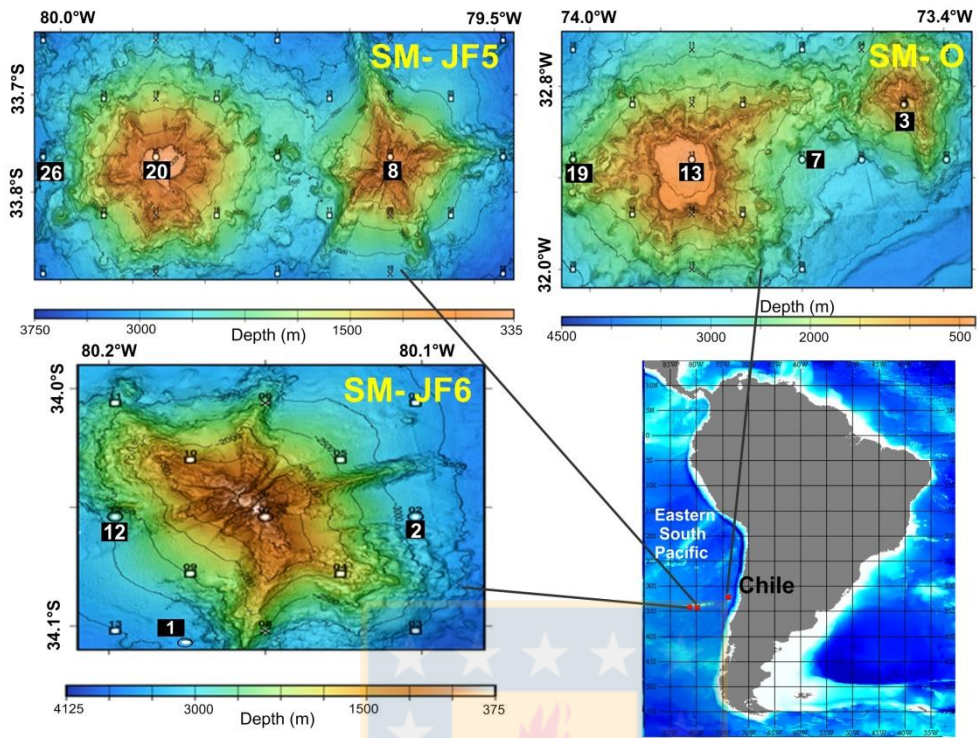
Figure 6: Estimated community respiration (CR) as a function of zooplankton community descriptors after fitting a general linear model (GLM). a) CR as a function of slope of the zooplankton size spectrum, b) CR as a function of taxa diversity, c) CR as a function of size diversity (HS). Regressions type Model I were fitted in a) and c), and a Model I piecewise regression was fitted in b).

Figure 7: Zooplankton composition (relative abundance) from samples obtained from three seamounts in the Juan Fernandez region off Chile. SM-O= O'Higgins Seamount, SM-JF5= Juan Fernandez 5 Seamount, SM-JF6= Juan Fernandez 6 Seamount. Taxa categories were identified with a ZooScan and ZooProcess software. Cop-S= Small-size copepods, Cop-L= Large-sized copepods, Annel=Annelidae, Chaet=Chaetognatha, Crust-Calyp= Euphausiid larvae, Nauplii= Naupliar stages, Hydroz=Cnidarians, Salpa=Thaliacea, Euph=Euphausiids adults, Other=all other taxa.

Figure 8: ANOSIM applied to the zooplankton community from three seamounts in the Juan Fernandez region off Chile. SM-O= O'Higgins Seamount, SM-JF5= Juan Fernandez 5 Seamount, SM-JF6= Juan Fernandez 6 Seamount. Taxa categories were identified with ZooScan and ZooProcess software. Similarity matrix was obtained with the Bray-Curtis distance index. Significant differences in taxa composition among the seamounts were found (Global R=0.47).

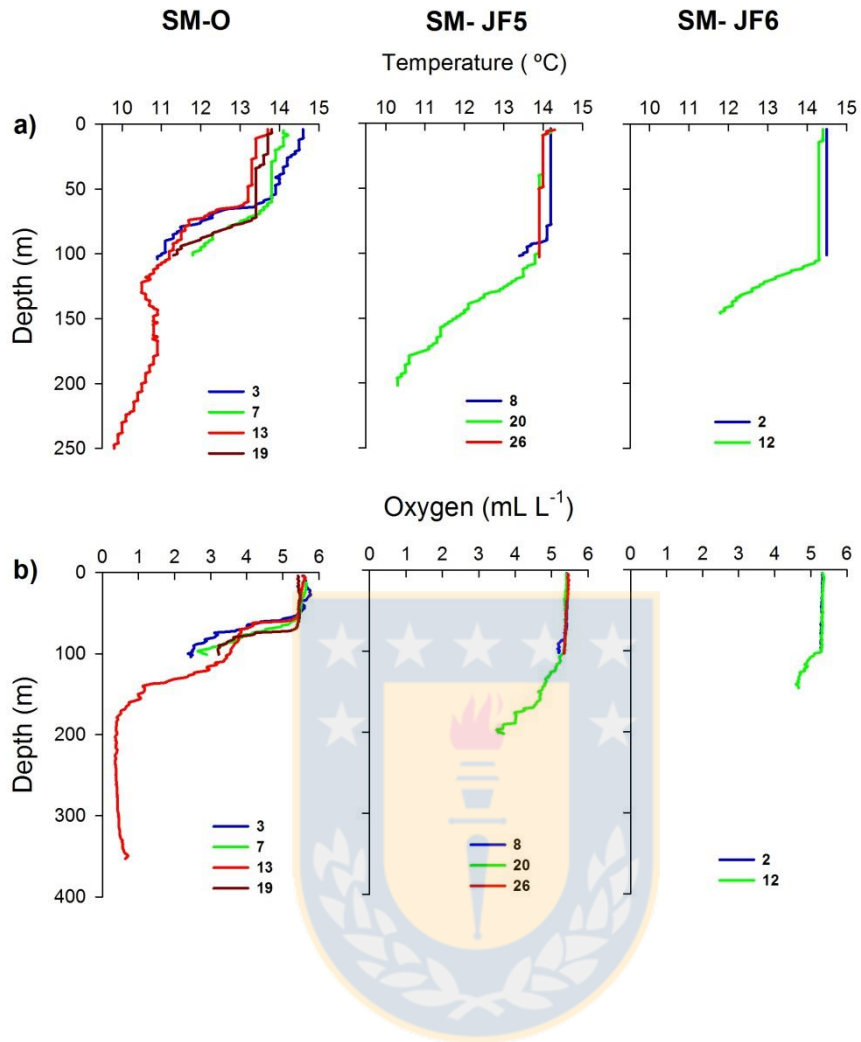


Figure 1



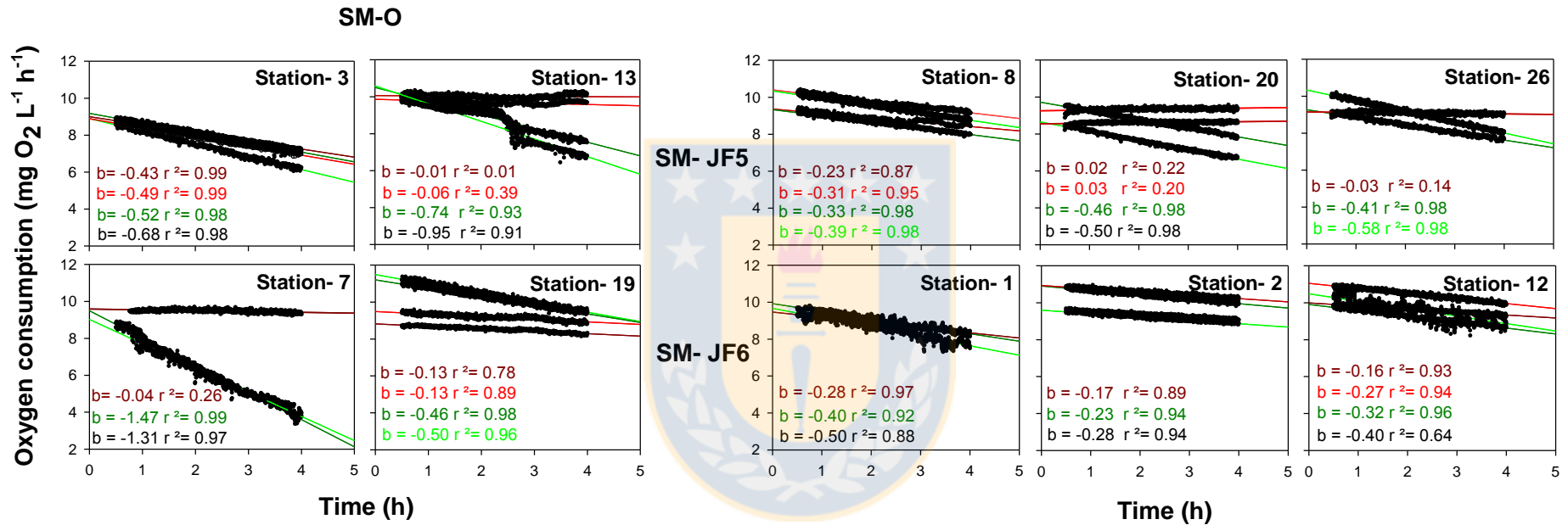
Fuente: Elaboración propia

Figure 2



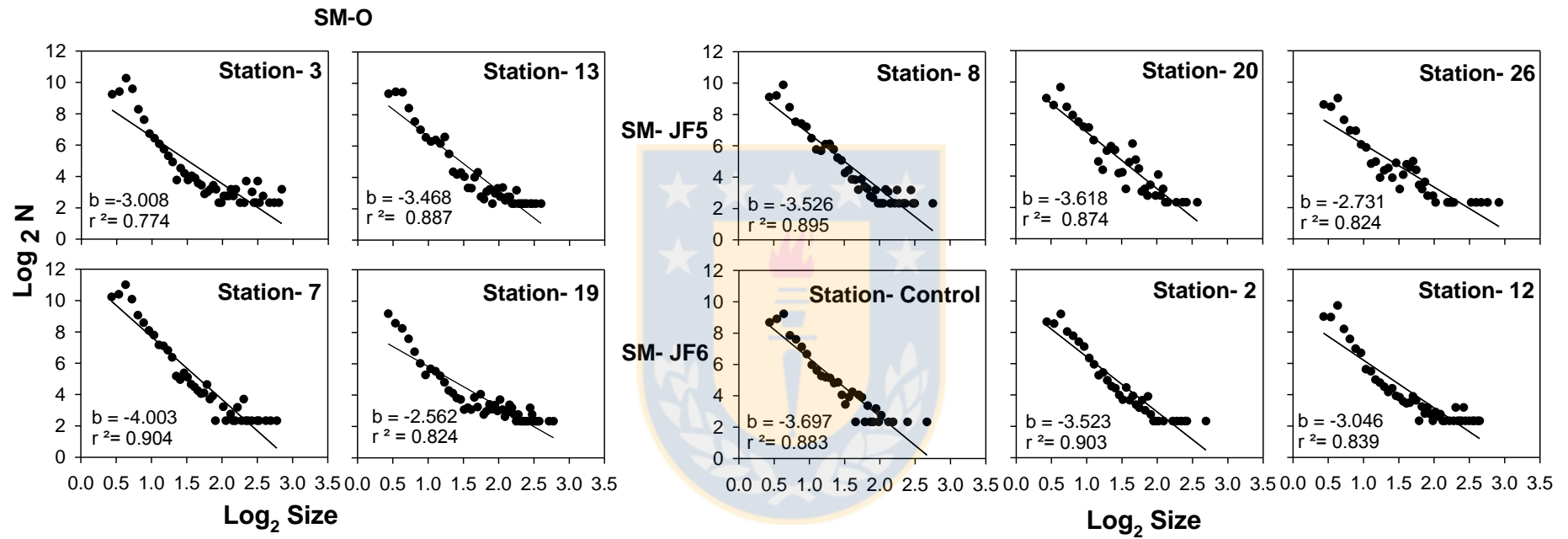
Fuente: Elaboración propia

Figure 3



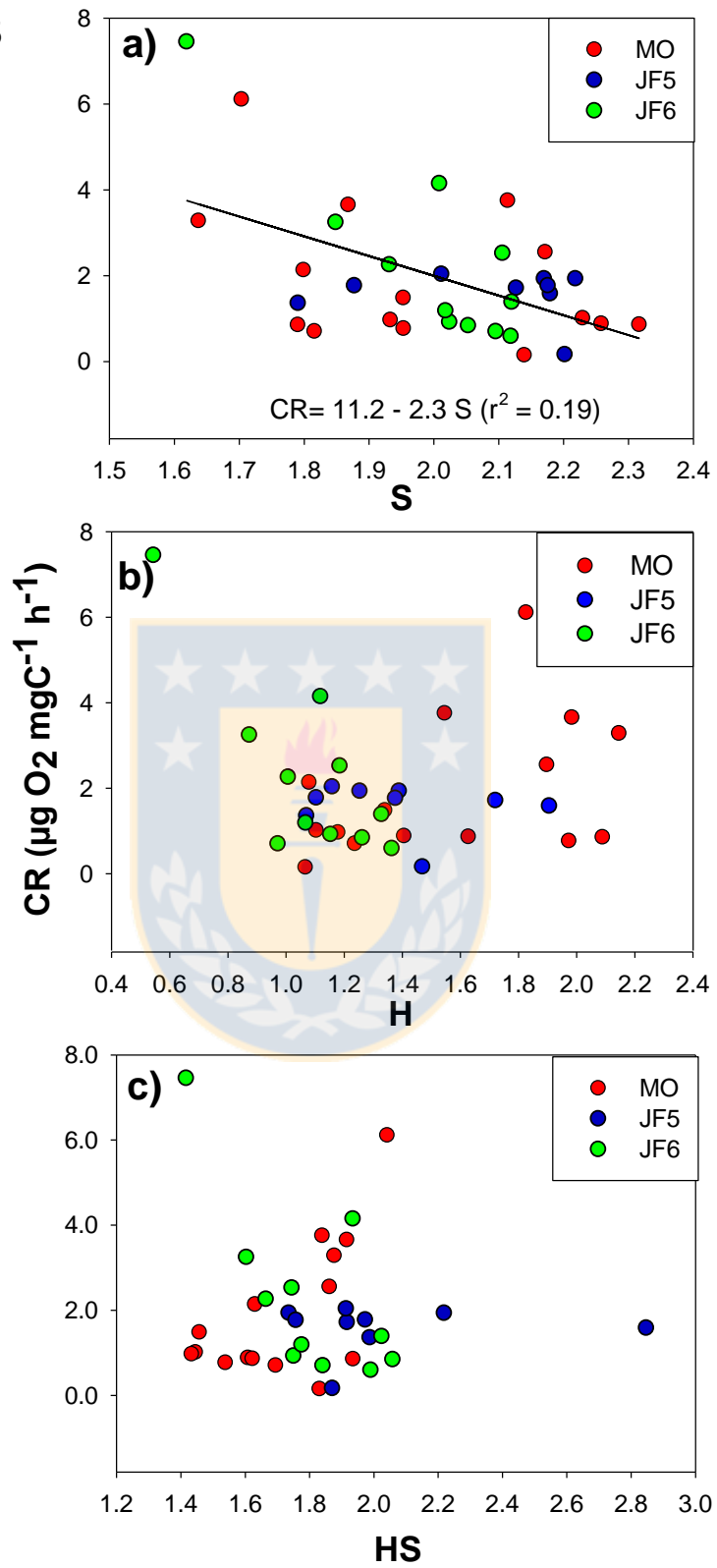
Fuente: Elaboracion propia

Figure 4



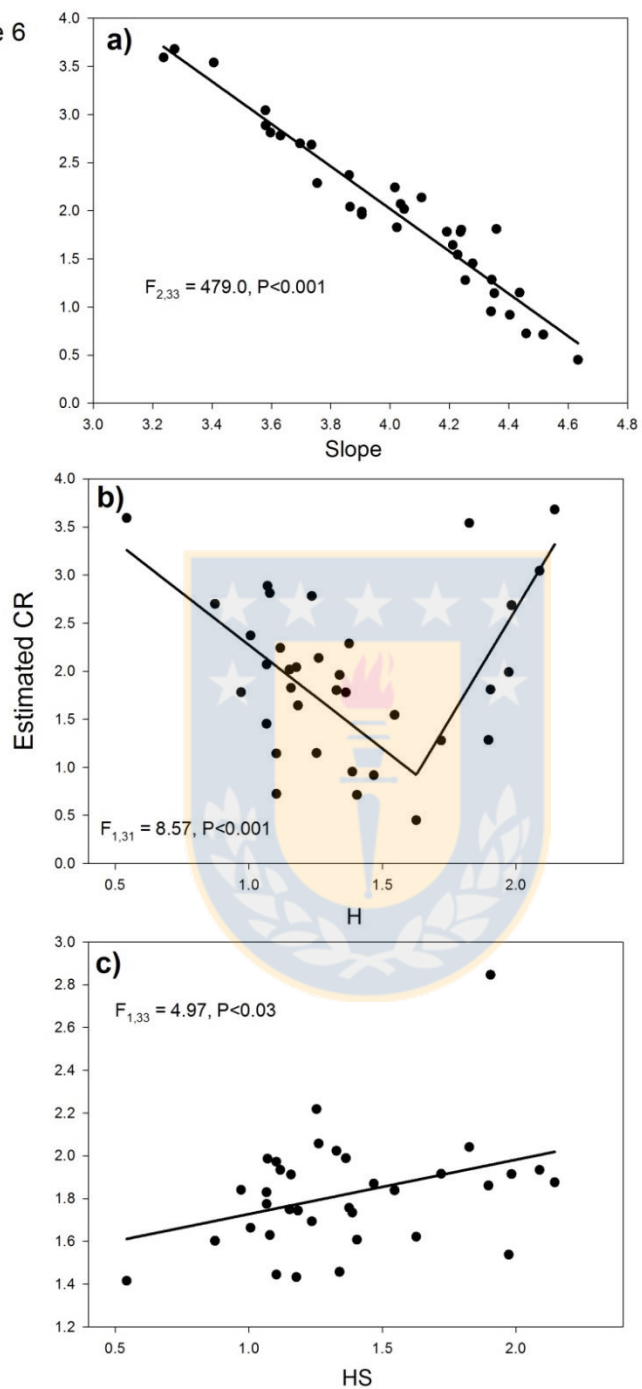
Fuente: Elaboración propia

Figure 5

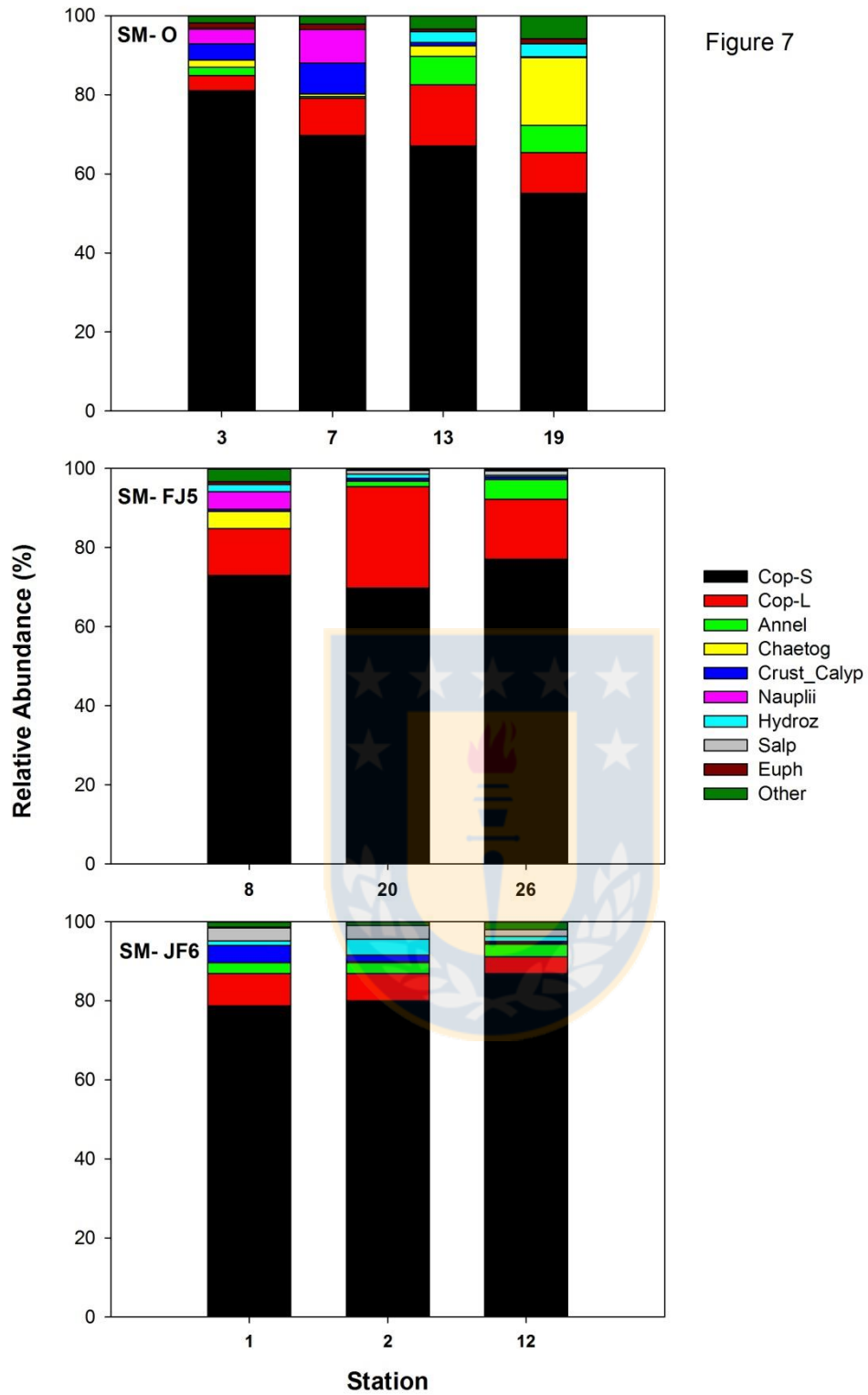


Fuente: Elaboración propia

Figure 6

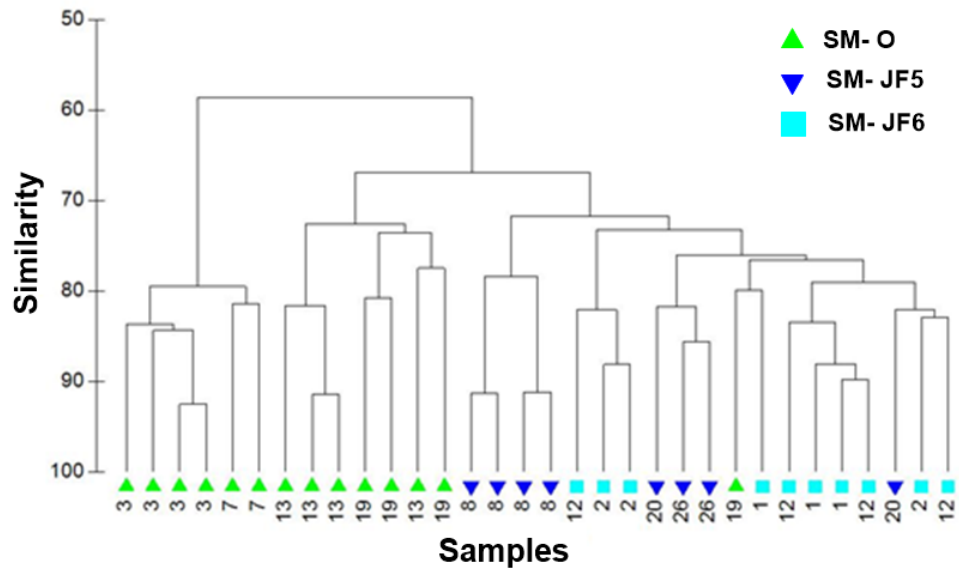


Fuente: Elaboración propia



Fuente: Elaboración propia

Figure 8



Fuente: Elaboración propia



Table 1: Summary of experiments carried out onboard to estimate community respiration (CR) of the mesozooplankton over three seamounts in the Archipelago Juan Fernandez region off Chile. SM-O= O'Higgins Seamount, SM-JF5= Juan Fernandez 5 Seamount, SM-JF6= Juan Fernandez 6 Seamount. Incubation temperature and oxygen are initial conditions when starting experiments.

Seamount	Station	Number of Experiments	Number of Replicates	Incubation Temperature (°C)	Oxygen (mgO ₂ L ⁻¹)
SM- O	3	2	4	21	8.5 – 9.0
	7	1	3	19	8.6 – 9.4
	13	2	4	20	9.6 – 10.2
	19	2	4	17	8.6 – 9.9
SM- JF5	8	2	4	15	9.0 – 10.3
	20	1	2	20	8.3 – 9.3
	26	1	3	17	9.0 – 10.3
SM- JF6	1	1	3	19	8.6 – 9.6
	2	2	4	17	9.2 – 10.8
	12	2	5	17	9.1 – 10.5

Fuente: Elaboración propia

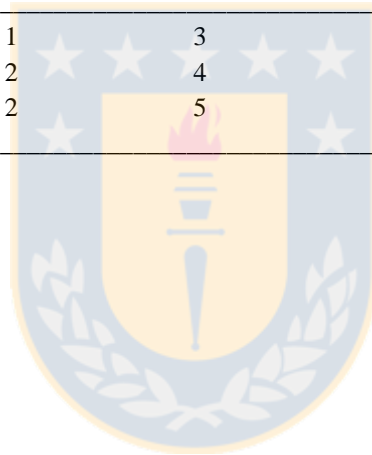


Table 2: Community respiration (RC) (mean \pm SD) of the epipelagic mesozooplankton associated with the community structure over three seamounts in the Archipelago Juan Fernandez region off Chile. SM-O= Seamount O'Higgins, SM-JF5= Seamount Juan Fernandez 5, SM-JF6= Seamount Juan Fernandez. S=Slope of the zooplankton size spectrum, H= Taxa diversity index (Shannon-Wiener), HS= Size diversity index, and N is the zooplankton density in the incubation containers.

Seamount	Station	RC ($\mu\text{g O}_2 \text{ mgC}^{-1} \text{ h}^{-1}$)	Slope of Spectra	H'	H's	N (ind.L ⁻¹)
SM- O	3	1.4 \pm 0.50	-4.0	1.2	1.5	555.5
	7	0.9 \pm 0.01	-4.2	1.7	1.7	990.5
	13	1.8 \pm 1.60	-4.1	1.4	1.8	430.1
	19	3.6 \pm 2.20	-3.6	2.0	1.8	270.5
SM-JF5	8	1.4 \pm 0.80	-4.3	1.6	2.1	447.6
	20	1.9 \pm 0.10	-4.4	1.2	2.1	396.5
	26	1.7 \pm 0.30	-3.8	1.2	1.9	299.8
SM- JF6	1	2.7 \pm 1.40	-4.2	1.2	1.9	343.5
	2	0.7 \pm 0.10	-4.2	1.2	2.0	328.2
	12	3.0 \pm 2.60	-3.8	0.9	1.6	356.4

Fuente: Elaboración propia

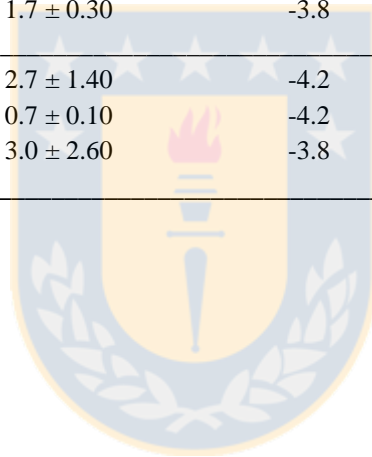


Table 3: Analysis of covariance (ANCOVA) to test differences in fitted linear regressions of oxygen consumption as a function of incubation time among Seamounts (SM-O, SM-JF5, SM-JF6) and stations. ANCOVA was also applied to fitted linear regressions of the zooplankton size spectra to test their dependence with seamounts and stations.

Dependent Variable	Source of Variance	d.f.	F-ratio	P
Oxygen Consumption	Seamount	2	1059.8	0.00
	Time	1	1926.1	0.00
	Station			
	SM- O	3	17446.5	
	SM- JF5	2	970.8	0.00
	SM- JF6	2	598.1	0.00
Size Spectrum	Seamount	2	4.8	0.008
	Station	7	8.0	0.00
	Size Class	1	5100.1	0.00

Fuente: Elaboración propia

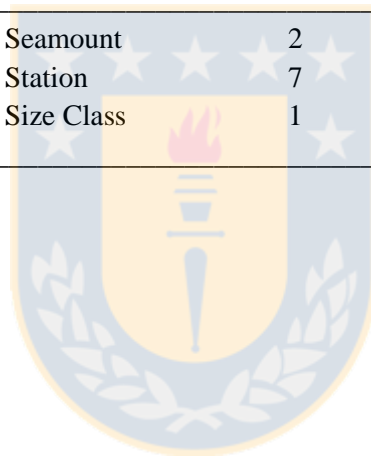


Table 4: Two-way ANOVA to test the effect of seamount and location (stations) on zooplankton community respiration (CR), the slope of the size spectrum (S), zooplankton diversity index (H) and zooplankton size diversity index (HS) in the zooplankton community of the Archipelago Juan Fernandez region.

Dependent Variable	D.f.	error	F-ratio	P-value
CR	9	4.719	1.427	0.230
S	9	2.236	2.805	0.020
H	9	1.299	7.606	0.000
HS	9	1.233	2.625	0.027

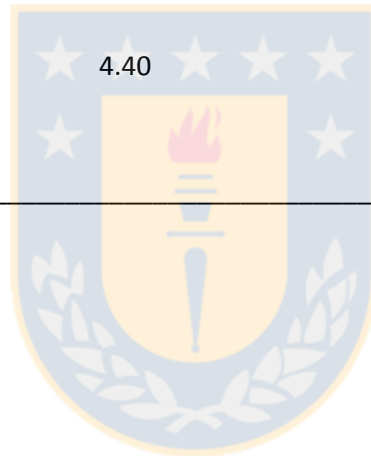
Fuente: Elaboración propia



Table 5. General Linear Model GLM adjusted with bootstrap re-sampling (n=1000) to test linear effects of community descriptors on community respiration (CR) of mesozooplankton from three seamounts in the region of Juan Fernandez archipelago off Chile. S=slope of the size spectrum, H=taxa diversity index, HS= size diversity index.

Source of Variation	d.f.	F-ratio	P
Seamount	2	6.63	0.001
S	1	412.04	0.000
H	1	3.67	0.056
HS	1	4.40	0.036
Error	994		

Fuente: Elaboración propia



3.2. Capítulo 2: Respiración comunitaria del zooplancton en zona norte y centro-sur de Chile.

Manuscrito en preparación

Resumen

La alta variabilidad espacial y temporal del sistema de surgencia frente a Chile incide fuertemente en la dinámica del plancton, reflejada en cambios en su estructura comunitaria. Estos cambios se sugieren podrían afectar también el metabolismo del zooplancton. En el presente estudio, se realizaron una serie de experimentos destinados a estimar las tasas metabólicas de la comunidad del zooplancton, bajo una variedad de condiciones ambientales en dos sitios de surgencia: Mejillones (norte de Chile) y Concepción (centro-sur de Chile), durante 2015 y 2016. Se midió el consumo de oxígeno en condiciones controladas de temperatura y oxígeno saturado. Los resultados muestran valores de CR en un rango de 32.4 a 80.1 $\mu\text{g O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para Mejillones mientras que en Coliumo se registran valores entre 11.1 a 157.0 $\mu\text{g O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Los valores de CR varían significativamente entre períodos y localidad. Se obtuvo, además, que los espectros de tamaño (S), diversidad de taxa (H) y tamaño (HS) sumados a los efectos de localidad y estacionalidad, ejercen un efecto significativo sobre CR a través de un modelo lineal generalizado. Se concluye que las tasas de respiración comunitarias del zooplancton son afectadas significativamente por cambios en la estructura de tamaño y diversidad de taxa del plancton en regiones asociadas a surgencia costera.

3.2.1. Introducción

La surgencia costera en la región del Pacífico Sur Oriental, en presencia de una zona de mínimo oxígeno (ZMO), constituye una condición fundamental para los procesos ecológicos y biogeoquímicos en el ecosistema de Corriente de Humboldt, lo cual confiere a esta región una alta productividad biológica (Strub et al., 1998). La surgencia costera además determina en gran parte la variabilidad del ambiente físico y químico, en términos de temperatura, oxigenación, mezcla y disponibilidad de nutrientes (Escribano et al., 2004).

La alta variabilidad espacial y temporal del sistema de surgencia frente a Chile incide fuertemente en la dinámica del plancton (Escribano et al., 2016), con consecuencias en su estructura comunitaria (Anabalón et al., 2007; Riquelme-Bugueño et al., 2012). En términos espaciales la surgencia genera un fuerte efecto advectivo sobre el plancton (Morales et al., 2007). Mientras que la variación temporal, dependiendo del régimen de surgencia, puede afectar fuertemente los ciclos de vida de las especies del plancton (Hidalgo & Escribano, 2007).

A lo largo de la costa de Chile, el régimen de surgencia varía de acuerdo a los regímenes de viento (Strub et al., 1998), y esta condición también afecta la dinámica y ciclos de vida del zooplancton (Escribano et al., 2014). Toda esta variabilidad puede influir en la estructura comunitaria del zooplancton (Escribano et al., 2012), con consecuencias en sus tasas metabólicas (Donoso & Escribano, 2014). Sin embargo, tales efectos no han sido estudiados, incorporando ambos, la variabilidad regional y temporal de manera simultánea. En la región de surgencia, que está afectada a numerosas escalas de variabilidad, la estructura del zooplancton se modifica, y estos cambios pueden afectar

su metabolismo (Auel & Verheye, 2005), con consecuencias para el flujo de C y funcionamiento de la bomba biológica en estos sistemas (Del Giorgio & Duarte, 2002).

En el presente estudio, se realizaron una serie de experimentos destinados a estimar las tasas metabólicas de la comunidad del zooplancton, bajo una variedad de condiciones ambientales en dos sitios de surgencia: Mejillones (norte de Chile) y Concepción (centro-sur de Chile). El estudio apunta a establecer el rol de la variabilidad ambiental, derivada de la surgencia, en la modulación de la estructura comunitaria del zooplancton, y sus efectos sobre sus tasas metabólicas. El estudio contribuye así a entender como los cambios en intensidad de la surgencia pueden ejercer un efecto sobre el flujo de C en sistemas altamente productivos.

3.2.2. Métodos

Área de estudio y toma de muestra

El sistema de Corriente de Humboldt (HCS) es una región clave en términos de producción biológica y para la agregación de zooplancton en su zona costera (Escribano et al., 2004). En este trabajo, la toma de muestra y trabajo experimental se desarrolló en dos zonas con pulsos de surgencia. La primera en la zona norte del país, Bahía Mejillones (23°S), donde los eventos de surgencia son permanentes e intermitentes durante todo el año, a diferencia de lo que ocurre en la zona central, Bahía Coliumo (36°S), donde los eventos de surgencia son predominantemente estacionales. En ambas zonas se observan altas tasas de producción primaria (Daneri et al., 2000) (Fig. 3.1).

Para ambas zona, Mejillones y Coliumo, mediante el uso de perfilador CTD SeaBird SBE-19 Plus se registraron las propiedades de la columna de agua, temperatura (° C),

salinidad, conductividad, oxígeno disuelto (mg L^{-1}) y fluorescencia. Para este estudio se utilizó la información de temperatura y oxígeno.

Las muestras se colectaron mediante lances de red de plancton WP2 de tamaño de malla de 200 micras y 0.5 m de diámetro de abertura, equipado con un copo no filtrante de 2 L. Colectada la muestra, ésta se diluyó con agua de la superficie y se llevó a laboratorio donde se mantuvo en cámara fría, en oscuridad y a 12°C de temperatura mientras se preparaba el medio de incubación. Todas las muestras se obtuvieron durante el día. Las muestras de agua para las incubaciones fueron obtenidas usando botella Niskin de 10 L a una profundidad de 50m. Una vez finalizados los experimentos, la muestra se congeló para analizar posteriormente la composición del zooplancton mediante método automatizado ZooProces, luego de lo cual se estimó peso seco como describe Escribano et al. (2007).

Procedimiento experimental y análisis de estructura comunitaria

Para las estimaciones de respiración comunitaria, de la muestra viva se tomaron sub- muestras representativas de la comunidad zooplanctónica, se colocaron en contenedores de 500 ml y se agregó el medio de incubación, agua de mar filtrada, previamente, con filtro GF/F $0.2\ \mu\text{m}$ para reducir la respiración bacteriana. Se efectuaron mediciones continuas de oxígeno disuelto por un periodo aproximado de 4 horas mediante el uso de sensores ópticos Oxy-4 Micro, PreSens tipo aguja previamente calibrado. Los controles fueron medidos en frascos de 500 ml que contenían el mismo medio de incubación, bajo igual condición que los frascos experimentales. Todos los experimentos se realizaron bajo condición normóxica, a nivel de saturación de oxígeno y temperatura controlada en cámara fría (promedio de

16°C) y en oscuridad para evitar la producción de oxígeno por los organismos fotosintéticos eventuales.

Una vez terminadas las incubaciones las muestras fueron fijadas en formalina al 10% para posterior análisis de composición y abundancia de grupos zooplanctónicos, estimaciones de biomasa, a partir del tamaño de los organismos, y del espectro de tamaño, mediante el uso de método ZooScan y análisis automatizado de zooplancton como se describe en Medellín-Mora & Escribano (2013). La estructura de tamaño de la comunidad del zooplancton fue evaluada por los valores de la pendiente del espectro normalizado de tamaño del zooplancton. Estas pendientes se obtienen desde el análisis por ZooScan. Este método automatizado proporciona el espectro de tamaño de la muestra escaneada en términos del diámetro circular equivalente (ECD) de cada organismo y además la identificación taxonómica. A partir de cálculos de abundancia se estimaron valores de biomasa aproximados, de acuerdo al método descrito por Lehette y Hernández-León (2007).

Análisis de datos

Para determinar los cambios en la concentración de oxígeno, se plotearon las mediciones continuas con respecto al tiempo, para cada botella, y se ajustó una regresión lineal para estimar la pendiente, la cual se asume como la tasa de consumo de oxígeno para cada medición. De las mediciones continuas se excluyeron los primeros 30 minutos de las mediciones, los cuales corresponden al tiempo de aclimatación al medio de incubación. La respiración comunitaria (CR) se obtuvo al estandarizar la tasa de respiración con respecto al contenido de carbono. Todos los CR fueron corregidos a una temperatura de 15°C al aplicar un factor Q_{10} de 2 (Ikeda et al., 2000).

Con respecto a los espectros de tamaño, estos fueron obtenidos a partir de las mediciones arrojadas por el método automatizado ZooScan. Los datos fueron normalizados por transformación a \log_2 de la abundancia con respecto al \log_2 de la clase de tamaño. Se estimó la pendiente del espectro de tamaño (S) a partir de una regresión lineal.

La diversidad taxonómica (H) se estimó a partir del índice de diversidad de Shannon-Wiener como:

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

Usando la misma ecuación se determinó la diversidad de espectro de tamaño (Hs) en cada muestra.

Para testear los efectos de la estacionalidad, localidad, espectro de tamaño, diversidad de taxa y diversidad de espectro sobre CR se aplicó un análisis de varianza (ANOVA).

Se aplicó un modelo general lineal (GLM) para estimar la relación entre CR y descriptores comunitarios, usando la estacionalidad y localidad como variables categóricas. Para buscar el modelo lineal que mejor se ajuste a las variables taxonómicas y de tamaño de la comunidad, se aplicó un método de re-muestreo bootstrap (n = 1000).

3.2.3. Resultados y discusión

Condiciones ambientales.

Los perfiles verticales de temperatura y oxígeno, con profundidades variables de acuerdo a la zona de estudio, se muestran en la Fig. 3.2. Para los 50 m donde se

tomaron las muestras de zooplancton, se observa una clara estratificación térmica de la columna de agua para Mejillones, con una capa de mezcla somera en los primeros (<50 m). La temperatura mostró una variación entre 17-21° C entre enero y agosto (Fig. 3.2.a). Mientras tanto, el oxígeno mostró rangos entre 0.3-5.0 mg O₂ L⁻¹ Fig. 3.2b). En Coliumo, en cambio, se observa una capa de mezcla marcada durante abril (cerca de los 30 m) mientras que para junio y agosto la columna de agua está bien mezclada (Fig. 3.2c). La temperatura varió entre 12-14 °C entre periodos, mientras que el oxígeno mostró diferencias entre 6-1 mg O₂ L⁻¹ (Fig. 3.2d).

Resultados experimentales

En la Tabla 1 encontramos un resumen de los experimentos realizados en Mejillones y Coliumo, donde se incluyen el periodo de muestreo, las condiciones de incubación y el número de réplicas para cada experimento.

El consumo de oxígeno en función del tiempo para todos los experimentos se muestran en la Fig. 3 y Fig. 4, para Mejillones y Coliumo respectivamente. Las regresiones lineales se ajustan significativamente a la disminución del oxígeno con respecto al tiempo de incubación, mientras que los coeficientes de regresión (r^2) fueron entre 0.8 y 0.9 en Mejillones (Fig. 3) y entre 0.6 y 0.9 en Coliumo (Fig. 4). Para estimar la tasa de respiración de cada experimento se utilizaron los valores absolutos de las pendientes de estas regresiones.

La tasa de respiración comunitaria (CR), estandarizada por biomasa, varió entre 11.1 y 157.0 $\mu\text{g O}_2 \text{ mgC}^{-1} \text{ h}^{-1}$ con una media general de 108.8 $\mu\text{g O}_2 \text{ mgC}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Tabla 2).

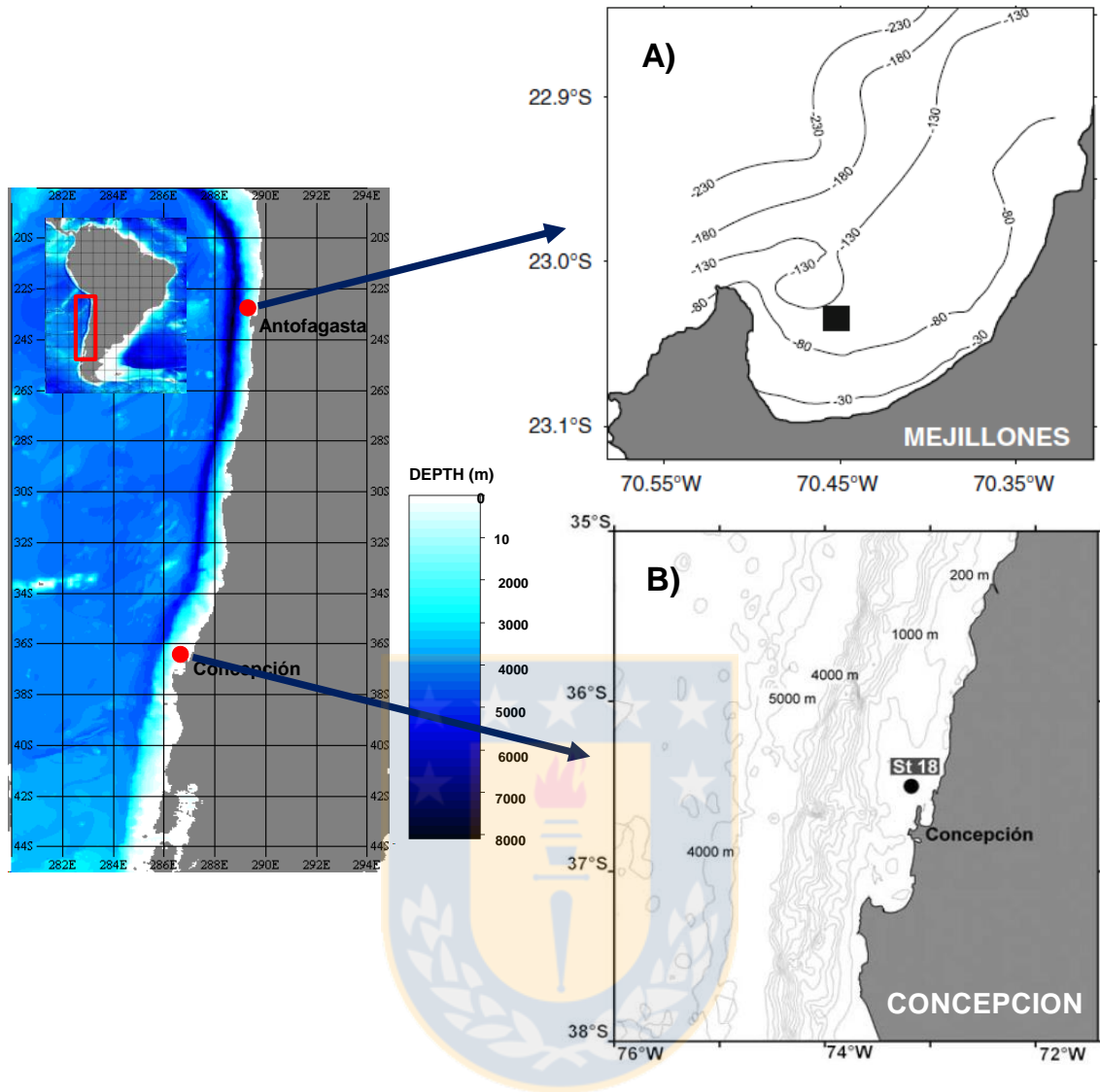
A partir del análisis automatizado con ZooProcess se obtuvo la composición de taxa y espectros de tamaño, mediante los cuales se estimó la diversidad de taxa (H) y

diversidad de tamaños (HS) (Tabla 2). Utilizando los mismos datos de espectro de tamaño, se estimó el espectro de tamaño normalizado para cada muestra, donde se puede observar una clara disminución de la abundancia de zooplancton en función del tamaño, mediante espectros de tamaño log-normalizado ajustados por regresión lineal con r^2 entre 0.4 y 0.6 para Mejillones (Fig. 5), mientras que en Coliumo los valores variaron entre 0.8 y 0.9 (Fig. 6).

Para probar el efecto de la estacionalidad y localidad sobre CR, S, H y HS se aplicó un análisis de varianza (ANOVA), donde se observa un efecto significativo de S y HS sobre la respiración comunitaria (CR), pero no hay diferencias significativas para la estacionalidad y localidad (Tabla 3)

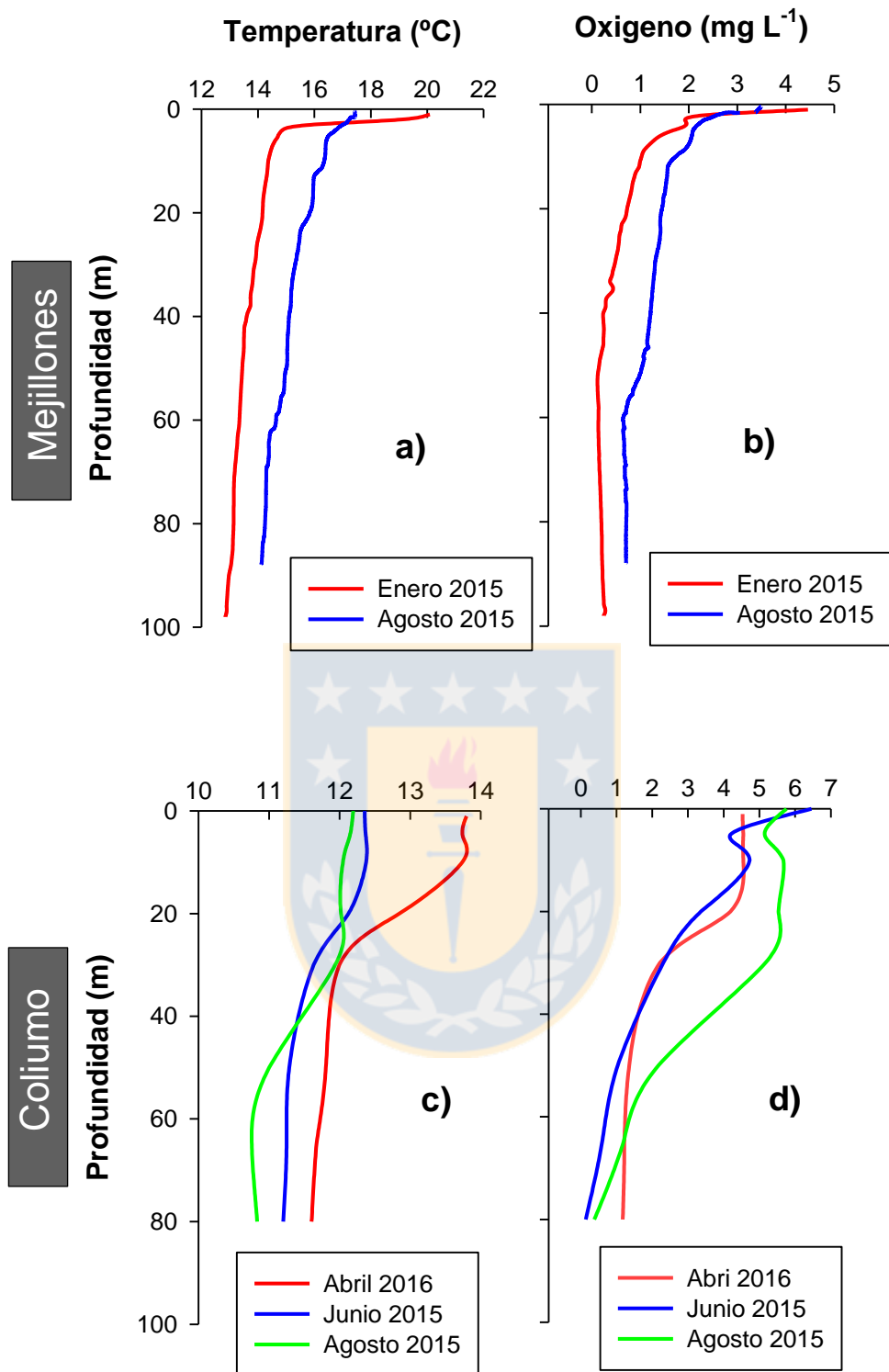
En la Fig. 7 se probó el efecto de S, H y HS sobre CR. Para la localidad de Mejillones, una aparente relación negativa se observa entre CR y el valor absoluto de S y HS (Fig. 7a y Fig. 7c), mientras que H no mostró ningún efecto significativo sobre CR (Fig. 7b). Coliumo, en cambio no muestra una clara relación entre las variables (Fig. 7d a Fig. 7f). Se aplicó un modelo general lineal (GLM), el cual resultó con efectos significativos de la pendiente del espectro de tamaño (S), y efectos altamente significativos de H, HS, localidad y estación sobre CR.

La diferencia entre composición taxonómica y abundancia relativa para ambas localidades se observa en la Fig. 8. Los copépodos pequeños fueron dominantes (>60%) en ambas localidades, y en los distintos periodos, mientras que la presencia de los otros taxa fue variable entre estos factores.



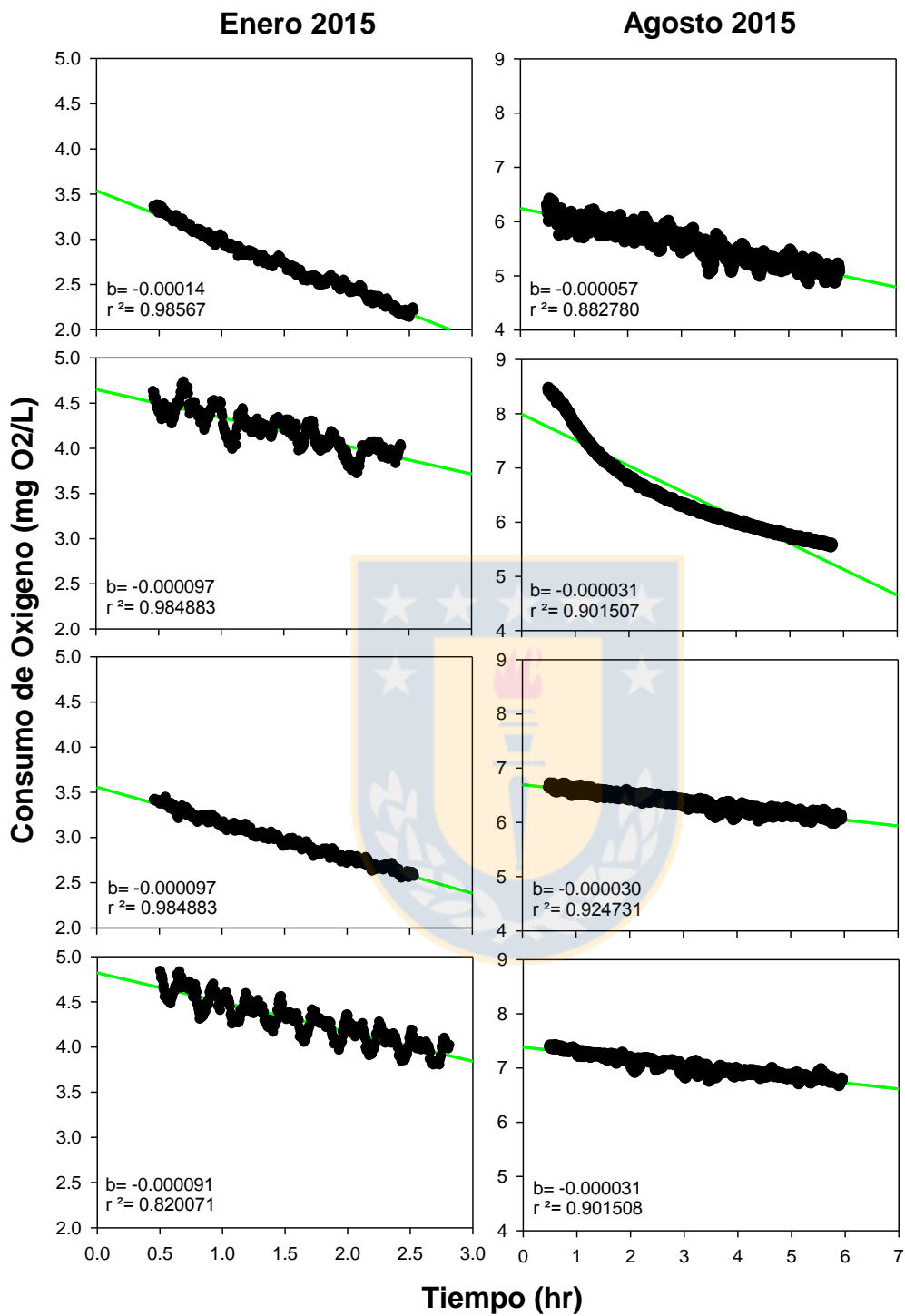
Fuente: Elaboración propia

Figura 1: Zona de surgencia costera donde se realizaron experimentos, a) Bahía Mejillones, norte de Chile, b) Bahía Coliumo, centro-sur de Chile.



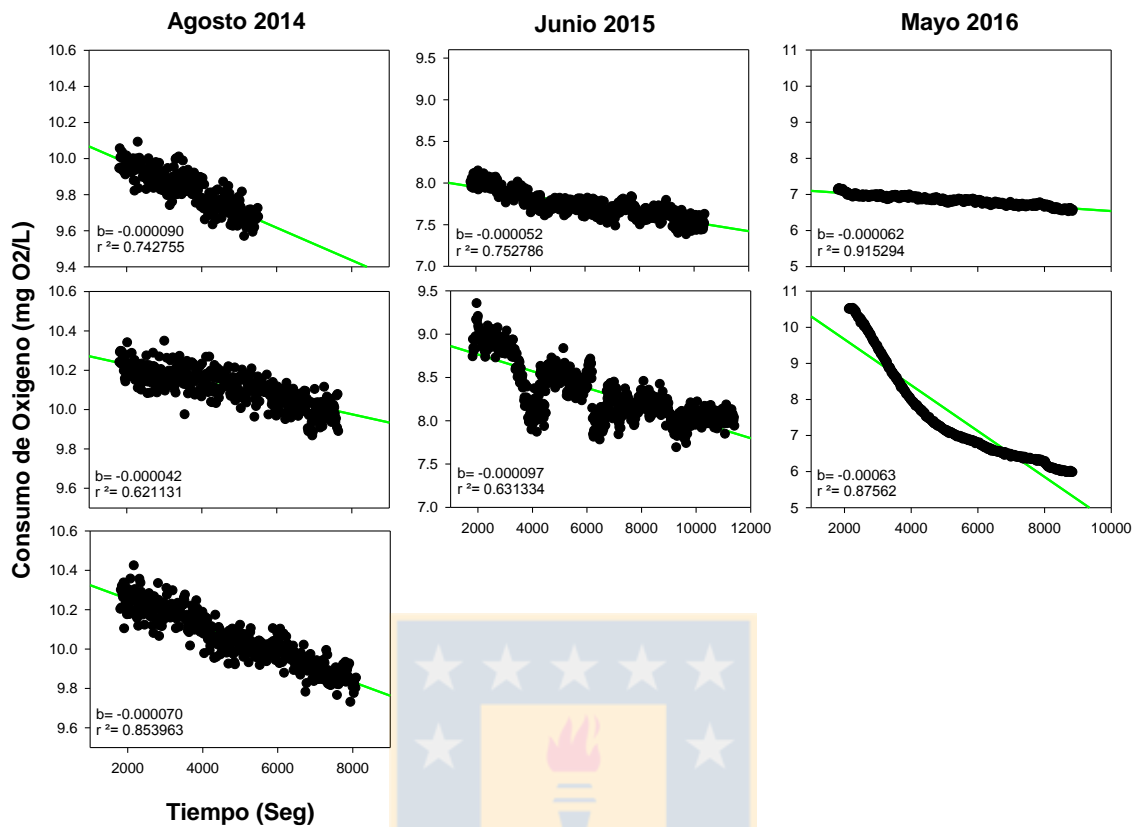
Fuente: Elaboración propia

Figura 2: Perfiles verticales de temperatura y oxígeno disuelto obtenido para las dos localidades, Mejillones y Coliumo.



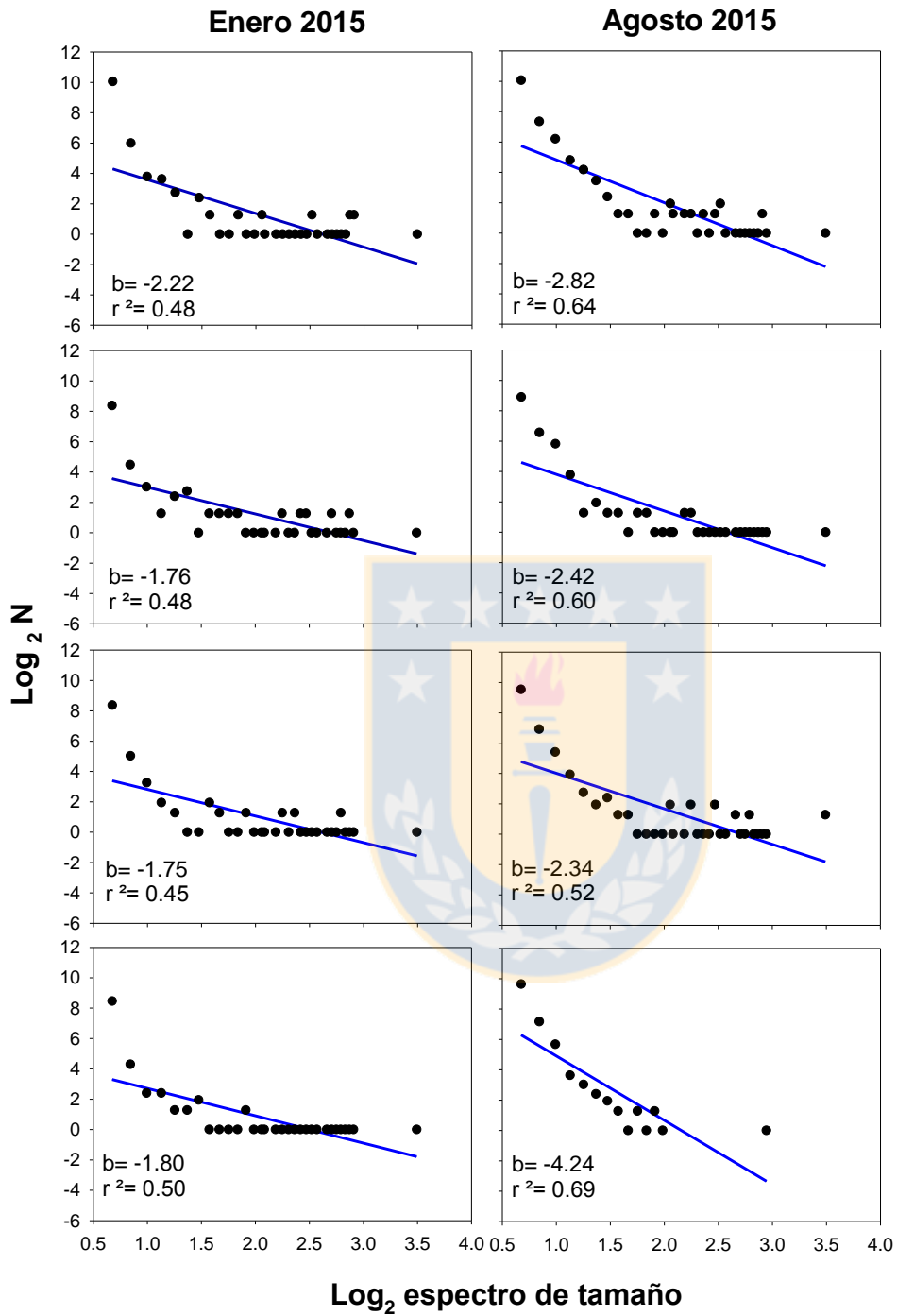
Fuente: Elaboración propia

Figura 3: Consumo de oxígeno en función del tiempo de incubación durante los experimentos de respiración comunitaria realizado en Mejillones.



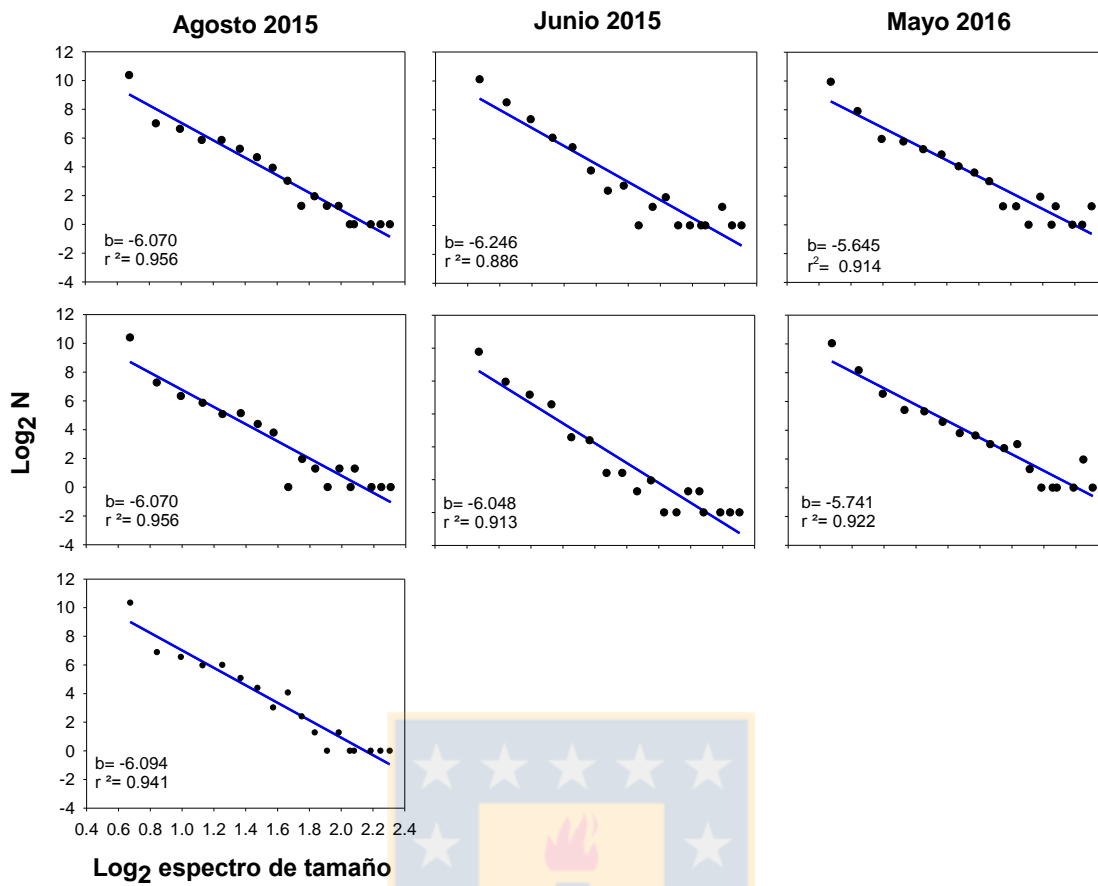
Fuente: Elaboración propia

Figura 4: Consumo de oxígeno en función del tiempo de incubación durante los experimentos de respiración comunitaria realizado en Coliumo.



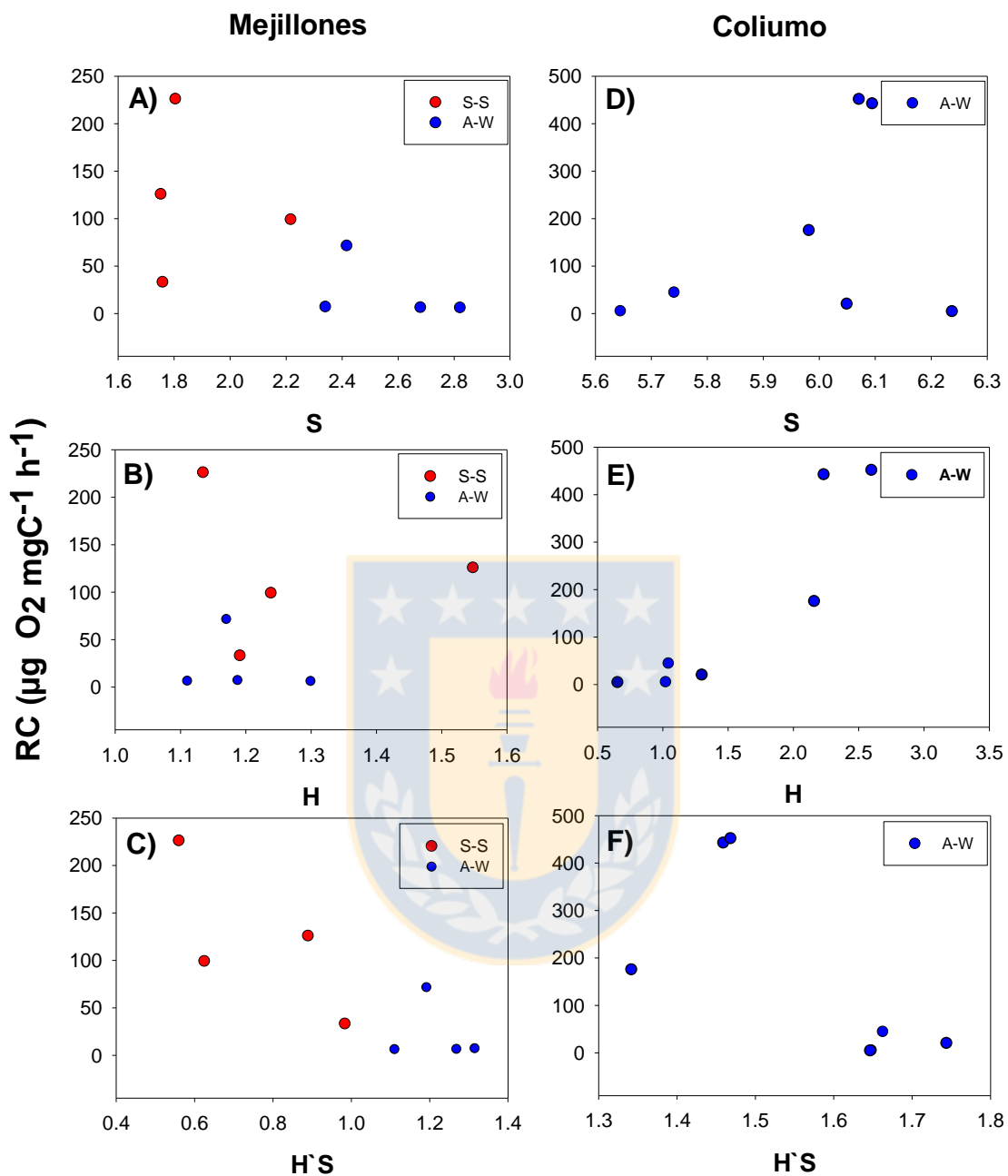
Fuente: Elaboración propia

Figura 5: Espectros de tamaño normalizado de la comunidad del zooplancton obtenidos en Mejillones.



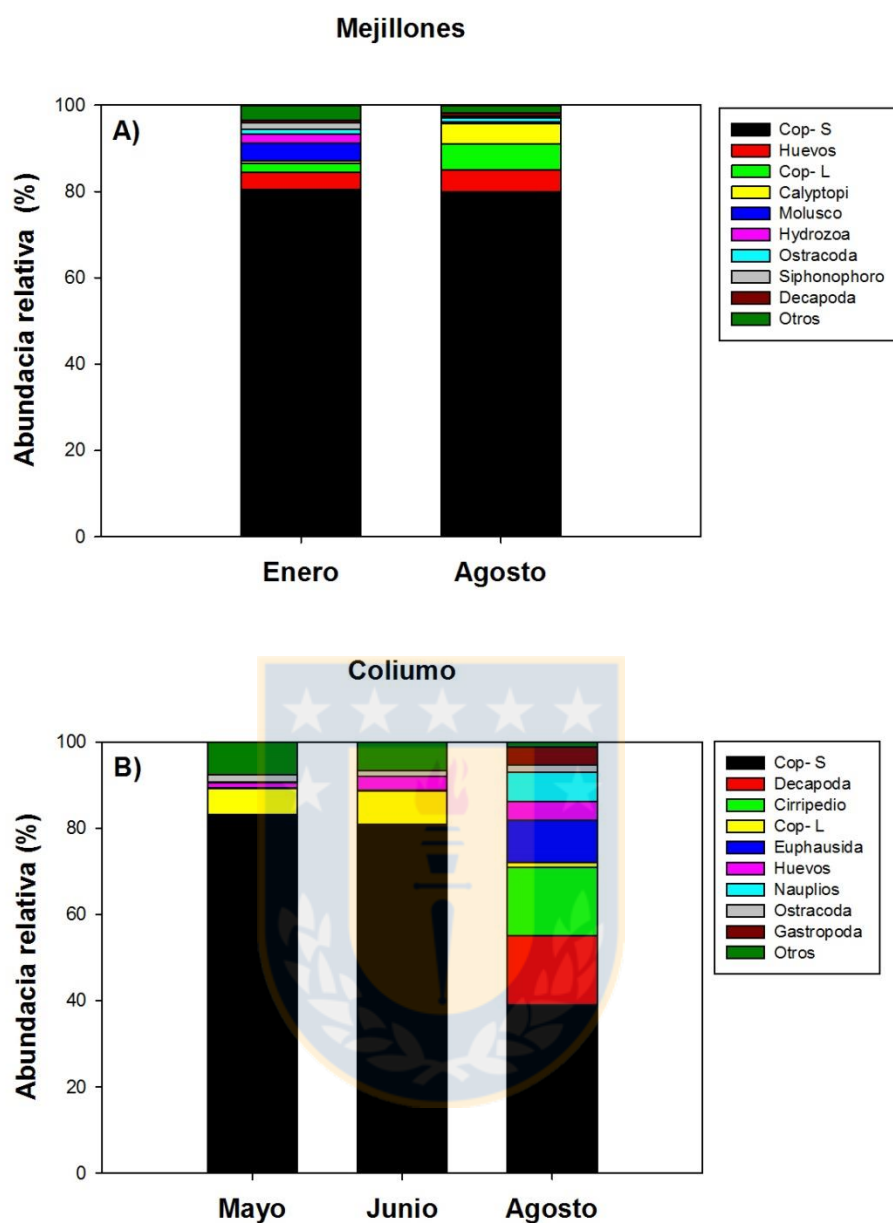
Fuente: Elaboración propia

Figura 6: Espectros de tamaño normalizado de la comunidad del zooplancton obtenidos en Coliumo.



Fuente: Elaboración propia

Figura 7: Respiración comunitaria del zooplancton (CR) en función de descriptores comunitarios en las dos regiones de estudio, Mejillones y Coliumo.



Fuente: Elaboración propia

Figura 8: Composición de la comunidad zooplanctonicaa (abundancia relativa) para las muestras obtenidas en a) Mejillones y b) Coliumo. Cop.-S= Copépodo de tamaño pequeño, Cop.-L= Copépodo de tamaño grande.

Tabla 1: Resumen de los experimentos realizados en Mejillones y Coliumo para estimar la respiración de la comunidad (CR). La temperatura de incubación y el oxígeno corresponden a valores iniciales de cada experimento.

Location	Season	Dates	DO (mg O ₂ L ⁻¹)	Incubation Temperature (°C)	Number of Replicates
Mejillones	Summer	January 2015	3.8- 6	15	4
	Winter	August 2015	6-9	18	4
Coliumo	Winter	June 2015	8-10	20	4
	Winter	August 2015	7-10	13	4
	Autumn	April 2016	7-9	13.4	2

Fuente: Elaboración propia



Tabla 2: Respiración comunitaria (CR) (media \pm DE) asociada a la estructura comunitaria para a localidad de Mejillones y Coliumo. S = Pendiente del espectro de tamaño del zooplancton, H = Índice de diversidad de taxones (Shannon-Wiener), HS = Índice de diversidad de tamaños.

Location	Season	CR ($\mu\text{g O}_2 \text{ mgC}^{-1} \text{ h}^{-1}$)	Slope of spectra	H	H`S	N (ind.L ⁻¹)
Mejillones	High-upwelling	80.1 \pm 121.3	1.9	1.3	0.8	407.8
	Low- upwelling	32.4 \pm 29.4	2.6	1.2	1.2	701.3
Coliumo	Low- upwelling	11.1 \pm 12.8	6.1	1.0	1.7	3597.5
	Low- upwelling	157.0 \pm 357.0	6.1	2.3	1.4	980
	High- upwelling	27.8 \pm 25.3	5.7	1.0	1.7	3265

Fuente: Elaboración propia

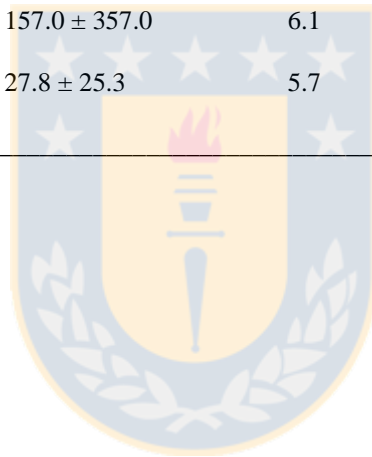


Tabla 3: ANOVA de dos vías para testear el efecto de la localidad y estacionalidad sobre la respiración comunitaria (CR) la pendiente del espectro del tamaño (S), el índice de diversidad del zooplancton (H) y el índice de diversidad del tamaño del zooplancton (HS).

Dependent Variable	Source of Variance	d.f.	F-ratio	P-value
Community respiration	Season	1	0.15	0.71
	Located	1	0.01	0.92
S		1	1443.1	0.00
H		1	0.524	0.53
HS		1	52.43	0.00

Fuente: Elaboración propia



Tabla 4: Modelo lineal general GLM ajustado con re-muestreo bootstrap ($n = 1000$) para probar los efectos lineales de pendiente del espectro de tamaño (S), índice de diversidad de taxa (H) y el índice de diversidad del espectro de tamaño (HS) sobre la respiración comunitaria (CR).

Source of variance	D.f	F-ratio	P-value
S	1	4.20	0.04
H	1	1023.93	0.00
H`S	1	257.83	0.00
Located	1	21.92	0.00
Season	1	9.74	0.00
Error	994		

Fuente: Elaboración propia



4. Discusión general

La respiración comunitaria del zooplancton está sujeta a muchos factores internos y externos, de los cuales algunos se pueden controlar en experimentos y otros no. Muchos experimentos realizados con zooplancton han evaluado el efecto de la temperatura sobre el metabolismo y tasa de respiración (Childress, 1975; Ikeda et al., 2000). Algunos factores internos no controlados son, por ejemplo, las condiciones nutricionales y fisiológicas de los organismos al momento de muestreo (Ikeda et al., 2000). También se deben considerar los efectos de muestreo y manipulación y efecto enclaustramiento en microcosmos, o conocido como efecto “botella” (Hernández-León & Ikeda., 2005). Al respecto, los experimentos en el presente estudio se diseñaron de tal manera que pudiesen reducir al máximo los sesgos generados por estos factores no controlados. Sin embargo, parte de la varianza que los datos exhiben puede ser atribuida al efecto de estas fuentes de variación no controladas.

En relación a los sistemas estudiados, se debe notar que la región de montes submarinos presenta tasas de respiración C- específicas mucho menores que aquellas de la zona de surgencia. Al respecto, se reconoce que la respiración del plancton en océano abierto ha sido difícil de medir por sus bajos valores (Del Giorgio & Duarte, 2002). Por tal razón, se justifica que las densidades utilizadas en los experimentos superaran en casi un orden de magnitud a aquellas observadas in situ. Por otra parte, en la zona de surgencia, las altas tasas de respiración, permitieron utilizar densidades menores para obtener consumos medibles por los microsensors de oxígeno, aunque también superiores a aquellas usualmente in situ. Mayores densidades son necesarias para obtener estimaciones para períodos de incubación cortos (<6 h), evitando así un tiempo excesivo de confinación de los organismos.

En las regiones oceánicas la proporción de biomasa respirada por el zooplancton está en un rango de 1% hasta más del 50% (Del Giorgio & Duarte, 2002). En este estudio la estimación fue en el rango de 2% a 14% en una base diaria sobre los montes submarinos, revelando un metabolismo reducido y posiblemente reflejando la condición oligotrófica de la región.

En la zona de surgencia, considerada un sistema eutrófico, se estimó para Mejillones una tasa respiratoria con máximo de 18% de biomasa diaria, mientras que en Coliumo esta fue cercana al 8%. Estas estimaciones no obstante pueden variar fuertemente producto de la variabilidad de la surgencia y localidad. Ciertamente existe una componente estacional que puede afectar el metabolismo del zooplancton, derivada de las adaptaciones de los organismos a la condición estacional (Dam, 2013), o producto de sus ciclos biológicos y la ontogenia (Auel et al., 2005). La presencia de la zona de mínimo de oxígeno en el área de surgencia que se hace más somera en primavera-verano puede también afectar las tasas metabólicas del zooplancton (Chiledress, 1975; Donoso & Escribano, 2014).

Las estimaciones de CR sugieren que su flujo de C es importante, dado que la respiración implica el retorno a inorgánico de una fracción del C fijado vía producción primaria, y por lo tanto afectando la eficiencia de la bomba biológica de C. Al respecto, se debe considerar que el CR total medido ($CR * BM$) solo considera la respiración de organismos metazoos del mesozooplancton, y si a esto le sumáramos la respiración de otras fracciones del plancton, incluyendo unicelulares se puede inferir que la respiración ejerce un efecto substancial en el funcionamiento de la bomba biológica de C. En este contexto, se sugiere que un ecosistema puede ser fuente o sumidero de CO_2 , dependiendo del balance entre la producción primaria y la respiración (Del Giorgio & Duarte, 2002). Este balance puede ser alterado frente a cambios notables en las tasas de

respiración planctónica, que es el componente menos estudiado. En el mismo sentido, es entonces importante hacer esfuerzo para conocer los factores y mecanismos que modulan la respiración, a un nivel similar o equivalente a aquel invertido en el estudio de la producción primaria. Cuánto del C producido por el fitoplancton es respirado por el metazooplancton, es entonces un tema relevante del punto de vista de la bomba biológica. En los montes submarinos se estimó que un equivalente de hasta un 5% de C producido por fitoplancton es respirado por el metazooplancton. En la zona de surgencia las estimaciones son cerca de 10% para Mejillones y 4% para Coliumo. De la misma manera que para la biomasa total de zooplancton respirada, estos valores también sugieren un rol significativo de la respiración del zooplancton para el flujo de C fijado por el fitoplancton, si consideramos que se debiera incluir parte de la biomasa de la comunidad de zooplancton no muestreada en nuestros experimentos (Ej. Macrozooplancton), además de otros metazoos del microzooplancton y micronecton, quienes también son receptores de C producido por los autótrofos.

El rol de la estructura comunitaria del zooplancton (tamaño-taxonómica) que afecta su respiración ha sido un componente crítico en otros estudios (Ikeda et al. 2000, Peter et al. 2005). El efecto de la estructura en tamaño sobre las tasas metabólicas ha sido por mucho tiempo examinado y enfatizado (Banse 1982, Hernandez & Ikeda 2005). Sin embargo el rol de la composición taxonómica ha sido raramente considerado (Ikeda et al. 2001, Donoso and Escribano, 2014). En realidad, la estructura en tamaño está muy relacionada a la composición taxonómica. En el caso de los montes submarinos copépodos pequeños dominaron la comunidad en toda la zona de estudio, aunque otros taxa cambiaron considerablemente entre montes, por lo cual una parte importante de la varianza en CR se debió a cambios en taxa diferentes a copépodos pequeños. Se debe reconocer, no obstante que la relación entre CR y la diversidad de

taxa fue débil estadísticamente. Al respecto, la relación negativa entre CR y la pendiente del espectro de tamaño no es simple de explicar. Un incremento en el valor absoluto de la pendiente (valores más negativos) indican un espectro más inclinado, reflejando dominancia de clases de tamaño pequeñas, o alternativamente la ausencia de clases de tamaños grandes. Mayores valores de CR se esperan bajo dominancia de clases pequeñas, desde una perspectiva alométrica (Banse 1982, Ikeda et al. 2000), pero puede ser también que la ausencia de organismos de mayor tamaño determina CR. El muestreo diurno y la baja velocidad de arrastre de la red pueden afectar la composición de las muestras. Dado que en condiciones diurnas los organismos más grandes se encuentran a profundidades mayores (>50 m) debido a sus migraciones diurnas-nocturnas, y que además organismos de mayor tamaño pueden evadir la red de muestreo. Entonces el efecto de una comunidad representativa del espectro de tamaño debe ser investigado en mayor detalle.

Considerando los temas previamente discutidos, el estudio revela que la estructura comunitaria, especialmente referida a la estructura en tamaño, ejerce un efecto significativo sobre la respiración del zooplancton. Aunque los efectos de la diversidad taxonómica fueron débiles en algunos casos, se debe considerar que la composición de taxa puede ser el mayor factor que altera el espectro de tamaño, de tal manera que ambos componentes están muy asociados. El hecho que la estructura comunitaria explica gran parte de la varianza en CR, nos indica que cualquier proceso o factor que modifique la composición de taxa o espectro de tamaño, tendrá un efecto importante en el flujo de C y el funcionamiento de la bomba biológica de C. Este es un tema crítico para un océano sujeto a cambios climáticos globales, dada la evidencia que sugiere que el plancton puede ser modificado producto del calentamiento global, la desoxigenación, o cambios en su espectro de alimento.

5. Conclusiones

- Las tasas de respiración comunitaria del mesozooplancton son variables en el espacio y el tiempo, al contrastar una región oligotrófica oceánica de montes submarinos y la zona de surgencia costera de Chile en períodos distintos.
- La respiración comunitaria contribuye significativamente a la utilización del C proveniente del fitoplancton en los montes submarinos y en sistemas eutróficos de surgencia costera.
- Si bien se reconoce el efecto de factores externos e internos que pueden modificar las tasas metabólicas del zooplancton, una fracción significativa de sus varianzas se explican por efecto de cambios en la estructura comunitaria del zooplancton, en términos del espectro de tamaño y diversidad de taxa.
- Estos resultados sugieren que la hipótesis planteada debe ser rechazada, dado que las variaciones de CR no son independientes a los cambios en el espectro de tamaño y composición de taxa del zooplancton.

6. Referencias

- Anabalón, V., C.E. Morales, R. Escribano & M. A.Varas., 2007. The response of nano- and microplanktonic assemblages in the upper layer (0-30 m) to varying oceanographic conditions in the upwelling area off Concepción, central Chile. *Progr. Oceanogr.* 75: 396-414.
- Andrade, I., S. Hormazábal & V. Combes., 2014. Intrathermocline eddies at the Juan Fernandez Archipelago, southeastern Pacific Ocean. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 42:888-906.
- Andrade, I., S. Hormazábal & M.A. Correa-Ramírez., 2012. Ciclo anual de la clorofila-a satelital en el archipiélago de Juan Fernández (33°S). *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 40: 657-667.
- Auel, H., W. Hagen, W. Ekau & H.M. Verheye., 2005. Metabolic adaptations and reduced respiration of the copepod *Calanoides carinatus* during diapause at depth in the Angola-Benguela Front and northern Benguela upwelling regions. *Afr. J. Mar. Sci.* 27: 653-657.
- Balkanski, Y., P. Monfray, M. Batle & M. Heimann., 1999. Ocean primary production derived from satellite data: An evaluation with atmospheric oxygen measurements. *Glob. Biogeochem. Cycles* 13: 257-271.
- Banse, K., 1982. Mass-scaled rates of respiration and intrinsic growth in very small invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 9: 267-283.
- Beaugrand, G., & P.C. Reid., 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology* 9: 801-817
- Benfield, M., P. Grosjean, P. F. Culverhouse, X. Irigoien, M.E. Sieracki, A. Lopez-Urrutia, H.G. Dam, Q. Hu, C. Davis, A. Hansen, C.H. Pilskalns, M. Riseman, H. Schultz, P.E. Utgoff & G. Gorsky., 2007. Research on Automated Plankton Identification (RAPID). *Oceanography*, 20: 172-187.
- Bianchi, D., A. R. Babbin & E. D. Galbraith., 2014. Enhancement of anammox by the excretion of diel vertical migrators. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111(44): 15653-15658.
- Bidigare, R. 1983. Nitrogen excretion by marine zooplankton, p. 385-409. In E. Carpenter and D. Capone [eds.], *Nitrogen in the marine environment*. Academic Press.
- Brown, J. H., J. Gillooly, A.P. Allen, M. Savage, G.B. West., 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7): 1771-1789.
- Calder, W. A. III., 1984. *Function and Life History*. Harvard University Press, Cambridge.
- Cañete, J., V. Häussermann., 2012. Colonial life under the Humboldt Current System: Deep-sea corals from O'Higgins I seamount. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 40:467-472.

CBD., 2009. Azores Scientific Criteria and Guidance for Identifying Ecologically or Biologically Significant Areas and Design Representative Networks of Marine Protected Areas in the Open Ocean Waters and Deep-sea habitats. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montréal, Canada.

Childress, J. J., 1975. The respiratory rates of midwater crustaceans as a function of depth of occurrence and relation to the oxygen minimum layer off southern California. *Comp. Biochem. Physiol.*, 50A:787–799.

Clark, M., Rowden, A., Schlacher, T., Williams, A., Consalvey, M., Stocks, K., Rogers, A., O'Hara, T., White, M., Shank, T., Hall-Spencer, J., 2010. The Ecology of Seamounts: Structure, Function, and Human Impacts. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 2: 253–78.

Daneri, G., V. Dellarossa, R. Quiñones, B. Jacob, P. Montero & O. Ulloa. 2000. Primary production and community respiration in the Humboldt Current System off Chile and associated oceanic areas. *Marine Ecology Progress Series* 197, 41-49.

Dam, H., 2013. Evolutionary Adaptation of Marine Zooplankton to Global Change. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2013. 5:349–70

Del Giorgio, P. a, Duarte, C.M., 2002. Respiration in the open ocean. *Nature*, 420: 379–384.

Donoso, K., Escribano, R., 2014. Mass-specific respiration of mesozooplankton and its role in the maintenance of an oxygen-deficient ecological barrier (BEDOX) in the upwelling zone off Chile upon presence of a shallow oxygen minimum zone. *J. Mar. Sys.* doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.05.011.

Dower, J.F., Mackas, D.L., 1996. "Seamount effects" in the zooplankton community near Cobb Seamount. *Deep-Sea Res.*, 43: 837-858.

Escribano, R. Bustos-Ríos, E. Hidalgo & P. Morales, C.E. 2016. Non-limiting food conditions for growth and production of the copepod community in a highly productive upwelling zone. *Continental Shelf Research*. 126: 1-14.

Escribano, R., P. Hidalgo, V. Valdés & L. Frederick., 2013. Temperature effects on development and reproduction of copepods in the Humboldt Current: the advantage of rapid growth. *J. Plankton Res.* 0(0): 1–13

Escribano, R. & Morales C.E., 2012. Spatial and temporal scales of variability in the coastal upwelling and coastal transition zones off central-southern Chile (35–40°S). *Progress in Oceanography*. doi:10.1016/j.pocean.2011.07.019. ISI

Escribano, R., Sabatini, M., Hidalgo, P. 2009. Crecimiento, desarrollo, fecundidad y producción del mesozooplancton. En: Alder, V., Morales, C. 2009. Manual de métodos para el estudio de sistemas planctónicos marinos.

Escribano, R., Hidalgo, P., González, H., Giesecke, R., Riquelme-Bugueño, R., Manríquez, K., 2007. Seasonal and interannual variation of mesozooplankton in the coastal upwelling zone off central-southern Chile. *Prog. Oceanogr.* 75: 470-485.

- Escribano, R., Daneri, D., Farías, L., Gallardo, V.A., González, H.E., Gutierrez, D., Lange, C., Morales, C.E., Pizarro, O., Ulloa, O. & M. Braun. 2004. Biological and chemical consequences of the 1997-98 el niño in the Chilean coastal upwelling system: a synthesis. *Deep-Sea Research Part II*. Vol 51 (20-21): 2389-2411
- Escribano, R. 1998. Population dynamics of *Calanus chilensis* from northern Chile. *Fisheries Oceanography* 7: 245-251.
- Fry, B. & R. A. Quiñones., 1994. Biomass spectra and stable isotope indicators of trophic level in zooplankton of the Northwest Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 112 (1-2): 201-204.
- Hernández-León, S., Ikeda, T., 2005. A global assessment of mesozooplankton respiration in the ocean. *J. Plankton Res.* 27: 153-158.
- Hidalgo, P. & Escribano, R. 2007. Coupling of life cycles of the copepods *Calanus chilensis* and *Centropages brachiatus* to upwelling induced variability in the central-southern region of Chile. *Progress in Oceanography* 75: 501-517
- Hochachka, P. W., Somero, G. N., 1984. *Biochemical Adaptation*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Ikeda, T., Torres, J. J., Hernández-León, S., Geiger, S. P., 2000. Metabolism. In R. P. Harris, P. H. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal, and M. Huntley (eds) *ICES Zooplankton Methodology Manual*. Academic Press, San Diego, pp. 455-532.
- Ikeda, T., Kanno, Y., Ozaki, K., Shinada, A., 2001. Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature. *Mar. Biol.*, 139:587-596.
- Kvile, K. O., Taranto, G. H., Pitcher, T. J., Morato, T., 2014. A global assessment of seamount ecosystems knowledge using an ecosystem evaluation framework. *Biol. Conserv.* 173:108-120.
- Le Borgne, R., and M. Rodier. 1997. Net zooplankton and the biological pump: a comparison between the oligotrophic and mesotrophic equatorial Pacific. *Deep Sea Res., Part II*. 44: 2003-2023
- Lehette, P., Hernández-León, S. 2009. Zooplankton biomass estimation from digitized images: a comparison between subtropical and Antarctic organisms. *Limnol. Oceanogr. Methods*, 7, 2009: 304-308
- López-Urrutia, A., San Martín, E., Harris, R.P., Irigoien, X., 2006. Scaling the metabolic balance of the oceans. *PNAS*, 103:8739-8744.
- Marín, V., R. Escribano, L.E. Delgado, G. Olivares & P. Hidalgo. 2001. Nearshore circulation in a coastal upwelling site off the northern Humboldt Current System. *Cont. Shelf Res.*, 21: 1317-1329.
- Martin, B., Christiansen, B., 2009. Distribution of zooplankton biomass at three seamounts in the NE Atlantic. *Deep-Sea Res. Part II* 56:2, 671-2,682

Medellin-Mora, J. & Escribano, R., 2013. Análisis automático de zooplancton utilizando imágenes digitalizadas: estado del conocimiento y perspectivas en Latinoamérica. *Latin American Journal of Aquatic Research* 41: 29-41.

Morales, C.E., González, H.E., Hormazabal, S.E., Yuras, G., Letelier, J., Castro, L.R., 2007. The distribution of chlorophyll-a and dominant planktonic components in the coastal transition zone off Concepción, central Chile, during different oceanographic conditions. *Progress in Oceanography* 75(3), 452-469.

Neter, J., Kutner, M.H., Nachtsheim, C.J., Wasserman, W. 1996. *Applied linear statistical models*. 4th edition Irwin, McGraw-Hill.

Parin, N.V., Mironov, A.N., Nesis, K.N., 1997. Biology of the Nazca and Sala y Gomez Submarine Ridges, an outpost of the Indo-West Pacific Fauna in the Eastern Pacific Ocean: composition and distribution of the fauna, its communities and history. *Adv. Mar. Biol.* 32: 145–242.

Pérez-Aragón, M., C. Fernandez, and R. Escribano., 2011. Nitrogen excretion by mesozooplankton in a coastal upwelling area: Seasonal trends and implications for biological production. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 406: 116–124.

Perez-Matus, A., Ramírez, F., Eddy, T., Cole, R., 2014. Subtidal reef fish and macrobenthic community structure at the temperate Juan Fernandez Archipelago, Chile. *Lat. J. Aquat. Res.* 42:814-826.

Peter J., Williams, B., del Giorgio, P.A., 2005. Respiration in aquatic ecosystems: history and background. In: del Giorgio & Williams (Eds.) *Respiration in Aquatic Ecosystems*. Oxford University Press, NY, USA, 315 pp.

Peters, R.H., 1986. *The ecological implications of body size*. Cambridge University studies in ecology.

Pitcher, T.J., Bulman, C., 2007. Raiding the larder: a quantitative evaluation framework and trophic signature for seamount food webs. In: Pitcher, T.J., Morato, T., Hart, P.J.B., Clark, M.R., Haggan, N., Santos, R.S. (Eds.), *Seamounts: Ecology, Conservation and Management*. Fish and Aquatic Resources Series 12. Blackwell, Oxford, UK, pp. 282–296.

Preissier, E. & J. Orrock., 2012. The allometry of fear: Interspecific relationships between body size and response to predation risk. *Ecosphere* 3:77.

Raimbault, P., Garcia, N., 2008. Evidence for efficient regenerated production and nitrogen fixation in nitrogen-deficient waters of the South Pacific Ocean: impact on new and export production estimates. *Biogeosciences*, 5: 323-338.

Richardson, A. J., 2008. In hot water: Zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science*. 65(3): 279–295.

Riquelme-Bugueño, R., Nuñez, S., Jorquera, E., Valenzuela, L., Escribano, R., Hormazabal, S., 2012. The influence of upwelling variation on the spatially-structured euphausiid community off central/southern Chile. *Progress in Oceanography* 92-95, 146-165.

- Rodríguez, L., Marin, V., Farias, M., Oyarce, E., 1991. Identifications Identification of an upwelling zone by remote sensing and in situ measurement: Mejillones del Sur Bay (Antofagasta- Chile). *Scientia Marina* 55: 467-473.
- Rogers, A.D., 1994. The biology of seamounts. *Adv. Mar. Biol.* 30:305–50.
- Saiz, E & A. Calbet., 2007. Scaling of feeding in marine calanoid copepods. *Limnol. Oceanogr.*, 53: 668-675.
- Saltzman, J., Wishner, K.F., 1997. Zooplankton ecology in the eastern tropical Pacific ocean minimum zone above a seamount: 1. General trends. *Deep-Sea Res.* 44: 907-930.
- Sanae, Ch. & T. Saino., 2002. Interdecadal change in the upper water column environment and spring diatom community structure in the Japan Sea: an early summer hypothesis. *MEPS* 231: 23-35.
- Seibel, B. A., 2011. Critical oxygen levels and metabolic suppression in oceanic oxygen minimum zones. *J. Exp. Biol.* 214: 326-336.
- Siuda, A. & H. Dam., 2010. Effects of omnivory and predator–prey elemental stoichiometry on planktonic trophic interactions. *Limnol. Oceanogr.*, 55(5): 2107–2116.
- Skjoldal, H. R., Båmstedt, U., Klinken, J., Laing A., 1984. Changes with time after capture in the metabolic activity of the carnivorous copepod *Euchaeta norvegica*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 83: 195–210.
- Sobarzo, M., Bravo, L., Donoso, D., Garces-Vargas, J. & Schneider, W., 2007. Coastal upwelling and seasonal cycles that influence the water column over the continental shelf off central Chile. *Progress in Oceanography* 75: 363–382
- Sobarzo, M. and L. Djurfeldt., 2004. Coastal upwelling process on a continental shelf limited by submarine canyons, Concepción, Chile Central. *J. of Geophysical Res.* 109.
- Staudigel, H., Koppers, A.A.P., Lavelle, J.W., Pitcher, T.J., Shank, T.M., 2010. Defining the word “Seamount”. *Oceanography* 23, 20–21.
- Stramma L., Schmidtko S., Levin, S., Johnson G., 2010. Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts. *Deep-Sea Research I* doi:10.1016/j.dsr.2010.01.005
- Strub, P., J. Mesias, V. Montecinos, J. Rutliant & S. Salinas., 1998. Coastal ocean circulation off western South America. *The Sea* 11: 273-313.
- Tiano, L., Emilio Garcia-Robledo, Tage Dalsgaard, Allan H. Devol, Bess B. Ward, Osvaldo Ulloa, Donald E. Canfield, Niels Peter Revsbech., 2014. Oxygen distribution and aerobic respiration in the north and south eastern tropical Pacific oxygen minimum zones. *Deep-Sea Research*: 173–183
- Vargas, C. Martínez, R.A., Escribano, R., & Lagos, N.A. 2009. Seasonal relative influence of food quantity, quality, and feeding behaviour on zooplankton growth regulation in coastal food webs. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90(6): 1189–1201

Von Dassow, P., Collado-Fabbri, S. 2014. Biological oceanography, biogeochemical cycles, and pelagic ecosystem functioning of the east central South Pacific Gyre: focus on Easter Island and Salas y Gomez Island. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 42: 703–742.

Wessel, P., Sandwell, D.T., Kim, S.-S., 2010. The global seamount census. *Oceanography* 23: 24–33.

Wishner, K. Outram, D., Seibel, B., Daly, K. 2013. Zooplankton in the eastern tropical north Pacific: Boundary effects of oxygen minimum zone expansion. *Deep-Sea Research Part I*, 79:122-140

Yáñez E., Silva C., Vega R., Espíndola F., Álvarez L., Silva N., Palma S., Salinas S., Menschel E., Haussermann V., Soto, D., Ramírez, N., 2009. Seamounts in the southeastern Pacific Ocean and biodiversity on Juan Fernandez seamounts, Chile. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 37: 555-570.

