



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

Tesis para optar al grado de Doctor en Oceanografía



**Exportación de carbono debido a la migración vertical diaria del  
zooplancton y su rol en la eficiencia de la bomba biológica en la  
región del Pacífico Sur Oriental.**

PRITHA LILA TUTASI LOPEZ

CONCEPCIÓN-CHILE

2020

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

© 2020 Pritha Lila Tutasí López

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



# Universidad de Concepción

## Dirección de Postgrado

La Tesis de “*Doctorado en Oceanografía*” titulada “Exportación de carbono debido a la migración vertical diaria del zooplancton y su rol en la eficiencia de la bomba biológica en la región del Pacífico Sur Oriental”, de la Sra. “*PRITHA LILA TUTASI LOPEZ*” y realizada bajo la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, ha sido aprobada por la siguiente Comisión de Evaluación:

Dr. Rubén Escribano  
Profesor Guía  
Universidad de Concepción \_\_\_\_\_

Dra. Pamela Hidalgo  
Miembro Comité de Tesis  
Universidad de Concepción \_\_\_\_\_



Dr. Ramiro Riquelme  
Miembro Comité de Tesis  
Universidad de Concepción \_\_\_\_\_

Dr. Igor Fernández  
Miembro Comité de Tesis  
Instituto Milenio en Oceanografía (IMO) \_\_\_\_\_

Dra. Lidia Yebra  
Evaluador Externo  
Instituto Español de Oceanografía \_\_\_\_\_

Dr. Wolfgang Schneider  
Director (S)  
Programas de Doctorado en Oceanografía  
Universidad de Concepción \_\_\_\_\_

## Dedicatoria

A la memoria de Estrellita Menéndez Palma, mi amada abuela †



## **Agradecimiento**

Deseo agradecer a todos quienes con su colaboración y apoyo hicieron posible el desarrollo y término de esta tesis, en especial a mi familia y esposo que con amor me han apoyado incondicionalmente en cada una de mis decisiones y me han brindado las fuerzas para seguir adelante en los buenos y malos momentos que nos ha tocado vivir.

Me gustaría agradecer en primer lugar a mi profesor guía, Dr. Rubén Escribano, por su confianza, dedicación y apoyo en mi formación científica, por permitirme ser parte de su grupo de investigación y por sus valiosos comentarios y sugerencias los cuales contribuyeron de manera significativa en el desarrollo de mi tesis. A la Dra. Pamela Hidalgo que junto con el Dr. Rubén Escribano me proporcionaron su cariño, ayuda, ánimo y solidaridad en momentos críticos relacionados a mi salud, acciones impagables que agradeceré por siempre. A los profesores del Departamento de Oceanografía de la Universidad de Concepción y en especial a Fabiola Gaete, por su colaboración, eficiencia y buena disposición siempre.

Al Dr. Thomas Kiorbe, por recibirme en su grupo de investigación en Copenhague, Dinamarca, por su dedicación y reuniones semanales que me permitieron fortalecer mis análisis para la realización de la tesis.

A Daniel Toledo y Leissing Frederick por su ayuda durante el trabajo de campo abordado del B/C Cabo de Hornos. Al Dr. Igor Fernández por su colaboración en el procesamiento de muestras para el análisis enzimático.

A mis compañeros del laboratorio ECOP y Cabina 7, por su manifiesta amistad y su sincera expresión de ánimos durante mi permanencia en el Programa de Doctorado.

Agradezco a las distintas fuentes de financiamiento que me permitieron desarrollar mi programa de Doctorado: Beca de Doctorado Nacional (CONICYT-PCHA/Doctorado Nacional/2016-21160038), Beca Gastos Operacionales (CONICY -7795/2018). Beca de Pasantía Doctoral (CONICY -201975190022 2019), Beca del Instituto Milenio de Oceanografía, Proyecto del Dr. Rubén Escribano (Grant IC 120019). Beca participación de Cruceros LowpHox I y II (CONICYT-AUB 150006/12806). Proyecto Fondecyt del Dr. Rubén Escribano (118-1682)

## Curriculum Vitae

Pritha Lila Tutasi López

Nacida 07 de enero, 1982, en Guayaquil, Ecuador

2000-2005: Bióloga, Universidad de Guayaquil, Ecuador.

2005-2008: Magíster en Ciencias con mención en Oceanografía, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso y Universidad de Valparaíso, Chile

2016-presente: Doctorado en Oceanografía, Universidad de Concepción, Chile.

### PUBLICACIONES

Ortiz, M., R. Jiménez, **P. Tutasi**, K. Arteaga y R. García., 2004. Contribución al Conocimiento de los Anfípodos (Crustacea-Peracarida) del Ecuador. *Acta Oceanogr. Pac.*, 12(1): 129-134.

**Tutasi, P.**, 2005. Composición, Distribución y Abundancia Relativa de Copépodos Pelágicos Calanoideos y no Calanoideos en Aguas Ecuatorianas durante El Evento La Niña en septiembre de 2001. *Acta Oceanogr. Pac.*, 13: 90-113.

Arteaga, K., **P. Tutasi** and R. Jiménez. 2006. Climate variability related to El Niño in Ecuador - A historical background. In: *Advances in Biogeosciences*, 6: 237-241.

**Tutasi, P.**, S. Palma & M. Cáceres. 2011. Epipelagic copepod distributions in the eastern Equatorial Pacific during the weak 2001 La Niña. *Journal Scientia Marina*. 75(4): 791-802

**Tutasi, P.**, and R. Escribano 2020. Zooplankton diel vertical migration and downward C flux into the oxygen minimum zone in the highly productive upwelling region off northern Chile, *Biogeosciences*, 17, 455–473, <https://doi.org/10.5194/bg-17-455-2020>, 2020.

**Tutasi, P.**, and R. Escribano 2020. Diel vertical migration and predation avoidance under the influence of an oxygen minimum zone. *Journal Plankton Research* (en revisión).

## **ÁREAS DE INVESTIGACIÓN**

Principal: Oceanografía biológica

Secundaria: Ecología del zooplancton

Otras: Zona mínima de oxígeno y flujos de carbono

## **BECAS Y PREMIOS**

Beca Doctorado Nacional Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica- CONICYT (2016) No PCHA 21160038.

Beca Gastos Operacionales Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica-CONICYT (2018) No. 7795/2018

Beca Pasantía Doctoral. Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica- CONICYT (2018) No 201975190022

Medalla de Oro: Mejor Promedio Académico universitario. Benemérita Sociedad Filantrópica del Guayas. (2001).

Mención de Honor: Mejor promedio académico. Universidad de Guayaquil. (2002)

Mención Honrosa: Mejor Tesis de Pregrado. Universidad de Guayaquil. (2005)

Máxima Distinción: Magister en Oceanografía – Pontificia Universidad Católica de Valparaíso. Valparaíso. Chile (2009).

Reconocimiento: Mejor Servidor Público- Instituto Oceanográfico de la Armada del Ecuador (2012).

## **EXPERIENCIA DOCENTE**

- Asistente docente del curso "Sistemas pelágicos" impartido por Dr. Rubén Escribano. Universidad de Concepción, Concepción, Chile, 2016-2019.
- Asistente docente del curso "Recursos Biológicos" impartido por Dr. Ciro Oyarzún. Universidad de Concepción, Concepción, Chile, 2018.

- Profesor pregrado. Plancton y Productividad, Oceanografía Biológica, Biodiversidad de Ecosistemas Marino-Costeros, Universidad San Francisco de Quito. Ecuador, 2009 -2011.
- Profesor posgrado. Biodiversidad de Ecosistemas Marino-Costeros. Maestría en Ciencias con Énfasis en Manejo Sustentable de Recursos Bioacuáticos y de Medio Ambiente. Universidad de Guayaquil. Ecuador, 2009.
- Ayudante cursos de pregrado. Necrología, Bentología y Ecología de comunidades. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso. Chile, 2005-2008.

### **CRUCEROS OCEANOGRÁFICOS**

- Crucero a bordo del Buque de Investigación Oceanográfica BAE Orión. Instituto Oceanográfico de la Armada de Ecuador, 2002 - presente.
- Crucero Lowphox II a bordo del Buque de Investigación Oceanográfica abordo del B/C Cabo de Hornos de la Armada de Chile. Universidad de Concepción, 2018.

### **ESTADÍAS DE INVESTIGACIÓN O ENTRENAMIENTO**

- Centre for Ocean Life. National Institute for Aquatic Resources. Technical University of Denmark (DTU), investigador huésped, Dinamarca, 2019.



## Tabla de contenido

<b>1. INTRODUCCION .....</b>	<b>1</b>
1.1. Pacífico Sur Oriental (PSO) .....	1
1.2. Zooplancton y su rol en la bomba biológica.....	3
1.3. Migración vertical y transporte activo .....	4
1.4. Tramas tróficas.....	12
<b>2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....</b>	<b>15</b>
2.1. Hipótesis.....	15
2.2. Objetivos Específicos.....	15
<b>3. MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>	<b>16</b>
3.1. Área de Estudio .....	16
3.2. Trabajo de campo.....	17
3.3. Trabajo de Laboratorio.....	21
<b>4. RESULTADOS .....</b>	<b>40</b>
4.1. Capítulo 1. “Migración vertical diaria del zooplancton y flujo de C hacia la zona mínima de oxígeno en la región de surgencia altamente productiva frente al norte de Chile” .....	40
4.2. CAPÍTULO 2. “Migración vertical diaria y evasión de la depredación bajo la influencia de una zona de mínimo de oxígeno”. JPR-2020-105 .....	69
4.3. CAPÍTULO 3. “Reevaluación de componentes para las estimaciones de transporte activo de C”. 96	
<b>5. DISCUSIÓN .....</b>	<b>114</b>
5.1. Composición taxonómica y distribución vertical del zooplancton migrante en la zona de surgencia frente a Chile.....	115
5.2. Índices de migración del zooplancton y su relación con la estructura de tamaño y variabilidad de la ZMO en la zona de surgencia frente a Chile .....	117
5.3. Tasas metabólicas y fisiológicas del zooplancton migrante y su contribución al flujo de carbono exportado en la zona de surgencia frente a Chile. ....	119
<b>6. CONCLUSIONES .....</b>	<b>124</b>
<b>7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>126</b>

## Índice de figuras

<b>Figura 1.</b> Pacífico Sur Oriental: Distribución de la Zona Mínima de Oxígeno. El sombreado rojo representa el volumen oceánico con concentraciones de oxígeno por debajo de 23 $\mu\text{mol/kg}$ (Tomado de De Pol-Holz et al., 2007). .....	2
<b>Figura 2.</b> Metabolismo y consumo de carbono por el zooplancton. (Tomado de Steinberg y Landry, 2017). .....	4
<b>Figura 3.</b> Flujo respiratorio producto de la MVD. Datos compilados a partir de estudios en el Atlántico Norte y el Pacífico en diferentes épocas del año: (a) biomasa migrante media versus flujo respiratorio medio ( $\text{CO}_2$ ) por MVD y (b) flujo respiratorio medio versus fracción equivalente de COP exportado desde de la zona epipelágica medida con trampas de sedimentos a 100-200 m) (Tomado de Steinberg y Landry, 2017). .....	8
<b>Figura 4.</b> Área de estudio: Ubicación de estaciones bio-oceanográficas de muestreo correspondientes a los cruceros Lowphox I (2015) y II (2018) a bordo del B/C Cabo de Hornos. La imagen izquierda representa la producción primaria neta satelital (NPP) derivada del modelo de Behrenfeld y Falkowski (1997). Los datos de teledetección están disponibles en <a href="http://science.oregonstate.edu.ocean.productivity">http://science.oregonstate.edu.ocean.productivity</a> . .....	16
<b>Figura 5.</b> Procedimiento para el análisis de muestras de zooplancton mediante el sistema de análisis de imágenes digitales integrado ZooScan Hydroptic: A) remoción del agua de mar y formalina, B) tamizaje de la muestra en dos fracciones de tamaño, C) fraccionamiento de la muestra y D) escaneo de ambas fracciones ("d1" y "d2"). .....	22
<b>Figura 6.</b> Esquema del Comportamiento de migración vertical del zooplancton.....	26
<b>Figura 7.</b> Experimentos de incubación para las estimaciones de contenido intestinal y tasa de evacuación. ....	29
<b>Figura 8.</b> Experimentos de incubación para la estimación de tasa de egestión. ....	32
<b>Figura 9.</b> Estimaciones de mortalidad parcial en muestras de zooplancton obtenidas durante el crucero Lowphox II en febrero de 2018. ....	34
<b>Figura 10.</b> Análisis de contenido de proteína estimado espectrofotométricamente. ....	36

## Índice de Tablas

<b>Tabla 1.</b> Datos de muestreo obtenidos por la Multinet durante el día (D) y la noche (N) en cinco estratos de profundidad, en tres estaciones frente al norte de Chile, durante primavera (2015) y el verano de (2018). .....	18
<b>Tabla 2</b> Intervalos de profundidad definidos para los arrastres de la multinet, los cuales representan los microhábitats distintivos caracterizados por la profundidad y concentración de oxígeno específica en cada estrato frente al norte de Chile, durante los cruceros: Lowphox I (LP-I), primavera de 2015 y Lowphox II (LP-II), verano de 2018.....	19
<b>Tabla 3.</b> Ecuaciones de regresión entre el área corporal y el peso seco (DW) (Lehette y Hernández-León, 2009; Marcolin et al., 2015) para estimar la biomasa con la información generada por el ZooScan. Los factores de conversión utilizados para la estimación de biomasa para 27 grupos taxonómicos se extrajeron de Kiørboe (2013) y Childress y Nygaard (1973).	24
<b>Tabla 4.</b> Flujos activos ( $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) obtenidos incubando organismos de zooplancton y aproximaciones empíricas utilizando las ecuaciones de Ikeda (1985) e Ikeda (2014) en dos estaciones (St. T5 y St. T3) en la región de surgencia costera al norte de Chile durante el verano austral de 2018. La producción primaria representa estimaciones basadas en satélites de la media mensual (febrero de 2018) en las dos estaciones de muestreo. El flujo de C pasivo es un valor medio estimado a partir de trampas de sedimentos por González et al. (2000) frente a Antofagasta (norte de Chile, 23 ° S) para enero de 1997. Para la aproximaciones experimentales se incluyó la contribución por egestión de pellets fecales.....	123

## RESUMEN

Exportación de carbono debido a la migración vertical diaria del zooplancton y su rol en la eficiencia de la bomba biológica en la región del Pacífico Sur Oriental.

Pritha Lila Tutasi López

2020

Dr. Rubén Escribano, Profesor Guía

En el océano, varios procesos mediados por el zooplancton pueden incrementar o limitar los flujos verticales de carbono (C) y, por lo tanto, regular el funcionamiento de la bomba biológica de C. El transporte pasivo de partículas de carbono orgánico y el transporte activo a través de la migración vertical diaria (MVD) son dos de los procesos principales que contribuyen a esta exportación. El zooplancton migrante transporta la materia orgánica ingerida cada noche desde la superficie hasta las profundidades de residencia diurna, desempeñando así un papel clave en el flujo descendente de C. Sin embargo, los principales esfuerzos de investigación se han centrado principalmente en el transporte pasivo de C, evaluando parcialmente la importancia del transporte activo en la bomba biológica, particularmente en términos del balance global de C. La magnitud y la importancia de este flujo de C también pueden depender del tamaño y la estructura taxonómica del zooplancton migrante. Sin embargo, no se ha abordado adecuadamente el impacto que una estructura comunitaria variable puede tener sobre el flujo descendente de C mediado por el zooplancton. Este efecto taxonómico puede llegar a ser clave en los sistemas de surgencia de borde oriental (altamente productivos), donde se encuentran altos niveles de biomasa de zooplancton en la zona costera los cuales están compuestos por una comunidad diversa con comportamiento variable de MVD. En estos sistemas, la presencia de una zona de mínimo de oxígeno subsuperficial (ZMO) puede imponer una restricción adicional a la migración vertical y, por lo tanto, influir en la exportación descendente de C.

El objetivo de esta investigación fue determinar la contribución del transporte vertical activo al flujo de C, producto de la MVD del zooplancton y su relación con la estructura comunitaria del Pacífico Sur Oriental (PSO). Este proyecto planteó como hipótesis central que la composición taxonómica y estructura de tamaño del zooplancton migrante determinan la eficiencia del transporte activo de C al flujo total de carbono en la zona de surgencia frente al norte de Chile y como hipótesis alterna que el transporte activo de C producto de la MVD es modulado por la variación espacial-temporal de la Zona mínima de oxígeno (ZMO). Para someter a prueba esta hipótesis, el estudio analizó la información oceanográfica y muestras de zooplancton derivadas de los cruceros LOWPHOX I (2015), y LOWPHOX II (2018).

La MVD de la comunidad de zooplancton en diferentes fracciones de tamaño (>2 mm, 2-1 mm, 1-0.5 mm y 0.5 a 0.2 mm) fue evaluada y mediciones de biomasa, fluorescencia de partículas en el sistema digestivo y actividad del sistema de transferencia de electrones (ETS) se estimaron en perfiles verticales (0-800 m). Evaluaciones de las tasas metabólicas fueron realizadas a partir de incubaciones experimentales y relaciones empíricas publicadas. Finalmente se estimó el flujo activo de C en la zona mesopelágica mediado por el zooplancton migratorio, el cual fue comparado con los datos de flujo gravitacional de partículas recopilados en esta región del PSO.

El análisis automatizado de las muestras de zooplancton permitió estimar la composición y biomasa migrante por taxa y tamaño, así como su amplitud de migración. Los resultados mostraron que la distribución vertical del zooplancton y la variabilidad diurna de su biomasa fueron determinados por la ZMO, de modo que las mayores abundancias y biomasa se concentraron en las capas superiores, seguidas de una abrupta disminución en el núcleo de la ZMO. Los copépodos y la mayoría de los depredadores fueron capaces de realizar MVD, incluso en hipoxia severa, aunque con una moderada MVD y menor profundización, como ocurrió en los copépodos durante el verano austral. Los migrantes fuertes como los copépodos eucalánidos y los eufáusidos exhibieron una gran amplitud de migración (~500 m), permaneciendo temporal o permanentemente dentro del núcleo de la ZOM y contribuyendo así a la liberación de C por debajo de la termoclina. La distribución vertical de las diferentes clases de tamaño de zooplancton y su migración vertical diaria hacia el núcleo de la ZMO durante períodos prolongados (tanto

de día como de noche) proporcionan evidencia del papel ecológico que la zona de mínimo de oxígeno puede desempeñar para el comportamiento de la MVD como mecanismo para reducir el riesgo de depredación.

El flujo promedio de C producto de la MVD del zooplancton calculo a través de aproximaciones empericas y aproximaciones experimentales sugiere que en promedio una biomasa migrante promedio de  $322 \text{ mg C m}^{-2}$  puede contribuir con aproximadamente  $48,11 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  a través de la respiración, el flujo intestinal, la mortalidad parcial y la excreción de C en profundidad, lo que representa aproximadamente 2% de la producción primaria neta y un 33% del flujo pasivo producido en esta región. Estos resultados evidencian la existencia de un mecanismo eficiente para incorporar C recién producido a la ZMO. Sin embargo, este flujo descendente de C mediado por el zooplancton es espacialmente variable y depende principalmente de la variabilidad de la ZMO, así como de la estructura taxonómica debido a la amplitud de migración variable y el comportamiento de MVD.



## **Abstract**

Carbon export by vertically migrating zooplankton and its role in the efficiency of the biological pump in the Eastern South Pacific region.

Pritha Lila Tutasí López

2020

Dr. Rubén Escribano, Advisor

In the ocean, several processes mediated by zooplankton can enhance or limit the vertical fluxes of carbon (C) and thus regulate the functioning of the biological C pump. Passive C transport or gravitational flux and active C transport through daily vertical migration (DVM) are two of the main processes that contribute to the C export. Diel vertically migrating zooplankton can transport organic matter (ingested at night) from near surface water to their deeper depths of diurnal residence, and so playing a key role in the downward C flux. However, the major research efforts have been focused mainly on passive C transport, and only partially evaluating the importance of active transport in the biological pump, particularly in terms of the global C budget. The magnitude and importance of this flux of C also may depend on the size and taxonomic structure of the migrant zooplankton, but the impact that a variable community structure can have on zooplankton-mediated downward C flux has not been properly addressed. This taxonomic effect may become critically important in highly productive eastern boundary upwelling systems (EBUS), where high levels of zooplankton biomass are found in the coastal zone and composed by a diverse community with variable DVM behavior. In these systems, presence of a subsurface oxygen minimum zone (OMZ) can impose an additional constraint to vertical migration and so influence the downward C export.

The aim of this research was to determine the contribution of active vertical transport to the C flux, as product of the DVM of zooplankton and its relationship with the community

structure of the Eastern South Pacific (ESP). This thesis proposed as a central hypothesis that the taxonomic composition and size structure of the migrating zooplankton can affect the active transport of C with respect to the total carbon flux in the upwelling zone off the north of Chile. The alternative hypothesis was that the active transport of C product of the DVM in the upwelling is modulated by the spatial-temporal variation of the OMZ distribution in the upwelling zone off northern Chile. To test the hypothesis, this study analyzed oceanographic information and zooplankton samples derived from the LOWPHOX I (2015), and LOWPHOX II (2018) cruises.

Automated analysis of zooplankton composition and taxa-structured biomass allowed us to estimate daily migrant biomass by taxa and their amplitude of migration. The results showed that the vertical distribution and diurnal variability of zooplankton biomass are disturbed by the OMZ, such that most of the taxa had highest abundance and biomass in the upper layers, followed by an abrupt decrease in OMZ core. However, copepods and most predators were capable for performing DVM, even upon severe hypoxia, although with a moderate DVM and deepening, as occurred in copepods during the austral summer. Strong migrants, such as Eucalanidae copepods and euphausiids exhibited a large migration amplitude (~500 m), remaining either temporarily or permanently within the core of the OMZ and thus contributing to the release of C below the thermocline. The vertical distribution of the different size classes and the diel vertical migration into the OMZ core for prolonged periods (both day and night) provided evidence for the ecological role that the oxygen minimum zone can play for DVM behavior as a mechanism to reduce predation risk.

DVM-mediated C flux both empirical and experimental approximation suggested that a mean migrant biomass of ca.  $322 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  may contribute with about  $48.11 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  to the OMZ system through respiration, gut flux, partial mortality, and C excretion at depth, accounting for ca. 2% of the net primary production, implying the existence of an efficient mechanism to incorporate freshly produced C into the OMZ. This downward C flux mediated by zooplankton is however spatially variable and mostly dependent on the taxonomic structure due to variable migration amplitude and DVM behavior.

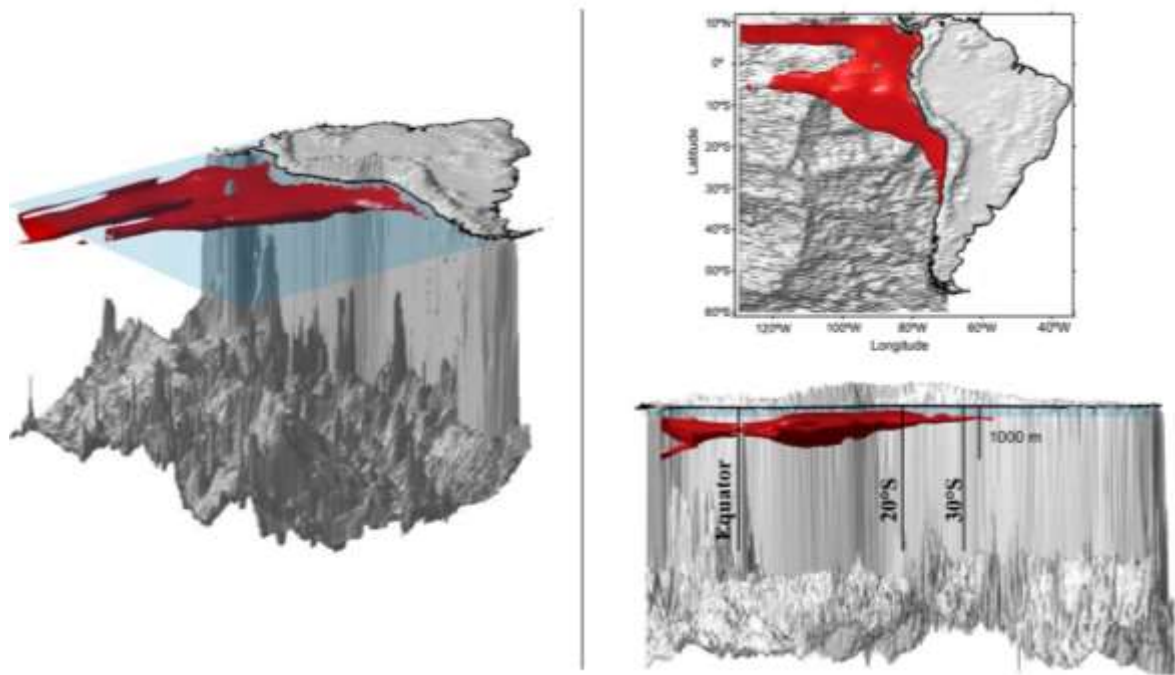


## 1. INTRODUCCION

### 1.1. Pacífico Sur Oriental (PSO)

El Océano Pacífico Sur Oriental (PSO) donde se localiza el Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH), es uno de los sistemas más productivos de los océanos del mundo, (Fuenzalida et al., 2009; Schneider et al., 2007). El SCH se extiende a lo largo de la costa del PSO, desde el sur de Chile (~42°S) hasta Ecuador, caracterizado por un flujo predominante hacia el norte de aguas superficiales de origen subantártico y un fuerte proceso de surgencia de Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESS) frías y ricas en nutrientes (Thiel *et al.*, 2007). Frente al norte de Chile, la surgencia se caracteriza por ser permanente, favoreciendo la generación de altos niveles de producción primaria y secundaria (Marin *et al.*, 1993). La alta productividad biológica sustenta importantes poblaciones de peces y desempeñan un papel en la regulación del clima a través del intercambio de CO<sub>2</sub> entre la atmósfera y el océano superficial, así como en la transferencia de carbono orgánico (CO) hacia el océano profundo (Quinones *et al.*, 2003; Escribano *et al.*, 2004; Hidalgo *et al.*, 2005; Thiel *et al.*, 2007; Fuenzalida *et al.*, 2009; England *et al.*, 2014). Estas características lo convierten en un importante escenario en términos de reconstrucción del balance de carbono en escala regional (Mayzaud y Pakhomov, 2014).

En el sistema de surgencia frente al norte de Chile, la alta producción primaria (**Fig. 1**), que posteriormente se descompone en la columna de agua genera un alto consumo de oxígeno disuelto, que sumado a la lenta ventilación produce una zona mínima de oxígeno (ZMO) permanente (Paulmier *et al.*, 2006; Ulloa y Pantoja, 2009). De acuerdo a los estudios realizados en el PSO (Escribano *et al.*, 2004, 2009; Fuenzalida *et al.*, 2009; Hidalgo *et al.*, 2005; Molina y Farías, 2009; Morales *et al.*, 1996; Paulmier *et al.*, 2006; Ulloa y Pantoja, 2009), la ZMO esta asociada con el Agua Ecuatorial Subsuperficial (AESS), que es transportada de norte a sur a lo largo del talud continental por la Subcorriente Perú-Chile hasta el sur (48°S). La estructura vertical de la ZMO ha sido definida generalmente como extensa (5 a 800 m), con una oxiclina intensa (>1 µM/m) y concentraciones mínimas de oxígeno que alcanzan valores <1 µM en el núcleo de la ZMO. Su límite superior se localiza entre 25 a 50 m de profundidad frente a las costas de Perú y norte de Chile, respectivamente (Paulmier *et al.*, 2006).



**Figura 1.** Pacífico Sur Oriental: Distribución de la Zona Mínima de Oxígeno. El sombreado rojo representa el volumen oceánico con concentraciones de oxígeno por debajo de  $23 \mu\text{mol/kg}$  (Tomado de De Pol-Holz *et al.*, 2007).

Los estudios llevados a cabo en esta región durante las dos últimas décadas (Judkins, 1980; Escribano, 1998; Hidalgo, 2000; Apablaza y Palma, 2006; Hidalgo *et al.*, 2005; Escribano *et al.*, 2009, 2012; Escribano y Yáñez *et al.*, 2012) han mostrado que aguas superficiales de bajo contenido de oxígeno pueden ejercer una presión fisiológica sobre los organismos pelágicos y bentónicos, tanto en términos de biomasa como en términos de productividad o diversidad específica, así como limitaciones a la MVD de los organismos zooplanctónicos. Sin embargo, se ha observado que los organismos zooplanctónicos desarrollan adaptaciones fisiológicas y/o de comportamientos especiales para subsistir en condiciones de mínimo oxígeno, permaneciendo presentes y activos dentro de la ZMO (Hidalgo *et al.*, 2005; Apablaza y Palma, 2006; Ulloa y Pantoja, 2009; Herrera *et al.*, 2019). Escribano *et al.* (2009) identificaron las principales especies de zooplancton que viven en estrecha asociación con la ZMO entre ellas el copépodo endémico y abundante *Eucalanus inermis* y el eufáusido también endémico

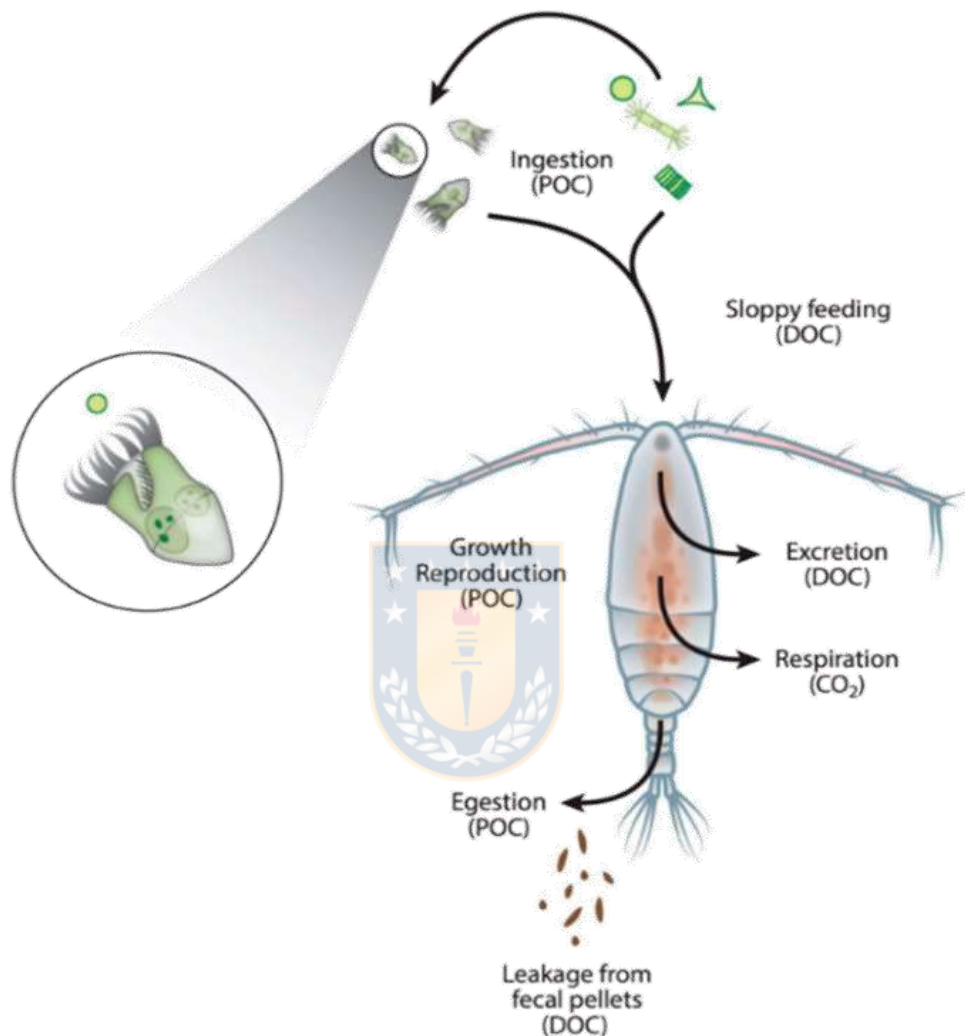
*Euphausia mucronata*, sugiriendo que las migraciones verticales dentro y fuera de la ZMO por algunas de estas especies particularmente *E. mucronata*, contribuyen significativamente al aporte de carbono en aguas subsuperficiales con bajo contenido de oxígeno.

## **1.2. Zooplancton y su rol en la bomba biológica**

La bomba biológica de carbono desempeña un papel importante en la regulación de los niveles de CO<sub>2</sub> en la atmósfera (Cavan *et al.*, 2017; Giering *et al.*, 2014). El fitoplancton en superficie convierte el carbono inorgánico durante la fotosíntesis en carbono orgánico particulado (COP), una fracción de este es exportado hacia el océano profundo. A medida que las partículas se hunden a través del océano interior, están sujetas a la remineralización por parte de los heterótrofos, de modo que solo una pequeña proporción del COP producido en la superficie llega al océano profundo (Martin *et al.*, 1987).

En este contexto, el zooplancton cumple un rol importante y bien documentado en la bomba biológica (Berelson *et al.*, 1997; Steinberg *et al.*, 2002; Frangoulis *et al.*, 2005; Escribano *et al.*, 2007; González *et al.*, 2004; Hansen y Visser, 2016; Cavan *et al.*, 2017), ya que puede consumir y transformar completamente las partículas alimentándose en superficie (por pastoreo directo sobre fitoplancton o alimentándose de consumidores del microzooplancton) (Lampitt *et al.*, 1993). El pastoreo por el zooplancton da como resultado que el COP pase a través del intestino y sea egestado produciendo pellets fecales de hundimiento rápido que contribuyen significativamente al flujo de exportación de carbono (Cavan *et al.*, 2017) (**Fig.2**). Por ejemplo, el mesozooplancton puede procesar hasta el 40% de la producción primaria (Steinberg and Landry, 2017). Su posición central en la red alimentaria lo convierte en un vínculo trófico clave entre productores primarios y niveles tróficos más altos (peces), así como con recicladores que transforman el carbono particulado y nutrientes en “pools” disueltos. El zooplancton por lo tanto participa activamente en los procesos de reciclamiento, redistribución y re-empaquetamiento de carbono y nutrientes, no sólo a diferentes niveles en la red trófica, sino también horizontal y verticalmente en la columna de agua, lo cual mejora o limita los flujos verticales de carbono, regulando de esta manera la eficiencia de la bomba biológica (González *et al.*, 2004; Steinberg *et al.*, 2008; Darnis y Fortier, 2012; Ariza *et al.*, 2015). Otros procesos mediados por el

zooplancton incluyen la alimentación del flujo de partículas y el transporte activo de carbono por migradores verticales ( Longhurst y Harrison, 1989; Dam *et al.*, 1995; Roman *et al.*, 2002; Jónasdóttir *et al.*, 2015; Hansen y Visser, 2016).



**Figura 2.** Metabolismo y consumo de carbono por el zooplancton. (Tomado de Steinberg y Landry, 2017).

### 1.3. Migración vertical y transporte activo

El zooplancton desempeña un papel clave en los ciclos biogeoquímicos en el océano y representa uno de los principales mecanismos de transferencia de carbono desde aguas superficiales hacia el océano profundo y sedimentos (Al-Mutairi y Landry, 2001; Stukel *et al.*, 2013; Garijo y Hernández-León, 2015). En este contexto, la migración vertical diaria (MVD)

del zooplancton es probablemente el movimiento más importante de biomasa entre las aguas superficiales y la zona mesopelágica de los océanos del mundo, una importante vía de exportación de carbono mediada por el zooplancton (Yebra *et al.*, 2005; Frangoulis *et al.*, 2005; Kobari *et al.*, 2008; Bianchi *et al.*, 2013; Mayzaud y Pakhomov, 2014; Steinberg *et al.*, 2008a; Hansen y Visser, 2016; Steinberg y Landry, 2017; Yebra *et al.*, 2018).

A escala planetaria, la MVD es responsable de un desplazamiento diario de biomasa aproximadamente  $10^{15}$  g C, que es comparable con la magnitud utilizada para el balance global de carbono (Hernández-León *et al.*, 2001). Cuando se considera como un componente de la bomba biológica, la MVD se conoce como transporte activo, para distinguirlo del flujo pasivo o gravitacional de partículas que se hunden desde la zona eufótica y que son medidos mediante trampas de sedimentos (por desequilibrio  $^{234}\text{Th}:$  $^{238}\text{U}$ ) (Steinberg y Landry, 2017). Longhurst y Harrison (1989) sugirieron que este transporte activo conduce a la exportación neta sólo si: 1) Los organismos migrantes atraviesan la barrera para la mezcla vertical (por ejemplo, la pycnoclina o nutriclina) y 2) si el Carbono (C) o Nitrógeno (N) consumidos por encima de esta barrera se libera por debajo de ella (migrantes diarios) o hay un transporte neto de biomasa por debajo de esta barrera, durante la fase de reposo (migrantes estacionales). Los migrantes que atraviesan esta barrera son conocidos como migrantes interzonales, en contraste con la migración zonal (dentro de una capa uniforme) de muchas otras especies de zooplancton (Morales *et al.*, 1999).

Durante el transporte activo la mayoría de los pastoreadores mesozooplactónicos y del micronecton realizan MVD, alimentándose en la superficie durante la noche y refugiándose de los depredadores visuales en profundidad durante el día (Longhurst *et al.*, 1990; Hansen y Visser, 2016; Steinberg y Landry, 2017). La MVD del zooplancton bajo la pycnoclina produce un transporte neto de materia orgánica hacia sus profundidades de residencia (**Fig. 2**) (Longhurst *et al.*, 1990). Esta materia orgánica ingerida en la superficie cada noche en forma de carbono orgánico particulado (COP) es entonces liberada como  $\text{CO}_2$  respirado, excretada como carbono orgánico disuelto (COD), egestada como COP en pellets fecales y por la mortalidad natural; contribuyendo así al flujo activo de carbono (Longhurst *et al.*, 1990; Steinberg *et al.*, 2000; Hernández-León *et al.*, 2001; Davison *et al.*, 2013; Ariza *et al.*, 2015). El transporte activo de

COD y COP por MVD también se ha sugerido como fuente de carbono orgánico para ayudar a satisfacer las demandas metabólicas del zooplancton mesopelágico residente y las comunidades microbianas en profundidad (Steinberg *et al.*, 2008b; Alonso-González *et al.*, 2013;). Además, la estequiometría C:N:P de la materia inorgánica y orgánica disuelta producida en profundidad por los migradores puede no tener proporciones Redfield clásicas, lo que potencialmente puede contribuir a anomalías en la proporción de nutriente en profundidad (Steinberg *et al.*, 2002) y la exportación preferencial de algunos elementos como es el caso del fósforo en el giro subtropical del Pacífico Norte (Steinberg y Landry, 2017).

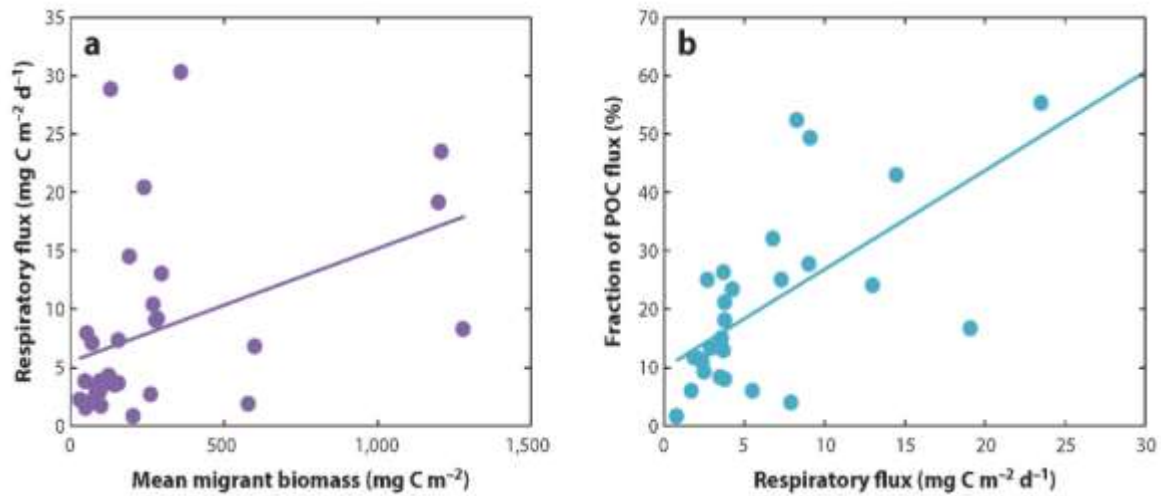
Durante las últimas décadas el transporte activo de carbono ha adquirido mayor interés y varios trabajos han sido llevados a cabo en diferentes océanos del mundo (Ikeda and Motoda, 1978; Omori and Ikeda, 1984; Longhurst y Harrison, 1989; Longhurst y Williams, 1992; Dam *et al.*, 1995; Morales, 1999; Al-Mutairi and Landry, 2001; Hernández-León *et al.*, 2001; Roman *et al.*, 2002; Steinberg *et al.*, 2002; Richardson *et al.*, 2004; Yebra *et al.*, 2005; Bianchi *et al.*, 2013; Ikeda, 2014; Jónasdóttir *et al.*, 2015; Steinberg y Landry, 2017). Estos trabajos incluyen estimaciones del flujo activo a través de las diferencias en la distribución de biomasa diurna-nocturna, la medición de tasas metabólicas a diferentes temperaturas y el uso de ecuaciones empíricas, las cuales han permitido evidenciar la importancia de su contribución al flujo total de carbono.

Por lo tanto, la comprensión de estos procesos fisiológicos del zooplancton, como la ingestión, crecimiento, respiración, egestión y mortalidad en profundidad, así como la estimación precisa de su biomasa, son importantes para evaluar las tasas a las que estos organismos procesan la materia orgánica y contribuyen al ciclo del C en el océano (Davison *et al.*, 2013; Garijo y Hernández-León, 2015; Ariza *et al.*, 2015).

Entre estos, la respiración representa un proceso fundamental para las actividades fisiológicas de una comunidad. Las estimaciones de las tasas de respiración han sido esencial para cuantificar y modelar los flujos de C en las tramas tróficas (Gómez *et al.*, 1996; Packard y Gómez, 2013). El zooplancton consume energía como proteínas, lípidos e hidratos de C, oxidando la materia orgánica en su metabolismo energético. En este proceso, generan energía

como ATP, producen C para la biosíntesis de materiales celulares y forman equivalentes reductores (NADH, NADPH) para el mantenimiento metabólico de la célula (Packard, 1985). El papel del sistema de transporte de electrones (ETS) es energizar la producción de ATP. Este proceso es responsable del 90% del consumo de oxígeno (Gómez *et al.*, 1996).

Para considerar la magnitud del transporte activo por migración diaria del zooplancton y la importancia relativa del transporte activo frente al pasivo es necesario considerar que estos varían regional y estacionalmente, dependiendo de la biomasa de los migradores y de la composición taxonómica (Putzeys *et al.*, 2011). El transporte activo de C respiratorio generalmente incrementa con una mayor biomasa migratoria (**Fig. 3a**) y un flujo respiratorio más alto da como resultado un incremento en la importancia del transporte activo comparado con el hundimiento pasivo de COP (**Fig. 3b**). Adicionalmente, Steinberg y Landry (2017) han mencionado que debe tenerse cuidado al comparar los ecosistemas, ya que algunos estudios sólo reportan el flujo respiratorio, mientras que otros incluyen flujos activos adicionales como la excreción de COD, la producción de pellets fecales, la mortalidad en profundidad o varias combinaciones de los mismos. El transporte activo también llega a ser relativamente más importante en la exportación de C con el incremento de la profundidad, ya que el flujo de partículas en hundimiento disminuye rápidamente con el aumento de la profundidad (Steinberg y Landry, 2017).



**Figura 3.** Flujo respiratorio producto de la MVD. Datos compilados a partir de estudios en el Atlántico Norte y el Pacífico en diferentes épocas del año: (a) biomasa migrante media versus flujo respiratorio medio ( $\text{CO}_2$ ) por MVD y (b) flujo respiratorio medio versus fracción equivalente de COP exportado desde de la zona epipelágica medida con trampas de sedimentos a 100-200 m) (Tomado de Steinberg y Landry, 2017).

De acuerdo al estudio de Steinberg y Landry (2017) la mayor biomasa migrante así como flujo respiratorio activo se presentan en ecosistemas de surgencia altamente productivos y en ecosistemas costeros/mesotróficos, en comparación con sistemas o estaciones oligotróficas menos productivas. Sin embargo, la importancia del transporte activo por MVD en comparación con el hundimiento pasivo de partículas no es necesariamente mayor en ecosistemas o condiciones más productivas, ya que los bajos flujos de COP en regiones oligotróficas aumentarían la importancia relativa del transporte activo (Steinberg y Landry, 2017). Además, en regiones con ZMOs pronunciadas, el transporte activo de  $\text{CO}_2$  respiratorio por MVD puede reducirse, ya que las condiciones de bajo oxígeno deprimen las tasas de respiración y excreción de algunos taxa (Kiko *et al.*, 2015; Seibel *et al.*, 2016).

Sin embargo, la medición de estas tasas sigue siendo limitada, ya que es difícil reproducir con exactitud las condiciones en el océano. Mediciones directas del metabolismo de organismos



mesopelágicos serían apropiadas para comparar con los cálculos reportados. Sin embargo, estas son difíciles porque la concentración de organismos en la zona mesopelágica es baja y la manipulación de animales capturados a profundidad para experimentos hace difícil obtener un número significativo de mediciones por procedimientos tradicionales (Hernández-León *et al.*, 2001; Ariza *et al.*, 2015). Un claro ejemplo de esto son las estimaciones directas de las tasas de respiración, que implican medir cambios en la concentración de oxígeno de organismos incubados en ambiente controlado. Este método ha sido criticado con frecuencia porque es difícil reproducir condiciones naturales en experimentos de laboratorio y, como resultado, pueden ocurrir cambios sustanciales en el estado fisiológico de los organismos estudiados (Ariza *et al.*, 2015).

Desde su introducción por Packard *et al.* (1971), mediciones de la actividad enzimática del sistema de transporte de electrones (ETS), el sistema enzimático que cataliza la respiración a nivel celular han sido utilizadas como un índice de la respiración potencial ( $\Phi$ ) del zooplancton. Esta es una aproximación para el consumo de oxígeno en la respiración y la biomasa, que proporciona una alternativa a los métodos clásicos ya que la actividad enzimática puede medirse en organismos capturados en profundidad (Hernández-León *et al.*, 2001). La actividad ETS mide la capacidad del ETS de mitocondrias y microsomas para transferir electrones de los sustratos fisiológicos (NADH, NADPH y succinato) al aceptor de electrones terminal (oxígeno en ambientes aerobios). Esta técnica reduce los problemas innatos asociados con la incubación de zooplancton en un experimento controlado (Gómez *et al.*, 1996).

Si bien el ETS representa un índice y no una medición directa, correlaciones significativas han sido encontradas entre la actividad de ETS y la tasa de respiración *in vivo* por varios autores (Gómez *et al.*, 1996; Hernandez-León y Gómez, 1996; Hernández-León *et al.*, 2001; Hernández-León y Ikeda, 2005; Darnis y Fortier, 2012; Ariza *et al.*, 2015). Existe cierto convencimiento de que esta metodología produce buenas estimaciones del metabolismo en los casos en que la enzima no está limitada por sustratos intracelulares, ya que cuando hay limitación por sustratos, esta da como resultado una subestimación de las tasas fisiológicas (Hernández-León *et al.*, 2005). Por tanto, esta metodología proporciona tasas mínimas para la respiración de C por los

organismos en profundidad, permitiendo evaluar el metabolismo del zooplancton en aguas profundas (Hernández-León *et al.*, 2001; Ariza *et al.*, 2015).

Otra estimación importante, aunque difícil de cuantificar y por tanto no siempre incluida en los estudios de flujo activo de C mediado por la MVD del zooplancton es la tasa de mortalidad de migrantes diarios en profundidad, un flujo adicional hacia el océano profundo (Steinberg y Landry, 2017). Zhang y Dam (1997) incluyeron consideraciones adicionales para las pérdidas por mortalidad en profundidad, asumiendo que la tasa de mortalidad instantánea del mesozooplankton migrante por debajo de la zona eufótica durante el día es una función del peso corporal. Dressel *et al.* (1972) propusieron una nueva técnica de tinción con rojo neutro para determinar la mortalidad natural (no predatoria) del zooplancton, producto de la senescencia, estrés físico y químico, parasitismo y alimentación en otros. Esta técnica ha sido mejorada durante las últimas décadas (Elliott y Tang, 2009; Yáñez 2009), proporcionando un método eficiente y rápido para diferenciar copépodos vivos y muertos en muestras de zooplancton (Tang *et al.*, 2006; Elliott y Tang, 2009, 2011; 2019; Yáñez *et al.*, 2012, 2018). Yáñez *et al.* (2012) utilizaron esta técnica para determinar la mortalidad natural (no predatoria) *in situ* del copépodo epipelágico *Paracalanus indicus* en dos centros de surgencia de Chile caracterizados por la presencia de la ZMO. Este estudio proporcionó estimaciones variables de la contribución al flujo de carbono (0,13% al 0,67%) producto de una biomasa total de copépodos muertos entre 0.2 y 1.2 mg C m<sup>-2</sup> respectivamente.

El aporte del zooplancton migratorio al flujo activo de carbono mediante el denominado flujo intestinal (Angel, 1984, 1989; Kiørboe y Tiselius, 1987) es otra estimación importante que ha sido incorporadas durante las últimas décadas mediante el análisis de fluorescencia intestinal. El flujo intestinal de C propuesto por Angel (1984) se refiere al alimento no asimilado en el intestino, el cual es exportado a sus profundidades de residencia durante la MVD. Por ejemplo, el trabajo de Hu (1978) evidenció un importante incremento en el peso del estómago del zooplancton migrante durante la noche, determinado por un aumento significativo de la fluorescencia intestinal, lo cual se asoció a restos de fitoplancton en el estómago del zooplancton. Los requisitos para la evaluación del flujo intestinal son que el tiempo de residencia de los alimentos debe ser lo suficientemente largo como para permitir la defecación en las

profundidades mesopelágicas y que los organismos consuman presas pigmentadas en la superficie y no se alimenten de alimentos pigmentados en profundidad (Hernández-León *et al.*, 2001). En general, los pigmentos suelen ser escasos en la zona mesopelágica lo que no supondría un problema, sin embargo la nieve marina que se hunde en la columna de agua puede transportar el material pigmentado hacia abajo, por lo que el zooplancton carnívoro también puede alimentarse de zooplancton herbívoro, lo que puede causar la ingesta de pigmento en profundidad (Alldredge *et al.*, 1998). Existen pocos trabajos sobre la importancia del flujo vertical activo de C derivado del flujo intestinal (Hernández-León *et al.*, 2001). Dagg *et al.*, (1989) estudiaron la cantidad de pellets fecales transportados por las especies de copépodos migrantes *Calanus pacificus* y *Metridia lucens*, en profundidad. Mediante el método de fluorescencia de partículas en el sistema digestivo y las mediciones del tiempo de residencia intestinal, ellos concluyeron que la cantidad de pigmentos que permanecen en el intestino de estas especies después de descender a sus profundidades de residencia (75 m) era muy pequeña (<1%) en comparación con la cantidad registrada en superficie (25 m). Lampitt *et al.* (1993) midieron el flujo de C desde el flujo intestinal vía migrantes en el noreste del Océano Atlántico, basados en la producción de pellets fecales del anfípodo *Themisto compressa*. Los resultados encontrados evidenciaron que a pesar de que el tiempo del paso de pigmentos a través del intestino era suficientemente largo para ser egestado en profundidad, el flujo intestinal fue bajo (< 5%) comparado con el flujo pasivo. Hernández-León *et al.* (2001) también analizaron el flujo de partículas en el intestino del zooplancton migrante en las islas Canarias, encontrando bajas concentraciones de pigmentos en profundidad (aproximadamente del 4 al 8% de la concentración en superficie). Sin embargo, el cálculo promedio del flujo de partículas en el intestino fue mayor ( $1.28 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) que lo estimado por Lampitt *et al.* (1993) y representó aproximadamente el 13 % de las estimaciones del flujo pasivo. Yebra *et al.* (2005) estimaron en esta región valores de flujo intestinal entre  $0.14\text{-}0.44 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ .

#### 1.4. Tramas tróficas

En los ecosistemas marinos, las interacciones tróficas a menudo dependen del tamaño, ya que los productores primarios generalmente son algas unicelulares de pequeño tamaño, mientras que los consumidores son progresivamente más grandes (Bode *et al.*, 2007; Jennings *et al.*, 2002; Pope *et al.*, 1994). Por lo tanto, las tramas tróficas están estructuradas en términos del tamaño del organismo, como se demuestra en el plancton (Fry y Quiñones, 1994; Rolff, 2000) y las comunidades de peces (Jennings *et al.*, 2002). Además, la posición de una especie de pez particular en la red alimentaria puede depender más de su tamaño individual que de su grupo taxonómico (Jennings *et al.*, 2001).

Como se mencionó en la sección 1.3 el zooplancton constituye un nodo esencial en la transferencia de materia y energía dentro de los ecosistemas marinos y sirve como enlace crucial entre los productores primarios y la megafauna (Hjort, 1914). En términos de flujos de C la estructura de las comunidades de zooplancton desempeña un papel crucial en la determinación del destino de la producción primaria, la composición y velocidad de sedimentación de las partículas que se hunden y, por tanto, en el flujo de materia orgánica hacia el océano profundo (Steinberg *et al.*, 2008a). En aguas pelágicas del océano abierto, los organismos vivos están interrelacionados por tramas tróficas complejas. Se ha formulado la hipótesis de que la materia orgánica producida en la zona epipelágica se transporta a la zona batipelágica a través de relaciones depredadores-presas que involucran la migración de organismos (Vinogradov, 1970).

Steinberg *et al.* (2008a), también mencionan la importancia que pueden tener las comunidades de zooplancton en el flujo de carbono a través de las redes tróficas mesopelágica. Estas incluyen el consumo y metabolización de detritos en hundimiento, fragmentación de partículas grandes en partículas más pequeñas y producción de nuevas clases de pellets fecales en profundidad producto de alimentarse de detritos y otros animales (carnívoros).

Más recientemente Hernández-León *et al.*, (2020) han mostrado relaciones positivas entre la productividad primaria neta (PPN) y la biomasa del zooplancton epipelágico mesopelágico y batipelágico. De acuerdo a estos autores, estas relaciones implican que el aumento de la PPN conduce a una mayor transferencia de carbono orgánico a las profundidades del océano y por lo

tanto sugieren que este acoplamiento global entre NPP y biomasa de zooplancton batipelágico también debe estar respaldado por un mecanismo de transporte activo asociado a la migración vertical de zooplancton.

El primer nivel de complejidad para estimar la transferencia de C debido al zooplancton viene dado por la existencia de varios niveles tróficos y por el espectro de tamaño de la comunidad. Éste es muy amplio y determina el tamaño de las partículas ingeridas, así como la ruta particular por la cual se transfiere el C desde la superficie hacia el océano profundo (Lehette, 2012). El espectro del tamaño de la abundancia (la abundancia relativa o biomasa de organismos de diferentes tamaños) ha demostrado ser un método altamente efectivo para resumir la estructura de tamaño de las comunidades del zooplancton, predecir poblaciones de peces, reflejar cambios en el flujo de carbono oceánico superficial y describir las tasas de transferencia de material en el océano superior de diferentes regiones (Thompson *et al.*, 2013). Por otro lado, la estructura de tamaño tiene el potencial de indicar la transferencia de energía a través de la trama trófica y puede influir en las vías de exportación y secuestro de carbono (San Martín *et al.*, 2006).

La comprensión de la dinámica del secuestro de C en las profundidades oceánicas es fundamental para estimar el balance global de C y su respuesta a las emisiones antropogénicas (Emerson *et al.*, 1997). En este contexto, se ha comprobado que el zooplancton puede mejorar o limitar los flujos de C en el océano y, por tanto, regular la eficiencia de la bomba biológica. Este proyecto se enfoca en comprender el papel de la migración vertical del zooplancton en el secuestro C, evaluando las tasas metabólicas a las que el zooplancton procesa el material y contribuye al ciclo del C en el océano, en especial porque se prevé que la producción primaria neta disminuirá en respuesta al cambio climático en un 20% en 2100 (Hansen y Visser, 2016; Smith *et al.*, 2009; Steinacher *et al.*, 2010).

En base a los antecedentes presentados surgen las siguientes preguntas:

- ¿Qué grupos zooplanctónicos realizan un transporte activo de C producto de la MVD?
- ¿Cómo puede influir el espectro de tamaño de las comunidades del zooplancton migrante en el transporte activo?

- ¿Cuánto y hasta qué profundidad pueden transportar C los organismos zooplanctónicos migrantes en la zona de estudio?

Con el fin de responder a estas preguntas, el objetivo general de esta investigación es:

**Evaluar la contribución del transporte vertical activo al flujo de C, producto de la migración vertical diaria del zooplancton y su relación con la estructura de la comunidad zooplanctónica en la región del Pacífico Sur Oriental.**



## 2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Considerando que el transporte activo de C producto de la migración vertical diaria del zooplancton desde la superficie hacia la zona mesopelágica puede ser influenciado por la estructura comunitaria y condiciones ambientales particulares tales como la ZMO frente al norte de Chile, se plantean las siguientes hipótesis:

### 2.1. Hipótesis

**H0:** La composición taxonómica y estructura de tamaño del zooplancton migrante determinan la contribución del transporte activo de C al flujo total de carbono en la zona de surgencia frente al norte de Chile.

**H1:** El transporte activo de C producto de la MVD en la zona de surgencia frente al norte de Chile, es modulado por la variación espacial-temporal de la ZMO.

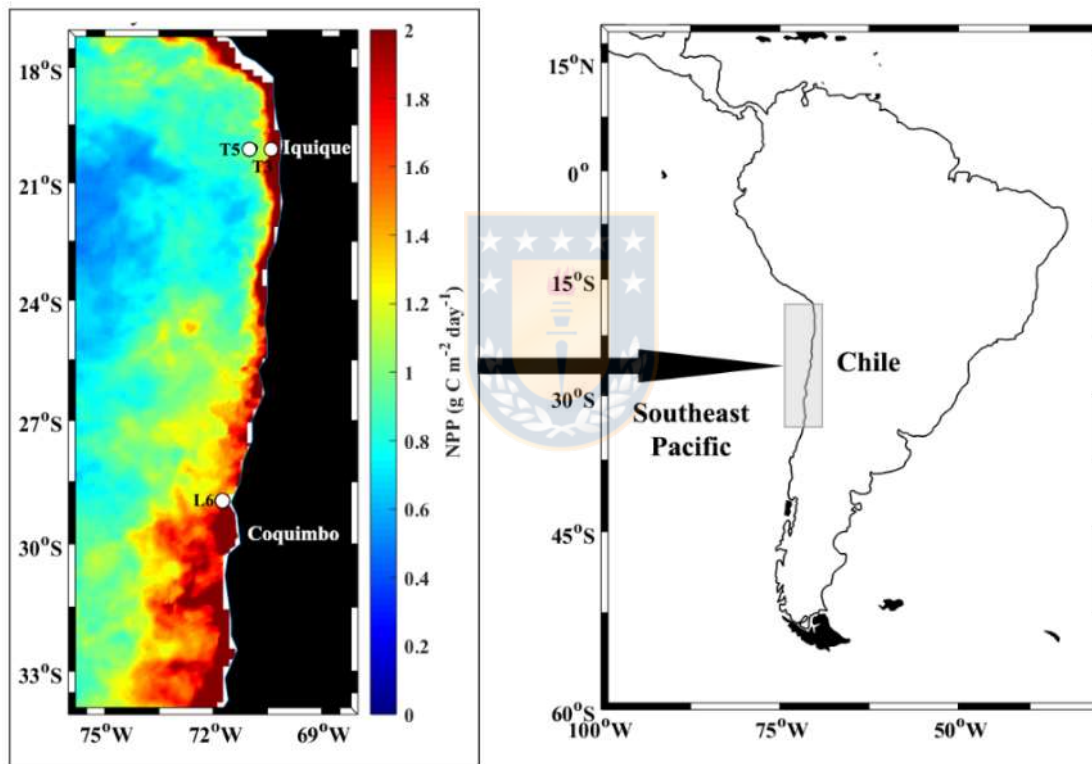
### 2.2. Objetivos Específicos

1. Determinar la composición taxonómica y distribución vertical del zooplancton migrante en la zona de surgencia frente a Chile.
2. Determinar los índices de migración del zooplancton y su relación con la estructura de tamaño y variabilidad de la ZMO en la zona de surgencia frente a Chile.
3. Estimar las tasas metabólicas y fisiológicas del zooplancton migrante y su contribución al flujo de carbono exportado en la zona de surgencia frente a Chile.

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1. Área de Estudio

El área de estudio se ubicó en el PSO, en la zona de surgencia costera frente Chile (21-29°S) (**Fig. 4**); un área sometida a una surgencia intermitente impulsada por el viento durante todo el año, caracterizada por altos niveles de producción primaria y una intensa y poco profunda ZMO. El diseño de muestreo comprendió dos campañas oceanográficas lideradas por el Instituto Milenio de Oceanografía (IMO), las cuales fueron realizadas abordo del AGS-61-Cabo de Hornos <https://es.imo-chile.cl/>



**Figura 4.** Área de estudio: Ubicación de estaciones bio-oceanográficas de muestreo correspondientes a los cruceros Lowphox I (2015) y II (2018) a bordo del B/C Cabo de Hornos. La imagen izquierda representa la producción primaria neta satelital (NPP) derivada del modelo de Behrenfeld y Falkowski (1997). Los datos de teledetección están disponibles en <http://science.oregonstate.edu.ocean.productivity>.



- **Crucero Lowphox I:** efectuado durante la primavera austral (noviembre de 2015). El muestreo se realizó en tres estaciones bio-oceanográficas: dos estaciones (St. T3 y St. T5) ubicadas a lo largo de una sección zonal en sentido costa-océano frente a Iquique (20°S) y una estación costera (St. L6) frente a Coquimbo (29°S).
- **Crucero Lowphox II:** efectuado durante el verano austral (febrero de 2018). El muestreo se realizó en dos estaciones bio-oceanográficas en la misma sección longitudinal realizada en el crucero Lowphox I (Iquique 20°S).

### 3.2. Trabajo de campo

El material de estudio proviene de muestras diurnas y nocturnas de zooplancton y datos oceanográficos colectados durante dos cruceros oceanográficos:

#### 3.2.1. Datos Oceanográficos

En cada estación de muestreo tanto durante la primavera como en el verano austral, se registraron las variables de temperatura (T), salinidad (S) y el oxígeno disuelto (OD) desde 1000 m hasta la superficie (St. T5 y St. T3), excepto en la estación ST. L6 (356 -0 m) durante la primavera. Las variables fueron medidas utilizando una roseta oceanográfica con un CTD SeaBird 911 equipado con un sensor de oxígeno SeaBird SBE-43 y un fluorómetro Seatech.

#### 3.2.2. Obtención de muestras biológicas

##### *Muestreo zooplanctónico para muestras preservadas*

Muestras cuantitativas diurnas y nocturnas de zooplancton fueron obtenidas en días consecutivos en cada una de las estaciones de muestreo (**Tabla 1**). Los muestreos se hicieron mediante dos arrastres verticales en cinco estratos, utilizando una red múltiple electrónica Hydrobios de 200  $\mu\text{m}$  de apertura-de malla y 0.25  $\text{m}^2$  de boca. La velocidad de arrastre de la Multinet fue de 1  $\text{m s}^{-1}$ . Los estratos verticales fueron definidos según la distribución de la concentración de oxígeno y la localización de la ZMO (**Tabla 2**).

**Tabla 1.** Datos de muestreo obtenidos por la Multinet durante el día (D) y la noche (N) en cinco estratos de profundidad, en tres estaciones frente al norte de Chile, durante primavera (2015) y el verano de (2018).

Cruceros	Estación	Latitud (°S)	Longitud(°O)	Arrastre	Fecha	Hora	Profundidad (m)
<b>Lowphox I</b>	St. T5	-20.05	-70.53	D1a	29/11/2015	9:30	0-600
				D1b	29/11/2015	16:30	
				N1a	30/11/2015	2:30	
				N1b	30/11/2015	4:30	
				D2a	30/11/2015	10:30	
				D2b	30/11/2015	15:00	
				N2a	30/11/2015	22:30	
				N2b	1/12/2015	4:30	
	St. T3	-20.07	-70.25	D1a	2/12/2015	14:30	
				D1b	2/12/2015	18:00	
				N1a	3/12/2015	0:15	
				N1b	3/12/2015	5:00	
				D2a	3/12/2015	12:00	
				D2b	3/12/2015	16:00	
				N2a	4/12/2015	23:30	
				N2b	5/12/2015	0:15	
	St. L6	-29.29	-71.36	D1	9/12/2015	10:31	
				N1	9/12/2015	22:30	
				D2	10/12/2015	8:14	
				N2	10/12/2015	5:00	
<b>Lowphox II</b>	St. T5	-20.05	-70.53	D1a	4/2/2018	9:30	
				N1a	4/2/2018	2:59	
				D1b	4/2/2018	17:11	
				N1b	4/2/2018	20:30	
	St. T3	-20.07	-70.25	D1a	5/2/2018	12:00	
				N1a	5/2/2018	2:45	
				D2a	5/2/2018	15:00	
				N2a	5/2/2018	20:30	

Posteriormente, a partir de los perfiles verticales de oxígeno y coincidiendo con las capas muestreadas del Multinet, estos estratos fueron denominados como: **OX-ML**, correspondiente al estrato superficial bien oxigenado, con valores próximo a la saturación del aire; **OMZ-UB** correspondiente al gradiente superior de O<sub>2</sub> (oxiclina), en cuya base se ubica el borde superior de la OMZ (isolínea de 45 μM O<sub>2</sub>) (Escribano *et al.*, 2009; Hidalgo *et al.*, 2005; Morales *et al.*, 1999); **OMZ-UC** correspondiente al límite superior del núcleo de la OMZ, donde se localizaron las concentraciones más bajas de O<sub>2</sub>; **OMZ-LC** correspondiente al límite inferior del núcleo de la OMZ; y **OMZ-LW** correspondiente límite inferior donde las condiciones de O<sub>2</sub> parecen restaurarse un gradiente de O<sub>2</sub>.

**Tabla 2** Intervalos de profundidad definidos para los arrastres de la multinet, los cuales representan los microhábitats distintivos caracterizados por la profundidad y concentración de oxígeno específica en cada estrato frente al norte de Chile, durante los cruceros: Lowphox I (LP-I), primavera de 2015 y Lowphox II (LP-II), verano de 2018.

Intervalos de profundidad (m)	Cruceros oceanográficos		Estratos/microhábitats	concentración de O <sub>2</sub>	Referencias
<b>0-30</b>	LP-I	LP-II	OX-ML	>200 μM -45μM	Capa óxica (Paulmier <i>et al.</i> , 2006).
<b>30-90</b>	LP-I	LP-II	OMZ-UB	45 μM -20 μM	Isolina de 45 μM O <sub>2</sub> definida como el límite superior de la ZMO (Escribano <i>et al.</i> , 2009; Hidalgo <i>et al.</i> , 2005; Escribano <i>et al.</i> , 2004; morales <i>et al.</i> , 1999)
<b>90-150</b>	LP-I	LP-II	OMZ-UC	< 20 μM - 1μM	núcleo de la ZMO (Paulmier <i>et al.</i> , 2006).
<b>150-400</b>	LP-I	LP-II	OMZ-LC	1 μM - 20 μM	
<b>400-600</b>	LP-I	-	OMZ-LW	> 20 μM	Gradiente inferior (Paulmier <i>et al.</i> , 2006).
<b>400-800</b>	-	LP-II			

Una vez abordo, las muestras fueron transferidas a frascos etiquetados de 500 mL, y tratadas inmediatamente con el método de tinción de rojo neutro (Elliott y Tang, 2009), para el análisis cuantitativo y estimaciones de mortalidad parcial. Dependiendo de la concentración de organismos en las muestras el procedimiento básico de tinción con rojo neutro consistió en

añadir de 2 a 4 ml de la solución stock de Rojo Neutro por cada 1000 ml del volumen de la muestra de zooplancton, por un periodo de 10 minutos (Elliott y Tang, 2009). Posteriormente, las muestras fueron enjuagadas con agua de mar filtrada para remover el exceso de tinción, y preservadas con formalina neutralizada con acetato de sodio al 4% (Elliott y Tang, 2009 modificado por Yanez, 2009). Esta metodología ha sido ampliamente utilizada en terreno para análisis de zooplancton (Yáñez *et al.*, 2012, 2018). Esto simplifica el trabajo y facilita distinguir visualmente signos de daño o descomposición de los organismos para una correcta estimación de la sobrevivencia, disminuyendo los tiempos de análisis y además la subjetividad producida por la variabilidad del observador.

Para determinar el contenido de proteínas, la actividad ETS y la fluorescencia intestinal de las muestras de zooplancton obtenidas en un segundo arrastre fueron fraccionadas a través de tamices en cuatro clases de tamaño: >2 mm (macrozooplancton), 2-1 mm (mesozooplancton grande), 1-0.5 mm (mesozooplancton mediano) y 0.5 a 0.3 mm (mesozooplancton pequeño). Los organismos de cada fracción se colocaron en tubos Eppendorf y posteriormente se congelaron con N líquido (-196°C). En el laboratorio las muestras fueron almacenados a -80°C en la oscuridad para los análisis correspondientes.

### ***Muestreo zooplanctónico para muestras vivas***

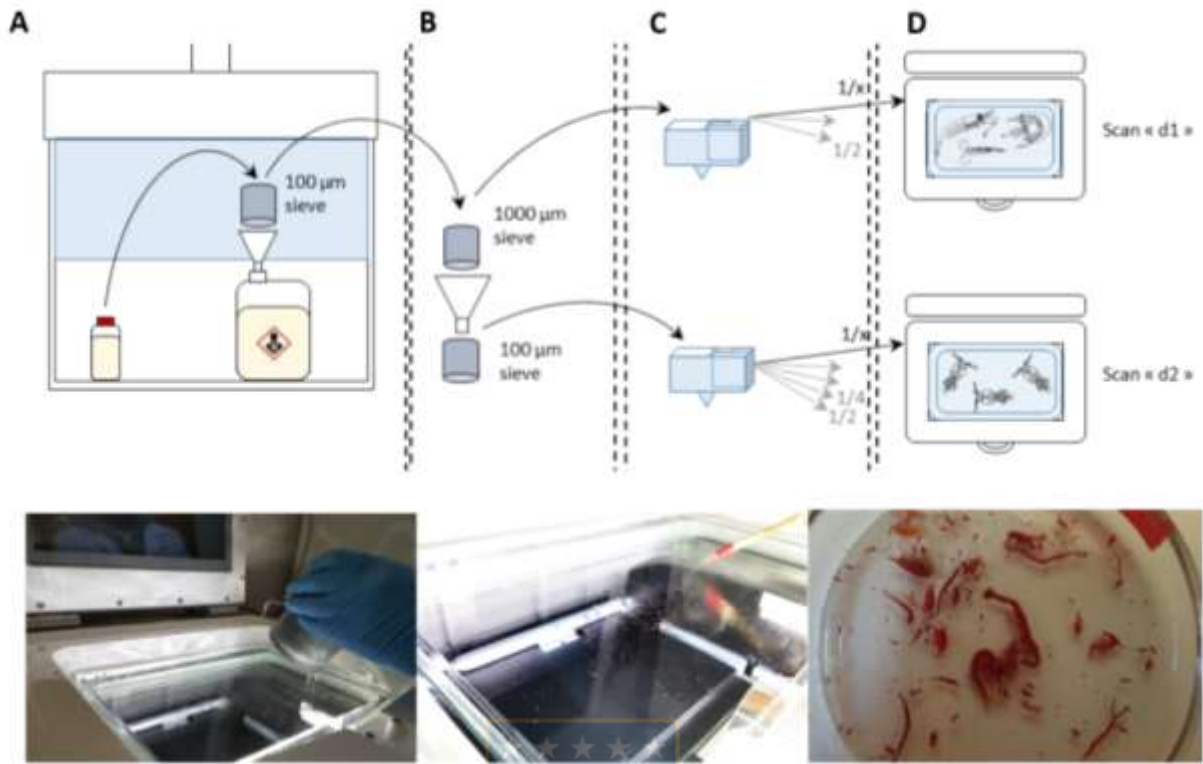
Para las actividades experimentales, muestras vivas de zooplancton fueron obtenidas en el día y la noche durante el Crucero Lowphox II. Los muestreos se hicieron mediante arrastres verticales utilizando una red WP-2 con una apertura de ojo de malla de 200  $\mu\text{m}$  y 0.25 m<sup>2</sup> de abertura de boca. Con el objetivo de obtener una muestra representativa de la comunidad zooplanctónica migrante en la capa hipóxica los arrastres durante se realizaron desde 250 m hasta la superficie, en tanto que en la noche se realizaron en la capa superficial normóxica desde los 40 m hasta la superficie.

### 3.3. Trabajo de Laboratorio

#### **Objetivo 1: Determinar la composición taxonómica y distribución vertical del zooplancton migrante**

##### **3.3.1. Composición Taxonómica y medición de tamaño**

Para caracterizar la composición taxonómica del zooplancton migrante, 168 submuestras obtenidas con la Multinet en los cruceros seleccionados para este estudio fueron escaneadas y digitalizadas a una resolución de 2400 dpi, utilizando como método automatizado de identificación el sistema de análisis de imágenes digitales integrado ZooScan Hydroptic y el programa de procesamiento ZooProcess (Gorsky *et al.*, 2010). Este sistema utiliza algoritmos de identificación de formas, así como conjuntos de entrenamiento específicos que permiten la determinación de categorías taxonómicas del zooplancton, en un proceso más rápido y con menos esfuerzo. En general el porcentaje de error de la clasificación automática en comparación con la clasificación manual bajo microscopio estereoscópico en muestras pareadas es bajo (Hernández-León y Montero, 2006). Para una mejor representación de los organismos grandes o raros, las submuestras fueron tamizadas a través de una malla de 1000  $\mu\text{m}$  en dos fracciones de tamaño dependiendo de la densidad de las muestras. Posteriormente, cada fracción de tamaño se dividió nuevamente por separado con un separador Motoda hasta que la concentración de zooplancton se diluyó lo suficiente para evitar el contacto entre los organismos (**Fig. 5**). Una vez que las muestras fueron digitalizadas y clasificadas en cada categoría taxonómica, se validó manualmente cada imagen para asegurarse de que cada grupo identificado correspondiera a la categoría que se asignó automáticamente.



**Figura 5.** Procedimiento para el análisis de muestras de zooplancton mediante el sistema de análisis de imágenes digitales integrado ZooScan Hydroptic: A) remoción del agua de mar y formalina, B) tamizaje de la muestra en dos fracciones de tamaño, C) fraccionamiento de la muestra y D) escaneo de ambas fracciones ("d1" y "d2").

### 3.3.2. Abundancia

Para las estimaciones de abundancia los organismos en cada estrato fueron enumerados, medidos y clasificados en 27 grupos taxonómicos (**Tabla 3**), mediante el método automatizado ZooProcess. A partir del número de viñetas validadas en las muestras de Zooscan, teniendo en cuenta la fracción escaneada y el volumen muestreado de los arrastres de la red la abundancia total o de cada grupo taxonómico fue calculada mediante la siguiente ecuación:

$$Abundancia/m^3 = \frac{N \cdot S}{Vol} \quad (1)$$

Donde, N es el número de individuos con la misma identificación (por ejemplo, en la última columna escrita "copépodo"), S es la fracción escaneada de la muestra y Vol es el volumen de la muestra. La abundancia integrada en el estrato ( $\text{ind. m}^{-2}$ ) se obtuvo después multiplicando el valor de abundancia por el grosor del estrato. Se utilizaron cinco clases de tamaño, basadas en el diámetro esférico equivalente (ESD), para calcular la abundancia y la biomasa de zooplancton por muestra: dos clases de tamaño pequeño (0,3–0,5 mm y 0,5–1 mm), una clase de tamaño intermedio (1–2 mm) y dos clases de gran tamaño (2–5 mm, > 5 mm).

### **3.3.3. Biomasa**

Las estimaciones de biomasa para los análisis cuantitativos se realizaron utilizando el valor de área ( $\text{mm}^2$ ) o volumen ( $\text{mm}^3$ ) obtenidos para cada individuo en los diferentes grupos taxonómicos a través del sistema integrado ZooScan. Estos valores fueron transformados a peso seco utilizando ecuaciones de regresión publicadas (Tabla 3), las cuales relacionan el tamaño, área o volumen del organismo con el peso seco individual. Las conversiones de unidades de masa entre el peso seco (DW) y el contenido de carbono (C) se realizaron utilizando factores de conversión promediados obtenidos para diferentes grupos de zooplancton (Kiørboe, 2013) e ictioplancton (Childress y Nygaard, 1973) (Tabla 3). La biomasa individual ( $\mu\text{g C ind}^{-1}$ ) calculada dentro de cada categoría taxonómica identificada por ZooScan permitió estimar la biomasa total por taxón ( $\text{mg C m}^{-3}$ ) durante el día y la noche en cada estación y estratos de profundidad. Los valores integrados de biomasa por estratos de profundidad ( $\text{mg C m}^{-2}$ ) y taxones se calcularon multiplicando estos valores por el espesor de los estratos (m).

**Tabla 3.** Ecuaciones de regresión entre el área corporal y el peso seco (DW) (Lehette y Hernández-León, 2009; Marcolin *et al.*, 2015) para estimar la biomasa con la información generada por el ZooScan. Los factores de conversión utilizados para la estimación de biomasa para 27 grupos taxonómicos se extrajeron de Kiørboe (2013) y Childress y Nygaard (1973).

Grupos	Acrónimo	a	b	Tamaño	Factor de conversión (C:DW)
Anfípodos	AM	49.58	1.48	Área	0.345
Anélidos	AN	43.38	1.54	Área	0.299
Apendicularia	AP	2.62E-08	2.83	Longitud del tronco	0.407
Larvas de Briozoo	BRY	43.38	1.54	Área	0.432
Quetognatos	CH	23.45	1.19	Área	0.367
Ctenóforos	CT	43.38	1.54	Área	0.051
Copépodos Pequeños	SC	45.25	1.59	Área	0.48
Copépodos grandes	LC	45.25	1.59	Área	0.48
<i>Acartia</i> Sub C	AC	45.25	1.59	Área	0.48
Eucalanidae C	EC	76.71	0.63	Área	0.48
Decápodos	DE	49.58	1.48	Área	0.419
Eufáusidos	EU	49.58	1.48	Área	0.419
Huevos de peces	FE	1.40E-10	1	Volumen	0.407
Foraminíferos	FO	89	1	Volumen	0.407
Gasterópodos	GA	43.38	1.54	Área	0.227
Hidrozoos	HY	43.17	1.02	Área	0.132
Ictioplancton	IC	43.38	1.54	Área	0.438
Larva de Decápodos	DL	43.38	1.54	Área	0.419
Larva de Equinodermos	EL	43.38	1.54	Área	0.407
Larva Nauplios	NL	43.38	1.54	Área	0.407
Larva de Cirrípedio	CL	43.38	1.54	Área	0.407
Ostrácodos	OS	99.46	1.28	Área	0.369
Platelmintos	PL	43.38	1.54	Área	0.407
Terópodos	PT	43.38	1.54	Área	0.289
Radiolarios	RA	43.38	1.54	Área	0.407
Salpas	SA	4.03	1.24	Área	0.109
Sifonóforos	SI	43.17	1.02	Área	0.109



### 3.3.4. Biomasa Migrante

La biomasa por peso seco derivada del zooscan fue utilizada para el cálculo de biomasa migrante, la cual se calculó como la diferencia entre los valores de biomasa diurna y nocturna en el estrato superior entre 0 y 90 m, el cual corresponde al estrato localizado por encima de la oxiclina. Los valores negativos obtenidos de esta sustracción fueron entonces integrados y corresponden a la biomasa migrante que alcanzó la capa epipelágica durante la noche, incluidos los organismos que habitan por encima y por debajo de la oxiclina.

**Objetivo 2: Determinar los índices de migración del zooplancton y su relación con la estructura de tamaño.**

### 3.3.5. Índices de Migración Vertical

#### *Profundidad Media Ponderada*

Para el análisis de la distribución vertical de los organismos colectados se calculó la profundidad Media Ponderada del Zooplancton (PMPZ) para cada categoría taxonómica durante el día y la noche de acuerdo con Andersen *et al.* (2004), que incluye la variabilidad del espesor en cada estrato. Los datos fueron procesados por medio de software especializados (MATLAB 2016).

$$PMPZ = \frac{\sum (ni * zi * di)}{\sum (ni * zi)}, \quad (2)$$

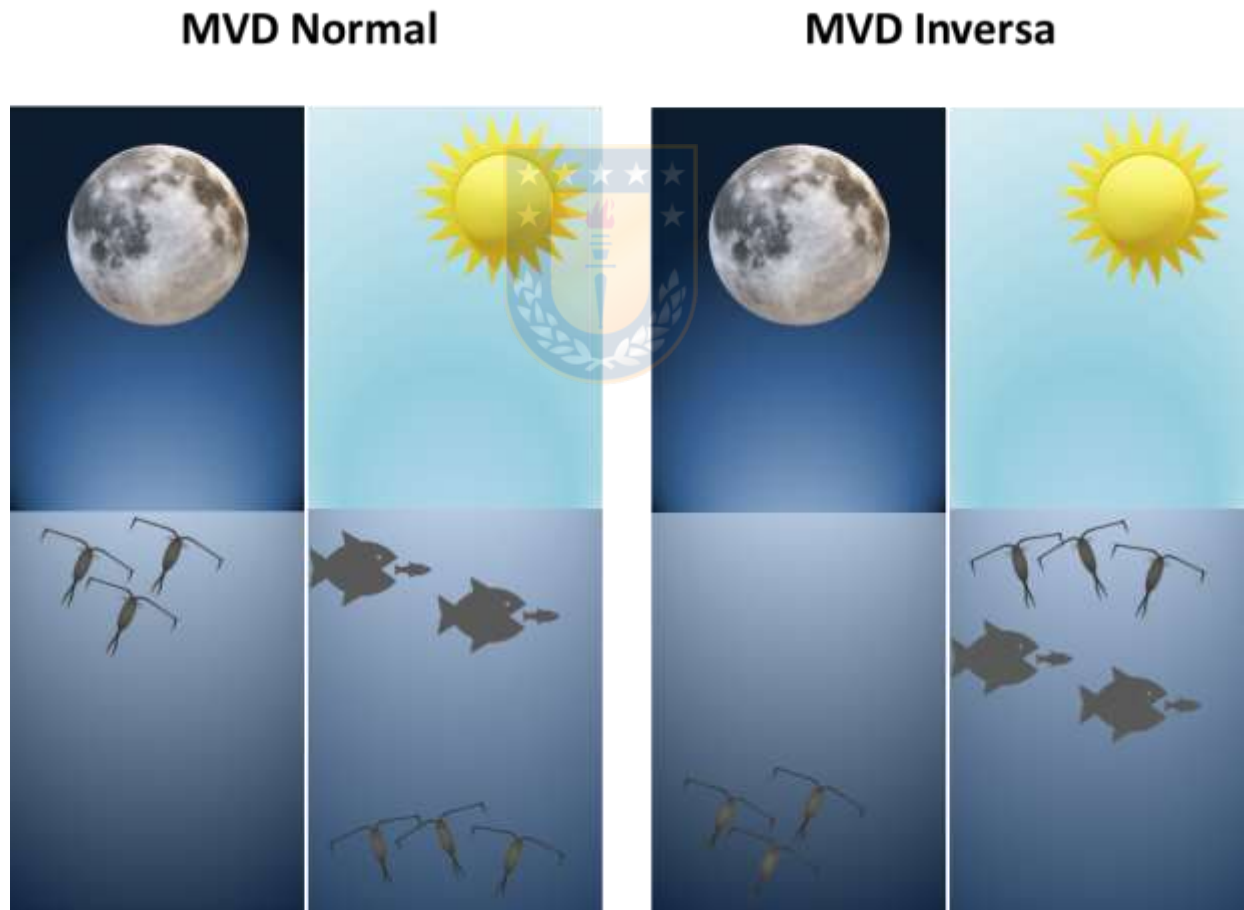
Dónde:  $ni$  es la densidad de la población  $i$  (ind./1000 m<sup>3</sup>),  $di$  es la profundidad de la muestra  $i$ , que se considera como el punto medio de cada capa de profundidad y  $zi$  que representa el espesor del estrato.

#### *Amplitud de Migración*

La amplitud de migración vertical ( $\Delta MVD$ ) se estimó como la diferencia entre la PMPZ durante el día y la noche para cada taxón ( $i$ ).

### *Comportamiento de Migración*

Para determinar el comportamiento de migración vertical diaria (MVD) se analizó la diferencia de los valores promedios de PMPZ entre el día y la noche para cada taxón. Los valores positivos se categorizaron como MVD normal (ascienden a la superficie en la noche y en el día permanecen en sus profundidades de residencia) y los valores negativos como MVD inverso (Durante la noche permanecen en sus profundidades de residencia y ascienden durante el día) (**Fig. 6**). Los individuos que ocuparon el mismo estrato de profundidad de día y de noche, ya sea cerca de la superficie o en profundidad, fueron considerados no migratorios según (Ohman, 1990).



**Figura 6.** Esquema del Comportamiento de migración vertical del zooplancton.

### **Objetivo 3: Estimar tasas metabólicas del zooplancton migrante y su contribución al flujo de carbono.**

Con el fin de estimar las tasas metabólicas y flujo activo de carbono de la comunidad zooplanctónica, experimentos de incubación, así como análisis enzimáticos fueron realizados con las muestras de zooplancton obtenidas durante el crucero Lowphox II detallados en la sección 3.2.2

#### **3.3.6. Experimentos de incubación**

##### ***Respiración***

Los datos de los experimentos de la actividad respiratoria del sistema de transporte de electrones (ETS) en el zooplancton correspondientes al crucero Lowphox II fueron recolectados en el marco del Proyecto FONDECYT Postdoctoral No. 3180352 adjudicado al Dr. Fernández-Urruzola, y parcialmente publicados en Fernández-Urruzola *et al.* (submitted).

Los experimentos de respiración consistieron en incubaciones de las muestras obtenidas con la red WP-2 de acuerdo con lo descrito en la *sección 3.2.2*. Una vez obtenida la muestra, el contenido del copo fue fraccionado cuidadosamente a través de tamices en cuatro clases de tamaño (>2 mm, 2-1 mm, 1-0.5 mm y 0.5 a 0.3 mm), los cuales se colocaron en un recipiente con agua de mar filtrada para su aclimatación a temperatura superficial *in situ* durante una hora.

Posteriormente los organismos activos y sanos de cada fracción fueron cuidadosamente transferidos mediante sifonamiento a botellas de vidrio (volumen de 250 ml), equipadas con tapones de silicona, las cuales se usaron como cámaras experimentales de incubación, estas botellas fueron llenadas con agua de mar oxigenada y filtrada (0,2 µm). Las incubaciones se realizaron durante periodos de tiempo de 2 a 4 horas y a temperatura superficial (*in situ*). El número de organismos por botella dependió de su abundancia en cada fracción de tamaño . Se realizaron tres réplicas por cada fracción y un experimento control (sin organismos), conteniendo sólo agua de mar filtrada para controlar posibles cambios de oxígeno durante las incubaciones. Terminada la parte experimental, los organismos se colocaron cuidadosamente en tubos Falcon o crioviales y se congelaron con nitrógeno (N) líquido (-196°C). Posteriormente

en el laboratorio estos fueron almacenados a  $-80^{\circ}\text{C}$  en la oscuridad para el análisis ETS. La diferencia de oxígeno entre el control y los recipientes del experimento proporcionó los valores para determinar el consumo de oxígeno.

### ***Ingestión***

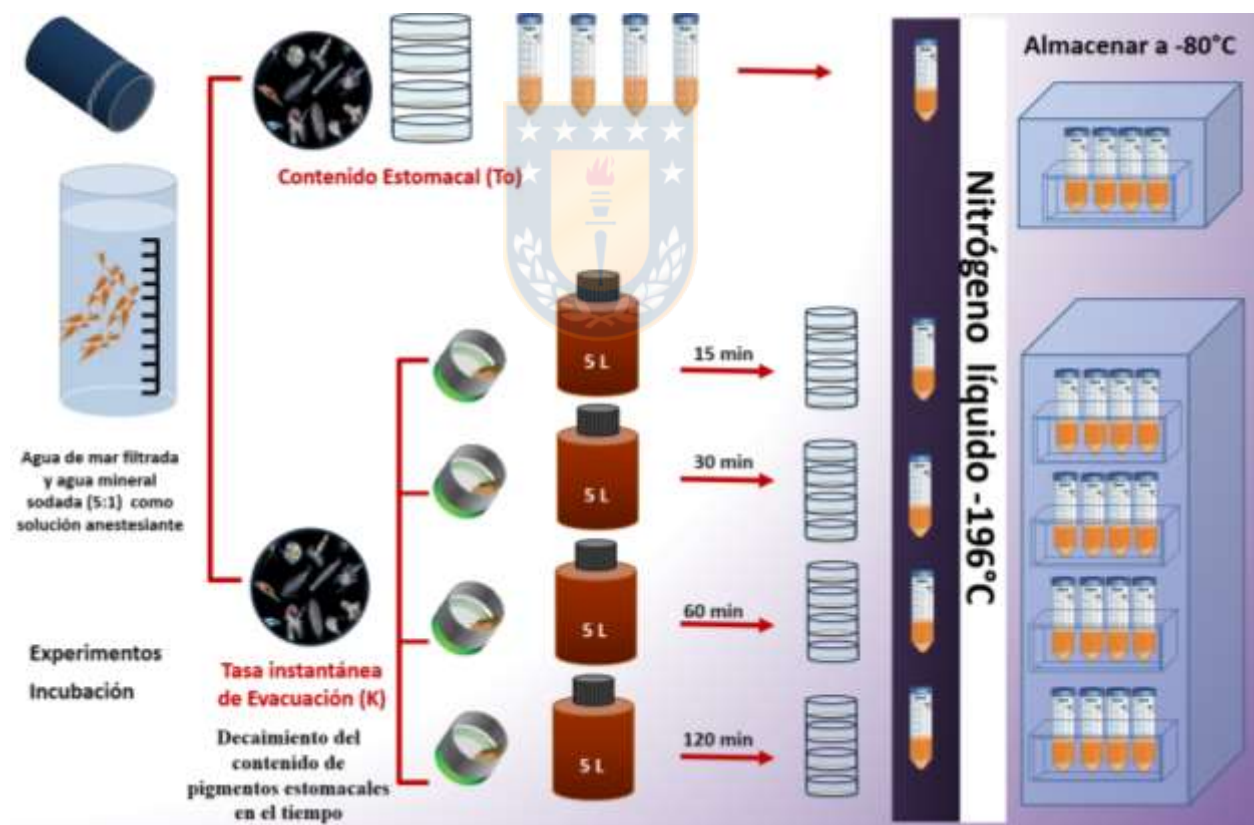
Para medir la tasa de ingestión se realizaron experimentos de incubación con las muestras obtenidas con la red WP-2 de acuerdo con lo descrito en la sección 3.2.2. Una vez obtenida la muestra el contenido del copo se colocó en un recipiente graduado con agua de mar filtrada (GF/C) y agua mineral sodada en proporción 5:1 como solución anestésica según Escribano *et al.* (2017) y se dividió en dos submuestras de forma cuidadosa y rápidamente para evitar pérdidas por defecación y foto-descomposición de los pigmentos. Estas submuestras fueron fraccionadas en cuatro clases de tamaño ( $>2$  mm, 2-1 mm, 1-0.5 mm y 0.5 a 0.2 mm).

Una submuestra se utilizó para el análisis contenido estomacal ( $T_0$ ), y se filtró a través de un tamiz de  $200\ \mu\text{m}$ . Los organismos retenidos en el tamiz fueron inmediatamente transferidos a tubos Falcon cubiertos con papel aluminio y posteriormente congelados en N-Líquido ( $-196^{\circ}\text{C}$ ) y almacenados a  $-80^{\circ}\text{C}$  en la oscuridad para el análisis. La segunda submuestra se utilizó para experimentos de incubaciones cortas con el fin de estimar la tasa de evacuación ( $k$ ), para lo cual se dividió la submuestra cuidadosamente en cuatro partes iguales. Las cuatro submuestras fueron transferidas a contenedores (5 L) con agua de mar filtrada ( $0.2\ \mu\text{m}$ ) y mantenidas en oscuridad a temperatura *in situ*, durante 15, 30, 60 y 120 minutos. Después de cada tiempo de incubación las muestras fueron filtradas, congeladas en N-Líquido ( $-196^{\circ}\text{C}$ ) y almacenadas a  $-80^{\circ}\text{C}$  en la oscuridad para su posterior análisis. Se realizaron 2 réplicas por cada fracción (**Fig. 7**).

### ***Análisis en el laboratorio y cálculos***

Una vez en el laboratorio, las submuestras fraccionadas fueron descongeladas para su análisis. En condiciones de baja luz cada submuestra se homogeneizó y posteriormente se centrifugó a 4000 rpm a  $0^{\circ}\text{C}$  durante 10 min. Dos alícuotas fueron destinadas para el análisis de proteína y fluorescencia intestinal como se describe a continuación. Del sobrenadante del homogeneizado de la muestra se tomó una alícuota de 1 ml la cual se utilizó para los cálculos

de biomasa expresada como contenido en proteínas según el método de Lowry-SDS (Cadman *et al.*, 1979). Una alícuota del homogeneizado de la muestra fue utilizada para preparar una dilución en agua bidestilada. A 100  $\mu\text{l}$  de esta dilución se le añadió 500  $\mu\text{l}$  de Rutter's-SDS. Después de 10 minutos fue adicionado 50  $\mu\text{l}$  del reactivo Folin y se dejó transcurrir la reacción a temperatura ambiente durante 40 minutos en oscuridad. Posteriormente, se realizaron las lecturas de absorbancia a 750 nm en un espectrofotómetro con cubetas. En cada determinación se realizó una recta de calibración (con valores comprendidos entre 0 y 500  $\mu\text{g/ml}$ ), utilizando albumina bovina (BSA) como estándar. Los valores de proteína se convirtieron a peso seco (DW) utilizando una razón DW/prot de 2,49 para el zooplancton de aguas subtropicales (Hernández-león *et al.*, 2019). El peso seco se convirtió en unidades de carbono asumiendo que el carbono es el 40% del peso seco (Dam y Peterson, 1993).



**Figura 7.** Experimentos de incubación para las estimaciones de contenido intestinal y tasa de evacuación.

Para el análisis de fluorescencia intestinal, 1 ml del homogenizado de cada submuestra se colocó en tubos de vidrio (ferrados con papel aluminio para evitar la exposición a la luz) con 10 ml de acetona al 90%, e inmediatamente se almacenaron por un periodo de 24 horas a -20 °C en total oscuridad. Transcurrido este periodo, se midió la fluorescencia de las submuestras antes y después de su acidificación con tres gotas de HCl al 10%. Las lecturas fueron realizadas con un fluorómetro (Turner Design Trilogy -TD 040) previamente calibrado con un estándar de clorofila pura. Los pigmentos se calcularon con las ecuaciones dadas por Strickly y Parsons (1972) ligeramente modificadas por (Hernández-León *et al.*, 2001):

$$\text{Clorofila} = \mathbf{k} (f_o - f_a) \text{ mg}^{-1} \text{ proteina} \quad (3)$$

$$\text{Pheopigmentos} = \mathbf{k} (R f_a - f_o) \text{ mg}^{-1} \text{ proteina} \quad (4)$$

donde k es la constante de calibración del instrumento,  $f_o$  y  $f_a$  son las lecturas de fluorescencia antes y después de la acidificación, y R es el coeficiente de acidificación. La concentración de pigmento intestinal en este estudio se refiere a la adición de clorofila y feopigmentos. Debido a que la clorofila ingerida se transforma en el intestino de los organismos a feoforbidos (Wilson *et al.*, 1987), estos valores fueron corregidos aplicando un valor de background de fluorescencia (a veces denominada ruido de fluorescencia) de 0.1  $\mu\text{g}$  de pigmentos intestinales por g de peso húmedo (WW) estimado para eufáusidos por Wilson *et al.* (1987), estos valores fueron transformados a peso seco usando una relación DW/WW de 0.2 (Mauchline, 1969).

El cambio en la concentración de pigmento en el intestino de los organismos en los diferentes tiempos se ajustó al modelo exponencial, según la ecuación de Dagg y Wyman (1983):

$$\mathbf{GC}_t = \mathbf{GC}_0 * e^{-kt} \quad (5)$$

$$\mathbf{I} = \mathbf{GC}_0 * \mathbf{k} \quad (6)$$

Dónde:  $\mathbf{GC}_t$  es el contenido intestinal en el intervalo de tiempo t;  $\mathbf{GC}_0$  el contenido intestinal en el tiempo inicial ( $\mu\text{g}$  Chl-a equivalente a proteina<sup>-1</sup>); k: la tasa de evacuación expresada en unidades de tiempo (decaimiento del contenido intestinal, min<sup>-1</sup>). Finalmente, las

tasas de ingestión (I) para cada fracción se calcularon utilizando las tasas de evacuación estimadas previamente, bajo el supuesto de que se elimina una proporción constante del contenido intestinal por unidad de tiempo, según la ecuación de Dagg y Wyman (1983):

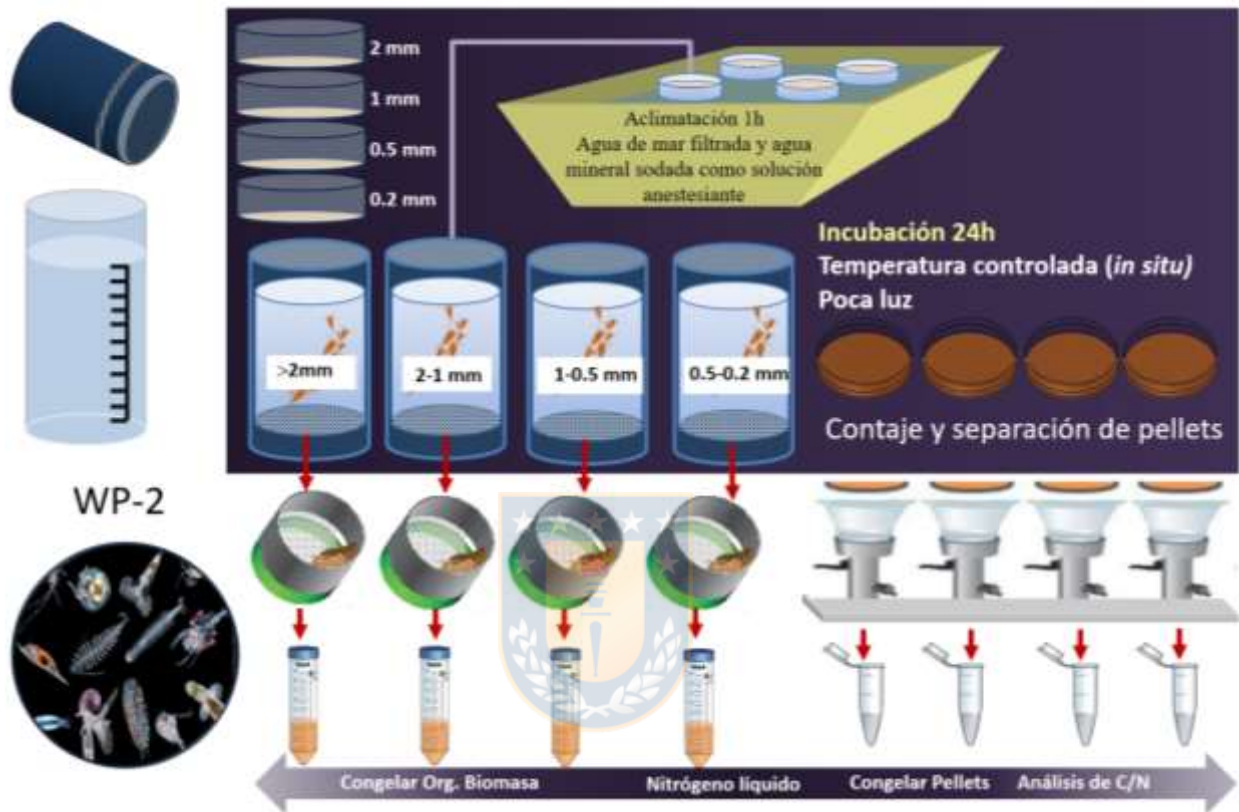
### ***Egestión***

Para medir la tasa de ingestión se realizaron experimentos de producción de pellets fecales (PPF) con las muestras obtenidas con la red WP-2 de acuerdo con lo descrito en la sección 3.1.

Una vez a bordo el contenido del copo fue cuidadosamente fraccionado a través de tamices en cuatro clases de tamaño (>2 mm, 2-1 mm, 1-0.5 mm y 0.5 a 0.2 mm). Cada fracción de tamaño fue colocada en recipiente con agua de mar a temperatura superficial *in situ* para su aclimatación durante 1 hora. Posteriormente los organismos activos y sanos de cada fracción fueron cuidadosamente transferidos mediante sifonamiento a cámaras de producción de pellets fecales (fecatrones). Los fecatrones se construyeron de acuerdo al diseño propuesto Juul-Pedersen *et al.* (2006) con ligeras modificaciones y consistieron en dos contenedores de plástico anidados uno sobre otro, con capacidad de 1 L. El contenedor interno con un fondo de malla de 200  $\mu\text{m}$ , se suspendió dentro de un segundo contenedor cerrado a una distancia con el fondo de 2 cm, y lleno con agua de mar oxigenada y filtrada (0.2  $\mu\text{m}$ ). Este diseño permitió que los pellets fecales se sedimenten en el segundo contenedor inferior, evitando la coprofagia o la fragmentación por organismos zooplanctónicos (Juul-Pedersen *et al.*, 2006; Urban-Rich *et al.*, 1994). Las incubaciones se realizaron durante periodos de tiempo de 24 horas y a temperatura controlada (*in situ*). El número de organismos por botella dependió de su concentración en la fracción de tamaño (4-50 individuos). Dos réplicas fueron realizadas por cada fracción (**Fig. 8**).

Terminada la parte experimental los organismos retenidos en el contenedor interno fueron transferidos a tubos Falcon; congelados en N líquido ( $-196^{\circ}\text{C}$ ) y almacenados a  $-80^{\circ}\text{C}$  y en la oscuridad para las estimaciones de biomasa por peso seco. En tanto que los pellets presentes en contenedor externo del fecatrón fueron tamizados con una malla de 20  $\mu\text{m}$  para recoger los pellets fecales para el análisis carbono orgánico particulado (COP). Los pellets fueron

enjuagados con agua de mar filtrada de 0,2  $\mu\text{m}$ , contados y luego colocados en un sistema de filtración utilizando filtros (GF/F) previamente pesados y muflados (0.25 mm de diámetro).



**Figura 8.** Experimentos de incubación para la estimación de tasa de egestión.

Los filtros se colocaron en tubos Eppendorf y se congelaron con N líquido ( $-196^{\circ}\text{C}$ ) y posteriormente se almacenaron a  $-80^{\circ}\text{C}$  en la oscuridad. Un filtro control de la muestra se colocó encima de un segundo filtro de respaldo blanco durante la recolección y el enjuague de los gránulos. Este filtro de respaldo en blanco se trató de la misma manera que el filtro de muestra y se usó para corregir el filtro y el error de la máquina.



### ***Análisis en el laboratorio y cálculos***

En el laboratorio, las muestras con los organismos fueron descongeladas para la análisis de biomasa por peso seco utilizando el procedimiento descrito por (Lovegrove, 1966). Cada submuestra fue colocada en un filtro previamente pesado y muflado (GF/F) y pasada a través de un sistema de filtración. Posteriormente las muestras fueron secadas a 60°C por un periodo de 24 horas. Los filtros con las muestras fueron entonces pesados en una microbalanza. El peso seco se convirtió en unidades de carbono asumiendo que el carbono es el 40% del peso seco (Dam y Peterson, 1993).

Para el análisis de C/N en los pellets fecales, los filtros con las muestras de pellet obtenidos con la red WP2 fueron enviados al Laboratorio de isotopos estables y bioquímica de la Pontificia Universidad Católica de Chile, el cual realizo las estimaciones con un espectrómetro de masas de relaciones isotópicas (IRMS), Thermo delta acoplado a un analizador elemental Flash EA 2000. La tasa promedio de producción de pellets se calculó sustrayendo los pellets fecales ( $\mu\text{g C}$ ) del control de los pellets encontrados en los frascos experimentales y dividiendo este valor por la biomasa ( $\mu\text{g C}$ ) multiplicada por el tiempo de incubación (24 horas) en cada fracción de tamaño según Juul-Pedersen *et al.* (2006).

### ***Mortalidad Parcial***

Para las estimaciones de mortalidad parcial, las muestras de zooplancton obtenidas con la multinet de acuerdo a lo descrito en la sección 3.1 fueron analizadas y clasificadas de acuerdo a la técnica de la tinción de rojo neutro (Elliott y Tang, 2009; modificada por Yáñez, 2009). En el laboratorio las muestras preservadas se acidificaron a  $\text{pH} < 7$  para activar la coloración dentro de los organismos. La acidificación se realizó usando una solución ácida, 1 ml de HCl por 10 ml de la muestra. Las muestras fueron analizadas con un estereoscopio de disección Carl Zeiss (Modelo: Discovery.V8), procurando evitar una iluminación excesiva. Los organismos fueron entonces identificados, cuantificados y separados como organismos vivos (organismos teñidos de rojo) y como muertos aquellos no teñidos (incolores) (**Fig. 9**).

Para las estimaciones de biomasa se siguió el método de Lovegrove (1966). Cada muestra de organismos vivos, muertos y detrito fue colocada en un filtro previamente pesado y muflado (GF/F) y pasada a través de un sistema de filtración. Posteriormente las muestras fueron secadas a 60°C por un periodo de 24 horas. Los filtros con las muestras fueron entonces pesados en una microbalanza. El peso seco se convirtió en unidades de carbono asumiendo que el carbono es el 40% del peso seco (Dam y Peterson, 1993).

Posteriormente, los perfiles de biomasa nocturna fueron restados de la biomasa diurna para cada categoría (vivos, muertos, detritos) e integrados entre 150 y 0 m con el fin de obtener la biomasa migrante total asociada a cada categoría. En orden de obtener la fracción de biomasa muerta de la comunidad migrante los valores negativos de biomasa muerta obtenidos de la sustracción día-noche fueron integrados entre 800-150 m y comparados con el valor de la biomasa migrante total.



**Figura 9.** Estimaciones de mortalidad parcial en muestras de zooplancton obtenidas durante el crucero Lowphox II en febrero de 2018.

### 3.3.7. Flujos Activos de Carbono

Para evaluar la biomasa proteica, el flujo de C respiratorio y el flujo intestinal del zooplancton migrante, muestras de zooplancton fraccionadas por tamaño y obtenidas con la multinet (**sección 3.2.2**) fueron homogeneizadas con un triturador de tejido de vidrio-teflón (2000 rpm, 2 min). Posteriormente las muestras fueron centrifugadas a 4000 rpm durante 10 minutos a una temperatura de 0°C e inmediatamente dividida tres alícuotas con una micropipeta para los respectivos análisis.

#### ***Biomasa Proteica***

La biomasa de zooplancton expresada como contenido en proteínas se determinó según el método de Lowry-SDS (Cadman *et al.*, 1979). Una alícuota del homogeneizado de la muestra fue utilizada para preparar una dilución en agua bidestilada. A 100 µl de esta dilución se le añadió 500 µl de Rutter's-SDS. Después de 10 minutos fue adicionado 50 µl del reactivo Folin y se dejó transcurrir la reacción a temperatura ambiente durante 40 minutos en oscuridad. Posteriormente, se realizaron las lecturas de absorbancia a 750 nm en un espectrofotómetro con cubetas de un centímetro de paso de luz (**Fig. 10**).

En cada determinación se realizó una recta de calibración (con valores comprendidos entre 0 y 500 µg/ml), utilizando albumina bovina (BSA) como estándar. Los valores de proteína se convirtieron a peso seco (DW) utilizando una razón **DW/prot de 2,49** para el zooplancton de aguas subtropicales (Hernández-león *et al.*, 2019 a). El peso seco se convirtió en unidades de carbono asumiendo que el carbono es el 40% del peso seco (Dam y Peterson, 1993).



**Figura 10.** Análisis de contenido de proteína estimado espectrofotométricamente.

Para las estimaciones de biomasa migrante, los perfiles de biomasa nocturna en cada estrato fueron restados de sus respectivos perfiles diurnos. Posteriormente, se integraron los valores negativos entre 0 a 150 m, los cuales representaron la biomasa migrante que alcanzó la capa eufótica durante la noche.

### **Flujo intestinal**

Una primera alícuota del homogeneizado elaborado para el análisis de proteína y actividad ETS de las muestras obtenidas con la multinet se colocó en un tubo de ensayo con 10 ml de acetona al 90% y posteriormente fue almacenado a  $-20^{\circ}\text{C}$  (24 h) para la extracción de pigmentos intestinal. Posteriormente, la fluorescencia de las muestras se midió realizando lecturas antes y después de la acidificación con tres gotas de HCl al 10% en un fluorómetro (Turner Design Trilogy TD 040) previamente calibrado con clorofila pura. Los pigmentos se calcularon de acuerdo con las ecuaciones 3 y 4.

La concentración de pigmento intestinal en este estudio se refiere a la adición de clorofila y feopigmentos. No se hizo ninguna corrección por la pérdida de pigmento, pero se corrigió el background de fluorescencia (los pigmentos observados en la exocutícula de los crustáceos y el contenido residual del intestino) de organismos altamente pigmentados en profundidad. Se calculó la fluorescencia intestinal asumiendo que toda la biomasa migrante presentaba un background de fluorescencia medida en eufáusidos por Willason and Cox (1987) de 0.1  $\mu\text{g}$  de pigmentos por g de peso húmedo y asumiendo que el peso seco era 20% del peso húmedo.

Finalmente, el flujo intestinal se calculó restando los promedios diurnos y nocturnos para cada intervalo de profundidad para dar valores negativos o positivos que muestran aumentos en la biomasa y fluorescencia intestinal durante la noche o el día, respectivamente. La integral de los valores positivos en la zona mesopelágica (150 - 800 m de profundidad) se consideró como el flujo activo durante un tiempo de residencia de 12 h en profundidad. La biomasa migrante se calculó como la diferencia entre los valores de biomasa diurna y nocturna en los 150 m superiores. Suponiendo que no hay alimentación de pigmento en profundidad, no hay degradación del pigmento, no hay interferencia de otros pigmentos en nuestras mediciones de clorofila y feopigmentos, se utilizó una relación carbón/pigmento de 30 (Vidal, 1980).

### ***Actividad ETS y Flujo respiratorio***

La actividad ETS se midió siguiendo el método de Kenner y Ahmed (1975). Los detalles del procedimiento se presentan en Maldonado *et al.* (2012). La actividad ETS se estimó espectrofotométricamente a 490 nm con una línea de base de turbidez de 750 nm. Las tasas de respiración fueron estimadas desde la actividad ETS usando una razón R/ETS de 0.56 determinada en una comunidad zooplanctónica de un sistema de surgencia similar al del área de estudio (Fernández-Urruzola *et al.*, 2014).

Para estimar el flujo respiratorio ( $\mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), los valores positivos obtenidos de la sustracción de los perfiles de respiración ( $\mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ ) día menos noche entre 150-800 (considerada como la profundidad de residencia de los migrantes) se integraron y dividieron por la biomasa integrada en la misma profundidad. Esta respiración específica fue entonces

multiplicada por la biomasa migrante para obtener el flujo respiratorio de la comunidad migrante en profundidad. También se asumió un tiempo de residencia en profundidad de 12 h. Para convertir la respiración en unidades de carbono, se utilizó un cociente respiratorio ( $\text{CO}_2$  respirado/ $\text{O}_2$  consumido) de 0,97 (Omori y Ikeda, 1984), asumiendo un metabolismo basado en proteínas. Debido a que el ETS es un método indirecto que mide el transporte de electrones y no la respiración, los resultados obtenidos se correlacionaron con los datos previos obtenidos de los experimentos de respiración a bordo del Crucero Lowphox II.

### **Flujo por excreción**

Las estimaciones de carbono excretado por el zooplancton migrante fueron calculadas asumiendo que un 24% del carbono respirado corresponde al COD excretado por estos organismos en profundidad, de acuerdo a lo propuesto por (Steinberg et al., 2000a)

### ***Flujo Activo de C***

Para el cálculo del flujo activo de C derivado de las estimaciones de las tasas metabólicas detalladas en las secciones anteriores se considerando cinco flujos mediado por el zooplancton migrante que contribuyen al transporte de C en profundidad: Flujo respiratorio (RF), flujo pigmentos intestinales (FI), Ingestión Potencial (IP), excreción (E) y mortalidad parcial (MP) en profundidad.

$$\text{Flujo activo de Carbono} = \text{FR} + \text{FI} + \text{IP} + \text{E} + \text{MP} \quad (7)$$

Para el cálculo del flujo activo de C derivado de las muestras cuantitativas de zooplancton analizadas por el Zooscan se aplicaron diferentes ecuaciones empíricas, considerando tres procesos mediado por el zooplancton migrante que contribuyen al transporte de C en profundidad: respiración (R), excreción (E) y mortalidad (M) en profundidad.

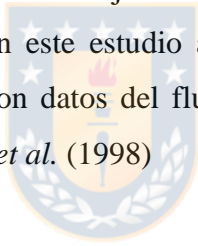
La respiración (R) en profundidad ( $> 90$  m) se estimó utilizando la ecuación proporcionada por Ikeda (1985) que relaciona la tasa de respiración individual con la masa corporal y la temperatura, y la más reciente evaluación e Ikeda (2014). La masa corporal media ( $\mu\text{g C}$ ) para cada grupo taxonómico de las estimaciones y así como la temperatura media *in situ* se utilizaron para obtener la respiración integrada en cada estrato de profundidad. La fracción

de respiración fue estimada a partir de respiración integrada y su respectiva biomasa. Para la contribución de carbono por excreción se estimó considerando el 24% de la respiración de acuerdo a lo sugerido por Steinberg *et al.* (2000) La mortalidad diaria en profundidad (M) fue calculada usando 0.04 como fracción de la biomasa migrante de acuerdo a lo sugerido por Edvardsen *et al.* (2002). El flujo activo de C mediado por zooplancton se estimó de la siguiente manera.

$$\text{C Flux} = \text{BM} \times [(\text{R} + \text{M} + \text{E})/2] \quad (8)$$

donde BM es la biomasa migrante ( $\text{mg C m}^{-2}$ ), R y M son la respiración diaria y la mortalidad (expresada como una fracción de la biomasa migrante), y E es la excreción de C expresada como 0.31 R. Asumiendo un tiempo de residencia en profundidad de 12 h, los tres procesos fueron divididos por 2.

Para evaluar la contribución de los flujos activos de C mediados por el zooplancton migrante, los resultados obtenidos en este estudio a través de aproximaciones empíricas y experimentales fueron comparados con datos del flujo gravitacional previamente reportados para el área de estudio por Gonzalez *et al.* (1998)



## 4. RESULTADOS

### 4.1. Capítulo 1. “Migración vertical diaria del zooplancton y flujo de C hacia la zona mínima de oxígeno en la región de surgencia altamente productiva frente al norte de Chile”

Artículo científico publicado en la revista “Biogeoscience” 17, 455–473, 2020.  
<https://doi.org/10.5194/bg-17-455-2020>.

Autores: Pritha Tutasí y Rubén Escribano.

#### Resumen

La migración vertical diaria del zooplancton (MVD), puede contribuir al flujo vertical de carbono (C) y mejorar así al funcionamiento de la bomba biológica en el océano. La magnitud y la eficiencia de este transporte activo de C pueden depender del tamaño y la estructura taxonómica del zooplancton migrante. Sin embargo, el impacto que una estructura comunitaria variable puede tener sobre el flujo descendente de C mediado por el zooplancton, no se ha abordado adecuadamente en sistemas de surgencia altamente productivos, como la región frente al norte de Chile. En estos sistemas, la presencia de una zona de mínimo de oxígeno subsuperficial (ZMO) puede imponer una restricción adicional a la migración vertical y así influir en la exportación de C hacia abajo. Aquí, abordamos estos problemas con base en un muestreo de zooplancton estratificado verticalmente en tres estaciones frente al norte de Chile (20 °S - 30 ° S) durante noviembre-diciembre de 2015. El análisis automatizado de la composición del zooplancton y la biomasa estructurada por taxones permitió estimar diariamente la biomasa migrante por taxa y su amplitud de migración. Encontramos que una mayor biomasa se agrega por encima de la oxiclina, asociada con aguas superficiales más oxigenadas y esto fue más evidente la estación costera caracterizada por una ZMO más intensa. Sin embargo, algunos grupos taxonómicos se encontraron estrechamente asociados con la ZMO. La mayoría de los taxa realizaron MVD en la zona de surgencia resistiendo las condiciones de hipoxia severa. Además, los migrantes fuertes, como los copépodos eucalánidos y los eufáusidos, pudieron exhibir una gran amplitud de migración (~ 500 m), permaneciendo de forma temporal o permanentemente dentro del núcleo de la ZMO y contribuyendo así a la



liberación de C por debajo de la termoclina. Nuestras estimaciones del flujo de C mediado por MVD a través de aproximaciones empíricas sugirieron que una biomasa migrante media de aproximadamente  $958 \text{ mg C m}^{-2}$  puede contribuir al sistema de la ZMO con aproximadamente  $71,3 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  a través de la respiración, la mortalidad y la excreción de C en profundidad, lo que representa aproximadamente el 4% de la producción primaria neta. Esta contribución implica la existencia de un mecanismo eficiente para incorporar C recién producido a la ZMO. Sin embargo, este flujo descendente de C mediado por el zooplancton es espacialmente variable y depende principalmente de la estructura taxonómica, la cual genera una amplitud de migración variable, así como distintos comportamientos de MVD.





# Zooplankton diel vertical migration and downward C flux into the oxygen minimum zone in the highly productive upwelling region off northern Chile

Pritha Tutasi<sup>1,2,3</sup> and Ruben Escribano<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Doctoral Program of Oceanography, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

<sup>2</sup>Department of Oceanography and Instituto Milenio de Oceanografía (IMO), Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, P.O. Box 160, Concepción, Chile

<sup>3</sup>Dirección Oceanografía Naval, Instituto Oceanográfico de la Armada (INOCAR), Guayaquil, Ecuador

**Correspondence:** Pritha Tutasi (prithatutasi@udec.cl)

Received: 9 April 2019 – Discussion started: 23 April 2019

Revised: 13 November 2019 – Accepted: 19 November 2019 – Published: 30 January 2020

**Abstract.** Diel vertical migration (DVM) can enhance the vertical flux of carbon (C), and so contributes to the functioning of the biological pump in the ocean. The magnitude and efficiency of this active transport of C may depend on the size and taxonomic structure of the migrant zooplankton. However, the impact that a variable community structure can have on zooplankton-mediated downward C flux has not been properly addressed. This taxonomic effect may become critically important in highly productive eastern boundary upwelling systems (EBUSs), where high levels of zooplankton biomass are found in the coastal zone and are composed by a diverse community with variable DVM behavior. In these systems, presence of a subsurface oxygen minimum zone (OMZ) can impose an additional constraint to vertical migration and so influence the downward C export. Here, we address these issues based on a vertically stratified zooplankton sampling at three stations off northern Chile (20–30° S) during November–December 2015. Automated analysis of zooplankton composition and taxa-structured biomass allowed us to estimate daily migrant biomass by taxa and their amplitude of migration. We found that a higher biomass aggregates above the oxycline, associated with more oxygenated surface waters and this was more evident upon a more intense OMZ. Some taxonomic groups, however, were found closely associated with the OMZ. Most taxa were able to perform DVM in the upwelling zone withstanding severe hypoxia. Also, strong migrants, such as eucalanid copepods and euphausiids, can exhibit a large migration amplitude (~ 500 m), re-

maining either temporarily or permanently within the core of the OMZ and thus contributing to the release of C below the thermocline. Our estimates of DVM-mediated C flux suggested that a mean migrant biomass of ca. 958 mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> may contribute with about 71.3 mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> to the OMZ system through respiration, mortality and C excretion at depth, accounting for ca. 4 % of the net primary production, and so implies the existence of an efficient mechanism to incorporate freshly produced C into the OMZ. This downward C flux mediated by zooplankton is however spatially variable and mostly dependent on the taxonomic structure due to variable migration amplitude and DVM behavior.

## 1 Introduction

The oxygen minimum zone (OMZ) in the southeast Pacific, the fourth largest of the six permanent hypoxic regions in the world oceans (Paulmier et al., 2006), is a key component of the water column and a permanent feature intruding the coastal zone of Ecuador, Peru and Chile (Fuenzalida et al., 2009; Paulmier et al., 2006). In the highly productive upwelling region of northern Chile, the OMZ is closely linked to wind-driven upwelling in the coastal area and associated to the Equatorial Subsurface Water (ESSW), which is transported southward along the continental shelf by the Peru–Chile Undercurrent (PUC), as far south as 48° S (Fuenzalida et al., 2009; Morales et al., 1996a; Silva and Neshyba, 1979).

Off Iquique (20° S) the OMZ is characterized by being thick (500 m), very intense ( $< 20 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ) and with  $\text{O}_2$  concentrations in the core of OMZ among the lowest found in the global ocean reaching the current detection limit ( $< 1 \mu\text{M}$ ) (Ulloa and Pantoja, 2009), although it becomes thinner at about 30° S (Paulmier et al., 2006).

During the last decades, the OMZ systems have attracted much scientific interest because of evidence showing that hypoxic and anoxic conditions in coastal areas are expanding and becoming more intense (Ekau et al., 2010; Stramma et al., 2008). At present, ongoing ocean deoxygenation is widely recognized as being linked to global warming, and it is raising much concern in modern oceanography (Breitburg et al., 2018).

The presence of oxygen-depleted water becomes a critical physiological constraint for pelagic and benthic organisms inhabiting the upwelling zone, impacting their biomass and productivity, species diversity, distribution, behavior and metabolic activity (Wishner et al., 2018; Ekau et al., 2010; Grantham et al., 2004). For instance, diel vertical migration (DVM), a common feature of the various size groups of zooplankton and also one of the most important movements of biomass in the ocean, can also be affected by changes in intensity and distribution of the OMZ (Wishner et al., 2018, 2013; Escribano et al., 2009; Fernández-Álamo and Färber-Lorda, 2006; Hidalgo et al., 2005; Morales et al., 1996; Judkins, 1980). The OMZ can act as an ecological barrier for vertical distribution of many organisms, constraining most zooplankton to a narrow (50 m) upper layer, as shown in the coastal upwelling zone off Chile according to the works of Escribano (2006) and Donoso and Escribano (2014). Zooplankton also become limited to the upper 150 or 300 m in the eastern tropical North Pacific (Wishner et al., 2013). However, the OMZ can also offer refuge for species adapted to live there, creating microhabitats of differing oxygen concentration that are characterized by layers of high zooplankton biomass and abundance, with distinct species zonation (Antezana, 2009; Wishner et al., 2008; Fernández-Álamo and Färber-Lorda, 2006), which, in turn, may have important consequences for carbon (C) cycling and its vertical flux. For example, it is known that zooplankton in the coastal upwelling region off northern Chile may play a significant biogeochemical role by promoting carbon flux into the subsurface OMZ (Escribano et al., 2009). Therefore a significant proportion of the vertical material flux from the euphotic zone to the deep sea ( $> 200 \text{ m}$ ) and within the food chain could be determined by DVM of zooplankton (Longhurst and Williams, 1992; Steinberg and Landry, 2017).

As important contributors to the functioning of the biological pump, diel zooplankton migrants can actively increase the magnitude of C export by transporting surface-ingested material in their guts to deep waters where it can be metabolized (Steinberg and Landry, 2017). Zooplankton moults or mortality at depth can also contribute to the transportation of assimilated organic biomass into the deep waters (Ducklow

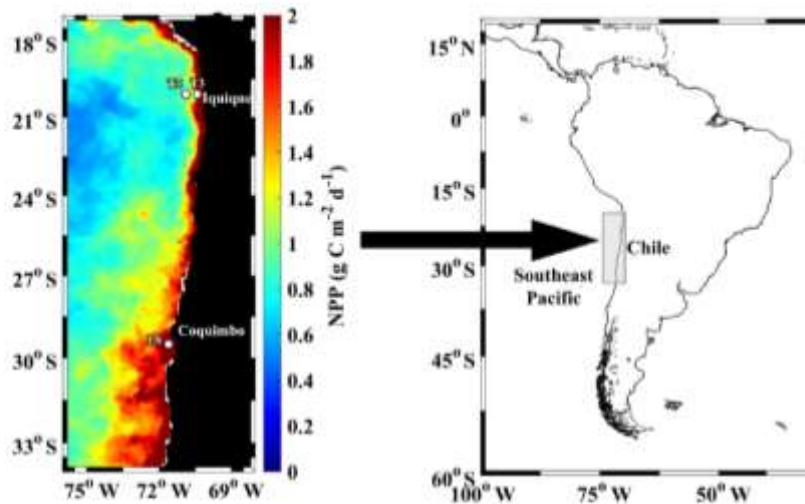
et al., 2001). The biological pump process is also thought to be related to the size structure of dominant zooplankton. This because some groups with large body sizes may exhibit a greater range of vertical migration and sometimes higher levels of biomass, and so influences the biogeochemical fluxes (Dai et al., 2016; Ducklow et al., 2001). However, the effect of variable size structure on DVM performance and its consequence for active C transport has indeed not been assessed. Size structure is certainly related to zooplankton composition, which has hardly been properly addressed when examining the role of DVM on C flux. For instance, in areas with hypoxic subsurface layers some species are more active migrants and thus more efficient C transporters, because they have developed adaptations to low oxygen conditions and can even use the OMZ as their habitat, either temporarily or permanently (Escribano et al., 2009; Gonzalez and Quiñones, 2002; Seibel, 2011). Adaptation may include in some cases reduction of aerobic metabolism by more than 50 % during exposure to hypoxic conditions as a mechanism to facilitate low oxygen tolerance, reducing dramatically energy expenditure during daytime within low oxygen waters and therefore affecting the C flux in areas subjected to low concentrations of oxygen (Seibel et al., 2016).

C export to depth may also depend on the amount of biomass being produced in the photic zone. Primary production promotes zooplankton feeding and growth, and therefore determines C availability for both passive and active transport to depth. In this context, highly productive upwelling zones can be assumed as systems where the C flux mediated by zooplankton DVM can be enhanced, although it certainly depends on the size and taxonomic structure of zooplankton. In these regions, a shallow OMZ might exert a further impact on the C flux by affecting DVM or zooplankton metabolism at depth. In the present study, based on vertically resolved resolution sampling and automated analysis of mesozooplankton, we assessed zooplankton vertical migration and downward C to the OMZ in the highly productive upwelling region of northern Chile. We aimed at understanding the role that taxonomic structure and size structure can play in the magnitude and variability of the DVM behavior interacting with a shallow OMZ and the implications this interaction can have on the magnitude of the downward C flux in a highly productive coastal upwelling zone

## 2 Methods

### 2.1 Study area

The study area was located in the southeast Pacific Ocean and covered the coastal zone of the northern upwelling region of Chile (21–29° S) (Fig. 1), which is a region known to be subjected to wind-driven upwelling throughout the year and contains an intense and shallow OMZ (Ulloa et al., 2012). The sampling design comprised three stations: two stations



**Figure 1.** Study area at the northern upwelling region of Chile, indicating sampling stations during the Lowphox cruise conducted in November–December 2015 onboard the R/V *Cabo de Hornos*. Satellite estimated net primary production (NPP), averaged for November–December 2015 is shown. NPP was obtained from <http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/>, last access: 17 December 2019.

(St. T3 and St. T5) across a zonal section off Iquique (20° S) and a coastal station (St. L6) off Coquimbo (29° S). The study was carried out during the Lowphox cruise conducted in November–December 2015 onboard the R/V *Cabo de Hornos*. At each station, temperature, salinity and dissolved oxygen (DO) were recorded from 1000 m (St. T5 and St. T3) and only 356 m (St. L6) using an oceanographic rosette with a CTD Sea-Bird 911 (SBE 911 plus) equipped with a Sea-Bird SBE-43 oxygen sensor and a Sea Tech fluorometer. Discrete water samples were also obtained for chemical measurements of oxygen.

## 2.2 Zooplankton sampling

Zooplankton samples were collected during daytime and nighttime conditions on 2 consecutive days at the three stations off northern Chile (T5–T3–L6) (Fig. 1), also as indicated in Table S1 (Supplement). Vertical hauls of zooplankton were performed from 600 to 0 m depth with a Multi Plankton Sampler Hydro-Bios MultiNet system with a 0.25 m<sup>2</sup> opening area and equipped with 200 µm mesh-size nets. The MultiNet towing speed was 1 m s<sup>-1</sup> and the flowmeter in the mouth of the MultiNet estimated the volume of filtered water. Once onboard the collected zooplankton samples were preserved immediately in 5 % buffered formalin–seawater solution. At T3 and T5, 4 replicate day and night hauls were conducted (resulting in a total of 8 hauls and 40 discrete samples at these stations). At L6, 2 replicate day and night hauls were conducted (4 hauls and 20 samples total) from 600 to 0 m depth. Each sample corresponded to

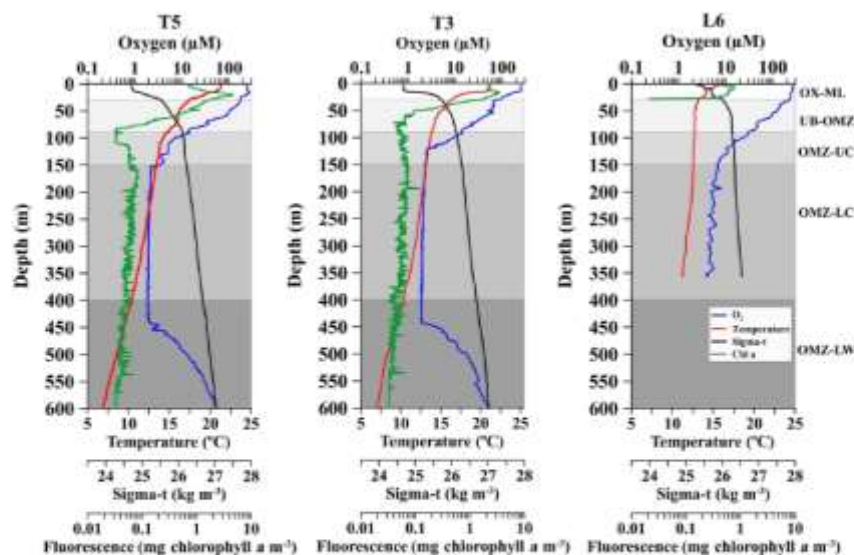
a different depth strata (30–0, 90–30, 150–90, 400–150 and 600–400 m depth). These strata were defined in according to distribution of oxygen concentration and localization of the OMZ (Fig. 2). Then, from the vertical profiles of oxygen and coinciding with the sampled layers of the MultiNet, strata were defined as follows:

- oxie mixed layer (OX-ML), a well-oxygenated stratum with oxygen approaching air saturation (> 250 µmol O<sub>2</sub> kg<sup>-1</sup>);
- upper O<sub>2</sub> gradient (oxycline), the level at which O<sub>2</sub> reaches 4 % of the surface O<sub>2</sub> (Paulmier et al., 2006), of which the base is located in the upper boundary of the OMZ (45 µmol O<sub>2</sub> isoline, OMZ-UB) (Escribano et al., 2009; Hidalgo et al., 2005; Morales et al., 1999);
- OMZ core, an upper boundary (OMZ-UC) with the lowest concentration of O<sub>2</sub> (< 20 µmol O<sub>2</sub> kg<sup>-1</sup>);
- lower boundary (OMZ-LC) (1 to < 20 µmol O<sub>2</sub> kg<sup>-1</sup>);
- lower O<sub>2</sub> gradient (OMZ-LW).

Depth ranges and oxygen levels for these strata are detailed in Table S2.

## 2.3 Taxonomic and size measurements

Taxonomic identification and enumeration of taxa were carried out by analysis of digitized images obtained with the Hydroptic ZooScan digital imaging system (Gorsky et al.,



**Figure 2.** Vertical profiles of dissolved oxygen ( $O_2$ ), temperature, chlorophyll  $a$  and water density ( $\sigma_t$ ), at three stations off northern Chile (see Fig. 1) during the Lowphox Cruise in the austral spring 2015. Shaded areas represent different layers sampled with the MultiNet and defined according to oxygen concentration. OX-M is the oxic mixed layer, OMZ-UB is the upper boundary of the oxygen minimum zone, OMZ-UC is the upper core of the oxygen minimum zone, OMZ-LC is the lower core of the OMZ and OMZ-LW is the lower oxygen gradient.

2010). Each sample was wet sieved through a 1000 $\mu$ m mesh into two size fractions, although a few samples were not split into two fractions, because they contained too few animals. Then, each size fraction was fractionated again separately with a Motoda splitter until the zooplankton concentration was sufficiently diluted to avoid contact between organisms in the ZooScan scanning frame. Fractioning into small and large organisms, and consequent separate image acquisition of the two size classes prevented underestimates of large, rare objects which may need less fractioning (Gorsky et al., 2010). A total of 179 subsamples were scanned and digitized at a resolution of 2400 dpi after manual separation of objects on the scanning tray. After processing the samples with ZooProcess software, each of the objects was automatically sorted with the help of a learning set, and then the sorting was visually validated by an expert (for details, see Chang et al., 2012; Gorsky et al., 2010). Organisms making up the ZooScan datasets were enumerated, measured, biomass estimated and classified into 27 taxonomic groups, such as copepods, chaetognaths, euphausiids, gelatinous and other zooplankton. The volume-specific abundance (ind.  $m^{-3}$ ) of total zooplankton or of each taxonomic group was calculated following Eq. (1):

$$\text{Abundance } m^{-3} = \frac{N \cdot S}{\text{Vol}}, \quad (1)$$

where  $N$  is the number of individuals with same identification (e.g. in last column written “copepod”),  $S$  (subpart) is the

splitting ratio and  $\text{Vol}$  is net volume stratum-integrated abundance (ind.  $m^{-2}$ ) was obtained after multiplying by width (m) of a given stratum.

#### 2.4 Patterns of vertical distribution of migrating zooplankton

For the analysis of vertical distribution of organisms, the density estimates of the organisms were standardized to number the of individuals per cubic meter ( $m^3$ ) (for each stratum) or per square meter ( $m^2$ ) (for integrated values). In order to quantify the presence and extent of DVM of various taxa at each station, we calculated weighted mean depth (WMD) for zooplankton abundance, as a measure of the center of gravity of a population’s vertical distribution for each taxon and haul, according to Andersen et al. (2004) following Eq. (2):

$$\Sigma \Sigma WMD = \frac{(ni \cdot zi \cdot di)}{(ni \cdot zi)}, \quad (2)$$

where  $d$  is the mean depth of the strata (m),  $z_i$  the width (m) of the strata and  $ni$  the abundance (ind.  $m^{-3}$ ) of a given  $i$  taxonomic group.

We calculated the amplitude of vertical migration ( $\Delta$ DVM) as the difference between the WMD of the organisms during the day and the night, and therefore this  $\Delta$ DVM was considered as the criterion to assess the DVM behavior for each taxonomic group. Positive values indicated normal DVM (pattern of nocturnal ascent by individuals that reside at depth by day) and negative values indicated reverse DVM

(pattern of nocturnal descent by individuals that reside near the surface by day). The individuals that occupied the same depth stratum by day and by night, whether near the surface or at depth, were considered as non migrant according to Ohman (1990).

## 2.5 Biomass estimates and carbon fluxes

The ZooScan Integrated System also provided zooplankton body size in terms of area ( $\text{mm}^2$ ) or volume ( $\text{mm}^3$ ) for each organism. We used the organisms' area or volume to estimate dry weight of each individual of different taxonomic groups using published regression equations relating organism size, area or volume to individual weight as detailed in Table S3. Mass unit conversions between dry weight (DW) and carbon content (C) were performed using averaged conversion factors obtained for different zooplankton groups (Kjørboe, 2013) and ichthyoplankton (Childress and Nygaard, 1973) (Table S3). Added biomasses ( $\mu\text{g C ind.}^{-1}$ ) of individuals within taxonomic categories identified by ZooScan allowed us to estimate total biomass per taxon ( $\text{mg C m}^{-3}$ ) for each sample by station, daytime vs. nighttime condition, and depth strata. Integrated values of biomass per depth stratum ( $\text{mg C m}^{-2}$ ) and taxon were calculated multiplying by the stratum width (m).

To calculate the migrant biomass, we integrated biomass in the upper 90 m layer from our two sampled strata 0–30 m and 30–90 m. This 0–90 m stratum was considered the approximate above-oxycline layer after examining the vertical profiles of oxygen. Biomass at night was thus subtracted from the corresponding day biomass in this layer to assess daily changes involving migrants as in Putzeys et al. (2011). Thus, the negative values of the day–minus–night biomass corresponded to migrant biomass that reached the epipelagic layer at night, including organisms inhabiting above and below the oxycline.

The proportion of migrant biomass with respect to observed biomass in the upper 90 m of a given taxonomic group was defined as the rate of migration on a daily basis. This rate of migration could thus be used as an index of DMV behavior for a taxonomic group. We additionally estimated daily migrant biomass from the difference between day and night samples in the deeper 90–600 m layer (integrated data) and compared these estimates with those from upper 0–90 m layer.

To estimate the active C flux at each sampling station, we considered three processes contributing to C at depth mediated by migrant zooplankton: respiration ( $R$ ), excretion ( $E$ ) and mortality ( $M$ ) at depth. Respiration at depth ( $>90$  m) was estimated using the equation provided by Ikeda (1985) that relates individual respiration rate with body mass and temperature (Table S2), independent of taxonomic category, which may have a minor effect on  $R$ , according to a more recent assessment (Ikeda, 2014). Mean body mass ( $\mu\text{g C}$ ) for each taxonomic group from ZooScan estimates and mean

in situ temperature were used to obtain integrated  $R$  at each depth stratum. Estimates of  $R$  for each taxonomic group are shown in Table S6. Integrated  $R$  per station for the 0–600 depth strata along with the corresponding integrated biomass was then used to estimate the fraction of C being respired at depth by zooplankton. The contribution of C by excretion ( $E$ ) at depth was assumed to be 31 % of  $R$ , as suggested by Steinberg et al. (2000), and daily mortality at depth ( $M$ ) was considered to be in the range of 0.03 and 0.05, as suggested by Edvardsen et al. (2002), so that a median value of 0.04 as a fraction of migrant biomass was assumed. Vertical C flux mediated by zooplankton was thus estimated as,

$$\text{CFlux} = \text{MB}_x[(R + M + E)/2] \quad (3)$$

where MB is the migrant biomass ( $\text{mg C m}^{-2}$ ),  $R$  and  $M$  are daily respiration and mortality (expressed as a fraction of migrant biomass), and  $E$  is the C excretion expressed as 0.31  $R$ . The three processes are divided by 2, assuming a 12 h incursion at depth. We did not include the contribution by egestion at depth because of the lack of reliable estimates of ingestion rates in the photic zone during our study.

## 2.6 Statistical analysis

For statistical analysis, as a criterion for determining if the DVM was significant, we tested for differences in the WMD mean between day and night using a two-tailed  $t$  test. We considered the occurrence of DVM when the difference in the WMD mean between day and night was significant ( $p < 0.05$ ). In order to evaluate the similarity or dissimilarity in the abundance and biomass among stations, strata and day–night conditions, multivariate grouping techniques were applied ("cluster analysis"), including ANOSIM (two-way crossed analysis) tests and multidimensional scaling (MDS) with the data transformed in PRIMER v 6.1.16 (2013) prior to the application of the Bray-Curtis similarity index (Bray and Curtis, 1957). In general, WMD for taxonomic groups did not exhibit a pronounced bimodal vertical distribution.

## 3 Results

### 3.1 Hydrographic conditions

Across the zonal section off Iquique the offshore station (St. T5) and onshore station (St. T3) showed two contrasting hydrographic regimes regarding the OMZ. Station T5 had a less pronounced and thicker OMZ than station T3. At both stations the five strata were well defined in the water column (Fig. 2). The OX-ML ( $>250 \mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$ ) was present at 18 m (St. T5) and 15 m (St. T3). The oxycline gradually decreased from oxic ( $\sim 250 \mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$ ) to sub-oxic ( $<20 \mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$ ) conditions associated with a strong stratification in the upper 80 m depth. The  $45 \mu\text{mol O}_2$  isoline (OMZ-UB) was at the base of the oxycline at 70 m (St. T5)

and 59 m (St. T3). The OMZ core ( $< 20 \mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$ ) was below the thermocline and below the  $26.5 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnal, following description of Paulmier et al. (2006). In the oceanic station (St. T5) the OMZ core was between 80 and 514 m, while in the coastal station (St. T3) it was between 80 and 507 m with 423 m thickness. The  $\text{O}_2$  concentration in the OMZ core was ca.  $1 \mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$ . The OMZ-LW at both stations was delimited above the core and below the depth where the  $\text{O}_2$  slope changed significantly (slope break  $> 20 \mu\text{mol m}^{-1}$ ) (Fig. 2).

The structure of the OMZ at the coastal station (St. L6) off Coquimbo ( $29^\circ \text{S}$ ) (Fig. 1) was similar to St. T3 ( $21^\circ \text{S}$ ), but in this area the OMZ was deeper and thinner. The OX-ML was shallower. The OMZ-UB ( $45 \mu\text{mol O}_2$ ) in the base of the oxycline was down to 80 m. The low  $\text{O}_2$  concentrations in the core were less intense than at  $21^\circ \text{S}$  ( $4$  to  $20 \mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$ ), and it was located below 100 m (Fig. 2). The OMZ-LW could not be assessed because of lack of CTD data below 350 m.

Additional oceanographic variables showed a surface warming ( $> 20^\circ \text{C}$ ) and strongly stratified conditions at the three stations with a sharp thermocline in the upper 100 m, coinciding with the oxycline, whereas chlorophyll *a* maximum ( $> 5 \text{ mg chlorophyll } a \text{ m}^{-3}$ ) was in the upper 20 m (Fig. 2).

### 3.2 Zooplankton composition and abundance

A total of 27 zooplankton taxa were identified by the ZooScan and ZooProcess (Table S4). The number of taxa varied among stations and strata. Across the zonal section off Iquique the number of taxonomic groups fluctuated between 23 (St. T3) and 26 (St. T5), whereas 25 taxa were off  $29^\circ \text{S}$  (St. L6). The most dominant taxa at both daytime and night conditions were copepods 87% (in St. T5), 79% (in St. T3) and 69% (in St. L6). This group was constituted by small copepods, large copepods, the eucalanid copepods and the *Acartia* spp copepods; fish eggs constituting 2% (in St. T5), 5% (in St. T3) and 6% (in St. L6); Nauplii being  $< 1\%$  (in St. T5),  $< 1\%$  (in St. T3) and 7% (in St. L6); Appendicularia 5% (in St. T5), 4% (in St. T3) and 3% (in St. L6) (Table S5). The remaining 19 pooled groups only constituted  $< 6\%$  (in St. T5), 11% (in St. T3) and 15% (in St. L6). The total integrated abundances of zooplankton (0–600 m) by sampling station are in Table S4. Based on a two-way crossed analysis ANOSIM test, this water column integrated abundance did not show significant differences between day and night samples ( $p > 0.05$ ). However, the abundance of these zooplankton groups regarding stations was significantly different (two-way crossed analysis ANOSIM,  $p < 0.05$ ), so that the stations were treated independently. Off Iquique the abundance was the lowest at the onshore station (St. T3 with 18%), which was characterized by the strongest and most extensive OMZ in the study area. These values increased at the offshore station (St. T5 with 31%), where the OMZ was less pronounced and thicker. Unlike stations T3 and T5, the onshore station

off  $29^\circ \text{S}$  (St. L6) had a weaker and less extensive OMZ, showing the highest zooplankton abundance (51% greater).

### 3.3 Diel vertical migration (DVM) and vertical distribution

#### Main migrant groups of zooplankton

The diel vertical migration of 27 zooplankton taxa in the 0–600 m water column is in Fig. 3. These taxa were classified into four groups according to their amplitude of migration ( $\Delta\text{DVM}$ ) (Table 1).

- *Group 1.* Strong migrants, represented by taxa with a strong DVM and a broad range of  $\Delta\text{DVM}$  from 225 to 99 m (in St. T5), 440 to 84 m (in St. T3) and 208 to 87 m (in St. L6). This group constituted 70% of taxa with higher  $\Delta\text{DVM}$ . The composition of taxa in this group was variable at each station (Table 1), but in general this group was well represented by eucalanid copepods (EC), euphausiids (EU), *Acartia* copepods (AC), ctenophores (CT), decapods (DC), annelids (AN), Bryozoa L (BR), pteropods (PT) and chaetognaths (CH). These taxa were mostly concentrated in the oxic surface stratum (OX-ML) and the OMZ core, showing a strong interaction with both the OMZ-UC and the OMZ-LC, and so changing from normoxic to hypoxic conditions and vice versa between 0 and 550 m (Fig. 3).
- *Group 2.* Intermediate migrants, represented by taxa with a moderate DVM and a range of  $\Delta\text{DVM}$  from 73 to 34 m (in St. T5), 70 to 27 m (in St. T3) and 49 to 22 m (in St. L6). This group constituted 23% of taxa with moderate  $\Delta\text{DVM}$ . The composition of taxa in this group was also variable at each station (Table 1), but it was mostly represented by small (SC) and large copepods (LC), Amphipods (AM), Cirripedia larvae (CL), gastropods (GA), siphonophores (SIP) and Appendicularia (AP). These taxa were mostly concentrated in the oxic surface strata (OX-ML) and in the OMZ-UC, showing some interaction with the OMZ core and vertically changing from normoxic to hypoxic conditions, and vice versa between 0 and 200 m.
- *Group 3.* Weak migrants, represented by taxa with a weak DVM and a range of  $\Delta\text{DVM}$  of 24 to 18 m (in St. T5), 23 to 12 m (in St. T3) and 21 to 11 m (in St. L6). This group constituted 5% of taxa with a low range of  $\Delta\text{DVM}$ . The composition of taxa in this group was also variable at each station (Table 1), but in general it was represented by Hydrozoa (HY), salps (SA), Platyhelminthes (PT), Decapoda larvae (DL), ostracods (OS), Nauplii (NL) and Ichthyoplankton (IC). These taxa were concentrated mainly in the oxic surface strata (OX-ML) and in the OMZ-UP, but also in the OMZ-UC at the onshore stations (Station T3 and Station L6), showing much less interaction with the OMZ

## P. Tutasi and R. Escribano: Zooplankton diel vertical migration and downward C flux

core, while spatially moving from normoxic to hypoxic conditions and vice versa between 0 and 100 m.

- *Group 4*. Non-migrants, represented by taxa which did not exhibit a significant DVM and had a range of  $\Delta$ DVM from 16 to 0 m (in St. T5), 7 to 0 m (in St. T3) and 6 to 0 m (in St. L6). This group constituted 1% of taxa with not significant  $\Delta$ DVM. The composition of taxa in this group was also variable at each station (Table 1), but in general it was represented by fish eggs (FE), radiolarian (RA) and echinoderm larvae (EL).

### 3.4 Vertical distribution and DVM of dominant groups

Vertical distributions of zooplankton were assessed for 5 taxonomic groups, which represented 80% of total abundance in average: copepods represented by small copepods, large copepods, eucalanid copepods and *Acartia* copepods; euphausiids; decapods larvae; chaetognaths and annelids, as well as their patterns of strata–station–abundance relationships are detailed in Table S4. The abundance of these zooplankton groups regarding depth strata was significantly different (ANOSIM,  $p < 0.05$ ) at each station and therefore represent distinctive microhabitats characterized by specific depth and oxygen concentration. In general, the higher abundance (>80%) was found in the shallower strata and well oxygenated layers (OX-ML and OMZ-UB) (>250  $\mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$ ), and then it decreased rapidly in the strata associated with the OMZ core (OMZ-UC and OMZ-LC). Below this stratum a second slight peak in abundance was in the OMZ-LW in special at Sts. T5 and L6, occurring between 400 and 600 m, both daytime and night conditions.

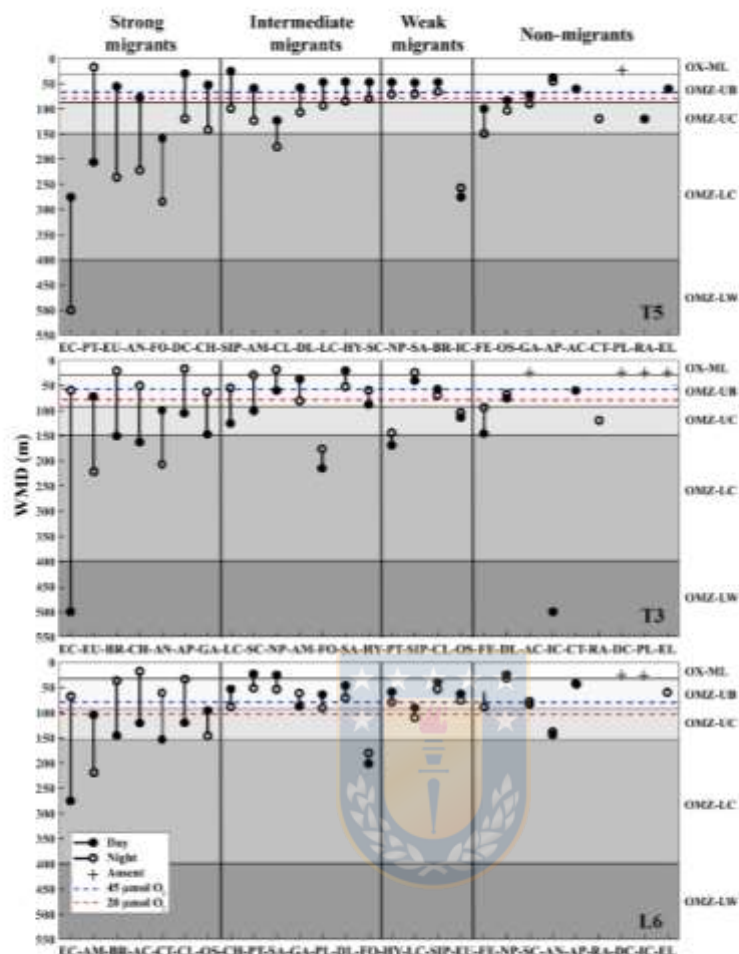
As expected, copepods numerically dominated the zooplankton community both within and outside the OMZ. Small copepods (SC) were the most abundant (70%) followed by large copepods (LC) (6%), whereas the copepods *Acartia* (AC) and eucalanid copepods (EC) showed the lowest abundances among copepods. The largest aggregation of copepods (pooled data) altogether during the entire study period was at the offshore station St. T5 (87%), where abundances reached 192 088  $\text{ind. m}^{-2}$ . At the onshore station (St. T3) the percentage of the contribution of copepods was 79% and 69% at the St. L6 (Table S5). Off Iquique, the highest abundances were in the shallower strata (OX-ML) at St. T5 (46%) and at St. T3 (47%), and they were reduced in the core of the OMZ at St. T5 (4% to 1%) and at T3 (8% to 1%) between 90 and 400 m, where oxygen was at the lowest concentrations (<20  $\mu\text{M}$  to 1  $\mu\text{M}$ ). At the St. T5, the second peak abundance was in the OMZ-LW stratum during daytime condition, where oxygen levels increased after the extremely low levels within the OMZ, while at the onshore station St. T3 it was much less and it was present during nighttime conditions. At the onshore station off 29° S (St. L6), which has a weaker and less extensive OMZ, the vertical distribution of abundance was similar. However, the abundance of copepods

was lowest in this station (at about 69%) in comparison with stations off Iquique, in the core of the OMZ the percentage was between 5% and 3%.

DVM of copepods was pronounced at onshore stations (Stations T3 and L6), but the strength of migration was higher overall at St. T3 off Iquique, as reflected by the migration indices (WMD and  $\Delta$ DVM) (Table 1). The WMD of these taxa had a broad range (17–500 m), which varied significantly among copepods groups and stations, both in day and night samples ( $p < 0.05$ ) (Fig. 3). During the night, at the offshore station (St. T5) most copepods exhibited normal DVM, and they were concentrated mainly in the oxic surface strata (OX-M) and OMZ-UB (40–60 m) without interacting with the OMZ; an exception were the eucalanid copepods, which concentrated deeper in the OMZ-LC stratum associated with the lower core of the OMZ and showing a high  $\Delta$ DVM (225 m). During the day these four groups of copepods tended to remain deeper in the stratum associated with the lower core of the OMZ (OMZ-UC) and lower  $\text{O}_2$  gradient (OMZ-LW), except for the small copepods that remained at the OMZ-UB stratum with a smaller  $\Delta$ WMD (34 m). At the offshore stations (Stations T3 and L6) the DVM was reverse in most copepods, except for large copepods (LC) that showed slightly normal DVM at St. L6 off 29° S. At night copepods were concentrated deeper in the stratum associated with the lower core of the OMZ (OMZ-U) and lower  $\text{O}_2$  gradient (OMZ-LW), particularly Eucalanidae with a strong DVM and high  $\Delta$ WMD of 440 m (St. T3) and 208 m (St. L6) and *Acartia* copepods with 103 m (St. L6) (Table 1). Whereas at St. L6 small copepods (SC) were caught in abundance at the OMZ-UB stratum down to 82–90 m depth, respectively (Fig. 3). During the day, copepods remained shallower than at night, although they concentrated at different depths. Small copepods were in the oxic surface strata OX-ML (St. T3) and remained in the upper boundary of the OMZ (St. L6) without detectable DVM, as judging by the small difference between their daytime and nighttime distributions (DVM ca. 4 m). Large copepods (LC), as expected, showed a normal migration and stayed inside the OMZ, concentrated in the OMZ-UC stratum (St. L6) and OMZ-UB (St. T3). Finally, Eucalanidae with a strong DVM tended to distribute in the OMZ-UC (St. T3) and the OMZ-UB (St. L6) (Fig. 3).

Unlike copepods, the euphausiids were more abundant at the onshore Station L6 (<1%), where they reached up to  $1683 \pm 473 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . The OMZ-UB stratum was the most abundant in this station, with a peak of abundance during the daytime, however no DVM was detectable, judging by the small difference between their daytime and nighttime distributions (Fig. 3). Off Iquique, the highest abundance was also in OMZ-UB stratum at night, but with a second peak in OMZ-LC stratum during daytime in both stations (Sts. T3 and T5) (Table S4). The euphausiids appeared to perform a strong DVM in these stations (Fig. 3), with a vertical range between 236 and 56 m and a mean  $\Delta$ DVM of 181 m at St. T5,





**Figure 3.** Weighed mean depth distribution (WMD) of the zooplankton community interacting with the OMZ off Iquique (Stations T5 and T3) and off Coquimbo (Station L6) at the northern upwelling area of Chile during the austral spring 2015. Shaded gray areas represent different layers defined by their oxygen levels (defined in Methods). The taxonomic groups were classified by automated analysis (ZooScan): EC is eucalanid copepods, AM is amphipods, BR is Bryozoa larvae, AC is *Acartia* copepods, CT is ctenophores, CL is Cirripedia larvae, OS is ostracods, CH is chaetognaths, PT is pteropods, SA is salps, GA is gastropods, PL is Platyhelminthes, DL is Decapoda larvae, FO is Foraminifera, HY is Hydrozoa, LC is large copepods, SIP is siphonophores, EU is euphausiids, FE = fish eggs, NP is nauplii, SC is small copepods, AN is annelids, AP is Appendicularia, RA is radiolarian, DC is decapods, IC = ichthyoplankton, EL = echinoderm larvae.

and at St. T3 between 222 and 73 m with a mean  $\Delta$ DVM of 149 m (Table 1).

Decapods larvae were more abundant at St. T5 ( $428 \pm 132 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) and were associated with the OMZ-UB stratum, where they performed a strong normal DVM with a vertical range between 120 and 30 m, and a mean  $\Delta$ DVM of 90 m (Table 1). At the offshore station (St. T3), the sur-

face peak of abundance was in the OX-ML stratum during the day and in the OMZ-UB layer at night, where they reached up to  $292 \pm 62 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , with a weak reverse DVM ( $\Delta$ DVM=7 m). Off Coquimbo (St. L6) they reached up to  $400 \pm 88 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , the OMZ-UB stratum was the most abundant, with a slight second peak in the OMZ-LW stratum

**P. Tutasi and R. Escribano: Zooplankton diel vertical migration and downward C flux**

**Table 1.** Diel vertical migration indices for 27 taxonomic groups (Taxa) identified and sorted by ZooScan at three stations off northern Chile (see Fig. 3 for acronyms), during the austral spring 2015. Amplitude of migration ( $\Delta$ DVM) is in meters. Positive values indicate normal DVM and negative values indicate reverse DVM (see Methods). Four groups are defined in according to DVM behavior. Relative abundances are shown in %.

T5			T3			L6			Migrants
Taxa	$\Delta$ DVM	%	Taxa	$\Delta$ DVM	%	Taxa	$\Delta$ DVM	%	
EC	225	14	EC	-440	28	EC	-208	20	Strong migrants > 5 %
PT	-188	12	EU	149	10	AM	115	11	
EU	181	11	BR	-129	8	BR	-107	10	
AN	145	9	CH	-114	7	AC	-103	10	
FO	126	8	AN	105	7	CT	-94	9	
DC	90	6	AP	-88	6	CL	-87	8	
CH	88	6	GA	-84	5	OS	-49	5	Intermediate migrants > 2 %
SIP	73	5	LC	-70	5	CH	35	3	
AM	64	4	SC	-70	5	PT	29	3	
CL	51	3	NP	-42	3	SA	29	3	
DL	50	3	AM	42	3	GA	-27	3	
LC	47	3	FO	-38	2	PL	26	2	
HY	39	2	SA	32	2	DL	22	2	Weak migrants > 1 %
SC	34	2	HY	-27	2	FO	-22	2	
NP	24	2	PT	-23	1	HY	21	2	
SA	23	1	SIP	-15	1	LC	19	2	
BR	18	1	CL	12	1	SIP	15	1	
IC	-18	1	OS	-9	1	EU	11	1	
FE	49	3	FE	-52	3	FE	25	2	Non-migrants < 1 %
OS	16	1	DL	-7	0	NP	6	1	
GA	15	1	AC	-	-	SC	-4	0	
AP	7	0	IC	-	-	AN	-4	0	
AC	-	-	CT	-	-	AP	2	0	
CT	-	-	RA	-	-	RA	-	-	
PL	-	-	DC	-	-	DC	-	-	
RA	-	-	PL	-	-	IC	-	-	
EL	-	-	EL	-	-	EL	-	-	

during daytime, at this station the vertical range was between 70 and 48 m, with a mean  $\Delta$ DVM of 22 m (Fig. 3).

The largest aggregation of chaetognaths was at the onshore station St. L6 (~2%), where their abundances reached up to  $4755 \pm 1038 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . The abundance and biomass of this group increased in the upper boundary of the OMZ (OMZ-UB) during day and night. No DVM was discernible for this group in this station, because of the slight difference between their daytime and nighttime distributions. By contrast, off Iquique they appeared to perform a strong DVM between the OMZ-UB and the OMZ-UC strata, as indicated by the migration indices (WMD- $\Delta$ DVM) (Table 1). However, at the onshore station (St. T3) they showed a reverse DVM.

The other main taxon, Annelida was more abundant at the onshore station St. L6, where their abundances reached up to  $7395 \pm 847 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  (Table S4). In the whole area, the highest of abundance was in the OMZ-UB, however a second peak of abundance was in the OMZ-LC during daytime at

St. T5 and T3 and during the night at St. L6. The DVM of this group was high off Iquique with  $\Delta$ DVM of 145 m (St. T5) and 105 m (St. T3), while at St. L6 off Coquimbo no DVM was discernible for this group.

**Others groups with vertical distribution associated to OMZ UC**

The remaining 19 groups constituted 11% (in St. T5) 17% (in St. T3) and 27% (in St. L6) in abundance. The DVM behavior was variable at each station, but in general it was normal at St. T5 and reverse at Sts. T3-L6 (Table 1). These groups clearly exhibited different daytime and night depths associated with the OMZ core (OMZ UC-LC). Overall, they tended to reside deeper by day and shallower by night in St. T5 than at the other sites (Fig. 3).

### 3.5 Vertical distribution of zooplankton biomass

Estimates (mean  $\pm$  SD) of biomasses of the taxonomic groups integrated by depth strata are summarized in Table 2. These data, averaged from day and night measurements, contrast with the numerical abundances, which were dominated by copepods. In this case, the bulk of zooplankton biomass was dominated by different groups depending on stations. In terms of biomass, copepods, euphausiids, decapods L., chaetognaths and annelids accounted, more or less equally, for >84 % in the whole area (Table 2). At the stations less affected by the effect of OMZ, the bulk of biomass was dominated by copepods  $\sim$  50 % at St. T5 and  $\sim$  40 % at St. L6, while decapods largely dominated the bulk of biomass at Station T3 ( $\sim$  40 %), followed by copepods (19 %) and euphausiids (16 %) (Table 2).

When assessing the day vs. night vertical distribution of taxonomic groups in terms of their contribution to biomass, different patterns arise compared to numerical abundance. In this case, we used nine taxonomic categories to examine vertical distribution and DVM in terms of biomass: small copepods (SC), large copepods (LC), *Acartia* copepods (AC), eucalanid copepods (EC), euphausiids (EU), decapod larvae (DL), chaetognaths (CH), annelids and all the other taxa (Fig. 4). Contrasting with numerical abundance, the vertical distribution of biomass was more heterogeneously divided among taxonomic groups, and DVM patterns vary strongly between stations. Small copepods continue to dominate at the St. T5 (24 %), with two peaks of biomass, a surface peak associated to the upper oxyc layer (OX-ML) and OMZ-UB stratum during night condition, and a second peak associated to deeper stratum (OMZ-LW) during daytime. At the onshore Stations T3 and L6 the biomass had a similar vertical distribution but lower ( $\sim$  7 %). At the Station T3 the peak of biomass was in the upper oxyc layer (OX-ML) during daytime condition and then it decreased sharply within the OMZ-UB and within the OMZ core (OMZ-UC and OMZ-LC). This abrupt decrease in biomass coincides with the intense OMZ present at this station T3. The second peak of biomass during daytime was in deeper stratum (OMZ-LW), where oxygen conditions seem to be restored. Large copepods dominate at the onshore St. L6 (30 %), where their biomass reached up to  $1727.49 \pm 340.8 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  (Table 2). A surface peak of biomass was associated with OMZ-UB stratum during daytime condition, and a second peak was associated with deeper stratum (OMZ-LW) also during daytime. Off Iquique, they were the second dominant group with a surface peak in OX-ML stratum during night at St. T5 and during daytime at St. T3, and with a second peak in the deeper stratum (OMZ-LW) during daytime in both stations (Fig. 4). The biomass of Eucalanidae and *Acartia* copepods were lower than the other copepods in the whole area, but in general Eucalanidae were associated to the deeper stratum.

Following copepods, euphausiids were the second dominant group in term of biomass in the whole area. In gen-

eral, their ascent from deep layers to the upper ones at night was also evidenced by increasing proportions of this group in the OMZ-UB stratum at night. The highest biomass was in St. L6 (19 %), where it reached up to  $1060.58 \pm 305.8 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  (Table 2). A surface peak of biomass was associated to OMZ-UB stratum during night conditions, decreasing in the deep strata (Fig. 4). Across of the zonal section off Iquique, two peaks of biomass were in both stations. A surface peak was in OMZ-UB stratum during night condition followed by lower biomass within the OMZ core, then a second peak was in the OMZ-LC during daytime.

Decapod larvae clearly dominated over copepods in the St. T3 (39 %). The high biomass was in OMZ-UB stratum during night conditions followed by lower biomass within the OMZ core. During night condition at the St. L6, a second peak of biomass was observed. Chaetognaths and annelids were other groups with an important vertical movement of biomass between day and night across strata, and like other groups they had two peaks of biomass. The high biomass was at St. L6 in both groups (Fig. 4).

Total added biomass of zooplankton revealed more clearly DVM behavior of the whole zooplankton community (Fig. 5). The vertical distribution and daytime vs. nighttime variability of zooplankton biomass showed distinctive features associated with the OMZ structure, with significant differences ( $p < 0.05$ ) between strata for both daytime and nighttime samplings, as based on the ANOSIM test ( $p < 0.05$ ). In the whole area most of the biomass was concentrated in a narrow band within the OX-ML and OMZ UB strata associated with more oxygenated surface waters, with reduced values in deeper waters associated with the OMZ core, especially at the onshore station off Iquique (St. T3) (Fig. 5). Overall, we observed that highest values of biomass were during the night at the shallower sampling stratum (OX-ML) and in the subsurface during the day. There was also an important increase in biomass at the deepest stratum (OMZ-LW) during daytime and night conditions.

#### Migrant biomass of the zooplankton taxa

The migrant biomass of the zooplankton taxa and the rate of migration (RM), represented by the proportion of biomass (%) being vertically moved daily from the upper 90 m, are shown in Table 3. Most dominant groups showed a high rate of migration as reflected in the RM. In terms of migrant biomass, Decapod larvae, euphausiids, decapods, copepods and chaetognaths accounted for a large proportion of total migrant biomass (81 %), although high estimates of migrant biomasses were also associated with high standard deviations, indicating a strong variation among replicated samples (Table 3). Presence of zero values in Table 3 represents absence of a given taxonomic group in the upper 90 m layer or extremely low values of biomass under both daytime and nighttime conditions (such groups did not contribute or had a non-significant contribution to total migrant biomass).

**P. Tutasi and R. Escribano: Zooplankton diel vertical migration and downward C flux**

**Table 2.** Mean and standard deviation ( $\pm$ ) of integrated biomass ( $\text{mg C m}^{-2}$ ) by taxonomic groups identified and sorted by ZooScan during daytime and nighttime conditions at three stations (T5, T3 and L6) sampled off northern Chile, during the austral spring 2015. Mean  $\pm$  SD are from  $n = 8$  for Stations T5 and T3, and  $n = 4$  for Station L6.

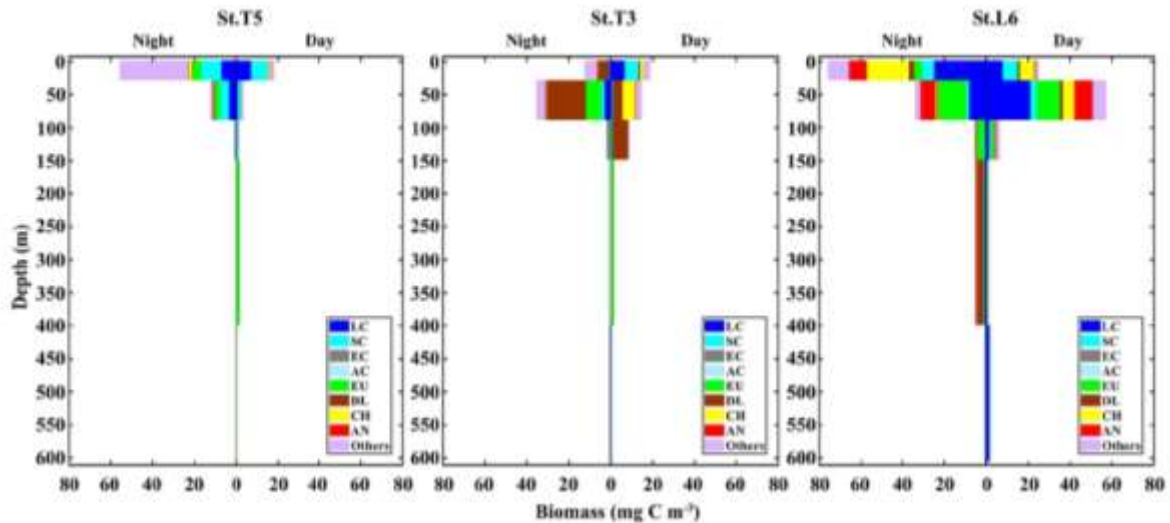
Taxa	T5	T3	L6
	Integrated biomass	Integrated biomass	Integrated biomass
Copepods			
large	383.73 $\pm$ 89.3	286.75 $\pm$ 50.6	1727.49 $\pm$ 340.8
small	467.55 $\pm$ 115.9	194.51 $\pm$ 41.4	416.14 $\pm$ 66.6
<i>Eucalanus</i>	0.22 $\pm$ 0.1	2.42 $\pm$ 0.8	11.78 $\pm$ 4.1
<i>Acartia</i>	0.02 $\pm$ 0.0	0.00 $\pm$ 0.0	0.34 $\pm$ 0.1
Euphausiids	349.48 $\pm$ 77.6	412.38 $\pm$ 103.0	1060.58 $\pm$ 305.8
Decapoda L.	20.04 $\pm$ 4.7	1015.61 $\pm$ 294.6	537.17 $\pm$ 176.8
Chaetognaths	63.97 $\pm$ 15.7	215.20 $\pm$ 79.3	641.85 $\pm$ 172.9
Amelida	50.76 $\pm$ 7.4	79.59 $\pm$ 11.8	734.67 $\pm$ 196.4
Decapods	442.38 $\pm$ 187.4	0.00 $\pm$ 0.0	0.00 $\pm$ 0.0
Ostracods	20.83 $\pm$ 2.9	25.14 $\pm$ 1.9	171.01 $\pm$ 15.2
Ctenophores	0.45 $\pm$ 0.2	101.44 $\pm$ 45.4	100.01 $\pm$ 29.9
Hydrozoa	31.48 $\pm$ 9.9	28.39 $\pm$ 8.3	132.34 $\pm$ 39.0
Salps	15.96 $\pm$ 6.0	129.33 $\pm$ 33.5	35.14 $\pm$ 9.9
Siphonophores	71.53 $\pm$ 25.4	55.30 $\pm$ 16.3	39.17 $\pm$ 9.8
Amphipods	8.78 $\pm$ 1.7	43.32 $\pm$ 13.2	28.34 $\pm$ 5.3
Platyhelminthes	0.00 $\pm$ 0.0	0.00 $\pm$ 0.0	48.83 $\pm$ 21.0
Ichthyoplankton	7.62 $\pm$ 2.2	28.64 $\pm$ 12.8	0.00 $\pm$ 0.0
Nauplius L.	2.15 $\pm$ 0.6	1.02 $\pm$ 0.3	19.78 $\pm$ 5.6
Pteropods	4.20 $\pm$ 1.8	0.62 $\pm$ 0.2	5.02 $\pm$ 2.2
Foraminifera	0.45 $\pm$ 0.1	0.27 $\pm$ 0.1	7.55 $\pm$ 0.9
Gastropods	0.35 $\pm$ 0.1	0.21 $\pm$ 0.0	1.32 $\pm$ 0.2
Cirripedia L.	0.17 $\pm$ 0.0	0.09 $\pm$ 0.0	1.25 $\pm$ 0.4
Bryozoa L.	0.59 $\pm$ 0.2	0.16 $\pm$ 0.0	0.70 $\pm$ 0.3
Radiolarian	0.02 $\pm$ 0.0	0.05 $\pm$ 0.0	0.60 $\pm$ 0.2
Echinoderm L.	0.01 $\pm$ 0.0	0.00 $\pm$ 0.0	0.04 $\pm$ 0.0
Appendicularian	0.00 $\pm$ 0.0	0.00 $\pm$ 0.0	0.00 $\pm$ 0.0
Fish egg	0.00 $\pm$ 0.0	0.00 $\pm$ 0.0	0.00 $\pm$ 0.0
Total	1943 $\pm$ 435	2620 $\pm$ 572	5721 $\pm$ 1019

**4 Discussion**

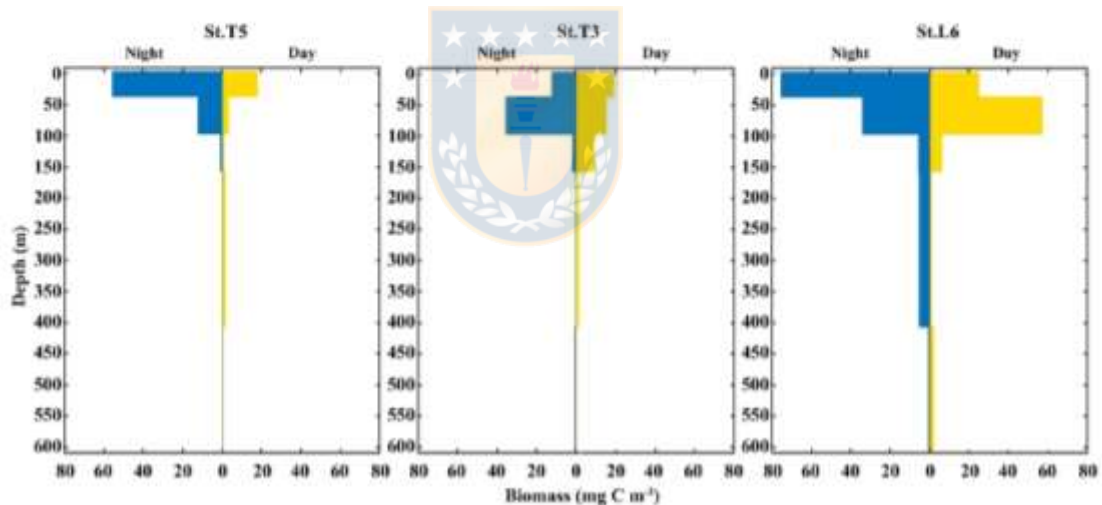
Studies on zooplankton DVM and the active transport of C mediated by zooplankton have been documented previously for the Pacific Ocean and for other areas of the world's oceans, as summarized in Table 4. However, downward C flux due to DVM in highly productive upwelling regions, such as northern Chile, which is also characterized by severe subsurface hypoxic conditions upon presence of a shallow OMZ, is still poorly understood. Some studies have shown that hypoxic conditions can interfere with DMV of many meso- and macrozooplankton species (Wishner et al., 2013; Ekau et al., 2010; Escribano et al., 2009; Apablaza and Palma, 2006; Antezana, 2002; Escribano, 1998). These studies have shown that small differences in oxygen concentration can make a large difference for zooplankton behavior, physiology and adaptation (Wishner et al., 2018; Kiko et al., 2016; Seibel, 2011; Gonzalez and Quiñones, 2002; Escribano and McLaren, 1999). Therefore, it seems that the OMZ

can play a very significant role influencing vertical distribution, DVM and ultimately the downward C flux mediated by zooplankton.

Our approach to assess downward C flux into the oxygen minimum zone, based on estimates of the migrant biomass and our proposed migration indices, allowed us on one hand to examine the contribution that different zooplankton can have to the vertical flux of C and hence export production. On the other hand, it allowed us to assess zooplankton responses (e.g. vertical distribution and DVM performance) to changes in environmental conditions over the vertical gradient, such as temperature, water density and the abrupt changes in oxygenation levels. In this subtropical upwelling region, vertical gradients are much stronger than in temperate upwelling zones. For example, the coastal zone in this region is more stratified and has a very shallow OMZ (< 50 m) with a weak seasonal signal and moderate upwelling throughout the year (Paulmier and Ruiz-Pino, 2009; Fuenzalida et al., 2009; Es-



**Figure 4.** Daytime vs. nighttime vertical distribution of biomass of dominant taxonomic groups at three stations off northern Chile: off Iquique (Stations T5 and T3) and off Coquimbo (Station L6). Data are from night and day replicated samples during 2 consecutive days in the austral spring 2015. Values represent means from sampling size  $n = 4$  for Sts. T5 and T3, and  $n = 2$  for St. L6.



**Figure 5.** Vertical distribution of total zooplankton biomass during daytime and nighttime conditions at three stations off northern Chile: off Iquique (Stations T5 and T3) and off Coquimbo (Station L6) during 2 consecutive days in the austral spring 2015.

cribano et al., 2004). This means that zooplankton must cope with hypoxic conditions during their entire life cycle, except for some species that may reside in near surface water (<30 m), such as *C. chilensis* and *C. brachiatius* which have been reported as mostly restricted to the upper layer without performing any substantial DVM (Escribano et al., 2012, 2009; Escribano and Hidalgo, 2000; Escribano, 1998).

The vertical distribution and diurnal variability of zooplankton biomass seem to be disturbed by the OMZ, such that high biomass aggregates above the oxycline in a nar-

row band within the OX-ML and OMZ-UB layers, associated with more oxygenated surface waters, whereas extremely low biomass reside in deeper waters, in particular within the OMZ core. This condition was more evident in the coastal station off Iquique (St. T3), characterized by the most intense OMZ in the whole study area. In the eastern tropical North Pacific, biomass distribution seemed different, exhibiting a secondary peak at depth during the daytime within the upper oxycline or OMZ core (Wishner et al., 2013).

**P. Tutasi and R. Escribano: Zooplankton diel vertical migration and downward C flux**

**Table 3.** Migrant biomass ( $\text{mg C m}^{-2}$ ) and rate of migration (RM) (%) for taxonomic groups of zooplankton sampled off northern Chile at three stations: off Iquique (Stations T5 and T3) and off Coquimbo (Station L6) during the austral spring 2015. RM represents the proportion (%) of migrant biomass with respect to total biomass found at night in the 0–90 m for a given taxonomic group. SD is standard deviation of the migrant biomass estimated from  $n = 4$  (Sts. T5 and T3) and  $n = 2$  (St. L6).

Taxa	ST-T5			ST-T3			ST-L6		
	MB	SD	RM %	MB	SD	RM %	MB	SD	RM %
Decapoda L.	24.50	17.32	1	968.95	685.15	40	12.19	8.62	1
Euphausiids	269.50	190.56	11	455.14	321.83	19	247.96	175.34	10
Decapods	876.93	620.08	36	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0
Chaetognaths	20.31	14.36	1	390.72	276.28	16	105.39	74.52	4
Copepods									
small	223.31	157.90	9	139.02	98.30	6	128.19	90.64	5
large	183.07	129.45	8	43.78	30.96	2	245.28	173.44	10
<i>Eucalanus</i>	0.00	0.00	0	1.10	0.78	0	0.12	0.09	0
<i>Acartia</i>	0.04	0.03	0	0.00	0.00	0	0.62	0.44	0
Ctenophores	0.00	0.00	0	202.89	143.46	8	81.61	57.71	3
Annelids	32.50	22.98	1	4.03	2.85	0	156.14	110.41	6
Hydrozoa	35.83	25.34	1	7.80	5.52	0	79.04	55.89	3
Siphonophores	34.89	24.67	1	58.18	41.14	2	0.33	0.23	0
Amphipods	5.62	3.98	0	32.50	22.98	1	32.93	23.29	1
Salps	27.36	19.34	1	38.56	27.27	2	4.57	3.23	0
Ostracods	17.80	12.59	1	12.92	9.14	1	36.37	25.72	2
Platyhelminthes	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0	63.08	44.61	3
Pteropods	3.97	2.81	0	0.07	0.05	0	9.85	6.96	0
Nauplius L.	3.06	2.17	0	0.36	0.25	0	2.84	2.01	0
Foraminifera	0.09	0.07	0	0.03	0.02	0	3.11	2.20	0
Cirripedia L.	0.26	0.18	0	0.01	0.01	0	1.87	1.32	0
Bryozoa L.	1.06	0.75	0	0.18	0.13	0	0.83	0.59	0
Gastropods	0.22	0.16	0	0.12	0.09	0	0.11	0.08	0
Echinoderm larvae	0.02	0.01	0	0.00	0.00	0	0.07	0.05	0
Ichthyoplankton	0.06	0.04	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0
Appendicularia	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0
Fish Eggs	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0
Radiolarian	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0

Regarding the estimates of biomass for each of the taxonomic groups, our approaches can certainly introduce variation, depending on selected regressions and conversion factors from highly diverse body shapes and body densities of the zooplankton taxa affecting the estimates of body area and volume, dry weight and C content. Various approaches have been adopted for converting sizes to body masses. For example, Lehette and Hernández-León (2009) provided some general regression equations for subtropical and Antarctic zooplankton describing the relationship between scanned area and body mass (C content). These authors also proposed two separate regressions for crustacean and gelatinous zooplankton, because of different body densities. In our study, we adopted more direct estimates of body masses by converting individual areas or volumes (from ZooScan) using published regressions for separate taxonomic groups. Also, in our samples there was a high diversity of taxonomic groups as identified by ZooScan, such that unique regressions for crustacean and gelatinous organisms may lead to strong bi-

ases in body mass estimates, because of high variability in C content, which is the key component of body mass needed to estimate C flux. Therefore, the use of taxa-specific conversion factors, as those detailed in our Table S3 is strongly recommended.

Despite the apparently hostile oxygen-deficient habitat, associated with the OMZ, we found that most taxa were able to perform DVM in the upwelling zone withstanding severe hypoxia. Even, several zooplankton groups are strong migrants, exhibiting large DVM amplitude (~ 500 m). Among them, an important migrant group is comprised by the eucalanid copepods, which have been described as even being able to enter the core of the OMZ and then migrate downward to the lower limit of the OMZ, which is slightly more oxygenated (Hidalgo et al., 2005). In our study however, their contribution to total migrant biomass was too small (ca.  $0.4 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), as compared to the estimate made by Hidalgo et al. (2005). In fact, the migrant biomass and rate of migration of this group was non-significant when consider-

P. Tutasi and R. Escribano: Zooplankton diel vertical migration and downward C flux

**Table 4.** Comparison of active transport of carbon (AC) (mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) by vertically migratory taxa in Pacific Ocean. Diel vertically migratory taxa (DVMT), productivity primary (PP) (mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>), migrant biomass (MB) (mg C m<sup>-2</sup>), respiratory loss (R) (mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>), fecal pellets production (F) (mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) and mortality (M) (mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>). Where provided by authors, estimated passive export (PDC) is listed. Fluxes refer to carbon export beneath the epipelagic zone (150–200 m depth, depending on the study) in mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>.

Location	Taxa	PP	MB	AC	R	F	M	% POC	References
N.Hawaii ALOHA	DVM zooplankton		108–216	7.1	2.6–4.8			12–18	Al-Mutairi and Landry (2001)
N.Hawaii ALOHA	DVM Meridula	418	157.9	3.2–13.6	3.7			18	Sheinberg et al. (2008)
N.W. Pac.	DVM copepods		144	9	3	5	1	23.1–61.8	Kohari et al. (2008)
N.W. Pac.	Mesopelagic fishes	170		8				22.3	Takahashi et al. (2009)
N.E. Pac.	Eastern Equator		96.0 ± 25.2		23.9			18.4	Darvison et al. (2013)
Eastern Equator	DVM zooplankton		154.8 ± 32.4		4.2 ± 1.2			25.4	Zhang and Dunn (1997)
Central Equator (HNLC)			52.9		7.3 ± 1.8			4	Zhang and Dunn (1997)
Western Equator			46.9		6			6	Rodier and Le Boeigne (1997)
E. Eg. Pac.	DVM zooplankton		1214	7.1	7.1			204	Rodier and Le Boeigne (1997)
Western Equator	DVM zooplankton		144–447	23.53–0.97	7.3–19.1			13–35	Hidaka et al. (2002)
Equator divergence			2.8–21.8		0.9–1.2			<1–2	Román et al. (2002)
Oligotrophic area			30.2–33.8		1.3–1.7			4	Román et al. (2002)
E. S. Pac. N. Chile	DVM Eucalanus	5503							Gonzalez et al. (1998)
E. S. Pac. N. Chile	DVM zooplankton	101000							Dauer et al. (2000)
E. S. Pac. N. Chile			8.0–34	14.1					Hidalgo et al. (2005)
E. S. Pac. N. Chile	DVM zooplankton		37 810	7200					Escribano et al. (2009)
E. S. Pac. N. Chile	DVM zooplankton	2833 ± 1155	958 ± 778	71 ± 64		6700			This study

**P. Tutasi and R. Escribano: Zooplankton diel vertical migration and downward C flux**

**Table 5.** Mean net primary production rate and estimates of daily downward C flux due to passive sinking and mediated by diel vertical migration (DVM) of mesozooplankton at three stations (T5, T3 and L6) in the coastal upwelling region off northern Chile during the austral spring 2015. Primary production represents satellite-based estimates of monthly mean (November–December 2015) at the three sampling stations. Passive C flux is a mean value estimated from sediment traps by González et al. (2000) off Antofagasta (northern Chile, 23° S) for January 1997. Total biomass and epipelagic biomass are mean observed values from day–night conditions after 2 consecutive days of sampling.

Station	T5	T3	L6	Mean ± SD
Primary production (C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	1500	3500	3500	2833 ± 1155
Passive carbon flux (C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )				151 ± 36
Integrated abundance ind. m <sup>-2</sup> (0–600 m)	221 735	127 085	371 235	240 018 ± 123 097
S Total biomass mg (C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> ) (0–600 m)	1943	2620	5721	3428 ± 2015
Epipelagic biomass (mg C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> ) (0–90 m)	1581	1988	4259	2609 ± 1443
Migrant biomass mg (C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> ) (0–90 m)	1686	1048	139	957.7 ± 778
Migrant biomass mg (C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> ) (90–600 m)	503	756	810	689.9 ± 164
Rate of biomass migration (%)	70	42	3	38 ± 34
Active carbon flux mg (C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	139	63	11	71.13 ± 64
Total active carbon exported (%)	9.3	1.8	0.3	3.8 ± 4.8

ing DVM between the upper 90 m and below, suggesting a little or no contribution to downward flux of C for this group of copepods. However it seems that eucalanid copepods remain below the oxycline or nearby the base of the oxycline day and night, as shown by their weighted mean depth (WMD) and therefore suggesting that they may still contribute to vertical flux by feeding at the base of the oxycline at night and then migrating into the OMZ during the day.

Other taxa, such as euphausiids, *Acartia* spp., other copepods, ctenophores, decapods, Annelidae, Bryozoa L, pteropods and chaetognaths tended to concentrate their populations inside the OMZ core showing a strong link to the OMZ with important movement throughout the water column. Antezana (2010) showed that *E. mucronata*, an endemic and abundant euphausiid in the coastal upwelling zone off Chile, is a well-adapted species to vertically migrate into the core of the OMZ. In fact, the euphausiids studied here showed a large DVM amplitude (~ 250 m), descending into the core of the OMZ and below 250 m each day. In general, all strong migrants' taxa showed a strong interaction with the core of OMZ, remaining there either temporarily or permanently during day or night conditions, contributing in this way to the release of C below the thermocline, despite presence of hypoxic conditions.

Our estimates of DVM-mediated C flux showed that migrant biomass (958 ± 778 mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) and C flux estimates (71 ± 64 mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) of the major taxa performing DVM were greater than those reported for the Pacific Ocean, both in oligotrophic, such as Hawaii, and mesotrophic waters such as the subarctic North Pacific (Steinberg et al., 2008), and even greater than that informed by Yebra et al. (2005) within eddies with enhanced biological production. Most of these previous estimates however have not been done in regions with severe hypoxia or anoxia at mid water depths (e.g.

Kiko et al., 2016), such as the highly productive upwelling region of the coastal zone off northern of Chile, where the oxygen concentrations may fall below < 1 μmol in the core of OMZ (Paulmier and Ruiz-Pino, 2009). Moreover, only few works have considered the whole zooplankton community (Table 4). High productivity and strong aggregation of zooplankton in coastal areas of this region (Escribano et al., 2000; Escribano and Hidalgo, 2000) may promote greater amounts of migrant biomass. This requires however that DVM should not be majorly constrained by presence of the OMZ, and that most migrant taxa are tolerant to low oxygen. On the other hand, our estimates of downward C flux were substantially lower than previous ones reported off northern Chile by Hidalgo et al. (2005) for *Eucalanus inermis* alone (14.1 mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>). Although, such previous estimates may be too high, considering the level of primary production in the upwelling zone of Chile (~ 10000 mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, the maximum estimated value) (Daneri et al., 2000). It should be noted that potential contribution to C at depth by faecal pellet production (egestion) was not considered in our estimate of active transport. The lack of an estimate of ingestion rates at the upper layer (nominally 0–90 m) precludes us to make reliable calculations of egestion at depth. We also consider that in situ production of faecal pellets at depth (below the thermocline) and its actual contribution to active transport of C need further study, and it should be estimated for particular feeding conditions.

Differences in our estimates with previous works may also be accounted for by strong variability of zooplankton abundance in the upwelling zone. In fact, our estimates of migrant biomasses of the different taxonomic groups based on 2 d of sampling and two replicates for each condition (day and night) are strongly variable, as shown by the standard errors in Table 3, which can be as much as 100 % from



the mean value. Therefore, comparisons must take caution upon strong time–space variation when assessing zooplankton abundance. Nevertheless, a strong spatial variation in migrant biomass was also evident when comparing the three sampling stations. For instance, St. L6 had more biomass than the other stations, but much less migrant biomass in the upper layer (Table 5), and thus a very low contribution to vertical flux of C by DVM. At station L6, large copepods, euphausiids, annelids and chaetognaths largely contributed to biomass, although they did not show significant DVM. Therefore, species composition and their DVM behavior appear as a key factor to determine the downward flux of C mediated by active transport. Even although the OMZ did not greatly prevent DVM migration, zooplankton behavior appeared disrupted or exhibited reversed patterns, depending on vertical distribution of OMZ and on the taxonomic group being considered. This behavior was more evident at the on-shore stations (Stations T3 and L6), but in particular at the station off Iquique (St. T3) that also showed a higher migration rate (60%). According to Ekau et al. (2010), other indirect effects could also be caused by the hypoxic conditions, such as changes in prey availability, prey size or predation risk, as well as changes in species composition, the strength of which depends on the duration and intensity of the hypoxic events. This could explain why individuals within a single population can perform reverse, normal, or non DVM, apparently depending on the more important sources of mortality: predation by nocturnal feeding, normally migrating carnivorous zooplankton or visually hunting planktivorous fish (Ohman, 1990). These kind of DVM behaviors can only be better assessed and understood when looking at the population level, although again time–space variation in zooplankton abundance in a highly heterogeneous upwelling zone should be kept in mind. It is important to consider that our automated analysis of the zooplankton community may not account for differences in species composition between stations or between strata, and therefore changing DVM behavior within assigned groups between stations, such as strong migrants, or non-migrants may obey to variable species compositions. Although the possibility that same populations change their DVM performance depending on changing environmental conditions cannot be discarded, in particular referring to vertical distribution of oxygen. Such effects may provide explanations for observed variation in migrant biomass between stations, but also between strata. In fact, we noted strong differences in estimates of migrant biomass when comparing the upper 0–90 m stratum and the deeper 90–600 m stratum (Table 5, also by taxa in Table S7). Furthermore, sampling biases should also be considered, especially when using a vertically towed Multi-Net which may not properly sample large-sized zooplankton at daytime conditions in the 0–90 m because of net avoidance, introducing a source of variation when comparing surface vs. deeper layers under daytime and nighttime conditions.

Concerning C fluxes, our estimates of active transport of carbon by zooplankton were about half the estimates of passive C sinking obtained off northern Chile at 60 m depth off Antofagasta (23° S) by Gonzalez et al. (1998) based on sediment traps (125 to 176 mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>). Regarding the efficiency of active C transport mediated by DVM, we obtained satellite-based (<http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/>, last access: 17 December 2019) estimates of net primary production (monthly means for November–December 2015) for the coastal area (Stations T3 and L6) and for the coastal transition zone (Station T5), averaged for the months of November and December 2015. Our estimates of downward C flux represented a mean of ca. 4% of export of carbon resulting from net primary production in the upwelling region, estimated in the range of 1500–3500 mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (Table 5). If we consider this is accounted only by mesozooplankton, then an important fraction of freshly produced C might be taken downward by zooplankton, and this DVM-mediated C flux ought to be taken into account when analyzing and modeling the C budget in the upwelling zone.

## 5 Conclusions

In the coastal upwelling zone off northern Chile the presence of a subsurface oxygen minimum zone (OMZ) can impose an important constraint for diel vertical migration of zooplankton and so influences the downward C export mediated by zooplankton. We found that most of the zooplankton biomass aggregates above the oxycline associated with more oxygenated surface waters, and this was evident upon presence of a more intense OMZ. Some taxonomic groups, however, were found closely associated with the OMZ, and several taxa were able to perform DVM in the upwelling zone withstanding severe hypoxia. Also strong migrants, such as large sized copepods and copepods of the group Eucalanidae and euphausiids, can exhibit a large migration amplitude (~ 500 m), remaining either temporarily or permanently during day or night conditions within the core of the OMZ, and so contributing to the release of C below the oxycline (and thermocline). Our estimates of DVM-mediated C flux suggested that a mean migrant biomass of 957.7 mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> may contribute about 71.1 mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> to the OMZ system through respiration, mortality and C excretion at depth, accounting for ca. 4% of the net primary production and thus implying the existence of an efficient mechanism to incorporate freshly produced C into the OMZ. This downward C flux mediated by zooplankton DVM is however strongly dependent on the taxonomic structure due to variable migration amplitude and DVM behavior. These estimates should also consider the strong temporal–spatial variation in zooplankton abundance in the upwelling zone for comparison purposes.

## P. Tutasi and R. Escribano: Zooplankton diel vertical migration and downward C flux

**Data availability.** Data from this study have been deposited on the PANGAEA server (<https://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.911368>, Tutasi and Escribano, 2020, last access: 28 January 2020) upon publication.

**Supplement.** The supplement related to this article is available online at: <https://doi.org/10.5194/bg-17-455-2020-supplement>.

**Author contributions.** Both authors have equally contributed to the research and writing of the work.

**Competing interests.** The authors declare that they have no conflict of interest.

**Special issue statement.** This article is part of the special issue "Ocean deoxygenation: drivers and consequences – past, present and future (BG/CP/OS inter-journal SI)". It is a result of the International Conference on Ocean Deoxygenation, Kiel, Germany, 3–7 September 2018.

**Acknowledgements.** This work has been funded by the Millennium Institute of Oceanography (IMO) (grant no. IC 120019) and the CONICYT Project (grant no. AUB 150006/12806) through which the Lowphox I cruise was conducted. We are thankful to the two anonymous reviewers who greatly contributed to improving our work. We are also grateful to Daniel Toledo for assistance during field work. The work is a contribution to IMBeR Program and SCOR EBUS WG 155.

**Financial support.** This research has been supported by the Millennium Institute of Oceanography (grant no. IC 120019) and the CONICYT (grant no. AUB 150006/12806).

**Review statement.** This paper was edited by Hermann Bange and reviewed by two anonymous referees.

## References

- Al-Mutairi, H. and Landry, M. R.: Active export of carbon and nitrogen at station ALOHA by diel migrant zooplankton, *Deep-Sea Res. Pt. II*, 48, 2083–2103, [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(00\)0174-0](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(00)0174-0), 2001.
- Andersen, V., Devey, C., Gubanova, A., Picheral, M., Melnikov, V., Tsarin, S., and Prieur, L.: Vertical distributions of zooplankton across the Almería-Oran frontal zone (Mediterranean Sea), *J. Plankton Res.*, 26, 275–293, <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh036>, 2004.
- Antezana, T.: Vertical distribution and diel migration of *Euphausia mucronata* in the oxygen minimum layer of the Humboldt Current, *Oceanogr. East. Pacific*, 2, 13–28, 2002.
- Antezana, T.: Species-specific patterns of diel migration into the Oxygen Minimum Zone by euphausiids in the Humboldt Current Ecosystem, *Prog. Oceanogr.*, 83, 228–236, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.039>, 2009.
- Antezana, T.: *Euphausia mucronata*: A keystone herbivore and prey of the Humboldt Current System, *Deep-Sea Res. Pt. II*, 57, 652–662, <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2009.10.014>, 2010.
- Apablaza, P. and Palma, S.: Efecto de la zona de mínimo oxígeno sobre la migración vertical de zooplankton gelatinoso en la bahía de Mejillones, *Investig. Mar.*, 34, 81–95, <https://doi.org/10.4067/s0717-71782006000200009>, 2006.
- Bray, J. R. and Curtis, J. T.: An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin, *Ecol. Monogr.*, 27, 325–349, 1957.
- Breithurg, D., A Levin, L., Oshlies, A., Grégoire, M., P Chavez, F., J Conley, D., Garcon, V., Gilbert, D., Gutiérrez, D., Isensee, K., S Jacinto, G., Limburg, K., Montes, I., Naqvi, S. W. A., Pitcher, G., Rabalais, N., R Roman, M., Rose, K., Seibel, B., and Zhang, J.: Declining oxygen in the global ocean and coastal waters, *Science*, 359, 1–11, <https://doi.org/10.1126/science.aam7240>, 2018.
- Chang, C. Y., Ho, P. C., Sastri, A. R., Lee, Y. C., Gong, G. C., and Hsieh, C. H.: Methods of training set construction: Towards improving performance for automated mesozooplankton image classification systems, *Cont. Shelf Res.*, 36, 19–28, <https://doi.org/10.1016/j.csr.2012.01.005>, 2012.
- Childress, J. J. and Nygaard, M. H.: The chemical composition of midwater fishes as a function of depth of occurrence off Southern California, *Deep-Sea Res. Oceanogr. Abstracts*, 20, 1091–1093, 1973.
- Dai, L., Li, C., Yang, G., and Sun, X.: Zooplankton abundance, biovolume and size spectra at western boundary currents in the subtropical North Pacific during winter 2012, *J. Mar. Syst.*, 155, 73–83, <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2015.11.004>, 2016.
- Danieri, G., Dellarossa, V., Quiñones, R., Jacob, B., Montero, P., and Ulloa, O.: Primary production and community respiration in the Humboldt Current System off Chile and associated oceanic areas, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 197, 41–49, <https://doi.org/10.3354/meps197041>, 2000.
- Davison, P. C., Checkley, D. M., Koslow, J. A., and Barlow, J.: Carbon export mediated by mesopelagic fishes in the northeast Pacific Ocean, *Prog. Oceanogr.*, 116, 14–30, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.05.013>, 2013.
- Donoso, K. and Escribano, R.: Mass-specific respiration of mesozooplankton and its role in the maintenance of an oxygen-deficient ecological barrier (BEDOX) in the upwelling zone off Chile upon presence of a shallow oxygen minimum zone, *J. Mar. Syst.*, 129, 166–177, 2014.
- Ducklow, H. W., Eborah, D., Steinberg, K., and Buesseler, K. O.: Upper ocean carbon export and the biological pump, *Oceanography*, 14, 50–58, <https://doi.org/10.5670/oceanog.2001.06>, 2001.
- Edvardsen, A., Zhou, M., Tande, K. S., and Zhu, Y.: Zooplankton population dynamics: measuring in situ growth and mortality rates using an Optical Plankton Counter, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 227, 205–219, 2002.
- Ekau, W., Auel, H., Pörtner, H.-O., and Gilbert, D.: Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities (zooplankton, macro-invertebrates and fish), *Biogeosciences*, 7, 1669–1699, <https://doi.org/10.5194/bg-7-1669-2010>, 2010.

- Escribano, R.: Population dynamics of *Calanus chilensis* in the Chilean Eastern Boundary Humboldt Current, *Fish. Oceanogr.*, 7, 245–251, <https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.1998.00078.x>, 1998.
- Escribano, R.: Zooplankton interactions with the oxygen minimum zone in the eastern South Pacific, *Supplement Gayana*, 70, 19–21, 2006.
- Escribano, R. and Hidalgo, P.: Spatial distribution of copepods in the north of the Humboldt Current region off Chile during coastal upwelling, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 80, 283–290, 2000.
- Escribano, R. and McLaren, I.: Production of *Calanus chilensis* in the upwelling area of Antofagasta, Northern Chile, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 177, 147–156, <https://doi.org/10.3354/meps177147>, 1999.
- Escribano, R., Iribarren, C., and Marín, V.: Distribution of *Euphausia mucronata* at the upwelling area of Península Mejillones, northern Chile: the influence of the oxygen minimum layer, *Sci. Mar.*, 64, 69–77, <https://doi.org/10.3989/scimar.2000.64n169>, 2000.
- Escribano, R., Daneri, G., Farías, L., Gallardo, V. A., González, H. E., Gutiérrez, D., Lange, C. B., Morales, C. E., Pizarro, O., Ulloa, O., and Braun, M.: Biological and chemical consequences of the 1997–1998 El Niño in the Chilean coastal upwelling system: A synthesis, *Deep-Sea Res. Pt. II*, 51, 2389–2411, <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2004.08.011>, 2004.
- Escribano, R., Hidalgo, P., and Krautz, C.: Zooplankton associated with the oxygen minimum zone system in the northern upwelling region of Chile during March 2000, *Deep-Sea Res. Pt. II*, 56, 1083–1094, 2009.
- Escribano, R., Hidalgo, P., Fuentes, M., and Donoso, K.: Zooplankton time series in the coastal zone off Chile: Variation in upwelling and responses of the copepod community, *Prog. Oceanogr.*, 2, 97–100, 174–186, <https://doi.org/10.1016/j.pocan.2011.11.006>, 2012.
- Fernández-Álamo, M. A. and Färber-Lorda, J.: Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: a review, *Prog. Oceanogr.*, 69, 318–359, 2006.
- Fuenzalida, R., Schneider, W., Garcés-Vargas, J., Bravo, L., and Lange, C. B.: Vertical and horizontal extension of the oxygen minimum zone in the eastern South Pacific Ocean, *Deep-Sea Res. Pt. II*, 56, 992–1003, <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.11.001>, 2009.
- Gonzalez, H. E., Daneri, G., Figueroa, D., Iriarte, J. L., Lefevre, N., Pizarro, G. A., Quiñones, R., Sobarzo, M., and Troncoso, A.: Producción primaria y su destino en la trama trófica pelágica y océano-atmósfera de CO<sub>2</sub> en la zona norte de la Corriente de Humboldt (23° S): Posibles efectos del evento El Niño, 1997–1998 en Chile, *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 71, 429–458, 1998.
- Gonzalez, R. R. and Quiñones, R. A.: Lih activity in *Euphausia mucronata* and *Calanus chilensis*: Implications for vertical migration behaviour, *J. Plankton Res.*, 24, 1349–1356, <https://doi.org/10.1093/plankt/24.12.1349>, 2002.
- Gorsky, G., Ohman, M. D., Picheral, M., Gasparini, Stéphane Stemmann, L., Romagnan, Jean-Baptiste Cawood, A., Pesant, S., García-Comas, C., and Prejger, E.: Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system, *J. Plankton Res.*, 32, 285–303, <https://doi.org/10.1093/plankt/ftp124>, 2010.
- Grantham, B. A., Chan, F., Nielsen, K. J., Fox, D. S., Barth, J. A., Huyer, A., Lubchenco, J., and Menge, B. A.: Upwelling-driven nearshore hypoxia signals ecosystem and oceanographic changes in the northeast Pacific, *Nature*, 429, 749–754, <https://doi.org/10.1038/nature02605>, 2004.
- Hidaka, K., Kawaguchi, K., Murakami, M., and Takahashi, M.: Downward transport of organic carbon by diel migratory micronekton in the western equatorial Pacific: its quantitative and qualitative importance, *Deep-Sea Res. Pt. I*, 48, 1923–1939, [https://doi.org/10.1016/s0967-0637\(01\)00003-6](https://doi.org/10.1016/s0967-0637(01)00003-6), 2002.
- Hidalgo, P., Escribano, R., and Morales, C. E.: Ontogenetic vertical distribution and diel migration of the copepod *Eucalanus inermis* in the oxygen minimum zone off northern Chile (20–21° S), *J. Plankton Res.*, 27, 519–529, <https://doi.org/10.1093/plankt/ffi025>, 2005.
- Ikeda, T.: Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature, *Mar. Biol.*, 85, 1–11, <https://doi.org/10.1007/BF00396409>, 1985.
- Ikeda, T.: Respiration and ammonia excretion by marine metazooplankton taxa: synthesis toward a global-bathymetric model, *Mar. Biol.*, 161, 2753–2766, 2014.
- Judkins, D. C.: Vertical distribution of zooplankton in relation to the oxygen minimum off Peru, *Deep-Sea Res. Pt. A*, 27, 475–487, [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(80\)90057-6](https://doi.org/10.1016/0198-0149(80)90057-6), 1980.
- Kiko, R., Hauss, H., Buchholz, F., and Melzner, F.: Ammonium excretion and oxygen respiration of tropical copepods and euphausiids exposed to oxygen minimum zone conditions, *Biogeosciences*, 13, 2241–2255, <https://doi.org/10.5194/bg-13-2241-2016>, 2016.
- Kierboe, T.: Zooplankton body composition, *Limnol. Oceanogr.*, 58, 1843–1850, 2013.
- Kobari, T., Steinberg, D., Ueda, A., Tsuda, A., Silver, M. W., and Kitamura, M.: Impacts of ontogenetically migrating copepods on downward carbon flux in the western subarctic Pacific Ocean, *Deep-Sea Res. Pt. II*, 55, 1648–1660, <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.04.016>, 2008.
- Lehette, P. and Hernández-León, S.: Zooplankton biomass estimation from digitized images: a comparison between subtropical and Antarctic organisms, *Limnol. Oceanogr. Methods*, 7, 304–308, <https://doi.org/10.4319/lom.2009.7.304>, 2009.
- Longhurst, A. and Williams, R.: Carbon flux by seasonally migrating copepods is a small number, *J. Plankton Res.*, 14, 1495–1509, 1992.
- Morales, C. E., Braun, M., Reyes, H., Blanco, J. L., and Davies, A. G.: Anchovy larval distribution in the coastal zone off northern Chile: the effect of low dissolved oxygen concentrations and of a cold-warm sequence (1990–1995), *Invest. Mar., Valparaíso*, 24, 77–96, <https://doi.org/10.4067/s0717-71781996002400007>, 1996.
- Morales, C. E., Davies, A. G., Braun, M., Reyes, H., and Blanco, J. L.: Anchovy larval distribution in the coastal zone off northern Chile: the effect of low dissolved oxygen concentrations and of a cold-warm sequence (1990–1995), *Investig. Mar.*, 24, 77–96, <https://doi.org/10.4067/s0717-71781996002400007>, 1996b.
- Ohman, M. D.: The demographic benefits of diel vertical migration by zooplankton, *Ecol. Monogr.*, 60, 257–281, 1990.
- Paulmier, A. and Ruiz-Pino, D.: Oxygen minimum zones (OMZs) in the modern ocean, *Prog. Oceanogr.*, 80, 113–128, <https://doi.org/10.1016/j.pocan.2008.08.001>, 2009.
- Paulmier, A., Ruiz-Pino, D., Garçon, V., and Farías, L.: Maintaining of the Eastern South Pacific Oxygen Mini-

**P. Tutasi and R. Escribano: Zooplankton diel vertical migration and downward C flux**

- mam Zone (OMZ) off Chile, *Geophys. Res. Lett.*, 33, 2–7, <https://doi.org/10.1029/2006GL026801>, 2006.
- Putzeys, S., Yebra, L., Almeida, C., Bécognée, P., and Hernández-León, S.: Influence of the late winter bloom on migrant zooplankton metabolism and its implications on export fluxes, *J. Mar. Syst.*, 88, 553–562, <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.07.005>, 2011.
- Rodier, M. and Le Borgne, R.: Export flux of particles at the equator in the western and central Pacific ocean, *Deep-Sea Res. Pt. II*, 44, 2085–2113, [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(97\)00092-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(97)00092-1), 1997.
- Roman, M. R., Adolf, H. A., Landry, M. R., Madin, L. P., Steinberg, D. K., and Zhang, X.: Estimates of oceanic mesozooplankton production: A comparison using the Bermuda and Hawaii time-series data, *Deep-Sea Res. Pt. II*, 49, 175–192, [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(01\)00099-6](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(01)00099-6), 2002.
- Seibel, B. A.: Critical oxygen levels and metabolic suppression in oceanic oxygen minimum zones, *J. Exp. Biol.*, 214, 326–336, <https://doi.org/10.1242/jeb.049171>, 2011.
- Seibel, B. A., Schneider, J. L., Kaartvedt, S., Wishner, K. F., and Daly, K. L.: Hypoxia Tolerance and Metabolic Suppression in Oxygen Minimum Zone Euphausiids: Implications for Ocean Deoxygenation and Biogeochemical Cycles, *Integr. Comp. Biol.*, 56, 510–523, <https://doi.org/10.1093/icb/ciw091>, 2016.
- Silva, N. and Neshyba, S.: On the southernmost extension of the Peru-Chile undercurrent, *Deep-Sea Res. Pt. A*, 26, 1387–1393, [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(79\)90006-2](https://doi.org/10.1016/0198-0149(79)90006-2), 1979.
- Steinberg, D. K. and Landry, M. R.: Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle, *Annu. Rev. Mar. Sci.*, 9, 413–444, <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015924>, 2017.
- Steinberg, D. K., Carlson, C. A., Bates, N. R., Goldthwait, S. A., Madin, L. P., and Michaels, A. F.: Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea, *Deep-Sea Res. Pt. I*, 47, 137–158, [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(99\)00052-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00052-7), 2000.
- Steinberg, D. K., Cope, J. S., Wilson, S. E., and Kobari, T.: A comparison of mesopelagic mesozooplankton community structure in the subtropical and subarctic North Pacific Ocean, *Deep-Sea Res. Pt. II*, 55, 1615–1635, <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.04.025>, 2008.
- Stramma, L., Johnson, G., Sprintall, J., and Mohrholz, V.: Expanding Oxygen-Minimum in the Tropical Oceans, *Science*, 320, 655–658, 2008.
- Takahashi, K., Kuwata, A., Sugisaki, H., Uchikawa, K., and Saito, H.: Downward carbon transport by diel vertical migration of the copepods *Metridia pacifica* and *Metridia okhotensis* in the Oyashio region of the western subarctic Pacific Ocean, *Deep-Sea Res. Pt. I*, 56, 1777–1791, <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2009.05.006>, 2009.
- Tutasi, P. and Escribano, R.: Faunal abundance and CTD measurements of stations T3, T5 and L6 from cruise Lowphox-I during December 2015, Chile, PANGAEA, <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.911368> (<https://doi.org/10.1594/PANGAEA.911389>), 2020.
- Ulloa, O. and Pantoja, S.: The oxygen minimum zone of the eastern South Pacific, *Deep-Sea Res. Pt. II*, 56, 987–991, <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.12.004>, 2009.
- Ulloa, O., Canfield, D. E., DeLong, E. F., Letelier, R. M., and Stewart, F. J.: Microbial oceanography of anoxic oxygen minimum zones, *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 109, 15996–16003, <https://doi.org/10.1073/pnas.1205009109>, 2012.
- Wishner, K. F., Gelfman, C., Gowing, M. M., Outram, D. M., Rapien, M., and Williams, R. L.: Vertical zonation and distributions of calanoid copepods through the lower oxycline of the Arabian Sea oxygen minimum zone, *Prog. Oceanogr.*, 78, 163–191, <https://doi.org/10.1016/j.pocan.2008.03.001>, 2008.
- Wishner, K. F., Outram, D. M., Seibel, B. A., Daly, K. L., and Williams, R. L.: Zooplankton in the eastern tropical north Pacific: Boundary effects of oxygen minimum zone expansion, *Deep-Sea Res. Pt. I*, 79, 122–140, <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.05.012>, 2013.
- Wishner, K. F., Seibel, B. A., Roman, C., Deutsch, C., Outram, D., Shaw, C. T., Birk, M. A., Mislan, K. A. S., Adams, T. J., Moore, D., and Riley, S.: Ocean deoxygenation and zooplankton: Very small oxygen differences matter, *Sci. Adv.*, 4, eaa5180, <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau5180>, 2018.
- Yebra, L., Almeida, C., and Hernández-León, S.: Vertical distribution of zooplankton and active flux across an anticyclonic eddy in the Canary Island waters, *Deep-Sea Res. Pt. I*, 52, 69–83, <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.08.010>, 2005.
- Zhang, X. and Dam, H. G.: Downward export of carbon by diel migrant mesozooplankton in the central equatorial Pacific, *Deep-Sea Res. Pt. II*, 44, 2191–2202, 1997.

Supplement of Biogeosciences, 17, 455–473, 2020  
<https://doi.org/10.5194/bg-17-455-2020-supplement>  
© Author(s) 2020. This work is distributed under  
the Creative Commons Attribution 4.0 License.



*Supplement of*

**Zooplankton diel vertical migration and downward C flux into the oxygen minimum zone in the highly productive upwelling region off northern Chile**

**Pritha Tutasí and Ruben Escribano**

*Correspondence to:* Pritha Tutasí (prithatutasi@udec.cl)

The copyright of individual parts of the supplement might differ from the CC BY 4.0 License.



**Table S1.** Sampling data for Multinet tows by day (D) and at night (N) for five depth strata at three stations off northern Chile, during spring 2015.

Station	Haul	Date	Time	Latitude	Longitude	Sampling Depth (m)
St. T5	D1a	29/11/2015	9:30	-20.05	-70.53	0-600
	D1b	29/11/2015	16:30	-20.05	-70.53	0-600
	N1a	30/11/2015	2:30	-20.05	-70.53	0-600
	N1b	30/11/2015	4:30	-20.05	-70.53	0-600
	D2a	30/11/2015	10:30	-20.05	-70.53	0-600
	D2b	30/11/2015	15:00	-20.05	-70.53	0-600
	N2a	30/11/2015	22:30	-20.05	-70.53	0-600
	N2b	01/12/2015	4:30	-20.05	-70.53	0-600
St. T3	D1a	02/12/2015	14:30	-20.07	-70.25	0-600
	D1b	02/12/2015	18:00	-20.07	-70.25	0-600
	N1a	03/12/2015	0:15	-20.07	-70.25	0-600
	N1b	03/12/2015	5:00	-20.07	-70.25	0-600
	D2a	03/12/2015	12:00	-20.07	-70.25	0-600
	D2b	03/12/2015	16:00	-20.07	-70.25	0-600
	N2a	04/12/2015	23:30	-20.07	-70.25	0-600
	N2b	05/12/2015	0:15	-20.07	-70.25	0-600
St. L6	D1	09/12/2015	10:31	-29.29	-71.36	0-600
	N1	09/12/2015	22:30	-29.29	-71.36	0-600
	D2	10/12/2015	8:14	-29.29	-71.36	0-600
	N2	10/12/2015	5:00	-29.29	-71.36	0-600

**Table S2.** Depth intervals representing distinctive microhabitats characterized by specific depth and oxygen concentration and the mean temperature ( $T^{\circ}$ ) in each stratum.

Depth intervals	Strata microhabitats	ST-T5		ST-T3		ST-L6		Reference
		O <sub>2</sub>	T <sup>o</sup>	O <sub>2</sub>	T <sup>o</sup>	O <sub>2</sub>	T <sup>o</sup>	
0-30	OX-ML	>200 $\mu$ M	20	>200 $\mu$ M	19	>200 $\mu$ M	14	Oxygenated Layer (Paulmier <i>et al.</i> , 2006).
30-90	OMZ-UB	45 $\mu$ M	16	45 $\mu$ M	15	45 $\mu$ M	13	45 $\mu$ M O <sub>2</sub> definite as upper boundary of the OMZ (Escribano <i>et al.</i> , 2009; Hidalgo <i>et al.</i> , 2005; Escribano <i>et al.</i> , 2004; Morales <i>et al.</i> , 1999)
90-150	OMZ-UC	< 20 $\mu$ M	14	< 20 $\mu$ M	13	< 20 $\mu$ M	13	O <sub>2</sub> <20-<1 $\mu$ M defined as OMZ core Paulmier <i>et al.</i> (2006).
150-400	OMZ-LC	1 $\mu$ M O <sub>2</sub>	12	1 $\mu$ M O <sub>2</sub>	12	4 $\mu$ M O <sub>2</sub>	12	O <sub>2</sub> >1-20 $\mu$ M defined as OMZ core Paulmier <i>et al.</i> (2006).
400-600	OMZ-LW	> 20 $\mu$ M O <sub>2</sub>	9	> 20 $\mu$ M O <sub>2</sub>	8	Non CTD data	8	slope break > 20 $\mu$ M O <sub>2</sub>



**Table S3.** Regressions equations between body area and dry weight (dw) given by Lehette and Hernandez Leon (2009) and Marcolini *et al.* (2015) to estimate biomass with the ZooScan Integrated System. Conversion factors used for biomass estimation for 27 taxonomic groups were extracted from Kiorboe (2013) and Childress and Nygaard (1973).

Group	ACRONYM	a	b	Size	Conversion factor (C:DW)
Amphipods	AM	49.58	<sup>1.48</sup>	Area	0.345
Annelids	AN	43.38	<sup>1.54</sup>	Area	0.299
Appendicularia	AP	2.62E-08	<sup>2.83</sup>	L	0.407
Bryozoa L.	BRY	43.38	<sup>1.54</sup>	Area	0.432
Chaetognaths	CH	23.45	<sup>1.19</sup>	Area	0.367
Ctenophora	CT	43.38	<sup>1.54</sup>	Area	0.051
Small Sub C	SC	45.25	<sup>1.59</sup>	Area	0.480
Large Sub C	LC	45.25	<sup>1.59</sup>	Area	0.480
Acartia Sub C	AC	45.25	<sup>1.59</sup>	Area	0.480
Eucalanidae C	EC	76.71	<sup>0.63</sup>	Area	0.480
Decapods	DE	49.58	<sup>1.48</sup>	Area	0.419
Euphausiids	EU	49.58	<sup>1.48</sup>	Area	0.419
Fish Egg	FE	1.40E-10	<sup>1</sup>	Volume	0.407
Foraminifera	FO	89	<sup>1</sup>	Volume	0.407
Gastropods	GA	43.38	<sup>1.54</sup>	Area	0.227
Hydrozoa	HY	43.17	<sup>1.02</sup>	Area	0.132
Ichthyoplankton	IC	43.38	<sup>1.54</sup>	Area	0.438
Decapoda L	DL	43.38	<sup>1.54</sup>	Area	0.419
Echinoderm L	EL	43.38	<sup>1.54</sup>	Area	0.407
Nauplius L	NL	43.38	<sup>1.54</sup>	Area	0.407
Cirripedia L	CL	43.38	<sup>1.54</sup>	Area	0.407
Ostracoda	OS	99.46	<sup>1.28</sup>	Area	0.369
Platyhelminthes	PL	43.38	<sup>1.54</sup>	Area	0.407
Pteropoda	PT	43.38	<sup>1.54</sup>	Area	0.289
Radiolaria	RA	43.38	<sup>1.54</sup>	Area	0.407
Salps sp	SA	4.03	<sup>1.24</sup>	Area	0.109
Siphonophores	SI	43.17	<sup>1.02</sup>	Area	0.109



**Table S4.** Mean and Standard Deviation ( $\pm$ ) of integrated abundance (ind.  $m^{-2} d^{-1}$ ) by taxonomic groups sorted in this study during daytime/ night condition at three stations off northern Chile, during spring 2015.

TAXA	T5		T3		L6	
	Abundance 0-600	SD	Abundance 0-600	SD	Abundance 0-600	SD
Copepods						
Small Copepods	180698	$\pm$ 44460	94735	$\pm$ 24291	230268	$\pm$ 46919
Large Copepods	11384	$\pm$ 2813	5961	$\pm$ 1327	26840	$\pm$ 4536
<i>Acartia</i> Copepod	3	$\pm$ 1	0	$\pm$ 0	200	$\pm$ 83
<i>Eucalanidae</i> Copepod	3	$\pm$ 1	20	$\pm$ 6	44	$\pm$ 9
Euphausiids	434	$\pm$ 82	341	$\pm$ 66	1683	$\pm$ 473
Decapoda Larvae	428	$\pm$ 132	292	$\pm$ 62	400	$\pm$ 88
Chaetognaths	972	$\pm$ 228	843	$\pm$ 191	4755	$\pm$ 1038
Annelids	3110	$\pm$ 462	2824	$\pm$ 422	7395	$\pm$ 847
Fish Eggs	4304	$\pm$ 672	5759	$\pm$ 1020	20848	$\pm$ 4618
Nauplius larvae	1720	$\pm$ 462	1014	$\pm$ 333	27837	$\pm$ 9587
Appendicularian	10924	$\pm$ 3208	5646	$\pm$ 2098	11034	$\pm$ 3568
Salps	995	$\pm$ 218	3193	$\pm$ 817	10347	$\pm$ 3219
Ostracods	1342	$\pm$ 234	2819	$\pm$ 561	9899	$\pm$ 1199
Siphonophores	3649	$\pm$ 1243	2487	$\pm$ 823	4616	$\pm$ 1183
Hydrozoan	746	$\pm$ 150	525	$\pm$ 94	4397	$\pm$ 1401
Foraminifers	128	$\pm$ 9	94	$\pm$ 13	3564	$\pm$ 370
Gastropods	450	$\pm$ 115	180	$\pm$ 24	1806	$\pm$ 435
Platyhelminthes	0	$\pm$ 0	0	$\pm$ 0	2410	$\pm$ 1054
Cirripedia Larvae	112	$\pm$ 28	58	$\pm$ 11	2190	$\pm$ 839
Bryozoan	113	$\pm$ 29	63	$\pm$ 15	298	$\pm$ 120
Amphipods	44	$\pm$ 9	195	$\pm$ 41	116	$\pm$ 27
Pteropods	152	$\pm$ 64	19	$\pm$ 5	135	$\pm$ 39
Ctenophores	1	$\pm$ 0	14	$\pm$ 6	119	$\pm$ 38
Echinoderm larvae	7	$\pm$ 3	0	$\pm$ 0	18	$\pm$ 8
Radiolarian	1	$\pm$ 0	4	$\pm$ 2	14	$\pm$ 5
Decapods	11	$\pm$ 3	0	$\pm$ 0	0	$\pm$ 0
Ichthyoplankton	4	$\pm$ 1	1	$\pm$ 0	0	$\pm$ 0
<b>Total ind. <math>m^{-2}</math></b>	<b>221735</b>	<b><math>\pm</math> 53698</b>	<b>127085</b>	<b><math>\pm</math> 31229</b>	<b>371235</b>	<b><math>\pm</math> 76618</b>

**Table S5-** Daily average of relative abundance (%) for the 27 zooplankton groups sorted in this study during daytime/ night condition at three stations off northern Chile, during spring 2015. Each depth stratum represents a specific oxygen condition.

TAXA	St. T5					Total	St. T3					Total	St. L6					Total	
	OX ML	OMZ					OX ML	OMZ					OX ML	OMZ					
		UB	UC	LC	LW			UB	UC	LC	LW			UB	UC	LC	LW		
<b>COPEPODS</b>						<b>87</b>	<b>Major Groups</b>						<b>79</b>	<b>69</b>					
SC	46	27	4	1	2	81	47	17	8	1	2	75	32	17	5	3	4	62	
LC	3	2	<1	<1	<1	5	3	1	<1	<1	<1	5	3	3	1	<1	1	7	
AC	0	<1	0	0	0	<1	0	0	0	0	0	0	<1	0	<1	0	0	<1	
EC	0	0	0	<1	<1	<1	0	<1	0	0	<1	<1	<1	0	<1	<1	0	<1	
FE	1	<1	<1	<1	<1	2	2	1	<1	1	<1	5	2	3	<1	<1	<1	6	
NL	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	6	1	<1	<1	<1	7	
AP	3	1	<1	<1	<1	5	4	<1	<1	<1	<1	4	2	1	<1	<1	<1	3	
OTHERS	3	2	1	1	<1	<6	5	3	1	1	<1	11	6	6	1	1	1	15	



**Table S6-** Carbon respiration ( $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) in the Oxygen minimum zone (90-600 m) by zooplankton groups sorted in this study during daytime/ night condition at three stations off northern Chile, during spring 2015. Respiration rate was estimated using regression provided by Ikeda (1985).

Taxa	St. T5	St. T3	St. L6
Amphipods	0.06	0.16	0.68
Annelids	4.77	7.23	13.09
Appendicularia	0.00	0.00	0.00
Bryozoa	0.00	0.00	0.00
Chaetognaths	0.62	0.58	6.72
Cirripedia L	0.00	0.02	0.04
Ctenophores	0.05		0.08
Acartia C			0.03
Eucalanidae C	0.01	0.09	0.48
Large C	7.28	7.23	38.94
Small C	12.14	12.29	21.27
Decapods	2.63		
Decapods L	0.21		
Euphausiids	6.51	7.17	33.41
Fish Egg	0.00	0.00	0.00
Foraminifers	0.06	0.06	0.62
Gastropods	0.01	0.04	0.14
Hydrozoa	0.34	1.18	3.58
Ichthyoplankton	0.07	0.40	
Nauplius L	0.02	0.02	0.24
Ostracods	1.61	2.59	15.57
Platyhelminthes			0.83
Pteropods	0.00	0.00	0.00
Radiolarian	0.00	0.02	0.03
Salps	0.14	0.45	0.24
Siphonophores	0.16	0.17	0.75

**Table S7-** Migrant biomass ( $\text{mg C m}^{-2}$ ) for taxonomic groups of zooplankton sampled in the deep stratum (90-600 m) at northern Chile at 3 stations: off Iquique (Stations T5 and T3) and off Coquimbo (Station L6) during the austral spring 2015. SD= Standard deviation of the migrant biomass estimated from n=4 (St. T5 and St. T3) and n=2 (St. L6).

TAXA	T5		T3		L6	
	MB	SD	MB	SD	MB	SD
Decapoda_L	3.7	± 3.5	446.7	± 257.9	847.6	± 485.5
Euphausiids	389.1	± 214.6	330.0	± 158.4	123.7	± 96.7
Large C	17.3	± 11.6	4.3	± 3.0	157.5	± 110.5
Small C	18.4	± 10.8	25.3	± 13.5	31.0	± 53.3
Eucalanid C	0.3	± 0.2	3.3	± 1.9	14.4	± 12.4
Acartia C	0.0	± 0.0	0.0	± 0.0	0.0	± 0.0
Annelida	8.6	± 15.9	31.1	± 39.4	83.4	± 57.5
Ichthyoplankton	4.9	± 7.7	50.1	± 28.9	0.0	± 0.0
Ostracoda	3.3	± 2.2	8.5	± 4.7	42.9	± 41.9
Chaetognaths	35.5	± 20.1	0.9	± 0.9	3.8	± 21.2
Hydrozaa	3.2	± 2.0	4.8	± 3.0	23.3	± 16.2
Amphipoda	6.5	± 3.9	7.5	± 1.6	8.4	± 8.0
Salps	1.4	± 0.4	11.7	± 6.6	0.1	± 0.2
Decapods	7.8	± 4.5	0.0	± 0.0	0.0	± 0.0
Ctenophora	0.9	± 0.5	0.0	± 0.0	3.7	± 2.1
Siphonophores	2.2	± 1.1	0.0	± 0.1	1.6	± 0.6
Platyhelminthes	0.0	± 0.0	0.0	± 0.0	1.9	± 1.1
Foraminifera	0.3	± 0.2	0.2	± 0.1	0.8	± 2.7
Radiolaria	0.0	± 0.0	0.1	± 0.1	1.2	± 0.6
Gastropoda	0.1	± 0.0	0.1	± 0.0	0.8	± 0.6
Nauplius_L	0.0	± 0.1	0.1	± 0.0	0.6	± 0.7
Cirripedia_L	0.0	± 0.0	0.0	± 0.0	0.5	± 0.1
Pteropoda	0.0	± 0.0	0.0	± 0.0	0.0	± 0.0
Appendicularia	0.0	± 0.0	0.0	± 0.0	0.0	± 0.0
Fish_Egg	0.0	± 0.0	0.0	± 0.0	0.0	± 0.0
Echinoderm_L	0.0	± 0.0	0.0	± 0.0	0.0	± 0.0
Bryozoa	0.0	± 0.0	0.0	± 0.0	0.0	± 0.0

## **4.2. CAPÍTULO 2. “Migración vertical diaria y evasión de la depredación bajo la influencia de una zona de mínimo de oxígeno”. JPR-2020-105**

**Artículo científico enviado a la revista “Journal Plankton Research”.**

**Autores: Pritha Tutasí, Rubén Escribano y Thomas Kiørboe.**

### **Resumen**

El estudio de la migración vertical diaria (MVD) del zooplancton en áreas de surgencia sujetas a zonas mínimas de oxígeno (ZMO) permite evaluar el papel de las restricciones ambientales sobre el comportamiento adaptativo de las comunidades zooplanctónicas. Aquí, nosotros estudiamos la MVD de potenciales presas y depredadores del zooplancton en una ZMO superficial e intensa en el área de surgencia costera frente al norte de Chile (21°S), durante la primavera (2015) y el verano (2018). Nosotros encontramos que la variabilidad espacial y temporal en la extensión e intensidad de la ZMO fue un factor clave que modificó las distribuciones presa-depredador, al influir en su amplitud MVD. En copépodos, el rango de amplitud de MVD promedio estuvo entre ~40-200 m dependiendo de la clase de tamaño y el periodo de muestreo. La MVD de este grupo en general se mostró fuertemente restringida en condiciones de hipoxia severa asociada con una ZMO más superficial, intensa y extensa. En contraste, los eufáusidos y los quetognatos exhibieron una amplitud de migración mucho mayor en el rango (~500 m). Nosotros observamos que en las estaciones donde los predadores fueron abundantes en las capas superficiales oxigenadas, como sifonóforos, los copépodos mostraron una mayor profundidad, distribuyéndose dentro la ZMO. Su comportamiento de migración también varió en estaciones mostrando MVD inversa, lo que sugiere una respuesta a la distribución vertical de los depredadores. Además, observamos una profundización progresiva con el aumento del tamaño corporal. Concluimos que una ZMO poco profunda y su variación espacio temporal pueden alterar fuertemente las relaciones presa-depredador en la zona de afloramiento, modificando el comportamiento de MVD.

**Diel vertical migration and predation avoidance under the influence of an oxygen minimum zone**

Journal:	<i>Journal of Plankton Research</i>
Manuscript ID:	Draft
Manuscript Type:	Original Article
Date Submitted by the Author:	n/a
Complete List of Authors:	Tutasi, Pritha; Universidad de Concepcion, Doctoral Program of Oceanography; Universidad de Concepcion, Instituto Milenio de Oceanografía; Instituto Oceanográfico de la Armada, Departamento de Oceanografía y Meteorología Marina; Universidad de Especialidades Espíritu Santo, Facultad de Ingeniería Ambiental Escribano, Ruben; Universidad de Concepcion Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Oceanography; Universidad de Concepción, Instituto Milenio de Oceanografía Kierboe, Thomas; Danmarks Tekniske Universitet, Oceanography; Technical University of Denmark National Institute of Aquatic Resources, Centre for Ocean Life
Keywords:	Diel vertical migration, zooplankton, oxygen minimum zone



SCHOLARONE™  
Manuscripts

<http://mc.manuscriptcentral.com/jplankt>

1 **Diel vertical migration and predation avoidance under the**  
2 **influence of an oxygen minimum zone**

3 Pritha Tutasi<sup>1,2,3</sup>, Ruben Escibano<sup>5,2</sup> and Thomas Kjørboe<sup>6,7</sup>

4 <sup>1</sup>Doctoral Program of Oceanography, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

5 <sup>2</sup>Instituto Milenio de Oceanografía (IMO), Casilla 1313, Concepción, Chile

6 <sup>3</sup>Dirección Oceanografía y Meteorología Marina, Instituto Oceanográfico y Antártico de la Armada  
7 (INOCAR), Guayaquil, Ecuador.

8 <sup>5</sup>Department of Oceanography, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

9 <sup>6</sup>DTU AQUA National Institute of Aquatic Resources. Centre for Ocean Life

10 <sup>7</sup>Technical University of Denmark

11 Correspondence to: Pritha Tutasi ([prithatutasi@udec.cl](mailto:prithatutasi@udec.cl))

12

13 **ABSTRACT**

14 Diel vertical migration (DVM) of zooplankton in upwelling areas subject to oxygen minimum zones  
15 (OMZ) allows to assess the role of environmental constraints for adaptive behaviors. Here, we studied  
16 DVM of prey and predators of zooplankton in an intense-shallow OMZ in the coastal upwelling area  
17 off Northern Chile (21°S), in spring (2015) and summer (2018). We found that spatial and temporal  
18 variability in the extension and intensity of the OMZ was a key factor modifying the prey-predator  
19 distributions by influencing their amplitude of vertical migration ( $\Delta$ DVM). In copepods,  $\Delta$ DVM was  
20 in the range of ca. 40-200 m depending on the size class, and it was strongly restricted under severe  
21 hypoxia associated with a shallower, more intense, and thicker OMZ. In contrast, euphausiids and  
22 chaetognaths exhibited a much larger  $\Delta$ DVM in the range (ca. 500 m). When siphonophores were  
23 abundant in the upper oxygenated layers, copepods displayed a marked deepening into the OMZ.  
24 Reverse migration behavior was also observed as a response to vertical distribution of predators.  
25 Further, we observed distinct patterns of progressive deepening with increasing body size. We  
26 conclude that a shallow OMZ and its temporal-spatial variation can strongly alter the prey-predator  
27 relationships in the upwelling zone by modifying DVM behavior.

28

29 **INTRODUCTION**

30 Diel vertical migration (DVM) is one of the most important survival strategies evolved by zooplankton  
31 in the oceans and probably represents the largest migration of biomass on the planet (Ringelberg,  
32 2010). A normal pattern of DVM involves the ascent of zooplankton populations to the euphotic layer  
33 at dusk to feed during the night before descending to depth at dawn (Lambert, 1989; Steinberg and  
34 Landry, 2017). This behavior has long been considered a strategy to avoid visual predators in near  
35 surface waters during daylight (Zaret and Suffern, 1976; Hays, 2003). In some cases, this pattern is  
36 altered, such that zooplankton populations may perform reverse migration. This nocturnal descent has  
37 been suggested as an escape response to non-visually feeding invertebrate predators that do normal  
38 DVM (Ohman *et al.*, 1983; Irigoien *et al.*, 2004). Both normal and reverse DVM imply coping with  
39 abrupt environmental gradients while migrating. For instance, in highly productive Eastern Boundary  
40 Upwelling System, there may be strong vertical gradients in oxygen driven by a shallow Oxygen  
41 Minimum Zone (OMZ) (Fuenzalida *et al.*, 2009; Schneider *et al.*, 2007; Paulmier *et al.*, 2006) that may  
42 impose a critical constraint for migration behavior.

43 Previous studies of DVM of zooplankton in upwelling area off northern Chile have shown that the  
44 OMZ can restrict DVM of most species to within the narrow (50 m) upper layer (Escribano *et al.*,  
45 2009; Donoso and Escribano, 2014). Nevertheless, some strong migrants may temporarily enter the  
46 OMZ or even reside in it (Antezana, 2002; Hidalgo *et al.*, 2005). Recently, Tutasí and Escribano (2020)  
47 examined the DVM of zooplankton community at northern Chile and found that some taxonomic  
48 groups were able to perform DVM in the upwelling zone withstanding severe hypoxia. For instance,  
49 large sized copepods, such as Eucalanidae and Euphausiids, exhibited a large migration amplitude  
50 (~500 m) and resided either temporarily or permanently within the core of the OMZ. This behavior has  
51 also been observed in migrant organisms within OMZ during the daytime at the Eastern Tropical North  
52 Pacific (Wishner *et al.*, 2013; Maas *et al.*, 2014). Therefore, the OMZs may act as a refuge to avoid  
53 predators unable to penetrate the OMZ core (Wishner *et al.*, 2008; Escribano *et al.*, 2009; Wishner *et al.*,  
54 2013; Maas *et al.*, 2014).

55 However, DVM still remains poorly understood in oceans with an oxygen minimum layer. A relevant  
56 question is related to the understanding of the OMZ role in modifying prey-predator interactions and  
57 altering DVM behavior of both prey and predator. Here, aiming at such understanding, we assessed the  
58 interplay between OMZ, size dependent DVM, and predation avoidance in a coastal upwelling site of



59 the Humboldt Current with a shallow and intense oxygen minimum zone. We ultimately aimed at  
60 determining the ecological role that the oxygen minimum zone can play in DVM behavior as a  
61 mechanism to reduce predation risk.

62

## 63 **2 METHOD**

### 64 **Study area and sampling methods**

65 We conducted our study in a coastal upwelling site at Northern Chile (21°S); an area subjected to  
66 intermittent wind-driven upwelling throughout the year, characterized by high levels of primary  
67 production and containing an intense and shallow OMZ (**Fig. 1**).

68 Two oceanographic campaigns (LowpHox cruises) were conducted during the austral spring  
69 (November 2015) and in austral summer (February 2018) onboard the Chilean R/V Cabo de Hornos.  
70 Sampling was carried out at two stations: Onshore Station (St. T3) and offshore station (St. T5) across  
71 a zonal section off Iquique (20°S) (Fig. 1). Each station was characterized by vertical profiles of  
72 temperature, salinity and dissolved oxygen (DO) from 1000 m to the surface by using an oceanographic  
73 rosette equipped with a SeaBird SBE-43 oxygen sensor and a Seatech Fluorometer. Discrete water  
74 samples were obtained for chemical measurements of oxygen.

75 Quantitative zooplankton samples were collected during day and night at both stations. Vertical hauls  
76 were performed from 600 to 0 m depth with a Hydro-Bios Multinet system with a 0.25 m<sup>2</sup> opening area  
77 and equipped with 200-µm mesh-size nets. The Multinet towing speed was 1 m s<sup>-1</sup> and a flowmeter in  
78 the mouth of the Multinet estimated the volume of filtered water. Samples were preserved in 5%  
79 buffered formalin-seawater solution.

80 We sampled 5 depth strata classified in accordance with the distribution of oxygen and position of the  
81 OMZ (Fig. 2) following Tutasi and Escibano (2020). These strata are named: Oxidic mixed layer (OX-  
82 ML) 30-0 m, OMZ upper boundary (OMZ-UB) 90-30 m, OMZ upper core (OMZ-UC) 150-90 m,  
83 OMZ lower core (OMZ-LC) 400-150 m, and OMZ lower boundary (OMZ-LW) 600-400 m. Depth  
84 ranges and oxygen levels for these strata are detailed in Table S1 (Supplemental Material). Four  
85 daytime and four nighttime replicate vertical hauls of zooplankton were collected in spring 2015 (8  
86 hauls and 40 samples total in each station) and two daytime replicates and two nighttime replicates in  
87 the summer (2018) (4 hauls and 20 samples total at each station).

88

## 89 Zooplankton data processing

90 Samples were digitized with the Hydroptic ZooScan digital imaging system (Gorsky *et al.*, 2010) to  
91 determine taxonomic groups and the size structure of the zooplankton community. Each sample was  
92 wet-sieved through a 1000  $\mu\text{m}$  mesh into two size fractions (a few samples were not split as they  
93 contained too few animals). Each size-fraction was then split with a Motoda splitter until the  
94 zooplankton was sufficiently diluted to avoid contact between organisms in the ZooScan. 168  
95 subsamples were scanned and digitized at a resolution of 2400 dpi after manual separation of the  
96 objects (organisms) on the scanning tray. The ZooProcess software was trained with a learning set.  
97 Each individual organism was classified to one of 27 taxonomic groups, such as Copepods,  
98 Chaetognaths, Euphausiid, Gelatinous and other zooplankton taxa. Identifications were subsequently  
99 validated visually. Organisms were enumerated, measured, and their biomass estimated. Five size  
100 classes, based on the equivalent spherical diameter (ESD), were used to calculate abundance and  
101 biomass of zooplankton per samples: Two small size classes (0.3–0.5 mm and 0.5–1 mm), intermedium  
102 size (1–2 mm), and two large size classes (2–5 mm, >5 mm). Abundance was calculated as  $\text{ind. m}^{-2}$   
103 while biomass was calculated as  $\mu\text{g C m}^{-2}$  using regression equations relating body sizes (scanned  
104 areas) and body biomass, as described in Tutasi and Escribano (2020). To determinate the effect of the  
105 OMZ for the vertical structure of the zooplankton abundance we used the 5 strata previously defined  
106 and biomass was also explored by splitting the water column into ecological zones based on depth,  
107 temperature and oxygen profiles.

108 Selected taxa comprising potential predators and their prey were used to assess the vertical distribution  
109 and DVM behavior in relation to the OMZ. For this, we used 6 taxonomic categories with their  
110 corresponding size classes: Euphausiids (EU), Amphipods (AM), Decapods larvae (DL), Chaetognaths  
111 (CH) and Siphonophores (SIP) as predators, defined as visual and tactile ones, and small Copepods  
112 (SC), large Copepods (LC), *Acartia* Copepods (AC), Eucalanidae Copepods (EC), as potential preys,  
113 all integrated in the Copepod category. We chose these taxonomic groups for 3 reasons: 1) in a  
114 preliminary analysis they showed high abundance and frequency of occurrence in both sampling  
115 periods, 2) they showed a very high variability in DVM including a clear reverse DVM pattern, and 3)  
116 previous investigations on the vertical distribution of these taxonomic groups had been carried out in  
117 the coastal upwelling site off northern Chile.

118 To quantify the presence and extent of DVM of prey and predators, we calculated the weighted mean  
119 depth of each size category both day and night (Andersen *et al.* 2004),

$$120 \quad WMD = \frac{\sum(n_i \cdot z_i \cdot d_i)}{\sum(n_i \cdot z_i)} \quad (1)$$

121 where  $d_i$  is the mid depth of strata  $i$  (m),  $z_i$  the width of strata  $i$  (m), and  $n_i$  the abundance (ind.  $m^{-3}$ ) of a  
122 given taxonomic group.

123 We also calculated the amplitude of vertical migration ( $\Delta DVM$ ) as the difference between the WMD of  
124 the organisms during the day and the night. These differences were used as a criterion for determining  
125 the DVM behavior of taxonomic groups. Positive values indicated normal DVM (pattern of nocturnal  
126 ascent by individuals that reside at depth by day) and negative values indicated reverse DVM (pattern  
127 of nocturnal descent by individuals that reside near the surface by day). The individuals that occupied  
128 the same depth stratum by day and by night were considered as non-migrants (Ohman, 1990).

129

130

131

132

## 133 RESULTS

### 134 Oceanographic conditions

135 The vertical distribution of dissolved oxygen (DO) showed contrasting patterns between sampling  
136 stations (Sts. T5- T3) and sampling periods (austral spring-summer) (Fig. 2). Hypoxic conditions were  
137 more pronounced at the onshore station St. T3 than at the offshore station St. T5, and also in the  
138 summer period compared to the spring condition. The  $45 \mu\text{mol O}_2$  isoline, signaling the upper limit of  
139 the OMZ, was at 70 m (St. T5) and at 59 m (St. T3) during the spring, whereas in summer it was much  
140 shallower at ca. 20 m (St. T3) and ca. 37 m (St. T5). Similarly, at both stations, the marked upper  
141 boundary of the OMZ core ( $20 \mu\text{mol O}_2$  isoline) was at  $\sim 80$  m during the spring, whereas in summer it  
142 was much shallower, 24 m (St. T3) and at 49 m (St. T5). The DO concentrations in the OMZ core  
143 reached the detection limit during the summer ( $< 1 \mu\text{mol O}_2$ ) at both stations, compared to the spring  
144 condition, when minimum values were about  $2 \mu\text{mol O}_2$ . The lower OMZ boundary was at  $\sim 450$  m at  
145 St. T3 and 400 m at St. T5 in the summer.

146 During the austral spring, oceanographic variables showed a surface warming ( $\sim 20^\circ\text{C}$ ) and stratified  
147 conditions at both stations, as based on Sigma-t profiles. The thermocline was in the upper 100 m, and  
148 it coincided with the oxycline, whereas Chlorophyll-a maximum ( $>2\text{ mg m}^{-3}$ ) was in the upper 20 m  
149 (**Fig. 2 C**). In the summer, the differences between stations were more evident than spring (**Fig. 2 D**).  
150 At St. T5 the water column was strongly stratified with temperature greater than  $25^\circ\text{C}$  in the near  
151 surface layer and with a marked thermocline in the upper 50 m, coinciding with the oxycline, whereas  
152 the Chlorophyll-a maximum ( $>8\text{ mg Chlorophyll-a m}^{-3}$ ) was located in the upper 30 m (**Fig. 2 D**). The  
153 onshore station (St. T3) was characterized by lower temperature ( $< 20^\circ\text{C}$ ) and a weaker thermocline  
154 (upper 5 m), associated with cold upwelled water, being consistent with high phytoplankton biomass  
155 with maximum values of  $10\text{ mg of Chlorophyll-a m}^{-3}$  in the upper 20 m.

156

### 157 **Vertical distribution of zooplankton biomass and its size structure**

158 When looking at the size structure of the zooplankton community it was found that the distribution of  
159 the size classes varied significantly, both between stations and sampling periods, although at all cases  
160 there were greater abundances of the small size classes (Two-Way Crossed Analysis, ANOSIM  
161  $p < 0.05$ ) (Table I).

162 The vertical distribution of the zooplankton biomass in five size classes differed significantly between  
163 day and night for both sampling periods (**Fig. 3**, Two-Way Crossed Analysis, ANOSIM  $p < 0.05$ ).  
164 Overall, the zooplankton biomass was higher at night in the epipelagic zone as a consequence of the  
165 DVM during both austral spring and summer periods. A small secondary biomass peak associated with  
166 the OMZ core was also observed during daylight condition (**Fig. 3**). During the austral spring, the  
167 highest biomass was above 90 m depth (OX-ML-OMZ-UB) at night condition. The larger size class  
168 ( $>5\text{ mm}$ ) dominated in this stratum at both stations. The second peak of biomass was associated with  
169 the lower core of OMZ (OMZ-LC) during the day, and it consisted mainly of the larger size class: 2.0-  
170 5.0 mm (54 %) at St. T5 and  $>5\text{ mm}$  49% at St. T3. During the austral summer, at the onshore station  
171 (St. T3) a higher biomass was concentrated above 30 m (OX-ML) both during day and night  
172 conditions. The mid-size class (1.0-2.0 mm) represented  $\sim 50\%$  of the total biomass in this stratum. The  
173 second peak of biomass was in the OMZ-LC stratum during the day, where 63% of biomass was in the  
174 larger size class ( $>5\text{ mm}$ ). The offshore stations (St. T5) showed the lowest biomass which was  
175 concentrated above 30 m (OX-ML), where 31% was in the mid-size class (1.0-2.0 mm).

176 **Vertical distribution of Prey and Predators**

177 The vertical distribution of prey and predators showed distinct features associated with the OMZ  
178 structure. Most groups showed the highest abundance in the oxygenated upper layers and low  
179 abundance in the core of the OMZ (Fig. 4). Copepods were the most abundant taxa and were  
180 distributed over all strata of the water column at both stations and sampling periods. The vertical  
181 distribution was bimodal, with the bulk of abundance above and within the OMZ-UB and a subsurface  
182 peak usually in OMZ-LW. Daytime vertical distribution showed a peak of abundance in the OX-ML,  
183 with more than 50% of the total abundance of copepods, except at St. T5 during the spring when a  
184 significant shallow peak occurred at night.

185 Predator abundances were approximately two orders of magnitude lower than those of copepods. Most  
186 predators concentrated in the upper 30 m (OX-ML), except amphipods that peaked in the OMZ-UB and  
187 Decapod Larvae that peaked below 400 m (OMZ-LW) at St. T5 in the austral summer. Most predators  
188 had a minimum abundance in the core of the OMZ, except Euphausiids that showed a secondary  
189 maximum in the OMZ-LC at St. T3 during the spring (Fig. 4).

190

191 ***The DVM behavior of prey and predators***

192 The DVM behavior varied significantly among size classes, stations, and sampling periods (Two-Way  
193 Crossed Analysis, ANOSIM  $p < 0.05$ ) (Table II). During the spring, all size classes of copepods and  
194 some predators (siphonophores, Chaetognaths and Decapods Larvae) exhibited reversed DVM at the  
195 onshore St. T3, while at St T5 the DVM was normal, except for Decapods Larva (Table II). In  
196 summer, copepods showed a similar behavior to spring (reverse at St. T3 and normal at St. T5),  
197 although with a narrow range of DVM. In contrast, all size classes of predators showed a normal DVM  
198 at St. T3 and reverse at St. T5, except by euphausiid that exhibited reverse DVM in the mid-class and  
199 normal in the large size class at the onshore station St. T3. (Table II).

200 Significant differences in the weighted mean depth (WMD) between diurnal and nocturnal hauls were  
201 detected for prey and predator (Two-Way Crossed Analysis, ANOSIM  $p < 0.05$ ) during both austral  
202 spring and summer. The large size classes of these groups reached the greatest depths of residence and  
203 showed a  $\Delta$ DVM significantly higher (Two-Way Crossed Analysis, ANOSIM  $p < 0.05$ ) than that of  
204 small and mid-size classes (Table II).

205 In summer, copepods resided deeper than in the spring at both stations, although the range of migration  
206 was rather narrow for all size classes (Fig. 5). The large size class (2.0-5.0 mm) resided significantly  
207 deeper than the smallest and mid-size classes (Two-Way Crossed Analysis, ANOSIM  $p < 0.05$ ) both day  
208 and night. The WMD of residence for the larger size class was associated with the OMZ-LW, while the  
209 small size classes were associated with the OMZ-UB and OMZ-UC. The mid-size class was mainly  
210 associated with the OMZ core (Fig. 5).

211 Predators were larger and their DVM ranges significantly broader than copepods (Two-Way Crossed  
212 Analysis, ANOSIM  $p < 0.05$ ) during both austral spring and summer. Euphausiids and Chaetognaths  
213 were stronger diel vertical migrators (Table. II). Overall, Euphausiids resided above OMZ-UC at night  
214 and deeper during the day in the OMZ-LC (spring) and OMZ-LW (summer). We did not find  
215 significant differences in WMD between night and day at St. T5, due to the absence of organisms  
216 during night tows (Fig. 6). The deep population of Chaetognaths resided in OMZ-LC in spring and  
217 below 400 m in the OMZ -LW in summer. Decapod Larvae and Siphonophores did not exhibit a  
218 significant DVM and were concentrated above OMZ core, except at St. T5 during summer where they  
219 concentrated in OMZ-LW (Fig. 7).

220

#### 221 *Size-dependent DVM*

222 The amplitude of migration ( $\Delta DVM$ ) increased with body size for most taxa but was statistically  
223 significant only for the most abundant taxa, such as copepods (Fig. 8, Table III).

224

#### 225 **DISCUSSION**

226 The OMZ seems to be a rather permanent feature in the highly productive upwelling region off  
227 northern Chile (Fuenzalida *et al.*, 2009; Paulmier *et al.*, 2006) but the hydrographic conditions found in  
228 this study reflected striking difference between the onshore and offshore stations in both sampling  
229 periods. The OMZ was shallower, more intense, and thicker at the onshore station St. T3 than at the  
230 offshore station St. T5, and in the summer period compared to the spring condition. This spatial and  
231 temporal variability in intensity and extension of OMZ implied significant changes in the patterns of  
232 DVM of the zooplankton community, which may have wider implications for ecosystem function and  
233 ultimately drive potential impacts for the food web and productivity of the marine system (Seibel,  
234 2011; Wishner *et al.*, 2020). In fact, our findings showed that during austral summer, where  $O_2$

235 concentrations in the core of the OMZ reached the detection limit ( $<1 \mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$  at the core), the  
236 community of zooplankton was characterized by lowest biomass and a constrained DVM behavior.  
237 This is mainly due to the abrupt and shallow oxycline from oxic ( $\sim 250 \mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$ ) to suboxic ( $<20$   
238  $\mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$ ), associated with a strong density and thermal stratification of the water column.

239

#### 240 ***Diel vertical migrators and OMZ intensity***

241 Our findings showed that in this hostile oxygen-deficient habitat copepods and most predators are  
242 capable of performing DVM, even upon severe hypoxia, although with a moderate DVM and  
243 deepening, as occurred in copepods during the austral summer.

244 The vertical distribution and diurnal variability of zooplankton biomass are disturbed by the OMZ,  
245 such that most of the taxa had highest abundance and biomass in the upper layers, followed by an  
246 abrupt decrease in OMZ core. For instance, predators with larger body size were most abundant above  
247 90 m and decreased with depth and decreasing oxygen concentration at both stations, and during both  
248 sampling periods. By contrast, copepods had a bimodal distribution both day and at night, with a deep  
249 secondary peak below 400 m in OMZ-LW, where the oxygen condition appeared to be restored ( $>20$   
250  $\mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$ ). This persistent peak has been observed in earlier studies in the in the Eastern Tropical  
251 North Pacific (Wishner *et al.*, 2008, 2013, 2018), and it have been associated to lower metabolic cost  
252 because greater food energy available (Saltzman and Wishner, 1997).

253 Furthermore, we detected a pattern of progressive deepening with increasing body size at daytime and  
254 night-time at both stations and both sampling periods, except for siphonophores (non-migratory  
255 behavior). This pattern is apparently a consequence of size-dependent predation risk (Irigoien *et al.*,  
256 2004), where OMZ seems to play a key role as a refuge at least for hypoxia-tolerant populations of  
257 zooplankton, avoiding predation and so creating microhabitats associated with different oxygen  
258 concentrations (Escribano and Hidalgo, 2000; Wishner *et al.*, 2008; Antezana, 2009). For instance, in  
259 copepods it has been previously suggested that small-sized individuals tend to remain in near-surface  
260 waters both day and night, because their small sizes reduces the risk of an encounter with visual  
261 predators (Irigoien *et al.*, 2004; Ohman and Romagnan, 2016). Here, the smallest and largest copepods  
262 resided deeper and appeared to be less affected by the low oxygen concentration in the OMZ core. The  
263 smallest copepods, with a small range of DVM, resided above and within the OMZ core, when  
264 siphonophores were abundant in the upper strata, while, large size classes with a pronounced DVM

265 occupied mostly the deep hypoxic layer associated with the OMZ-LW. These size classes seem to be  
266 more susceptible to visual predators, such as euphausiids, which also exhibited pronounced DVM and  
267 showed deep peaks of abundance in deep layers. The mid-size class resided shallowest, with small-  
268 range excursions into the hypoxic waters of the OMZ-Core. In this regard, it is important to note that  
269 size-dependency of amplitude of migration varied extensively among taxa, such that we did not detect a  
270 clear size-dependent in most of the predators. In other words, amplitude of migration depends on the  
271 taxa and their specific migrator behaviors, and not only on their size.

272

### 273 *The DVM behavior of prey and predators*

274 DVM behavior showed high variability in the upwelling zone off Chile. For instance, copepods showed  
275 reverse DVM in both sampling periods, but only at the onshore station (St. T3) associated with an  
276 intense oxygen minimum zone (OMZ), when predatory zooplankton with normal DVM (Amphipods,  
277 Decapods L, Siphonophores) was abundant. This reverse behavior pattern has been explained as a  
278 predator avoidance mechanism (Ohman *et al.*, 1983; Ohman, 1990). Here, some predators such as  
279 euphausiids also appear to show variability in DVM behavior depending on body size. This  
280 dependence was evident only under conditions of severe hypoxia, as occurred at the onshore station St.  
281 T3 during the summer, when euphausiids exhibited reverse DVM in the mid-class and normal in the  
282 large size class. Similar behavior has been reported for *Euphausia superba* that migration upwards to  
283 feed on phytoplankton during the day, and downwards during the night to feed on zooplankton  
284 (Hernandez-Leon *et al.*, 2001).

285

### 286 **CONCLUSIONS**

287 This study provides evidence that spatial and temporal variability in the vertical extension and intensity  
288 of the OMZ in the upwelling zone off northern Chile is an important factor modifying the prey-predator  
289 interactions in the water column by modulating DVM behavior as follows:

290 1) In copepods DVM amplitude increases with the size but decrease strongly in waters with severe  
291 hypoxia associated with a shallow, intense, and thick OMZ. This stresses the importance of OMZ  
292 variation for the community inhabiting the upwelling zone. By contrast, visual predators, such as  
293 euphausiids and chaetognaths, exhibited a large migration amplitude (~500 m) in almost all their size  
294 classes, remaining either temporarily or permanently within the core of the OMZ.



295 2) Copepods and their predators showed a high flexibility in DVM behavior. A clear reverse DVM  
296 occurred in the onshore station associated with strong thermal stratification. This inverse pattern was  
297 related to the vertical position of the tactile predators in the water column during the day.

298 3) The vertical distribution of zooplankton was conditioned by the OMZ: copepods displayed a marked  
299 deepening, expanding their time within the OMZ when predators such as siphonophores were abundant  
300 in the upper oxygenated layers.

301 4) We observed a pattern of progressive deepening with increasing body size both during day and night  
302 at all sampling occasions, except for siphonophores (non-migratory behavior). This pattern may be  
303 interpreted as a response to size-dependent predation risk.

304 5) The vertical distribution of the different size classes and the diel vertical migration behavior of prey  
305 and predator into the OMZ core for prolonged periods (both day and night) provide evidence of the  
306 ecological role that the oxygen minimum zone can play for DVM behavior as a mechanism to reduce  
307 predation risk

308

#### 309 **ACKNOWLEDGEMENTS**

310 We are grateful to D. Toledo for assistance during field work.

311

#### 312 **FUNDING**

313 This work was supported by the Millennium Institute of Oceanography [Grant IC 120019]. LowpHox  
314 Cruise I and LowpHox Cruise II were financed by CONICYT of Chile [Grants AUB 150006/12806].  
315 [Fondecyt 118-1682] provided additional funding for sample analyses. PhD program of P. Tutasí was  
316 funded by CONICYT-Chile, [Project Grant No PCHA 21160038]. The work is a contribution to EBUS  
317 SCOR WG 155.

318

#### 319 **REFERENCES**

320 Andersen, V. *et al.* (2004) Vertical distributions of zooplankton across the Almeria-Oran frontal zone  
321 (Mediterranean Sea). *J. Plankton Res.*, **26**, 275–293.

322 Antezana, T. (2009) Species-specific patterns of diel migration into the Oxygen Minimum Zone by  
323 euphausiids in the Humboldt Current Ecosystem. *Prog. Oceanogr.*, **83**, 228–236.

324 Antezana, T. (2002) Vertical distribution and diel migration of *Euphausia mucronata* in the oxygen

- 325 minimum layer of the Humboldt Current. *Oceanogr. East. Pacific II*, 13–28.
- 326 Donoso, K. and Escribano, R. (2014) Mass-specific respiration of mesozooplankton and its role in the  
327 maintenance of an oxygen-deficient ecological barrier (BEDOX) in the upwelling zone off Chile  
328 upon presence of a shallow oxygen minimum zone. *J. Mar. Syst.*, **129**, 166–177.
- 329 Escribano, R. *et al.* (2009) Zooplankton associated with the oxygen minimum zone system in the  
330 northern upwelling region of Chile during March 2000. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud.*  
331 *Oceanogr.*, **56**, 1083–1094.
- 332 Escribano, R. and Hidalgo, P. (2000) Spatial distribution of copepods in the north of the Humboldt  
333 Current region off Chile during coastal upwelling. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom*, **80**, 283–  
334 290.
- 335 Fuenzalida, R. *et al.* (2009) Vertical and horizontal extension of the oxygen minimum zone in the  
336 eastern South Pacific Ocean. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, **56**, 992–1003.
- 337 Gorsky, G. *et al.* (2010) Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system. *J.*  
338 *Plankton Res.*, **32**, 285–303.
- 339 Hays, G. C. (2003) A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton  
340 diel vertical migrations. *Hydrobiologia*, **503**, 163–170.
- 341 Hernandez-Leon, S. *et al.* (2001) Diel feeding behaviour of krill in the Gerlache Strait, Antarctica.  
342 *Mar. Ecol. Prog. Ser. (Mar Ecol Prog Ser)*. v. 223, pp. 235-242, **223**.
- 343 Hidalgo, P. *et al.* (2005) Ontogenetic vertical distribution and diel migration of the copepod *Eucalanus*  
344 *inermis* in the oxygen minimum zone off northern Chile (20-21° S). *J. Plankton Res.*, **27**, 519–  
345 529.
- 346 Irigoien, X. *et al.* (2004) Flexible diel vertical migration behaviour of zooplankton in the Irish Sea.  
347 *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **267**, 85–97.
- 348 Lambert, W. (1989) The Adaptive Significance of Diel Vertical Migration of Zooplankton Author ( s ):  
349 W . Lampert Published by: British Ecological Society Stable URL :  
350 <http://www.jstor.org/stable/2389671>. *Funct. Ecol.*, **3**, 21–27.
- 351 Maas, A. E. *et al.* (2014) Fine-scale vertical distribution of macroplankton and micronekton in the  
352 Eastern Tropical North Pacific in association with an oxygen minimum zone. *J. Plankton Res.*, **36**,  
353 1557–1575.
- 354 Ohman, M. D. *et al.* (1983) Reverse diel vertical migration: An escape from invertebrate predators.

355 *Science* (80- ), **220**, 1404–1407.

356 Ohman, M. D. (1990) The demographic benefits of diel vertical migration by zooplankton. *Ecol.*  
357 *Monogr.*, **60**, 257–281.

358 Ohman, M. D. and Romagnan, J. B. (2016) Nonlinear effects of body size and optical attenuation on  
359 Diel Vertical Migration by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **61**, 765–770.

360 Paulmier, A. *et al.* (2006) Maintaining of the Eastern South Pacific Oxygen Minimum Zone (OMZ) off  
361 Chile. *Geophys. Res. Lett.*, **33**, 2–7.

362 Ringelberg, J. (2010) Migrations in the Marine Environment BT - Diel Vertical Migration of  
363 Zooplankton in Lakes and Oceans: causal explanations and adaptive significances. In Ringelberg,  
364 J. (ed). Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 217–249.

365 Saltzman, J. and Wishner, K. F. (1997) Zooplankton ecology in the eastern tropical Pacific oxygen  
366 minimum zone above a seamount: 2. Vertical distribution of copepods. *Deep Sea Res. Part I*  
367 *Oceanogr. Res. Pap.*, **44**, 931–954.

368 Schneider, W. *et al.* (2007) Discusion del sistema de la corriente Humboldt y masas de agua en la zona  
369 norte y centro de Chile. *Rev. Cienc. y Tecnol. del Mar*, **30**, 21–36.

370 Seibel, B. A. (2011) Critical oxygen levels and metabolic suppression in oceanic oxygen minimum  
371 zones. *J. Exp. Biol.*, **214**, 326–336.

372 Steinberg, D. K. and Landry, M. R. (2016) Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle. *Ann. Rev. Mar.*  
373 *Sci.*, **9**, 413–444.

374 Tutasi, P. and Escribano, R. (2020) Zooplankton diel vertical migration and downward C flux into the  
375 oxygen minimum zone in the highly productive upwelling region off northern Chile.  
376 *Biogeosciences*, **17**, 455–473.

377 Wishner, K. F. *et al.* (2020) Ocean deoxygenation and copepods: coping with oxygen minimum zone  
378 variability.

379 Wishner, K. F. *et al.* (2018) Ocean deoxygenation and zooplankton: Very small oxygen differences  
380 matter. *Sci. Adv.*, **4**, eaau5180.

381 Wishner, K. F. *et al.* (2008) Vertical zonation and distributions of calanoid copepods through the lower  
382 oxycline of the Arabian Sea oxygen minimum zone. *Prog. Oceanogr.*, **78**, 163–191.

383 Wishner, K. F. *et al.* (2013) Zooplankton in the eastern tropical north Pacific: Boundary effects of  
384 oxygen minimum zone expansion. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, **79**, 122–140.

385 Zaret, T. M. and Suffern, J. S. (1976) Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance  
 386 mechanism 1. *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 804–813.

387

388

389 **Table I.** Total integrated abundance of bulk zooplankton (individuals m<sup>-3</sup>) per size classes (mm) off  
 390 Iquique at the northern upwelling area of Chile. Values are mean of n=8 (2015) and n=4 (2018).

391

392

393

394

395

396

397

398

399

400

401

402

403

404

405

406

407

408

409

410

<b>Spring -2015</b>				
<b>Size Class</b>	<b>St. T5</b>		<b>St. T3</b>	
<b>0.3-0.5</b>	99639	± 23076	65555	± 18072
<b>0.5-1.0</b>	97977	± 26442	45508	± 12285
<b>1.0-2.0</b>	13376	± 3375	10547	± 2885
<b>2.0-5.0</b>	2236	± 602	3370	± 871
<b>&gt;5.0</b>	409	± 91	1530	± 366
<b>Summer 2018</b>				
<b>0.3-0.5</b>	10778	± 3230	76455	± 28712
<b>0.5-1.0</b>	10979	± 4653	182009	± 74895
<b>1.0-2.0</b>	1384	± 952	45962	± 18881
<b>2.0-5.0</b>	245	± 451	1417	± 437
<b>&gt;5.0</b>	22	± 96	151	± 47



411 **Table II.** Amplitude of migration ( $\Delta$ DVM in meters) for major zooplankton groups in the coastal upwelling zone off Northern Chile.  
 412 Positive values indicate normal DVM and negative values indicate reverse DVM (see Methods).  $\Delta$ DVM and Standard Deviation ( $\pm$ ) are  
 413 mean of n=8 (2015) and n=4 (2018).

AUSTRAL SPRING 2015																								
Station	Copepods				Euphausiids				Amphipods				Decapods L.				Chaetognaths				Siphonophores			
	ST. T3		ST. T5		ST. T3		ST. T5		ST. T3		ST. T5		ST. T3		ST. T5		ST. T3		ST. T5		ST. T3		ST. T5	
Size Class (mm)	$\Delta$ DVM	SD	$\Delta$ DVM	SD	$\Delta$ DVM	SD	$\Delta$ DVM	SD	$\Delta$ DVM	SD	$\Delta$ DVM	SD	$\Delta$ DVM	SD	$\Delta$ DVM	SD	$\Delta$ DVM	SD	$\Delta$ DVM	SD	$\Delta$ DVM	SD	$\Delta$ DVM	SD
0.3-0.5	-64	22	91	28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0.5-1.0	-102	20	54	18	-	-	-	-	-	-	60	21	-31	4	-53	5	38	0	363	110	-17	0	-2	0
1.0-2.0	-184	32	101	29	207	23	235	0	69	32	105	0	-84	95	-55	9	-98	141	227	68	26	16	20	28
2.0-5.0	-150	134	287	39	247	43	230	26	155	128	155	0	-260	0	0	0	-267	47	485	0	5	8	12	27
>5.0	-	-	-	-	215	0	187	0	-	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
AUSTRAL SUMMER 2018																								
0.3-0.5	18	35	89	58	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0.5-1.0	-52	28	42	22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	550	40	0	0	215	0	0	0
1.0-2.0	47	33	64	44	114	102	-	-	-	-	-45	0	40	9	-	-	-	-	189	153	203	56	-4	10
2.0-5.0	-129	96	39	29	249	412	-	-	-	-	-325	0	-	-	-	-	260	0	-497	77	134	44	-190	329
>5.0	-	-	-	-	578	0	-	-	-	-	-325	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

414

415

416

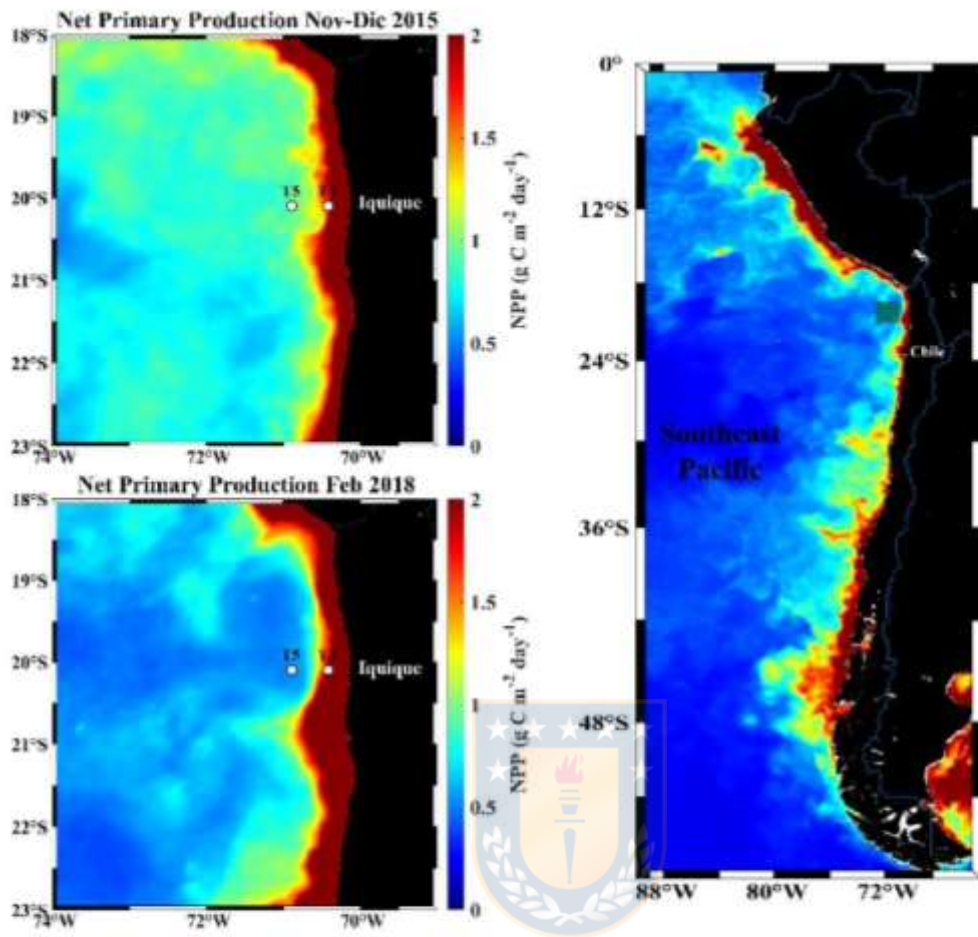


417 **Table III.** Non-linear best fitting of amplitude of migration ( $\Delta$ DVM) as a function of size, estimated as  
 418 ESD (mm), of zooplankton performing DVM in coastal water off northern Chile under presence of a  
 419 shallow oxygen minimum zone (OMZ) during the Spring 2015 and Summer 2018 at two stations:  
 420 inshore (T3) and offshore (T5). Zooplankton were categorized by taxonomic groups (TAXA) after  
 421 identification by ZooScan. Only significant relationships are shown. D.F. are degrees of freedom  
 422 (regression/error). Copep=Copepods, Euphau=Euphausiids, Amph=Amphipods, Decap=Decapod  
 423 larvae, Chaeto=Chaetognaths, Sipho= Siphonophores.

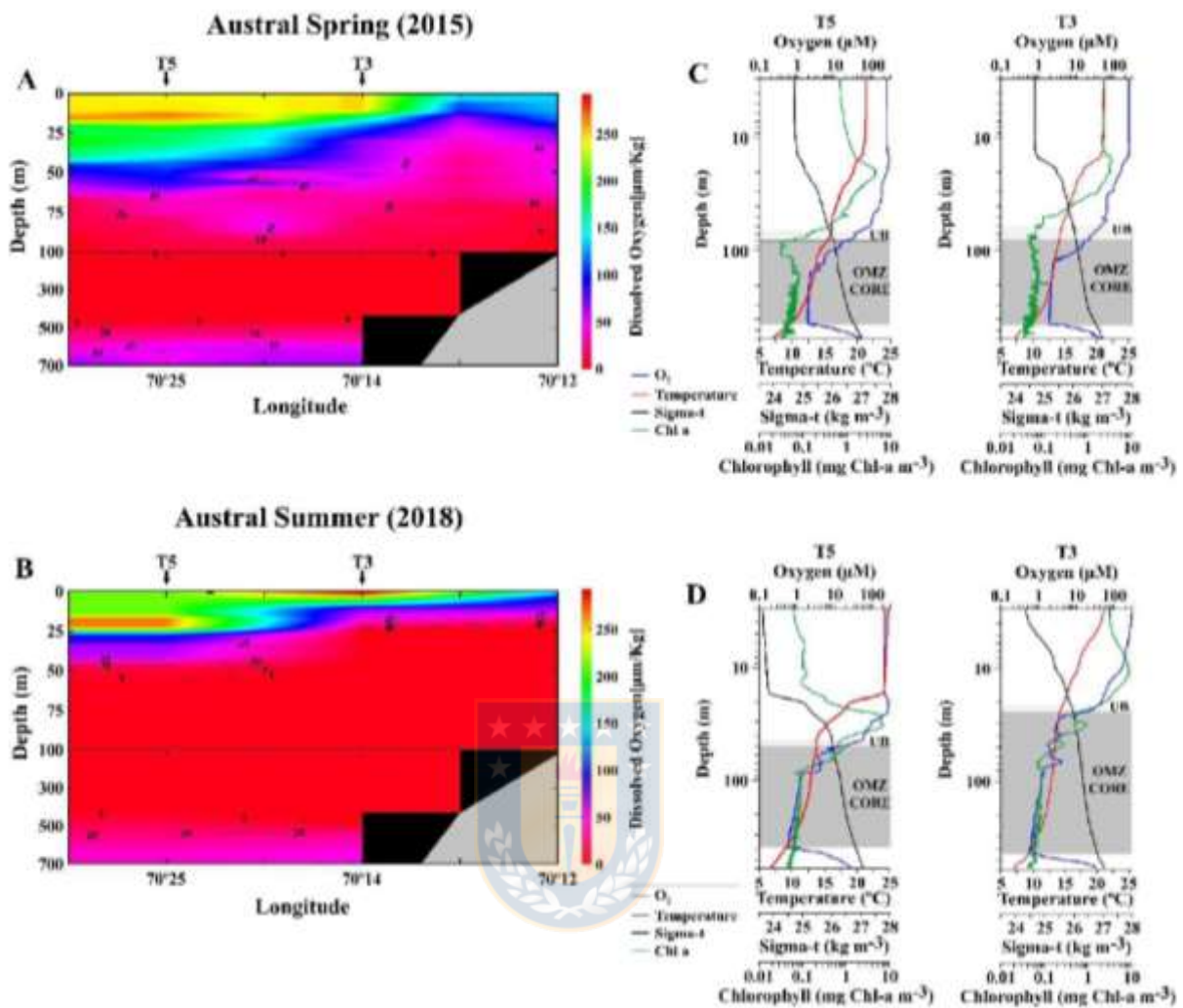
Station	Period	Taxa	Function $F= a*x^b$	R <sup>2</sup>	D.F.	F	P
<b>T3-T5</b>	2015	All	$\Delta$ DVM=99.79 Size <sup>0.38</sup>	0.7022	2/20	47.1669	<0.0001
<b>T3-T5</b>	2018	All	$\Delta$ DVM=85.04 Size <sup>0.85</sup>	0.4072	1/19	13.0522	0.0019
<b>T3</b>	2015	Copep	$\Delta$ DVM=125.62 Size <sup>0.40</sup>	0.3966	2/16	10.5156	0.0051
		Amph	$\Delta$ DVM=12.28 Size <sup>2.66</sup>	0.8678	2/3	19.6957	0.0213
		Decap	$\Delta$ DVM=16.16 Size <sup>3.45</sup>	0.8106	2/6	25.6793	0.0023
		Chaeto	$\Delta$ DVM=79.82 Size <sup>1.22</sup>	0.6499	2/15	9.2831	0.0285
	2018	Copep	$\Delta$ DVM=49.54 Size <sup>1.10</sup>	0.5367	2/15	17.3748	0.0008
<b>T5</b>	2015	Copep	$\Delta$ DVM=79.81 Size <sup>1.23</sup>	0.6069	2/14	21.614	0.0004
	2018	Chaeto	$\Delta$ DVM=68.75 Size <sup>1.94</sup>	0.9008	2/3	27.2322	0.0137
		Sipho	$\Delta$ DVM=0.00 Size <sup>11.21</sup>	0.9984	2/4	2472.9633	<0.0001

424  
425  
426  
427  
428  
429  
430  
431  
432  
433  
434  
435  
436



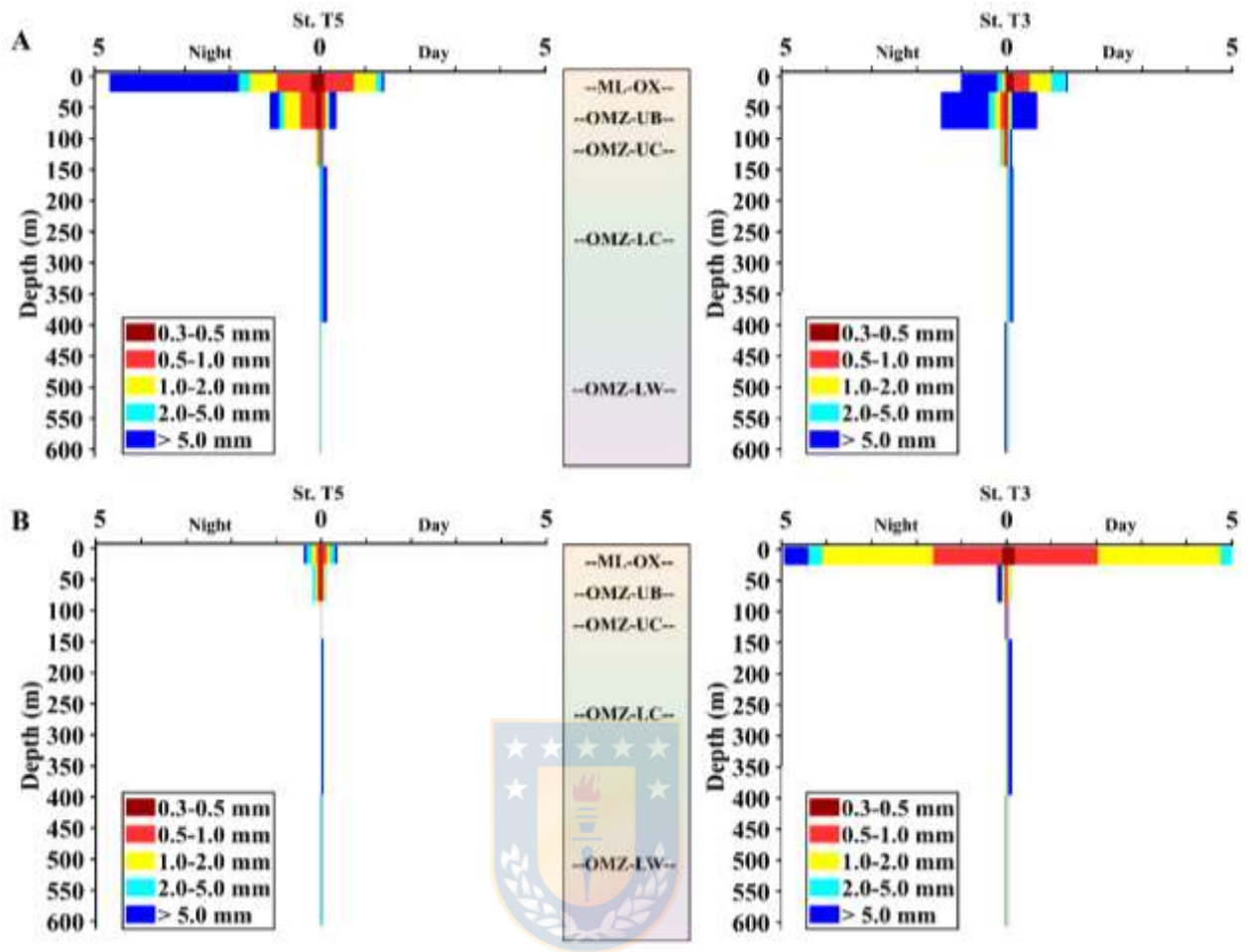


**Fig. 1.** Eastern boundary upwelling systems (EBUS) characterized by higher levels of primary production and indicating our study area off northern Chile where the LowpHox cruises were conducted in austral spring (2015) and summer (2018) onboard the R/V Cabo de Hornos. Satellite estimated Net Primary Production (NPP) was averaged for November-December 2015 and February 2018 and derived from the vertical generalized production model (Behrenfeld and Falkowski, 1997). Remote sensing data are available at from <http://science.oregonstate.edu.ocean.productivity>.

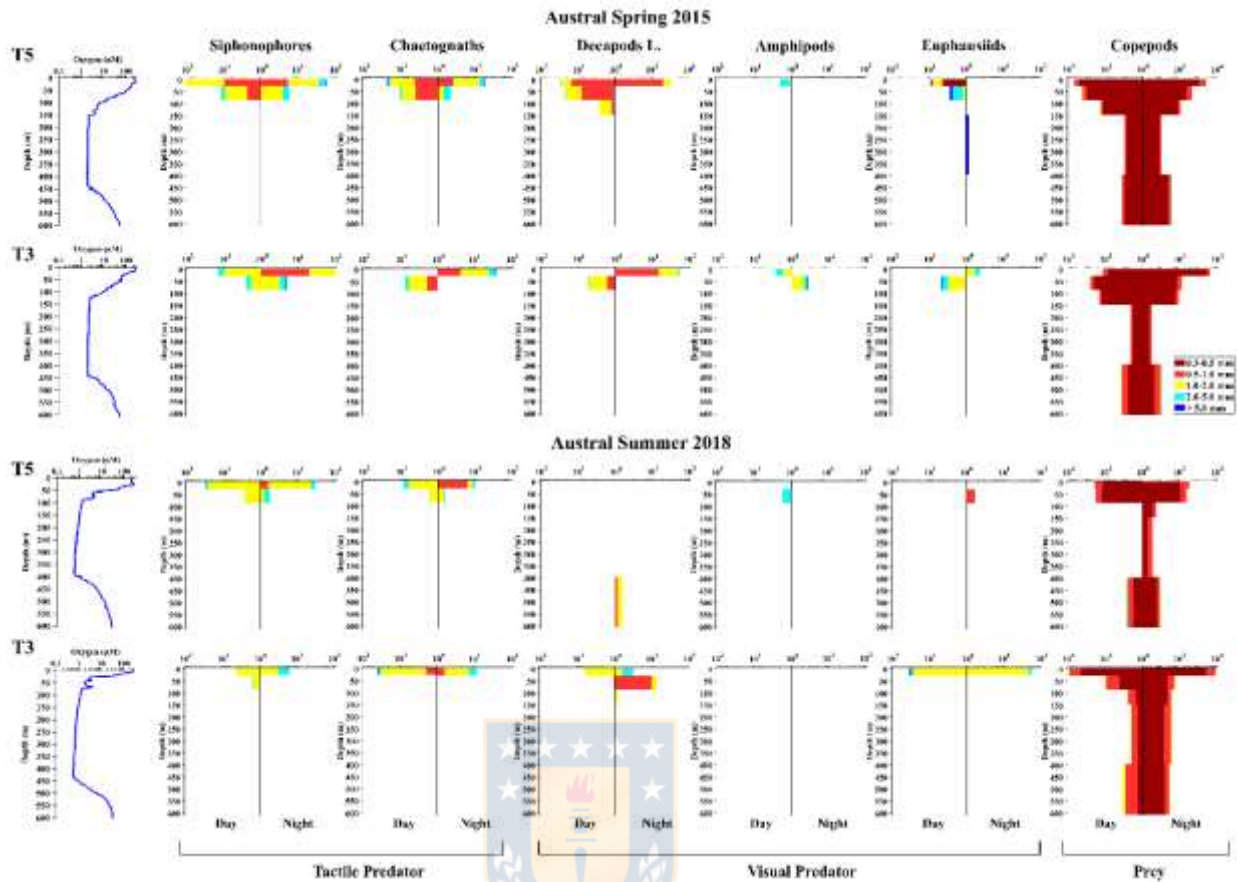


**Fig. 2.** Vertical distribution of dissolved oxygen off northern Chile in the Humboldt Current System during the LowpHox Cruises in the austral spring 2015, and austral summer 2018. A-B) Hydrographic zonal sections of dissolved oxygen at 20°S. C-D Vertical profiles of dissolved oxygen (O<sub>2</sub>), temperature, Chlorophyll-a and water density (sigma-t), at the two stations. Shaded areas represent the upper boundary of the OMZ (OMZ-UB) and the OMZ core (OMZ-CORE).

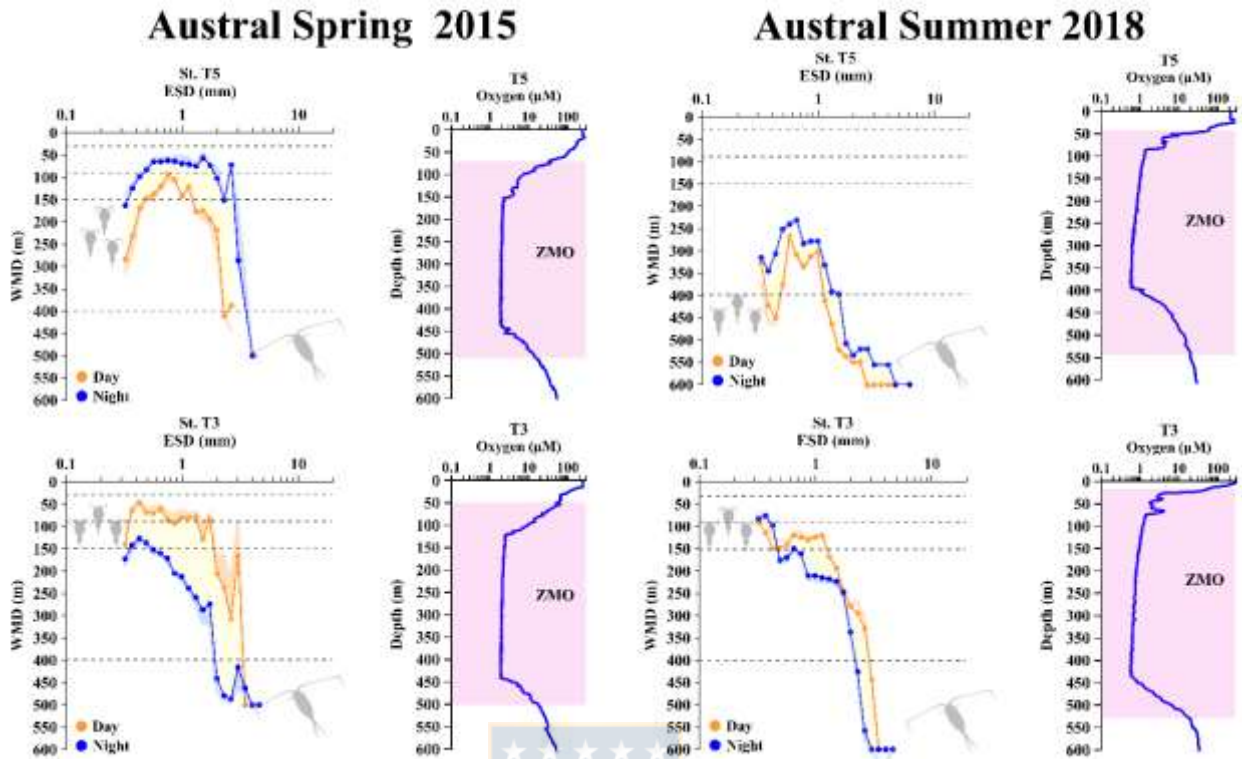




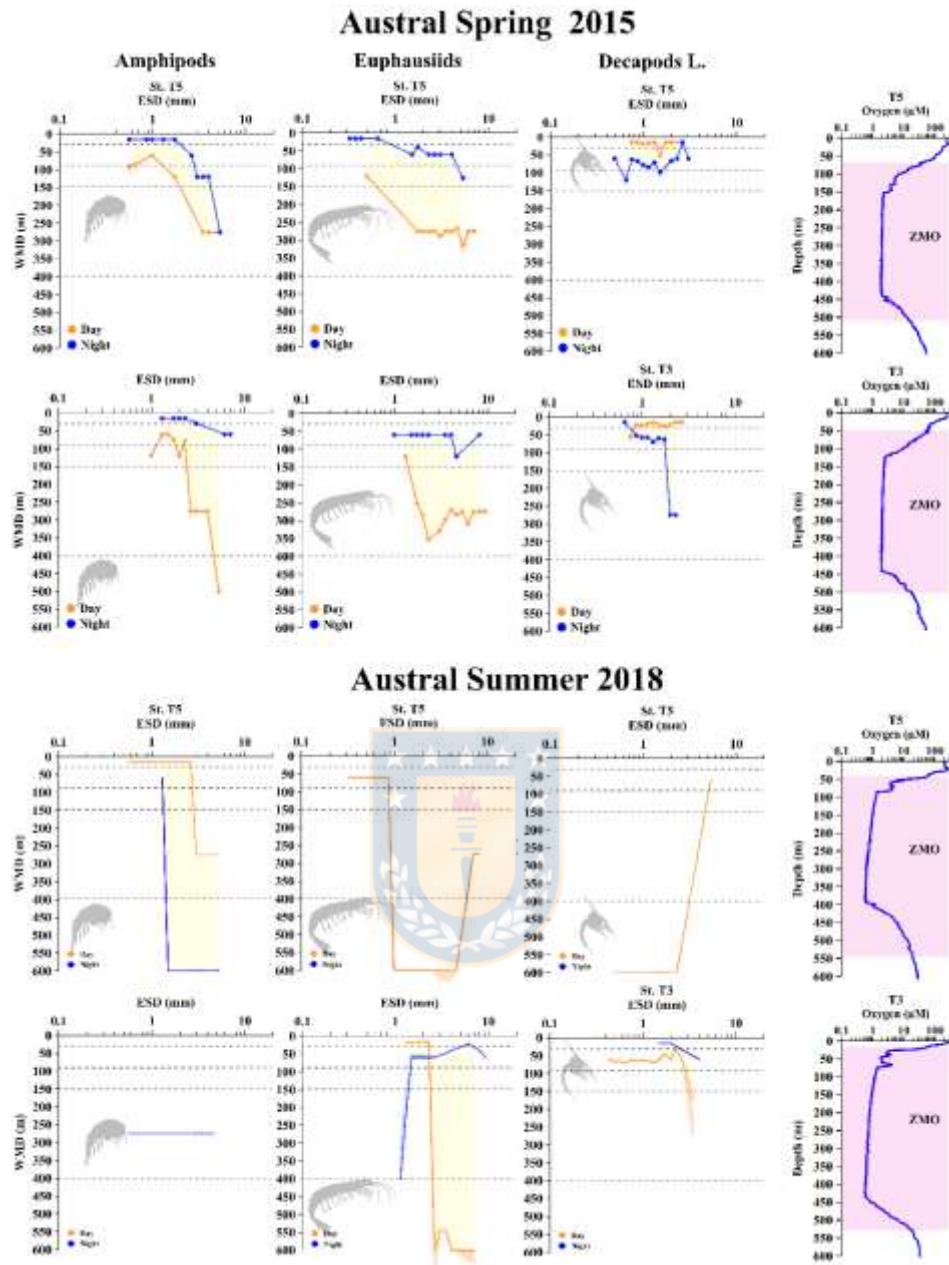
**Fig. 3.** Day and night size-classified zooplankton biomass distribution ( $\mu\text{g C m}^{-3} \times 10^4$ ) off Iquique at the northern upwelling area of Chile. A) Austral spring (2015) and B) Austral summer (2018). Values are mean of  $n=8$  (2015) and  $n=4$  (2018). The shaded areas in the center panel show the position of strata associated with the OMZ.



**Fig. 4.** Vertical distribution (individuals  $m^{-3}$ ) of size-classified prey and predators. Right: Day and night profiles of taxonomic groups off Iquique at the northern upwelling area of Chile. Values are mean of  $n=8$  (2015) and  $n=4$  (2018) samples. Left: Vertical profile of oxygen concentration

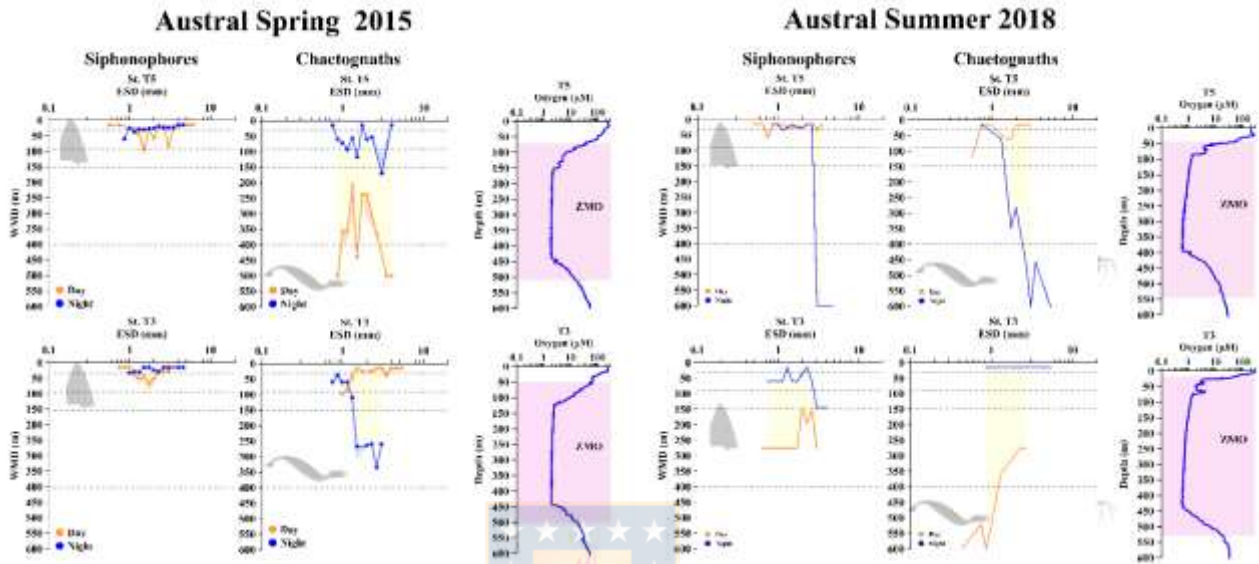


**Fig. 5.** DVM of potential prey (copepods) off Iquique (Stations T5 and T3) at the northern upwelling area of Chile during the austral spring (2015) and summer (2018). Left panel: Weighted mean depth as a function of prey body size by day (yellow lines) and night (blue lines) conditions. Yellow shaded regions indicate size classes of copepods that show Diel Vertical Migration. Values are mean of  $n=8$  (2015) and  $n=4$  (2018). The dotted lines show the strata associated with OMZ. Right: Vertical profile of dissolved oxygen ( $O_2$ ). The shaded area shows the position and extension of OMZ.

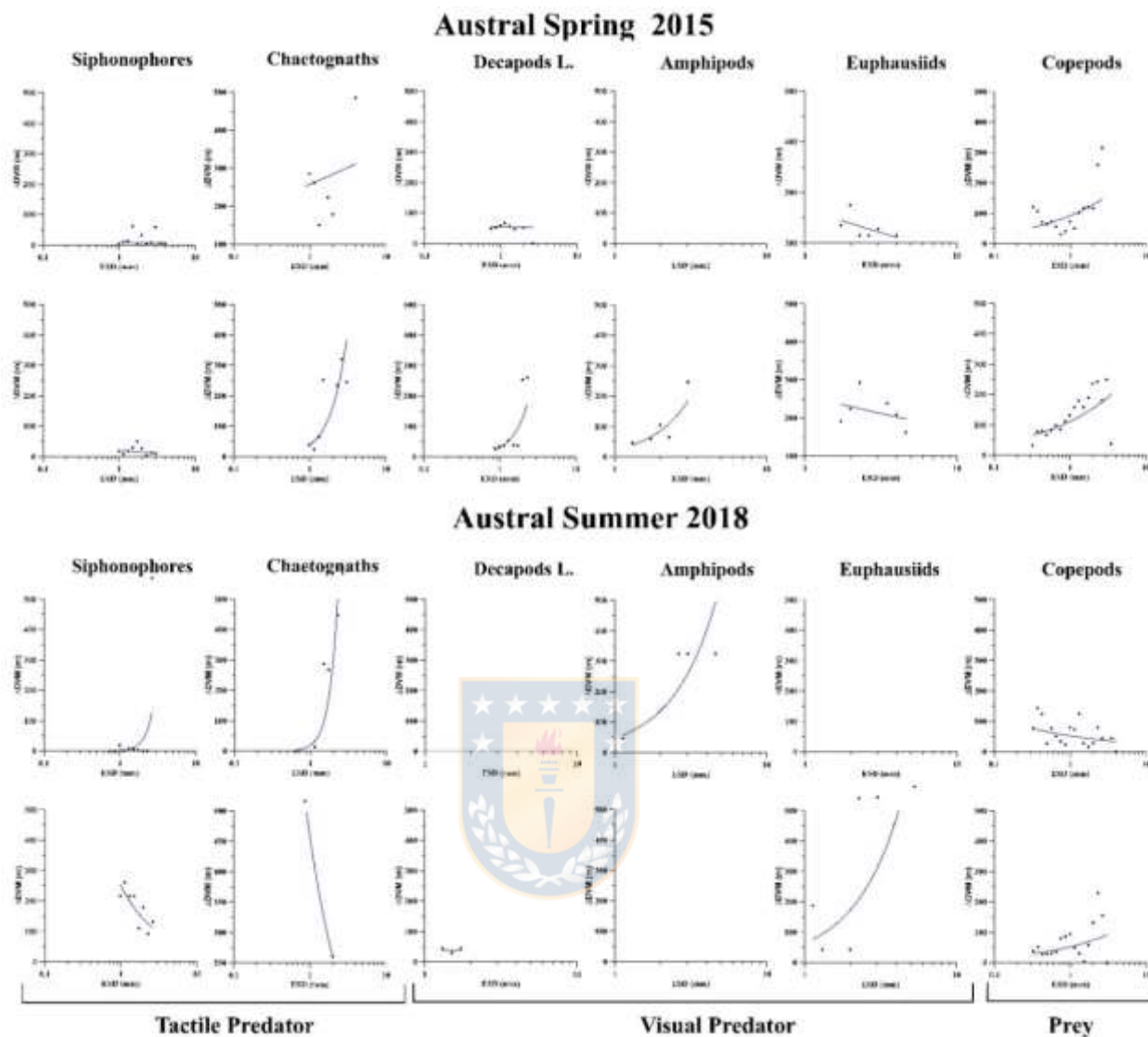


**Fig. 6.** DVM of potential visual predator prey off Iquique (Stations T5 and T3) at the northern upwelling area of Chile during the austral spring (2015) and summer (2018). Left panel: Weighted mean depth as a function of prey body size by day (yellow lines) and night (blue lines) conditions. Yellow shaded regions indicate size classes of copepods that show Diel Vertical Migration. Values are mean of n=8 (2015) and n=4 (2018). The dotted lines show the strata

associated with OMZ. Right: Vertical profile of dissolved oxygen ( $O_2$ ). The shaded area shows the position and extension of OMZ.



**Fig. 7.** DVM of potential tactile predator prey off Iquique (Stations T5 and T3) at the northern upwelling area of Chile during the austral spring (2015) and summer (2018). Left panel: Weighted mean depth as a function of prey body size by day (yellow lines) and night (blue lines) conditions. Yellow shaded regions indicate size classes of copepods that show Diel Vertical Migration. Values are mean of  $n=8$  (2015) and  $n=4$  (2018). The dotted lines show the strata associated with OMZ. Right: Vertical profile of dissolved oxygen ( $O_2$ ). The shaded area shows the position and extension of OMZ.



**Fig. 8.** Body size-dependence of the amplitude of DVM of zooplankton performing DVM in coastal water off northern Chile under presence of a shallow oxygen minimum zone (OMZ) during the Spring 2015 and Summer 2018 at two stations: inshore (T3) and offshore (T5). The blue line is the nonlinear regression (Power fit), the equations are reported in Table 3.

**Table S1.** Depth intervals representing distinctive microhabitats characterized by specific depth and oxygen concentration and the mean temperature (T°) in each stratum. provided by Tutasi and Escribano (2020).

Depth intervals		Strata	O <sub>2</sub>	Temperature (C°)			
2015	2018			2015		2018	
				ST-T5	ST-T3	ST-T5	ST-T3
<b>0-30</b>	<b>0-30</b>	OX-ML	>200 μM -45μM	20	19	22	16
<b>30-90</b>	<b>30-90</b>	OMZ-UB	45 μM -20 μM	16	15	14	13
<b>90-150</b>	<b>90-150</b>	OMZ-UC	< 20 μM - 1μM	14	13	13	13
<b>150-400</b>	<b>150-400</b>	OMZ-LC	1 μM O <sub>2</sub> - 20 μM	12	12	11	11
<b>400-600</b>	<b>400-800</b>	OMZ-LW	> 20 μM O <sub>2</sub>	9	8	7	7

### **4.3. CAPÍTULO 3. “Reevaluación de componentes para las estimaciones de transporte activo de C”.**

**Artículo científico en preparación para ser enviado a la revista “Frontiers in Marine Science” (resultados preliminares)**

**Autores: Pritha Tutasi, Rubén Escribano, Igor Fernández,**

#### **Resumen**

Estudios sobre el transporte activo de C debido a la MVD del zooplancton en zonas de surgencia altamente productivas como el norte de Chile son aún escasos y críticos. Por lo tanto, comprender los mecanismos involucrados en este transporte son claves para conocer el destino de la materia orgánica producida en superficie y transportada hacia el interior de estos ecosistemas por los migrantes verticales. En este estudio la distribución vertical de la biomasa, índices de alimentación, mortalidad parcial y respiración de la comunidad zooplanctónica entre 800 a 0 m fueron evaluados en dos estaciones ubicadas en una sección zonal frente a Iquique (20°S) en el norte de Chile. La información oceanográfica y las muestras de zooplancton fueron recolectadas durante el día y la noche en ambas estaciones durante el verano de 2018.

La distribución vertical de la biomasa estuvo determinada por la ZMO, concentrándose en el estrato superficial tanto de día como de noche y disminuyendo marcadamente en el núcleo de la ZMO. El flujo respiratorio total en el área de estudio fue de  $38.51 \pm 23 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . En la estación costera el flujo intestinal fue de  $2.76 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , mientras que los valores de ingestión potencial fueron menores ( $0.38 \pm 0.2 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). La mortalidad parcial estimada incremento con la profundidad, contribuyendo al flujo de C con  $3.22 \pm 3 \text{ mg C m}^{-2}$ . Estas estimaciones sugieren que una biomasa migrante media de  $\sim 322 \text{ mg C m}^{-2}$  puede contribuir con aproximadamente  $48.11 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  a través de la respiración, el flujo intestinal, la mortalidad y la excreción de C en profundidad, lo que representa aproximadamente un 2% de la producción primaria neta. Esto implica la existencia de un mecanismo eficaz para incorporar C a la ZMO.



## Re-assessing components for active transport estimates

Pritha Tutasi<sup>1,3,4</sup>, Rubén Escribano<sup>2,3</sup>, Igor Fernández<sup>3</sup>,

<sup>1</sup>Doctoral Program of Oceanography, Universidad de Concepción, Chile

<sup>2</sup>Department of Oceanography, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, P.O. Box 160 C, Concepción, Chile

<sup>3</sup>Instituto Milenio de Oceanografía (IMO), Universidad de Concepción, P.O. Box 160 C, Concepción, Chile

<sup>4</sup>Dirección Oceanografía y Meteorología Marina, Instituto Oceanográfico de la Armada (INOCAR), Guayaquil, Ecuador

### Abstract

Studies on active transport of C due to diel vertical migration (DVM) are scarce and critical for carbon (C) flux models. Therefore, understanding the mechanisms involved in the active C flux is needed to elucidate the fate of organic matter produced in the eastern boundary systems. Here, we studied the vertical distribution of biomass, indices of feeding, partial mortality, and respiration of the zooplankton community in two station across a zonal section in the northern Chilean coast off Iquique (20°S), a highly productive area subjected to regular upwelling events throughout the year. Zooplankton samples were collected during day and night at two stations during summer. Biomass was concentrated in upper stratum associated to oxygen.

Studies on the active transport of C due to diel vertical migration (DVM) of zooplankton in highly productive upwelling areas as northern Chile are still scarce and critical. Therefore, understanding the mechanisms involved in this transport are key to knowing the fate of the organic matter produced on the surface and transported to the into deep ocean by vertical migrants. Here, we studied the vertical distribution of biomass, indices of feeding, partial mortality, and respiration of the zooplankton community in two station across a zonal section in the northern Chilean coast off Iquique (20°S), a highly productive area subjected to regular upwelling events throughout the year. Oceanographic information and zooplankton samples were collected during the day and night at both stations during the summer of 2018. Biomass vertical distribution was influenced by the OMZ. The highest biomass was in the upper layer, both during the day and at night, decreasing strikingly in the core of the OMZ. The total respiratory flux in the study area was  $38.51 \pm 23 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . In the onshore station, Gut flux

was  $2.76 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , while the potential ingestion was lower ( $0.38 \pm 0.2 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). The estimated partial mortality increased with depth, contributing with  $3.22 \pm 3 \text{ mg C m}^{-2}$ .

Our estimates of DVM-mediated C flux suggested that a mean migrant biomass of ca.  $322 \text{ mg C m}^{-2}$  may contribute with  $48.11 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  to the OMZ system through respiration, gut flux, mortality, and C excretion at depth, accounting for ca. 2% of the net primary production. This would imply the existence of an efficient mechanism to incorporate freshly produced C into the OMZ.

## Introduction

Ecosystems off the coasts of Chile is recognized as one of the most productive systems of the world, and therefore, it plays an important role in the global exchange of inorganic C between the atmosphere and the ocean (Fuenzalida *et al.*, 2009). The C biological pump is a key system that help to transfer this C into the ocean's interior. The gravitational sinking of particulate material (passive flux) and active flux by migrating animals, are two of their main components (Longhurst and Harrison, 1989). The active C flux by diel vertical migration (DVM) of zooplankton exports organic matter consumed each night from the surface to depth of residence at day. Then, this C is released into the mesopelagic zone by respiration (Longhurst *et al.*, 1990), excretion (Steinberg *et al.*, 2000b), egestion (Angel, 1989) and mortality (Zhang and Dam, 1997). Here, we focus on upwelling coastal zone off northern of Chile, where the high primary productivity spawns higher the zooplankton biomass. A shallow oxygen minimum zone (OMZ) is other permanent feature in the area (Paulmier *et al.*, 2006), which may constrains DVM and therefore determine C availability in the water column. Previous work in this area has shown the contribution of zooplankton DVM to vertical fluxes of C. The work by Hidalgo *et al.* (2005) reported a potential contribution due to *Eucalanus inermis* DVM for ca.  $14.1 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Escribano *et al.* (2009) showed that a migrant biomass of zooplankton of  $37.81 \text{ g C m}^{-2}$  may contribute about  $7.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  through respiration, mortality, and production of fecal pellets within the OMZ. Yáñez *et al.* (2012) assessed the natural mortality (expressed as biomass) of *Paracalanus indicus* which contributed with  $1.2 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , about 0.67% of passive flux of C. Most recently, Tutasi and Escribano (2020) estimated DVM-mediated Carbon flux of

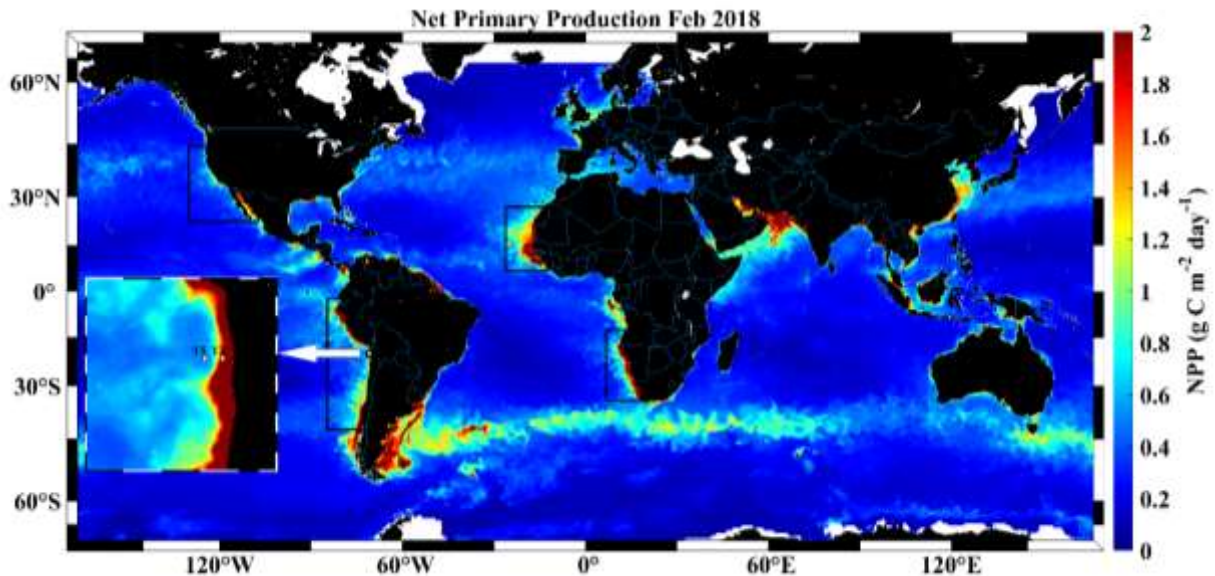
respiration, mortality, and production of fecal pellets with allometric equation of  $71.3 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  about 47% of the passive flux at a similar depth. These estimations show that zooplankton is a key determinant in the ecosystem's ability to regulate the downward C flux via DVM, even in regions with severe hypoxia. However, the effect on physiological rates of migrant zooplankton and its consequence for active C flux remains poorly understood in oceans with a pronounced OMZ. For instance, Kiko *et al.* (2016) have reported a strong reduction in the respiration and excretion rates of some taxa exposed to lower oxygen concentrations off Peru. In contrast, Yáñez *et al.* (2012) have proposed that OMZ increases the mortality of some copepods, inducing a higher flux of C into OMZ, via passive flux of dead organisms.

In the present study, we assess the vertical distribution of zooplankton biomass (as protein content), indices of gut fullness (gut fluorescence), respiration (via the activity of the electron transport system) and mortality (partial mortality) in order to (1) quantify the contribution that migrant zooplankton can have for vertical flux of C compared with passive C flux in the highly productive upwelling region of northern Chile and (2) determine the possible influence of the OMZ on the variables studied.

## 2 Methods

Sampling was carried out in the austral summer (February 2018) onboard R/V Cabo de Hornos during the LowpHox II cruise. Two stations were sampled during daytime and nighttime across a zonal section off Iquique (20°S): an onshore station (St. T3) and offshore station (St. T5). This is an area subjected to intermittent wind-driven upwelling throughout the year, characterized by high levels of primary production (Fig. 1) and containing an intense and shallow OMZ. Quantitative zooplankton samples were collected by four vertical hauls from 800 to 0 m depth with a Hydro-Bios Multinet system with a 0.25 m<sup>2</sup> opening area and equipped with 200- $\mu\text{m}$  mesh-size nets. The Multinet towing speed was  $1 \text{ m s}^{-1}$  and a flowmeter in the mouth of the Multinet estimated the volume of filtered water. Each sample corresponded to a different depth stratum (800-400, 400-150, 150-90, 90-30, 30-0 m depth). These strata were defined according to the oxygen levels in the water column and the location of the OMZ as described in (Tutasi and Escribano, 2020). At each station, temperature, salinity and dissolved oxygen (DO) were

recorded from 1000 m using an oceanographic rosette with a CTD SeaBird 911 equipped with a SeaBird43 oxygen sensor and a Seatech Fluorometer.



**Figure 1.** The world ocean illustrating the four major eastern boundary upwelling systems (EBUS), characterized by higher levels of primary production, and indicating our study area off northern Chile where the LowpHox II cruise was conducted. Satellite Net Primary Production (NPP) was averaged for February 2018 and derived from the vertical generalized production model (Behrenfeld and Falkowski, 1997). Remote sensing data are available at <http://science.oregonstate.edu.ocean.productivity>.

On board, the sample collected in the first tow was gently transferred from the cod-end to a glass jar. Then, 4 ml of neutral red stain was added per 100 ml of collected sample. Zooplankton were stained for 10 minutes before preserving the sample with 5% formalin in seawater buffered with sodium acetate, according to (Yáñez *et al.*, 2012). Samples were stored in dark and cold conditions prior to analysis. In the laboratory, samples were acidified with acetic acid to pH<7 to develop the stain colour. Neutral red penetrates and stains dead zooplankton, whereas alive zooplankton do not take up the stain (Elliott and Tang, 2009). Zooplankton was counted and classified as dead, alive or detritus using a Carl Zeiss stereomicroscope Model: Discovery.V8

with diasopic illumination, as suggested by Elliott and Tang (2011). Biomass was measured using the procedure described by Lovegrove (1966). Live, dead, and detritus zooplankton samples on preweighed filters were dried at 60 °C for 24 hours. The filters with the samples were then weighed on a microbalance. The effect of formaldehyde fixation was correct adding 30% to the dry weight. Dry weight was converted to carbon units assuming a C/DW ratio of 0.4 (Dam and Peterson, 1993).

Zooplankton sample from the second tow was size fractionated into nominal size categories of 335–500, 500–1000, 1000-2000 and >2000 µm. Size-fractionated samples were then frozen in liquid nitrogen at -196 °C for future analysis. In the laboratory, samples were homogenized in a glass-teflon tissue grinder (2000 rpm, 2 min) and subsamples were taken for protein, gut fluorescence and ETS activity measurements. Protein content of samples was measured following the modified Lowry-SDS method (Cadman et al., 1979), using bovine serum albumin (BSA) as standard. Protein values were converted to dry weight using a DW/prot ratio of 2.49 given by Hernández-León *et al.* (2019 a) and to C units assuming a C/DW ratio of 0.4 (Dam and Peterson, 1993).

Gut Fluorescence was measured adding an aliquot of the homogenates in 10 ml of 90% acetone. Then it was stored to extract gut pigments during 24 h at -20° C, in darkness (to avoid to photodegradation). All fluorescence readings was measured before and after acidification (10% HCl) with a Turner Design Trilogy fluorometer (TD 040), previously calibrated with pure chlorophyll-a. Gut pigments were calculated from the equations given by Strickland and Parsons (1972), modified by Hernández-León *et al.* (2001):

$$\text{Chlorophyll} = k (f_o - f_a) \text{ mg}^{-1} \text{ protein} \quad (1)$$

$$\text{Phaeopigments} = k (R f_a - f_o) \text{ mg}^{-1} \text{ protein} \quad (2)$$

where k is the fluorometer calibration constant,  $f_o$  and  $f_a$  the fluorescence readings before and after acidification, and R the acidification ratio. All gut pigments data in this work include both chlorophyll-a plus and phaeopigments. Although, we did not make corrections for loss of

pigments, the background fluorescence was calculated. We used a background of fluorescence of 0.1  $\mu\text{g}$  of pigments per g of wet weight for all biomass, previously estimated in euphausiids (Wilson *et al.*, 1987). To converted to dry weight (DW) we used DW/WW ratio of 0.2 (Mauchline, 1969).

ETS activity was assayed using the method of Kenner and Ahmed (1975). Details of the procedure are given elsewhere Maldonado *et al.* (2012). Respiration were estimated from the ETS activities using a R/ETS factor of 0.56 empirically determined in a zooplankton community from a similar upwelling ecosystem (Fernández-Urruzola *et al.*, 2014).

### **C fluxes**

Here, we considered four processes contributing to downward C flux at depth, mediated by migrant zooplankton: respiration (R), ingestion, excretion (E) and partial mortality (M) at depth. To estimate these active C fluxes, we subtracted biomass, gut fluorescence and respiration night profiles from respective day profile. Then, positive or negative day-minus-night values were integrated. The biomass migrant was estimated by integrating the negative protein values from 0 to 150 m

Zooplankton respiratory flux (RF) estimated from the ETS activities and Gut flux (GF) were calculated as in Yebra *et al.*, (2005) by integrating positive day-minus-night of respiration and gut fluorescence respectively from 150 to 800 m (considered in this study as the residence depth of migrants). Then, the integral of these values were divided by the integrated biomass at the same depth to obtain specific values. Finally, we multiplied specific respiration rates ( $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{mg protein}^{-1}$ ) and gut fluorescence ( $\mu\text{g pigment} \cdot \text{mg protein}^{-1}$ ) at depth by the migrant biomass, assuming 12 h as residence time at depth. To convert respiration into C units a RQ of 0.97 was used (Omori and Ikeda, 1984). For gut flux, C content was estimated assuming a C/pigment ratio of 30 (Vidal, 1980) and assimilation efficiency of 0.7 (Conover, 1966) . We

also assumed no pigment feeding at depth, no pigment degradation and no interference of other pigments during the residence time at depth,.

The contribution of dissolved organic carbon C through excretion (E) at depth was assumed to make up 24% of the total respired and excreted C as reported by Steinberg *et al.* (2000).

We also calculated the potential ingestion (PI) requirements of the migrant community from the integrated day-minus-night positive respiration values (R) below 150 m depth according to Putzeys *et al.* (2011).

$$PI = 1 \cdot R / 0.7 - 0.3$$

Mortality by migrant zooplankton derived from dead biomass was assessed as partial mortality (excluded of predation). To estimate the contribution of mortality partial to active C fluxes dead biomass night profiles were subtracted from respective day profile. Then, negative day-minus-night values were integrated., We also assumed 12 h as residence time at depth.

Finally, downward C flux mediated by zooplankton was estimated as:

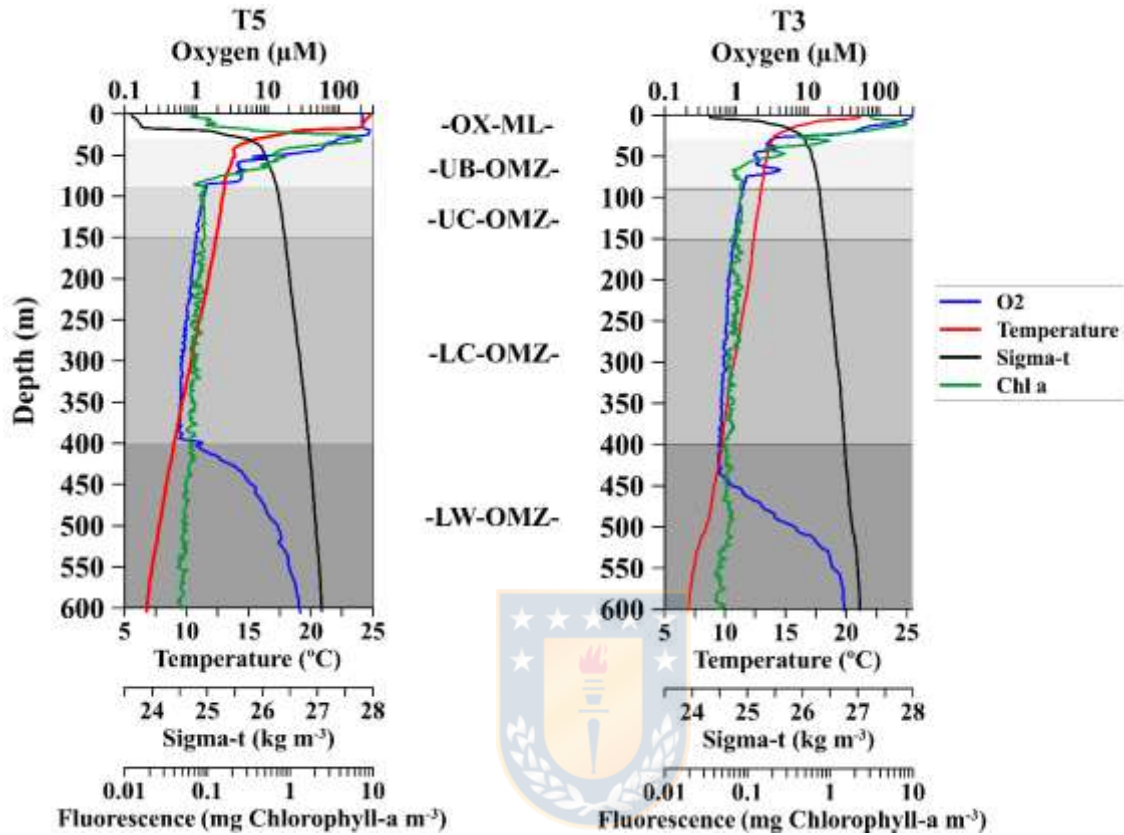
$$C \text{ Flux} = RF + GF + E + PI + PM \quad (5)$$

## RESULTS

### Oceanographic conditions

The vertical distribution of dissolved oxygen (DO) showed contrasting patterns between sampling stations (Sts. T5- T3). Hypoxic conditions were more pronounced at the onshore station St. T3 than at the offshore station St. T5 (Fig. 2). The 45  $\mu\text{M}$   $\text{O}_2$  isoline, which represents the upper limit of the OMZ, was placed at ca. 20 m in St. T3, shallower than in St. T5 (ca. 37 m). Similarly, at both stations, the upper boundary of the OMZ core (20  $\mu\text{M}$   $\text{O}_2$  isoline) was at

24 m (St. T3) and at 49 m (St. T5). The DO concentrations in the OMZ core reached the detection limit ( $< 1 \mu\text{M O}_2$ ) at both stations. The lower OMZ boundary was at 400 m at St. T5.



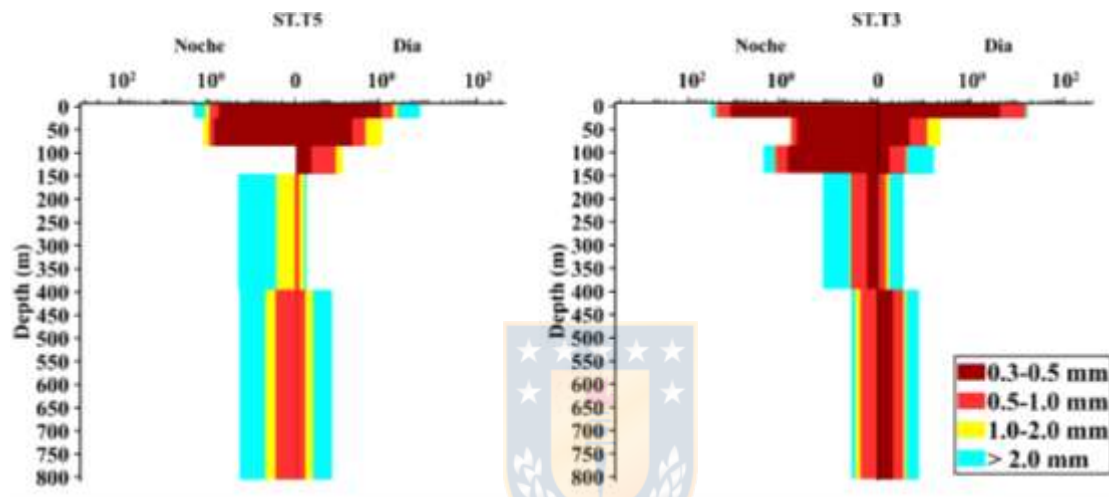
**Figure 2.** The vertical distribution of dissolved oxygen ( $\text{O}_2$ ), temperature, Chlorophyll-a and water density (sigma-t) off northern Chile during the LowpHox II Cruise in austral summer 2018. Shaded areas illustrating the OMZ coinciding with the sampled layers of the Multinet: Oxidic mixed layer (OX-ML), OMZ upper boundary (OMZ-UB), OMZ upper core (OMZ-UC), OMZ lower core (OMZ-LC) and lower  $\text{O}_2$  gradient (OMZ-LW).

Both sampling stations were strongly stratified (**Fig. 2**). At St. T5 the thermocline was coincident with a shallow oxycline in the upper 50 m. The Chlorophyll-a maximum ( $> 8 \text{ mg Chlorophyll-a m}^{-3}$ ) was located in the upper 30 m. At onshore station (St. T3), a weaker thermocline (upper 5 m) was associated with cold upwelled water, being consistent with high phytoplankton biomass ( $10 \text{ mg of Chlorophyll-a m}^{-3}$ ) in the upper 20 m.

### ***Biomass***



The vertical distribution of zooplankton biomass measured as protein content, at both sampling stations differed significantly between day and night in all size classes (Two-Way Crossed Analysis, ANOSIM  $p < 0.05$ ). Biomass was higher at night in OX-ML and was dominated by the largest size class ( $>2$  mm) at St T5 and by the smaller size class (500-1000  $\mu\text{m}$ ) at St T3 (Fig. 3). A secondary peak was observed in the OMZ-LW (400-800 m), which consisted mainly of the largest zooplankton. The highest values of zooplankton migrant biomass in the upper 150 m were found at the onshore station T3 and it was dominated by the largest size class.



**Figure 3.** Biomass in terms of protein content ( $\text{mg protein} \cdot \text{m}^{-3}$ ): Day and night size-fractionated zooplankton biomass distribution off the northern coast of Chile. Values are mean of  $n=4$  (2018).

### *Zooplankton Respiratory Flux*

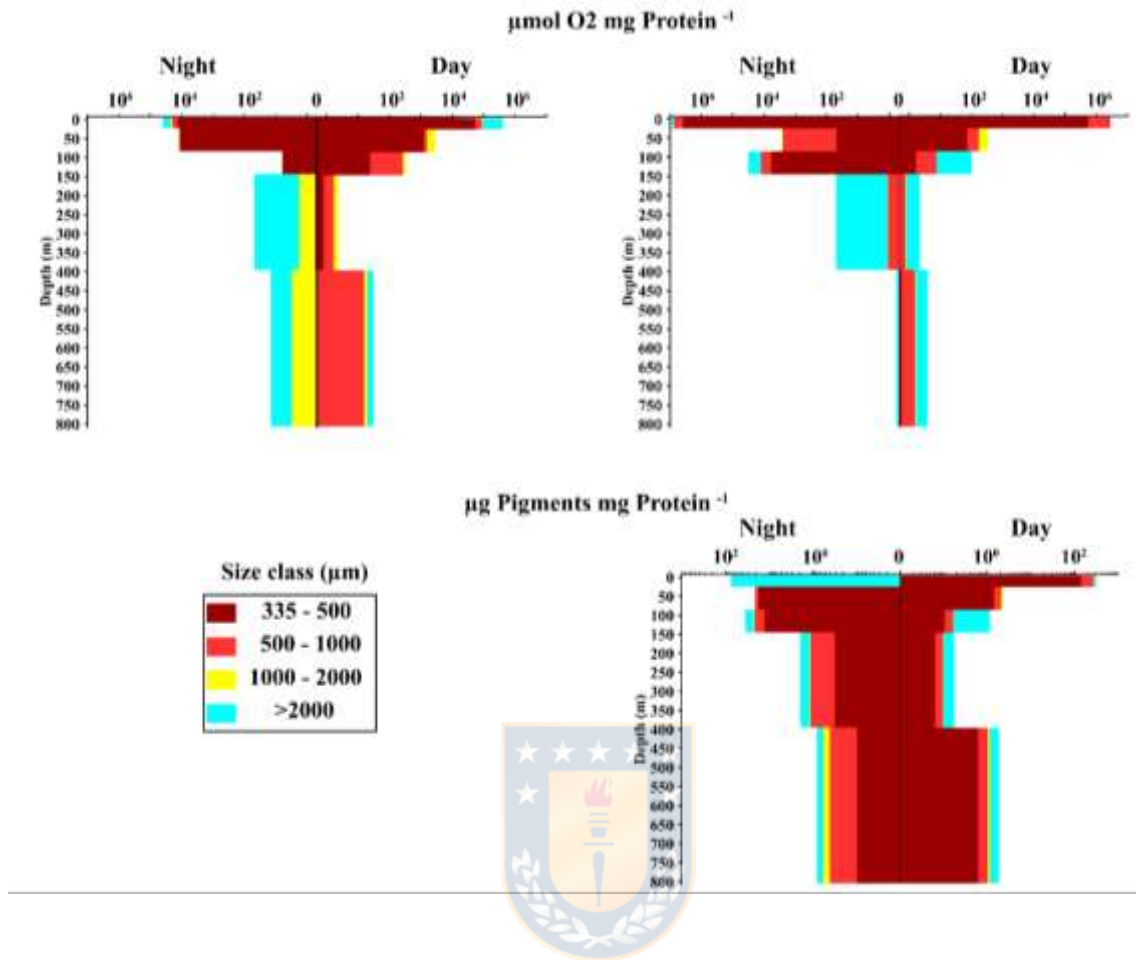
Specific respiration rates from specific ETS activity showed higher values above 150 m at night in both station, which coincided with a higher migrant biomass. The lowest specific respiration rates were associated to OMZ-UC. At the offshore station (St. T5), the largest size class showed the highest respiration values in the OX-ML both during daytime and night-time and decreased in the OMZ-UC. Slightly higher levels were observed in the OMZ-LC during the day and OMZ-LW during the night. At the onshore station (St. T3), the smaller zooplankton showed the highest

values of respiration in OX-ML both during the day (500-1000  $\mu\text{m}$ ) and during the night (335-500  $\mu\text{m}$ ). Below 150 m we observed a second peak of respiration in the OMZ-LW associated with the largest zooplankton. The respiratory flux varied between 21.94 (St. T5) and 55.08 (St. T3)  $\text{mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$  (Table 1).

### ***Gut fluorescence and Potential ingestion***

The results of gut fluorescence are presented only for the onshore station St. T3 (Fig. 4). The specific gut fluorescence profile ( $\mu\text{g pigment}\cdot\text{mg protein}^{-1}$ ) showed significant differences between the smaller and larger size class. During the day, the gut fluorescence was higher than during the night in the smallest size class (335-500  $\mu\text{m}$ ). The night-time profiles also presented a single peak in the OMZ-LC and it consisted mainly of the largest size class. Gut flux was 2.76  $\text{mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$  (Fig. 4), whereas the gut flux assessed from potential ingestion ranged between 0.49 (S. T5) and 0.26 (S. T3)  $\text{mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ .



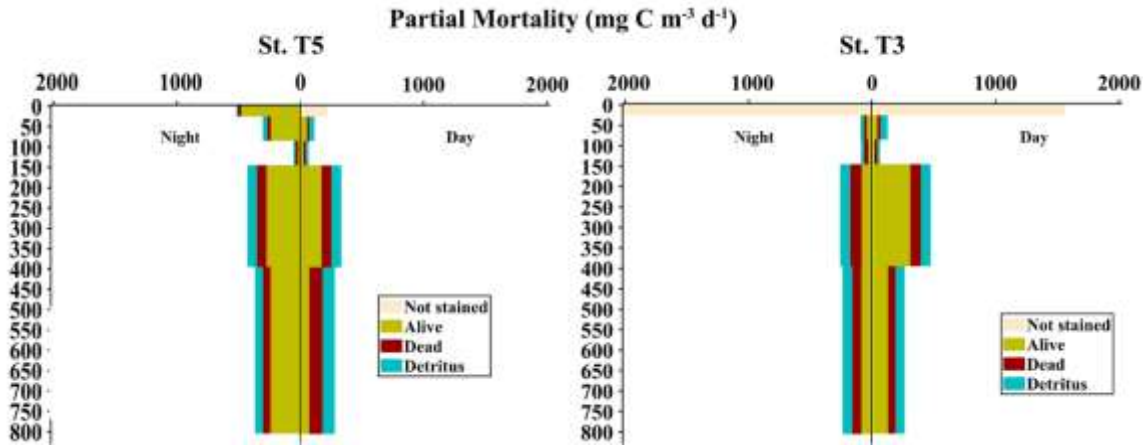


**Figure 4.** Day and night profiles of size-fractionated zooplankton in the two stations located off the northern coast of Chile: Specific respiration rates of the different hauls performed ( $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{mg protein}^{-1}$ ) and specific gut fluorescence ( $\mu\text{g pigment} \cdot \text{mg protein}^{-1}$ ).

### *Mortality*

Total integrated biomass (dead and alive zooplankton) was lower at the St. T5 ( $1360 \text{ mg C m}^{-2}$ ) than at the St. T3 ( $2594 \text{ mg C m}^{-2}$ ). Dead biomass represented 17 % (St. T5) and 8 % (St. T3) of total biomass. Both stations showed an increase of dead zooplankton with depth, reaching the highest proportion of dead biomass below 150 m in the OMZ-LC during the day (Fig. 5). We also observed an increased dead biomass with depth at the onshore station T3, although the

samples did not show staining in upper stratum OX-ML. It could be related to variation of stain uptake with different taxa Omori and Ikeda (1984). The highest proportion of dead biomass was in the OMZ-UC at night (Fig. 5).



**Figure 5.** Day and night biomass profile off Iquique at the northern upwelling area of Chile. Biomass as Alive, dead and detritus ( $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-3}$ ).

The contribution of partial mortality (from dead biomass by DVM of zooplankton) to downward C flux was  $1.1 \text{ mg C m}^{-2}$  at the St. T5 and  $5.33 \text{ mg C m}^{-2}$  at the St. T3 (Table. 1), accounting for ca. 3% of passive C flux.

### C fluxes

Total contribution of the active C flux by respiration (R), ingestion (GF), potential ingestion, excretion (E) and partial mortality (PM) at depth, was  $26.17 \text{ mg C m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$  at St. T5) and  $71.04$  at St. T3 (Table 1), accounting for ca. 32% of passive C flux in this region.

**Table 1.** Active fluxes ( $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) obtained incubating the organisms at two stations (St. T5 and St. T3) in the coastal upwelling region off northern Chile during the austral spring 2018. Primary production represents satellite-based estimates of monthly mean (February 2018) at the two sampling stations. Passive C flux is a mean value estimated from sediment traps by Gonzalez et al. (1998) off Antofagasta (northern Chile, 23 °S).

	2018			
Carbon fluxes	ST. T5	ST. T3	Mean $\pm$ SD	
Primary Production	1159.01	3298.42	2833.33	$\pm$ 1155
Passive Carbon Flux			151.00	$\pm$ 36
Total Biomass	297.90	838.61	568.26	$\pm$ 382
Migrant Biomass	111.31	533.39	322.35	$\pm$ 298
Respiration Flux	21.94	55.08	38.51	$\pm$ 23
Excretion Flux	2.63	6.61	4.62	$\pm$ 3
Partial Mortality	1.11	5.33	3.22	$\pm$ 3
Gut Flux	-	2.76	2.76	$\pm$
Potential Ingestion	0.49	0.26	0.38	$\pm$ 0.16
Active Carbon Flux	26.17	70.04	48.11	$\pm$ 31
Total Active Carbon exported %	2.3	2.1	2.19	$\pm$ 0.1
Total Passive Carbon exported %	-	-	5.33	$\pm$

## ACKNOWLEDGEMENTS

We are also grateful to D. Toledo and L. Frederick for assistance during field work

## FUNDING

This work was supported by the Millennium Institute of Oceanography [Grant IC 120019]. LowpHox Cruise II were financed by CONICYT of Chile [Grants AUB 150006/12806]. [Fondecyt 118-1682] provided additional funding for sample analyses. PhD program of P. Tutasi was funded by CONICYT-Chile, [Project Grant No PCHA 21160038]. The work is a contribution to EBUS SCOR WG 155.

## References

Angel, M. V: Does mesopelagic biology affect the vertical flux?, Product. Ocean Present past, 1989.

Behrenfeld, M. J. and Falkowski, P. G.: Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration, *Limnol. Oceanogr.*, 42(1), 1–20, 1997.

Cadman, E., Bostwick, J. . R. and Eichberg, J.: Determination of protein by a modified Lowry procedure in the presence of some commonly used detergents, *Anal. Biochem.*, 96(1), 21–23 [online] Available from: doi:10.1016/0003-2697(79)90548-7, 1979.

Conover, R. J.: FACTORS AFFECTING THE ASSIMILATION OF ORGANIC MATTER BY ZOOPLANKTON AND THE QUESTION OF SUPERFLUOUS FEEDING 1, *Limnol. Oceanogr.*, 11(3), 346–354, 1966.

Dam, H. G. and Peterson, W. T.: Seasonal contrasts in the diel vertical distribution, feeding behavior, and grazing impact of the copepod *Temora longicornis* in Long Island Sound, *J. Mar. Res.*, 51(3), 561–594, 1993.

Elliott, D. T. and Tang, K. W.: Simple staining method for differentiating live and dead marine zooplankton in field samples, *Limnol. Oceanogr. Methods*, 7(8), 585–594, doi:10.4319/lom.2009.7.585, 2009.

Escribano, R., Hidalgo, P. and Krautz, C.: Zooplankton associated with the oxygen minimum zone system in the northern upwelling region of Chile during March 2000, *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 56(16), 1083–1094, 2009.

Fernández-Urruzola, I., Osma, N., Packard, T. T., Gómez, M. and Postel, L.: Distribution of zooplankton biomass and potential metabolic activities across the northern Benguela upwelling system, *J. Mar. Syst.*, 140(PB), 138–149, doi:10.1016/j.jmarsys.2014.05.009, 2014.

Fuenzalida, R., Schneider, W., Garcés-Vargas, J., Bravo, L. and Lange, C. B.: Vertical and horizontal extension of the oxygen minimum zone in the eastern South Pacific Ocean, *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 56(16), 992–1003, doi:10.1016/j.dsr2.2008.11.001, 2009.

Hernández-León, S., Gómez, M., Pagazaurtundua, M., Portillo-Hahnefeld, A., Montero, I. and Almeida, C.: Vertical distribution of zooplankton in Canary Island waters: Implications for export flux, *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 48(4), 1071–1092, doi:10.1016/S0967-0637(00)00074-1, 2001.

Hernández-León, S., Olivar, M. P., Fernández de Puelles, M. L., Bode, A., Castellón, A., López-Pérez, C., Tuset, V. M. and González-Gordillo, J. I.: Zooplankton and Micronekton Active Flux Across the Tropical and Subtropical Atlantic Ocean, *Front. Mar. Sci.*, 6(September), 1–20, doi:10.3389/fmars.2019.00535, 2019.

Hidalgo, P., Escribano, R. and Morales, C. E.: Ontogenetic vertical distribution and diel migration of the copepod *Eucalanus inermis* in the oxygen minimum zone off northern Chile (20–21° S), *J. Plankton Res.*, 27(6), 519–529, doi:10.1093/plankt/fbi025, 2005.

Kenner, R. A. and Ahmed, S. I.: Measurements of electron transport activities in marine phytoplankton, *Mar. Biol.*, 33(2), 119–127, 1975.

Kiko, R., Hauss, H., Buchholz, F. and Melzner, F.: Ammonium excretion and oxygen respiration of tropical copepods and euphausiids exposed to oxygen minimum zone conditions, *Biogeosciences (BG)*, 13(8), 2241–2255, 2016.

Longhurst, A. R. and Glen Harrison, W.: The biological pump: Profiles of plankton production and consumption in the upper ocean, *Prog. Oceanogr.*, 22(1), 47–123, doi:10.1016/0079-6611(89)90010-4, 1989.

Longhurst, A. R., Bedo, A. W., Harrison, W. G., Head, E. J. H. and Sameoto, D. D.: Vertical

flux of respiratory carbon by oceanic diel migrant biota, *Deep Sea Res. Part A, Oceanogr. Res. Pap.*, 37(4), 685–694, doi:10.1016/0198-0149(90)90098-G, 1990.

Lovegrove, T.: The determination of the dry weight of plankton and the effect of various factors on the values obtained, *Some Contemp. Stud. Mar. Sci.*, 429–467, 1966.

Maldonado, F., Packard, T. T. and Gómez, M.: Understanding tetrazolium reduction and the importance of substrates in measuring respiratory electron transport activity, *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.*, 434, 110–118, 2012.

Mauchline, J.: The biology of euphausiids, *Adv. Mar. Biol.*, 7, 1–454, 1969.

Omori, M. and Ikeda, T.: Respiration and excretion: conversion of respiration rate to carbon and calorific units, *Methods Mar. Zooplankt. Ecol.*, 191–193, 1984.

Paulmier, A., Ruiz-Pino, D., Garçon, V. and Farías, L.: Maintaining of the Eastern South Pacific Oxygen Minimum Zone (OMZ) off Chile, *Geophys. Res. Lett.*, 33(20), 2–7, doi:10.1029/2006GL026801, 2006.

Putzeys, S., Yebra, L., Almeida, C., Bécognée, P. and Hernández-León, S.: Influence of the late winter bloom on migrant zooplankton metabolism and its implications on export fluxes, *J. Mar. Syst.*, 88(4), 553–562, doi:10.1016/j.jmarsys.2011.07.005, 2011.

Steinberg, D. K., Carlson, C. A., Bates, N. R., Goldthwait, S. A., Madin, L. P. and Michaels, A. F.: Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea, *Deep. Res. Part I, Oceanogr. Res. Pap.*, 47(1), 137, doi:10.1016/S0967-0637(99)00052-7, 2000.

Strickland, J. D. H. and Parsons, T. R.: *A practical handbook of seawater analysis*, 1972.

Tutasi, P. and Escribano, R.: Zooplankton diel vertical migration and downward C flux into the oxygen minimum zone in the highly productive upwelling region off northern Chile, *Biogeosciences*, 17(2), 455–473, doi:10.5194/bg-17-455-2020, 2020.

Vidal, J.: *Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature,*



and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp., *Mar. Biol.*, 56(2), 111–134, 1980.

Wilson, B. J. F., Cobb, E. D. and Kilpatrick, F. A.: Investigations of the United States Geological Survey FLUOROMETRIC PROCEDURES FOR DYE TRACING, Secretary, 1987.

Yáñez, S., Hidalgo, P. and Escribano, R.: Mortalidad natural de *Paracalanus indicus* (Copepoda: Calanoida) en áreas de surgencia asociada a la zona de mínimo de oxígeno en el sistema de corrientes Humboldt: Implicancias en el transporte pasivo del flujo de carbono, *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 47(2), 295–310, doi:10.4067/S0718-19572012000200011, 2012.

Yebra, L., Almeida, C. and Hernández-León, S.: Vertical distribution of zooplankton and active flux across an anticyclonic eddy in the Canary Island waters, *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 52(1), 69–83, doi:10.1016/j.dsr.2004.08.010, 2005.

Zhang, X. and Dam, H. G.: Downward export of carbon by diel migrant mesozooplankton in the central equatorial Pacific, *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 44, 2191–2202 [online] Available from: [https://ac.els-cdn.com/S096706459700060X/1-s2.0-S096706459700060X-main.pdf?\\_tid=d3d3eaed-5ca5-4ac5-ba8e-6e934a548139&acdnat=1535698698\\_4634563185704240d6eef101ba42f036](https://ac.els-cdn.com/S096706459700060X/1-s2.0-S096706459700060X-main.pdf?_tid=d3d3eaed-5ca5-4ac5-ba8e-6e934a548139&acdnat=1535698698_4634563185704240d6eef101ba42f036), 1997.

## 5. DISCUSIÓN

El transporte activo de C mediado por el zooplancton migrante ha sido documentado previamente en el Océano Pacífico y otras áreas del océano a nivel mundial (Bianchi *et al.*, 2013; Frangoulis *et al.*, 2005; Hansen y Visser, 2016; Kobari *et al.*, 2008; Mayzaud y Pakhomov, 2014; Steinberg *et al.*, 2008a; Steinberg y Landry, 2017; Yebra *et al.*, 2005). Sin embargo, aún son escasos en zonas de surgencia altamente productivas, como el norte de Chile, caracterizados por condiciones de hipoxia severa a nivel subsuperficial debido a la presencia de una ZMO poco profunda (Fuenzalida *et al.*, 2009; Paulmier *et al.*, 2006). Los resultados de esta tesis basados en las estimaciones de biomasa, índices de migración, e índices metabólicos del zooplancton tales como los índices de fluorescencia intestinal, respiración (actividad ETS), así como de mortalidad (mortalidad parcial) permitieron examinar la contribución del zooplancton migrante a la exportación de C. Respuestas del zooplancton a cambios en las condiciones ambientales sobre el gradiente vertical de temperatura, densidad del agua y cambios abruptos en los niveles de oxígeno también fueron evaluados.

A pesar de que la ZMO es una característica permanente en la región de surgencia altamente productiva frente al norte de Chile (Fuenzalida *et al.*, 2009; Paulmier *et al.*, 2006) diferencias notables en las condiciones hidrográficas entre las estaciones costeras y oceánica fueron encontrados durante la primavera y verano austral. La ZMO fue más superficial, más intensa y con mayor espesor en la estación costera (St. T3) que en la estación oceánica (St. T5), y en el período de verano en comparación con la primavera. Esta variabilidad espacial y temporal en la intensidad y extensión de la ZMO implicó cambios significativos en la estructura de las comunidades zooplanctónicas, así como en sus patrones de MVD y actividad metabólica, los cuales podrían tener potenciales implicaciones en la función del ecosistema como ha sido previamente reportado por Seibel (2011) y Wishner *et al.* (2020). De hecho, durante el verano austral, donde las concentraciones de O<sub>2</sub> en el núcleo de la ZMO alcanzaron el límite de detección (<1 μmol O<sub>2</sub> kg<sup>-1</sup>), la comunidad de zooplancton presentó una biomasa más baja y una MVD estrecha. Esto debido principalmente a la presencia de una oxiclina poco profunda con

cambios abruptos desde condiciones óxica ( $\sim 250 \mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$ ) a subóxica ( $<20 \mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$ ), asociados con una fuerte estratificación térmica de la columna de agua. Esto sugiere que el zooplancton debe hacer frente a condiciones hipóxicas durante todo su ciclo de vida, a excepción de algunas especies que pueden residir en aguas superficiales cercanas ( $<30 \text{ m}$ ) sin realizar ninguna MVD significativa, tales como *C. chilensis* y *C. brachiatus*, reportadas para esta región por varios trabajos (Escribano, 1998; Escribano *et al.*, 2009, 2012; Escribano y Hidalgo, 2000).

### **5.1. Composición taxonómica y distribución vertical del zooplancton migrante en la zona de surgencia frente a Chile.**

La distribución vertical y la variabilidad diurna de la biomasa del zooplancton en este estudio estuvo asociada a la estructura vertical de la ZMO, de modo que la mayoría de los taxa mostraron los mayores valores de abundancia y biomasa en los estratos superficiales, seguidos de una abrupta disminución en el núcleo de la ZMO. Por ejemplo, los eufáusidos, anfípodos, larvas de decápodos, quetognatos y sifonóforos (organismos con mayor tamaño corporal) fueron más abundantes por encima de los 90 m y disminuyeron con la profundidad y con la disminución de la concentración de oxígeno en ambas estaciones y durante ambos períodos de muestreo. Por el contrario, los copépodos mostraron una distribución bimodal tanto de día como de noche, con un máximo secundario por debajo de 400 m (ZMO-LW), donde las condiciones de oxígeno parecen restablecerse ( $>20 \mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$ ). Este máximo secundario ha sido descrito como una característica única de regiones con ZMO, de acuerdo a los estudios realizados en el Pacífico Norte Tropical Oriental (Wishner *et al.*, 2008, 2013, 2018). Wishner *et al.* (1995) han propuesto que el incremento en las concentraciones oxígeno debajo de la ZMO supone una ventaja metabólica para determinadas comunidades zooplanctónicas, incrementando su abundancia producto de la mayor disponibilidad alimento (partículas inalteradas que llegan a este estrato después de atravesar la ZMO). En este estudio las mayores biomásas en este estrato estuvieron representadas por copépodos grandes, los cuales exhibieron altos rangos de MVD, contribuyendo de esta manera al aporte de carbono en aguas subsuperficiales con bajo contenido de oxígeno.

Se observó además que a pesar del hábitat aparentemente hostil deficiente en oxígeno, asociado con la ZMO, la mayoría de los taxa identificados en este estudio fueron capaces de realizar MVD en la zona de surgencia resistiendo a las condiciones de hipoxia severa. Incluso, varios grupos de zooplancton fueron categorizados como migrantes fuertes, exhibiendo una gran amplitud de MVD (~500 m). Un grupo migrante importante en este estudio estuvo conformado por los copépodos eucalánidos, caracterizados por su alta capacidad migratoria (Hidalgo *et al.*, 2005). En este estudio estos organismos se distribuyeron en toda la columna de agua atravesando el núcleo de la ZMO y alcanzando el límite inferior de la ZMO ligeramente más oxigenada, lo que supondría un importante aporte de carbono en este estrato. Sin embargo, en términos de biomasa migrante su contribución fue pequeña (aproximadamente  $0,4 \text{ mg C m}^{-2}$ ) en comparación a las estimaciones realizadas en esta región (Hidalgo *et al.*, 2005). De hecho, la biomasa migrante y la tasa de migración de este grupo no fue significativa al considerar la MVD entre los 90 m superiores e inferiores, lo que sugiere una contribución muy pequeña o nula al flujo activo de C. Aunque esta contribución en términos de biomasa es pequeña, su permanencia por debajo de la oxiclina tanto de día como de noche proporciona evidencia de su gran capacidad migratoria y su adaptación a la ZMO, por lo tanto, este grupo aún podría mejorar el flujo de carbono al alimentarse en la base de la oxiclina durante la noche y posteriormente transportándolo bajo la ZMO durante el día.

Otros taxa, como eufáusidos, el copépodo *Acartia* spp., otros copépodos, tenóforos, decápodos, anélidos, briozoo, pterópodos y quetognatos también concentraron sus poblaciones dentro del núcleo de la ZMO, lo que evidencia una importante interacción de estos taxa con esta zona. Antezana (2010) mostró que *E. mucronata*, un eufáusido endémico y abundante en la zona de afloramiento costero frente a Chile, es una especie bien adaptada para migrar verticalmente hacia el núcleo de la ZMO. De hecho, los eufáusidos estudiados aquí mostraron una gran amplitud MVD (>250 m), descendiendo al núcleo de la ZMO por debajo de 250 m cada día. En general, todos los taxa categorizados como migrantes fuertes mostraron una fuerte interacción con el núcleo de ZMO, permaneciendo allí temporal o permanentemente durante el día o la noche, lo que supone

una contribución de carbono por debajo de la termoclina, a pesar de la presencia de condiciones hipóxicas.

## **5.2. Índices de migración del zooplancton y su relación con la estructura de tamaño y variabilidad de la ZMO en la zona de surgencia frente a Chile**

El zooplancton mostró además un patrón de profundización progresiva con el aumento del tamaño corporal durante el día y la noche en ambas estaciones y en ambos períodos de muestreo, a excepción de los sifonóforos (comportamiento no migratorio). Este patrón es aparentemente una consecuencia del riesgo de depredación dependiente del tamaño (Irigoien *et al.*, 2004), donde la ZMO parece jugar un papel clave como refugio al menos para las poblaciones de zooplancton tolerantes a la hipoxia, evitando la depredación y creando así microhábitats asociados con diferentes concentraciones de oxígeno (Antezana, 2009; Escribano *et al.*, 2012; Wishner *et al.*, 2008). Por ejemplo, se ha sugerido que los copépodos de tamaño pequeño tienden a permanecer en aguas cercanas a la superficie tanto de día como de noche, porque su tamaño pequeño reduce el riesgo de un encuentro con depredadores visuales (Irigoien *et al.*, 2004; Ohman y Romagnan, 2016). Aquí, los copépodos más pequeños y grandes residieron a mayores profundidades y parecían estar menos afectados por la baja concentración de oxígeno en el núcleo la ZMO. Los copépodos más pequeños, con un rango pequeño de MVD, residieron sobre y dentro del núcleo de la ZMO, cuando los sifonóforos fueron más abundantes en los estratos superficiales, mientras que las clases de gran tamaño en copépodos con un MVD pronunciada ocuparon principalmente la capa hipóxica profunda asociada con el estrato OMZ-LW. Estas clases de tamaño parecen ser más susceptibles a los depredadores visuales, como los eufáusidos, que también exhibieron una MVD pronunciada y mostraron máximos de abundancia en estratos profundos. Los individuos de tamaño mediano residieron en las zonas menos profundas, con excursiones de pequeño alcance hacia aguas hipóxicas del núcleo de la ZMO (OMZ-UP-LC). En este sentido, es importante señalar que la dependencia de la amplitud de la migración con el tamaño varió ampliamente entre los taxones, por ejemplo, la mayoría de los depredadores no mostraron una dependencia de su amplitud de migración con el tamaño. En otras palabras, la amplitud de la migración

depende de los taxa y sus comportamientos migratorios específicos, y no solo de su tamaño.

Aunque la ZMO no previno en gran medida la MVD, el comportamiento migratorio del zooplancton fue altamente variable en la zona de surgencia frente a Chile dependiendo de la distribución vertical de la ZMO y del grupo taxonómico. Por ejemplo, los copépodos mostraron MVD inversa solo en las estaciones costeras (St. T3 y L6), pero en particular en la estación frente a Iquique (St. T3) en ambos períodos de muestreo, la cual mostró una mayor tasa de migración (60%) y estuvo asociada con una ZMO más intensa y poco profunda. Este comportamiento, coincidió con las mayores abundancias de anfípodos, larvas de decápodos y sifonóforos (potenciales depredadores) los cuales mostraron MVD normal. Este patrón de comportamiento inverso se ha explicado como un mecanismo de evitación de depredadores (Ohman, 1990; Ohman et al., 1983). Aquí, algunos depredadores como los eufáusidos también parecen mostrar variabilidad en el comportamiento de la MVD dependiendo del tamaño corporal. Esta dependencia fue evidente solo en condiciones de hipoxia severa, como ocurrió en la estación en costera St. T3 durante el verano, cuando los eufáusidos de tamaño corporal mediano (1-2 mm) exhibieron MVD inversa y los de gran tamaño MVD normal. Se ha reportado un comportamiento similar para *Euphausia superba* la cual migra hacia arriba para alimentarse de fitoplancton durante el día, y hacia abajo durante la noche para alimentarse de zooplancton (Hernández-León *et al.*, 2001). Según Ekau *et al.* (2010), cambios en la disponibilidad de presas, tamaño de la presa o riesgo de depredación, así como cambios en la composición de especies, están asociados a la duración e intensidad de la hipoxia. Esto podría explicar por qué los individuos con una sola población pueden realizar MVD inversa, normal o no, aparentemente dependiendo de la fuente más importante de mortalidad: depredación nocturna por alimentación, zooplancton carnívoro migratorio normal o caza visual de peces planctívoros (Ohman, 1990). Este tipo de comportamientos de MVD solo se pueden evaluar y comprender mejor cuando se mira a nivel de población, aunque nuevamente se debe tener en cuenta la variación espacial-temporal en la abundancia de zooplancton en una zona de surgencia altamente heterogénea.

### 5.3. Tasas metabólicas y fisiológicas del zooplancton migrante y su contribución al flujo de carbono exportado en la zona de surgencia frente a Chile.

El transporte activo de C obtenido desde la biomasa de los principales taxa que realizaron MVD a través de ecuaciones empíricas que relacionan la respiración, el tamaño corporal y la temperatura ( $101,11 \pm 54 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) (Ikeda, 2014) y el estimado a través de las tasas metabólicas (respiración, excreción, flujo intestinal, egestión) y mortalidad parcial ( $48,11 \pm 31 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) fueron mayores que los reportados para el Océano Pacífico, tanto en aguas oligotróficas (Hawaii) y mesotróficas (Pacífico subártico) (Steinberg *et al.*, 2008), e incluso mayor que lo informado por Yebra *et al.* (2005) dentro de remolinos con alta producción biológica. Sin embargo, la mayoría de estas estimaciones previas no han considerado regiones con hipoxia o anoxia severa (por ejemplo, Kiko *et al.*, 2016), como la región de surgencia altamente productiva de la zona costera frente al norte de Chile, donde las concentraciones de oxígeno pueden caer por debajo de  $<1 \mu\text{M}$  en el núcleo de ZMO (Paulmier y Ruiz-Pino, 2009). Además, solo unos pocos trabajos en esta zona han considerado toda la comunidad de zooplancton (Tutasi y Escribano, 2020). La alta productividad y la fuerte agregación de zooplancton en las áreas costeras de esta región (Escribano *et al.*, 2000; Escribano y Hidalgo, 2000) pueden promover mayores cantidades de biomasa migrante. Sin embargo, esto requiere que la MVD no se vea fuertemente restringida por la presencia de la ZMO y que la mayoría de los taxones migratorios sean tolerantes al bajo nivel de oxígeno. Por otro lado, nuestras estimaciones de flujo activo de C fueron sustancialmente más bajas que las reportadas frente al norte de Chile por Hidalgo *et al.* (2005) para *Eucalanus inermis* ( $14,1 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), las cuales incluyeron respiración, excreción y egestión. Sin embargo, estos altos valores pueden estar asociados a la variabilidad del muestro y a alta producción primaria en la zona de surgencia de Chile, la cual puede alcanzar máximos de  $10000 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  (Daneri *et al.*, 2000). Cabe señalar que la estimación del transporte activo mediante el uso de ecuaciones empíricas realizadas a través de la biomasa no consideró la contribución de la egestión (producción de pellets fecales) al flujo de C en profundidad.

Las diferencias de nuestras estimaciones con trabajos anteriores también se pueden explicar por la fuerte variabilidad de la abundancia de zooplancton en la zona de surgencia. De hecho, nuestras estimaciones de biomasa migratorias de los diferentes grupos taxonómicos basadas en 2 días de muestreo y dos réplicas para cada condición (día y noche) en la primavera y las obtenidas durante el verano austral (2018) son altamente variables. Por lo tanto, las comparaciones con otras regiones deben ser tratadas cuidadosamente, considerando la fuerte variación espacial-temporal al evaluar la abundancia de zooplancton. En este estudio fue también evidente la fuerte variación espacial en la biomasa migrante al comparar las tres estaciones de muestreo en primavera y también en la sección zonal frente a Iquique en el verano. Por ejemplo, St. L6 tenía más biomasa que las otras estaciones, pero mucha menos biomasa migrante en la capa superior y, por lo tanto, una contribución muy baja al flujo vertical de C por MVD. En la estación L6, grandes copépodos, eufáusidos, anélidos y quetognatos contribuyeron en gran medida a la biomasa, aunque no mostraron una MVD significativa. Por tanto, la composición de las especies y su comportamiento de MVD constituyen un factor clave para determinar el flujo de C mediado por el transporte activo.

Es importante considerar que el análisis automatizado de la comunidad de zooplancton puede no tener en cuenta las diferencias en la composición de especies entre estaciones o estratos y, por lo tanto, el cambio de taxon dentro de los grupos asignados entre estaciones, como migrantes fuertes o no migrantes, puede obedecer a composiciones de especies variables. Aunque no se puede descartar la posibilidad de que las mismas poblaciones cambien su eficiencia de MVD dependiendo de las condiciones ambientales cambiantes, en particular en lo que respecta a la distribución vertical de oxígeno. Estos efectos pueden explicar la variación observada en la biomasa migrante entre estaciones, pero también entre estratos. De hecho, observamos fuertes diferencias en las estimaciones de la biomasa migrante al comparar el estrato superior de 0-90 m y el estrato más profundo de 90-600 m.

Los flujos metabólicos presentaron una alta variabilidad (Tabla 4), por ejemplo, el flujo de pigmento intestinal calculado aquí ( $2,76 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) se encontró por encima de



los valores reportados por Schnetzer y Steinberg (2002) ( $0.8 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) en otras áreas del Pacífico, así como los registrados en las Islas Canarias por Yebra *et al.*, (2005), Hernández de León *et al.* (2001) y Putzeys *et al.* (2011) ( $\sim 0.5 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). Sin embargo, es importante considerar que estos valores están asociados a una zona de surgencia con un alto nivel de producción primaria ( $\sim 10000 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , el valor máximo estimado) (Daneri *et al.*, 2000), lo que podría generar una mayor contribución. La fluorescencia intestinal se concentró sobre los 150 m durante el día, mientras que por la noche los pigmentos intestinales fueron consistentemente más bajos en este estrato. Por el contrario, la respiración, medida como la actividad específica ETS fue alta durante la noche en este estrato en ambas estaciones de muestreo, asociado al ascenso del zooplancton migrante. Estos resultados coinciden con lo reportado por (Yebra *et al.*, 2018), y han sido asociados a una dieta predominante carnívora del zooplancton migrante sobre el epiplankton. Sin embargo, como en estudios previos realizados en otras áreas del Pacífico y Atlántico, aquí solo se evaluó el flujo intestinal debido a la ingestión de pigmentos. Dado que el método de fluorescencia intestinal subestima la cantidad de alimento ingerido, los flujos intestinales obtenidos deben tomarse como referencia del flujo total de carbono ingerido. La respiración específica, mostró además un máximo secundario por debajo del núcleo superior de la ZMO, lo que indicaría que los organismos mantuvieron sus tasas metabólicas aun en aguas profundas con bajas concentraciones de oxígeno como lo reportado por Herrera *et al.* (2019). El flujo respiratorio fue mayor en St. T3 ( $55 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) que en St. T5 ( $22 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) coincidiendo con los mayores valores de biomasa migrante en esa estación. La respiración como la ingestión representaron un 26% y 2% respectivamente en relación al flujo de C pasivo reportado por Gonzalez *et al.* (1998). Los valores del flujo activo total calculado a través de las aproximaciones experimentales realizados en el verano de 2018 incrementó  $2.05 \pm 0.92 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  al incorporar el flujo por egestión (Tabla 4), el cual representó un 1.4% en relación al flujo de C pasivo reportado por Gonzalez *et al.* (1998).

Los resultados de mortalidad parcial (excluyendo la depredación), obtenidos mediante el método de tinción ajustada de rojo neutro, en los diferentes estratos,

evidenciaron un marcado incremento con la profundidad, en particular en el núcleo de la ZMO (OMZ-LC). La fracción de mortalidad diaria ( $\sim 0.02$ ) obtenida en este estudio fue cercana a la reportada por Edvardsen *et al.* (2002) (0.03 y 0.05). El flujo de C por mortalidad para la sección zonal frente Iquique fue  $1.11 \pm 5.3 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  lo que representa un 2% en relación al flujo de C pasivo reportado por Gonzalez *et al.* (1998) con base en trampas de sedimentos.

La contribución total del flujo activo de carbono del zooplancton migrante obtenido tanto desde las estimaciones de biomasa basadas en ecuaciones empíricas ( $101.11 \pm 54 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), así como las obtenidas desde los índices metabólicos ( $48.11 \pm 31 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) representaron entre el 60 y 30% respectivamente de las estimaciones de hundimiento pasivo de C (Tabla 4), obtenidas frente al norte de Chile a 60 m de profundidad frente a Antofagasta ( $23^\circ \text{ S}$ ) por Gonzalez *et al.* (1998) basadas en trampas de sedimentos ( $125$  a  $176 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ).

Con respecto a la contribución del transporte de C activo mediado por MVD en la eficiencia de la bomba biológica de carbono, basado en las estimaciones satélites de la producción primaria neta (<http://science.oregonstate.edu.ocean.productivity>) para el área costera (St. T3 y L6) y la oceánica (Estación T5), promediada para los meses de noviembre y diciembre de 2015 y febrero de 2018 respectivamente (Tabla 4), se estimó una contribución entre 4% (aproximaciones empíricas) y 2% (aproximaciones experimentales) de la exportación de Carbono resultante de la producción primaria neta en la región de surgencia, estimada en el rango de  $1500\text{-}3500 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Si consideramos que esto explica solo el aporte realizado por el mesozooplancton en una zona caracterizada por una ZMO intensa y permanente, entonces el zooplancton podría transportar hacia el océano profundo una fracción importante del C recién producido. Por lo tanto, el flujo de C mediado por MVD debe ser considerado en los análisis de presupuesto de C en la zona de surgencia.

**Tabla 4.** Flujos activos ( $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) obtenidos incubando organismos de zooplancton y aproximaciones empíricas utilizando las ecuaciones de Ikeda (1985) e Ikeda (2014) en dos estaciones (St. T5 y St. T3) en la región de surgencia costera al norte de Chile durante el verano austral de 2018. La producción primaria representa estimaciones basadas en satélites de la media mensual (febrero de 2018) en las dos estaciones de muestreo. El flujo de C pasivo es un valor medio estimado a partir de trampas de sedimentos por González et al. (2000) frente a Antofagasta (norte de Chile,  $23^\circ \text{S}$ ) para enero de 1997. Para las aproximaciones experimentales se incluyó la contribución por egestión de pellets fecales.

	<i>Aproximaciones Experimentales</i>			<i>Aproximaciones Empíricas</i>		
	<b>ST. T5</b>	<b>ST. T3</b>	<b>Mean <math>\pm</math> SD</b>	<b>ST. T5</b>	<b>ST. T3</b>	<b>Mean <math>\pm</math> SD</b>
<b><i>Producción Primaria</i></b>	1159.0	3298.4	2833.3 $\pm$ 11 55	1159	3298.4	2833 $\pm$ 115 .3 5
<b><i>F. Pasivo de carbono</i></b>			151.0 $\pm$ 36			151. $\pm$ 36 0
<b><i>Biomasa Total (0-800)</i></b>	297.9	838.6	568.2 $\pm$ 38 2	397.7	1864.5	1131 $\pm$ 103 .1 7
<b><i>Biomasa migrante</i></b>	111.3	533.4	322.3 $\pm$ 29 8	59	429.0	243. $\pm$ 262 8
<b><i>F. Respiratorio</i></b>	21.9	55.1	38.5 $\pm$ 23	19.1	57.8	38.4 $\pm$ 27
<b><i>F. de Excreción</i></b>	2.6	6.6	4.6 $\pm$ 3	5.7	17.3	11.5 $\pm$ 8
<b><i>Mortalidad Parcial</i></b>	1.1	5.3	3.2 $\pm$ 3	7.9	37.3	22.6 $\pm$ 21
<b><i>F intestinal</i></b>	-	2.8	2.8 $\pm$			
<b><i>Ingestión Potencial</i></b>	0.5	0.3	0.4 $\pm$ 0.1 6			
<b><i>Egestión</i></b>	2.7	1.4	2.1 $\pm$ 0.9 2			
<b><i>F. Activo Total</i></b>	28.87	71.4	50.2 $\pm$ 30	33.0	112.0	72.5 $\pm$ 56
<b><i>% C exportado (PPN)</i></b>	2.5	2.2	2.3 $\pm$ 0.2	2.8	3.4	3.1 $\pm$ 0.4
<b><i>% COP (PPN)</i></b>	-	-	5.3 $\pm$	-	-	5.3 $\pm$

## 6. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos y la discusión expuesta proveen evidencia de que el transporte de C no solo depende del tamaño y taxa, sino además de los comportamientos migratorios específicos determinados por la variabilidad espacio temporal del ZMO, por lo tanto, estos resultados apoyan ambas hipótesis.

La variabilidad espacial y temporal en la extensión vertical e intensidad de la ZMO en la zona de surgencia frente al norte de Chile es un factor clave que puede imponer una importante restricción para la MVD del zooplancton, actividad metabólica, así también como modificar las interacciones predador-presa en la columna de agua al modular el comportamiento de la MVD y, por lo tanto, influir en la exportación de C mediada por el zooplancton de la siguiente manera:

La distribución vertical del zooplancton estuvo condicionada por la ZMO, de manera que la mayor biomasa se concentró por encima de la oxiclina, asociada con aguas superficiales más oxigenadas. Esto fue evidente en las estaciones más costeras y durante el verano austral, donde la ZMO fue más intensa y poco profunda. Sin embargo, algunos grupos taxonómicos, estuvieron estrechamente asociados con la ZMO y mostraron importantes MVD en la zona de surgencia a pesar de la hipoxia severa.

La amplitud de la migración depende de los taxa y sus comportamientos migratorios específicos, y no solo de su tamaño. En copépodos, la amplitud del MVD aumentó con el tamaño corporal, pero disminuyó fuertemente en aguas con hipoxia severa. Esto enfatiza la importancia de la variación de ZMO para la comunidad que habita la zona de surgencia. Por el contrario, los depredadores como los eufáusidos y quetognatos, parecen no ser afectados por la ZMO exhibiendo una gran amplitud de migración (~ 500 m) en casi todas sus clases de tamaño. Esta permanencia temporal o permanente dentro del núcleo de la ZMO puede contribuir a la liberación de C por debajo de la oxiclina (y termoclina).

La distribución vertical de las diferentes clases de tamaño y el comportamiento de migración vertical diaria de presas y predadores hacia el núcleo de la ZMO durante períodos prolongados (tanto de día como de noche) proporcionan evidencia del papel ecológico que la

ZMO puede desempeñar para el comportamiento de MVD como un mecanismo para reducir el riesgo de depredación. Los copépodos mostraron una marcada profundización, ampliando su permanencia dentro de la ZMO cuando los depredadores tales como los sifonóforos fueron abundantes en las capas oxigenadas superiores.

Existe un patrón de profundización progresiva con el aumento del tamaño corporal tanto de día como de noche en todas las estaciones de muestreo tanto en primavera como en verano, excepto para los sifonóforos (comportamiento no migratorio). Este patrón puede interpretarse como una respuesta al riesgo de depredación dependiente del tamaño.

Las estimaciones del flujo de C mediado por MVD, basadas en aproximaciones empíricas y experimentales durante la primavera y verano austral sugirieron que una biomasa migrante promedio de  $400 \text{ mg C m}^{-2}$  puede contribuir a través de los flujos respiración, ingestión, excreción, egestión y mortalidad en profundidad, entre el 4% al 2 % de la producción primaria neta, lo cual representa el 33% del flujo pasivo de carbono. Esta contribución implica la existencia de un mecanismo significativo para incorporar C recién producido a la ZMO vía MVD. Sin embargo, este flujo descendente de C mediado por el zooplancton MVD depende en gran medida de la estructura taxonómica, la cual determina la amplitud de migración y el comportamiento de MVD.

Finalmente, el estudio provee evidencia que permiten apoyar las hipótesis planteadas, sugiriendo que ambos factores, estructura comunitaria (taxonómica y tamaño) y distribución de la ZMO juegan un rol significativo en modular las migraciones diurnas-nocturnas del zooplancton y así influyendo en el transporte activo de C hacia aguas bajo en la termoclina en la región norte del sistema de surgencia del Pacífico sur oriental.

## 7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Al-Mutairi and Hussain Landry, M. R.: Active export of carbon and nitrogen at station ALOHA by diel migrant zooplankton, *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 48(8–9), 2083–2103, doi:10.1016/S0967-0645(00)00174-0, 2001.
- Allredge, A. L., Passow, U. and Haddock, H. D.: The characteristics and transparent exopolymer particle (TEP) content of marine snow formed from thecate dinoflagellates, *J. Plankton Res.*, 20(3), 393–406, 1998.
- Alonso-González, I. J., Arístegui, J., Lee, C., Sanchez-Vidal, A., Calafat, A., Fabrés, J., Sangrá, P. and Mason, E.: Carbon dynamics within cyclonic eddies: insights from a biomarker study, *PLoS One*, 8(12), e82447, 2013.
- Andersen, V., Devey, C., Gubanova, A., Picheral, M., Melnikov, V., Tsarin, S. and Prieur, L.: Vertical distributions of zooplankton across the Almeria-Oran frontal zone (Mediterranean Sea), *J. Plankton Res.*, 26(3), 275–293, doi:10.1093/plankt/fbh036, 2004.
- Angel, M. V: Detrital organic fluxes through pelagic ecosystems, in *Flows of energy and materials in marine ecosystems*, pp. 475–516, Springer., 1984.
- Angel, M. V: Does mesopelagic biology affect the vertical flux?, *Product. Ocean Present past*, 1989.
- Antezana, T.: Species-specific patterns of diel migration into the Oxygen Minimum Zone by euphausiids in the Humboldt Current Ecosystem, *Prog. Oceanogr.*, 83(1–4), 228–236, doi:10.1016/j.pocean.2009.07.039, 2009.
- Antezana, T.: *Euphausia mucronata*: A keystone herbivore and prey of the Humboldt Current System, *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 57(7–8), 652–662, doi:10.1016/j.dsr2.2009.10.014, 2010.
- Apablaza, P. and Palma, S.: Efecto de la zona de mínimo oxígeno sobre la migración vertical de zooplancton gelatinoso en la bahía de Mejillones, *Investig. Mar.*, 34(2), 81–95, doi:10.4067/s0717-71782006000200009, 2006.

Ariza, A., Garijo, J. C., Landeira, J. M., Bordes, F. and Hernández-León, S.: Migrant biomass and respiratory carbon flux by zooplankton and micronekton in the subtropical northeast Atlantic Ocean (Canary Islands), *Prog. Oceanogr.*, 134, 330–342, doi:10.1016/j.pocean.2015.03.003, 2015.

Bautista, B. and Harris, R. P.: Copepod gut contents, ingestion rates and grazing impact on phytoplankton in relation to size structure of zooplankton and phytoplankton during a spring bloom, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 82(Cushing 1989), 41–50, doi:10.3354/meps082041, 1992.

Behrenfeld, M. J. and Falkowski, P. G.: Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration, *Limnol. Oceanogr.*, 42(1), 1–20, 1997.

Berelson, W. M., Anderson, R. F., Dymond, J., Demaster, D., Hammond, D. E., Collier, R., Honjo, S., Leinen, M., McManus, J., Pope, R., Smith, C. and Stephens, M.: Biogenic budgets of particle rain, benthic remineralization and sediment accumulation in the equatorial Pacific, *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 44(9–10), 2251–2282, doi:10.1016/S0967-0645(97)00030-1, 1997.

Bianchi, D., Stock, C., Galbraith, E. D. and Sarmiento, J. L.: Diel vertical migration: Ecological controls and impacts on the biological pump in a one-dimensional ocean model, *Global Biogeochem. Cycles*, 27(2), 478–491, doi:10.1002/gbc.20031, 2013.

Bode, A., Varela, M., Cabal, J. A., Barquero, S., Fernández, E. and Anadón, R.: Ingestion rates of phytoplankton by copepod size fractions on a bloom associated with an off-shelf front off NW Spain, *J. Plankton Res.*, 20(5), 957–972, doi:10.1093/plankt/20.5.957, 2007.

Cadman, E., Bostwick, J. . R. and Eichberg, J.: Determination of protein by a modified Lowry procedure in the presence of some commonly used detergents, *Anal. Biochem.*, 96(1), 21–23 [online] Available from: doi:10.1016/0003-2697(79)90548-7, 1979.

Cavan, E. L., Henson, S. A., Belcher, A. and Sanders, R.: Role of zooplankton in determining the efficiency of the biological carbon pump, *Biogeosciences*, 14(1), 177–186, doi:10.5194/bg-14-177-2017, 2017.

Childress, J. J. and Nygaard, M. H.: The chemical composition of midwater fishes as a

function of depth of occurrence off Southern California, *Deep. Res.*, 20, 1091–1093, 1973.

Conover, R. J.: FACTORS AFFECTING THE ASSIMILATION OF ORGANIC MATTER BY ZOOPLANKTON AND THE QUESTION OF SUPERFLUOUS FEEDING 1, *Limnol. Oceanogr.*, 11(3), 346–354, 1966.

Dagg, M. J. and Wyman, K. D.: Natural ingestion rates of the copepods *Neocalanus plumchrus* and *N. cristatus* calculated from gut contents., *Mar. Ecol. Prog. Ser. Oldend.*, 13(1), 37–46, 1983.

Dagg, M. J., Frost, B. W. and Walser, W. E.: Copepod diel migration, feeding, and the vertical flux of pheopigments., *Limnol. Oceanogr.*, 34(6), 1062–1071, doi:10.4319/lo.1989.34.6.1062, 1989.

Dam, H. G. and Peterson, W. T.: Seasonal contrasts in the diel vertical distribution, feeding behavior, and grazing impact of the copepod *Temora longicornis* in Long Island Sound, *J. Mar. Res.*, 51(3), 561–594, 1993.

Dam, H. G., Roman, M. R. and Youngbluth, M. J.: Downward export of respiratory carbon and dissolved inorganic nitrogen by diel-migrant mesozooplankton at the JGOFS Bermuda time-series station, *Deep. Res. Part I*, 42(7), 1187–1197, doi:10.1016/0967-0637(95)00048-B, 1995.

Daneri, G., Dellarossa, V., Quiñones, R., Jacob, B., Montero, P. and Ulloa, O.: Primary production and community respiration in the Humboldt Current System off Chile and associated oceanic areas, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 197, 41–49, doi:10.3354/meps197041, 2000.

Darnis, G. and Fortier, L.: Zooplankton respiration and the export of carbon at depth in the Amundsen Gulf (Arctic Ocean), *J. Geophys. Res. Ocean.*, 117(4), 1–12, doi:10.1029/2011JC007374, 2012.

Davison, P. C., Checkley, D. M., Koslow, J. A. and Barlow, J.: Carbon export mediated by mesopelagic fishes in the northeast Pacific Ocean, *Prog. Oceanogr.*, 116, 14–30, doi:10.1016/j.pocean.2013.05.013, 2013.



- Dressel, D. M., Heinle, D. R. and Grote, M. C.: Vital staining to sort dead and live copepods 1, 2, 3, *Chesap. Sci.*, 13(2), 156–159, 1972.
- Edvardsen, A., Zhou, M., Tande, K. S. and Zhu, Y.: Zooplankton population dynamics: measuring in situ growth and mortality rates using an Optical Plankton Counter, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 227, 205–219, 2002.
- Ekau, W., Auel, H., Pörtner, H. O. and Gilbert, D.: Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities (zooplankton, macro-invertebrates and fish), *Biogeosciences*, 7(5), 1669–1699, doi:10.5194/bg-7-1669-2010, 2010.
- Elliott, D. T. and Tang, K. W.: Simple staining method for differentiating live and dead marine zooplankton in field samples, *Limnol. Oceanogr. Methods*, 7(8), 585–594, doi:10.4319/lom.2009.7.585, 2009.
- Elliott, D. T. and Tang, K. W.: Spatial and temporal distributions of live and dead copepods in the lower Chesapeake Bay (Virginia, USA), *Estuaries and Coasts*, 34(5), 1039–1048, 2011.
- Emerson, S., Quay, P., Karl, D., Winn, C., Tupas, L. and Landry, M.: Experimental determination of the organic carbon flux from open-ocean surface waters, *Nature*, 389(6654), 951–954, doi:10.1038/40111, 1997.
- England, M. H., McGregor, S., Spence, P., Meehl, G. A., Timmermann, A., Cai, W., Gupta, A. Sen, McPhaden, M. J., Purich, A. and Santoso, A.: Recent intensification of wind-driven circulation in the Pacific and the ongoing warming hiatus, *Nat. Clim. Chang.*, 4(3), 222–227, 2014.
- Escribano, R.: Population dynamics of *Calanus chilensis* in the Chilean Eastern Boundary Humboldt Current, *Fish. Oceanogr.*, 7(3–4), 245–251, doi:10.1046/j.1365-2419.1998.00078.x, 1998.
- Escribano, R. and Hidalgo, P.: Spatial distribution of copepods in the north of the Humboldt Current region off Chile during coastal upwelling, *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom*, 80(2), 283–290, 2000.

Escribano, R., Iribarren, C. and Marín, V.: Distribution of "Euphausia mucronata" at the upwelling area of Peninsula Mejillones, northern Chile: the influence of the oxygen minimum layer, *Sci. Mar.* ISSN 0214-8358, Vol. 64, N°. 1, 2000, págs. 69-77, 64(1), 69–77, doi:10.3989/scimar.2000.64n169, 2000.

Escribano, R., Daneri, G., Farías, L., Gallardo, V. A., González, H. E., Gutiérrez, D., Lange, C. B., Morales, C. E., Pizarro, O., Ulloa, O. and Braun, M.: Biological and chemical consequences of the 1997-1998 El Niño in the Chilean coastal upwelling system: A synthesis, *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 51(20–21), 2389–2411, doi:10.1016/j.dsr2.2004.08.011, 2004.

Escribano, R., Hidalgo, P., González, H., Giesecke, R., Riquelme-Bugueño, R. and Manríquez, K.: Seasonal and inter-annual variation of mesozooplankton in the coastal upwelling zone off central-southern Chile, *Prog. Oceanogr.*, 75(3), 470–485, doi:10.1016/j.pocean.2007.08.027, 2007.

Escribano, R., Hidalgo, P. and Krautz, C.: Zooplankton associated with the oxygen minimum zone system in the northern upwelling region of Chile during March 2000, *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 56(16), 1083–1094, 2009.

Escribano, R., Hidalgo, P., Fuentes, M. and Donoso, K.: Zooplankton time series in the coastal zone off Chile: Variation in upwelling and responses of the copepod community, *Prog. Oceanogr.*, 97–100, 174–186, doi:10.1016/j.pocean.2011.11.006, 2012.

Fernández-Urruzola, I., Osma, N., Packard, T. T., Gómez, M. and Postel, L.: Distribution of zooplankton biomass and potential metabolic activities across the northern Benguela upwelling system, *J. Mar. Syst.*, 140(PB), 138–149, doi:10.1016/j.jmarsys.2014.05.009, 2014.

Frangoulis, C., Christou, E. D. and Hecq, J. H.: Comparison of marine copepod outfluxes: Nature, rate, fate and role in the carbon and nitrogen cycles., 2005.

Fry, B. and Quiñones, R. B.: Biomass spectra and stable isotope indicators of trophic level in zooplankton of the northwest Atlantic, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 201–204, 1994.

Fuenzalida, R., Schneider, W., Garcés-Vargas, J., Bravo, L. and Lange, C. B.: Vertical and

horizontal extension of the oxygen minimum zone in the eastern South Pacific Ocean, *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 56(16), 992–1003, doi:10.1016/j.dsr2.2008.11.001, 2009.

Garijo, J. C. and Hernández-León, S.: The use of an image-based approach for the assessment of zooplankton physiological rates: A comparison with enzymatic methods, *J. Plankton Res.*, 37(5), 923–938, doi:10.1093/plankt/fbv056, 2015.

Giering, S. L. C., Sanders, R., Lampitt, R. S., Anderson, T. R., Tamburini, C., Boutrif, M., Zubkov, M. V., Marsay, C. M., Henson, S. A., Saw, K., Cook, K. and Mayor, D. J.: Reconciliation of the carbon budget in the ocean's twilight zone, *Nature*, 507(7493), 480–483, doi:10.1038/nature13123, 2014.

Gómez, M., Torres, S. and Hernández-León, S.: Modification of the electron transport system (ETS) method for routine measurements of respiratory rates of zooplankton, *South African J. Mar. Sci.*, 17(August 2014), 15–20, doi:10.2989/025776196784158446, 1996.

Gonzalez, H. E., Daneri, G., Figueroa, D., Iriarte, J. L., Lefevre, N., Pizarro, G. A., Quiñones, R., Sobarzo, M. and Troncoso, A.: Producción primaria y su destino en la trama trófica pelágica y océano-atmósfera de CO<sub>2</sub> 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, 1998.

González, H. E., Giesecke, R., Vargas, C. A., Pavez, M., Iriarte, J., Santibáñez, P., Castro, L., Escribano, R. and Pagès, F.: Carbon cycling through the pelagic foodweb in the northern Humboldt Current off Chile (23°S), *ICES J. Mar. Sci.*, 61(4), 572–584, doi:10.1016/j.icesjms.2004.03.021, 2004.

Gorsky, G., Ohman, M. D., Picheral, M., Gasparini, Stephane Stemmann, L., Romagnan, Jean-Baptiste Cawood, A., Pesant, S., García-Comas, C. and Prejger, F.: Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system, *J. Plankton Res.*, 32(3), 285–303, doi:10.1093/plankt/fbp124, 2010.

Hansen, A. N. and Visser, A. W.: Carbon export by vertically migrating zooplankton: An

optimal behavior model, *Limnol. Oceanogr.*, 61(2), 701–710, doi:10.1002/lno.10249, 2016.

Hernandez-Leó, S. and Gómez, M.: Factors affecting the respiration/ETS ratio in marine zooplankton, *J. Plankton Res.*, 18(2), 239–255, 1996.

Hernández-león, S., Calles, S., Luz, M., Puellas, F. De, *Oceanografía, I. De, Las, U. De, Gran, P. De, Asociada, U., Csic, U., Palmas, L. and Canaria, D. G.:* Progress in Oceanography The estimation of metabolism in the mesopelagic zone : Disentangling deep- sea zooplankton respiration, , 178(August), 2019.

Hernández-León, S. and Ikeda, T.: A global assessment of mesozooplankton respiration in the ocean, *J. Plankton Res.*, 27(2), 153–158, doi:10.1093/plankt/fbh166, 2005.

Hernández-León, S. and Montero, I.: Zooplankton biomass estimated from digitalized images in Antarctic waters: A calibration exercise, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 111(5), 1–6, doi:10.1029/2005JC002887, 2006.

Hernández-León, S., Gómez, M., Pagazaurtundua, M., Portillo-Hahnefeld, A., Montero, I. and Almeida, C.: Vertical distribution of zooplankton in Canary Island waters: Implications for export flux, *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 48(4), 1071–1092, doi:10.1016/S0967-0637(00)00074-1, 2001.

Hernández-León, S., Olivar, M. P., Fernández de Puellas, M. L., Bode, A., Castellón, A., López-Pérez, C., Tuset, V. M. and González-Gordillo, J. I.: Zooplankton and Micronekton Active Flux Across the Tropical and Subtropical Atlantic Ocean, *Front. Mar. Sci.*, 6(September), 1–20, doi:10.3389/fmars.2019.00535, 2019.

Hernández-León, S., Koppelman, R., Fraile-Nuez, E., Bode, A., Mompeán, C., Irigoien, X., Olivar, M. P., Echevarría, F., de Puellas, M. L. F. and González-Gordillo, J. I.: Large deep-sea zooplankton biomass mirrors primary production in the global ocean, *Nat. Commun.*, 11(1), 1–8, 2020.

Herrera, I., Yebra, L., Antezana, T., Giraldo, A., Färber-Lorda, J. and Hernández-León, S.: Vertical variability of *Euphausia distinguenda* metabolic rates during diel migration into the oxygen minimum zone of the Eastern Tropical Pacific off Mexico, *J. Plankton Res.*, 41(2),

165–176, 2019.

Hidalgo, P., Escribano, R. and Morales, C. E.: Ontogenetic vertical distribution and diel migration of the copepod *Eucalanus inermis* in the oxygen minimum zone off northern Chile (20–21° S), *J. Plankton Res.*, 27(6), 519–529, doi:10.1093/plankt/fbi025, 2005.

Hjort, J.: Fluctuations in the great fisheries viewed in the light of biological research, *Rap. Process*, 20, 1–13, 1914.

Hu, V. J. H.: Relationships between vertical migration and diet in four species of euphausiids 1, *Limnol. Oceanogr.*, 23(2), 296–306, 1978.

Ikeda, T.: Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature, *Mar. Biol.*, 85, 1–11, doi:10.1007/BF00396409, 1985.

Ikeda, T.: Respiration and ammonia excretion by marine metazooplankton taxa: synthesis toward a global-bathymetric model, *Mar. Biol.*, 161(12), 2753–2766, 2014.

Irigoién, X., Conway, D. V. P. and Harris, R. P.: Flexible diel vertical migration behaviour of zooplankton in the Irish Sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 267, 85–97, 2004.

Jennings, S., Pinnegar, J. K., Polunin, N. V. C. and Boon, T. W.: Weak cross-species relationships between body size and trophic level belie powerful size-based trophic structuring in fish communities, *J. Anim. Ecol.*, 934–944, 2001.

Jennings, S., Warr, K. J. and Mackinson, S.: Use of size-based production and stable isotope analyses to predict trophic transfer efficiencies and predator-prey body mass ratios in food webs, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 240, 11–20, doi:10.3354/meps240011, 2002.

Jónasdóttir, S. H., Visser, A. W., Richardson, K. and Heath, M. R.: Seasonal copepod lipid pump promotes carbon sequestration in the deep North Atlantic, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 112(39), 12122–12126, doi:10.1073/pnas.1512110112, 2015.

Judkins, D. C.: Vertical distribution of zooplankton in relation to the oxygen minimum off Peru, *Deep Sea Res. Part A, Oceanogr. Res. Pap.*, 27(6), 475–487, doi:10.1016/0198-0149(80)90057-6, 1980.

Juul-Pedersen, T., Nielsen, T. G., Michel, C., Møller, E. F., Tiselius, P., Thor, P., Olesen, M., Selander, E. and Gooding, S.: Sedimentation following the spring bloom in Disko Bay, West Greenland, with special emphasis on the role of copepods, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 314(June), 239–255, doi:10.3354/meps314239, 2006.

Kenner, R. A. and Ahmed, S. I.: Measurements of electron transport activities in marine phytoplankton, *Mar. Biol.*, 33(2), 119–127, doi:10.1007/BF00390716, 1975a.

Kenner, R. A. and Ahmed, S. I.: Measurements of electron transport activities in marine phytoplankton, *Mar. Biol.*, 33(2), 119–127, 1975b.

Kiko, R., Hauss, H., Buchholz, F. and Melzner, F.: Ammonium excretion and oxygen respiration of tropical copepods and euphausiids exposed to oxygen minimum zone conditions, *Biogeosciences (BG)*, 13(8), 2241–2255, 2016.

Kjørboe, T.: Zooplankton body composition, *Limnol. Oceanogr.*, 58(5), 1843–1850, 2013.

Kjørboe, T. and Tiselius, P. T.: Gut clearance and pigment destruction in a herbivorous copepod, *Acartia tonsa*, and the determination of in situ grazing rates, *J. Plankton Res.*, 9(3), 525–534, 1987.

Kobari, T., Steinberg, D., Ueda, A., Tsuda, A., Silver, M. W. and Kitamura, M.: Impacts of ontogenetically migrating copepods on downward carbon flux in the western subarctic Pacific Ocean.pdf, *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 55, 1648–1660 [online] Available from: doi: 10.1016/j.dsr2.2008.04.016, 2008.

Lampitt, R. S., Wishner, K. F., Turley, C. M. and Angel, M. V.: Marine snow studies in the Northeast Atlantic Ocean: distribution, composition and role as a food source for migrating plankton, *Mar. Biol. Int. J. Life Ocean. Coast. Waters*, 116(4), 689–702, doi:10.1007/BF00355486, 1993.

Lehette, P.: Biomasa, distribución y metabolismo del zooplancton en aguas de la Península Antártica, 2012.

Lehette, P. and Hernández-León, S.: Zooplankton biomass estimation from digitized images: a

comparison between subtropical and Antarctic organisms, *Limnol. Oceanogr. Methods*, 7(4), 304–308, doi:10.4319/lom.2009.7.304, 2009.

Longhurst, A. and Williams, R.: Carbon flux by seasonally migrating copepods is a small number, *J. Plankton Res.*, 14(11), 1495–1509, 1992.

Longhurst, A. R. and Glen Harrison, W.: The biological pump: Profiles of plankton production and consumption in the upper ocean, *Prog. Oceanogr.*, 22(1), 47–123, doi:10.1016/0079-6611(89)90010-4, 1989.

Longhurst, A. R., Bedo, A. W., Harrison, W. G., Head, E. J. H. and Sameoto, D. D.: Vertical flux of respiratory carbon by oceanic diel migrant biota, *Deep Sea Res. Part A, Oceanogr. Res. Pap.*, 37(4), 685–694, doi:10.1016/0198-0149(90)90098-G, 1990.

Lovegrove, T.: The determination of the dry weight of plankton and the effect of various factors on the values obtained, *Some Contemp. Stud. Mar. Sci.*, 429–467, 1966.

Maldonado, F., Packard, T. T. and Gómez, M.: Understanding tetrazolium reduction and the importance of substrates in measuring respiratory electron transport activity, *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.*, 434, 110–118, 2012.

Marcolin, C. R., Gaeta, S. and Lopes, R. M.: Seasonal and interannual variability of zooplankton vertical distribution and biomass size spectra off Ubatuba, Brazil, *J. Plankton Res.*, 37(4), 808–819, doi:10.1093/plankt/fbv035, 2015.

Marin, V., Rodriguez, L., Vallejo, L., Fuenteseca, J. and Arce, E. O.: Efectos de la surgencia costera sobre la productividad primaria primaveral de Bahía Mejillones del Sur (Antofagasta, Chile), *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 66, 479–491, doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.jocn.2003.08.003, 1993.

Martin, J. H., Knauer, G. A., Karl, D. M. and Broenkow, W. W.: VERTEX: carbon cycling in the northeast Pacific, *Deep Sea Res. Part A, Oceanogr. Res. Pap.*, 34(2), 267–285, doi:10.1016/0198-0149(87)90086-0, 1987.

Mauchline, J.: The biology of euphausiids, *Adv. Mar. Biol.*, 7, 1–454, 1969.

Mayzaud, P. and Pakhomov, E. A.: The role of zooplankton communities in carbon recycling in the Ocean: The case of the Southern Ocean, *J. Plankton Res.*, 36(6), 1543–1556, doi:10.1093/plankt/fbu076, 2014.

Molina, V. and Farías, L.: Aerobic ammonium oxidation in the oxycline and oxygen minimum zone of the eastern tropical South Pacific off northern Chile ( $\sim 20^{\circ}\text{S}$ ), *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 56(16), 1032–1041, doi:10.1016/j.dsr2.2008.09.006, 2009.

Morales, C.: Short communication. Carbon and nitrogen fluxes in the oceans: the contribution by zooplankton migrants to active transport in the North Atlantic during the Joint Global Ocean Flux Study, *J. Plankton Res.*, 21(9), 1799–1808, doi:10.1093/plankt/21.9.1799, 1999.

Morales, C. E., Braun, M., Reyes, H., Blanco, J. L. and Davies, A. G.: Anchovy larval distribution in the coastal zone off northern Chile: the effect of low dissolved oxygen concentrations and of a cold-warm sequence (1990-95), *Invest. Mar., Valparaíso*, 24, 77–96, 1996.

Morales, C. E., Hormazábal, S. E. and Blanco, J. L. J.: Interannual variability in the mesoscale distribution of the depth of the upper boundary of the oxygen minimum layer off northern Chile (18–24S): Implications for the pelagic system and biogeochemical cycling, *J. Mar. Res.*, 57(6), 909–932, 1999.

Ohman, M. D.: The demographic benefits of diel vertical migration by zooplankton, *Ecol. Monogr.*, 60(3), 257–281, 1990.

Ohman, M. D. and Romagnan, J. B.: Nonlinear effects of body size and optical attenuation on Diel Vertical Migration by zooplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 61(2), 765–770, doi:10.1002/lno.10251, 2016.

Ohman, M. D., Frost, B. W. and Cohen, E. B.: Reverse diel vertical migration: An escape from invertebrate predators, *Science (80-. )*, 220(4604), 1404–1407, doi:10.1126/science.220.4604.1404, 1983.

Omori, M. and Ikeda, T.: Respiration and excretion: conversion of respiration rate to carbon and calorific units, *Methods Mar. Zooplankt. Ecol.*, 191–193, 1984.



Packard, T. T.: Measurement of electron transport activity of microplankton, *Adv. Aquat. Microbiol.*, 3, 207–261, 1985.

Packard, T. T. and Gómez, M.: Modeling vertical carbon flux from zooplankton respiration, *Prog. Oceanogr.*, 110, 59–68, doi:10.1016/j.pocean.2013.01.003, 2013.

Packard, T. T., Healy, M. L. and Richards, F. A.: VERTICAL DISTRIBUTION OF THE ACTIVITY OF THE RESPIRATORY ELECTRON TRANSPORT SYSTEM IN MARINE PLANKTON 1, *Limnol. Oceanogr.*, 16(1), 60–70, 1971.

Paulmier, A. and Ruiz-Pino, D.: Oxygen minimum zones (OMZs) in the modern ocean, *Prog. Oceanogr.*, 80(3–4), 113–128, doi:10.1016/j.pocean.2008.08.001, 2009.

Paulmier, A., Ruiz-Pino, D., Garçon, V. and Farías, L.: Maintaining of the Eastern South Pacific Oxygen Minimum Zone (OMZ) off Chile, *Geophys. Res. Lett.*, 33(20), 2–7, doi:10.1029/2006GL026801, 2006.

De Pol-Holz, R., Ulloa, O., Lamy, F., Dezileau, L., Sabatier, P. and Hebbeln, D.: Late Quaternary variability of sedimentary nitrogen isotopes in the eastern South Pacific Ocean, *Paleoceanography*, 22(2), 1–16, doi:10.1029/2006PA001308, 2007.

Pope, J. G., Shepherd, J. G. and Webb, J.: Successful surf-riding on size spectra: the secret of survival in the sea, *Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.*, 343(1303), 41–49, 1994.

Putzeys, S., Yebra, L., Almeida, C., Bécognée, P. and Hernández-León, S.: Influence of the late winter bloom on migrant zooplankton metabolism and its implications on export fluxes, *J. Mar. Syst.*, 88(4), 553–562, doi:10.1016/j.jmarsys.2011.07.005, 2011.

Quinones, R. A., Platt, T. and Rodríguez, J.: Patterns of biomass-size spectra from oligotrophic waters of the Northwest Atlantic, *Prog. Oceanogr.*, 57(3–4), 405–427, doi:10.1016/s0079-6611(03)00108-3, 2003.

Richardson, T. L., Jackson, G. A., Ducklow, H. W. and Roman, M. R.: Carbon fluxes through food webs of the eastern equatorial Pacific: An inverse approach, *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 51(9), 1245–1274, doi:10.1016/j.dsr.2004.05.005, 2004.

Rolff, C.: Seasonal variation in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of size-fractionated plankton at a coastal station in the northern Baltic proper, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 203, 47–65, 2000.

Roman, M. R., Adolf, H. A., Landry, M. R., Madin, L. P., Steinberg, D. K. and Zhang, X.: Estimates of oceanic mesozooplankton production: A comparison using the Bermuda and Hawaii time-series data, *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 49(1–3), 175–192, doi:10.1016/S0967-0645(01)00099-6, 2002.

San Martin, E., Harris, R. P. and Irigoien, X.: Latitudinal variation in plankton size spectra in the Atlantic Ocean, *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 53(14–16), 1560–1572, doi:10.1016/j.dsr2.2006.05.006, 2006.

Schneider, W., Fuenzalida, R., Nuñez, R., Garcés-Vargas, J., Bravo, L. and Figueroa, D.: Discusion del sistema de la corriente Humboldt y masas de agua en la zona norte y centro de Chile, *Rev. Cienc. y Tecnol. del Mar*, 30(1), 21–36, 2007.

Schnetzer, A. and Steinberg, D. K.: Active transport of particulate organic carbon and nitrogen by vertically migrating zooplankton in the Sargasso Sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 234, 71–84, 2002.

Seibel, B. A.: Critical oxygen levels and metabolic suppression in oceanic oxygen minimum zones, *J. Exp. Biol.*, 214(2), 326–336, doi:10.1242/jeb.049171, 2011.

Seibel, B. A., Schneider, J. L., Kaartvedt, S., Wishner, K. F. and Daly, K. L.: Hypoxia Tolerance and Metabolic Suppression in Oxygen Minimum Zone Euphausiids: Implications for Ocean Deoxygenation and Biogeochemical Cycles, *Integr. Comp. Biol.*, 56(4), 510–523, doi:10.1093/icb/icw091, 2016.

Smith, K. L., Ruhl, H. A., Bett, B. J., Billett, D. S. M., Lampitt, R. S. and Kaufmann, R. S.: Climate, carbon cycling, and deep-ocean ecosystems, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 106(46), 19211–19218, doi:10.1073/pnas.0908322106, 2009.

Steinacher, M., Joos, F., Frölicher, T. L., Bopp, L., Cadule, P., Cocco, V., Doney, S. C., Gehlen, M., Lindsay, K. and Moore, J. K.: Projected 21st century decrease in marine productivity: a multi-model analysis, *Biogeosciences*, 7(3), 979–1005, 2010.

Steinberg, D. K. and Landry, M. R.: Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle, *Ann. Rev. Mar. Sci.*, 9(1), 413–444, doi:10.1146/annurev-marine-010814-015924, 2017.

Steinberg, D. K., Carlson, C. A., Bates, N. R., Goldthwait, S. A., Madin, L. P. and Michaels, A. F.: Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea, *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 47(1), 137–158, 2000a.

Steinberg, D. K., Carlson, C. A., Bates, N. R., Goldthwait, S. A., Madin, L. P. and Michaels, A. F.: Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea, *Deep. Res. Part I, Oceanogr. Res. Pap.*, 47(1), 137, doi:10.1016/S0967-0637(99)00052-7, 2000b.

Steinberg, D. K., Carlson, C. A., Bates, N. R., Goldthwait, S. A., Madin, L. P. and Michaels, A. F.: Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea, *Deep. Res. Part I, Oceanogr. Res. Pap.*, 47(1), 137, doi:10.1016/S0967-0637(99)00052-7, 2002.

Steinberg, D. K., Cope, J. S., Wilson, S. E. and Kobari, T.: A comparison of mesopelagic mesozooplankton community structure in the subtropical and subarctic North Pacific Ocean, *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 55(14–15), 1615–1635, doi:10.1016/j.dsr2.2008.04.025, 2008a.

Steinberg, D. K., Buesseler, K. O., Boyd, P. W., Mooy, V., S., B. A., Kobari, T. and Karl, D. M.: Bacterial vs. zooplankton control of sinking particle flux in the ocean's twilight zone, *Limnol. Oceanogr.*, 53(4), 1327–1338, doi:10.4319/lo.2008.53.4.1327, 2008b.

Strickland, J. D. H. and Parsons, T. R.: *A practical handbook of seawater analysis*, 1972.

Stukel, M. R., Ohman, M. D., Benitez-Nelson, C. R. and Landry, M. R.: Contributions of mesozooplankton to vertical carbon export in a coastal upwelling system, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 491(July 2015), 47–65, doi:10.3354/meps10453, 2013.

Tang, K. W., Freund, C. S. and Schweitzer, C. L.: Occurrence of copepod carcasses in the lower Chesapeake Bay and their decomposition by ambient microbes, *Estuar. Coast. Shelf*

Sci., 68(3–4), 499–508, doi:10.1016/j.ecss.2006.02.021, 2006.

Tang, K. W., Backhaus, L., Riemann, L., Koski, M., Grossart, H.-P., Munk, P. and Nielsen, T. G.: Copepod carcasses in the subtropical convergence zone of the Sargasso Sea: implications for microbial community composition, system respiration and carbon flux, *J. Plankton Res.*, 41(4), 549–560, doi:10.1093/plankt/fbz038, 2019.

Thiel, M., Macaya, E. C., Acuña, E., Arntz, W. E., Bastias, H., Brokordt, K., Camus, P., Castilla, J. C., L.R. Castro, M. C., Dumont, C. P., Escribano, R., Fernández, M., Gajardo, J. A., Gaymer, C. F., Gómez, I., González, A. E., González, H. E., Haye, P. A., Illanes, J. E., Iriarte, J. L., Lancellotti, D. A., Luna-Jorquera, G., Luxoro, C., Manríquez, P. H., Marín, V., Muñoz, P., Navarrete, S. A., Pérez, E., Poulin, E., Sellanes, J., Sepúlveda, H. H., Stotz, W., Tala, F., Thomas, A., Vargas, C. A., Vásquez, J. A. and Vega, J. M. A.: the Humboldt Current System of Northern and Central Chile Oceanographic Processes, *Ocean. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 45, 195–344, 2007.

Thompson, G. A., Dinofrio, E. O. and Alder, V. A.: Structure, abundance and biomass size spectra of copepods and other zooplankton communities in upper waters of the Southwestern Atlantic Ocean during summer, *J. Plankton Res.*, 35(3), 610–629, doi:10.1093/plankt/fbt014, 2013.

Tutasi, P. and Escribano, R.: Zooplankton diel vertical migration and downward C flux into the oxygen minimum zone in the highly productive upwelling region off northern Chile, *Biogeosciences*, 17(2), 455–473, doi:10.5194/bg-17-455-2020, 2020.

Ulloa, O. and Pantoja, S.: The oxygen minimum zone of the eastern South Pacific, *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 56(16), 987–991, doi:10.1016/j.dsr2.2008.12.004, 2009.

Urban-Rich, J., Nordby, E., Høisæter, T., Andreassen, I. J. and Wassman, P.: Contribution by mezooplankton focal pellets to the carbon flux on Nordvestkbanken, north Norwegian shelf in 1994, *Sarsia*, 84(3–4), 253–264, doi:10.1080/00364827.1999.10420430, 1994.

Vidal, J.: Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp.,

Mar. Biol., 56(2), 111–134, 1980.

Vinogradov, M. E.: Vertical distribution of the oceanic zooplankton, Israel Program for Scientific Translations; [available from the US Department of State, 1970.

Willason, S. W. and Cox, J. L.: Diel feeding, laminarinase activity, and phytoplankton consumption by euphausiids, *Biol. Oceanogr.*, 4(1), 1–24, 1987.

Wilson, B. J. F., Cobb, E. D. and Kilpatrick, F. A.: Investigations of the United States Geological Survey FLUOROMETRIC PROCEDURES FOR DYE TRACING, Secretary, 1987.

Wishner, K. F., Ashjian, C. J., Gelfman, C., Gowing, M. M., Kann, L., Levin, L. A., Mullineaux, L. S. and Saltzman, J.: Pelagic and benthic ecology of the lower interface of the Eastern Tropical Pacific oxygen minimum zone, *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 42(1), 93–115, 1995.

Wishner, K. F., Gelfman, C., Gowing, M. M., Outram, D. M., Rapien, M. and Williams, R. L.: Vertical zonation and distributions of calanoid copepods through the lower oxycline of the Arabian Sea oxygen minimum zone, *Prog. Oceanogr.*, 78(2), 163–191, doi:10.1016/j.pocean.2008.03.001, 2008.

Wishner, K. F., Outram, D. M., Seibel, B. A., Daly, K. L. and Williams, R. L.: Zooplankton in the eastern tropical north Pacific: Boundary effects of oxygen minimum zone expansion, *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 79, 122–140, doi:10.1016/j.dsr.2013.05.012, 2013.

Wishner, K. F., Seibel, B. A., Roman, C., Deutsch, C., Outram, D., Shaw, C. T., Birk, M. A., Mislán, K. A. S., Adams, T. J., Moore, D. and Riley, S.: Ocean deoxygenation and zooplankton: Very small oxygen differences matter, *Sci. Adv.*, 4(12), eaau5180, doi:10.1126/sciadv.aau5180, 2018.

Wishner, K. F., Seibel, B. and Outram, D.: Ocean deoxygenation and copepods: coping with oxygen minimum zone variability, 2020.

Yáñez, S., Hidalgo, P. and Escribano, R.: Mortalidad natural de *Paracalanus indicus*

(Copepoda: Calanoida) en áreas de surgencia asociada a la zona de mínimo de oxígeno en el sistema de corrientes Humboldt: Implicancias en el transporte pasivo del flujo de carbono, *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 47(2), 295–310, doi:10.4067/S0718-19572012000200011, 2012.

Yáñez, S., Hidalgo, P., Ruz, P. and Tang, K. W.: Copepod secondary production in the sea: errors due to uneven molting and growth patterns and incidence of carcasses, *Prog. Oceanogr.*, 165, 257–267, 2018.

Yebra, L., Almeida, C. and Hernández-León, S.: Vertical distribution of zooplankton and active flux across an anticyclonic eddy in the Canary Island waters, *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 52(1), 69–83, doi:10.1016/j.dsr.2004.08.010, 2005a.

Yebra, L., Almeida, C. and Hernández-León, S.: Vertical distribution of zooplankton and active flux across an anticyclonic eddy in the Canary Island waters, *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 52(1), 69–83, doi:10.1016/j.dsr.2004.08.010, 2005b.

Yebra, L., Herrera, I., Mercado, J. M., Cortés, D., Gómez-Jakobsen, F., Alonso, A., Sánchez, A., Salles, S. and Valcárcel-Pérez, N.: Zooplankton production and carbon export flux in the western Alboran Sea gyre (SW Mediterranean), *Prog. Oceanogr.*, 167, 64–77, 2018.

Zhang, X. and Dam, H. G.: Downward export of carbon by diel migrant mesozooplankton in the central equatorial Pacific, *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 44, 2191–2202 [online] Available from: [https://ac.els-cdn.com/S096706459700060X/1-s2.0-S096706459700060X-main.pdf?\\_tid=d3d3eaed-5ca5-4ac5-ba8e-6e934a548139&acdnat=1535698698\\_4634563185704240d6eef101ba42f036](https://ac.els-cdn.com/S096706459700060X/1-s2.0-S096706459700060X-main.pdf?_tid=d3d3eaed-5ca5-4ac5-ba8e-6e934a548139&acdnat=1535698698_4634563185704240d6eef101ba42f036), 1997.

Yáñez, S., 2009. Tasa de mortalidad y desarrollo de *Paracalanus cf. indicus* (Copepoda: Calanoida) (Wolfender, 1905) en la zona Centro-Sur de Chile (36°S) asociada con la zona de mínimo de oxígeno. Seminario de título, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, 65 pp