



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
DIRECCIÓN DE POSTGRADO
DOCTORADO EN OCEANOGRAFÍA

DISTRIBUCIÓN COSTA-OCÉANO DE COCOLITÓFOROS Y SU ROL EN LOS
FLUJOS DE CARBONATO EN LA ZONA OCEÁNICA DE LOS SISTEMAS DE
SURGENCIA DE COQUIMBO (30°S) Y CONCEPCIÓN (36°S).

POR:

EDUARDO JAVIER MENSCHER AGUILAR

Tesis presentada a la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción
para optar al Grado de Doctor en Oceanografía

Profesor Guía: Dr. Humberto González Estay
Instituto de Ciencias Marinas y Limnológicas
Universidad Austral de Chile

Abril 2018
Valdivia, Chile.

© 2017 Eduardo Javier Menschel Aguilar

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento.



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN

La tesis de Doctorado en Oceanografía “Distribución costa-océano de cocolitóforos y su rol en los flujos de carbonato en la zona oceánica de los sistemas de surgencia de Coquimbo (30°S) y Concepción (36°S) del Señor Eduardo Menschel Aguilar, fue realizada en el Departamento de Oceanografía de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, ha sido aprobada por la siguiente comisión de evaluación:

Dr. Humberto González Estay

Profesor Guía

Universidad Austral de Chile



Dr. José Luis Iriarte

Miembro del comité

Universidad Austral de Chile

Dra. Margarita Marchant

Miembro del comité

Universidad de Concepción

Dr. Peter von Dassow

Miembro del comité

Pontificia Universidad Católica de Chile

Dr. Italo Masotti

Examinador externo

Universidad de Valparaíso



AGRADECIMIENTOS

Quisiera manifestar mi agradecimiento en primer lugar a mi mujer y a mi hija que han tenido la paciencia para esperar, camino que decidí comenzar a fines del año 2010 dando inicio el año 2011 con la adjudicación de la Beca Conicyt. Durante ese período tuvimos que separarnos como familia y comenzar una nueva etapa que duró un año en la ciudad de Concepción, para cumplir con las exigencias del programa de Doctorado en Oceanografía, el cual fue un proceso de alta exigencia pero muy enriquecedor.

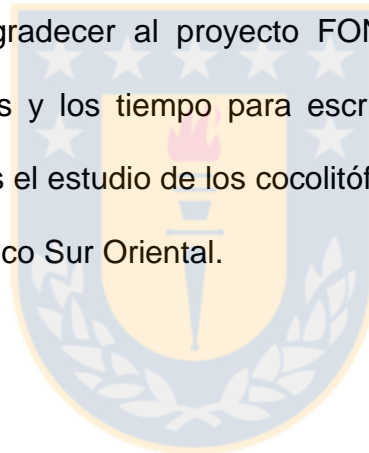
En segundo lugar, quiero agradecer a mi profesor patrocinante de la tesis Dr. Humberto González E., por su constante apoyo y valiosa ayuda en mi formación científica y personal lo cual contribuyó significativamente a avanzar en este nuevo desafío y por sobre todo en mi primera publicación que fue un proceso difícil, pero que finalizó exitosamente en una muy buena revista.

También quiero agradecer a mi madre, que siempre me apoyó e incentivó a terminar lo que había comenzado.

Por otro lado, quiero manifestar mi agradecimiento a mi comisión de tesis Dra. Margarita Marchant, Dr. José Luis Iriarte y el Dr. Peter Von Dassow, los cuales contribuyeron significativamente a mejorar varios aspectos de esta tesis con sus comentarios y consejos, los cuales fueron manifestados durante el proceso de mi proyecto de tesis doctoral.

Además quiero expresar mis infinitos agradecimientos a las instituciones que apoyaron el desarrollo de esta tesis. En primer lugar a CONICYT por otorgar una beca de doctorado entre los años 2011 y 2015 y al programa COPAS Sur austral por contribuir parcialmente al desarrollo de mis estudios de Doctorado. Del mismo modo al Departamento de Oceanografía de la Universidad de Concepción, en especial a Srta. Fabiola Gaete por su apoyo y gestión en mi paso por esta casa de estudios.

Finalmente, quiero agradecer al proyecto FONDAP-IDEAL que me permitió encontrar los espacios y los tiempo para escribir, desarrollar y finalizar este magnífico tema que es el estudio de los cocolitóforos del sistema de la corriente de Humboldt del Pacífico Sur Oriental.



CURRICULUM VITAE

Antecedentes personales

Nombre: Eduardo Javier Menschel Aguilar.

Rut: 11.426.295-1.

Fecha de nacimiento: 13 de agosto de 1969.

Sexo: masculino.

Dirección: Los Venados Sur 776.

Correo electrónico: ejmenschel@gmail.com

Estudios Superiores

2011-2017: Programa de Doctorado en Oceanografía (C) de la Universidad de Concepción.

2003: Biólogo Marino en la Universidad Austral de Chile.

Experiencia Profesional

Actividad laboral

2016-2017. Asistente de Investigación, proyecto FONDAP-IDEAL N°15150003, Universidad Austral de Chile.



2014. Técnico en manejo de equipos oceanográficos, procesamiento de datos y análisis de muestras fitoplanctónicas. Proyecto COPAS Sur Austral, Universidad de Concepción.

2010. Taller-encuentro científico proyecto INNOVA 08CBA-2064 “estudios oceanográficos y modelos de análisis para el manejo integrado y sustentable del fiordo Aysén, XI región.

2008-2010. Técnico en manejo de equipos oceanográficos, procesamiento de datos y análisis de muestras fitoplanctónicas. Universidad de Concepción, FONDAP-COPAS segunda etapa, 2002-2008. Técnico en manejo de equipos oceanográficos, procesamiento de datos y análisis de muestras fitoplanctónicas. Universidad de Concepción, FONDAP-COPAS primera etapa (2002-2006) y segunda etapa (2006-2008).

2000. Práctica profesional a bordo del B.C Abate Molina con el objetivo de cooperar en la instalación de una trampa de sedimento ubicada a 2300 m de profundidad frente a la costa de Coquimbo y aprender las técnicas de análisis biológico (septiembre).

2000. Práctica profesional en la empresa mitilícola “Granja Marina Chauquear”, Isla Puluqui, Calbuco, Provincia de Llanquihue, Décima región, en calidad de Jefe de centro (Julio).

Publicaciones ISI.

2016. Anabalón, V., Morales, C.E., González, H.E., Menschel, E., Schneider, W., Hormazabal, S., Valencia, L. & Escribano, R. Micro-phytoplankton community structure in the coastal upwelling zone off Concepción (central Chile): Annual and inter-annual fluctuations in a highly dynamic environment. *Progress in Oceanography* 149: 174-188.

2016 Hernández, K.L., Yannicelli, B., Olsen, L.M., Dorador, C., Menschel, E.J., Molina, V., Remonsellez, F., Hengst, M. & Jeffrey, W.H. Microbial activity response to solar radiation across contrasting environmental conditions in Salar de Huasco, Northern Chilean Altiplano. *Frontiers in Microbiology* 7, 1857.

2016. Menschel, E., González, H. & Giesecke, R. Coastal-ocean distribution of coccolithophores and their role in the carbonate flux ratio of the Concepción, Chile, upwelling area (36°S). *Journal of Plankton Research*.38 (4), 798-817.

2010. H. E. González, M. J. Calderón¹, L. Castro, A. Clement, L.A. Cuevas, G. Daneri, J.L. Iriarte, L. Lizárraga, R. Martínez, E. Menschel, N. Silva, C. Carrasco, C. Valenzuela, C. A. Vargas, C. Molinet (2010). Primary production and plankton dynamics in the Reloncaví Fjord and the Interior Sea of Chiloé, Northern Patagonia, Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 402:13-30.

Yáñez , E., Silva, C., Vega R., Espíndola, F., Álvarez, L., Silva, N., Palma, S., Salinas, S., Menschel, E., Häussermann, V., Soto, D. & Ramírez, N. (2009).

Seamounts in the southeastern Pacific Ocean and biodiversity on Juan Fernandez seamounts, Chile. *Latin America Journal Aquatic Research.*, 37(3): 555-570.

2009. Humberto E. González , Giovanni Daneri, José L. Iriarte, Beatriz Yannicelli, Eduardo Menschel, Claudio Barría, Silvio Pantoja, Lorena Lizárraga (2009). Carbon fluxes within the epipelagic zone of the Humboldt Current System off Chile: The significance of euphausiids and diatoms as key functional groups for the biological pump. *Progress in Oceanography* 83(1-4), 217-227.

2007. H.E. González, E. Menschel, C. Aparicio and C. Barria (2007). Spatial and temporal variability of microplankton and detritus, and their export to the shelf sediments in the upwelling area off Concepción, Chile (~36°S), during 2002-2005. *Progress in Oceanography* 75, 435-451.

2007. P.Montero, G. Daneri, L.A. Cuevas, H.E. González, B. Jacob, L. Lizárraga and E. Menschel (2007). Productivity cycles in the coastal upwelling areas off Concepción: The importance of diatoms and bacterioplankton in the organic carbon flux. *Progress in Oceanography* 75, 518-530.

Capitulos de libro.

2012. Bacterias Marinas: Funciones, distribución y rol ecológico García-Tello & González Humberto. Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias, Instituto

de Ciencias Marinas y Limnológicas. Ilustraciones y apoyo computacional por Eduardo Menschel A.

Publicaciones no ISI

2006. González, H.E., Daneri, G., Menschel, E., Marchant, M., Pantoja, S., Hebbeln, D., Barria, C., Vera, R., Iriarte, J. Downward fluxes of particulate organic matter in coastal and oceanic areas off Chile: The role of the OMZ and functional groups of the plankton. *Gayana* 70 supl.1, 26-28.



INDICE DE CONTENIDOS

Derechos de autor.....	ii
Comisión Evaluadora.....	iii
Agradecimientos.....	v
CurriculumVitae.....	vii
Resumen general.....	xv
General abstract.....	xviii
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Cocolitóforos en el pacífico Sur Oriental (PSO).....	2
1.2 Hipótesis de trabajo.....	11
1.3 Objetivos específicos.....	11
Capítulo 2. Materiales y métodos.....	13
2.1 Análisis de la composición fitoplanctónica en la columna de agua.....	14
2.2 Flujos de carbonato de cocolitóforos, pellet de apendicularias y tintinidos.....	16
2.3 Análisis de datos.....	17
2.4 Características del área de estudio	18

Capítulo 3. Publicaciones.....	21
3.1 Manuscrito 1. Distribución costa-océano de cocolitóforos y su rol en los flujos de carbonato en el sistema de surgencia de Concepción (36°).....	21
3.2 Manuscrito 2. Secuestro de carbono y carbonato realizado por pellet fecales de apendicularias en el Sistema de la Corriente de Humboldt.....	54
Capítulo 4. Discusión general.....	74
4.1 Abundancia, distribución y zonas biogeográficas de cocolitóforos frente a Concepción.....	74
4.2 Carbonato suspendido de cocolitóforos frente a la costa de Concepción (36°S).....	79
4.3 Flujos de carbonato frente a la costa de Coquimbo (30°S) y Concepción (36.5°S).....	81
4.4 Variaciones latitudinales, interanuales y estacionales de los flujos de carbonato entre Coquimbo y Concepción.....	85
4.5 Pellet fecales de apendicularia y sus implicancias en los flujos de Carbono y Carbonato en el SCH.....	87
Capítulo 5. Conclusiones Generales.....	89

Referencias.....	92
Leyenda de figuras.....	104
Figuras.....	106



RESUMEN GENERAL

El objetivo de este trabajo fue estudiar la composición y abundancia de las principales especies/géneros de las comunidades de cocolitóforos, su relación con las variables físico-químicas frente a la costa de Concepción y su rol en la exportación de CaCO_3 hacia el fondo oceánico frente a las zonas de Coquimbo (30°S) y Concepción (36°S). Además, se evaluó el posible impacto de los pellet fecales de apendicularias (PFa) en la exportación de carbono orgánico (POC) e inorgánico (carbonato de calcio) al océano profundo del Sistema de Corriente de Humboldt (SCH). La hipótesis que el estudio sometió a prueba fue: i) La distribución y abundancia de cocolitóforos frente a la costa de Concepción varía zonalmente debido principalmente a la presencia de un frente de surgencia costero. Este frente delimita una zona costera dominada por AESS de aguas oceánicas con características principalmente de ASA y ii) La exportación de carbono inorgánico particulado (CaCO_3) producido por la comunidad de cocolitóforos (cocolitos sueltos, cocósferas o empaquetadas en el material fecal o agregados de fitodetritus) son un importante mecanismo de transporte de calcita biogénica el cual se incrementa durante primavera-verano y representa una fracción significativa del carbonato total exportado.

Muestras discretas fueron obtenidas de la columna de agua a 0, 20 y 50 m frente a Concepción y otras desde trampas de sedimento ubicadas a 1000 y 2300 m de profundidad en la zona oceánica de Coquimbo y Concepción. La abundancia y

composición de las comunidades de cocolitóforos frente a Concepción fueron analizadas y contrastadas con las variables físicas-químicas y biológicas de la zona costera y oceánica de esta área de estudio.

La distribución espacial de cocolitóforos fuera de la costa de Concepción presentó un claro patrón costa-océano. Las diatomeas dominaron en una estrecha banda costera frente a Concepción, mientras que los cocolitóforos lo hicieron en las regiones más oceánicas. Los cocolitos sueltos y cocosferas fueron dominantes en las trampas de sedimento de Coquimbo (2300 m) y Concepción (1000 y 2300 m), mientras que las especies menos abundantes pero más robustas dominaron los flujos de carbonato. Los PFa tuvieron un rol menor en la exportación de carbonato total, aunque en promedio fueron el segundo mayor componente exportador de CaCO_3 de cocolitóforos en ambas regiones. El tamaño de los PFa y su contenido de carbono/carbonato resultó en un modelo no-lineal e inverso cuando se estandarizó por el volumen (tamaño) de los PFa, resultando en un impacto tamaño-dependiente en el marco de la bomba biológica de carbono.

El estudio concluye que la distribución espacial de cocolitóforos frente a la costa de Concepción presenta un patrón zonal, influenciado por un activo sistema de surgencia costero, el cual crea cuatro zonas biogeográficas bien definidas, una costera, una transicional y dos zonas oceánicas .

La diversidad y abundancia de cocolitóforos es mínima en la zona costera, alcanzando el máximo en la zona oceánica.

Los cocolitos sueltos y cocosferas dominan los flujos de carbonato de cocolitóforos en ambas regiones de estudio.

Los PFa fueron el segundo mayor exportador de CaCO_3 de cocolitóforos .

El contenido de carbono y carbonato de los de los PFa son tamaño-dependientes, lo cual deriva en un modelo no lineal inverso.



GENERAL ABSTRACT

The general goal of this thesis was the study of the composition and abundance of the main species/genera of the live community of the coccolithophores, their relationship with physical and chemical variables and their role in the CaCO_3 flux towards the bottom of the ocean off Coquimbo (30°S) and Concepción (36°S). In addition, the possible impacts of the appendicularian fecal pellets (FP) upon the particulate organic (POC) and inorganic (carbonate) carbon export to deep layers of the Humboldt Current System was evaluated by using a non-linear relationship between the FP-size and their carbon content.

The study stated the hypothesis that: i) The abundance and distribution of the coccolithophores off Concepcion varies zonally due mainly to the presence of the dominant coastal upwelling system during the spring-summer period. This front delimits a coastal zone dominated by ESSW of ocean waters with characteristics mainly of SAW and ii) The exportation of particulate inorganic carbon (CaCO_3) produced by the community of coccolithophores (loose coccoliths, coccospheres or packaged in the fecal material or phytodetritus aggregates) is an important transport mechanism of biogenic calcite which increases during spring-summer and represents a significant fraction of the total exported carbonate.

Discrete samples were obtained from 0, 20 and 50 m water column off Concepción and from sediment traps deployed at 1000 and 2300 m depth in the oceanic zone of the study areas. The composition and abundance of

coccolithophores were analyzed and contrasted with physical-chemical and biological variables in coastal and oceanic zones off the study areas.

The spatial distribution of the coccolithophores off Concepción presented a clear coastal-oceanic pattern. Diatoms were dominants in the narrow coastal band off Concepción, while the coccolithophores were dominant in the oceanic region.

The detached coccoliths and loose coccospheres were dominants in the sediment traps at 1000 and 2300 m of depth off Coquimbo and Concepción, where the less abundant, albeit more robust in calcium carbonate, species dominated the carbonate flux. The appendicularian FP played a minor role in the total carbonate exportation, although were, on average, the second major component in driven the CaCO₃-coccolithophores flux to the deep sea in both zones. The size-spectrum of the appendicularian FP and their carbon/carbonate contents, resulted in an non-linear and inverse relationship when standarized by volume (size) of the FP. This resulted in an size-dependent impact in the framework of the biological carbon pump.

The study concludes that the spatial distribution of coccolithophores off the coast of Concepción presents a zonal pattern, influenced by an active coastal upwelling system, which creates four well defined biogeographic zones.

The diversity and abundance of coccolithophores is minimal in the coastal zone Z₁, reaching the maximum in the oceanic zone Z₃.

Loose coccoliths and cocospheres dominate the carbonate fluxes of coccolithophores in both study regions.

FPa were the second largest exporter of CaCO_3 coccolithophores.

The carbon and carbonate contents of the FPa are size-dependent, resulting in a non-linear inverse model.



CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

Los cocolitóforos son organismos unicelulares que pertenecen a un grupo del fitoplancton correspondiente filogenéticamente a la división Haptófitas, uno de los más importantes productores de carbonato marino en los sistemas pelágicos (Young & Bown, 1997; Young *et al.*, 2003). Los cocolitóforos varían entre 2,7 y 40 μm en diámetro, aunque debido a que la mayoría de ellos son menores a 20 μm en diámetro, se clasifican como nanoplancton. A pesar de su tamaño relativamente pequeño, son reconocidos de tener un rol importante en los ciclos del carbono y carbonato, ya que puede alcanzar grandes densidades (principalmente *E. huxleyi* y *G. oceanica*) las cuales incluso pueden ser percibidas desde el espacio a través de sensores remotos usados en la tecnología satelital (Brown & Yoder, 1994; Balch *et al.*, 2007; Okada & McIntyre, 1979; Winter *et al.*, 1994). Varios estudios alrededor del mundo han mostrado que en muchos casos las densidades pueden superar las 1000 células mL^{-1} (Mitchell-Innes & Winter 1987, Townsend *et al.*, 1994, Ishimaru 1990, Tyrrell *et al.*, 1999) lo cual puede significar un impacto significativo en los flujos de carbono (Ziveri *et al.*, 2004) y energía tanto en las regiones fótica y afótica de la columna de agua. En la actualidad los cocolitóforos son considerados uno de los principales responsables de los depósitos de calcita biogénica en el fondo del océano (Baumann *et al.*, 2004). Autores como Hay (2004), han reportado que estos organismos contribuyeron fuertemente al ciclo del carbonato en los márgenes

continentales durante el Jurásico, extendiéndose hacia las regiones oceánicas durante el Cretácico. Los estudios de sedimentos de las regiones oligotróficas han mostrado que estos son ricos en material calcáreo y particularmente en placas de cocolitóforos. De este modo, se ha estimado que en los depósitos de carbonato de sedimentos superficiales de las cordilleras meso-oceánicas del Atlántico Sur, estos pueden exceder el 70% del peso total, mientras que en los márgenes continentales de aguas más fértiles estos organismos tienen un rol menor, alcanzando una quinta parte de los sedimentos acumulados (Baumann *et al.*, 2004).

1.1 Cocolitóforos en el Pacífico Sur Oriental (PSO).

El Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH) del PSO, es uno de los sistemas mejor estudiados en los últimos años. Sin embargo, pese a la gran cantidad de información disponible tanto biológica como oceanográfica, sólo unos pocos artículos han abordado el estudio de las comunidades vivas y exportadas de cocolitóforos en el PSO (e.g. Beaufort *et al.*, 2008; González *et al.*, 2004), o su distribución biogeográfica (e.g. Saavedra-Pellitero *et al.*, 2010, 2011, 2014). Aunque los cocolitóforos están presentes en una amplia variedad de medioambientes marinos, desde los trópicos a regiones subpolares, su distribución y diversidad en la zona fótica es afectada por la circulación oceánica, y por lo tanto, por diferentes parámetros tales como la salinidad, temperatura y

disponibilidad de nutrientes (Winter *et al.*, 1994; Ziveri *et al.*, 2004). Aún no existe claridad como los cocolitóforos pueden adaptarse a estos cambios de su entorno (Saavedra-Pellitero *et al.*, 2014), o como estos se distribuyen y adaptan en un gradiente zonal entre sistemas oceánicos y costeros de regiones de surgencia, las cuales pueden ser altamente variables (Daneri *et al.*, 2000). Por ejemplo, los eventos de surgencia costera del SCH “bombean” Agua Ecuatorial SubSuperficial (AESS) las cuales son frías, pobremente oxigenadas ($<1 \text{ ml L}^{-1}$) y con una alta carga de nutrientes (Brandhort, 1971; Silva, 1983), a la superficie del océano. Además, las altas concentraciones de carbono inorgánico disuelto de las AESS ($>1000 \text{ ppm}$, ver Friederich *et al.*, 2008) puede favorecer un fuerte intercambio océano-atmosfera (González *et al.*, 1998), llegando incluso a comportarse como fuentes de CO_2 a la atmósfera (Torres *et al.*, 2011). En efecto, estos cuerpos de agua poseen cantidades significativas de CO_2 , el cual incrementa la concentración de iones hidrógeno (H^+), disminuye el pH, altera el estado de saturación del CaCO_3 (Ω) y conduce a la llamada “acidificación del océano” (Hofmann & Schellnhuber 2009). Según Gruber *et al.* (2012) el Ω es particularmente relevante sobre todo para los organismos que construyen parte de sus estructuras con formas minerales de CaCO_3 , tales como la calcita o formas menos estables como la aragonita. Aguas subsaturadas ($\Omega < 1$) y por ende potencialmente más corrosivas para los organismos calcáreos (Feely *et al.*, 2008, Gruber *et al.*, 2009) son usuales en regiones de surgencia con pH superficiales relativamente bajos pudiendo afectar más intensamente a organismos como los

cocolitóforos. Evidencia de esto ha sido reportado recientemente por Saavedra-Pellitero *et al.* (2010), los cuales observaron que el incremento en la abundancia relativa de ciertos taxa (e.g. *Florisphaera profunda* y *Gephyrocapsa oceanica*) en las regiones de surgencia de Chile puede ser explicada por la mayor resistencia de estas taxa a la disolución, por lo que estos resultados obedecerían a una preservación selectiva. Diversas respuestas a la calcificación y fijación de carbono orgánico particulado (COP) en cocolitóforos a elevadas concentraciones de CO₂ acuoso han sido observadas (Smith *et al.*, 2012). Estudios experimentales han mostrado que la razón CaCO₃:COP puede decrecer a elevadas concentraciones de CO₂, debido a que la producción de CaCO₃ decrece y el COP incrementa, sin embargo esta razón es dependiente de los niveles de intensidad luminosa y concentración de nutrientes (Zondervan *et al.*, 2007).

Se ha reportado que un decrecimiento en el carbono inorgánico particulado (CIP) a una tasa de crecimiento y producción de COP estable, puede reducir el peso de las células, reduciendo sus tasas de hundimiento (Klaas & Archer 2002) y afectando significativamente el efecto lastre producido por estas partículas sobre los agregados y/o pellets fecales en la columna de agua (ver, Lombard *et al.*, 2013; Passow, 2004). Otros factores que afectan los patrones de distribución biológica son estructuras de mesoescala como giros y frentes (Owen 1981). En regiones de surgencia activa, los frentes se ubican usualmente en el límite entre aguas costeras y aguas oceánicas adyacentes (Acha *et al.*, 2004). Letelier *et al.*, (2009), reportó la presencia de un frente de surgencia a 105 km fuera de la costa

de Concepción (35,5°S), el cual se ubicó siguiendo la isoterma de los 14°C. Dado que el proyecto FIP-2004 es la base de esta tesis, se considerará la definición de frente de surgencia reportada por Letelier *et al.* (2009). De este modo, es evidente que las regiones de surgencia costeras pueden tener fuertes implicancias en la modulación de la distribución, abundancia y la estructura de las comunidades de cocolitóforos en el SCH. En el sistema de surgencia costera frente a Portugal, Silva *et al.* (2009), reportaron que las diatomeas dominan bajo condiciones de surgencia y disponibilidad de ácido silícico, sin embargo, cuando la surgencia se debilita y la temperatura superficial del océano se incrementa debido a la advección de aguas cálidas sobre la costa, dominan los cocolitóforos. Además, Giraudeau & Bailey (1995) también reportaron que en el sistema de surgencia de Benguela, procesos de divergencia costa afuera, así como frentes de surgencia, determinaron que se formaran “manchones” de comunidades de cocolitóforos con distinta composición específica y diversidad. Además, estos autores indicaron que el movimiento de las masas de agua también tuvo un rol importante en la distribución vertical de las comunidades de cocolitóforos. Estudios sobre la distribución y abundancia de comunidades vivas de cocolitóforos a lo largo del SCH de la costa chilena, son escasos y realizados en zonas muy contrastantes de nuestra costa, sin embargo, estos estudios han mostrado información relevante respecto a la diversidad, magnitud de las abundancias de las comunidades de cocolitóforos y su variabilidad en un gradiente vertical y horizontal de la columna de agua. Beaufort *et al.*, (2008), reportaron la relevancia

que tuvo la familia Noelaerhabdaceae (Orden Isochrysidales) representado por *Emiliana huxleyi*, *Gephyrocapsa* spp. y *Crenalithus* spp., durante el período de estudio de primavera del año 2004. Estos autores observaron que las densidades promedio de cocolitóforos frente a Chile central (aprox. frente a Peralillo, ~34.5°S), hasta el Giro Central del Pacífico Sur alcanzaron las 4000 células L⁻¹, sin embargo, estas aumentaban en las cercanías del sistema de surgencia de Perú-Chile (80-100°W), donde especies de la familia Noelaerhabdaceae fueron altamente abundantes alcanzando hasta las 350.000 células L⁻¹ entre los 30 y 60 m de profundidad. Por otro lado, también observaron que los representantes de la familia Noelaerhabdaceae fueron más robustas en sectores con mayor concentración de nutrientes como las Islas Marquesas y el sistema de corrientes de Perú-Chile, transformándose en un componente importante del CIP. Saavedra-Pellitero *et al.* (2014) también reportaron que la familia Noelaerhabdaceae (principalmente *E. huxleyi*) fue dominante en regiones australes aunque relativamente alejadas de los sistemas costeros frente a Chile. Estos autores reportaron abundancias superiores a 50.000 células L⁻¹ sobre los 40 m de profundidad en 3 de las estaciones más cercanas a la costa, distribuidas entre 600-1600 km frente a Punta Arenas, Chile. Sin embargo, estas se incrementan hacia el centro del Océano del Sur, alcanzando a 640.000 células L⁻¹ cerca de Nueva Zelanda en el límite del Frente Subtropical. Una versión más completa sobre la distribución de cocolitóforos y sus preferencias ecológicas es reportada por Saavedra-Pellitero *et al.* (2014). Aquí estos autores hacen un

estudio de la distribución biogeográfica de los cocolitóforos basados en muestras de sedimento superficiales recolectados entre la región Ecuatorial del PSO hasta los 50°S de la costa chilena. Los resultados obtenidos revelaron que de las 14 taxa más importantes observadas en este estudio, los análisis estadísticos multivariados mostraron una dominancia de *F. profunda* y *G. oceanica* (factor 1) al norte de los 25°S, el cual fue relacionado estrechamente con las condiciones de aguas más cálidas. Sin embargo, este factor también fue dominante entre los 33°S y 38°S, aunque según estos autores este resultado estaría más relacionado con una preservación selectiva, producto del aumento de la disolución dada las intensas surgencias de esta región. Al sur de los 25°S y hasta los 33°S se observa una dominancia de *H. carteri* y *C. leptoporus* (factor 3). Se ha sugerido que *H. carteri* está adaptada a aguas mesotróficas con una débil preferencia por la alta salinidad y bajo contenido de nutrientes. *Calcidiscus leptoporus* tiene una distribución similar a *H. carteri* sugiriéndose como dominante en regiones de surgencia y al sur del área de estudio. Finalmente, al sur de los 33°S se presenta una dominancia del factor 1, seguido de una dominancia de *Gephyrocapsa* sp. <3 µm, *E. huxleyi*, *G. muelleriae* y *C. pelagicus* (factor 2) entre los 38°S y 45°S, el cual tuvo una correlación inversa con la temperatura y salinidad superficial del océano y en menor medida con el contenido de silicatos.

Por otro lado, el único reporte de la importancia de los flujos de cocolitóforos frente a la costa de Coquimbo fue realizado por González *et al.* (2004). Los resultados presentados en este estudio mostraron que las cocosferas+cocolitos

fueron la segunda mayor contribución al flujo de carbonato (después de los foraminíferos). Así, los coccolitóforos alcanzaron en promedio $7 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ o 11% del carbonato total exportado en una trampa de sedimento ubicada a 2300 m de profundidad en la zona oceánica frente a Coquimbo (30°S) entre los años 1993 y 1995. Según este estudio, la mayoría de los coccolitos retenidos en las trampas de sedimento correspondieron a *E. huxleyi* y *C. pelagicus* y una menor contribución de otras especies como *G. oceanica*, *Pontosphaera siracusana* y *C. leptoporus*. Además, observaron que los coccolitos libres encontrados en las muestras de trampas de sedimento podría tener una de sus fuentes de origen los pellet de apendicularias, debido a que los análisis de microscopía electrónica demostraron que estaban cargados de coccolitos, o incluso desde tintínidos, los cuales aglutinan coccolitos en sus lóricas. Finalmente, estos autores concluyen que los coccolitóforos (coccosferas y coccolitos sueltos), aportan una fracción significativa del carbonato total exportado, lo que los transforma en un componente exportador de carbono importante hacia el océano profundo en el SCH. Finalmente, podemos sugerir que las regiones de surgencia costeras pueden tener fuertes implicancias en la modulación de la distribución, abundancia y la estructura de las comunidades de coccolitóforos en el SCH. Por lo tanto, la importancia del estudio de los coccolitóforos en sistemas de surgencia del PSO es múltiple, por una parte radica en conocer sus comunidades, especies claves y su relación con las variables ambientales o el impacto de los procesos físicos (e.g. surgencia, giros, frentes), su exportación al océano profundo y sus implicancias

en los ciclos biogeoquímicos del carbono, azufre entre otros. Además, se requiere obtener información previa para futuros estudios en sistemas que podrían constituir un buen escenario natural de los efectos de un posible incremento de la acidificación de los océanos producto del cambio climático sobre estos organismos calcáreos, ya que se estima que el efecto corrosivo de estas aguas puede potencialmente aumentar su disolución en las regiones neríticas y bentónicas del PSO. En congresos internacionales como IMBIZO III realizado el 2014 en Bergen, Noruega, se indicó en ponencias plenarias (i. e. J.-P. Gattuso) que las áreas de surgencia son altamente vulnerables pues la lisoclina de aragonita (que en zonas oceánicas puede ubicarse a >2000 m de profundidad), se ubica a profundidades < 50 m en el norte de Chile y Perú, lo que ha determinado que proyectos internacionales acudan a esas regiones donde tienen poblaciones de cocolitóforos “naturalmente” viviendo en masas de agua con diversos regímenes de pH y nivel de “corrosión”. El objetivo general del presente proyecto de tesis considera estudiar la distribución y abundancia de las especies claves de cocolitóforos y su relación con las variables físico-químicas y/o procesos físicos de mesoescala (e.g. surgencia) en un gradiente costa-océano frente al sistema de surgencia de Concepción. Los datos de abundancia de las especies claves por su abundancia y/o tamaño servirán para determinar su contribución a la fuente del carbonato de calcio suspendido y su exportación hacia zonas profundas del océano. Por otro lado, los datos de los flujos de cocósferas y cocolitos obtenidos desde trampas de sedimento ubicadas frente a

la costa de Concepción y Coquimbo permitirán determinar las variaciones intra- e inter-anales, latitudinales y las implicancias de posibles efectos remotos como El Niño sobre la composición de las especies claves y su impacto en la exportación total de CaCO_3 hacia el fondo del océano del PSO.



1.2 Hipótesis de Trabajo

H1: La distribución y abundancia de cocolitóforos frente a la costa de Concepción varía zonalmente debido principalmente a la presencia de un frente de surgencia costero. Este frente delimita una zona costera dominada por AESS de aguas oceánicas con características principalmente de ASA.

H2: La exportación de carbono inorgánico particulado (CaCO_3) producido por la comunidad de cocolitóforos (cocolitos sueltos, cocósferas o empaquetadas en el material fecal o agregados de fitodetritus) en Coquimbo y Concepción son un importante mecanismo de transporte de calcita biogénica el cual se incrementa durante primavera-verano y representa una fracción significativa del carbonato total exportado.

1.3 Objetivos específicos:

1. Estudiar la composición y abundancia de las principales especies y/o géneros de cocolitóforos, frente a la costa de Concepción y analizar su relación con las variables oceanográficas (físicas, químicas y biológicas) y procesos/discontinuidades de mesoescala (i. e. transporte de Ekman, frente de surgencia).

2. Determinar la magnitud y variabilidad estacional de los flujos de cocolitóforos y su contribución al flujo total de CaCO_3 hacia el océano profundo del SCH frente a la costa de Coquimbo y Concepción, Chile.
3. Estimar y discutir el posible rol de los pellet fecales de apendicularia (tamaños, contenidos, razón COP/ CaCO_3) como mecanismo de exportación dominante y su contribución a los flujos verticales de carbonato total, frente a la costa de Coquimbo y Concepción, Chile.



CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo general

Las muestras de fitoplancton (diatomeas y cocolitóforos), fueron obtenidas a bordo del BC AGOR 'Vidal Gormaz' desde una grilla de 30 estaciones (35.5 - 38° S y 72.7-77.7° W) entre el 14-24 Noviembre 2004 frente a la costa de Concepción, en el marco del proyecto del Fondo de Investigación Pesquera (FIP-2004-20). Mientras que los flujos de carbonato (e.g. cocolitos, cocolitóforos, pellet fecales) se obtuvieron desde 2 trampas de sedimento automáticas (SMT 230, Salzgitter Electronic, Kiel) que fueron instaladas en dos anclajes ubicados a 100 mn frente a las costas de Concepción (a 1000 y 2300 m de profundidad, entre diciembre 2005- Marzo 2009) y Coquimbo (2300 m de profundidad, entre febrero 1999-julio 2004) bajo el proyecto Centro de Investigación Oceanográfica en el Pacífico Sur Austral (FONDAP-COPAS Grant 150100007).

La información Hidrográfica fue obtenida usando un CTD (Sea Bird SBE-25) equipado con sensores de fluorescencia. Las muestras de agua para el oxígeno disuelto, nutrientes y fitoplancton fueron obtenidas a tres profundidades (0, 20, 50 m) con una roseta equipada con 24 botellas Niskin de 10L de capacidad. El oxígeno fue medido usando el método de Winkler (Carpenter, 1965), mientras que la concentración de nutrientes (fosfato, ácido silícico, nitrato) fueron

analizados con un auto analizador (Alpkem Flow solution IV) de acuerdo a Strickland & Parson (1972).

El transporte de Ekman fue estimado de acuerdo a WU (1982) usando promedios diarios de datos de viento de noviembre del año 2004, obtenidos de la Estación Meteorológica del Aeropuerto Carriel Sur.

2.1 Análisis de la composición fitoplanctónica en la columna de agua.

Las muestras de fitoplancton (diatomeas y cocolitóforos) fueron obtenidas desde 3 profundidades (0, 20 y 50 m) por medio de botellas Niskin. Posteriormente, las muestras fueron depositadas en frascos de plásticos de 250 mL, preservadas al 3% con formaldehído neutralizado con tetraborato de sodio en saturación y almacenado en oscuridad y a temperatura ambiente. El análisis de las muestras de fitoplancton se realizó por medio de la metodología de Utermöhl (1958). Submuestras de 50 mL fueron depositadas en cámaras de sedimentación Hydrobios y examinadas con un microscopio invertido Carl Zeiss (Axiovert 200) con una magnificación de 200-400X (diatomeas) y 400-1000X (cocolitofóridos). Para la identificación de las taxa se utilizaron claves taxonómicas y literatura de apoyo pertinente (Cupp, 1943; Tomas, 1997; Bown, 1998; Cros & Fortuño, 2002; Young *et al.*, 2003).

La cuantificación de cocolitóforos fue realizada con un análisis preliminar a 400X para las especies de cocolitóforos más grandes (~10-30 μm) y menos abundantes (e.g. *Helicospharea*, *Calcidiscus*), para los cuales se examinó la mitad o toda la cámara de sedimentación. Los cocolitóforos más pequeño (<10 μm de diámetro; e.g. *Emiliania* y *Gephyrocapsa*) fueron cuantificados observando 500-1500 campos visuales distribuidos aleatoriamente sobre toda la cámara de sedimentación a una magnificación de 1000X.

Para apoyar la identificación de las especies observadas, se filtraron 50 mL de la muestra a través de un filtro de 0.2 μm de poro y lavado con agua mineral desgasificada para eliminar las sales del agua de mar (L. Cros, pers. com). Las muestras fueron secadas y montadas en placas para su posterior análisis bajo microscopio electrónico de barrido (MEB, LEO-420). La identificación de especies de cocolitóforos fueron realizadas mediante el uso de claves taxonómicas de Young *et al.*, (2003); Cros & Fortuño (2002); Cros (2001); Bown (1998). Las densidades fitoplanctónicas fueron expresadas, en células L^{-1} o aplicando una integración trapezoidal de las abundancias en los primeros 50 m de la columna de agua (células m^{-2}).

2.2 Flujos de carbonato de cocolitóforos, pellet de apendicularias y tintinidos.

Las muestras de trampas de sedimento fueron analizadas siguiendo la metodología descrita anteriormente para la columna de agua. Sin embargo, debido a que este tipo de muestras presentan mayor concentración de material de análisis, solo una fracción entre 1-1.5 mL fue analizada.

El contenido de CaCO_3 de los cocolitos de cada especie fue obtenida mediante los factores de conversión descritos por Young & Ziveri (2000), mientras que la determinación del carbonato por cocósfera fue obtenido basándose en lo descrito por Broerse *et al.* (2000) y Ziveri *et al.* (2000).

Un total de 65 pellet fecales intactos de apendicularias de diferentes tamaños (70-340 μm de diámetro) fueron separados (usando pipetas Pasteur y una lupa estereoscópica Leica MZ6) desde las muestras de trampas de sedimentos y lavados de 5 a 8 veces con agua desgasificada para evitar la disolución de las placas de cocolitóforos inmersos en la matriz del pellet fecal. Luego los pellet fueron fotografiados con una cámara digital (Nikon model Coopix 4500) y las imágenes procesadas utilizando Image pro Plus para la posteriormente medir los pellet fecales y obtener su biovolumen. Para analizar el contenido de los pellet fecales de apendicularias (de cocósferas y cocolitos), entre 1 a 10 pellet fecales fueron extraídos desde las placas Petri y suavemente depositados en viales de 2.5 mL de capacidad conteniendo 2 mL de agua mineral descarbonatada. Los viales fueron sonicados (Aquasonic model 75T) siguiendo la metodología descrita

por (Bairbakhish *et al.*, 1999), a 50/60 Hz por períodos de 30 segundos hasta la desintegración total de los pellet fecales. Finalmente, el contenido de los viales fueron colocados en cámaras de sedimentación y las muestras analizadas utilizando un microscopio invertido con 1.000X de magnificación, utilizando el mismo criterio aplicado para las muestras de la columna de agua. El contenido de CaCO_3 de los cocolitos inmersos en las lóricas de los tres géneros más frecuentes de tintínidos y a los cuales se les ha observado placas adosadas en sus lóricas (*Tintinnopsis*, *Codonellopsis*, *Dictyocysta*), fueron calculados usando los factores de conversión descritos anteriormente y multiplicando el resultado por dos, asumiendo que la cara no visible de la lorica contiene la misma cantidad de CaCO_3 .

2.3 Análisis de datos

Las abundancias de cocolitóforos de 0, 20 y 50 m de profundidad de la columna de agua fueron analizadas para determinar diferencias espaciales en su distribución usando el análisis estadístico Kruskal-Wallis. Además, un análisis de cluster fue realizado para determinar la similitud en la composición de cocolitóforos entre las estaciones a través del coeficiente de similitud de Bray-Curtis transformando los datos a raíz cuadrada (Clarke & Warwick, 1994). Posteriormente una rutina SIMPER será usada para determinar el porcentaje de similitud con cada uno de los grupos identificados por el análisis de cluster y la

disimilitud entre estos grupos. La abundancia de cocolitóforos será relacionada con las variables físico-químicas usando el paquete estadístico BIO-ENV para determinar que variables, o combinación de ellas, mejor explican el agrupamiento de estaciones. La rutina BIO-ENV incluye una prueba de permutación siguiendo la metodología propuesta por Clarke *et al.* (2008). Para la determinación de la biodiversidad se utilizará el índice de Shannon-Wiener de acuerdo a Brower *et al.* (1977) para las cinco transectas en un gradiente longitudinal y latitudinal. La determinación de diferencias en la distribución latitudinal y vertical de los cocolitóforos de columna de agua se utilizará el test Mann-Whitney Test (U-Test). Las trampas de sedimento serán analizadas utilizando un test no paramétrico (U-Test), para determinar diferencias significativas ($p < 0.05$) intra-interanuales, estacionales y latitudinales para los sets de datos recolectados en las estaciones de Coquimbo y Concepción.

2.4 Características del área de estudio

El área de Coquimbo y Concepción están ubicadas en una región altamente dinámica del SCH, con un flujo hacia el norte el cual se origina entre los 40 o 45°S, donde la corriente de deriva del oeste se aproxima al continente sudamericano. Aquí, esta corriente se bifurca formando la Corriente del cabo de Hornos con dirección al sur y la Corriente de Humboldt (corriente de Perú-Chile o PCC) que fluye hacia el norte la cual ocasionalmente se dividen en dos lenguas,

una oceánica y otra costera la cual es separada por la contracorriente Perú-Chile que fluye hacia el sur. Bajo estas masas de agua superficiales fluye de Norte a Sur la corriente de Günther, la cual se ubica entre los 100 y 400 m de profundidad sobre la plataforma y el talud continental (Hebbeln *et al.*, 2000). Según Silva *et al.* (2009), la región superficial de nuestras áreas de estudio, están dominadas por ASA, las cuales se extienden espacialmente hacia el oeste hasta los ~700 km con una profundidad de 150 m. Por debajo de los 150 m y hasta los 300-400 m de profundidad, se ubica el agua ecuatorial subsuperficial AESS, que se extiende más allá de los 1000 km desde la costa (Silva *et al.*, 2009). Estas AESS son ricas en nutrientes (e.g. nitrato y fosfato) pero con bajos niveles de oxígeno (<1 mL/L) y bajas temperaturas (< 10°C). Por debajo de los 400 m, hasta los 1000 m de profundidad domina el agua intermedia antártica, mientras que por debajo se encuentra el Agua Profunda del Pacífico. La dinámica física entre los 30 y 36°S ha sido descrita como una zona de transición, caracterizada por una amplia banda paralela a la costa, de alta energía cinética (>40 cm² s⁻²) y que se extiende desde el borde costero hasta los 600-800 km costa afuera. Entre los 20 y 30°S la magnitud del estrés del viento y el transporte de Ekman se incrementan, alcanzando un máximo cerca de los 30°S decreciendo linealmente hacia los 40°S (Hormazabal *et al.*, 2004). El estrés del viento favorable a las surgencias, predominan entre septiembre y abril en la región de estudio, alcanzando su máximo entre diciembre y enero. En contraste, en invierno la magnitud y frecuencia de los vientos del norte se incrementan rápidamente hacia los polos

favoreciendo la subsidencia (Letelier *et al.*, 2009). Por otro lado, para el área de estudio (Coquimbo) se han reportado que entre 2300-3400 m de profundidad, en la región de anclaje de la trampa de sedimento, las corrientes son de baja velocidad ($0.3-0.6 \text{ cm s}^{-1}$) y la energía cinética de los giros son de las más bajas observadas en el océano ($1 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-2}$) (Shaffer *et al.*, 1995).

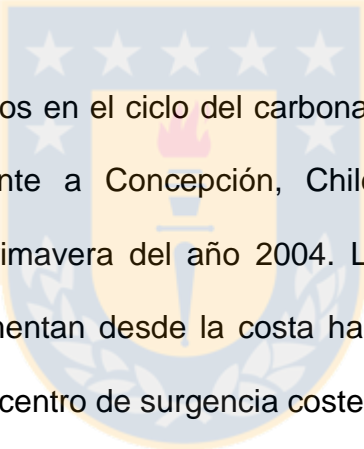


CAPÍTULO 3. PUBLICACIONES

3.1 Manuscrito 1.

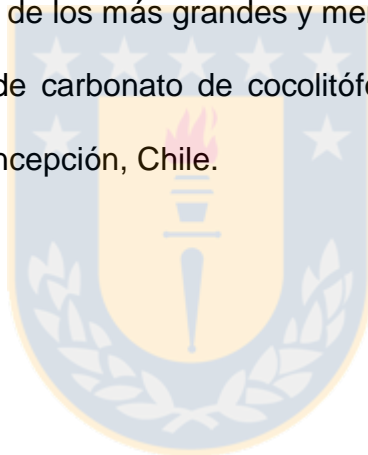
Distribución costa-océano de cocolitóforos y su rol en los flujos de carbonato en el sistema de surgencia de Concepción (36°).

Resumen



El rol de los cocolitóforos en el ciclo del carbonato fue estudiado en la zona de surgencia costera frente a Concepción, Chile (36°S) y aguas oceánicas adyacentes durante primavera del año 2004. La abundancia y diversidad de cocolitóforos se incrementan desde la costa hacia las regiones oceánicas. La presencia de un activo centro de surgencia costera claramente dividió el área de estudio dentro de una zona costera, de transición y dos zonas oceánicas. Los cocolitóforos y diatomeas mostraron un patrón inverso donde los cocolitóforos fueron más abundantes en las regiones oceánicas, mientras que las diatomeas lo hicieron en una banda estrechamente ligada a la costa. El carbonato suspendido de cocolitóforos alcanzó su máxima abundancia en la zona oceánica. *Emiliania huxleyi* dominó las comunidades vivas de cocolitóforos en toda el área de estudio, alcanzando hasta un 100% de dominancia a 0 y 20 m de profundidad en la zona costera la cual estuvo influenciada por las surgencias costeras de la región. La exportación vertical de carbonato de cocolitóforos frente a la costa de

Concepción (trampa desplegada entre Diciembre 2005 y Octubre 2006) fue altamente variable. Los flujos fueron más intensos durante verano, dominado por cocolitos y cocosferas de especies de cocolitóforos de mayor tamaño (*Calcidiscus leptoporus*, *Helicosphaera carteri*). La contribución de los flujos de cocolitos y cocosferas transportados dentro de la matriz de pellet fecales de apendicularia fue bajo (1%), sin embargo, ellos pueden contribuir en promedio hasta el 27% del secuestro de carbonato de cocolitóforos. Nuestros resultados muestran la relevancia de los más grandes y menos abundantes cocolitóforos y sus cocolitos al flujo de carbonato de cocolitóforos hacia el océano profundo frente a la zona de Concepción, Chile.



Coastal-oceanic distribution gradient of coccolithophores and their role in the carbonate flux of the upwelling system off Concepción, Chile (36°S)

Abstract

The role of coccolithophores in the biogenic carbonate cycle was studied in the coastal upwelling zone off Concepción, Chile (36°S), and in adjacent oceanic waters during spring 2004. Coccolithophore abundance and diversity increased steadily from coastal to oceanic regions. The presence of an active coastal upwelling center clearly partitioned the study area into coastal, transition and two oceanic zones. Coccolithophores and diatoms showed an inverse relationship: coccolithophores with higher abundances in oceanic zones and diatoms more abundant in coastal zones. The suspended coccolithophore carbonate reached maximum values in the oceanic zones. *Emiliana huxleyi* was the only coccolithophore species observed in the coastal, upwelling-influenced region. The vertical export of coccolithophore carbonate offshore from Concepción (traps deployed between December 2005 and October 2006) was highly variable, with greatest flux during summer, dominated by coccoliths and coccospheres of large species: *Calcidiscus leptoporus* and *Helicosphaera carteri*. The contribution of coccoliths and coccospheres carried downward in appendicularian fecal pellets to total carbonate flux was low (1%); however, they contributed a major fraction to the coccolithophore carbonate export (mean of 27%). Our results highlight the

relevance of large and less abundant coccolithophores and their coccoliths to the vertical flux of coccolithophore carbonate to the deep sea off Concepcion.





J. Plankton Res. (2016) 00(00): 1–20. doi:10.1093/plankt/fbw037

Coastal-oceanic distribution gradient of coccolithophores and their role in the carbonate flux of the upwelling system off Concepción, Chile (36°S)

EDUARDO MENSCHEL^{1,2*}, HUMBERTO E. GONZÁLEZ^{2,3} AND RICARDO GIESECKE^{2,3,4}

¹PROGRAMA DE POSTGRADO EN OCEANOGRAFÍA, DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFÍA, UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN, CASILLA 160-C, CONCEPCIÓN, CHILE, ²CENTRO FONDAP-IDEAL, UNIVERSIDAD AUSTRAL DE CHILE, CASILLA 567, VALDIVIA Y PUNTA ARENAS, CHILE, ³INSTITUTO DE CIENCIAS MARINAS Y LIMNOLÓGICAS, UNIVERSIDAD AUSTRAL DE CHILE, CASILLA 567, VALDIVIA, CHILE AND ⁴CENTRO DE ESTUDIOS EN ECOLOGÍA Y LIMNOLOGÍA CHILE, GEOLIMNOS, CARELMAPU 1 N° 540, VALDIVIA, CHILE

*CORRESPONDING AUTHOR: emenschel@udec.cl

Received March 7, 2016; accepted April 22, 2016

Corresponding editor: Roger Harris

The role of coccolithophores in the biogenic carbonate cycle was studied in the coastal upwelling zone off Concepción, Chile (36°S), and in adjacent oceanic waters during spring 2004. Coccolithophore abundance and diversity increased steadily from coastal to oceanic regions. The presence of an active coastal upwelling center clearly partitioned the study area into coastal, transition and two oceanic zones. Coccolithophores and diatoms showed an inverse relationship: coccolithophores with higher abundances in oceanic zones and diatoms more abundant in coastal zones. The suspended coccolithophore carbonate reached maximum values in the oceanic zones. *Emiliana huxleyi* was the only coccolithophore species observed in the coastal, upwelling-influenced region. The vertical export of coccolithophore carbonate offshore from Concepción (traps deployed between December 2005 and October 2006) was highly variable, with greatest flux during summer, dominated by coccoliths and coccospheres of large species: *Calcidiscus leptoporus* and *Helicosphaera carteri*. The contribution of coccoliths and coccospheres carried downward in appendicularian fecal pellets to total carbonate flux was low (1%); however, they contributed a major fraction to the coccolithophore carbonate export (mean of 27%). Our results highlight the relevance of large and less abundant coccolithophores and their coccoliths to the vertical flux of coccolithophore carbonate to the deep sea.

KEYWORDS: coccolithophores; carbonate flux; upwelling front; Humboldt Current System

INTRODUCTION

Coccolithophores represent ~10% of the global phytoplankton biomass (Tyrrell and Young, 2009). They play an important role in climate and biogeochemical cycles (Westbroek *et al.*, 1993; Winter *et al.*, 2002), including those of sulfur (Malin and Steinke, 2004), carbon (Zondervan, 2007; O'Brien *et al.*, 2013) and carbonate (Sprengel *et al.*, 2002). In several oceanic regions, coccolithophores contribute between 60 and 80% of the vertical carbonate flux at depths below 1000 m (Honjo, 1977; Deuser and Ross, 1989; Fabry, 1989). They represent up to 70% of the buried carbonate in the oligotrophic gyres of the South Atlantic and up to 20% along the continental margins of that ocean (Baumann *et al.*, 2004). Coccolithophores can be found in the photic zones of all the oceans (Jordan and Chamberlain, 1997), and large-scale abundance is common in mid to high latitudes in both hemispheres (Brown and Yoder, 1994; Moore *et al.*, 2012).

Coccolith plates detached from cells and suspended in near-surface waters cause light to scatter, making blooms visible in ocean color satellite imagery (Moore *et al.*, 2012). These blooms are usually dominated by *Emiliana huxleyi* and *Gephyrocapsa* spp. (Rhodes *et al.*, 1995; Yang *et al.*, 2001; Gravalosa *et al.*, 2008), and *E. huxleyi* often constitutes 40–90% of the total population (Mitchell-Innes and Winter, 1987; Chen *et al.*, 2007).

The physical and chemical characteristics of seawater controlling the distribution and abundance of coccolithophores in the ocean have been widely discussed, although no consensus has been reached. Many reports indicate that these organisms are more successful in stratified, oligotrophic (including low silicic acid and N:P ratio ~20), warm oceanic regions (Winter and Siesser, 1994; Hagino *et al.*, 2000). However, other authors highlight the occurrence of coccolithophores in more turbulent, nutrient-rich areas (Moita *et al.*, 2010; Guerreiro *et al.*, 2013).

In oceanic regions of the Humboldt Current System (HCS) off Chile, the calcite flux to the deep sea considerably exceeds the organic carbon flux, with coccolithophores the second most important taxon after foraminifera (González *et al.*, 2004). In coastal sediments off Chile between 22 and 45°S, the orders Isochrysidales and Coccolithales are dominant (Saavedra-Pellitero *et al.*, 2010, 2013).

The objectives of this study were (i) to determine the abundance, community structure and key species of coccolithophores in the coastal and oceanic areas off Concepción; (ii) to analyze the physical and chemical variables that best explain the distribution and abundance of these organisms; (iii) to assess the contribution of coccolithophores to the total vertical flux of biogenic carbonate and to elucidate the potential

processes/factors involved in coccolithophore export to the deep regions of the ocean.

Regional setting

The study area is located offshore of Concepción (36.5°S), one of the most biologically productive regions within the central HCS off Chile (Fossing *et al.*, 1995; Montero *et al.*, 2007). This active upwelling area contributes up to 50% of Chile's (and 3% of the world's) annual fishery landings (Mathiesen, 2012; Sernapesca, 2014). It experiences conditions favorable for upwelling during spring and summer, bringing to the surface Equatorial Subsurface Waters (ESSW) characterized by low dissolved oxygen concentrations and high nutrient loads (Strub *et al.*, 1998; Silva *et al.*, 2009). Off Concepción, the continental platform is at its widest (40 km) and experiences numerous cyclonic (36°S–75°W) and anticyclonic (37.5°S–77.5°W) eddies and filaments that propagate from the coast, expanding the productive coastal zone (Hormazabal *et al.*, 2004).

In the coastal system, the freshwater discharge of two large rivers (Itata: 240 m³ s⁻¹ and Bio-Bio: 1000 m³ s⁻¹) (Supplementary Fig. 1) affect the water stratification, silicate and organic/inorganic matter inputs (Saldias *et al.*, 2012). The outflows modify the biogeochemical fluxes and trophic state of these coastal waters (Iriarte and González, 2004; Sánchez *et al.*, 2008).

During spring/summer, high levels of photosynthetically active radiation at 100–400 W m⁻² s⁻¹ (Hernández *et al.*, 2012) result from relatively reduced cloud cover (<50%) (Supplementary Fig. 2) and promote high phytoplankton biomass as estimated from chlorophyll-a (Chl-a) (>5 mg m⁻³). That stock is dominated by large diatom genera, particularly *Skeletonema*, *Chaetoceros*, *Thalassiosira* and *Detonula* in the study area (González *et al.*, 2007). During winter, lower biomass (<2 mg m⁻³) is dominated by pico- and nano-autotrophic fractions (Anabalón *et al.*, 2007; Böttjer and Morales, 2007). Information on coccolithophores in the study area is limited, only based on data from surface sediments (Saavedra-Pellitero *et al.*, 2010, 2013).

METHODS

General sampling

Sampling was carried out off Concepción from 14 to 24 November 2004, onboard the R/V AGOR Vidal Gormáz on a 31-station grid between 35.5 and 38°S and 72.7 and 77.7°W (Fig. 1). In addition, a sediment trap was deployed from December 2005 to October

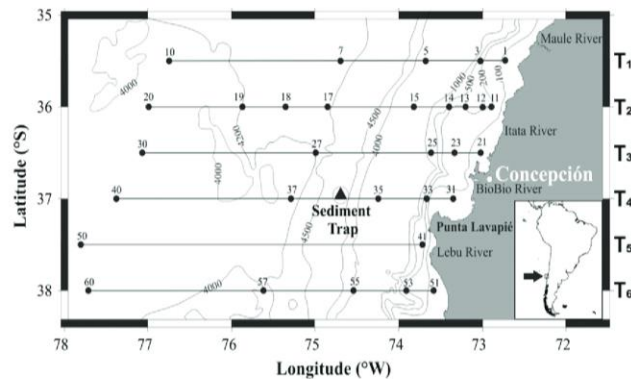


Fig. 1. Grid showing the stations sampled during the oceanographic cruise (November 2004) off the coast of Concepción, Chile. The dots indicate water-sampling sites and the circle with the triangle marks the location of the sediment trap. Six transects (T1–T6) were carried out from the coast westward. Each transect (T1–T6) is represented by a line on the dots.

2006 in the central part of the grid (see below and Fig. 1). Hydrographic information was obtained using a Sea Bird SBE-25 CTD, equipped with fluorescence sensors. Water samples for dissolved oxygen, nutrients and phytoplankton were taken at three depth levels (0, 20, 50 m) with a rosette equipped with 24 10-L Niskin bottles. Oxygen was measured using the Winkler method (Carpenter, 1965), while nutrient concentrations (PO_4 , $\text{Si}(\text{OH})_4$, NO_3) were analyzed with an auto analyzer (Alpkem flow solution IV) according to Strickland and Parsons (1972).

Ekman transport was estimated according to Wu (1982) using daily average wind data from November 2004, obtained from the meteorological Station of Carriel Sur Airport. We used the weekly AVISO+ data products of absolute geostrophic velocities from the study area (<http://las.avisioceanobs.com/>), and surface wind data were obtained from monthly mean scatterometer data products for November 2014 (25 km resolution, QuikSCAT output).

Phytoplankton community composition in the upper water column

The study focused on phytoplankton composition, and fluorescence data from a CTD were used to define Chl-a profiles. As most phytoplankton was distributed in the upper 50 m of the water column, water samples (250 mL) were obtained from 0, 20 and 50 m, preserved in 3% sodium tetraborate-buffered formaldehyde seawater and stored in the dark at room temperature. Subsamples (50 mL) were settled in Hydrobios chambers and examined with inverted microscopy following

standard methods (Utermöhl, 1958; Zeiss Axiovert 200). Phytoplankton taxa were counted and identified at magnifications of $\times 200$ – 400 for diatoms and $\times 400$ – 1000 for coccolithophores. Diatoms were quantified by observing the entire sedimentation chamber, or a fraction of it at high abundance (e.g. transects or half the chamber). The taxa were identified with taxonomic keys and relevant supporting literature (Rivera, 1973; Tomas, 1997; Bown, 1998; Cros and Fortuño, 2002; Young *et al.*, 2003). For coccolithophores, the same sample was evaluated using a Scanning Electron Microscope (SEM, LEO-420) and Light Microscopy; the morphology and appearance of the species observed with these two methods were compared (Supplementary Fig. 3). Phytoplankton densities were integrated by trapezoidal integration of the three estimates from the upper 50 m to compare cell densities among stations.

To calculate the number of cells per liter (C_i), we applied the following formula:

$$C_i = \frac{[C_c \times F \times 1000]}{V_s}, \quad (1)$$

where C_c is the count of phytoplankton in the settling chamber (e.g. number of coccospores or diatoms observed), F is the ratio between the total area and the observed area of the settling chamber and V_s is the volume of the analyzed sample (mL).

The quantification of coccolithophores was performed with preliminary observation at $\times 400$ magnification to identify large (~ 10 – $30 \mu\text{m}$) and less abundant coccospores (e.g. genera *Helicosphaera*, *Calcidiscus*) by examining half or all of the sedimentation chamber.

Small coccospheres (<10 µm in diameter; e.g. genera *Emiliana* and *Gephyrocapsa*) were quantified by observing 500–1500 visual fields distributed randomly over the entire sedimentation chamber at ×1000 magnification. After collection, some subsamples were prepared for observation in the SEM by gentle filtration (0.2-µm filter). These subsamples were then washed with degassed mineral water to eliminate salts (L. Cros, personal communication), dried and analyzed by SEM. The calcium carbonate contents of the coccoliths and coccospheres (CarC) for each species of coccolithophore were determined using conversion factors according to Young and Ziveri (2000), Broerse *et al.* (2000) and Ziveri *et al.* (2000).

Sediment trap

Coccolithophore fluxes

An automated, cone-shaped sediment trap (SMT 230; Salzgitter Electronic, Kiel, Germany) was deployed at 1000 m depth on a mooring located 150 km off Concepción, over the open abyssal plain (37° 05'S, 74° 50'W) where the maximum depth was 4500 m (Fig. 1). The trap was located far from the continental slope to reduce the possible collection of sediment transported laterally from the continental shelf. Sample collection cups were changed every 18 days from December 2005 to October 2006. Before deployment, each collection cup was filled with a hypersaline NaCl–seawater solution (38–40 g kg⁻¹, prepared with water collected at 2000 m with 1% (v/v) saturated HgCl₂) (Lee *et al.*, 1992). Aliquots of 1.5 mL were poured into a settling chamber and analyzed by light microscopy. All coccospheres and coccoliths were quantified on 20 to 200 visual fields, following the procedure described for phytoplankton samples. The total coccosphere and coccolith counts were converted to flux rates (number m⁻² d⁻¹) according to:

$$\text{COC}_t = \frac{[N_c \times F_c \times (V_t/V_a) \times A_t]}{T} \quad (2)$$

where COC_t represents the flux rate of coccospheres or coccoliths exported (number m⁻² d⁻¹); N_c the number of coccospheres or coccoliths counted in a fraction of the settling chamber; F_c the fraction of the chamber area analyzed; V_t the total sample volume (mL); V_a the subsample volume (mL) in the settling chamber; A_t the particle collection area of the automatic sediment trap (m⁻²); and T the collecting interval (days). Fluxes of coccospheres and coccoliths (COC_s) were reported as species-specific contributions to carbonate flux of coccolithophores by applying factors from the literature (Young and Ziveri, 2000).

POC analyses were done after removal of CaCO₃ (with HCl 2 N), while for total particulate carbon (TPC) a fraction of the sample was filtered and dried at 50°C. Later, these samples were analyzed in a Carlo Erba C/N-analyzer using acetanilide as a standard. We applied a stoichiometric balance formula (Eq. 3) for the final determination of the total particulate carbonate (TCar_{ex}) in the sediment trap samples, according to Hebbeln *et al.* (2000):

$$\text{TCar}_{\text{ex}} = [\text{TPC} - \text{POC}] \times 8.333 \quad (3)$$

where TPC is the total flux of particulate carbon (µg C m⁻² d⁻¹); POC is the flux of particulate organic carbon (µg C m⁻² d⁻¹) and 8.333 is (molar mass of CaCO₃)/(atomic mass of carbon).

CaCO₃ from appendicularian fecal pellets and tintinnids

A total of 65 undamaged appendicularian fecal pellets (70–340 µm in diameter) were removed from the sediment trap samples using a stereomicroscope (Leica model MZ6) at ×15 magnification and placed in a Petri dish with 0.2 µm pre-filtered de-carbonated mineral water to prevent coccolith dissolution. Fecal pellets were washed five to eight times with filtered de-carbonated water and photographed. Photographs were processed using ImageJ software to estimate the fecal pellet volume.

In order to analyze the composition of coccospheres and coccoliths in the appendicularian fecal pellets, 1–10 pellets (number depending on their size) were removed from the Petri dish and gently placed in 2.5-mL vials containing 2 mL of de-carbonated mineral water and sonicated at 50/60 Hz for 30 seconds following Bairbakhish *et al.* (1999). The contents of the vials were placed in sedimentation chambers and analyzed using an inverted light microscope (×1000 magnification). Other samples were analyzed by SEM to corroborate the light microscopy species identifications. Numbers of coccoliths per fecal pellet were estimated as follows:

$$C_i = \frac{[\sum S_{p(n+1)} \times F_c]}{V_f} \quad (4)$$

where C_i represents the total number of coccoliths per cubic millimeter, S_{p(n+1)} the number of coccoliths of different species observed in the analyzed chamber area; F_c the ratio of the total chamber area to the analyzed area and V_f the total volume (in mm³) of analyzed fecal pellets.

All coccoliths and coccospheres removed from feces were observed and counted at species-level and converted into CaCO₃ using factors from Young and Ziveri

(2000). Thus, an average concentration of 0.056 mg CaCO_3 per mm^3 was determined for appendicularian fecal pellets (E. Menschel, unpublished data), and used to estimate the amount of CaCO_3 in fecal pellets collected by the sediment trap. The calcium carbonate contributed by coccoliths attached to the loricae of the three most common tintinnid genera (*Tintinnopsis*, *Codonellopsis* and *Dictyocysta*) was estimated using SEM by direct quantification of coccoliths according to Young and Ziveri (2000) and multiplied by 2, assuming that the faces of the loricae against the cell membrane contained the same quantity of CaCO_3 .

The carbonate of coccolithophores exported (CarC_{ex}) and collected in the sediment trap was defined as the sum of coccoliths and coccospheres detached, adhered to loricae of tintinnids and inside the fecal pellets of appendicularians.

Statistical analyses

Phytoplankton abundances at 0, 20 and 50 m were tested to determine significant differences in vertical distribution using Kruskal–Wallis analysis. In addition, a cluster analysis was carried out to explore similarities in coccolithophore compositions among stations using the Bray–Curtis similarity coefficient calculated for root-transformed data (Clarke and Warwick, 2001). The SIMPER routine (PRIMER v.6) was used to determine both the percentages of similarity within each of the groups identified by the cluster analysis and the dissimilarities among those groups. The coccolithophore abundance was related to the physical–chemical variables using the statistical package BIO-ENV to determine which variable, or combination of variables, best explains the grouping of the stations. The BIOENV routine included a permutation test following the methodology proposed by Clarke *et al.* (2008). The Shannon–Wiener diversity index was calculated following Brower and Zar (1977) for the five longitudinal and latitudinal transects. Maps of the spatial distribution of physical (temperature), chemical (nutrients, salinity) and biological (coccolithophore and diatom abundances) data were plotted using kriging interpolation. Possible latitudinal and vertical differences among coccolithophore distributions were tested using the Mann–Whitney *U* test.

RESULTS

Hydrography

Offshore Ekman transport was highest at the beginning of the study (15–20 November 2004) due to meridional,

upwelling-favorable winds, which decreased toward the end of the campaign (21–24 November 2004) (Fig. 2A). In November, the wind pattern was predominantly northward, with maximum intensities ($7.6\text{--}8.2\text{ m s}^{-1}$) in a

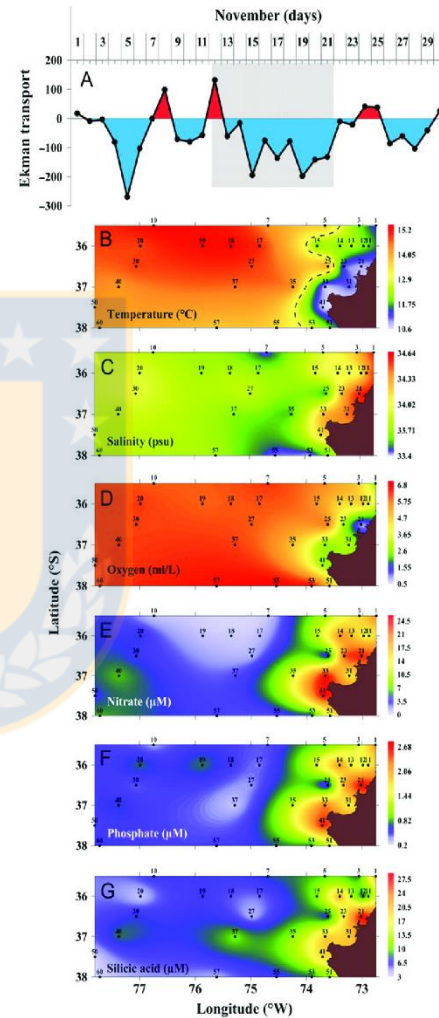


Fig. 2. (A) Ekman transport ($\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1}$) during November 2004. Negative values represent active seaward transport and, thus, upwelling-favorable events during the sampling period (dashed square). (B) to (G) show the averaged distribution (0–50 m) of physical and chemical parameters in the study area and the dotted line indicates the 13°C isotherm and the oceanic border of the Coastal Upwelling Front (CUF). Temperature (B), salinity (C), dissolved oxygen (D) and macronutrient (E, F and G) off Concepción, Chile.

narrow band extending from the outer margin of the continental slope seaward to 75.5°W (Supplementary Fig. 4).

The physicochemical variables of the upper 50 m water column (Fig. 2) were defined by a strong CUF bounded offshore by the 13°C isotherm. This isotherm followed the edge of the continental shelf, roughly marked by the 1000-m isobath (Fig. 1), but weakened to the south near the Lebu River (Fig. 2; see also Letelier *et al.*, 2009). Average temperature and dissolved oxygen values were low in the coastal region (11.9°C and 4.1 mL L⁻¹) and high in the oceanic region (~15°C and >6 mL L⁻¹). Nutrient concentrations (NO₃, PO₄ and Si(OH)₄) and salinity showed a pattern inverse to temperature, with higher values in the coastal regions (25 μM L⁻¹, 2.7 μM L⁻¹, 24 μM L⁻¹ and 34.6 g kg⁻¹) than well offshore (0.6 μM L⁻¹, 0.3 μM L⁻¹, 2.7 μM L⁻¹ and 33.3 g kg⁻¹).

Phytoplankton community structure

The phytoplankton distribution indicated that diatoms were mostly concentrated in the coastal region, east of the CUF, ranging from 4×10^6 to 2.2×10^{10} and averaging 1.6×10^9 cells m⁻² (González *et al.*, 2007). Diatoms were closely associated with the coastal region adjacent to the core of the upwelling, where nutrient concentrations were highest and temperature and oxygen concentrations lowest. *Thalassiosira* spp., *Pseudo-nitzschia* spp., *Skeletonema* spp., *Chaetoceros* spp., *Leptocylindrus* spp. and *Corethron* spp. constituted 80% of the specimens observed. More than 90% of the diatoms quantified were collected in the coastal zone, and the remainder (<10%) were found in the oceanic region. Coccolithophores were predominantly recorded west of the CUF (84%), with the remaining 16% (mostly *E. huxleyi*) found east of it. No differences were noted with latitude in the vertically integrated abundances of coccolithophores or among the discrete depths (0, 20 and 50 m) (U-Test, $P > 0.05$).

Coccolithophore abundance and distribution

We identified 18 coccolithophore species (Table I), which showed abundance gradients from coastal to oceanic stations as well as among depths (Supplementary Table 1). *Emiliana huxleyi* (on average, 62%) and *Gephyrocapsa muelleriae* (18%) were the dominant forms within the study area. Less abundant taxa, including *Coronosphaera mediterranea*, *Syracosphaera* spp., *Calcidiscus leptoporus*, *Syracosphaera pulchra* and *Helicosphaera carteri*, made up 14%, and the remaining 6% of specimens were rare.

Total integrated coccolithophore abundances averaged 1.98×10^9 cells m⁻², highest at oceanic Stations 7 and 53 and lowest at coastal Stations 1 and 31 (Table II; Figs 3 and 4). Slightly higher mean abundances were found at

Table I: Taxonomic list of coccolithophore species observed in coastal and oceanic regions, off Concepción, Chile.

Species
1. <i>Calcidiscus leptoporus</i> (Murray & Blackman, 1898) Loeblich & Tappan, 1978
2. <i>Calcosolenia murrayi</i> Gran, 1912
3. <i>Coccolithus pelagicus</i> Kämtner, 1941
4. <i>Coronosphaera mediterranea</i> (Lohmann, 1902) Gaarder & Heimdal, 1977
5. <i>Discosphaera tubifera</i> (Murray & Blackman, 1898) Ostenfeld, 1900
6. <i>Emiliana huxleyi</i> (Lohmann, 1902) Hay & Mohler, 1967 var. <i>huxleyi</i>
7. <i>Florisphaera profunda</i> Okada & Honjo, 1973
8. <i>Gephyrocapsa muelleriae</i> Kämtner, 1943
9. <i>Gephyrocapsa oceanica</i> Kämtner, 1943
10. <i>Helicosphaera carteri</i> (Wallich, 1877) Kämtner, 1954
11. <i>Pontosphaera syracusana</i> Lohmann, 1902
12. <i>Palusphaera vandeli</i> Lecal 1965 emend. Norris 1984
13. <i>Rhabdosphaera clavigera</i> Murray & Blackman, 1898
14. <i>Scyphosphaera apsteinii</i> Lohmann, 1902
15. <i>Syracosphaera anthos</i> (Lohmann, 1912) Jordan & Young, 1990
16. <i>Syracosphaera pulchra</i> Lohmann, 1902
17. <i>Syracosphaera prolongata</i> Gran ex Lohmann, 1913
18. <i>Umbilicosphaera sibogae</i> (Weber-van Bosse, 1901) Gaarder, 1970 var. <i>sibogae</i>

The taxa *Papposphaera* sp. and *Syracosphaera* spp. were included in the Supplementary Table 1.

20 m depth (46×10^3 cells L⁻¹) than at the surface (30×10^3 cells L⁻¹) or 50 m depth (34×10^3 cells L⁻¹), with increased numbers at the oceanic stations (Stations 7, 17, 18, 25, 30 and 37).

Coastal-oceanic biogeographic zones

The coccolithophore community structure varied significantly along the coastal-ocean gradient, with increasing species diversity towards the oceanic regions (Fig. 5A). A cluster analysis of stations was performed based on the stock estimates for the most abundant coccolithophore species (>95% of the whole community). The resulting four groups were named according to their coastal-oceanic positions: Z₁ (east of the CUF), Z₂-CUF (associated with the CUF), Z₃ (west of the CUF), and Z₂-Oceanic (west of Z₃) (Fig. 6).

- (i) Z₁ consisted mostly of the coastal border off Concepción. *Emiliana huxleyi* was the most important species in the coastal zone and the only coccolithophore found at the surface. That dominance remained with depth to 50 m, but other species (probably from the genus *Papposphaera*, but not clearly identifiable) were observed in low abundance. Z₁ showed an average similarity, per the SIMPER test, of 67%; *E. huxleyi* contributed 100% of this similarity. This zone was characterized by

Table II: General information of the oceanographic stations (date, position, distance to the coast and bottom depth).

Station	Date dd.mm.yy	Latitude °S	Longitude °W	Distance to the coast (km)	Bottom depth (m)	Coccolithophores				Diatoms m ⁻² 10 ⁶	Temperature °C	Salinity PSU	Oxygen ml L ⁻¹	Nitrate µM	Phosphate µM	Silicic acid µM
						cells L ⁻¹ (0 m)	cells L ⁻¹ (20 m)	cells L ⁻¹ (50 m)	m ⁻² 10 ⁶							
1	21.11.04	-35.5	-72.76	20.0	108	330	835	n.d.	24	7178	11.3	34.6	2.7	20.3	2.2	21.7
3	21.11.04	-35.5	-73.06	46.20	1056	3632	2000	727	97	6575	12.0	34.2	4.7	15.7	1.4	8.2
5	22.11.04	-35.5	-73.67	100.80	4500	17 069	19 306	6318	748	35	13.9	34.0	5.6	9.3	0.9	9.7
7	22.11.04	-35.5	-74.70	197.40	4334	134 096	162 521	31 457	5676	338	14.3	33.4	6.3	0.7	0.5	7.9
10	23.11.04	-35.5	-76.75	382.21	3977	43 436	85 636	132 268	4559	8	15.3	33.8	6.0	0.7	0.4	6.9
11	24.11.04	-36.0	-72.89	8.0	155	1531	1315	302	53	4400	11.9	34.4	4.2	14.3	1.7	11.3
12	24.11.04	-36.0	-72.98	19.61	201	3848	1348	9935	521	638	12.0	34.1	4.7	14.1	1.5	7.3
13	24.11.04	-36.0	-73.20	39.21	264	19 655	11 700	357	494	242	12.4	34.0	4.5	17.7	1.6	13.7
14	24.11.04	-36.0	-73.40	54.90	295	33 329	17 358	2898	811	81	12.2	34.1	4.4	20.5	2.2	21.8
15	24.11.04	-36.0	-73.81	94.11	2527	14 256	11 209	8942	657	387	12.1	34.0	5.5	10.6	1.5	11.3
17	24.11.04	-36.0	-74.85	184.30	4300	62 048	83 166	76 563	3848	461	15.0	33.8	6.0	1.0	0.4	5.4
18	23.11.04	-36.0	-75.36	231.36	4225	42 300	30 855	240 579	4803	38	15.2	33.8	6.0	0.7	0.6	5.7
19	23.11.04	-36.0	-75.87	278.42	4180	53 869	64 334	183 954	4906	0	15.2	33.8	6.0	0.8	0.8	6.8
20	20.11.04	-36.0	-76.99	380.37	4055	38 056	1406	74 547	1534	4	14.8	34.0	6.2	4.3	0.7	3.7
21	18.11.04	-36.5	-73.02	11.53	93	4406	854	n.d.	66	21 918	10.8	34.6	0.8	24.2	2.7	28.5
23	18.11.04	-36.5	-73.34	38.42	139	4726	3723	2254	174	574	11.1	34.3	2.9	22.5	2.0	17.0
25	20.11.04	-36.5	-73.62	65.32	714	61 101	72 964	67 109	3442	53	14.2	33.5	5.9	2.7	0.4	6.8
27	20.11.04	-36.5	-74.99	188.27	4200	47 736	67 130	42 203	2789	30	14.8	33.9	6.0	1.3	0.4	4.3
30	19.11.04	-36.5	-77.07	372.70	4100	46 410	109 956	41 983	3843	12	14.8	34.0	6.2	3.9	0.5	7.4
31	17.11.04	-37.0	-73.24	3.98	93	0	277	n.d.	7	4662	11.2	34.4	3.2	14.7	1.6	19.7
33	18.11.04	-37.0	-73.67	43.77	426	15 656	10 208	2738	453	82	10.7	34.3	2.6	25.6	2.3	19.7
35	18.11.04	-37.0	-74.25	95.51	4150	37 792	333 040	n.d.	3704	31	14.4	33.6	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
37	19.11.04	-37.0	-75.29	187.03	4086	66 665	115 920	34 987	4089	16	14.6	33.7	6.2	3.0	0.3	10.4
40	19.11.04	-37.0	-77.38	374.03	4100	39 920	32 947	9289	1362	128	14.3	33.9	6.2	6.4	0.7	8.4
41	17.11.04	-37.5	-73.71	11.42	310	14 054	20 038	412	648	43	10.7	34.2	2.8	25.4	2.6	19.2
50	16.11.04	-37.5	-77.81	372.56	4086	12 513	10 791	4722	466	887	14.3	33.9	6.2	4.1	0.5	3.4
51	14.11.04	-38.0	-73.59	7.64	62	17 446	43 374	7295	1368	117	11.9	33.6	4.9	14.3	1.4	12.1
53	14.11.04	-38.0	-73.91	38.20	388	21 791	190 255	3000	5019	213	12.8	33.4	6.8	4.1	0.7	7.9
55	14.11.04	-38.0	-74.54	91.68	4552	12 750	40 344	20 076	1437	49	13.6	33.4	7.0	2.9	0.7	6.7
57	15.11.04	-38.0	-75.62	187.18	4070	52 020	57 522	23 356	2309	9	13.8	33.8	6.8	3.3	0.5	4.5
60	15.11.04	-38.0	-77.72	370.54	4130	20 752	19 728	42 310	1335	547	14.1	33.9	6.2	6.2	0.6	3.3

Coccolithophore abundances at discrete depths (0, 20 and 50 m, as cells L⁻¹) and integrated in the upper 50-m water column (cells m⁻² 10⁶), diatom integrated abundances and, average physical (temperature) and chemical (salinity, dissolved oxygen, nitrate, phosphate, silicic acid) parameters measured during November 2004. n.d. = no data.



Downloaded from <http://pubk.kitfox.com/journals.org/> at Universidad Austral de Chile on July 6, 2016

active upwelling with high nutrient concentrations, low temperature and oxygen and relatively high salinity (Fig. 2 and 6) (Table III).

(ii) Z_2 included stations associated with the CUF (Z_2 -CUF), as well as four stations on the western edge of the grid (Station 20, 40, 50 and 60) (Z_2 -Oceanic) (Fig. 6). For all the Z_2 stations, the SIMPER ana-

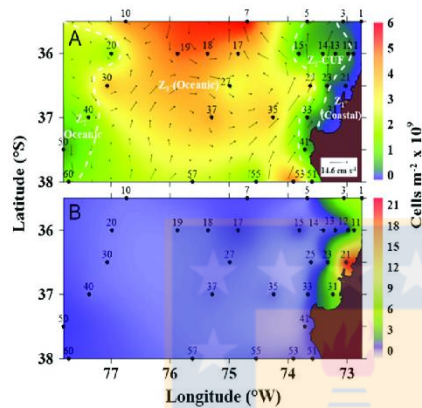


Fig. 3. Integrated abundance (upper 50 m water column) of coccolithophores (A) and diatoms (B) during the oceanographic cruise (November 2004) off Concepción, Chile. The dashed white lines represent the boundaries of the four biogeographic areas defined by the PRIMER cluster analysis (CUF). The arrows represent the geostrophic flow vectors (cm s^{-1}).

lysis showed a similarity of 71%. *Emiliania huxleyi* and *G. muelleriae* contributed 93% of the similarity. The stations in Z_2 -CUF showed higher temperatures, similar nutrient concentrations, slightly higher oxygen concentrations and lower salinity levels than those observed in Z_1 (Fig. 2). *Emiliania huxleyi* was again the dominant species at 0 and 20 m, whereas other taxa (e.g. *G. muelleriae*, *Syracosphaera* spp., *H. carteri*) had greater contributions at 50 m.

The Z_2 -Oceanic stations had lower nutrient concentrations, higher temperatures and oxygen concentrations, and slightly lower salinity values than those in Z_2 -CUF (Fig. 2). *Emiliania huxleyi* was more dominant in Z_2 -Oceanic than in Z_3 , contributing 68–80% of the coccolithophore community at 0 and 20 m depth. At 50 m, however, we observed higher species richness and a slightly lower relative abundance of *E. huxleyi* (50%). At that depth, *Discosphaera tubifera* and *Umbilicosphaera sibogae* increased markedly, reaching 12 and 16% of the specimens, respectively (Fig. 5A).

(iii) Z_3 showed the highest coccolithophore densities in the study area, particularly at stations west of the CUF to 77°W off Concepción (Fig. 6). SIMPER analysis revealed an average similarity of 78%. *Emiliania huxleyi*, *G. muelleriae*, *Syracosphaera* spp. and *C. mediterranea* contributed 91% of the similarity. This area had the lowest nutrient concentrations (3.0, 0.6 and $7.0 \mu\text{M L}^{-1}$ of NO_3 , PO_4 and Si(OH)_4 , respectively), highest temperatures (14.3°C) and

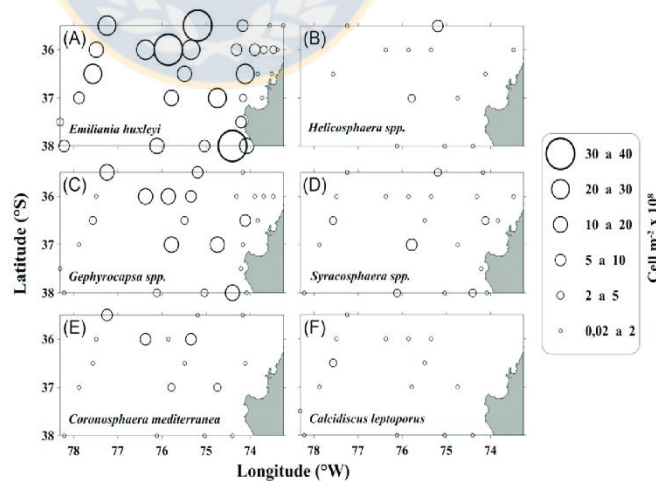


Fig. 4. Integrated abundance (0–50 m depth) of the main coccolithophore species/genera recorded off Concepción, Chile. Isolines denote the abundance ($\text{cells m}^{-2} \times 10^8$). *Emiliania huxleyi* (A), *Helicosphaera carteri* (B), *Gephyrocapsa muellerai* (C), *Syracosphaera* spp. (D), *Coronosphaera mediterranea* (E) and *Calcidiscus leptoporus* (F).

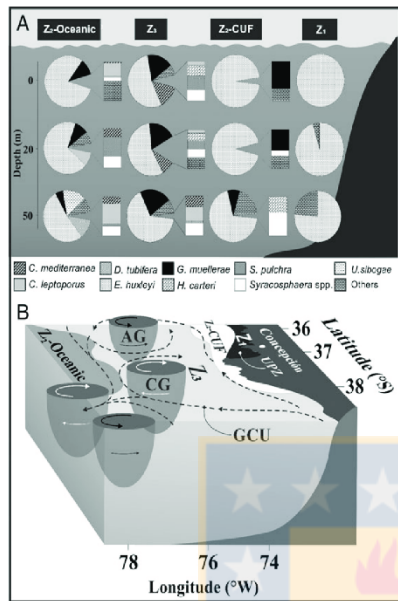


Fig. 5. (A) Vertical distribution of the main species (>85% of pooled abundance) recorded in the study area. The missing portion of the pie graph denotes all species pooled representing >5% of the total coccolithophore abundance and is split by a vertical bar. The item “others” includes *Coccolithus pelagicus*, *Calcosolenia murrayi*, *Florisphaera profunda*, *Gephyrocapsa oceanica*, *Papposphaera* sp., *Pontosphaera syracusana*, *Palusphaera vandeli*, *Rhabdosphaera clavigera*, *Syphosphaera apsteinii*, *Syracosphaera anthos* and *S. prolongata* (in Z_1 , 20 and 50 m depth, “others” included only *Papposphaera* sp.). The biogeographical zones Z_1 , Z_2 -CUF, Z_3 and Z_2 -oceanic are also shown. (B) Conceptual model of the main physical mesoscale processes off Concepción, (from Morales *et al.*, 2010 and Leterrier *et al.*, 2009). The dashed lines represent the geostrophic currents, while CG: clockwise gyre (white arrows) and AG: anti-clockwise gyre (black arrows) denotes the characteristic and persistent mesoscale gyres in the study area. UPZ: denotes a narrow upwelling coastal zone (shown by the black zone).

oxygen concentrations (6.2 mL L^{-1}), and the lowest salinity (33.7 g kg^{-1}). The dominance of *E. huxleyi* decreased, and other species became more conspicuous including *G. muelleriae* (15–20%) and, to a lesser extent, *H. carteri* and *Syracosphaera* spp. (1–3%). The oceanic zone (Z_3) displayed an inverse pattern (compared with Z_1), with increased relative abundance of *E. huxleyi* at depth (Fig. 5A).

The analysis of rank correlation (BIO-ENV) for the integrated abundances of all coccolithophore species and physico-chemical variables revealed that two combinations, temperature-salinity ($p_w = 0.689$; $P < 0.05$) and salinity-nitrate ($p_w = 0.675$; $P < 0.05$), explain the spatial variability of coccolithophores in the study area reasonably well (Table IV).

The Shannon–Wiener diversity index, calculated for five transects and arranged along longitudinal gradients, showed increased coccolithophore species diversity from the coast toward the ocean (Fig. 7), whereas the latitudinal range showed no significant differences in diversity.

Particulate calcium carbonate in coccolithophores (CarC) in the upper water column

Integrated average concentrations of CarC were $378 \text{ mg CaCO}_3 \text{ m}^{-2}$. Values were highest at oceanic stations 7, 30 and 37 (2700 , 1100 and $1200 \text{ mg CaCO}_3 \text{ m}^{-2}$, respectively), and lowest at coastal stations 1 and 31 (1.1 and $0.3 \text{ mg CaCO}_3 \text{ m}^{-2}$, respectively) (Figs. 8A, B). Coccolithophore taxa contributing most (98%) to the total CarC off Concepción were *H. carteri*, *C. leptoporus*, *E. huxleyi*, *G. muelleriae*, *C. mediterranea*, *Syracosphaera* spp., *Rhabdosphaera clavigera* and *U. sibogae* (Fig. 8B).

Estimated concentrations of CarC at the surface ranged from 0 to $47.7 \mu\text{g CaCO}_3 \text{ L}^{-1}$ (average $5.7 \mu\text{g CaCO}_3 \text{ L}^{-1}$). Oceanic Stations 7 and 37 showed the greatest surface concentrations of CarC (42 and $25 \mu\text{g CaCO}_3 \text{ L}^{-1}$), more than 40% of the total CaCO_3 of the surface. In contrast, the concentrations were lower ($< 0.24 \mu\text{g CaCO}_3 \text{ L}^{-1}$) at the coastal stations north of Punta Lavapie (Stations 1, 3, 11, 12, 21, 23 and 31). Five taxa constituted 94.5% of the total biogenic carbonate in surface layers of the study area: *H. carteri* (38.7%), *E. huxleyi* (17.3%), *C. mediterranea* (15.4%), *C. leptoporus* (12.8%) and *G. muelleriae* (10.3%), while *S. pulchra*, *R. clavigera*, *Gephyrocapsa oceanica*, *U. sibogae*, *D. tubifera* and *Syracosphaera* spp. made up of the remaining 5.5%.

At 20 m depth, the CarC varied between 0.01 and $89 \mu\text{g CaCO}_3 \text{ L}^{-1}$, (averaging $10.1 \mu\text{g CaCO}_3 \text{ L}^{-1}$). Concentrations were highest at the oceanic Stations 7, 10, 17 and 25 representing 50% of all the CarC at this depth, whereas Stations 1, 3, 12, 13, 14, 15, 20, 21, 23, 33, 37 and 55 only contributed < 1.5% of the CarC for the 20 m of depth. The major contributions were from *H. carteri* (46%), *C. leptoporus* (17%), *E. huxleyi* (13%), *G. muelleriae* (10%) and *C. mediterranea* (8%), the remaining 6% came from *S. pulchra*, *R. clavigera*, *Coccolithus* sp., *D. tubifera* and *Syracosphaera* spp.

At 50 m depth, the CarC ranged from 0 to $26.7 \mu\text{g CaCO}_3 \text{ L}^{-1}$ (averaging $4.9 \mu\text{g CaCO}_3 \text{ L}^{-1}$). Highest estimates were at Oceanic Stations 10, 18, 19, 20, 25, 30, 37 and 60, constituting 74% of the CarC at 50 m depth. The most important species at this depth were *C. leptoporus* (21.7%), *E. huxleyi* (21.1%), *H. carteri* (20.9%), *G. muelleriae* (18.7%), *R. clavigera* (5.9%), *U. sibogae* (4.8%) and *Syphosphaera apsteinii* (2%). The contributions of integrated CarC were lowest in Z_1 (0.1%) and highest in

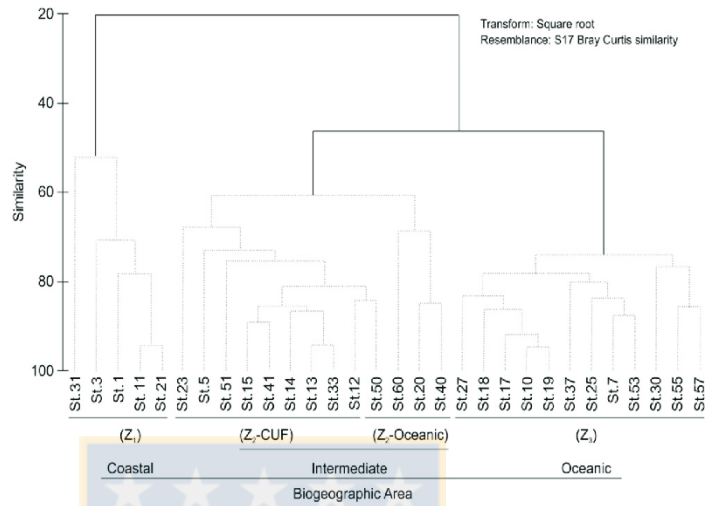


Fig. 6. Dendrogram of the stations based on Bray Curtis similarity coefficients comparing the vertically integrated abundances of the coccolithophore assemblages. Drawn by PRIMER (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research).

Table III: Dissimilarity in percentage among zones.

Zone	Z ₁	Z ₂ -CUF	Z ₂ -oceanic	Z ₃
Z ₁				
Z ₂ -CUF	66.8			
Z ₂ -Oceanic	78.8	35.8		
Z ₃	89.7	57.9	44.52	

These results correspond to the SIMPER analysis based on the abundances of the coccolithophores species.

Z₃ (88.2%). *Calcidiscus leptoporus*, *H. carteri*, *E. huxleyi* and *G. muelleriae* contributed ~80% of CarC at this depth. Finally, in Z₂ (both Z₂-CUF and Z₂-Oceanic), *E. huxleyi*, *C. leptoporus*, *H. carteri*, *G. muelleriae*, *U. sibogae*, *R. clavigera* and *Florisphaera profunda* made intermediate contributions, being lower than in Z₃ and greater than in Z₁. In Z₂, these species reached 1184 mg CaCO₃ m⁻² or 10% of the integrated CarC.

Total and coccolithophore carbonate export at 1000 m depth

TCar_{ex} averaged 56.2 mg CaCO₃ m⁻² d⁻¹, higher in summer (70.5 mg CaCO₃ m⁻² d⁻¹) than in autumn and winter (45.7 and 53 mg CaCO₃ m⁻² d⁻¹). The CarC_{ex} averaged 3.8 mg CaCO₃ m⁻² d⁻¹, with highest fluxes in summer (5.1 mg CaCO₃ m⁻² d⁻¹) and lowest in autumn-winter (2.6 and 3.5 mg CaCO₃ m⁻² d⁻¹) (Fig. 9). Detached coccoliths and coccospheres were the

Table IV: Results of the BIO-ENV routine between total abundances of integrated coccolithophores (cells per square meter) and physico-chemical variables in the study area off Concepción.

Number of variables	Variable combination	Spearman rank correlation (r _s)
1	Salinity	0.640
1	Nitrate	0.549
1	Oxygen	0.533
1	Phosphate	0.510
1	Temperature	0.507
1	Silicic acid	0.390
2	Temperature, salinity	0.689
2	Salinity, nitrate	0.675
2	Salinity, phosphate	0.649
2	Temperature, salinity, nitrate	0.666
3	Temperature, salinity, oxygen	0.660
3	Temperature, salinity, phosphate	0.655
3	Salinity, oxygen, nitrate	0.651
3	Temperature, salinity, silicic acid	0.649
3	Salinity, nitrate, phosphate	0.646
4	Temperature, salinity, oxygen, nitrate	0.653

The bold value indicate the environmental variables that best explain the pattern in the coccolithophores abundance.

most important, reaching an average of 2.9 mg CaCO₃ m⁻² d⁻¹ or 70% of the CarC_{ex} and 4.8% of the TCar_{ex} (Fig. 9). However, these detached scales and spheres made highly variable contributions to CarC_{ex}, ranging from 52% in summer to 27% in winter and 20% in autumn. In addition, appendicularian fecal pellets

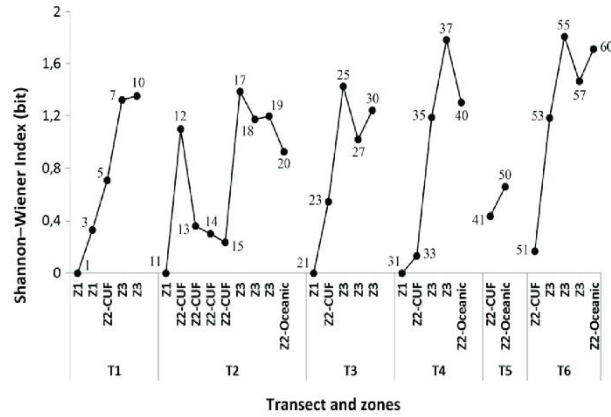


Fig. 7. Shannon–Wiener diversity index for coccolithophores in a coastal–ocean gradient off Concepción, Chile along the transects T1–T6 (Figure 3). The diversity is given for each transect (T1–T6) with the most coastal (Z₁) and oceanic (Z₂–oceanic) biogeographical zones located at the left and right sides, respectively. In addition, the station numbers along each transect are included for reference.

contributed 27% ($0.8 \text{ mg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) of the CarC_{ex} or 1.2% of the TCar_{ex} .

We recorded 11 coccolithophore genera (considering both coccoliths and coccospheres) in the sediment trap samples. *Emiliana huxleyi* was the most important (50.6% of the coccoliths exported or 46×10^6 coccoliths of *E. huxleyi* $\text{m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) followed by *G. muellerae* (19.5%), *C. leptopus* (14%), *H. carteri* (11.2%), *Syracosphaera* spp. (2.6%), *Coccolithus* sp. (0.7%) and *U. sibogae* (0.6%), and finally as a group *P. syracusana*, *Umbellosphaera* sp., *R. clavigera* and *S. apsteinii* (0.8% and 0.7×10^6 coccolith $\text{m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). The average CaCO_3 exported by these species followed a contrasting pattern. *Helicosphaera carteri* contributed most to the export of CaCO_3 as coccoliths and coccospheres (42% or $1.3 \text{ mg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), followed by *C. leptopus* (40%), *G. muellerae* (4.5%), *Coccolithus* sp. (4%), *E. huxleyi* (3.4%) and *P. syracusana* (1.2%). The remaining 4.9% was shared among *Syracosphaera* spp., *U. sibogae*, *R. clavigera*, *S. apsteinii* and undetermined coccoliths.

Tintinnid contributions were minor, both to the total carbonate from coccolithophores (2.8%) and to the total exported carbonate (0.1%). The loricate ciliate, *Dictyocysta* spp., contributed on average to 48% of the total carbonate exported by tintinnids, followed by *Codonellopsis* spp. (26.5%) and *Tintinnopsis* spp. (25.5%).

DISCUSSION

Phytoplankton community structure

Diatoms were mainly abundant in a relatively narrow band close to the coast, largely covering Z₁, whereas the

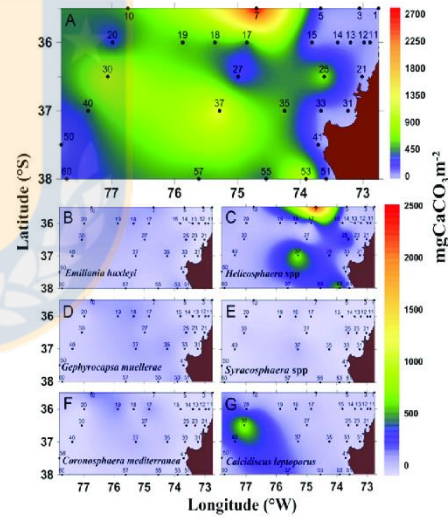


Fig. 8. (A) Integrated CarC (0–50 m depth) and the contribution of the most abundant coccolithophore species/genera recorded off Concepción, Chile (B–G).

coccolithophores occupied the more oceanic regions (mainly Z₃). In Z₁, the high diatom density was dominated by the genera *Skeletonema* and *Thalassiosira*, which together contributed >80% of the standing stock of diatoms. This situation can be partially explained by the high kinetic energy of the coastal area that creates a turbulent environment in which coastal upwelling brings

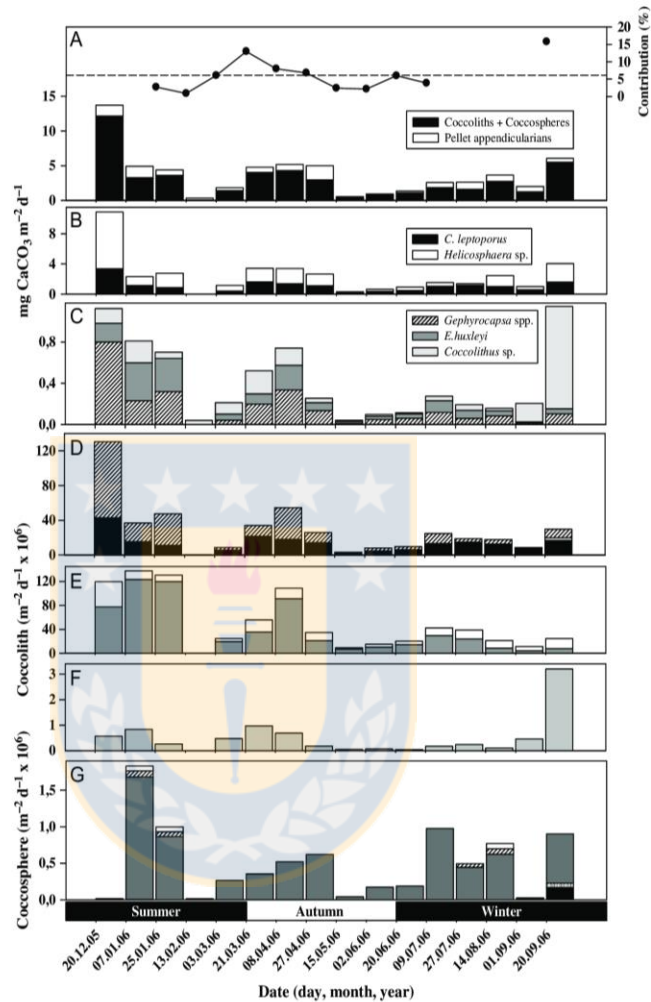


Fig. 9. Coccolithophore and CaCO_3 flux rates at the mooring site off Concepción, Chile. (A) Vertical flux of CaCO_3 exported as total coccoliths + coccosphere (black bars) and appendicularian pellets (white bars), the two most important components observed in the sediment trap samples. The dotted and dashed lines represent the pooled contribution (in percentage) and average of these two components to the total CaCO_3 flux. (B) and (C) show the coccoliths + coccosphere component (black bars in A) split according to the carbonate exported by each of the five most abundant species found in sediment trap samples. (D) (E) and (F) show the export flux rate of detached plates (10^6 plates $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$) for the same five taxa. The bottom panel (G) denotes the coccosphere flux rate for the most important taxa recorded in this study, where the x-axis shows the seasons and the deployed time of the sediment trap (December 2005 and September 2006).

ESSW to the surface, fertilizing the photic zone with high nutrient concentrations (Fig. 2D). Phytoplankton community structure is mainly regulated by nutrient concentrations and turbulence (Margalef, 1978). Chain-forming diatoms are r-strategists able to make efficient use of highly dynamic and nutrient-rich coastal environments.

Z_2 -Oceanic showed a second increase in diatom abundance, which was one order of magnitude higher than in Z_3 . In Z_2 -Oceanic, the $\text{NO}_3:\text{Si}(\text{OH})_4$ ratio was >1 , whereas in Z_3 it was <0.5 , suggesting a more efficient silicic acid uptake in Z_2 -Oceanic, where *Pseudo-nitzschia* spp. predominated, reaching up to 80% dominance in

the diatom standing stock. In contrast, coccolithophores reached their peak abundances in the more oligotrophic zones (Z_3), where NO_3 and PO_4 concentrations (~ 4 and $1.7 \mu\text{M L}^{-1}$) were lower and sea surface temperatures 2°C were higher on average than in the CUF.

The presence of large vacuoles in diatoms ($\sim 35\%$ of the cell volume) enables them to store nitrate and phosphate (Falkowski *et al.*, 2004) and to proliferate in highly variable environments, such as coastal upwelling areas where nutrient fertilization (upwelling) alternates with nutrient-poor periods (relaxation). In contrast, coccolithophores (devoid of vacuoles) are more successful in resource-depleted waters due to their lower minimum limiting nutrient requirements (partially due to their high surface-to-volume ratio

compared to most diatoms), a difference that likely selects between these two functional groups for a match to habitat conditions (Tozzi *et al.*, 2004).

Coccolithophores: spatial abundance and physico-chemical parameters

Coccolithophore abundance was highly variable, albeit consistent with the ranges reported in the literature for the HCS (Beaufort *et al.*, 2008), the equatorial and tropical Pacific (Balch and Kilpatrick, 1996) and other regions (Table V). *Emiliania huxleyi* and *G. muelleriae* were largely dominant throughout our study area, constituting $>70\%$ of the coccolithophore community. The near dominance of these two species in surface waters holds true for the rest of the world oceans (Langer *et al.*,

Table V: Comparisons of dominant coccolithophore species abundance within the photic zone (uppermost 50 m) and sampling times recorded in other coastal upwelling and oceanic systems of the world oceans.

Location	Dominant species	Abundance (cells L^{-1})	Sampling time	Sources
Coastal upwelling systems				
Nazaré Canyon, Portugal, (39.5°N, 10°W)	<i>E. huxleyi</i> , <i>Gephyrocapsa</i> spp.	6000 to 100 000	March 2010	Guerreiro <i>et al.</i> (2013)
Lisbon bay, Portugal (38.7°N, 9.2°W)	<i>E. huxleyi</i>	156 000	July–May 2005	Silva <i>et al.</i> (2008)
Eastern Indian Ocean, south west Sumatra and Java (8°S, 106°E)	<i>G. oceanica</i> , <i>U. irregularis</i>	9000 to 22 000	January–February 1999	Andruleit, (2007)
South Atlantic Ocean, Cape Town to South Sandwich Island (34°S, 18°E)	<i>E. huxleyi</i>	$\sim 25\,000$ to $200\,000$	22 February to 01 March 1995	Eynaud <i>et al.</i> (1999)
Bay, Northern Benguela	<i>E. huxleyi</i> , <i>Syracosphaera epigrosa</i>	10 000 to 278 000	June 1993	Giraudeau and Bailey (1995)
Northeastern Taiwan 23.8°N, 122°E (St. 34)	<i>E. huxleyi</i> , <i>U. irregularis</i> , <i>U. tenuis</i>	19 000	16 July 1996	Yang <i>et al.</i> (2001)
Perú/Chile Current Area (5°S, 85°W; 20°S, 75°W)	<i>E. huxleyi</i>	100 to 240 000	February 1964	Hagino and Okada (2006)
Humboldt Current, off Concepción (36.5°S, 73°W; Z_1)	<i>E. huxleyi</i>	0 to 4466	November 2004	This study
Oceanic systems				
Equatorial Pacific (along 140°W)	<i>E. huxleyi</i>	0 to 60 000	August–September 1992	Balch and Kilpatrick, 1996
Humboldt Current, off Valparaíso (33°S, 78°W)	<i>E. huxleyi</i> , <i>Gephyrocapsa</i> spp., <i>Crenalithus</i> spp.	$\sim 20\,000$ to $240\,000$	26 October to 11 December 2004	Beaufort <i>et al.</i> (2008)
Humboldt Current, off Valparaíso (33°S, 90; 10°S–140°W)	<i>E. huxleyi</i> , <i>Gephyrocapsa</i> spp., <i>Crenalithus</i> spp.	~ 1 –10000	26 October to 11 December 2004	Beaufort <i>et al.</i> (2008)
Nordic Seas (65°S, 20°W–70°S, 10°E)	<i>E. huxleyi</i> , <i>C. pelagicus</i>	<1000 to $>500\,000$	July–October 1987–1995	Baumann <i>et al.</i> (2000)
St. ALOHA, Hawaii (22.7°N, 158°W)	<i>E. huxleyi</i> , <i>U. irregularis</i>	$<30\,000$	January 1994 to August 1996.	Cortés <i>et al.</i> (2001)
Northern South China Sea (18°N, 114°E)	<i>E. huxleyi</i> , <i>G. oceanica</i> , <i>G. ericsonii</i>	2000 to 127 000	March 2002–July 2003	Lee Chen <i>et al.</i> (2007)
Northeastern Taiwan 25.5°N, 125°E (St. 17)	<i>Calicisphaera blokkii</i> , <i>G. oceanica</i> , <i>P. vandeli</i> , <i>U. irregularis</i> , <i>U. tenuis</i>	14 400	19 July 1996	Yang <i>et al.</i> (2001)
Pacific sector, Southern Ocean (54°, 37 S; 80°, 09 W), St PS75/034-3	<i>E. huxleyi</i>	30 000 to 61 000	27 November 2009–27 January 2010	Saavedra-Pellitero <i>et al.</i> (2014)
Humboldt Current, off Concepción (Z_3)	<i>E. huxleyi</i> , <i>G. muelleriae</i> , <i>C. mediterranea</i> , <i>Syracosphaera</i> spp., <i>H. carteri</i>	12 750 to 134 096	November 2004	This study

2009). Other taxa, such as *C. mediterranea*, *Syracosphaera* spp., *C. leptopus* and *H. carteri*, were recorded in lower abundances and associated with the western sector of the CUF (Fig. 5A)

The coastal zone was directly influenced by active upwelling of cold, nutrient-rich, oxygen-depleted ESSW (Alheit and Bernal, 1993). This area, where stations clustered as Z₁, showed the highest diatom densities (~90% of the geographically integrated diatom abundance) and lowest coccolithophore densities (0.4% of the integrated coccolithophore abundance). This region was largely dominated by *E. huxleyi*, a species shown to be more resilient to environmental changes in salinity (18–41 g kg⁻¹), temperature (1–31°C), turbulence, light (72 to >1000 μmol m⁻² s⁻¹) and nutrients than other coccolithophores (Brand, 1994; Zondervan et al., 2002; Guerreiro et al., 2013). These characteristics are directly related to its high genotypic plasticity (Bollmann, 1997). Its ability to reproduce sexually probably is instrumental in maintaining this genetic diversity (Iglesias-Rodríguez et al., 2006), allowing it to adapt and succeed in strongly variable environments such as upwelling systems.

Nutrient concentrations in Z₂-CUF were similar to those observed in Z₁. However, the coccolithophore density, predominantly *E. huxleyi* (89%), was one order of magnitude higher. Moving seaward from Z₂-CUF, diversity increased steadily (Fig. 7), most likely due to the stabilization of the water column and reduced levels of silicate (from 18 μM in Z₁ to 14 μM in Z₂-CUF); conditions shown to promote a decrease in diatoms and an increase in coccolithophores (Holligan et al., 1993). However, the slight increase in temperature (0.5°C) with respect to Z₁ could be linked to coastward transport of warm water (Hormazabal et al., 2004).

Z₂-Oceanic, in turn, resulted from the similarity of four oceanic stations adjacent to the coastal Z₂-CUF, in an “oceanographically modified” zone west of 77°W. These waters produced a disruption in the otherwise clear coastal-to-ocean pattern (Fig. 5B). It is likely that Z₂-Oceanic is related to the propagation of ocean-ward geostrophic flow parallel to Punta Lavapié that turns to the northwest at ~36°S out to ~77°W, causing advection of a coastal water parcel into oceanic longitudes (Letelier et al., 2009). In addition, these mesoscale features off Concepción have been shown to transport at times the whole phytoplankton community (including coccolithophores), together with a coastal signature in terms of nutrients and organic/inorganic matter, beyond 400 km offshore (Morales et al., 2010).

Coccolithophore abundances were highest in Z₃, particularly in the band between 74 and 77°W, which were characterized by increasing temperatures and more dissolved oxygen, a marked decline in nutrient

concentrations and low salinity. Letelier et al. (2009) and Dávila et al. (2002) reported a seaward-flowing, low-salinity tongue originating from rivers during high rainfall, matching our observations. However, it seems that, in general, salinity is not a major factor determining the distribution and abundance of coccolithophores (Andrulis et al., 2003; Beaufort et al., 2008), rather it has been linked to an increase in size and more calcification of plates (Paasche et al., 1996; Fielding et al., 2009). However, we found over-calcified specimens of *E. huxleyi* type A (robust coccoliths, ~4–6 μm in diameter) mainly in the area around Z₂-CUF and the coastal Z₁ stations. Beaufort et al. (2008) also observed this morphotype in the HCS, suggesting that coccolithophores produce more calcified coccoliths in nutrient-rich environments. Type A has been reported in the coastal waters of the Benguela Current (Henderiks et al., 2011) and the Australian sector of the Southern Ocean (Findlay and Giraudeau, 2000; Cubillos et al., 2007). Those authors reported that it occurred mainly north of the Subantarctic Front, defining a north–south trend of decreasing calcification for *E. huxleyi* in the Southern Ocean. This is apparently a shift in dominance from one ecotype to another, rather than an effect of decreasing carbonate ion concentrations or calcite saturation states. This was also noted in mesocosm experiments in which *E. huxleyi* coccoliths were more calcified in waters rich in P and N (Beaufort et al., 2007). Other variables reported in the literature that may significantly affect the state of calcification in *E. huxleyi* are light levels (Balch and Kilpatrick, 1996; Zondervan, 2007), changes in carbonate chemistry (DIC, pH) of upwelling regions (Cubillos et al., 2007) and the possible effect of salinity on size, morphology and the number of coccoliths (Fielding et al., 2009). Although *E. huxleyi* is the most studied coccolithophore species, substantial gaps remain in our knowledge of its ecophysiological plasticity (Henderiks et al., 2011) and the effects of environmental variables on the production of plates. Knowledge of the calcification mechanisms remains incomplete (Brownlee and Taylor, 2004).

Overall, Z₃ showed the highest coccolithophore abundances, and the most prominent peaks were recorded in the oceanic waters on its northern side (between 35.5–36.0°S and 74–77°W). These peaks largely overlapped with the presence of an anticyclonic eddy with sufficient kinetic energy to deepen the isotherms down to 200 m (Letelier et al., 2009). This eddy had a warm core (>15°C), low NO₃ and PO₄ concentrations and significant depletion of nitrate (N:P < 2), and it coincided with the highest abundances of coccolithophores recorded of 180 000 and 240 000 cells L⁻¹ at 50 m depth at Stations 18 and 19, respectively. These eddies persist for about

5–10 months (Hormazabal *et al.*, 2004, Morales *et al.*, 2012), so nutrient depletion develops, especially of nitrate (Townsend *et al.*, 1994; Head *et al.*, 1998; Rees *et al.*, 2002), suggesting that NO_3 becomes (under these circumstances) more limiting than PO_4 .

The biodiversity indexes in Z_3 were the highest recorded in this study (Fig. 7). There, *E. huxleyi* and *G. muelleriae* diminished in importance, mainly due to the occurrence of *C. mediterranea*, *Syracosphaera* spp., *H. carteri*, and *C. leptoporus*, which together contributed ~40% of the total abundance. *Coronosphaera mediterranea* has been associated with warm subtropical waters (Moita *et al.*, 2010), which may explain its presence in Z_3 . That area had the highest average temperatures (~15°C). *Syracosphaera* spp. has been reported to be a typical oceanic taxon (Boeckel *et al.*, 2006) and an indicator of oligotrophic conditions (Young, 1994; Andrulic and Rogalla, 2002). *Helicosphaera carteri* seems to become more prominent in water masses with high-to-moderate nutrient levels and turbidity (Giraudeau, 1992; Ziveri *et al.*, 1995), but it has also been related to low-salinity conditions (Colmenero-Hidalgo *et al.*, 2004), as in Z_3 . According to Saavedra-Pellitero *et al.* (2010), *C. leptoporus* and *H. carteri* appear in different oceanic environments, being dominant in sediments from neritic areas located north and south of our study area.

BIOENV analysis revealed that salinity and temperature best explain variation in total station densities of coccolithophores in our study area ($p_w = 0.689$; $P < 0.05$). However, it would not be salinity *per se* that drives coccolithophore distributions. In fact, some species of coccolithophores have been reported as euryhaline, able to tolerate a wide range of salinities, especially estuarine taxa (Brand, 1984). Species such as *E. huxleyi* and *Pleurochrysis carterae* are able to grow in salinities ranging from 15 to 45 g kg^{-1} (Brand, 1984). Likewise, Haidar and Thierstein (2001) suggested that physical parameters may be responsible for up to 50% of the dynamics of the most abundant coccolithophore species. Thus, a combination of several physical and chemical variables (i.e. nutrient concentration, temperature and/or water column stability) may have produced the more suitable habitat for coccolithophore growth in our Z_3 region.

Coccolithophores: suspended CarC and export to the deep sea

Concentrations of CarC varied widely in the study area. Of the three areas distinguished by the cluster analysis, Z_3 represented 90% of the total CarC, and only two genera (*Calcidiscus* and *Helicosphaera*) accounted for over 50% of the total CarC, although they only contributed ~3% of the total numerical abundance. This is explained by their larger (10–30 μm) and more robust coccoliths,

totaling 30–60 times more CaCO_3 per cell than *E. huxleyi*. The most abundant species (*E. huxleyi* and *G. muelleriae*) made up of 70% of the coccolithophore in numbers, but, because of their small coccoliths (~5 μm in diameter), they only contributed ~27% of the total CarC. The other three zones (Z_1 , Z_2 -CUF, Z_2 -Oceanic) played minor roles in the total CarC budget. In those regions, *E. huxleyi* and *G. muelleriae* represented between 80 and 100% of the total CarC. Beaufort *et al.* (2008) reported that the coccoliths of *E. huxleyi*, *Gephyrocapsa* spp. and *Cenolithus* spp. represented more than 30% of the suspended calcite particles detected in the 0.1–46 μm particle size range between the Perú–Chile upwelling zone and the South Pacific Gyre. According to those authors, the distribution was strongly related to ocean chemistry, in particular to alkalinity and carbonate ion concentrations. In this study, the proportions of biogenic calcite concentrations of the order Isochrysidales (*E. huxleyi*, *G. muelleriae*) were high (>90%) close to the coastal regions (Z_1 , Z_2 -CUF) and low (~27%) in the oceanic area (Z_3), albeit similar to proportions previously reported for the area (30%; Beaufort *et al.*, 2008). However, those authors only focused on Isochrysidales (numerically dominant), whereas orders such as *Coccolithales* and *Zygodisciales* were less abundant in our study but made significant contributions in terms of the suspended calcite budget (Fig. 8). Thus, the estimated carbonate export from coccoliths showed that *H. carteri* was the dominant taxon (41.7% CarC_{ex} , 2.4% TCar_{ex}), followed by *C. leptoporus* (40% CarC_{ex} , 1.8% TCar_{ex}), whereas *G. muelleriae*, *Coccolithus* sp. and *E. huxleyi* together contributed only 11.8 to CarC_{ex} and 0.6% to TCar_{ex} .

Emiliania huxleyi and *G. muelleriae* dominated in the water column and sediment trap samples from the study area off Concepción, which contrasts with the observations done by Saavedra-Pellitero *et al.* (2010). They reported *F. profunda* and *G. oceanica* as the dominant species in surface sediments between 33 and 38°S. Nevertheless, they also recognized that their study might be affected by strong, persistent upwelling and selective calcite dissolution, both favoring preservation of the most resistant species. The relatively shallow (40–120 m) aragonite lysocline of the upwelling system (Feely *et al.*, 2008), impinging on the bottom in a very complex ecosystem, likely explains the discrepancy between the living pelagic assemblage of coccolithophores and its preserved counterpart in the sediment.

The vertical export of total CaCO_3 (TCar_{ex}) showed high variability among the study stations and sediment-trap collection seasons. Possible reasons are difficult to establish from the multiple and complex biological (e.g. primary production, micro- and meso-zooplankton community composition, microbial activity) and physical (e.g. mesoscale features and water column mixing processes, particulate settling rates and climatological/

Table VI: Comparison of vertical fluxes of total and coccolith-mediated carbonate recorded in different upwelling and oceanic systems from the world oceans.

Study area	Sediment trap deployment depth (m)	Total CaCO ₃ (mg m ⁻² d ⁻¹)	Average coccolith CaCO ₃ (mg m ⁻² d ⁻¹)	Coccolith contribution to total CaCO ₃ (%)	References
Upwelling Coastal Systems					
Northern Pacific, 30°33'N, 118°30'W	500	83	20	24.5	Ziveri <i>et al.</i> , (1995)
Bay of Biscay, 45°N, 2.5°W	2300	30–130	6.7	12	Beaufort and Heussner (1999)
Northern Benguela, 23°00'S, 12°59'E	544	144	31.3	21.7	Giraudeau <i>et al.</i> , (2000)
Oceanic Systems Influenced by Upwelling Area					
Canarian and Azores Current, 29°N, 15.5–18°W	750–900	–	3.2–3.5	31–33	Sprengel <i>et al.</i> , (2002)
Canarian and Azores Current, 29°N, 15.5–18°W	3000–3700	–	7.4–13.4	44–63	Sprengel <i>et al.</i> , (2002)
Humboldt Current, 30°S, 73°11'W	2300	25–170	7	12	González <i>et al.</i> , (2004)
Humboldt Current, 37° 05'S, 74 ° 50'W	1000	22.5–170	3 (0.8*)	4.8 (1.2*)	This study
Oceanic Systems					
Arabian Sea, 16°18'N, 60°30'E	1200	106.8	47.6	44.6	Ramaswamy and Gaye (2006)
NE Atlantic, 34°N 21°W and 48°N 21°W	1000	30–35	10.7	29	Broerse <i>et al.</i> , (2000)
Arabian Sea, 15°34'N, 68°36'E	963	47.9	28.7	60	Ramaswamy and Gaye (2006)
Bay of Bengal, 13°09'N, 89°13'E	1131	35.9	15.6	43.5	Ramaswamy and Gaye (2006)
Bermuda, 32°N, 64.5°W	3200	5–23	–	–	Haidar <i>et al.</i> , (2000)
Fram Strait, 78°53'N, 6°40'	–	11–157	–	–	Hebbeln (2000)
Bay of Bengal, 13°09'N, 84°20'E	893	34.5	–	–	Ramaswamy and Gaye (2006)
Indonesian Archipelago, 0°–4°N, 135°–175°E	1342–1769	30–71	3.5–16.7	9.5–23.3	Tanaka (2004)

*The average carbonate exported by appendicularian fecal pellets and their relative contribution (%).

hydrological seasonality) interactions. The highest TCar_{ex} occurred in austral summer (45%) and then decreased gradually through autumn (37%) and winter (18%). Although sediment trap and water column samples shifted through time (see Methods), the coccolithophore composition in the water column (mainly in Z₃) was very similar to that observed in deep sediment trap samples. This suggests that the coccoliths in sediment originated in the oceanic waters above with only small preservational modification.

Higher vertical particle flux in spring/summer has been related to increased solar radiation, which raises sea surface temperatures, favoring the production of algae (Nanninga and Tyrrell, 1996; Triantaphyllou *et al.*, 2004). Average TCar_{ex} flows in our study area ranged from 23 to 170 mg m⁻² d⁻¹, rates very similar to those (25–170 mg m⁻² d⁻¹) reported by González *et al.* (2004) for the oceanic area off Coquimbo and for other oceanic regions of the world (Table VI). The sequestration of CarC_{ex} was dominated mainly by coccoliths and coccospheres, which together accounted for 70% of the CarC_{ex} and 4.8% of TCar_{ex}. The second major component corresponded to appendicularian pellets, which transported biogenic calcite to the deep sea, averaging 27% of CarC_{ex} and up to 76% during summer. The contribution of appendicularian pellets to TCar_{ex} was minor in this study (1.2%); however, the importance of them may be underestimated due to the presence of a large fraction of unidentified, broken and amorphous fecal pellets, a substantial part of which could have been produced by appendicularians and not included in our

results. The importance of appendicularian pellets in carbonate flux and the inorganic carbon cycle has been highlighted in several studies of the HCS (González *et al.*, 2004, 2009) and in other marine systems around the world (Gorsky *et al.*, 1999; Antia *et al.*, 2008). The hydrodynamic shape (oval) and high compaction of these pellets generate high fecal pellets' sinking rates (25–166 m d⁻¹) (Gorsky *et al.*, 1984), which facilitate their rapid export from the photic zone and prevent recycling in this area of high biological activity.

The calcium carbonate exported attached to tintinnid loricae (*Codonellopsis*, *Dictiocyta*, *Tintinnopsis*) was not substantial in this study representing an average of 2.8% of the total CarC_{ex} and 0.1% of the TCar_{ex}. This was a very conservative estimate because the attached material may have consisted of more than one layer (Dolan *et al.*, 2013). Thus, the carbonate flux carried on the loricae of these ciliates helps to elucidate the variety of components involved in the export of carbonate into the deep regions of the ocean off Concepción.

CONCLUSION

The spatial distribution coccolithophores in the upper 50 m water column off Concepción, Chile showed a clear coast-to-ocean pattern, influenced by an active coastal upwelling system, frontal zones and other physical boundaries, creating four-well-defined biogeographic zones. The coastal zone (Z₁) located at the upwelling center had the highest diatom and the lowest

coccolithophore abundance, the latter dominated almost exclusively by *E. huxleyi*. On the outside margin of the upwelling front (Z_2 -CUF), abundance as well as biodiversity of coccolithophores started to increase, reaching its maximum ($\sim 300 \times 10^3$ cells L^{-1}) and up 17 coccolithophores species, respectively) at the more oceanic stations (Z_3).

$TCar_{ex}$ at 1000 m depth was highly variable, with maximum and minimum fluxes in austral spring and winter, respectively. The main components of $CarC_{ex}$ were cocsospheres and detached coccoliths. The less abundant species of coccolithophores but heavier ones, such as *H. carteri* and *C. leptopus*, contributed >80% to $CarC_{ex}$ and >4% to $TCar_{ex}$. Appendicularian fecal pellets made a minor contribution to $TCar_{ex}$ but were important contributors to $CarC_{ex}$ ($\sim 27\%$).

In general, the community structure of coccolithophores and the total flux of carbonate were similar to, and the $CarC_{ex}$ lower than, other studies conducted in the HCS and in the world oceans.

SUPPLEMENTARY DATA

Supplementary data can be found online at <http://plankt.oxfordjournals.org>

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the captain and crew of the R/V AGOR Vidal Gormáz for their collaboration during sampling. We are grateful to Carola Aparicio for help with the collection of biological material, Dr Cristian Duarte for invaluable assistance with the statistical analysis, Dr José Garcés for helping us with the wind figure and Dr Hector Pavés for valuable comments that improved an early version of this manuscript. Mr Ricardo Silva helped us with the sample preparation and observations during the scanning electron microscope work at UACH, and Dr Oscar Pizarro and Cesar Hormazabal helped during the deployment and retrieval of the deep sediment trap. Special thanks are due to Dr Lluïsa Cros (ICM, Barcelona, Spain) for her invaluable collaboration in the methodology and identification of the coccolithophore species.

FUNDING

FONDAP-COPAS (150100007, FIP 2004-20); Ocean Certain (EU-FP7 N°603773). COPAS-Sur Austral Basal (PFB-31) to E.M. (partial support); FONDAP-IDEAL (15150003) to E.M. (partial support).

REFERENCES

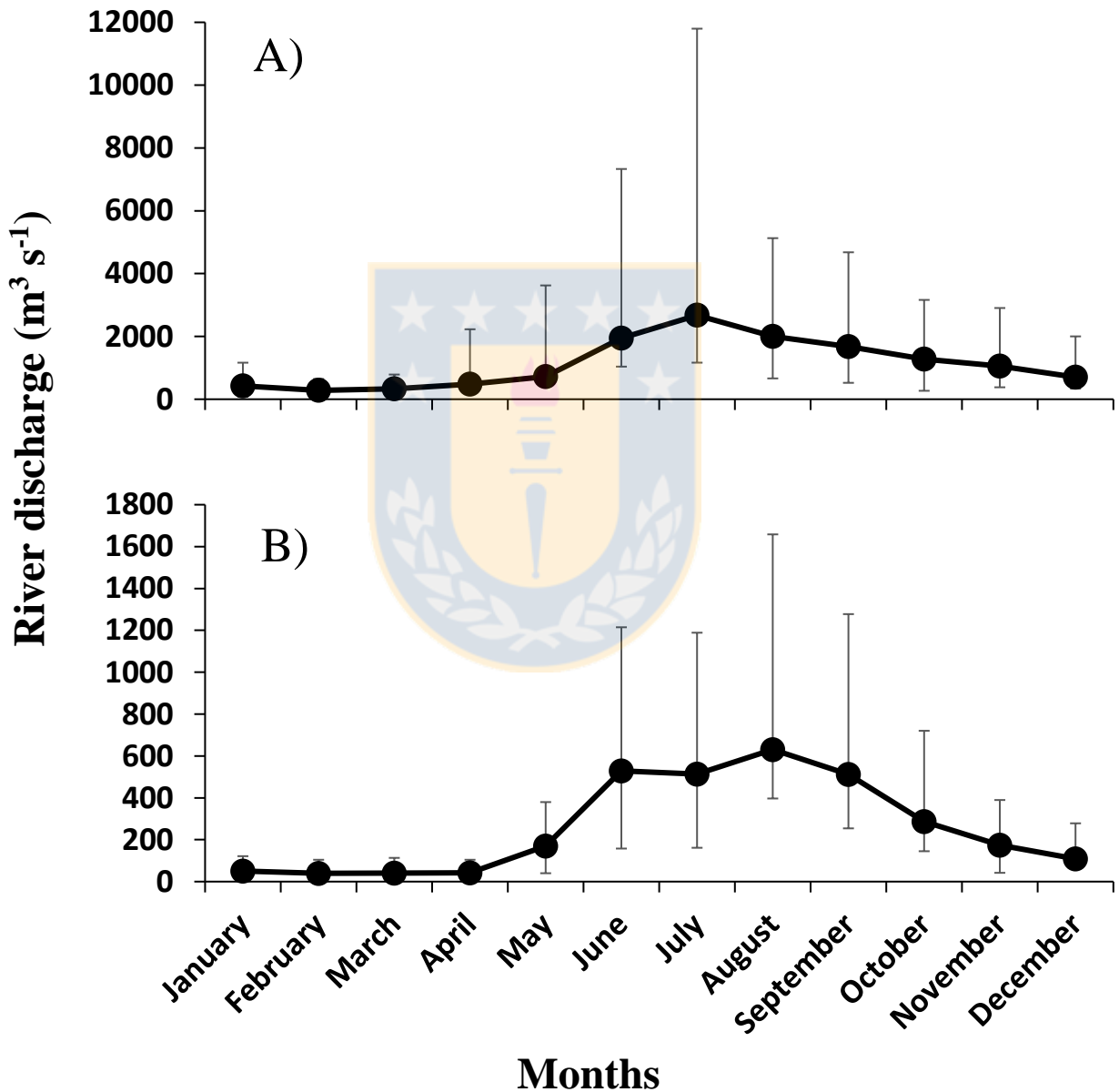
- Alheit, J. and Bernal, P. (1993) Effects of physical and biological changes on the biomass yield of the Humboldt current system. In Sherman, K., Alexander, L. M. and Gold, B. (eds.), *Large Marine Ecosystems: Stress, Mitigation and Sustainability*. AAAS Press, Washington, DC, pp. 252–267.
- Anabalón, V., Morales, C., Escribano, R. and Varas, M. A. (2007) The contribution of nano-and micro-planktonic assemblages in the surface layer (0–30m) under different hydrographic conditions in the upwelling area off Concepción, central Chile. *Prog. Oceanogr.*, **75**, 396–414.
- Andruleit, H. (2007) Status of the Java upwelling area (Indian Ocean) during the oligotrophic northern hemisphere winter monsoon season as revealed by coccolithophores. *Mar. Micropaleontol.*, **64**, 36–51.
- Andruleit, H. and Rogalla, U. (2002) Coccolithophores in surface sediments of the Arabian sea in relation to environmental gradients in surface waters. *Mar. Geol.*, **186**, 505–526.
- Andruleit, H., Stäger, S., Rogalla, U. and Čepek, P. (2003) Living coccolithophores in the northern Arabian Sea: ecological tolerances and environmental control. *Mar. Micropaleontol.*, **49**, 157–181.
- Antia, A., Suffrian, K., Holste, L., Müller, M., Nejtgaard, J., Simonelli, P., Carotenuto, Y. and Putzeys, S. (2008) Dissolution of coccolithophorid calcite by microzooplankton and copepod grazing. *Biogosci. Disc.*, **5**, 1–23.
- Bairbakhsh, A. N., Bollmann, J., Sprengel, C. and Thierstein, H. R. (1999) Disintegration of aggregates and cocsospheres in sediment trap samples. *Mar. Micropaleontol.*, **37**, 219–223.
- Balch, W. M. and Kilpatrick, K. (1996) Calcification rates in the equatorial Pacific along 140 W. *Deep Sea Res. II*, **43**, 971–993.
- Baumann, K.-H., Andruleit, H. and Samleben, C. (2000) Coccolithophores in the Nordic Seas: comparison of living communities with surface sediment assemblages. *Deep Sea Res. II*, **47**, 1743–1772.
- Baumann, K.-H., Böckel, B. and Frenz, M. (2004) Coccolith contribution to south Atlantic Carbonate Sedimentation. In Thierstein, H. R. and Young, J. R. (eds.), *Coccolithophores from Molecular Process to Global Impact*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 367–402.
- Beaufort, L., Couapel, M., Buchet, N. and Claustre, H. (2007) Calcite production by Coccolithophores in the South East Pacific Ocean: from desert to jungle. *Biogosci. Disc.*, **4**, 3267–3299.
- Beaufort, L., Couapel, M., Buchet, N., Claustre, H. and Goyet, C. (2008) Calcite production by coccolithophores in the south east Pacific Ocean. *Biogeosciences*, **5**, 1101–1117.
- Beaufort, L. and Heussner, S. (1999) Coccolithophorids on the continental slope of the Bay of Biscay—production, transport and contribution to mass fluxes. *Deep Sea Res. II*, **46**, 2147–2174.
- Boeckel, B., Baumann, K.-H., Henrich, R. and Kinkel, H. (2006) Coccolith distribution patterns in South Atlantic and Southern Ocean surface sediments in relation to environmental gradients. *Deep Sea Res. I*, **53**, 1073–1099.
- Bollmann, J. (1997) Morphology and biogeography of *Gephyrocapsa* coccoliths in Holocene sediments. *Mar. Micropaleontol.*, **29**, 319–350.
- Böttjer, D. and Morales, C. E. (2007) Nanoplanktonic assemblages in the upwelling area off Concepción (~ 36 S), central Chile: abundance, biomass, and grazing potential during the annual cycle. *Prog. Oceanogr.*, **75**, 415–434.

- Bown, P. R. (ed.) (1998) *Calcareous Nanofossil Biostratigraphy*. British Micropaleontological Society Publication Series. Chapman & Hall; Kluwer Academic, London, pp. 1–315.
- Brand, L. E. (1994) Physiological ecology of marine coccolithophores. In Winter, A. and Siesser, W. G. (eds.) *Coccolithophores*. Cambridge University Press, New York, pp. 39–45.
- Brand, L. E. (1984) The salinity tolerance of forty-six marine phytoplankton isolates. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **18**, 543–556.
- Brown, C.W. and Yoder, J. A. (1994) Coccolithophorid blooms in the global ocean. *J. Geol. Res.*, **99**, 2156–2202.
- Broerse, A. T., Ziveri, P., Van Hinte, J. E. and Honjo, S. (2000) Coccolithophore export production, species composition, and coccolith-CaCO₃ fluxes in the NE Atlantic (34° N21° W and 48° N21° W). *Deep Sea Res. II*, **47**, 1877–1905.
- Brower, J. E. and Zar, J. H. (eds.) (1977) *Field and laboratory methods for general ecology*. W. M. C. Brown Company Publishers, Dubuque, Iowa, pp. 1–194.
- Brownlee, C. and Taylor, A. (2004) Calcification in coccolithophores: a cellular perspective. In Thierstein, H. R. and Young, J. R. (eds.), *Coccolithophores: from molecular processes to global impact*. Springer, Germany, pp. 31–49.
- Carpenter, J. H. (1965) The Chesapeake Bay Institute technique for the Winkler dissolved oxygen method. *Limnol. Oceanogr.*, **10**, 141–143.
- Chen, Y.-L. L., Chen, H.-Y. and Chung, C.-W. (2007) Seasonal variability of coccolithophore abundance and assemblage in the northern South China Sea. *Deep Sea Res. II*, **54**, 1617–1633.
- Clarke, K. R., Somerfield, P. J. and Gorley, R. N. (2008) Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **366**, 56–69.
- Clarke, K. R. and Warwick, R. M. (eds.) (2001) *Changes in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 2nd edn, PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK.
- Colmenero-Hidalgo, E., Flores, J.-A., Sierro, F. J., Bárcena, M. A., Löwemark, L., Schönfeld, J. and Grimalt, J. O. (2004) Ocean surface water response to short-term climate changes revealed by coccolithophores from the Gulf of Cadiz (NE Atlantic) and Alboran Sea (W Mediterranean). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **205**, 317–336.
- Cortés, M. Y., Bollmann, J. and Thierstein, H. R. (2001) Coccolithophore ecology at the HOT station ALOHA, Hawaii. *Deep Sea Res. II*, **48**, 1957–1981.
- Cros, L. and Fortuño, J. M. (2002) Atlas of northwestern Mediterranean coccolithophores. *Sci. Mar.*, **66**, 1–182.
- Cubillos, J., Wright, S., Nash, G., De Salas, M., Griffiths, B., Tilbrook, B., Poisson, A. and Hallegraeff, G. (2007) Calcification morphotypes of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* in the Southern Ocean: changes in 2001 to 2006 compared to historical data. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **348**, 47–54.
- Dávila, P. M., Figueroa, D. and Müller, E. (2002) Freshwater input into the coastal ocean and its relation with the salinity distribution off austral Chile (35–55 S). *Cont. Shelf Res.*, **22**, 521–534.
- Deuser, W. and Ross, E. (1989) Seasonally abundant planktonic foraminifera of the Sargasso Sea; succession, deep-water fluxes, isotopic compositions, and paleoceanographic implications. *J. Foram. Res.*, **19**, 268–293.
- Dolan, J. R., Montagnes, D. J. S., Agatha, S. Coats, D. W. and Stoecker, D. K. (eds.) (2013) *The Biology and Ecology of Tintinnid Ciliates: Models for Marine Plankton*. Wiley-Blackwell, Chichester, UK, pp. 1–243.
- Eynaud, F., Giraudeau, J., Pichon, J. J. and Pudcey, C. J. (1999) Sea-surface distribution of coccolithophores, diatoms, silicoflagellates and dinoflagellates in the South Atlantic Ocean during the late austral summer 1995. *Deep-Sea Res. I*, **46**, 451–482.
- Fabry, V. (1989) Aragonite production by pteropod mollusks in the subantarctic Pacific. *Deep-Sea Res.*, **36**, 1735–1751.
- Falkowski, P. G., Schofield, O., Katz, M. E., Van de Schootbrugge, B. and Knoll, A. H. (2004) Why is the land green and the ocean red. In Thierstein, H. R. and Young, J. R. (eds.), *Coccolithophores from Molecular Process to Global Impact*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 1–565.
- Feeley, R. A., Sabine, C. L., Hernández-Ayon, J. M., Ianson, D. and Hales, B. (2008) Evidence for upwelling of corrosive “acidified” water onto the continental shelf. *Science*, **320**, 1490–1492.
- Fielding, S. R., Herrle, J. O., Bollmann, J., Worden, R. H. and Montagnes, D. J. (2009) Assessing the applicability of *Emiliania huxleyi* coccolith morphology as a sea-surface salinity proxy. *Limnol. Oceanogr.*, **54**, 1475–1480.
- Findlay, C. and Giraudeau, J. (2000) Extant calcareous nannoplankton in the Australian Sector of the Southern Ocean (austral summers 1994 and 1995). *Mar. Micropaleontol.*, **40**, 417–439.
- Fossing, H., Gallardo, V., Jørgensen, B., Huttel, M., Nielsen, L., Schulz, D. E., Canfield, H., Gundersen, J. et al. (1995) Concentration and transport of nitrate by the mat-forming sulphur bacterium *Thioploca*. *Nature*, **374**, 20.
- Giraudeau, J. (1992) Distribution of recent nanofossils beneath the Benguela system: southwest African continental margin. *Mar. Geol.*, **108**, 219–237.
- Giraudeau, J. and Bailey, G. W. (1995) Spatial dynamics of coccolithophore communities during an upwelling event in the Southern Benguela system. *Cont. Shelf Res.*, **15**, 1825–1852.
- Giraudeau, J., Bailey, G. W. and Pujol, C. (2000) A high-resolution time-series analyses of particle fluxes in the Northern Benguela coastal upwelling system: carbonate record of changes in biogenic production and particle transfer processes. *Deep-Sea Res. II*, **47**, 1999–2028.
- González, H. E., Daneri, G., Iriarte, J. L., Yannicelli, B., Menschel, E., Barria, C., Pantoja, S. and Lizárraga, L. (2009) Carbon fluxes within the epipelagic zone of the Humboldt current system off Chile: the significance of euphausiids and diatoms as key functional groups for the biological pump. *Prog. Oceanogr.*, **83**, 217–227.
- González, H. E., Hebbeln, D., Iriarte, J. L. and Marchant, M. (2004) Downward fluxes of faecal material and microplankton at 2300m depth in the oceanic area off Coquimbo (30° S), Chile, during 1993–1995. *Deep Sea Res. II*, **51**, 2457–2474.
- González, H. E., Menschel, E., Aparicio, C. and Barria, C. (2007) Spatial and temporal variability of microplankton and detritus, and their export to the shelf sediments in the upwelling area off Concepción, Chile (~36 S), during 2002–2005. *Prog. Oceanogr.*, **75**, 435–451.
- Gorsky, G., Chrétiennot-Dinet, M., Blanchot, J. and Palazzoli, I. (1999) Picoplankton and nanoplankton aggregation by appendicularians: Fecal pellet contents of *Megalocercus huxleyi* in the equatorial Pacific. *J. Geophys. Res.*, **104**, 3381–3390.
- Gorsky, G., Fisher, N. S. and Fowler, S. W. (1984) Biogenic debris from the pelagic tunicate, *Oikopleura dioica*, and its role in the vertical transport of a transuranium element. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **18**, 13–23.
- Gravalosa, J. M., Flores, J.-A., Sierro, F. J. and Gersonde, R. (2008) Sea surface distribution of coccolithophores in the eastern Pacific

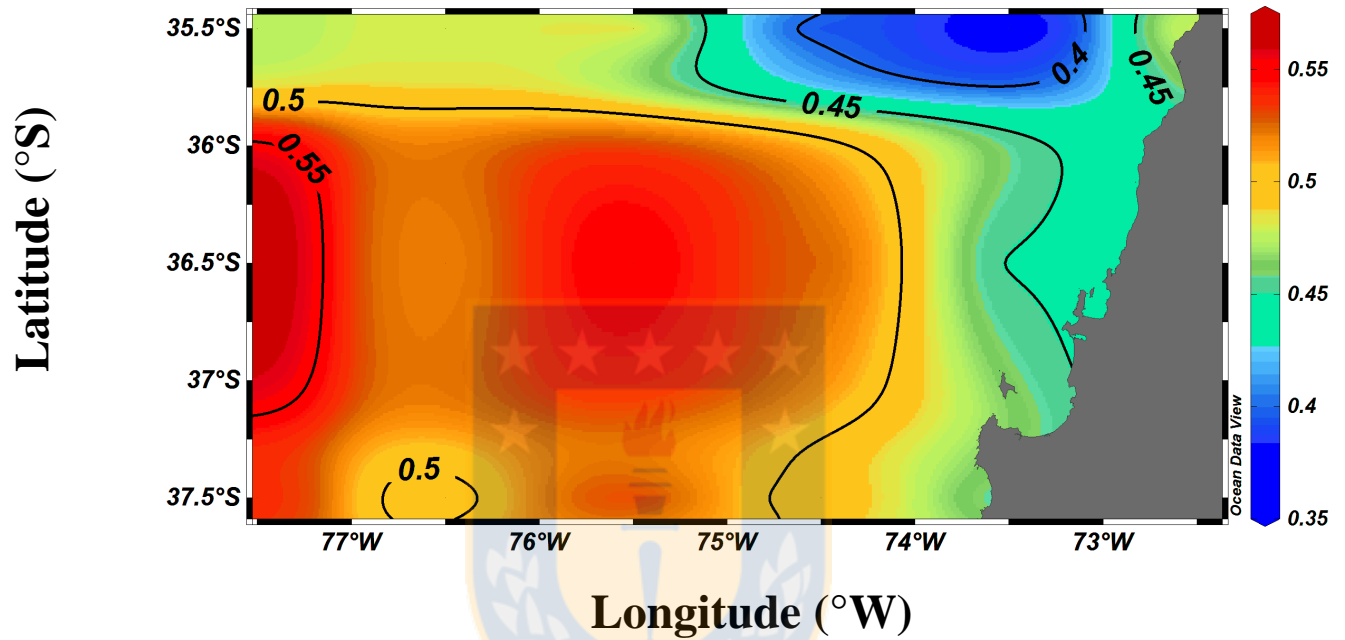
- sector of the Southern Ocean (Bellingshausen and Amundsen Seas) during the late Austral summer of 2001. *Mar. Micropaleontol.*, **69**, 16–25.
- Guerreiro, C., Oliveira, A., De Stigter, H., Cachão, M., Sá, C., Borges, C., Cros, L., Santos, A. *et al.* (2013) Late winter coccolithophore bloom off central Portugal in response to river discharge and upwelling. *Cont. Shelf Res.*, **59**, 65–83.
- Hagino, K. and Okada, H. (2006) Intra- and infra-specific morphological variation in selected coccolithophore species in the Equatorial and subtropical Pacific Ocean. *Mar. Micropaleontol.*, **58**, 184–206.
- Hagino, K., Okada, H. and Matsuo, H. (2000) Spatial dynamics of coccolithophore assemblages in the Equatorial Western-Central Pacific Ocean. *Mar. Micropaleontol.*, **39**, 53–72.
- Haidar, A. T. and Thierstein, H. R. (2001) Coccolithophore dynamics off Bermuda (N. Atlantic). *Deep Sea Res. II*, **48**, 1925–1956.
- Haidar, A. T., Thierstein, H. R., Deuser, W. G. (2000) Calcareous phytoplankton standing stocks, fluxes and accumulation in Holocene sediments off Bermuda (N. Atlantic). *Deep-Sea Res. I*, **47**, 1907–1938.
- Head, R. N., Crawford, D. W., Egge, J. K., Harris, R. P., Kristiansen, S., Lesley, D. J., Marañón, E., Pond, D. *et al.* (1998) The hydrography and biology of a bloom of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* in the northern North Sea. *J. Sea Res.*, **39**, 255–266.
- Hebbeln, D. (2000) Flux of ice-rafted detritus from sea ice in the Fram Strait. *Deep Sea Res. II*, **47**, 1773–1790.
- Hebbeln, D., Marchant, M. and Wefer, G. (2000) Seasonal variations of the particle flux in the Peru-Chile current at 30 S under “normal” and El Niño conditions. *Deep Sea Res. II*, **47**, 2101–2128.
- Henderiks, J., Winter, A., Elbraechter, M., Feistel, R., Van Der Plas, A., Nausch, G. and Barlow, R. (2011) Environmental controls on *Emiliania huxleyi* morphotypes in the Benguela coastal upwelling system (SE Atlantic). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **448**, 51–66.
- Hernández, K., Yannicelli, B., Montecinos, A., Ramos, M., González, H. E. and Daneri, G. (2012) Temporal variability of incidental solar radiation and modulating factors in a coastal upwelling area (36 S). *Prog. Oceanogr.*, **92**, 18–32.
- Holligan, P. M., Fernández, E., Aiken, J., Balch, W. M., Boyd, P., Burkill, P. H., Finch, M., Groom, S. B. *et al.* (1993) A biogeochemical study of the coccolithophore, *Emiliania huxleyi*, in the North Atlantic. *Global Biogeochem. Cy.*, **7**, 879–900.
- Honjo, S. (1977) Biogenic carbonate particles in the ocean; do they dissolve in the water column? In Anderson, N. R. and Malahoff, A. (eds.), *The Fate of Fossil Fuel CO₂ in the Oceans*. Plenum Press, New York and London, pp. 269–294.
- Hormazabal, S., Shaffer, G. and Leth, O. (2004) Coastal transition zone off Chile. *J. Geophys. Res.*, **109**, 1–13.
- Iglesias-Rodríguez, M. D., Schofield, O. M., Batley, J., Medlin, L. K. and Hayes, P. K. (2006) Intraspecific genetic diversity in the marine coccolithophore *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae): the use of microsatellite analysis in marine phytoplankton population studies. *J. Phycol.*, **42**, 526–536.
- Iriarte, J. L. and González, H. E. (2004) Phytoplankton size structure during and after the 1997/98 El Niño in a coastal upwelling area of the northern Humboldt current system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **269**, 83–90.
- Jordan, R. W. and Chamberlain, A. H. L. (1997) Biodiversity among haptophyte algae. *Biodivers. Conserv.*, **6**, 131–152.
- Langer, G., Nehrke, G., Probert, I., Ly, J. and Ziveri, P. (2009) Strain-specific responses of *Emiliania huxleyi* to changing seawater carbonate chemistry. *Biogeosciences*, **6**, 2637–2646.
- Lee, C., Hedges, J. I., Wakeham, S. G. and Zhu, N. (1992) Effectiveness of various treatments in retarding microbial activity in sediment trap material and their effects on the collection of swimmers. *Limnol. Oceanogr.*, **37**, 117–130.
- Lee Chen, Y. L., Chen, H. Y. and Chung, C. W. (2007) Seasonal variability of coccolithophore abundance and assemblage in the northern South China Sea. *Deep-Sea Res. II*, **54**, 1617–1633.
- Letelier, J., Pizarro, O. and Nuñez, S. (2009) Seasonal variability of coastal upwelling and the upwelling front off central Chile. *J. Geophys. Res.*, **114**, 1–16.
- Malin, G. and Steinke, M. (2004) Dimethyl sulphide production: what is the contribution of the coccolithophores? In Thierstein, H. R. and Young, J. R. (eds.), *Coccolithophores from molecular process to global impact*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 1–565.
- Margalef, R. (1978) Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta*, **1**, 493–509.
- Mathiesen, Á. (2012) El estado mundial de la pesca y la acuicultura. Departamento de Pesca y Acuicultura de la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, Roma, Italia. *ISBN*, 1–231.
- Mitchell-Innes, B. and Winter, A. (1987) Coccolithophores: a major phytoplankton component in mature upwelled waters off the Cape Peninsula, South Africa in March, 1983. *Mar. Biol.*, **95**, 25–30.
- Moita, M., Silva, A., Palma, S. and Vilarinho, M. (2010) The coccolithophore summer–autumn assemblage in the upwelling waters of Portugal: patterns of mesoscale distribution (1985–2005). *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **87**, 411–419.
- Montero, P., Daneri, G., Cuevas, L. A., González, H. E., Jacob, B., Lizárraga, L. and Menschel, E. (2007) Productivity cycles in the coastal upwelling area off Concepción: the importance of diatoms and bacterioplankton in the organic carbon flux. *Prog. Oceanogr.*, **75**, 518–530.
- Moore, T. S., Dowell, M. D. and Franz, B. A. (2012) Detection of coccolithophore blooms in ocean color satellite imagery: a generalized approach for use with multiple sensors. *Remote Sens. Environ.*, **117**, 249–263.
- Morales, C. E., Hormazabal, S., Correa-Ramírez, M., Pizarro, O., Silva, N., Fernández, C., Anabalón, V., Torreblanca, M. L. (2012) Mesoscale variability and nutrient-phytoplankton distributions off central-southern Chile during the upwelling season: the influence of mesoscale eddies. *Prog. Oceanogr.*, **104**, 17–29.
- Morales, C. E., Torreblanca, M. L., Hormazabal, S., Correa-Ramírez, M., Nuñez, S. and Hidalgo, P. (2010) Mesoscale structure of copepod assemblages in the coastal transition zone and oceanic waters off central-southern Chile. *Prog. Oceanogr.*, **84**, 158–173.
- Nanninga, H. and Tyrrell, T. (1996) Importance of light for the formation of algal blooms by *Emiliania huxleyi*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **136**, 195–203.
- O'Brien, C. J., Ploquin, J. A., Vogt, M., Heinle, M., Gruber, N., Ajani, P., Andruleit, H., Aristegui, J. *et al.* (2013) Global marine plankton functional type biomass distributions: coccolithophores. *Earth Sys. Sci. Data*, **5**, 259–276.
- Paasche, E., Brubak, S., Skattebøl, S., Young, J. and Green, J. (1996) Growth and calcification in the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* (Haptophyceae) at low salinities. *Phycologia*, **35**, 394–403.
- Ramaswamy, V. and Gaye, B. (2006) Regional variations in the fluxes of foraminifera carbonate, coccolithophorid carbonate and biogenic opal in the northern Indian Ocean. *Deep-Sea Res. I*, **53**, 271–293.

- Rees, A. P., Woodward, E. M. S., Robinson, C., Cummings, D. G., Tarran, G. A. and Joint, I. (2002) Size-fractionated nitrogen uptake and carbon fixation during a developing coccolithophore bloom in the North Sea during June 1999. *Deep Sea Res. II*, **49**, 2905–2927.
- Rhodes, L. L., Peake, B. M., Mackenzie, A. L. and Marwick, S. (1995) Coccolithophores *Gephyrocapsa oceanica* and *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae = Haptophyceae) in New Zealand's coastal waters: characteristics of blooms and growth in laboratory culture. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.*, **29**, 345–357.
- Rivera, P. (1973) Diatomeas de la Bahía de Concepción, Chile. II. *Bol. Soc. Biol. Concepcion*, **46**, 169–175.
- Saavedra-Pellitero, M., Baumann, K. H., Flores, J. A. and Gersonde, R. (2014) Biogeographic distribution of living coccolithophores in the Pacific sector of the Southern Ocean. *Mar. Micropaleontol.*, **109**, 1–20.
- Saavedra-Pellitero, M., Baumann, K.-H., Hernández-Almeida, I., Flores, J. and Sierro, F. (2013) Modern sea surface productivity and temperature estimations off Chile as detected by coccolith accumulation rates. *Palaeoogr. Palaoclimatol. Palaecool.*, **392**, 534–545.
- Saavedra-Pellitero, M., Flores, J.-A., Baumann, K.-H. and Sierro, F.-J. (2010) Coccolith distribution patterns in surface sediments of Equatorial and Southeastern Pacific Ocean. *Geobios*, **43**, 131–149.
- Saldías, G. S., Sobarzo, M., Largier, J., Moffat, C. and Letelier, R. (2012) Seasonal variability of turbid river plumes off central Chile based on high-resolution MODIS imagery. *Remote Sens. Environ.*, **123**, 220–233.
- Sánchez, G., Pantoja, S., Lange, C., González, H. and Daneri, G. (2008) Seasonal changes in particulate biogenic and lithogenic silica in the upwelling system off Concepción (~36° S), Chile, and their relationship to fluctuations in marine productivity and continental input. *Cont. Shelf Res.*, **28**, 2594–2600.
- Sernapesca (2014) Actividades de Fiscalización Efectuadas en Materia de Pesca y Acuicultura en el año 2013. Ministerio de Economía Fomento y Turismo. Valparaíso, Chile, 1–46.
- Silva, N., Rojas, N. and Fedele, A. (2009) Water masses in the Humboldt current system: properties, distribution, and the nitrate deficit as a chemical water mass tracer for Equatorial Subsurface Water off Chile. *Deep Sea Res. II*, **56**, 1004–1020.
- Silva, A., Palma, S. and Moita, M. (2008) Coccolithophores in the upwelling waters of Portugal: Four years of weekly distribution in Lisbon bay. *Cont. Shelf Res.*, **28**, 2601–2613.
- Sprengel, C., Baumann, K.-H., Henderiks, J., Henrich, R. and Neuer, S. (2002) Modern coccolithophore and carbonate sedimentation along a productivity gradient in the Canary Islands region: seasonal export production and surface accumulation rates. *Deep Sea Res. II*, **49**, 3577–3598.
- Strickland, J. and Parsons, T. (1972) A practical handbook of seawater analysis. *Fish. Res. Board Can.*, **176**, 1–310.
- Strub, P. T., Mesias, J. M., Montecino, V., Rutllant, J. and Salinas, S. (1998) Coastal ocean circulation off western south America. In Robinson, A. R. and Brink, K. H. (eds.), *The Global Coastal Ocean*. Harvard University Press, Massachusetts and London, **Vol. 11**, pp. 273–313.
- Tanaka, Y. (2004) Coccolith Carbonate Fluxes in the Northwest Pacific Ocean. In Shiyomi, M. et al (eds.), *Global Environmental Change in the Ocean and on Land*. TERRAPUB, Tokyo, pp. 133–146.
- Tomas, C. R. (ed.) (1997) *Identifying marine phytoplankton*. Academic Press, San Diego, pp. 1–858.
- Townsend, D. W., Keller, M. D., Holligan, P. M., Ackleson, S. G. and Balch, W. M. (1994) Blooms of the coccolithophore *Emiliana huxleyi* with respect to hydrography in the Gulf of Maine. *Cont. Shelf Res.*, **14**, 979–1000.
- Tozzi, S., Schofield, O. and Falkowski, P. (2004) Historical climate change and ocean turbulence as selective agents for two key phytoplankton functional groups. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **274**, 123–132.
- Triantaphyllou, M. V., Ziveri, P. and Tselepidis, A. (2004) Coccolithophore export production and response to seasonal surface water variability in the oligotrophic Cretan Sea (NE Mediterranean). *Micropaleontology*, **50**, 127–144.
- Tyrrell, T. and Young, J. R. (2009) Coccolithophores. In Steele, J. H., Turekian, K. K., and Thorpe, S. A. (eds.), *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Academic Press, San Diego, US, pp. 3568–3576.
- Utermöhl, H. (1958) Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik. *Mitt. int. Ver. theor. angew. Limnol.*, **9**, 1–38.
- Westbroek, P., Brown, C. W., Van Bleijswijk, J., Brownlee, C., Brummer, G. J., Conte, M., Egge, J., Fernández, E. et al. (1993) A model system approach to biological climate forcing. The example of *Emiliana huxleyi*. *Glob. Planet. Change.*, **8**, 27–46.
- Winter, A., Rost, B., Hilbrecht, H. and Elbrächter, M. (2002) Vertical and horizontal distribution of coccolithophores in the Caribbean Sea. *Geo-Mar. Lett.*, **22**, 150–161.
- Winter, A. and Siesser, W. G. (eds.) (1994) *Coccolithophores*. Cambridge University Press, New York, pp. 242.
- Wu, J. (1982) Wind-stress coefficients over sea surface from breeze to hurricane. *J. Geophys. Res.*, **87**, 9704–9706.
- Yang, T.-N., Wei, K.-Y. and Gong, G.-C. (2001) Distribution of coccolithophorids and coccoliths in surface ocean off northeastern Taiwan. *Bot. Bull. Acad. Sinica*, **42**, 287–302.
- Young, J. (1994) Function of coccoliths. In Winter, A. and Siesser, W. G. (eds.), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, New York. pp. 63–82.
- Young, J., Geisen, M. and Cros Miguel, M. (2003) A guide to extant coccolithophore taxonomy. *J. Plankton Res.*, **1**, 1–125.
- Young, J. R. and Ziveri, P. (2000) Calculation of coccolith volume and its use in calibration of carbonate flux estimates. *Deep Sea Res. II*, **47**, 1679–1700.
- Ziveri, P., Broerse, A. T., Van Hinte, J. E., Westbroek, P. and Honjo, S. (2000) The fate of coccoliths at 48 N 21 W, northeastern Atlantic. *Deep Sea Res. II*, **47**, 1853–1875.
- Ziveri, P., Thunell, R. C. and Rio, D. (1995) Export production of coccolithophores in an upwelling region: results from San Pedro Basin, Southern California Borderlands. *Mar. Micropaleontol.*, **24**, 335–358.
- Zondervan, I. (2007) The effects of light, macronutrients, trace metals and CO₂ on the production of calcium carbonate and organic carbon in coccolithophores—a review. *Deep Sea Res. II*, **54**, 521–537.
- Zondervan, I., Rost, B. and Riebesell, U. (2002) Effect of CO₂ concentration on the PIC/POC ratio in the coccolithophore *Emiliana huxleyi* grown under light-limiting conditions and different daylengths. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **272**, 55–70.

Supplementary figure 1. Monthly average of the annual freshwater discharge ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) of the Bío-Bío (A) and Itata (B) Rivers. The vertical lines represented the standard deviation for the Bío-Bío (2004-2006) and Itata (2012-2014) River discharges.

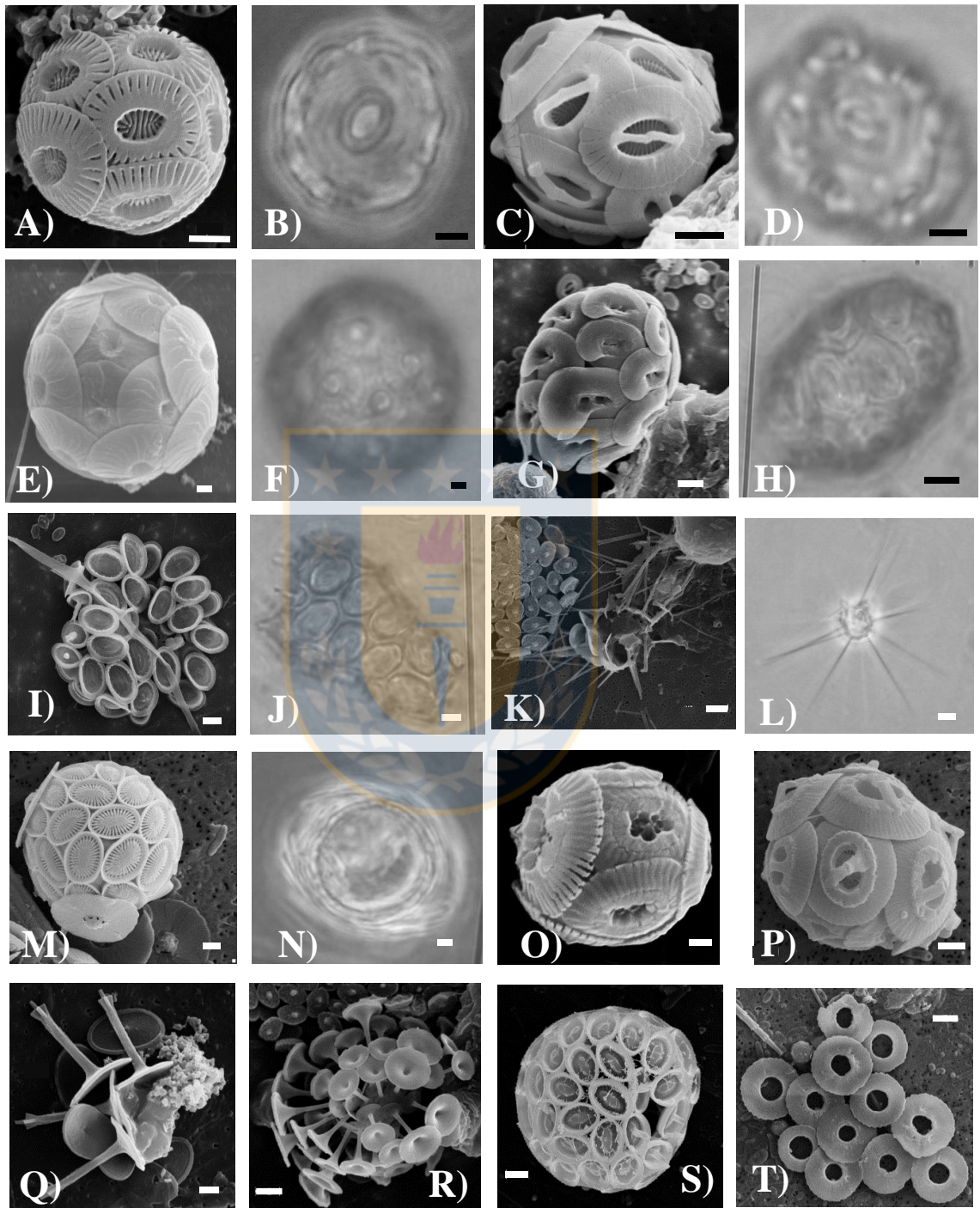


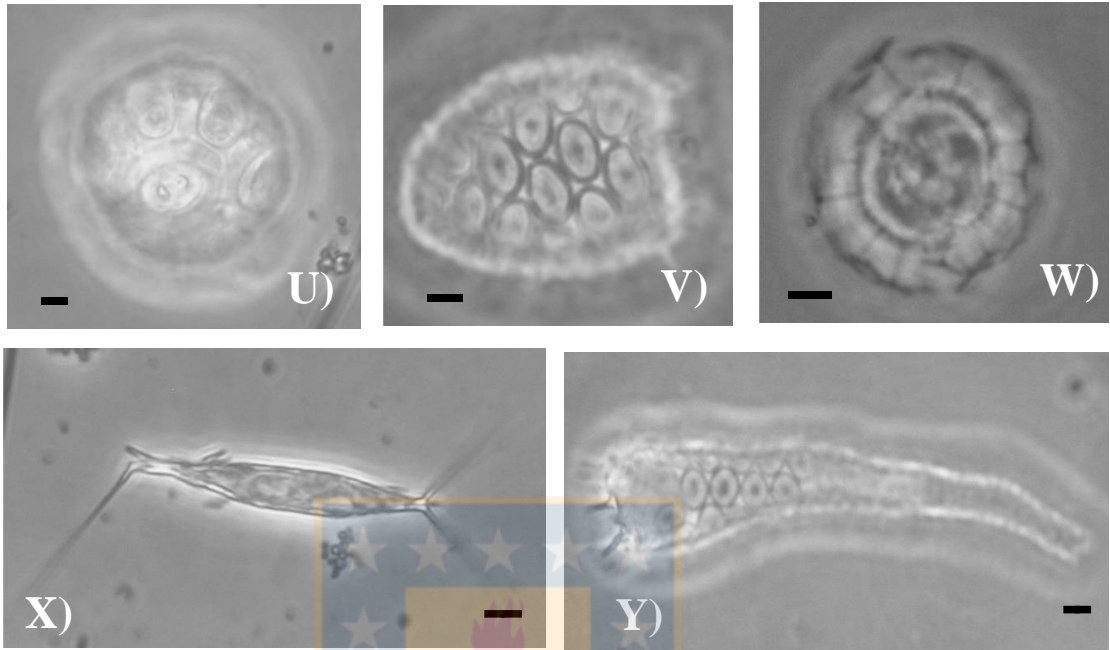
Supplementary figure 2. Average cloud coverage during November 2004 in the study area. The color bar scale represent from totally covered (1) to totally clear (0) sky.



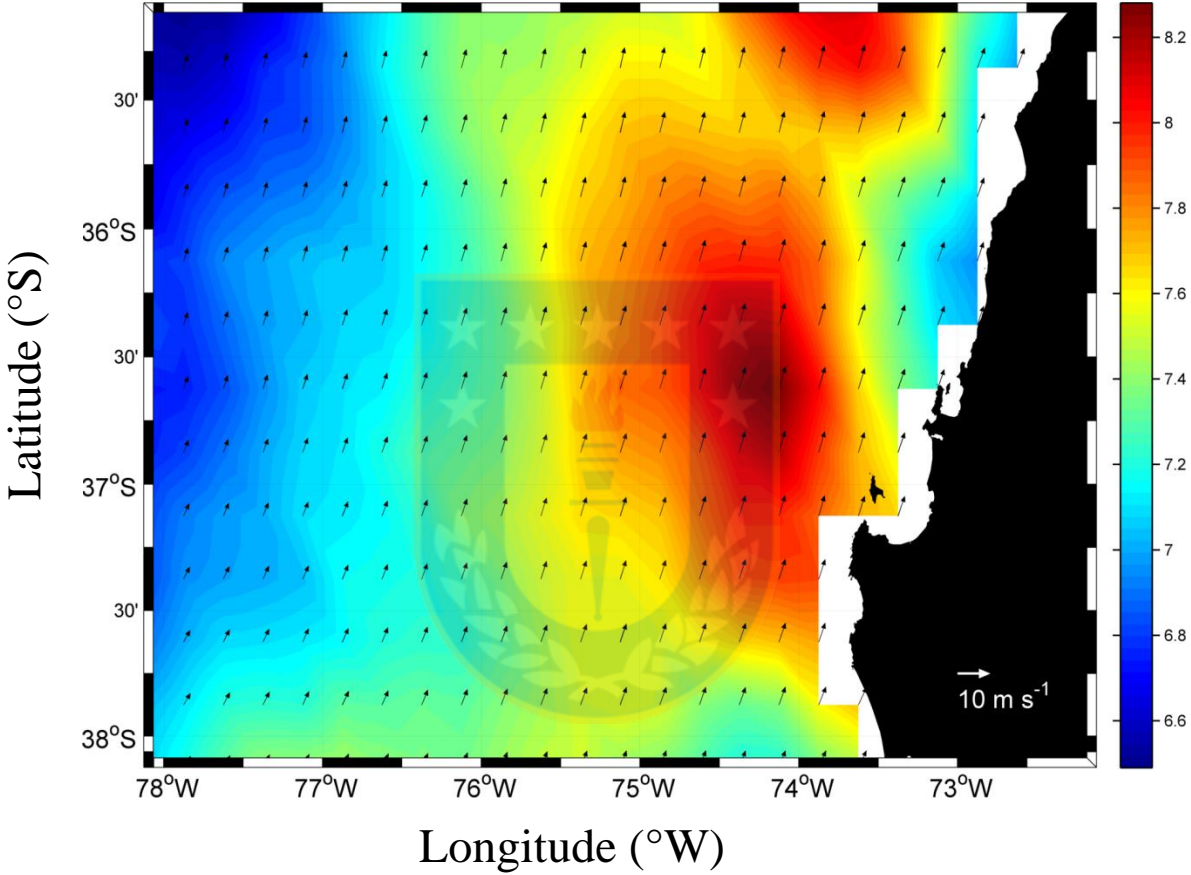
Supplementary figure 3. Coccolithophores observed during October 2004 off Concepción. The plate shows the following taxa: **A-B:** *E. huxleyi*; **C-D:** *G. mullerae*; **E-F:** *C. leptoporus*; **G-H:** *H. carteri*; **I-J:** *S. pulchra* (collapsed); **K-L:** *P. vandeli*; **M-N:** *S. anthos*; **O:** *E. huxleyi* (Type A); **P:** *G. oceanica*; **Q:** *R. clavigera*; **R:** *D. tubifera*; **S:** *C. mediterranea*; **T:** *U. sibogae* (coccoliths, proximal view) **U:** *C. pelagicus*; **V:** *Syracosphaera* sp.; **W:** *Papposphaera* sp.; **X:** *C. murrayi* and **Y:** *S. prolongata*. The picture: A – F and M - Q (Scale bar = 1 μm); G - H, I - J, U and X (Scale bar = 3 μm); K - L, R - T, V – W and Y (Scale bar = 2 μm). From A) to N) the same species are shown as appeared by using both scanning electron microscope (SEM, left picture) and light microscopy (LM, right picture). Abundances and complete taxonomical name were included in Supplementary Table 1.







Supplementary figure 4. Average wind speed and direction fields (black arrows) during November 2004 over the study area. A reference arrow speed/direction was depicted in the lower right corner of the image, and the color bar also show the wind speed (m s^{-1}).



Supplementary table 1. Stratified abundance (0, 20 and 50 m of depth) of coccolithophores (Cells L⁻¹) off Concepción. The station is sorted in 4 zones (Z₁, Z₂-CUF, Z₃ and Z₂-Oceanic) according to the dendrogram of the Bray Curtis similarity coefficient (see Fig. 6).

Species/taxa	Depth	Z ₁					Z ₂ -CUF								
		St.1	St.3	St.11	St.21	St.31	St.5	St.12	St.13	St.14	St.15	St.23	St.33	St.41	St.51
<i>Coccolithus pelagicus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coronosphaera mediterranea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Calcidiscus leptoporus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Calcosolenia murrayi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diccosphaera tubifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Emiliania huxleyi</i>	0	330	3,632	1,531	4,466	0	16,726	3,552	17,728	31,268	13,959	4,448	15,038	14,054	17,075
<i>Florisphaera profunda</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gephyrocapsa muelleriae</i>	0	0	0	0	0	0	0	296	1,542	1,374	0	278	412	0	371
<i>Gephyrocapsa oceanica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Helicosphaera carteri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papposphaera</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	206	0	0
<i>Panathosphaera syracusana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Palasphaera vandellii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhabdosphaera clavigera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scyphosphaera apteini</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Syracosphaera anthos</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Syracosphaera pulchra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Syracosphaera prolongata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Syracosphaera</i> spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Umbilicosphaera sibogae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Others	0	0	0	0	0	0	364	0	385	687	297	0	0	0	0

Species/taxa	Depth	Z ₃											Z ₂ -Oceanic					
		St.7	St.10	St.17	St.18	St.19	St.25	St.27	St.30	St.35	St.37	St.53	St.55	St.57	St.20	St.40	St.50	St.60
<i>Coccolithus pelagicus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coronosphaera mediterranea</i>	0	462	16,933	19,778	9,653	21,338	2,511	6,610	273	3,681	15,566	0	520	5,202	268	0	0	0
<i>Calcidiscus leptoporus</i>	0	0	0	388	0	350	0	1,911	0	338	0	0	2,023	804	1,597	610	340	
<i>Calcosolenia murrayi</i>	0	8,323	0	388	0	558	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Diccosphaera tubifera</i>	0	0	0	776	0	350	0	367	546	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Emiliania huxleyi</i>	0	73,984	18,896	24,044	23,265	23,087	36,549	28,274	35,490	23,804	16,582	17,263	10,408	25,432	33,500	30,339	10,377	
<i>Florisphaera profunda</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Gephyrocapsa muelleriae</i>	0	30,056	6,626	13,961	7,520	6,296	10,602	10,282	3,822	6,626	15,228	1,981	781	10,115	2,144	4,790	1,526	
<i>Gephyrocapsa oceanica</i>	0	462	0	0	0	350	0	0	0	0	0	0	0	0	399	0	0	
<i>Helicosphaera carteri</i>	0	9,248	0	0	0	1,674	0	0	736	2,369	0	0	289	0	0	0	0	
<i>Papposphaera</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	491	0	0	0	289	0	0	0	0	
<i>Panathosphaera syracusana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Palasphaera vandellii</i>	0	0	0	388	0	350	0	0	273	0	677	0	260	0	536	798	0	
<i>Rhabdosphaera clavigera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	546	0	338	0	0	0	0	0	340	
<i>Scyphosphaera apteini</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Syracosphaera anthos</i>	0	0	0	0	0	558	0	0	0	0	0	0	578	0	0	0	0	
<i>Syracosphaera pulchra</i>	0	3,699	491	0	0	350	4,743	0	819	1,472	5,414	283	260	3,179	0	0	340	
<i>Syracosphaera prolongata</i>	0	0	0	0	0	279	0	0	0	338	0	0	289	0	0	0	0	
<i>Syracosphaera</i> spp.	0	2,312	0	1,551	1,175	700	2,511	367	546	0	4,738	283	0	289	268	399	340	
<i>Umbilicosphaera sibogae</i>	0	0	0	0	0	0	0	367	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Others	0	5,549	491	776	705	700	1,116	1,469	2,184	982	5,076	1,981	520	4,335	536	1,597	0	

Table 1 (Continued)

Species/ata	Depth	Zi					Zi-CUF										Zi-Oceanic																	
		St.1	St.3	St.11	St.21	St.31	St.5	St.12	St.13	St.14	St.15	St.23	St.33	St.41	St.51	St.7	St.10	St.17	St.18	St.19	St.25	St.27	St.30	St.35	St.37	St.53	St.55	St.57	St.20	St.40	St.50	St.60		
<i>Coccolithus pelagicus</i>	20	0	0	0	0	0	116	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Coronospaera mediterranea</i>	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Calciolenia leptopus</i>	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Calciolenia murrayi</i>	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diacosphaera subfera</i>	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Emiliania huxleyi</i>	20	835	1,750	1,315	854	277	17,212	10,896	10,920	16,306	10,663	2,978	10,208	17,424	41,791	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Florisphaera profunda</i>	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gephyrocapsa muelleriae</i>	20	0	0	0	0	0	814	1,362	780	526	0	745	0	871	1,266	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gephyrocapsa oceanica</i>	20	0	0	0	0	0	116	272	0	0	0	0	0	1,452	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Helicosphaera carteri</i>	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papposphaera</i> sp.	20	0	250	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ponthisphaera syracusana</i>	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Palaeophraera vandellii</i>	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhabdosphaera clavigera</i>	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scyphosphaera apteinii</i>	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Syracosphaera anthus</i>	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	273	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Syracosphaera pulchra</i>	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Syracosphaera prolongata</i>	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Syracosphaera</i> spp.	20	0	0	0	0	0	465	272	0	0	273	0	0	290	317	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Umbilicosphaera sibogae</i>	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Others	20	0	0	0	0	0	582	545	0	526	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Table 1 (Continued)

Species/taxa	Depth	Z ₀					Z ₀ -CUF									
		St.1	St.3	St.11	St.21	St.31	St.5	St.12	St.13	St.14	St.15	St.23	St.33	St.41	St.51	
<i>Coccolithus pelagicus</i>	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Coronophora mediterranea</i>	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Calcidiscus leptopus</i>	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Calcosolenia murrayi</i>	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	702	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Discosphaera subfera</i>	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Emiliania huxleyi</i>	50	n.d.	484	302	n.d.	n.d.	2,808	3,214	0	2,898	8,416	1,753	2,347	206	7,003	
<i>Florisphaera profunda</i>	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	234	877	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Gephyrocapsa muelleriae</i>	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	1,170	877	0	526	0	391	206	292	0	
<i>Gephyrocapsa oceanica</i>	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	468	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Helicosphaera carteri</i>	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	234	292	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Papposphaera</i> sp.	50	n.d.	242	0	n.d.	n.d.	0	0	357	0	0	0	0	0	0	
<i>Pantosphaera syracusana</i>	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Palaeosphaera vandeli</i>	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Rhabdosphaera clavigera</i>	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Scyphosphaera apteini</i>	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Syracosphaera anthus</i>	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	234	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Syracosphaera pulchra</i>	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Syracosphaera prolongata</i>	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Syracosphaera</i> spp.	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	234	0	0	0	0	501	0	0	0	
<i>Umbilicosphaera sibogae</i>	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Others	50	n.d.	0	0	n.d.	n.d.	234	4,675	0	0	0	0	0	0	0	

Species/taxa	Depth	Z ₀													Z ₀ -Oceanic			
		St.7	St.10	St.17	St.18	St.19	St.25	St.27	St.30	St.35	St.37	St.53	St.55	St.57	St.20	St.40	St.50	St.60
<i>Coccolithus pelagicus</i>	50	0	0	0	277	0	324	0	0	n.d.	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coronophora mediterranea</i>	50	788	3,377	0	3,872	1,499	0	0	428	n.d.	0	0	0	0	0	0	0	1,202
<i>Calcidiscus leptopus</i>	50	0	520	342	830	750	0	2,999	n.d.	1,489	429	324	2,440	2,458	531	363	0	0
<i>Calcosolenia murrayi</i>	50	379	0	8,203	277	750	3,890	406	0	n.d.	372	0	0	410	0	0	0	0
<i>Discosphaera subfera</i>	50	0	0	0	0	0	0	0	1,285	n.d.	372	0	0	0	0	0	0	15,626
<i>Emiliania huxleyi</i>	50	24,635	72,276	47,510	164,766	127,866	37,931	29,218	31,059	n.d.	22,704	1,714	11,981	13,944	57,344	6,370	2,906	1,923
<i>Florisphaera profunda</i>	50	0	0	0	0	0	0	0	0	n.d.	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gephyrocapsa muelleriae</i>	50	3,411	43,105	15,381	61,983	44,844	12,320	9,333	2,570	n.d.	5,211	429	2,914	3,137	5,734	796	363	0
<i>Gephyrocapsa oceanica</i>	50	0	1,039	1,367	553	1,124	1,945	406	0	n.d.	0	0	971	0	0	0	726	481
<i>Helicosphaera carteri</i>	50	1,516	520	0	830	375	2,594	0	0	n.d.	372	429	971	0	0	0	0	0
<i>Papposphaera</i> sp.	50	0	0	0	277	0	0	0	0	n.d.	0	0	0	697	0	0	0	240
<i>Pantosphaera syracusana</i>	50	379	779	342	553	0	324	0	0	n.d.	0	0	648	0	0	0	0	0
<i>Palaeosphaera vandeli</i>	50	0	0	0	277	0	0	0	214	n.d.	372	0	0	0	410	531	0	0
<i>Rhabdosphaera clavigera</i>	50	0	1,039	0	1,106	750	0	0	214	n.d.	0	0	0	697	2,867	0	0	0
<i>Scyphosphaera apteini</i>	50	0	0	0	277	0	0	0	0	n.d.	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Syracosphaera anthus</i>	50	0	0	1,025	277	375	5,187	406	0	n.d.	1,117	0	324	697	1,229	0	0	0
<i>Syracosphaera pulchra</i>	50	0	260	0	553	375	0	812	1,285	n.d.	744	0	324	0	410	0	0	0
<i>Syracosphaera prolongata</i>	50	0	1,299	0	830	750	0	406	0	n.d.	0	0	0	1,046	410	0	0	481
<i>Syracosphaera</i> spp.	50	0	2,598	342	830	2,249	973	0	428	n.d.	1,489	0	0	697	1,638	0	0	0
<i>Umbilicosphaera sibogae</i>	50	0	0	0	0	0	0	0	0	n.d.	0	0	0	0	0	0	0	21,155
Others	50	379	5,456	2,051	2,213	2,249	1,621	1,217	1,499	n.d.	744	0	1,619	0	1,638	1,062	363	1,202

3.2 Manuscrito 2

Dear Mr Menschel,

Thank you for submitting your Article entitled "CARBON AND CALCIUM CARBONATE SEQUESTRATION DRIVEN BY APPENDICULARIANS FECAL PELLETS AT THE HUMBOLDT CURRENT SYSTEM OFF CHILE" to Nature Communications.

Your submission has been assigned a tracking number of NCOMMS-17-01516. Please quote this tracking number in the subject line of any correspondence. Please be also aware that Nature Communications is an open access journal. Therefore, your submission, if accepted, will be subject to an article processing charge and be published open access. Please visit our open access page at http://www.nature.com/ncomms/open_access for information about article processing charges, open access funding, and advice and support from NPG. You may check the status of your submission by selecting the "Check manuscript status" link at the following URL:

<http://mts-ncomms.nature.com/cgi-bin/main.plex?el=A4S1slw5A4Grvn7F6A9ftdjEW0chLNkViaNSF6BC8q0gZ>

Please note that our data availability policy expresses our preference for research data to be archived in public, specialised data repositories where applicable, and we also encourage our authors to consider submitting an additional publication to

Scientific Data (<http://www.nature.com/sdata>) alongside their primary research article. Scientific Data publishes Data Descriptors, which are peer-reviewed articles enabling authors to provide comprehensive methodological detail about their data. Publishing a Data Descriptor can facilitate discovery, reuse and citation of your research data. Please contact the editorial team of Scientific Data at scientificdata@nature.com if you are interested in publishing a Data Descriptor supporting your current manuscript.

Furthermore, Articles and Reviews published in Nature Communications must contain a declaration of competing financial interests, although the declaration is required only when a paper is being accepted. Full details of the policy can be found at

<http://www.nature.com/nature/submit/policies/competing/index.html>.

You can now use a single sign-on for all your accounts, view the status of all your manuscript submissions and reviews, access usage statistics for your published articles and download a record of your refereeing activity for the Nature journals. Please check your account regularly and ensure that we have your current contact information.

In addition, NPG encourages all authors and reviewers to associate an Open Researcher and Contributor Identifier (ORCID) to their account. ORCID is a community-based initiative that provides an open, non-proprietary and transparent registry of unique identifiers to help disambiguate research

contributions.

Thank you for submitting your work to Nature Communications. We will contact you shortly with a decision.

Best regards,

Manuscript Administration

Nature Communications

4 Crinan Street

London N1 9XW

E-mail: naturecommunications@nature.com



Secuestro de carbono y carbonato realizado por pellets fecales de apendicularias en el Sistema de la Corriente de Humboldt

Resumen

El rol de las fracciones de tamaño de pellets fecales apendicularias (PFa) en la exportación de carbono y carbonato de calcio (CCa) derivados de coccolitóforos al océano profundo fue evaluado durante una serie de tiempo de nueve años (1995-2004) de Coquimbo (30°S) en el Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH) de Chile.

El análisis individual de la composición y distribución de tamaños de 1604 PFa mostró una relación inversa no lineal entre las fracciones de tamaño de PFa y su contenido de carbono orgánico particulado (POC mgC mm^{-3}) y carbonato de calcio ($\text{mgCaCO}_3 \text{ mm}^{-3}$). Por lo tanto, el POC y el CaCO_3 de los PFa (mg mm^3) fueron hasta 1000 y 30 veces menores en PFa grandes ($> 150 \mu\text{m}$ de diámetro) que en PFa pequeños ($<100 \mu\text{m}$ de diámetro). En promedio, los flujos de PFa contribuyeron con el 19,0 y 1,2% del total de POC y CaCO_3 , con un máximo durante el período primavera-verano. Por lo tanto, los modelos no lineales sobre el fraccionado por tamaño de los PFa mejorarán las estimaciones de la exportación de carbono en los océanos del mundo.

Carbon and calcium carbonate sequestration driven by appendicularians fecal pellets at the Humboldt current system off Chile

Abstract

The role of appendicularian fecal pellet (FPa) size fractions in the coccolithophore-derived carbon and calcium carbonate (CCa) export to the deep sea was assessed during a nine year (1995-2004) time series off Coquimbo (30°S) at the Humboldt Current System (HCS) off Chile.

Individual examination of the composition and size distribution of 1604 FPa showed a non-linear, inverse relationship between the FPa size-fractions and their particulate organic carbon (POC, mgC mm⁻³) and calcium carbonate (mgCaCO₃ mm⁻³) content. Thus, the POC and CaCO₃ per FPa mm³ were up to 1000 and 30 times lower in large FPa (>150 μm diameter) than in small FPa (<100 μm in diameter). On average, 19 and 1,2% of total POC and CaCO₃ flux were contributed by FPa, with maximum during the spring-summer period. Thus, non-linear models on size fractionated FPa will improve the carbon export estimations in the world's oceans.

1 **CARBON AND CALCIUM CARBONATE SEQUESTRATION DRIVEN BY**
2 **APPENDICULARIANS FECAL PELLETS AT THE HUMBOLDT CURRENT SYSTEM**
3 **OFF CHILE**

4
5 Eduardo Menschel A. ¹ & Humberto E. González ²
6

7
8 ¹ Programa Doctorado en Oceanografía de la Universidad de Concepción y FONDAP-IDEAL,
9 Universidad Austral de Chile, Instituto de Ciencias Marinas y Limnológicas, casilla 567 Valdivia
10 Chile.

11
12 ² Instituto de Ciencias Marinas y Limnológicas, Universidad Austral de Chile y FONDAP-
13 IDEAL Universidad Austral de Chile, Instituto de Ciencias Marinas y Limnológicas, Casilla 567,
14 Valdivia, Chile

15
16 **Abstract**

17
18 The role of appendicularian fecal pellet (FPa) size fractions in the coccolithophore-derived carbon
19 and calcium carbonate (CCa) export to the deep sea was assessed during a nine year (1995-2004)
20 time series off Coquimbo (30°S) at the Humboldt Current System (HCS) off Chile.
21 Individual examination of the composition and size distribution of 1604 sinking FPa showed a non-
22 lineal, inverse relationship between the FPa size-fractions and their particulate organic carbon
23 (POC mgC mm⁻³) and calcium carbonate (mgCaCO₃ mm⁻³) content. Thus, the POC and CaCO₃ per
24 FPa mm³ were up to 1000 and 30 times lower in large FPa (>150 μm diameter) than in small FPa
25 (<100 μm in diameter). On average, 19 and 1,2% of total POC and CaCO₃ flux were contributed
26 by FPa, with maximum during the spring-summer period. Thus, no-lineal models on size
27 fractionated FPa will improve the carbon export estimations in the world's oceans.

28
29 **Introduction**

30 The pivotal role of zooplankton fecal pellets (FP) in the carbon biogeochemical cycle by using
31 sediment traps has been reported since the 70's, summing several hundred publications (Turner
32 2002). This impressive amount of information strengthen the relevance of zooplankton FP as POC
33 export vehicle to the deep sea (Smetacek, 1980a; Urrère & Knauer, 1981; Bodungen *et al.*, 1987;
34 Fowler *et al.*, 1991; González 1992a; González and Smetacek, 1994; Lane *et al.*, 1994). The
35 contribution of different functional groups to vertical flux of POC, such as euphausiids,
36 appendicularians, copepods, salps or microzooplankton, have also been reported (Poulsen &

37 Kiorboe, 2006; Goldthwait & Steinberg, 2008, González *et al.*, 2009). In addition, the high
38 variability reported on the role of FP seems to be due to multifactorial interactions, both physical
39 and biological, that affect the export versus recycling of the carbon loaded in FP. For example, the
40 appendicularian fecal pellets (FPa) make up a significant fraction of the particulate organic carbon
41 (POC) and calcium carbonate (CaCO₃) exported to the deep sea (Honjo 1976), and play an
42 important role in the carbon biogeochemical cycle in both oceanic and coastal areas of the world
43 oceans. Coccolithophores are important component of the phytoplankton in the Humboldt Current
44 System off Chile (HCS) (Menschel *et al.*, 2016) and its export to deep layers of the ocean has been
45 associated (as transport vehicle) with FPa, assuming a linear relationship between POC or
46 carbonate CaCO₃ content with FPa size (González *et al.*, 1994). This, in part because the coccoliths
47 provide ballast that increase the sinking speed (Klass & Archer, 2002), the scant information on
48 FPa contents analysis and the assumption that appendicularians diet and FPa contents might be the
49 same, irrespective the size of the FPa and animals. Therefore, we revised this assumption with the
50 objective of determine the role of the FPa size-spectrum in the POC and biogenic carbonate flux.

51

52 Materials and Methods

53

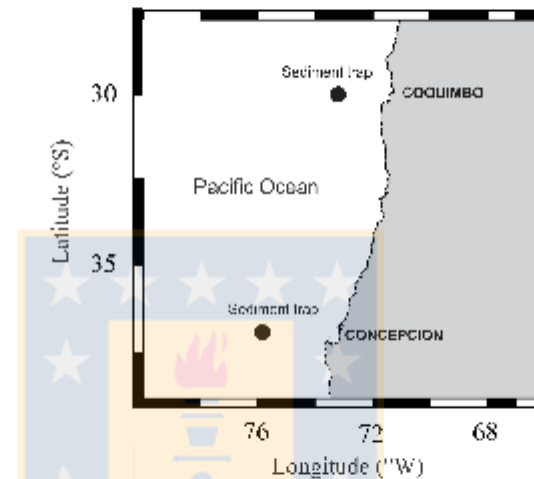
54 Analysis of total POC and FPa

55

56 The samples were obtained from sediment traps t (SMT 230, Salzgitter Electronic, Kiel), deployed
57 at 2300 m depth and ~150 km off Coquimbo (30°S) and Concepción (36°S) (Fig. 1). The POC and
58 total carbonate was analyzed using the methodology reported in Menschel *et al.* (2016). The
59 analyzes of the FPa were carried out using an elemental analyzer (CHN). Undamaged Fpa (1292
60 units) of various sizes between 50 and 340 µm in diameter, were separated, gently washed with
61 gasified mineral water to maintain the integrity of the FPa and then filtered through a glass fiber
62 filter of 0.7 µm pore size. Using a Pasteur pipette, 14 to 170 FPa were grouped according to their
63 size and photographed (Nikon Coolpix model 4500) under a stereoscopic (Leica model MZ6). The
64 images were processed in Image Pro Plus v.5.0 software to estimate fecal volume. Finally, the
65 groups of these FPa were placed in glass fiber filters and acidified with 2N HCl to remove
66 particulate inorganic carbon and subsequently washed with distilled water to remove excess acid.
67 The wash filters were dried at 50 ° C and stored in vials with silica gel for storage and shipping for

68 organic carbon (CHN) analysis. Later, these samples were analyzed in a Carlo Erba C/N-analyzer
69 using acetanilide as a standard.

70
71



72
73 Figure 1. Study area off of the Concepción (36°S) and Coquimbo (30°S) in the HCS in Chile.
74

75 The analyzes of total carbonate and coccolithophores in FPa were performed according to the
76 methodology described in Menschel *et al.*,(2016). . Basically, bunch of ca.65 undamaged FPa (50–
77 340 μm in diameter) were removed from the sediment trap samples using a stereomicroscope
78 (Leica model MZ6) at $\times 15$ magnification and placed in a Petri dish with 0.2 μm pre-filtered de-
79 carbonated mineral water to prevent coccolith dissolution. Fecal pellets were washed five to eight
80 times with filtered de-carbonated water and photographed. Photographs were processed using
81 ImageJ software to estimate the fecal pellet volume.

82 In order to analyze the composition of coccospheres and coccoliths in the appendicularian fecal
83 pellets, 1–10 pellets (number depending on their size) were removed from the Petri dish and gently
84 placed in 2.5-mL vials containing 2mL of de-carbonated mineral water and sonicated at 50/60 Hz
85 for 30 seconds following Bairbakhish *et al.* (1999). The contents of the vials were placed in
86 sedimentation chambers and analyzed using an inverted light microscope ($\times 1000$ magnification).

87 Other samples were analyzed by SEM to corroborate the light microscopy species identifications.
88 Numbers of coccoliths per fecal pellet were estimated according to Menschel et al (2016).

89

90 Results

91

92 Carbon and carbonate contents in FPa

93

94 The POC content in FPa, as a function of its biovolume fluctuated between 0.02 and 0.77 mgC
95 mm⁻³ with highest values (~0.4-0.77 mgC mm⁻³) in FPa < 100 μm in diameter and lowest (0.02 y
96 0.2 mgC mm⁻³) in FPa > 100 μm in diameter (Fig. 2A). The coccolithophore-based carbonate
97 content in FPa fluctuated between 0.025 and 0.09 mgCaCO₃ mm⁻³ with an average of 0.055
98 mgCaCO₃ mm⁻³. The highest carbonate concentrations (0.065 mgCaCO₃ mm⁻³) were measured on
99 the smallest biovolumen PFa (0.02 mm⁻³), while the lowest concentrations (0.045 mgCaCO₃ mm⁻³)
100 were found in large size (>0.02 mm⁻³) PFa. The particle composition within FPa presented 10
101 coccolithophorid genera/species from which *Emiliana huxleyi* was numerically dominant with a
102 mean of 4.14 x 10⁶ coccoliths mm⁻³, followed by *Calcidiscus leptoporus* (0.31 x 10⁶ coccoliths
103 mm⁻³) and *Gephyrocapsa muelleriae* (0.24 x 10⁶ coccoliths mm⁻³). On the other hand, the carbonate
104 concentration in coccolithophores were dominated by *C. leptoporus* (47%), followed by *E. huxleyi*
105 (21%) and *Helicosphaera carteri* (19%). *Gephyrocapsa muelleriae*, *G. oceanica*, *Syracosphaera*
106 *pulchra*, *Helicosphaera* spp., *Rhabdosphaera clavigera*, *Syphosphaera apsteinii*, *Umbilicosphaera*
107 *sibogae* and other non-identified species comprised the remainder 13%.

108

109 POC and CaCO₃ fluxes mediated by FPa in Coquimbo (30°S)

110

111 Highly variable fluxes of POC and CaCO₃ loaded in FPa were recorded at 2300 m depth in the
112 oceanic region off Coquimbo during a time series station spanning nine years (1995-2004). Overall,
113 FPa-mediated fluxes of POC and CaCO₃, contributed with 19% (0.84 mgC m⁻²d⁻¹) and 1.2% (0.59
114 mgCaCO₃ m⁻²d⁻¹) of the total COP (average 4.6 mg m⁻²d⁻¹) and CaCO₃ (average 48 mg m⁻²d⁻¹),
115 respectively (Fig.2).

116 Inter-annual variability in POC flux showed conspicuous differences with a range of 0.24-1.72
117 mgC m⁻²d⁻¹, with a maximum fluxes during 1995 (1.72 mgC m⁻²d⁻¹) and 1999 (1.04 mgC m⁻²d⁻¹).

118 In addition, average annual flux of CaCO_3 loaded in FPa showed a maximum of $1.2 \text{ mg m}^{-2}\text{d}^{-1}$,
 119 while minimum rate of $0.13 \text{ mg m}^{-2}\text{d}^{-1}$ was recorded during 2004. Interannual variability in POC
 120 flux showed statistical differences ($p < 0.05$) between 1995 ($1.72 \text{ mgC m}^{-2}\text{d}^{-1}$) and the other years,
 121 and the years 1996 - 1998 ($0.61 - 0.77 \text{ mgC m}^{-2}\text{d}^{-1}$), with 2002 - 2003 ($0.39 - 0.24 \text{ mgC m}^{-2}\text{d}^{-1}$). A
 122 high seasonal variability in FPa-mediated fluxes of POC and CaCO_3 were observed, with maximum
 123 in summer (1.1 and $0.76 \text{ mg m}^{-2}\text{d}^{-1}$), and minimum values in spring (0.36 and $0.22 \text{ mg m}^{-2}\text{d}^{-1}$,
 124 respectively). Statistical differences ($p < 0.05$) in these seasonal fluxes were recorded between
 125 summer and autumn-winter, and between autumn and winter-spring.

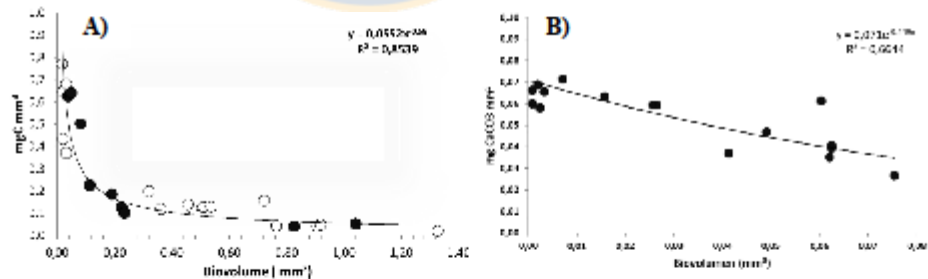
126

127 Carbon and carbonate content in FPa

128 A non-linear and inverse relationship between the FPa size fractions and the POC (mgC mm^{-3}) was
 129 observed with a potential function ($y = 0.0552x^{-0.68}$) as best curve fit ($R^2 = 0.85$). The POC loaded
 130 in FPa spanned a wide range of values ($0.02 - 0.77 \text{ mgC mm}^{-3}$) where the small size FPa or FPa-
 131 small ($< 100 \mu\text{m}$ in diameter) contained a higher POC concentration per volume unit (up to one
 132 order of magnitude per mm^3) than large FPa or FPa-large ($> 150 \mu\text{m}$ in diameter), while medium
 133 size FPa ($100 - 150 \mu\text{m}$ in diameter) contained between 0.1 and 0.2 mgC mm^{-3} (Fig. 2A).

134 For the CCa ($\text{mgCaCO}_3 \text{ mm}^{-3}$) an exponential curve fit was found ($R^2 = 0.66$). The carbonate
 135 concentrations per mm^3 in FPa-large were one third of the concentrations found in FPa-small and
 136 fluctuated between 0.03 and $0.09 \text{ mgCaCO}_3 \text{ mm}^{-3}$ for large and small FPa, respectively. (Fig. 2B).

137



138

139 Figure 2. A) Particulate organic carbon content (COP, mgC mm^{-3}) and B) concentration of calcium
 140 carbonate of FPa ($\text{mgCaCO}_3 \text{ mm}^{-3}$) in relation to its volume of FPa ($\text{mgCaCO}_3 \text{ mm}^{-3}$).

141

142

143 Due to the high variability in the diameter of the FPa used for elemental carbon analysis, in the
144 time series station data recorded from 1995 and 2004 (Fig. 3), an average POC of 0.26 and 0.041
145 mg mm³ were used for FPa-small and FPa-large, respectively.

146

147 When El Niño, La Niña and “normal” (between El Niño and La Niña) periods were taken in
148 consideration for statistical analysis, no significant differences were observed ($p > 0.05$). However,
149 maximum FPa-mediated fluxes of POC and CaCO₃ fluxes (mean 1.03 and 0.66 mgm⁻²d⁻¹,
150 respectively) were observed during the four El Niño events recorded during the following years:
151 Jan-April 1995, June1997-June98, July 2002-Nov.2002 and July 2004). Minimum average POC
152 fluxes (0.63 mg m⁻²d⁻¹) were recorded during four “normal” periods (may-august 1995, May 1996-
153 May1997, April-June 2002, and 2003-June 2004), while for carbonate, a minimum of 0.48
154 mgCaCO₃ m⁻²d⁻¹ was recorded during two La Niña periods (Sept 1995- April 1996, Feb.1999-
155 Nov.2000) (supplementary Fig. 1).

156

157

158

159

160

161

162

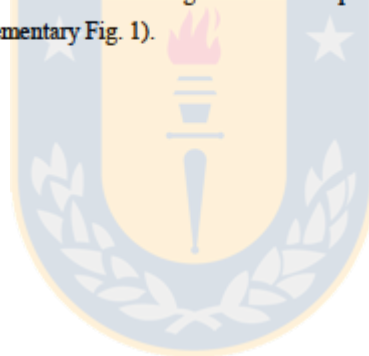
163

164

165

166

167



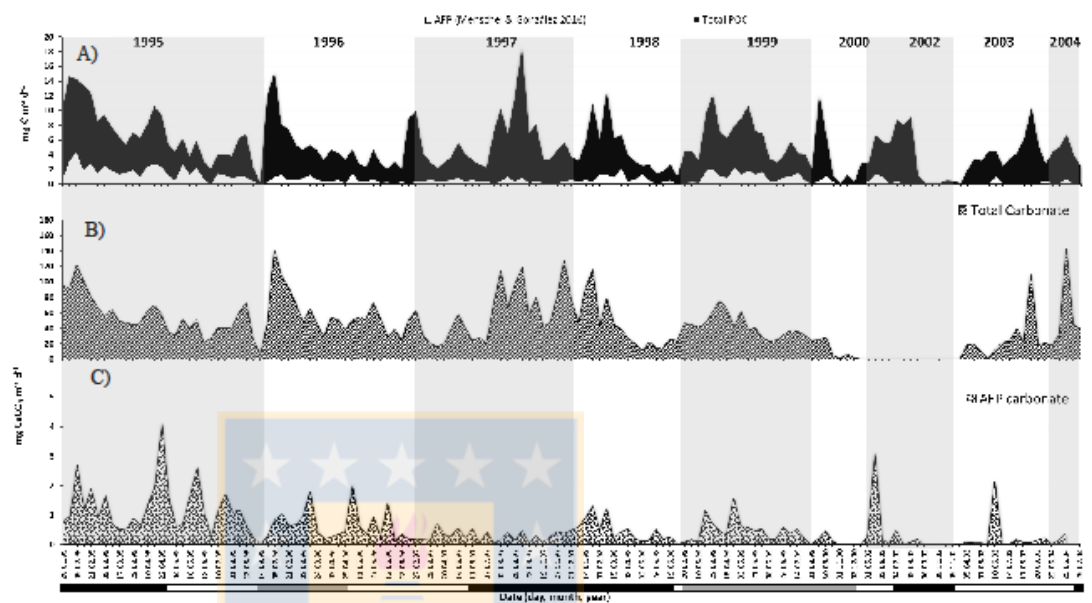


Fig. 3. Total POC flux (black surface) and FPA-mediated POC flux (White surface) ($\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) (A). Total carbonate flux (B) and FPA-mediated carbonate flux (C) ($\text{mg CaCO}_3 \text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$), are depicted for the period between 1995 and 2004 off Coquimbo (30°S). “El Niño”, “La Niña” and “normal” periods are depicted by black, grey and white bars.

Discussion

The Biological Carbon Pump (BCP) is an important component of the global carbon cycle where factors drive variability of PFa export remains poorly understood. Overall, the magnitude and efficiency of total POC flux in time and space would depend on changes in zooplankton and phytoplankton community composition, and changes in biological processes (i.e. zooplankton grazing rate, FP production rate, phytoplankton aggregation, microbial degradation) that affect the particle flux dynamics out of the euphotic zone in oceanic provinces (Boyd and Newton 1999) and upwelling areas off central Chile (González *et al.*, 2009). One of this mechanisms (FPa-mediated POC flux) change in time and space of would depend on the PFa size-spectrum and thus on the appendicularian community size spectrum.

Very little information on POC content in FPa have been reported so far (González & Smetacek 1994), with an average of $0.042 \text{ mgC mm}^{-3}$, which correspond to our FPa-large, although these authors assume a lineal model between POC content with FPa size.

Most of the FPa found in sediment trap deployed at 2300 and 1000 m depth off Coquimbo (30°S) and Concepcion (36°S) in the HCS correspond to FPa-small (Menschel *et al.*, 2016). To test the hypothesis of linearity in the POC and CaCO_3 content in FPa with size, 1907 FPa of different sizes (diameters) were isolated and grouped in FPa-small (68 and 28% between 10-50 and 50-100 μm in diameter), and only 4% were FPa-large, highlighting the pivotal role of the small size FPa in the POC and CaCO_3 fluxes in the oceanic region of the HCS off central Chile (Table 1).

Diameters of the FPa (μm)	N° FPa	%
10-50	1301	68,2
50-100	533	27,9
100-150	59	3,1
150-200	5	0,3
≥ 200	9	0,5

Table 1. Number and percentage of FPa size fractions (diameter in μm) isolated from sediment trap samples obtained at 2300 m depth and 150 km off Coquimbo and Concepcion.

The calcareous components found in the matrix of FPa were a great amount of coccolith plates, that averaged 5.6×10^6 plates mm^{-3} (Table 2), while the most abundant coccosphere species were *Calcidiscus leptoporus*, *Helicosphaera carteri* and *Emiliana huxleyi*, which all together contribute with ~80% of the average CCa in this contribution (Tabla 3). The rare species found in FPa were *Calciosolenia murrayi*, *Coccolithus pelagicus*, *Gaarderia corolla*, *Gephyrocapsa muellerae*, *Gephyrocapsa oceanica*, *Ponthosphaera syracusana*, *Rhabdosphaera clavigera*, *Scyphosphaera apsteinii*, *Syracosphaera anthos*, *Syracosphaera pulchra* and *Umbilicosphaera sibogae*.

N° Fpa	Mean Diameter FPa (mm)	Biovolume FPa (mm^3)	Coccoliths (mm^{-3})	mgCaCO ₃ mm^{-3}
2	0.118	0.006	6.741.570	0.0656
2	0.118	0.005	5.539.296	0.0583
6	0.078	0.004	7.355.016	0.0664
3	0.111	0.006	4.516.291	0.0688
10	0.083	0.008	6.628.714	0.0603
9	0.289	0.371	3.049.845	0.0371
9	0.321	0.558	3.180.246	0.0352
4	0.170	0.028	7.877.714	0.0716
3	0.223	0.047	6.270.198	0.0634
3	0.194	0.034	7.580.635	0.0899
5	0.255	0.128	7.196.103	0.0595
1	0.359	0.0754	3.549.753	0.0267
1	0.359	0.0603	5.920.181	0.0613
2	0.299	0.0981	4.832.339	0.0470
1	0.260	0.0264	7.579.732	0.0594
1	0.347	0.0625	4.390.095	0.0406
1	0.347	0.0625	3.244.130	0.0396

63

Table 2. Number of FPa, average diameter (mm), biovolume (mm^3), the number of coccoliths and CaCO₃ per mm^{-3} of the assayed FPa.

Mainly Coccolithophores species	CaCO ₃ (%)	Coccoliths for mm ³
<i>C.leptoporus</i>	47	311,981
<i>E.huxleyi</i>	21	4,141,166
<i>H.carteri</i>	19	63,317
<i>G.mullerae</i>	4	247,435
<i>G.oceanica</i>	2	56,925
<i>S.pulchra</i>	2	55,954
<i>Helicosphaera</i> spp.	2	5,306
<i>R.clavigera</i>	1	5,493
<i>S.apsteinii</i>	1	1,021
<i>U.sibogae</i>	1	23,580
others species	1	4,975

Table 3. Main coccolithophore species found in the matrix of the FPa and the contribution of each of them to total average carbonate in the FPa.

POC flux mediated by FPa in Coquimbo

A high seasonal and inter-annual variability in the POC and CaCO₃ fluxes were observed in the time series station off Coquimbo (Fig. 3). The average POC flux (0.82 mgC m⁻²d⁻¹) were slightly higher than the reported for the same area during 1994-1995 (~0.7 mgC m⁻²d⁻¹) (González *et al.*, 2004). These authors reported that zooplankton fecal pellets (produced by euphausiids, appendicularians, copepods and undetermined) contributed with 35% of total POC, while we reported here that only FPa contribute with 19% of total POC.

Highest FPa flux occurred during the summer productive period, which coincide with an intensification of the upwelling favorable wind and Ekman transport (González *et al.*, 2004), which may enhance local productivity and carbon export (Fig. 2).

We did not found differences ($p > 0.05$) between the PFa-mediated fluxes of POC and CaCO₃ during El Niño, La Niña or “normal” periods, suggesting that the diet of the appendicularians were not severely affected due to these events. This probably because the wide range of food particles used by appendicularians that mainly lies in the small size of particles (that includes down to

colloidal (<0.2 μm) particles, Food et al., 1992). which are less affected by El Niño Southern Oscillation.

A lack of linearity between the POC and CaCO_3 content and size of FPa might be related with differences in the size spectrum of the food ingested, being more small, uniform and compact in FPa-small and more diverse, large and less compacted in FPa-large. To test this hypothesis large and small FPa were isolated from sediment trap deployed at 2300 m depth during different seasons between 1995 and 2004 to qualitatively analyze the particle content. FPa-large showed a high amount of relatively large diatoms (range of 20-63 μm in diameter), mainly belonging from the genus *Pseudonitzschia* and less abundant, albeit highly frequent *Thalassiosira* spp. and *Planktoniella* sol. In addition, radiolarians of the groups Spummellaria, Nasselaria and Phaeodaria and tintinnids of the genera *Codonellopsis*, *Dictiocysta*, *Protorhabdonella*, *Undella* and *Dadayiela*, and silicoflagellates such as *Dictiocha fibula*, were frequently observed. On the contrary, the microscopy analysis of the FPa-small demonstrated a high dominance of coccoliths with a few remains of diatoms and tintinnids embedded in the coccoliths matrix.

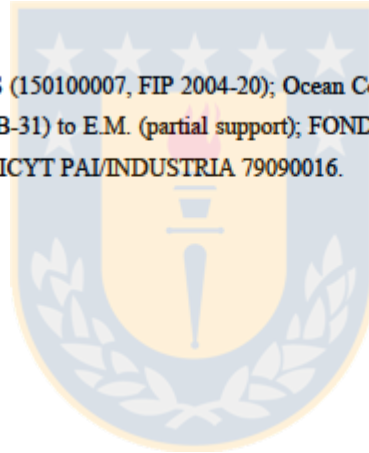
The biovolume to POC or CaCO_3 models to estimate the role of zooplankton fecal pellets in vertical flux of bioelements it is a non-linear, but size-dependent relationship, meaning that the FP size fraction needs to be considered to improve the accuracy of the estimations. A plea for encouraging a more direct analysis (i. e. microscopy), which might be more time consuming, but necessary towards unveil a size-dependent, FPa-mediated POC and carbonate export. This is supported by findings where the changing composition of sinking particles - across a region with unchanging carbon flux - suggests that variability in the mechanisms of carbon flux (Durkin *et al.*, 2016), or the connection with phytoplankton biominerals (Trull *et al.*, 2008) might not be reflected in bulk measurements. In addition, the coccolithophorid calcium carbonate has been usually believed to have a low carbon flux and high export efficiency (Klaas and Archer 2002). Thus, CaCO_3 -Coccolithophore it is not include in FPa carbon export, which might represent up to 1.5% underestimation of total carbon flux to deeper areas of the SCH.

Acknowledgements

We thank the captain and crew of the R/V AGOR Vidal Gormáz for their collaboration during sampling. We are grateful to Mr Ricardo Silva helped us with the sample preparation and observations during the scanning electron microscope work at UACH, and Dr Oscar Pizarro and Cesar Hormazabal helped during the deployment and retrieval of the deep sediment trap. Special thanks are due to Dr Lluïsa Cros (ICM, Barcelona, Spain) for her invaluable collaboration in the methodology and identification of the coccolithophore species.

Funding

FONDAP-COPAS (150100007, FIP 2004-20); Ocean Certain (EU-FP7 N°603773). COPAS-Sur Austral Basal (PFB-31) to E.M. (partial support); FONDAP-IDEAL (15150003) to E.M. (partial support) and CONICYT PAI/INDUSTRIA 79090016.



References

Bairbakhish, A.N., Bollmann, J., Sprengel, C., Thierstein, H.R. (1999). Disintegration of aggregates and coccosphere in sediment trap sample. *Mar. Micropaleontol.* 37: 219-223.

Bodungen BV, Fischer G, Nöthig EM, Wefer G (1987). Sedimentation of krill faeces during spring development of phytoplankton in Bransfield Strait, Antarctica. *Mitt Geol Paläontol Inst Univ Hamburg* 62:243-257.

Boyd, P. W., and P. P. Newton (1999). Does planktonic community structure determine downward particulate organic carbon flux in different oceanic provinces? *Deep-Sea Res. Part I* 46: 63–91. doi:10.1016/S0967-0637(98)00066-1

Durkin CA, Van Mooy BAS, Dyrman ST and KO Buesseler (2016) Sinking phytoplankton associated with carbon flux in the Atlantic Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 61: 1172-1187.

Flood, P. R., D. Deibel, D. Morris (1992). Filtration of colloidal melanin from sea water by planktonic tunicates, *Nature*, 355: 630–632.

Fowler SW, Small LF, La Rosa J (1991). Seasonal particulate carbon flux in the coastal northwestern Mediterranean Sea, and the role of zooplankton fecal matter. *Oceanol Acta* 14:77-85.

Goldthwait, S. A., and D.K. Steinberg. (2008). Elevated Biomass of Mesozooplankton and Enhanced Fecal Pellet Flux in Cold-Core and Mode-Water Eddies in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Res II* 55 (10-13): 1360-1377.

González H (1992a). The distribution and abundance of krill faecal material and oval pellets in the Scotia and Weddell Seas (Antarctica) and their role in particle flux. *Polar Biol* 12:81-91.

González H.E., Smetacek V (1994). The possible role of the cyclopoid copepod *Oithona* in retarding vertical flux of zooplankton fecal material. *Mar Ecol Prog Ser* 113:233-246.

González, H.E., Daneri, G., Iriarte, J.L., Yannicelli, B., Menschel, E., Barria, C., Pantoja, S., Lizarraga, L. (2009). Carbon fluxes within the epipelagic zone of the Humboldt Current System off Chile: The significance of euphausiids and diatoms as key functional groups for the biological pump. *Progr Oceanogr* 83(1-4). 217-227.

Honjo, S. (1976). Coccoliths: production, transportation and sedimentation. *Mar. micropaleontol.* 1: 65-77.

Klaas, C., and D. E. Archer. 2002. Association of sinking organic matter with various types of mineral ballast in the deep sea: Implications for the rain ratio. *Global Biogeochem. Cycles* 16: 1116. doi:10.1029/2001GB001765

Lane PVZ, Smith SL, Urban JL, Biscayn PE (1994). Carbon flux and recycling associated with zooplanktonic fecal pellets on the shelf of the Middle Atlantic Bight. *Deep-Sea Res II* 41:437-457.

Menschel, E., González, H.E., Giesecke, R. (2016) Coastal-ocean distribution of coccolithophores and their role in the carbonate flux ratio of the Concepción, Chile, upwelling area (36°S). *J. Plankton Res.* 38 (4), 798-817.

Poulsen LK & Kiorboe T. (2006). Vertical flux and degradation rate of copepod fecal pellet in a zooplankton community by small copepods. *Mar Ecol Prog Ser.* 323: 195-204.

Smetacek V (1980a). Zooplankton standing stock, copepod faecal pellets and particulate detritus in Kiel Bight. *Est. Coast. Mar. Sci.* 11:477-490.

Trull, T. W., S. G. Bray, K. O. Buesseler, C. H. Lamborg, S. Manganini, C. Moy, and J. Valdes. 2008. In situ measurement of mesopelagic particle sinking rates and the control of carbon transfer to the ocean interior during the Vertical Flux in the Global Ocean (VERTIGO) voyages in the North Pacific. *Deep-Sea Res. Part II* 55: 1684–1695. doi:10.1016/j.dsr2.2008.04.021

Turner JT (2002). Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. *Aquat. Microb. Ecol.* 27: 57-102.

Urrère MA, Knauer GA (1981). Zooplankton fecal pellet fluxes and vertical transport of particulate organic material in the pelagic environment. *J Plankton Res* 3:369-387.



CAPÍTULO 4. DISCUSIÓN GENERAL

4.1 Abundancia, distribución y zonas biogeográficas de cocolitóforos frente a Concepción.

La abundancia y distribución de cocolitóforos analizadas en conjunto con la variables hidrográficas, biológicas y químicas frente a la costa de Concepción, mostraron un marcado patrón zonal (este-oeste), con las mayores abundancias y diversidad de cocolitóforos en las zonas oceánicas y los mínimos en las estaciones costeras (Menschel *et al.*, 2016). De este modo, la distribución zonal de las comunidades de cocolitóforos frente a Concepción, estuvo estrechamente modulada por la surgencia costera que se intensifica durante los períodos de primavera-verano en esta región. Como consecuencia, estos procesos pueden formar frentes de surgencia que actúan como “barreras naturales” a la distribución de organismos como los cocolitóforos, hacia zonas costeras con condiciones poco favorables a su crecimiento. Esta distribución está correlacionada con una combinación de variables (salinidad-temperatura y salinidad-nitrato) las cuales explican significativamente ($p < 0.05$) la variabilidad espacial de cocolitóforos en el área de estudio.

De las 4 zonas biogeográficas identificadas por el análisis estadístico de cluster, la zona costera Z₁, caracterizada por incluir estaciones en una zona de activa surgencia, presentó altas concentraciones de nutrientes (e.g. nitrato, fosfato y

ácido silícico), baja temperatura ($\sim 11^{\circ}\text{C}$). Esta zona presentó las más bajas concentraciones de cocolitóforos (<1000 cel/L), que fueron dominadas principalmente por *E. huxleyi* ($\sim 100\%$ de la comunidad de cocolitóforos). Varios estudios han revelado que la habilidad de *E. huxleyi* de adaptarse a múltiples condiciones oceanográficas se debe principalmente a su alta plasticidad genotípica, lo cual le confiere mayor resiliencia, por ejemplo, a amplios rangos de salinidad ($18\text{-}41$ g/kg⁻¹), temperatura ($1\text{-}31^{\circ}\text{C}$), turbulencia, luz ($72\text{-}1000$ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y soportar mayores cargas de nutrientes. Esto le confiere a esta especie una ventaja adaptativa que le permite colonizar regiones donde otras especies de cocolitóforos no sobreviven. Las bajas concentraciones de cocolitóforos observada en Z₁, contrastó fuertemente con las altas concentraciones y dominancia de diatomeas (e.g. *Skeletonema* spp. y *Thalassiosira* spp.) que se concentraron en una banda estrechamente ligada al borde costero de Concepción. Al parecer, las condiciones de alta energía cinética que proporcionan las zonas de surgencia (e.g. alta turbulencia y mayor carga de nutrientes, producto del ascenso de AESS) tienden a favorecer a ciertos grupos de organismos mejor preparados fisiológicamente para este tipo de ambientes, como las diatomeas. Se debe considerar que la zona costera es probablemente una de las regiones con mayor variabilidad en las condiciones físico-químicas del océano, como por ejemplo, entrada de nutrientes en pulsos y presencia de frentes oceanográficos. Las diatomeas han adquirido un mayor nivel de adaptación en este ambiente, probablemente debido a la presencia de una vacuola que permite

almacenar nutriente, uso de silice en su frústulo, un eficiente ciclo reproductivo y una gran capacidad de adaptación genética, les permite a las diatomeas dominar en estos sistemas. Por el contrario, los cocolitóforos, debido a su ausencia de vacuola y su reducido tamaño (gran relación S/V), le permiten predominar en sistemas oligotróficos y más estables (Tozzi *et al.*, 2004; Falkowski *et al.*, 2007).

En la zona de transición Z₂-CUF, la temperatura superficial del mar y las concentraciones de oxígeno disuelto, fueron levemente mayores que en la zona Z₁, sin embargo, las concentraciones de nutrientes fueron similares., La densidad de cocolitóforos, predominantemente de *E. huxleyi* (89%), fue un orden de magnitud más alta que en el área costera Z₁, mientras que la diversidad en Z₂-CUF se incrementa continuamente, probablemente debido a la estabilización de la columna de agua y a la disminución de los niveles de ácido silícico (e.g. desde 18 a 14 μM en Z₂-CUF); condiciones que se han demostrado que promueven un decrecimiento en las diatomeas y un incremento en cocolitóforos (Holligan *et al.*, 1993). Sin embargo, el leve incremento en la temperatura (0.5°C) respecto a Z₁, puede estar relacionado con un transporte de agua cálida más oceánica hacia la zona costera (Hormazabal *et al.*, 2004).

La zona Z₃ presentó una alta abundancia y diversidad específica de cocolitóforos, particularmente en la banda entre los 74 y 77°W, la cual se caracterizó por un incremento en la temperatura y oxígeno disuelto, una marcada disminución en la concentración de nutrientes y menor salinidad. Letelier *et al.* (2009) y Dávila *et*

al. (2002) reportaron un flujo hacia el océano de una lengua de baja salinidad originada por los ríos durante el período de alta pluviosidad, lo cual coincide con nuestras observaciones. Sin embargo, parece que, en general, la salinidad no es un factor que determine la distribución y abundancia de coccolitóforos (Andruleit *et al.*, 2003, Beaufort *et al.*, 2008), sino más bien ha sido relacionado a un incremento en el tamaño y mayor calcificación de sus placas (Paasche *et al.*, 1996; Fielding *et al.*, 2009). Nosotros observamos especímenes de *E. huxleyi* sobre calcificados (cocolitos robustos entre 4-6 μm de diámetro) principalmente en las estaciones costeras Z₁ y alrededor del área Z₂-CUF. Estos morfotipos han sido reportados por autores como Beaufort *et al.* (2008), donde este tipo de especímenes han sido observados en las zonas más cercanas a la costa del SCH, sugiriendo que los coccolitóforos producen cocolitos más calcificados en medioambientes más ricos en nutrientes. Esto también ha sido notado en experimentos de mesocosmos, en el cual *E. huxleyi* fue más calcificada en aguas ricas en P y N (Beaufort *et al.*, 2007)

Este morfotipo llamado, *E. huxleyi* tipo A, ha sido reportado en aguas costeras de la corriente de Benguela (Henderiks *et al.*, 2011) y en el Océano del Sur en el sector Australiano (Henderiks *et al.*, 2011; Findlay & Giraudeau, 2000; Cubillos *et al.*, 2007). Estos autores reportaron que esto sucede principalmente en el norte del frente Subantártico, definiendo una tendencia norte-sur de decrecimiento en la calcificación de *E. huxleyi* en el Océano del Sur, manifestando un cambio en

la dominancia de un ecotipo a otro, más que un efecto del decrecimiento en las concentraciones del ion carbonato o el estado de saturación de la calcita.

Las más altas abundancias de cocolitóforos fueron observadas en la cara norte de la zona oceánica Z_3 (entre $35.5-36.0^\circ\text{S}$ y $74-77^\circ\text{W}$). Este máximo de abundancia de cocolitóforos se superpuso con la presencia de un giro anticiclónico con energía cinética suficiente para profundizar la isoterma de 200 m (Letelier *et al.*, 2009), sugiriendo un hundimiento de las aguas superficiales hacia zonas más profundas del océano. Este giro tuvo un núcleo cálido ($>15^\circ\text{C}$), baja concentración de nutrientes y un importante agotamiento de nitrato (N:P <2), coincidiendo con las mayores abundancias de cocolitóforos, 180.000 a 240.000 células L^{-1} , registradas a 50 m de profundidad en las estaciones oceánicas 18 y 19, respectivamente. Estos giros pueden persistir entre 5 y hasta 10 meses (Hormazabal *et al.*, 2004, Morales *et al.*, 2012), lo cual puede generar que las comunidades que allí viven agoten los nutrientes, especialmente los nitratos (Townsend *et al.*, 1994; Head *et al.*, 1998; Rees *et al.*, 2002), sugiriendo que el nitrato (bajo estas circunstancias) puede ser más limitante que el fosfato. Al oeste de la zona Z_3 se extiende una región denominada en este estudio como Z_2 -oceánica, que según los resultados de los análisis de similaridad, podría estar relacionada directamente con aguas costeras de la zona Z_2 -CUF las cuales pudieron ser transportadas hacia la zona oceánica a través de flujos geostroficados (filamentos y giros que se desplazan hacia la zona oceánica) que fluyen paralelo a Punta Lavapié y que posteriormente, se desvian hacia el nor-oeste de nuestra

area de estudio, causando advección de una parcela de agua costera hacia las regiones oceánicas (Letelier *et al.*, 2009). Estos procesos de mesoescala pueden transportar comunidades de fitoplancton, junto con la señal costera, como nutrientes, materia orgánica e inorgánica mas allá de 400 km fuera de la costa de Concepción (Morales *et al.*, 2010). Al igual que en las otras zonas de este estudio *E. huxleyi* fue la especie dominante, principalmente en los primeros 20 m de la columna de agua representando más del 70% de las comunidades de cocolitóforos. Sin embargo, a los 50 m de profundidad *E. huxleyi* disminuye (~50% de la comunidad de cocolitóforos) y otras especies como *Umbilicosphaera sibogae*, *Discosphaera tubifera* y *C. mediterranea* se incrementan.

4.2 Carbonato suspendido de cocolitóforos frente a la costa de Concepción (36°S)

El carbonato suspendido de cocolitóforos obtenido directamente a través de las abundancias de estas algas, fue altamente variable en toda el área de estudio concentrándose principalmente en la región oceánica Z₃. Esta área representó el 90% del carbonato suspendido de toda el área de estudio y del cual dos especies de Haptoficeas (*H. carteri* y *C. leptoporus*) explicaron más del 50% de este carbonato, aunque numéricamente sólo representaron ~3% de las abundancia totales de cocolitóforos en la zona de estudio. La importancia de estas dos especies se debe a su mayor tamaño, el cual oscila entre los 10-30 µm y a la

mayor robustez de sus cocolitos los cuales poseen entre 30-60 veces más carbonato por célula que *E. huxleyi*. Contrariamente, *E. huxleyi* y *Gephyrocapsa muelleriae* representaron en promedio el 70% de las abundancias totales de cocolitóforos, sus cocolitos son más pequeño (~5 µm de diámetro) y por esta razón sólo representaron el 27% del carbonato total suspendido de cocolitóforos en nuestra zona de estudio. Las otras tres zonas analizadas (Z₁, Z₂-CUF y Z₂-oceanica) tuvieron una contribución menor al carbonato suspendido total de la zona de estudio(3%), donde *E. huxleyi* y *Gephyrocapsa muelleriae* aportaron entre el 80-100% del total. Reportes previos de calcita suspendida entre la zona de surgencia de Chile y el Giro Central del Pacífico, han mostrado que los cocolitos de *E. huxleyi*, *Gephyrocapsa* spp. y *Reticulofenestra* spp. representaron ~30% de las partículas de calcita suspendida entre los rangos de tamaño 0.1 y 46 µm. Según estos autores, la distribución estuvo estrechamente relacionada a la química del océano, en particular a la alcalinidad y a la concentración de iones carbonato. En nuestro estudio, la proporción de calcita biogénica suspendida del Orden *Isochrysidales* (*E. huxleyi* y *G. muelleriae*) fue alta (>90%) en las regiones cercanas a la costa (Z₁ y Z₂-CUF) y menores (27%) en la estación oceánica Z₃, lo cual es consistente con el 30% reportado previamente frente a la costa de Chile. Si bien la familia Noelaerhabdaceae es numéricamente el grupo más relevante reportado en el SCH, nosotros encontramos que otros grupos como los *Coccolithales* y *Zygodiscales* (*Calcidiscus leptoporus* y *Helicosphaera carteri*), que en nuestro estudio representaron en promedio solo el 3% de las densidades

totales de cocolitóforos frente a la costa de Concepción, se transformaron en las principales fuentes de calcita suspendida, representando en promedio más del 50% del carbonato total suspendido entre la superficie y los 50 m de profundidad frente a la costa de Concepción.

4.3 Flujos de carbonato frente a la costa de Coquimbo (30°S) y Concepción (36.5°S).

Los flujos de carbonato total (representado principalmente por: foraminíferos, cocolitóforos y pterópodos) a 2300 m de profundidad frente a la costa de Coquimbo y Concepción fue altamente variable. La zona de Concepción presentó, en promedio, los flujos más altos de carbonato total y de carbonato total de cocolitóforos (52.3 y 6.7 $\text{mgCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), los cuales casi duplicaron los observados en la región de Coquimbo (35 y 3.6 $\text{mgCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), respectivamente (Fig.1A y Fig.2A). Los flujos de carbonato total a 1000 m de profundidad para la zona de Concepción reportados en Menschel *et al.* (2016), fueron similares a los observados a 2300 m, sin embargo, los flujos de carbonato total de cocolitóforos fueron ~50% más bajos, aunque similares a los reportados en este estudio para la zona de Coquimbo a 2300 m de profundidad. González *et al.* (1998), reportó flujos de carbonato total mayores (61 $\text{mgCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) que los reportados en este estudio, superando incluso a los observados en la zona de Concepción.

El carbonato de cocolitóforos en este estudio estuvo representado por cocolitos/cocósferas sueltas (Fig 1B y Fig 2B), cocolitos embebidos en la matriz de los pellet fecales de apendicularias y cocolitos adosados a las lóricas de tintínidos (Fig 1 y 2 B;C;D). La contribución de la suma de estos componentes al carbonato total registrado en las trampas de sedimento a 2300 m de profundidad fue ~15 y 16% para Coquimbo y Concepción, respectivamente. Estos resultados son consistentes con lo reportado por González *et al.* (1998) para Coquimbo, en donde los flujos de carbonato total de cocolitóforos (considerado solo cocolitos y cocósferas sueltas) representó el 12% del flujo del carbonato total. Sin embargo, los resultados observados a 2300 m de profundidad, contrastan significativamente con los flujos de carbonato de cocolitóforos a 1000 m de profundidad reportados en Menschel *et al.* (2016), en el cual estos componentes solo representaron ~6% del carbonato total.

Esta alta variabilidad en los flujos de carbonato total y carbonato de cocolitóforos ha sido observada también en sistemas oceánicos y de surgencia de otras regiones del mundo, cuyos flujos de carbonato total han oscilado entre 5 y 144 mgCaCO₃ m⁻² d⁻¹ y donde los cocolitóforos han reportado entre el 9 y 60% del carbonato total (Broerse *et al.*, 2000; Giraudeau *et al.*, 2000; Haidar *et al.*, 2000; Tanaka 2004; Ramaswamy & Gaye 2006). Esto resalta la gran variabilidad de estos sistemas y refuerza la idea que la exportación de material biogénico calcáreo depende de la interacción de múltiples factores biológicos (e.g. producción primaria, composición de las comunidades del micro y meso-

zooplancton y la actividad microbiana) y físicos (e.g. procesos de meso-escala, mezcla de la columna de agua, climatología y estacionalidad).

Los flujos de carbonato de cocolitóforos estuvieron dominados en ~80% por placas sueltas de cocósferas (cocolitos), las cuales se encontraron distribuidas en toda la cámara de sedimentación. Los cocolitos obtenidos desde los pellet fecales de apendicularias en las dos zonas de estudio tuvieron un rol menor en los flujos de carbonato total (1.2%), pero fueron el segundo mayor exportador de carbonato de cocolitóforos en ambas zonas de estudio a 1000 y 2300 m de profundidad, contribuyendo, en promedio, con ~8% de los flujos totales de carbonato de cocolitóforos, aunque varios máximos superiores a 30% fueron detectados. Los flujos de carbonato de cocolitos adheridos a las lóricas de tintinado tuvieron un rol menor y sólo representaron ~0.5% del carbonato total de cocolitóforos en ambas regiones estudiadas.

La diversidad específica de cocolitóforos observada en las trampas de sedimento para ambas zonas de estudio estuvo representada por 21 géneros/especies, de los cuales, el más importante numéricamente fue *E. huxleyi*, que representó entre el 48 y 69% de los flujos totales de cocolitóforos en ambas zonas a 2300 m de profundidad. Estos datos concuerdan con los reportados por González *et al.* (1998) y Menschel *et al.* (2016), en los cuales esta especie fue ampliamente dominante en los flujos al océano profundo en Coquimbo y Concepción, a 2300 y 1000 m de profundidad. Otras especies de cocolitóforos importantes fueron

Calcidiscus leptoporus, *Helicosphaera carteri*, *Gephyrocapsa muellerae*, *Gephyrocapsa oceanica* y *Umbilicosphaera sibogae*, los cuales representaron entre el 43 y 26% de los flujos totales de cocolitóforos en Coquimbo y Concepción, respectivamente (Fig.3 y Fig.4 A;B;C;D;E;F;G).

A pesar de la alta representatividad numérica de *E. huxleyi* en los flujos frente a la costa de Coquimbo y Concepción, los flujos de carbonato de cocolitóforos, estuvieron ampliamente dominados por *C. leptoporus* y *H. carteri*, los cuales dada la robustez y mayor tamaño de sus cocolitos contribuyeron con ~65% del carbonato total de cocolitóforos, comparado con el 3% (Coquimbo) y 8% (Concepción) representado por *E. huxleyi*. Este patrón de dominancia fue también reportado para el carbonato aportado por las comunidades vivas de cocolitóforos (carbonato suspendido) y en los flujos a 1000 m de profundidad frente a la costa de Concepción (Menschel *et al.*, 2016), lo que sugiere que la estructura de las comunidades vivas de cocolitóforos que viven en la zona fótica adyacente a la trampa de sedimento frente a Coquimbo son similares a las de la zona fótica de Concepción.

El grupo de los tintínidos estuvo representado principalmente por 3 especies (*Tintinnopsis* sp., *Codonellopsis pusilla* y *Dictiocysta elegans*) frecuentemente observadas en las muestras de trampas de sedimento y que recubren sus lóricas con placas de cocolitóforos. Este grupo representó una fracción menor al 1% del carbonato total exportado a 2300 m de profundidad y sus flujos oscilaron entre

los 8×10^3 y 30×10^3 loricas $m^{-2}d^{-1}$, para Coquimbo y Concepción, respectivamente. El género *Tintinnopsis* fue numericamente el más importante representando el 78% de los flujos totales, seguido de *Codonellopsis* con 13% y *Dictiocysta* con 9% (Fig 1E y 2E).

4.4 Variaciones latitudinales, interanuales y estacionales de los flujos de carbonato entre Coquimbo y Concepción.

Los flujos de carbonato total entre los años 1999-2004 para Coquimbo y 2005-2008 para las zona de Concepción, tuvieron una alta variabilidad temporal, con flujos promedios de $35 \text{ mgCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Coquimbo) y $52.3 \text{ mgCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Concepción). Estos flujos mostraron diferencias latitudinales significativas ($p < 0.05$), donde la zona de Concepción mostró en promedio, un mayor flujo (40% más) de carbonato total que la región oceánica de Coquimbo. Esto podría parcialmente estar explicado por la intensidad del transporte de Ekman favorable a la surgencia, el cual fué en general de menor intensidad en Coquimbo (hasta $-250 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1}$) que en Concepción (hasta $-500 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1}$). Esta mayor intensidad del transporte de Ekman favorable a las surgencias costeras en el área de Concepción, podría incrementar significativamente la productividad, los flujos de carbonato, biomasa zooplanctónica (Resgalla *et al.*, 2001) y el transporte lateral mas alla de 400 km costa afuera (Morales *et al.*, 2010). Sin embargo, González *et al.*, (1998) reportó flujos de carbonato total durante los años 1993-1995 en

Coquimbo muy similares a los observados en Concepción, lo cual deja de manifiesto la alta variabilidad de los procesos involucrado en los flujos verticales de carbonato en estas dos regiones estudiadas.

La dinámica inter-anual de los flujos de carbonato total en la región oceánica de Coquimbo fueron relativamente similares entre los años 1999 y 2004 (40 y 55 $\text{mgCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), sin embargo los años 2000 y 2003 presentaron los menores flujos, donde el período 2000 representa el más bajo (10 $\text{mgCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Los análisis estadísticos inter-anales mostraron diferencias significativas para la zona de Coquimbo entre los años 1999-2000, 1999-2003, 2000-2003 y 2000-2004 ($p < 0.05$). Sin embargo, estos resultados hay que analizarlos con cautela, debido principalmente a la falta de datos comparables para todos los períodos de estudio, puesto que las trampas de sedimento en varias ocasiones no recolectaron datos de todo el período esperado debido a mal-funcionamiento. Por ejemplo, el año 2000 que presenta diferencias significativas con los años 1999, 2003 y 2004, solamente está representado por 4 meses de datos (principalmente primavera), comparado con los 7 meses del año 1999 (que abarcó verano-otoño e invierno) y el año 2004 que esta representado por 3 meses del período otoño-invierno. Por otro lado, la zona de Concepción no presentó diferencias inter-anales significativas ($p > 0.059$ entre el período de estudio 2006-2007, aunque el período 2008 y principios del 2009 no fue posible contrastarlos por falta de datos.

4.5 Pellet fecales de apendicularia y sus implicancias en los flujos de Carbono y Carbonato en el SCH

Los pellet fecales (PF) de apendicularia fueron frecuentemente observados en las muestras de trampas de sedimento de 1000 y 2300 m de profundidad. Estos se diferencian de otros pellet fecales (copépodos y eufáusidos) ya que son compactos y con una morfología oval bien definida (Fig. 6, González *et al.* 2004). Además, se ha reportado que éstos PF pueden concentrar un amplio rango de tamaños de partículas desde 0.2 a 30 μm , permitiéndoles capturar organismos desde partículas coloidales (0.2 μm), hasta bacterias y microplancton como testas de foraminíferos (Flood *et al.*, 1992; Gorsky & Fenaux, 1998; Lombard *et al.*, 2010). Esta característica le permite producir PF altamente compactados y ricos en carbono (Berline *et al.*, 2011), los que pueden alcanzar altas tasas de sedimentación entre 25-166 m d^{-1} (Gorsky *et al.*, 1984) permitiéndoles escapar rápidamente de la zona fótica (primeros 100 m de la columna de agua) en donde se focalizan las mayores tasas de remineralización en el océano.

Estudios preliminares realizados a través de microscopia electrónica de barrido en múltiples pellets fecales de apendicularias en la región de Coquimbo, evidenciaron que la matriz de estas partículas contiene una variada gama de partículas de diferentes tamaños y formas, algunas fácilmente identificables (e.g. diatomeas, coccolitóforos, dinoflagelados, foraminíferos) y otras amorfas. Pocos estudios han revelado la composición interna de los PF de apendicularias, sin

embargo, los que han sido publicados muestran que su composición es bastante variada. Acuña *et al.* (2002) realizaron estudios para medir las tasas de ingestión de fitoplancton observaron que los contenidos de la matriz de materia orgánica de los FP de apendicularias contenía una mezcla de diatomeas (ej. pequeñas células de *Chaetoceros*), dinoflagelados, flagelados y ciliados. Sin embargo, otros estudios realizados por González *et al.* (2004) en la región oceánica de Coquimbo, Chile muestra que contiene una mezcla de material biogénico principalmente placas de cocolitofóridos (cocolitos formados de CaCO_3) y en menor medida restos de esqueletos silíceos (e.g. diatomeas, radiolarios).

En este estudio nosotros observamos la existencia de una relación no lineal entre el biovolumen de las fracciones de tamaño de 1.292 PF de apendicularias intactos y su contenido de COP y carbonato en la zona de Coquimbo y Concepción, lo cual contrasta con la relación lineal sugerida por González & Smetacek (1994). Probablemente, esta no linealidad podría estar relacionada con diferencias en el tamaño del alimento ingerido, siendo más pequeño, uniforme y compactos en PF chicos ($<100 \mu\text{m}$ de diámetro) y más heterogéneo en los de mayor tamaño ($>100 \mu\text{m}$ de diámetro).

Nuestro modelo fue aplicado a los datos de flujos de PF de apendicularias, derivados de una trampa de sedimento ubicada a 100 mn y 2300m de profundidad frente a Coquimbo, entre los años 1995 y 2004. Los nuevos cálculos mostraron que el flujo de COP de los PF de apendicularia se incrementaron,

representando un 19% de COP total exportado, comparado con ~10% obtenido usando el modelo de González & Smetacek (1994).

Finalmente, podemos sugerir en base a los resultados de este estudio que los modelos actuales utilizados para transformar el biovolumen de PF de apendicularias a COP en sistemas oceánicos, además del carbonato de cocolitóforos que simplemente no es considerado en la ecuación, podría estar subestimando significativamente la magnitud del secuestro de carbono de estas partículas hacia el océano profundo en el SCH.

CAPITULO 5. CONCLUSIONES GENERALES

La distribución espacial de cocolitóforos en los primeros 50 m de la columna de agua fuera de la costa de Concepción, Chile mostró un claro patrón costa-océano, influenciado por un activo sistema de surgencia dentro la plataforma continental que define un gradiente E-O con cuatro zonas biogeográficas bien definidas. La zona Z₁ localizada en el área de activa surgencia costera frente a Concepción, donde las diatomeas fueron ampliamente dominantes, mientras que las comunidades de cocolitóforos fueron bajas con dominancia exclusiva de *E. huxleyi* entre los 0 y 20 m de profundidad. Al oeste de Z₁, abundancia y la biodiversidad de cocolitóforos se incrementan gradualmente, alcanzando su máximo (~ 300 x 10³ células L⁻¹ y hasta 17 especies de cocolitóforos) en las estaciones clasificadas como Z₃.

El flujo de carbonato total a 1000 y 2300 m de profundidad frente a la zona de Concepción fue altamente variable con flujos máximos durante primavera-verano y mínimos durante invierno. Un fuerte contraste latitudinal fue observado entre las zonas de Coquimbo y Concepción, en donde los flujos de carbonato total en la zona de Concepción fue un 40% mayor que en Coquimbo.

Los principales componentes del carbonato de cocolitóforos a 1000 y 2300 m de profundidad para ambas zonas de estudio, estuvo representado por los cocolitos y cocosferas sueltos (probablemente, resultado de exportación en agregados de fitodetritus y PF de apendicularias), los cuales representaron >80% de los flujos totales de carbonato de cocolitóforos y ~11% del carbonato total exportado. Además, especies menos abundantes pero con cocolitos más grandes y robustos como *H. carteri* y *C. leptoporus*, contribuyeron ~65% de los flujos totales de carbonato de cocolitóforos. Los pellet fecales de apendicularia tuvieron un rol menor en la exportación de carbonato total (1.2%), pero fueron, en promedio, el segundo mayor componente exportador de carbonato de cocolitóforos (~8%) para ambas zonas, aunque varios máximos, superiores al 30% del carbonato de cocolitóforos exportado fueron observados. En general, la estructura de la comunidad de cocolitóforos de la zona fótica (50 m superiores de la columna de agua y las especies exportadas al océano profundo (2300 m) frente a la costa de Concepción fueron muy similares, sugiriendo que el material exportado fue preservado casi intacto en su exportación a 1000 y 2300 m de profundidad. Esto sugiere una muy baja tasa de disolución y un efectivo transporte en PF de

apendicularias, además de otros posibles mecanismos y procesos como la formación de nieve marina.

Finalmente, la exportación de carbonato de cocolitóforos en las dos áreas de estudio fueron en general consistentes con lo reportado para el SCH y en estudios realizados en otras regiones del mundo.



REFERENCIAS

Acha, E. M., Mianzan, H. W., Guerrero, R., Faveroa, M., Bava J. (2004). Marine fronts at the continental shelves of austral South America physical and ecological processes, *J. Mar. Syst.*, 44, 83- 105, doi:10.1016/ j.jmarsys.2003.09.005.

Acuña, J.L., Deibel, D., Saunders, P.A., Booth, B., Hatfield, E., Klein, B., Mei, Z-P., Rivkin, R. (2002). Phytoplankton ingestion by appendicularians in the North Water. *Deep-Sea Res. II* 49: 5101-5115.

Andrulleit, H., Stäger, S., Rogalla, U., Čepeck, P. (2003). Living coccolithophores in the northern Arabian Sea: ecological tolerances and environmental control. *Mar. Micropaleontol.*, 49, 157–181.

Armstrong, R. A., Lee, C., Hedges, J. I., Honjo, S., Wakeham, S. G. (2001). A new, mechanistic model for organic carbon fluxes in the ocean based on the quantitative association of POC with ballast minerals. *Deep Sea Res. II*, 49(1), 219-236.

Bairbakhish, A.N., Bollmann, J., Sprengel, C., Thierstein, H.R. (1999). Disintegration of aggregates and coccosphere in sediment trap sample. *Mar. Micropaleontol.*, 37, 219-223.

Balch, W. M., Drapeau, D. T., Bowler, B. C., Booth, E. S. (2007). Prediction of pelagic calcification rates using satellite measurements, *Deep Sea Res. II*, 54, 478–495.

Baumann, K-H., Böckel, B., Frenz, M. (2004). Coccolith contribution to South Atlantic carbonate sedimentation En: Thierstein, H.R. y Young, J.R. (eds.) *Coccolithophores from Molecular Processes to Global Impact*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg. pp. 367-402.

Beaufort, L., Couapel, M., Buchet, N., Claustre, H. (2007). Calcite production by Coccolithophores in the South East Pacific Ocean: from desert to jungle. *Biogeosci. Disc.*, 4, 3267–3299.

Beaufort, L., Couapel, M., Buchet, N. Claustre, H., Goyet, C. (2008). Calcite production by coccolithophores in the south east Pacific Ocean. *Biogeosciences*, 5, 1101-1117.

Berline L, Stemmann L, Vichi M, Lombard F, Gorsky G. (2011). Impact appendicularians on detritus and export fluxes: a model approach at DyFAMed site. *J. Plankton Res.* 33: 855-872.

Bown, P. R. (1998). *Calcareous Nannofossil Biostratigraphy*, Bown, P.R, (ed.), Chapman & Hall; Kluwer Academic. pp. 1-315.

Brandhorst, W. (1971). Condiciones oceanográficas estivales frente a la costa de Chile. *Rev. Biol. Mar. (Valparaíso)*, 14(3), 45-84.

Broerse, A., Ziveri, P., Hinte, J., Honjo, S. (2000). Coccolithophore export production, species composition, and coccolith-CaCO₃ fluxes in the NE Atlantic (34°N 21°W and 48°N 21°W). *Deep-Sea Res. II*, 47, 1877-1905.

Brower, J. E., Zar, J. H. (eds.) (1977). *Field and laboratory methods for general ecology*. W. M. C. Brown Company Publishers, Dubuque, Iowa, pp. 1-194.

Brown, C., W., Yoder, J. A. (1994). Coccolithophore blooms in the global ocean. *J. Geophys. Res.* 104C, 1541-1558.

Carpenter, J. H. (1965). The Chesapeake Bay Institute technique for the Winkler dissolved oxygen method. *Limnol. Oceanogr.*, 10, 141-143.

Clarke, K. R., Somerfield, P.J., Gorley, R.N. (2008). Exploratory null hypothesis testing for community data: similarity profiles and biota-environment linkage. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 366, 56-69.

Clarke, K. R., Warwick, R. M. (1994). *Change in marine communities. An approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, United Kingdom, 144.

Cros, M. L. (2001). Planktonic coccolithophores of the NW Mediterranean. Ph.D. thesis, Departament d'Ecologia. Universitat de Barcelona. 1-181.

Cros, L., Fortuño, J. M. (2002). Atlas of Northwestern mediterranean Coccolithophores. *Sci. Mar.*, 66, 7-182.

Cubillos, J., Wright, S., Nash, G., De Salas, M., Griffiths, B., Tilbrook, B., Poisson, A., Hallegraeff, G. (2007). Calcification morphotypes of the coccolithophorid *Emiliana huxleyi* in the Southern Ocean: changes in 2001 to 2006 compared to historical data. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 348, 47–54.

Cupp, E. (1943). Marine Plankton diatoms of west coast of North America. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography of the University of California La Joya, California*, 5, 1-238.

Daneri, G., Dellarossa, V., Quiñones, R., Jacob, B., Montero, P., Ulloa, O. (2000). Primary production and community respiration in the Humboldt Current System off Chile and associated oceanic areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 197, 41-49.

Dávila, P. M., Figueroa, D., Müller, E. (2002). Freshwater input into the coastal ocean and its relation with the salinity distribution off austral Chile (35–55 S). *Cont. Shelf Res.*, 22, 521-534.

Escribano, R., Hidalgo, P., Fuentes, M., & Donoso, K. (2012). Zooplankton time series in the coastal zone off Chile: Variation in upwelling and responses of the copepod community. *Prog. Oceanogr.* doi:

Falkowski, P.G., Oliver, M.J. (2007). Mix and match: How climate selects phytoplankton. *Nat. Rev. Microbiol.* 5: 813-819.

Feely, R. A., Sabine, C. L., Hernandez-Ayon, J. M., Ianson, D., Hales, B. (2008). Evidence for upwelling of corrosive "acidified" water onto the continental shelf. *Science*, 320 (5882), 1490-1492.

Feely, R.A., Christopher, L., Sabine, C.L., Hernandez-Ayon, J.M., Lanson, D., & Hales, B. (2008). Evidence for Upwelling of Corrosive 'Acidified' Water onto the Continental Shelf. *Science*, 320, 5882, 1490-149.

Fielding, S. R., Herrle, J. O., Bollmann, J., Worden, R. H., Montagnes, D. J. (2009). Assessing the applicability of *Emiliania huxleyi* coccolith morphology as a sea-surface salinity proxy. *Limnol. Oceanogr.*, 54, 1475-1480.

Findlay, C., Giraudeau, J. (2000). Extant calcareous nanoplankton in the Australian Sector of the Southern Ocean (austral summers 1994 and 1995). *Mar. Micropaleontol.*, 40, 417-439.

Flood, P. R., Deibel, D., Morris, C. (1992). Filtration of colloidal melanin from seawater by planktonic tunicates. *Nature* 355, 630-632.

Friederich, G.E., Ledesma, J., Ulloa, O., Chavez, F.P. (2008). Air-sea carbon dioxide fluxes in the coastal southeastern tropical Pacific. *Prog. Oceanogr.*, 79, 156–166, doi:10.1016/j.pocean.2008.10.001.

Giraudeau, J. & Bailey, G.W. (1995). Spatial dynamics of coccolithophore communities during an upwelling event in the Southern Benguela system. *Cont. Shelf. Res.*, 15, 1825-1852.

Giraudeau, J., Bailey, G. W., Pujol, C. (2000). A high-resolution time-series analyses of particle fluxes in the Northern Benguela coastal upwelling system: carbonate record of changes in biogenic production and particle transfer processes. *Deep-Sea Res. II*, 47, 1999-2028.

González, H. E., Hebbeln, D., Iriarte, J., Marchant, M. (2004). Downward fluxes of faecal material and microplankton at 2300 m depth in the oceanic area off Coquimbo (30°S), Chile, during 1993–1995. *Deep-Sea Res. II*, 51, 2457-2474.

González, H.E., Daneri, G., Figueroa, D., Iriarte, J.L., Lefevre, N., Pizarro, G., Quiñónez, R., Sobarzo, M., Troncoso, A. (1998). Producción primaria y su destino en la trama trófica pelágica y océano profundo e intercambio océano-atmósfera

de CO₂ en la zona norte de la corriente de Humboldt (23 S): posibles efectos del evento El Niño, 1997-98 en Chile. Rev. Chil. Hist. Nat., 71, 429-458.

Gorsky, G., Fisher, N. S., Fowler, S. W. (1984). Biogenic debris from the pelagic tunicate, *Oikopleura dioica*, and its role in the vertical transport of a transuranium element. Estuar. Coast. Shelf Sci., 18, 13-23.

Gorsky, G., Fenaux, R. (1998). The role of Appendicularia in marine food webs. In Bone, Q. (ed.), The Biology of Pelagic Tunicates. Oxford University Press, New York, 161-169.

Gruber, N., Hauri, C., Lachkar, Z., Loher, D., Frölicher, T. L., Plattner, G. K. (2012). Rapid progression of ocean acidification in the California Current System. Science, 337(6091), 220-223.

Gruber, N., Hauri, C., Plattner, G-K. (2009). High vulnerability of eastern boundary upwelling systems to ocean acidification. Glob. Change NewsL., N° 73, 25 pp.

Haidar, A. T., Thierstein, H. R., Deuser, W. G. (2000) Calcareous phytoplankton standing stocks, fluxes and accumulation in Holocene sediments off Bermuda (N. Atlantic). Deep-Sea Res. I, 47, 1907-1938.

Hay, W. W. (2004). Carbonate fluxes and calcareous nanoplankton, in Coccolithophores: From Molecular Processes to Global Impact, edited by H. R. Thierstein, J. R. Young, Springer, Berlin, pp 509-528.

Head, R. N., Crawford, D. W., Egge, J. K., Harris, R. P., Kristiansen, S., Lesley, D. J., Marañón, E., Pond, D. Purdie, D.A. (1998). The hydrography and biology of a bloom of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* in the northern North Sea. J. Sea Res., 39, 255-266.

Hebbeln, D., Marchant, M., Wefer, G. (2000). Seasonal variations of the particle flux in the Peru-Chile current at 30 S under “normal” and El Niño conditions. Deep Sea Res. II, 47, 2101-2128.

Henderiks, J., Winter, A., Elbraechter, M., Feistel, R., Van Der Plas, A., Nausch, G. Barlow, R. (2011). Environmental controls on *Emiliana huxleyi* morphotypes in the Benguela coastal upwelling system (SE Atlantic). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 448, 51-66.

Hofmann, M., Schellnhuber, H. J. (2009). Oceanic acidification affects marine carbon pump and triggers extended marine oxygen holes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(9), 3017-3022.

Holligan, P. M., Fernández, E., Aiken, J., Balch, W. M., Boyd, P., Burkill, P. H., Finch, M., Groom, S. B. Malin, G., Muller, K., Putdie, D.A., Robinson, C., Trees, C.C., Turner, S.M., van der Wal, P. (1993). A biogeochemical study of the coccolithophore, *Emiliana huxleyi*, in the North Atlantic. *Global Biogeochem. Cy.*, 7, 879-900.

Holm-Hansen O., Riemann, B. (1978). Chlorophyll a determination: improvements in methodology *Oikos* 30: 438-447.

Hormazabal, S., Shaffer, G., Leth, O. (2004). Coastal transition zone off Chile. *J. Geophys. Res.*, 109, 1–13.

Iglesias-Rodriguez, M. D., Halloran, P. R., Rickaby, R. E. M., Hall, I. R., Colmenero-Hidalgo, E., Gittins, J. R., Green, D. R. H., Tyrrell, T., Gibbs, S. J., Von Dassow, P., Rehm, E., Armbrust, E. V., Boessenkool, K. P. (2008). Phytoplankton Calcification in a High-CO₂ World. *Science*, 320, 336-340.

Ishimaru, T. (1990). Haptophyceae. En: *Red Tide Organisms in Japan*, ed. by Y. Fukuyo, H. Takano, M. Chihara, K. Matsuoka, Japan Fisheries Resource Conservation Association (in Japanese) pp 362-363.

Jones, H. L. J., Leadbeater B. S., Green, J. C. (1993). Mixotrophy in marine species of *Chrysochromulina* (Prymnesiophyceae): ingestion and digestion of a small green flagellate. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 73: 283-296.

Klaas, C., Archer, D. E (2002). Association of sinking organic matter with various types of mineral ballast in the deep sea: Implications for the rain ratio, *Global Biogeochem. Cycles*, 16(4), 1116, doi:10.1029/2001GB001765.

Langer, G., Nehrke, G., Probert, I., Ly, J., Ziveri, P. (2009). Strain-specific responses of *Emiliana huxleyi* to changing seawater carbonate chemistry. *Biogeosciences*, 6 (11), 2637-2646.

Letelier, J., Pizarro, O., Nuñez, S. (2009). Seasonal variability of coastal upwelling and the upwelling front off central Chile. *J. Geophys. Res.*, C12009. doi: 10.1029/2008JC005171.

Lombard, F., Guidi, L., Kiørboe, T. (2013). Effect of type and concentration of ballasting particles on sinking rate of marine snow produced by the appendicularian *Oikopleura dioica*. *PloS one*, 8(9).

Lombard, F., Eloire, D., Gobet, A., Stemmann, L., Dolan, J.R., Sciandra, A., Gorsky, G. (2010b). Experimental and modeling evidence of appendicularian-ciliate interactions. *Limnol. Oceanogr.*, 55, 77-90.

Menschel, E., González H.E., Giesecke, R. (2016). Coastal-oceanic distribution gradient of coccolithophores and their role in the carbonate flux of the upwelling system off Concepción, Chile (36°S). *J. plankton Res.* 1-20.

Mitchell-Innes, B. A., Winter, A. (1987). Coccolithophores: A major phytoplankton component in mature upwelled waters off the cape peninsula, South Africa in march, 1983, *Mar. Biol.*, 95, 25-30.

Morales, C. E., Hormazabal, S., Correa-Ramirez, M., Pizarro, O., Silva, N., Fernandez, C., Anabalón, V., Torreblanca, M. L. (2012). Mesoscale variability and nutrient-phytoplankton distributions off central-southern Chile during the upwelling season: the influence of mesoscale eddies. *Prog. Oceanogr.*, 104, 17-29.

Morales, C. E., Torreblanca, M. L., Hormazabal, S., Correa- Ramírez, M., Nuñez, S., Hidalgo, P. (2010). Mesoscale structure of copepod assemblages in the coastal transition zone and oceanic waters off central-southern Chile. *Prog. Oceanogr.*, 84, 158-173.

Okada, H., McIntyre, A. (1979). Modern coccolithophores of the Pacific and North Atlantic oceans, *Micropaleontol.*, 23, 1-55.

Owen, R.W. (1981). Fronts and eddies in the sea: mechanisms, interactions and biological effects, En: Longhurst, A.R. (Ed.) (1981). *Analysis of Marine Ecosystems*. 197-233.

Paasche, E., Brubak, S., Skattebøl, S., Young, J., Green, J. (1996). Growth and calcification in the coccolithophorid *Emiliana huxleyi* (Haptophyceae) at low salinities. *Phycologia*, 35, 394-403.

Passow, U. (2004). Switching perspectives: Do mineral fluxes determine particulate organic carbon fluxes or vice versa?, *Geochem. Geophys. Geosyst.*, 5 (4), pp. 1-5. doi: 10.1029/2003GC000670.

Ramaswamy, V., Gaye, B. (2006). Regional variations in the fluxes of foraminifera carbonate, coccolithophorid carbonate and biogenic opal in the northern Indian Ocean. *Deep-Sea Res. I*, 53, 271-293.

Rees, A. P., Woodward, E. M. S., Robinson, C., Cummings, D. G., Tarran, G. A., Joint, I. (2002). Size-fractionated nitrogen uptake and carbon fixation during a developing coccolithophore bloom in the North Sea during June 1999. *Deep Sea Res. II*, 49, 2905-2927.

Resgalla JR, C., De La Rocha C., Montú M. (2001). The influence of Ekman transport on zooplankton biomass variability off southern Brazil. *J. Plankton Res.* 23, 641-650.

Riebesell, U., Zondervan, I., Rost, B., Tortell, P. D., Zeebe, R. E., Morel, F. M. (2000). Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂. *Nature*, 407(6802), 364-367.

Rivera, P. (1968). Sinopsis de las diatomeas de la Bahía de Concepción, Chile. *Gayana*, 18, 1-112.

Rivera, P. (1973). Diatomeas de la bahía de Concepción, Chile. II. *Bol. Soc. Biol. Concepc.*, 46, 169-175.

Saavedra-Pellitero, M., Flores, J. A., Baumann, K. H., Sierro, F. J. (2010). Coccolith distribution patterns in surface sediments of Equatorial and Southeastern Pacific Ocean. *Geobios.*, 43, 131-149.

Saavedra-Pellitero, M., Flores, J.A., Lamy, F., Sierro, F.J., & Cortina, A. (2011). Coccolithophore estimates of paleotemperature and paleoproductivity changes in the southeast Pacific over the past ~27 kyr. *Paleoceanography*, 26, PA1201, doi:10.1029/2009PA001824.

Saavedra-Pellitero, M., Baumann, K-H., Flores, J-A., Gersonde, R. (2014). Biogeographic distribution of living coccolithophores in the Pacific sector of the Southern Ocean. *Mar. Micropaleontol.*, 109, 1-20.

Shaffer, G., Salinas, S., Pizarro, O., Vega, A., Hormazabal, S. (1995). Currents in the deep ocean off Chile (30°S). *Deep-Sea Res. I.* 42, 425-436.

Silva, N. (1983). Masa de agua y circulación en la región norte de Chile (latitud 18°-32°S). *Ciencia y Tecnología del Mar, CONA*, 7: 47-84.

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

Silva, A., Palma, S., Moita, M.T. (2008). Coccolithophores in the upwelling waters of Portugal: Four years of weekly distribution in Lisbon bay, *Cont. Shelf Res.*, 28, 2601-2613.

Smith, H. E., Tyrrell, T., Charalampopoulou, A., Dumousseaud, C., Legge, O. J., Birchenough, S., Pettit, L.R., Garley, R., Hartman, S.E., Hartman, M.C., Sagoo, N., Daniels, C.J., Achterberg, E.P., Hydes, D.J. (2012). Predominance of heavily calcified coccolithophores at low CaCO₃ saturation during winter in the Bay of Biscay. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109(23), 8845-8849.

Strickland, J. D., Parsons, T. R. (1972). A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 167-310.

Strub, P.T., Mesias, J.M., Montecino, V., Rutllant, J., Salinas, S. (1998). Coastal ocean circulation off western South America coastal segment (6,E). In: Robinson, A.R., Brink, K.H. (Eds.), *The Sea*, vol. 11. Wiley, New York, 273-313.

Tanaka, Y. (2004). Coccolith Carbonate Fluxes in the Northwest Pacific Ocean. In Shiyomi, M. et al (eds.), *Global Environmental Change in the Ocean and on Land*. TERRAPUB, Tokyo, pp. 133-146.

Tomas, C. R. (1997). *Identifying marine phytoplankton*. Academic Press, San Diego, 858.

Townsend, D. W., Keller, M. D., Holligan, P. M., Ackleson, S. G., Balch, W. M. (1994). Blooms of the coccolithophore *Emiliana huxleyi* with respect to hydrography in the Gulf of Maine. *Cont. Shelf. Res.* 14, 979-1000.

Torres, R., Pantoja, S., Harada, N., González, H. E., Daneri, G., Frangopulos, M., Rutllant, J.A., Duarte, C.M., Rúaiz-Halpern, S., Mayol, E., Fukasawa, M. (2011). Air-sea CO₂ fluxes along the coast of Chile: From CO₂ outgassing in central northern upwelling waters to CO₂ uptake in southern Patagonian fjords, *J. Geophys. Res.*, 116, C09006, doi:10.1029/2010JC006344.

Tozzi S, Schofield O, Falkowski PG (2004). Historical climate change and ocean turbulence as selective agents for two key phytoplankton functional groups. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 274:123–132.

Tyrrell, T., Holligan, P. M., Mobley C. D. (1999). Optical impacts of oceanic coccolithophore blooms, *J. Geophys. Res.*, 104(C2), 3223-3241.

Utermöhl, H. (1958). Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Internat. Verein. Theor. Angew. Limnol.*, 9, 1-39.

Winter, A., Jordan, R. W., Roth, P. H. (1994). Biogeography of living Coccolithophores in oceanic waters, in: *Coccolithophores*, edited by Winter, A. and Siesser, W. G., Cambridge University Press, Cambridge, 161-177.

Wu, J. (1982). Wind-stress coefficients over sea surface from breeze to hurricane. *J. Geophys. Res.*, 82: 9704-9706.

Young, J. R., Geisen, M., Cros, L., Kleijne, A., Sprengel, C., Probert, I., Ostergaard, J. B. (2003). A guide to extant coccolithophore taxonomy. *J. Nanoplank. Res.*, Special Issue, 1, 1-125.

Young, J. R., Ziveri, P. (2000). Calculation of coccolith volume and its use in calibration of carbonate flux estimates. *Deep-Sea Res. II*, 47, 1679-1700.

Young, J.R., Bown, P., (1997). Cenozoic calcareous nanoplankton classification. *J. Nanoplankton Res.* 19, 36-47.

Brower, J.E., Zar, J.H., Von Ende, C.N. (1977). *Field and laboratory methods for general ecology*. 3^a Edición. Wm. C. Brown Publishers, Iowa, USA. 237.

Ziveri, P., Broerse, A., Hinte, J., Westbroek, P., Honjo, S. (2000). The fate of coccoliths at 48°N 21°W, northeastern Atlantic. *Deep-Sea Res. II*, 47, 1853-1875.

Ziveri, P., Baumann, K.-H., Böckel, B., Bollmann, J., Young, J. (2004). Biogeography of selected Holocene coccoliths in the Atlantic Ocean. En: Theirstein, H. R. & Young, J. R. (Eds.), *Coccolithophores from molecular processes to global impact*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, 403–428.

Zondervan, I. (2007). The effects of light, macronutrients, trace metals and CO₂ on the production of calcium carbonate and organic carbon in coccolithophores-a review. *Deep-Sea Res. II*, 54(5), 521-537.



LEYENDA DE LAS FIGURAS

Figura 1. A) Flujos de carbonato total y carbonato total de cocolitóforos a 2300 m de profundidad frente a Coquimbo entre los años 1999 y 2004. Las barras grises representan el flujo de carbonato total de cocolitóforos mientras que la línea punteada representa los flujos de carbonato total exportado ($\text{mgCaCO}_3 \text{ m}^{-2}\text{d}^{-1}$); B), flujo de cocolitos (placas $\text{m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y su respectivo carbonato ($\text{mgCaCO}_3 \text{ m}^{-2}\text{d}^{-1}$); C) flujo de cocosferas (placas $\text{m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y su respectivo carbonato ($\text{mgCaCO}_3 \text{ m}^{-2}\text{d}^{-1}$); D) flujo de cocolitos del interior de pellet fecales de apendicularias ($\text{mgCaCO}_3 \text{ m}^{-2}\text{d}^{-1}$) y E) flujo de loricas de tintinidos (loricas $\text{m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y su respectivo carbonato ($\text{mgCaCO}_3 \text{ m}^{-2}\text{d}^{-1}$).

Figura 2. Flujos de carbonato total (A) y de los principales componentes que exportan carbonato de cocolitóforos a 1000 (achurado de color gris) y 2300 m de profundidad frente a Concepción (no achurado) entre los años 2005 y 2009. B), flujo de cocolitos (placas $\text{m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y su respectivo carbonato ($\text{mgCaCO}_3 \text{ m}^{-2}\text{d}^{-1}$); C) flujo de cocosferas (placas $\text{m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y su respectivo carbonato ($\text{mgCaCO}_3 \text{ m}^{-2}\text{d}^{-1}$); D) flujo de cocolitos del interior de pellet fecales de apendicularias ($\text{mgCaCO}_3 \text{ m}^{-2}\text{d}^{-1}$) y E) flujo de loricas de tintinidos (loricas $\text{m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y su respectivo carbonato ($\text{mgCaCO}_3 \text{ m}^{-2}\text{d}^{-1}$).

Figura 3. Flujos de las especies más abundantes de placas de cocolitóforos (placas $m^{-2}d^{-1}$) (A;B;C;D;E;F;G) frente a la costa de Coquimbo a 2300m de profundidad.

Figura 4. Flujos de placas de las especies más abundantes de cocolitóforos (placas $m^{-2}d^{-1}$) (A;B;C;D;E;F;G) frente a la costa de Concepción a 1000 (zona achurada en gris) y 2300m de profundidad (no achurado).



FIGURAS

Figura 1

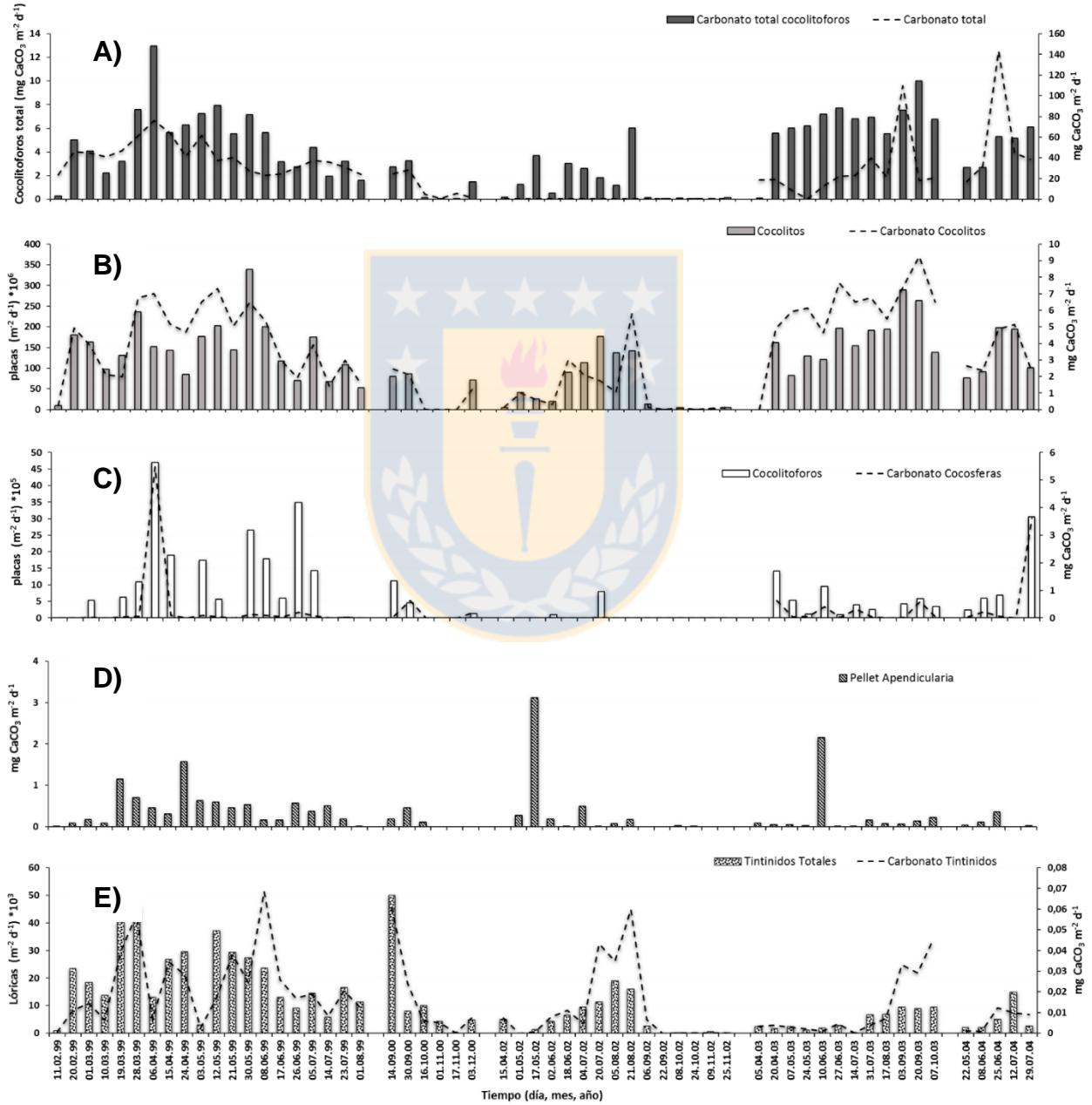


Figura 2.

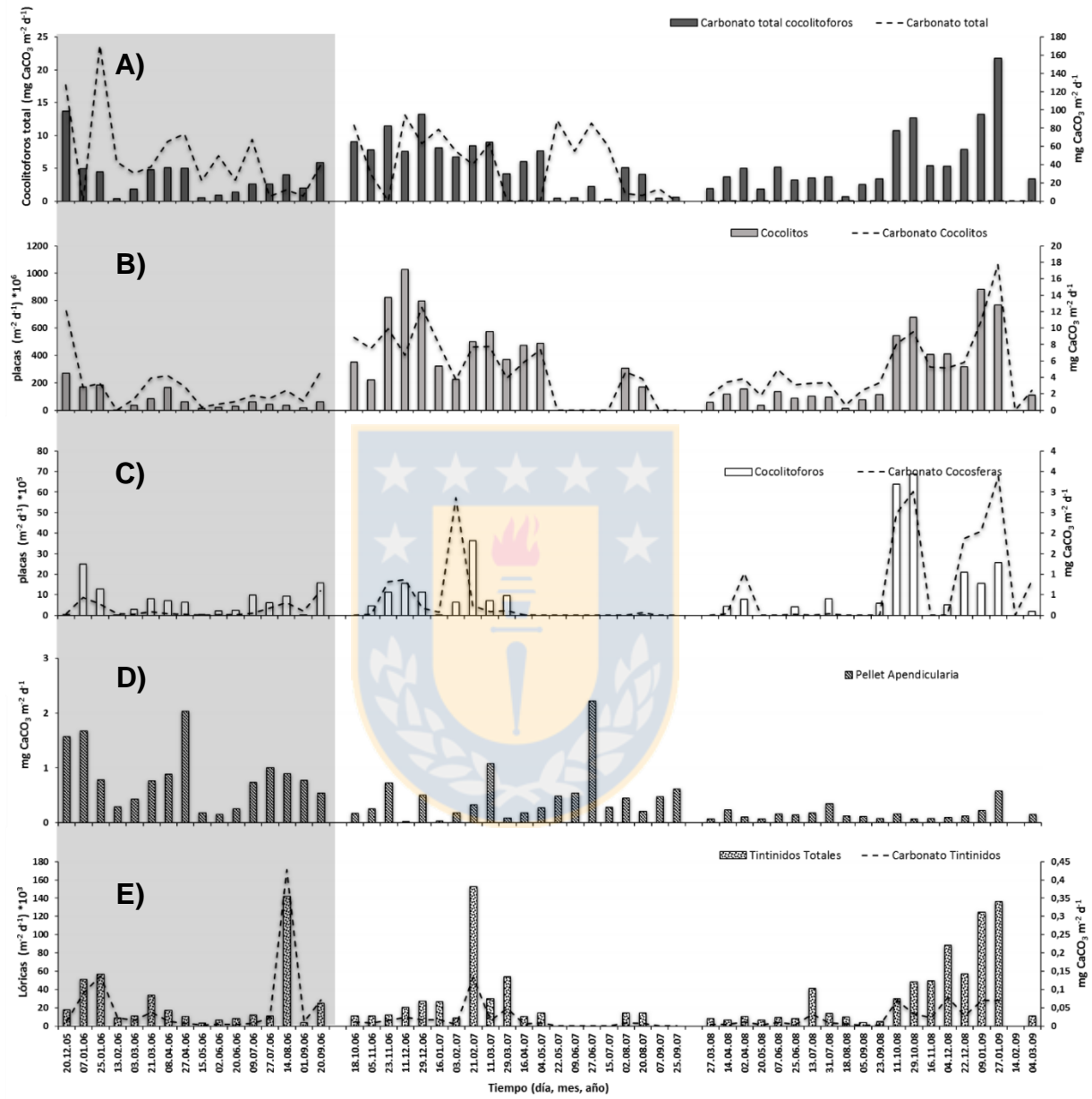


Figura 3

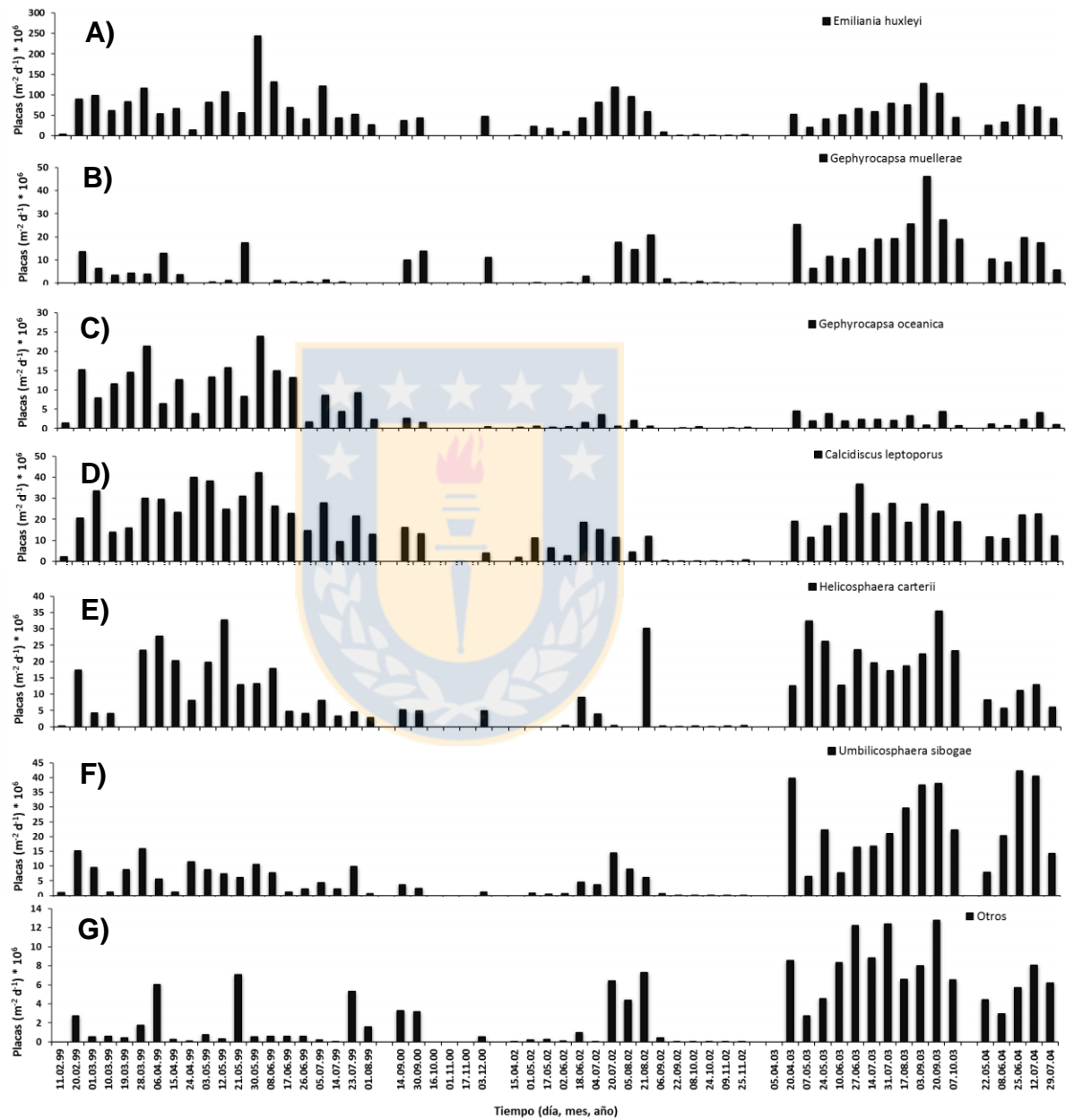


Figura 4.

