



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Programa de Magíster en Ciencias con mención en Oceanografía

Diversidad del zooplancton gelatinoso de aguas profundas y el origen de su fuente de carbono sobre la Fosa de Atacama, frente a la zona norte de Chile



Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias con mención en Oceanografía

BRAULIO ANTONIO FERNÁNDEZ ZAPATA
CONCEPCIÓN-CHILE
2020

Directora de Tesis: Pamela Hidalgo Díaz
Dpto. de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Profesor Guía: Igor Fernández Urruzola
Dpto. de Oceanografía, Instituto Milenio de Oceanografía
Universidad de Concepción

Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado

La Tesis de “*Magister en Oceanografía*” titulada “*DIVERSIDAD DEL ZOOPLANCTON GELATINOSO DE AGUAS PROFUNDAS Y EL ORIGEN DE SU FUENTE DE CARBONO SOBRE LA FOSA DE ATACAMA, FRENTE A LA ZONA NORTE DE CHILE*”, del Sr. “*BRAULIO ANTONIO FERNÁNDEZ ZAPATA*” y realizada bajo la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, ha sido aprobada por la siguiente Comisión de Evaluación:

Dra. Pamela Hidalgo Díaz
Directora de Tesis
Universidad de Concepción

Dr. Igor Fernández Urruzola
Profesor Guía
Depto. de Oceanografía
Instituto Milenio de Oceanografía



Dr. Rubén Escribano
Miembro Comité de Tesis
Universidad de Concepción

Dr. Fabián Tapia Jorquera
Director
Programa de Magíster en Oceanografía
Universidad de Concepción



*“Mira profundamente en la naturaleza y
entonces comprenderás todo mejor”*

Albert Einstein (1879-1955)

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todas las personas que apoyaron directa o indirectamente en el desarrollo y termino de esta tesis.

En primer lugar a mi profesor guía, Dr. Igor Fernández, por el apoyo académico y personal que me entregó durante este proceso, agradezco su entusiasmo, optimismo y por encaminarme con sus consejos y conocimientos. A mi directora de tesis, Dra. Pamela Hidalgo, por su gran valor humano que siempre la ha caracterizado, agradezco su preocupación tanto conmigo como con mi familia.

En segundo lugar, al Dr. Miodeli Nogueira de la Universidade Federal da Paraíba, Brasil y a la Dra. Annelies Pierrot de la Universidad de Ámsterdam, Holanda, quienes colaboraron con la identificación de doliólidos y quetognatos. Por último, a la Dra. Johanna Medellín de la Universidad de Concepción, por su buena disposición y orientación con los análisis estadísticos.

Agradezco también a las fuentes de financiamiento que me permitieron realizar este magister: Beca de Magister Nacional ANID y Beca para postgrados del Instituto Milenio de Oceanografía (IMO) (ICN12_019), quienes además proporcionaron el acceso a las muestras utilizadas en esta tesis.

Agradezco a mis amigos, que siempre nos estamos apoyando mutuamente. Con quienes he compartido amistad durante bastante tiempo y que seguirá perdurando.

Finalmente a mi familia, mis padres y hermana, por el apoyo en todas mis decisiones tanto académicas y personales. Especialmente a mí apreciado sobrino quien siempre logra sacarme risas y por sus preguntas curiosas.

CURRICULUM VITAE

Braulio Antonio Fernández Zapata

Nacido el 03 de octubre, 1993, en Talcahuano, Chile

2018-2020: Magíster en Ciencias con mención en Oceanografía, Universidad de Concepción, Chile.

2012-2017: Título profesional de Biólogo Marino, Grado de Licenciado en Biología Marina, Universidad de Concepción, Chile.

PUBLICACIONES

Fernández-Zapata B. Hidalgo, P. Escribano, R. Fernández-Urruzola, I. 2021. Uncovering the deep gelatinous zooplankton at the Atacama Trench in the southeast Pacific. Enviado a *Deep-Sea Research Part I*.

ÁREAS DE INVESTIGACIÓN

Principal: Oceanografía Biológica

Secundaria: Zooplancton gelatinoso

Otras: Océano profundo



EXPERIENCIA PROFESIONAL

- Asistencia técnica en el proyecto “*Evaluación de parámetros ambientales y biológicos en la zona de ubicación del Terminal Marítimo GNL Talcahuano. Isla de Los Reyes, Talcahuano*”, a cargo del Dr. Camilo Werlinger, Universidad de Concepción, Chile, 2015.
- Colaborador en Proyecto FONDECYT N°. 1181682 “*Zooplankton Ecology in Upwelling Systems*” (ZEUS), a cargo del Dr. Rubén Escribano, Universidad de Concepción, Chile, 2019.

EXPERIENCIA DOCENTE

- Alumno ayudante, curso “Fundamentos de la Investigación Científica”, Universidad de Concepción, Chile, año 2018.

- Profesional ayudante, curso “Introducción a la Biodiversidad Marina”, Universidad de Concepción, Chile, año 2017.
- Alumno ayudante, curso “Introducción a las Ciencias del Mar”, Universidad de Concepción, Chile, año 2017.

PROYECTOS

- “La comunidad conoce y aprende de la diversidad marina de nuestras costas, a través de fichas itinerantes asociadas a códigos QR”. Fondo centenario de financiamiento para Proyectos de Extensión y Vinculación con el Medio, de la Dirección de Extensión y la Vicerrectoría de Vinculación con el Medio, Universidad de Concepción, Chile, 2019.

CRUCEROS OCEANOGRÁFICOS

- Crucero oceanográfico Atacamex, Instituto Milenio de Oceanografía, Chile, 20 enero-2 febrero 2018.
- Crucero oceanográfico LOWPHOX II, Instituto Milenio de Oceanografía, Chile, 3-15 febrero 2018.



CURSOS Y PASANTÍAS

- Curso internacional “*Marine Plankton Ecology*” (MPE), Bermuda Institute of Ocean Sciences (BIOS), Bermudas. 15 de julio al 2 de agosto 2019.
- Curso “*OBIS Training Course: OBIS Nodes Train the Trainers*”, Instituto Milenio de Oceanografía, Universidad de Concepción, Chile. Organizado por the Ocean Teacher Global Academy of the UNESCO/IOC/IODE. 2 al 6 de octubre 2018.
- Curso “Taller de Monitores de Vinculación”, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Chile. Organizado por el Comité de Vinculación con el Medio. 12, 13 y 20 de mayo 2017.
- Minicurso “Introducción al modelamiento de distribución de especies con R”, en el marco del XXXVII Congreso de Ciencias del Mar, Valparaíso, Chile. 26 de mayo 2017.

- Curso básico de seguridad y familiarización a bordo, CAPYDES, Talcahuano. DIRECTEMAR, Armada de Chile. 2017.

BECAS Y PREMIOS

- Beca para postgrados del Instituto Milenio de Oceanografía, año 2020.
- Beca Dirección de Postgrado. Exención parcial de Arancel para estudios de Magíster, año 2018-2019.
- Beca de Magíster Nacional CONICYT (Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnología), año 2018-2019.
- Beca para pregrados del Instituto Milenio de Oceanografía, año 2017.
- Mejor Tesis Promoción 2017, Universidad de Concepción, Chile, año 2017.

EXTENSIÓN Y DIVULGACIÓN CIENTÍFICA

- Taller básico “Administración de Datos Biogeográficos (Contribuyendo al uso de OBIS)”, en el marco de la XIII Reunión de la Asociación Chilena de Ictiología, en la Universidad de Playa Ancha, Valparaíso, Chile, 29 de enero 2020.
- Taller “Conocer para proteger y conservar la biodiversidad marina: importancia de una sociedad informada”. Escuela de Verano 100 años UdeC, Hacia un cambio social: somos otro sol. Estación de Biología Marina, 15 de enero 2020.
- Carnaval de las Ciencias del Mar, Plaza 21 de Mayo, Iquique, Chile. Función: Taller “Océano Profundo”, 29 de mayo 2019.
- Apoyo científico a Academia de Ciencias, Liceo Técnico Femenino de Concepción y Liceo República del Ecuador de Tomé. Preparación y ejecución de proyectos científicos escolares, años 2017-2018.
- Monitor científico en Proyecto de Proyección al Medio Externo (PME) “Muestra Audiovisual Científica Itinerante (MACI)”, Iniciativa Científica Milenio, Instituto Milenio de Oceanografía, años 2017-2018.
- Monitor en difusión de carrera Biología Marina, Universidad de Concepción, Chile, año 2017.

Índice de contenidos

RESUMEN	xi
ABSTRACT	xiii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Estudio del Océano Profundo.....	1
1.2 Transferencia de carbono hacia aguas profundas	1
1.3 Sistemas de surgencia y productividad biológica en Chile	2
1.4 Sistemas de Corrientes de Humboldt y masas de aguas.....	3
1.5 Características de los organismos en aguas profundas.....	4
1.6 Zooplancton gelatinoso	5
1.7 Estudio del zooplancton gelatinoso en aguas profundas y en Chile.....	5
2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	8
2.1 Hipótesis.....	8
2.2 Objetivos específicos.....	8
3. METODOLOGÍA.....	9
3.1 Área de estudio.....	9
3.2 Obtención de muestras zooplanctónicas y datos oceanográficos	10
3.3 Recolección de muestras zooplanctónicas	10
3.4 Análisis de muestras zooplanctónicas	10
3.5 Análisis isotópicos	11
3.6 Análisis de datos	11
4. RESULTADOS.....	13
Capítulo 1: Descubriendo el zooplancton gelatinoso profundo en la Fosa de Atacama en el Pacífico sureste.....	13
5. DISCUSIÓN.....	55
5.1 Aproximaciones metodológicas	55
5.2 Comunidad gelatinosa sobre la Fosa de Atacama	55
5.3 Zooplancton gelatinoso en aguas ultra-profundas.....	58
5.4 Perspectivas futuras.....	60
6. CONCLUSIONES	62
7. REFERENCIAS	63

Índice de Figuras

- Figura 1.** Distribución vertical de las masas de agua en sección latitudinal a 28° S (Silva et al., 2009).3
- Figura 2.** Localización de las estaciones muestreadas durante el crucero oceanográfico HADES-ERC (símbolos rojos) sobre la Fosa de Atacama.9
- Figure 3.** Location of the sites sampled during the oceanographic cruise HADES-ERC (red symbols) over the Atacama Trench. **Error! Bookmark not defined.**
- Figure 4.** (A) Vertical profiles of environmental variables (temperature, salinity and oxygen) and (B) the predominant water masses during the HADES-ERC cruise off northern Chile (March, 14 and 25, 2018, sites A4 and A2 respectively). (STW: Subtropical Water; SAAW: Subantarctic Water; ESSW: Equatorial Subsurface Water; AAIW: Antarctic Intermediate Water; PDW: Pacific Deep Water)..... **Error! Bookmark not defined.**
- Figure 5.** Vertical distribution of the Particulate Organic Carbon (POC), C/N ratio and $\delta^{13}\text{C}$ in the study stations. **Error! Bookmark not defined.**
- Figure 6.** Gelatinous groups abundances (ind. per 1000 m⁻³) recorded at each depth-strata of (A) site A2 and (B) site A4, in the water column over the Atacama Trench.**Error! Bookmark not defined.**30
- Figure 7.** Correlation heatmap constructed using the non-parametric Spearman's rank correlation coefficient. Blue: positive correlation; red: negative correlation. Pale or white: correlation coefficient close to zero. Shading indicates strength of correlation.....**Error! Bookmark not defined.**32
- Figure 8.** Spatial differences of composition and abundance of the taxa among strata according to the Non-metric Multidimensional Scaling Ordination (NMDS) analysis. Data were pretreated using a transformation to fourth root, and a resemblance of Bray-Curtis similarity. Note that the deepest strata (4000-5000 m) at site A2 was not considered. **Error! Bookmark not defined.**33
- Supplementary Figure 1.** Cluster analysis applying the simprof test in both stations sampled. Note that the deepest strata (4000-5000 m) at site A2 was not considered.**Error! Bookmark not defined.**4

Índice de Tablas

Tabla 1. Masas de agua y sus valores tipo característicos (Llanillo et al., 2012).....4

Table 2. Hydrographic and biogeochemical characteristics of the site sampled located over the Atacama Trench off northern Chile. The upper boundary of the oxygen minimum zone (OMZ) is also presented (considering as such seawater with a dissolved oxygen concentration below 0.4 mL O₂ L⁻¹ according to those limits given in Tutasi and Escribano, 2020, for the hypoxic core). NPP estimations are based on photosynthetic rates derived from remote sensing data available at the Ocean Productivity site (www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/index.php) for the specific sampling dates and following the vertical generalized production model developed by Behrenfeld and Falkowski (1997)..... **Error! Bookmark not defined.**

Table 3. Abundances of all groups of gelatinous zooplankton (ind. per 1000 m⁻³) recorded at each depth-strata from sites A2 and A4, over the Atacama Trench. Asterisk indicates the first record in the Humboldt Current System..... **Error! Bookmark not defined.**9

Table 4. DISTLM analysis. Abundance variance explained by the environmental variables in the studied stations (Bio: whole biological matrix). The marginal tests showed the relative contribution of each variable tested individually: SS denotes the total sum of squares of the complete multivariate data, the Pseudo-F value indicates the probability of a relationship between the abundances and the physical variable as a predictor, P is the p-value, and the % explained is the proportion of the variation explained by each variable. Abbreviations of the physical variables are as follows: Temperature (T), Oxygen (Ox), Pressure (P) and Salinity (Sal).
..... **Error! Bookmark not defined.**

Table 5. BEST analysis, present correlations and the variables that explain best the abundances for the whole biological matrix (Bio) and each gelatinous group. Abbreviations of variables are as follows: Oxygen (Ox), Temperature (T), Pressure (P) and Salinity (Sal).**Error! Bookmark not defined.**

Supplementary Table 1. Draftsman plot (pairwise scatter plots) between environmental variables at the sampled sites. Variables correlation are show with values >0.97.....**Error! Bookmark not defined.**53

Supplementary Table 2. Gelatinous taxa and their contribution (%) to the similarity of assemblages for the simprof grouping through the SIMPER analysis.**Error! Bookmark not defined.**



RESUMEN

Gran parte de la investigación del océano profundo en Chile ha sido usualmente en aguas menores a 2000 m de profundidad. Concentrándose en los procesos biológicos dentro de la Zona de Mínimo Oxígeno, careciendo de muestreos batipelágicos y abisales. Estudios en estas aguas profundas, han asociado la disminución de la abundancia de los organismos con la limitación de alimento, dado que estos ecosistemas dependen en gran medida de la producción primaria procedente de la zona epipelágica, donde se consume la mayor parte de la materia orgánica que se produce. Sin embargo, las aguas frente a las costas de Chile se caracterizan por ser ricas en nutrientes, hasta $9,3 \text{ g C m}^2 \text{ d}^{-1}$. Por lo tanto, cabría esperar un mayor aporte de materia orgánica que sustentaría a las comunidades zooplanctónicas en las aguas profundas de estas regiones.

El zooplancton gelatinoso juega un rol importante en el flujo de nutrientes hacia el fondo marino, dado que incorporan eficientemente C y N, transportándolo rápidamente mediante carcasas (1500 m d^{-1}), agregados fecales, mucosas y detritus. Sin embargo, a pesar de la importancia que representan estos organismos en las redes tróficas, se tiene información insuficiente acerca de su composición comunitaria y del papel trófico que desempeñan en las zonas profundas del océano. Principalmente debido a las dificultades de muestreo asociadas con su fragilidad, por lo que existe una falta de una línea de base global de su biomasa y distribución, especialmente en las profundidades del océano.

Este proyecto estudia los cambios en la composición taxonómica del zooplancton gelatinoso, las variables oceanográficas asociadas a tales cambios, en un lugar único y de difícil acceso como es el océano profundo, específicamente, en aguas sobre la fosa de Atacama. Las muestras fueron recolectadas desplegando la red MOCNESS durante el crucero oceanográfico HADES-ERC, la cual permitió muestrear hasta 4 y 5 estratos (estaciones A4 y A2, respectivamente), cada mil metros. Se realizó un análisis taxonómico de todos los grupos gelatinosos y luego se utilizaron análisis multivariado para evaluar la influencia de las variables ambientales (temperatura, oxígeno, salinidad y presión hidrostática) en su distribución vertical. Los resultados mostraron un cambio en la estructura comunitaria a través de la columna de agua, dominando sifonóforos y pterópodos en la capa superficial (representado por las familias Abylidae y Diphyinae), en cambio los doliólidos se convirtieron más importante con el aumento

de la profundidad (principalmente debido a los géneros *Dolioletta* y *Doliolina*). La temperatura y el Carbono Orgánico Particulado (POC) fueron los factores más importantes que explican la distribución vertical de especies y grupos. Estos hallazgos son un primer paso para comprender el funcionamiento ecológico y la estructura de este ecosistema marino poco conocido. Este estudio servirá como línea base de información de abundancia y distribución vertical del zooplancton gelatinoso para futuros estudios en la región.



ABSTRACT

Great part of the deep ocean research in Chile has usually been in waters less than 2000 m of depth. Focusing on biological processes within the Minimum Oxygen Zone, lacking bathypelagic and abyssal sampling. Studies in these deep waters have associated the decrease in the abundance of the organisms with the food limitation, since these ecosystems depend to a great extent on the primary production from the epipelagic zone, where most of the organic matter produced is consumed. However, the waters off the coast of Chile are characterized by being rich in nutrients, up to $9.3 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Therefore, a greater contribution of organic matter that would sustain the zooplanktonic communities in the deep waters of these regions could be expected.

Gelatinous zooplankton play an important role in the flow of nutrients to the seabed, since they efficiently incorporate C and N, transporting it rapidly through carcasses (1500 m d^{-1}), fecal aggregates, mucous membranes and detritus. However, despite the importance of these organisms in food webs, there is insufficient information about their community composition and the trophic role that they play in the deep ocean areas. Mainly due to the sampling difficulties associated with its fragility, so there is a lack of a global baseline of its biomass and distribution, especially in the deep ocean.

This project will study the changes in the taxonomic composition of the gelatinous zooplankton, the oceanographic variables associated with such changes, in a unique and difficult-to-access place such as the deep ocean, specifically, in waters over the Atacama Trench. The samples were collected by deploying the MOCNESS net during the HADES-ERC oceanographic cruise, which allowed sampling up to 4 and 5 strata (stations A4 and A2, respectively), every thousand meters. A taxonomic analysis of all gelatinous groups was performed and then multivariate analyzes were used to evaluate the influence of environmental variables (temperature, oxygen, salinity and hydrostatic pressure) on their vertical distribution. Results showed a change in the community structure across the water column, dominating siphonophores and pteropods in the surface layer (represented by the Abylidae and Diphyinae families), whereas dololids became more important with increasing depth (mainly due to the genera *Dolioletta* and *Doliolina*). The temperature and Particulate Organic Carbon (POC) were the most important factors that explain

the vertical distribution of species and groups. These findings are a first step for understanding the ecological functioning and structure of this poorly known marine ecosystem. This study will serve as a baseline of information on the abundance and vertical distribution of the gelatinous zooplankton for future studies in the region.



1. INTRODUCCIÓN

1.1 Estudio del Océano Profundo

El océano profundo es el ecosistema más extenso del planeta e incluye todas las masas de agua que se encuentran por debajo de los 200 m de profundidad. En general, el océano profundo se divide en 4 grandes zonas: Zona Mesopelágica (200-1000 m), Zona Batial (1000-2000 m), Zona Abisal (2000-6000 m) y Zona Hadal (> 6000 m) (Vinogradova, 1979; Jamieson et al., 2010; Rogers, 2015). El estudio de estos ecosistemas es desafiante y costoso, debido a la dificultad que implica llegar a zonas tan profundas, siendo casi inaccesible a muestreos de la biota (Van Haren *et al.*, 2017).

Estudios realizados en estas zonas de los océanos han demostrado que existe una disminución en la abundancia y biomasa de organismos con el aumento de la profundidad (Jamieson et al., 2010). Este patrón generalizado podría deberse a una limitación de alimento, dado que los ecosistemas de aguas profundas dependen en gran medida de la producción primaria en la zona epipelágica, donde se consume la mayor parte de la materia orgánica que se produce. La eficiencia en el reciclaje de materia en las capas superiores de la columna de agua determina, por tanto, la cantidad de alimento que queda disponible para sustentar los requerimientos energéticos de la biota residente en zonas más profundas. Otros estudios sugieren, sin embargo, que ciertos ecosistemas de aguas profundas situados en regiones de alta actividad tectónica (incluido los sistemas hidrotermales) estarían menos limitados de lo que se pensaba anteriormente (Danovaro et al., 2014); esto sería debido a emanaciones de compuestos como sulfuro o metano que favorecerían la quimiosíntesis en profundidad (Blankenship & Levin, 2009).

1.2 Transferencia de carbono hacia aguas profundas

La transferencia de carbono desde la superficie hacia el interior del océano, conocida como la “bomba biológica”, es llevada a cabo por el transporte pasivo (pellet fecal, huevos, mudas y cadáveres del zooplancton) y el transporte activo (migración vertical del zooplancton) (Lavaniegos, 2007). En el transporte pasivo la materia orgánica es exportada por gravedad a

aguas más profundas, principalmente mediante tres procesos: (1) hundimiento de Carbono Orgánico Particulado (COP) producido por fotosíntesis en la zona eufótica, donde la principal contribución al flujo de COP total es el material fecal con un 35% (González et al., 2004); (2) entrega de Materia Orgánica Disuelta (MOD) a través de corrientes y otros movimientos de agua; y (3) transferencia de grandes cantidades de materia orgánica por hundimiento de cadáveres de animales (Ichino et al., 2015). Esta materia orgánica que llega al fondo se deposita finalmente en los sedimentos (Jamieson et al., 2010). Se ha sugerido, que este material es equivalente a la producción nueva (Eppley & Peterson, 1979). En cuanto al transporte activo, contribuye con una gran cantidad de materia orgánica en profundidad (Lavaniegos, 2007), en donde la migración vertical es sustancial, hasta un 10-50% del flujo total (Bollens et al., 2010).

1.3 Sistemas de surgencia y productividad biológica en Chile

Los sistemas de surgencia costeros, en general, y el que tiene lugar en el Sistema de Corriente de Humboldt, en particular, se caracterizan por un desplazamiento de las masas de agua superficiales hacia el océano abierto que es inducido por la dirección de los vientos. Esto origina el ascenso de aguas más profundas hacia la superficie cerca de los márgenes continentales. Estas aguas que ascienden son más frías que las aguas superficiales y contienen altas concentraciones de nutrientes, permitiendo altos niveles de productividad primaria (Escribano & Morales, 2004; Piñones et al., 2007). Así, estos ecosistemas marinos acumulan casi el 95% del carbono orgánico total de los océanos (Escribano & Morales, 2004). Esta alta productividad biológica favorece la transferencia de energía y de materia orgánica hacia los niveles tróficos superiores (Escribano & Morales, 2004), así como una mayor exportación de carbono hacia aguas profundas (Stewart & Jamieson, 2018). Los eventos de surgencia frente a las costas de Chile son, por tanto, lo que explica que la cantidad de materia orgánica que reciben (hasta $9,9 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y concentran las aguas profundas de esta región sean, por lo general, más altas que la encontrada en regiones oligotróficas (Danovaro et al., 2002; Blankenship & Levin, 2009). Por lo tanto, cabría esperar una mayor abundancia y diversidad de organismos en aguas profundas de estas regiones.

1.4 Sistemas de Corrientes de Humboldt y masas de aguas

Es necesario considerar, que el Sistema de Corrientes de Humboldt en la zona norte de Chile es complejo. Lejos de ser homogéneo, este sistema presenta alternancias en el flujo de corrientes con direcciones hacia el Ecuador y hacia el polo, transportando masas de agua (Llanillo et al., 2012) con distintas propiedades físicas y químicas. En esta región se han identificado cinco masas de agua: en las aguas superficiales (hasta 500 m de profundidad) se encuentra el Agua Subtropical (STW, por sus siglas en inglés), el Agua Subantártica (SAAW) y el Agua Ecuatorial Subsuperficial (ESSW). Por debajo, entre 500 y 1000 m, está el Agua Intermedia Antártica (AAIW) la cual es reemplazada en la zona batipelágica por el Agua Profunda del Pacífico (PDW) (Silva et al., 2009; Fig. 1). Cada una de estas masas de agua se caracteriza por tener unas propiedades físico-químicas particulares, si bien la temperatura y el oxígeno disuelto son las variables que más varían con la profundidad (ver Tabla 1).

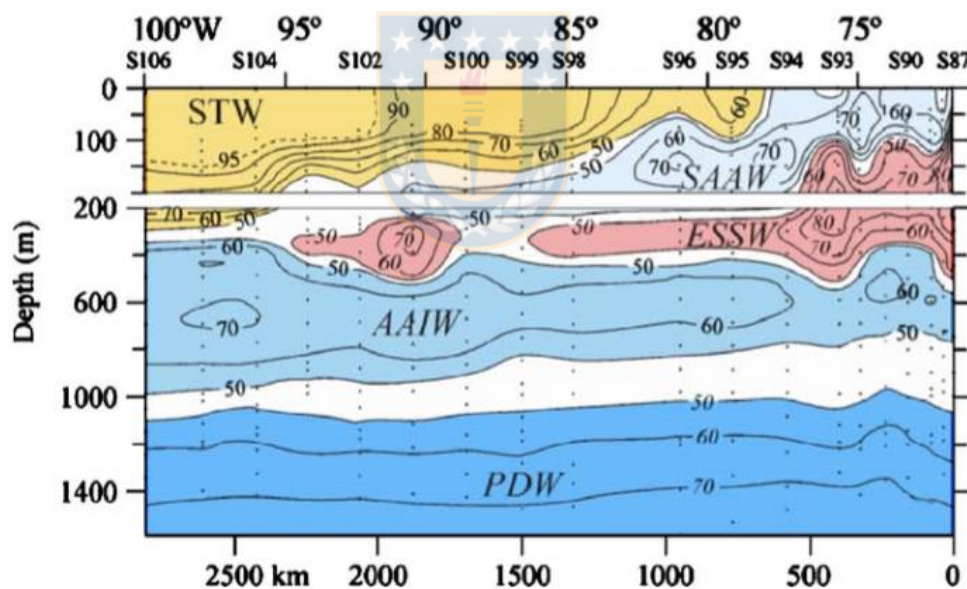


Figura 1. Distribución vertical de las masas de agua en sección latitudinal a 28° S (Silva et al., 2009).

Tabla 1. Masas de agua y sus valores tipo característicos (Llanillo et al., 2012).

Water mass	θ (°C)	Salinity	Oxygen (mL L ⁻¹) ^a	Phosphate ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) ^a	Silicate ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) ^a	Nitrate ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) ^a	NO ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) ^b	PO ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) ^b	Mass conservation
SSAW	15.0	33.0	5.7	0.66	0.0	2.20	272.63	350.94	–
STW	20.0	35.2	4.88	0.28	0.0	0.07	190.62	270.98	–
SAAW	11.5	33.8	5.83	0.84	0.0	14.88	358.40	417.59	–
ESSW	12.5	34.9	0.1	3.02	24.39	17.12	245.98	452.87	–
AAIW	3.0	34.0	4.7	1.95	9.76	36.70	501.54	507.66	–
PDW	1.75	34.68	1.7	2.92	108.21	39.15	517.42	574.90	–
Weights	24	12	2	2	12	2	6	6	100

1.5 Características de los organismos en aguas profundas

En el abismo hay corrientes débiles, por lo que los cuerpos de los organismos son elásticos y blandos, con huesos flexibles ya que no requieren esqueletos sólidos que les permitan resistir turbulencias. Todo esto hace innecesario que se adapten a estos ambientes, especialmente a la presión, dado que ésta es la misma dentro y fuera de ellos (Hernández & Guerra, 2014). En cuanto a la musculatura, es débil en numerosas especies; sin embargo, en otras está lo suficientemente desarrollada como para permitir migraciones verticales de varios miles de metros a lo largo de la columna de agua. Algunas han desarrollado además técnicas pasivas para desplazarse, ya que por la baja densidad de sus cuerpos su transporte se ve facilitado aprovechando las corrientes marinas de estas zonas profundas (Mianzan et al., 2005; Hernández & Guerra, 2014). A medida que aumenta la presión hidrostática, la solubilidad del carbonato (sustancia principal para la formación de huesos) también aumenta, siendo muy escaso el carbonato en estos ambientes debido a que los esqueletos son diluidos o disueltos. Este efecto se incrementa por debajo de la profundidad de compensación del carbonato de calcio (CCD) entre 4000–5000 m, lo que dificulta la formación de exoesqueletos duros (calcáreos). Esto explica por qué los organismos tienden a presentar cuerpos blandos conforme aumenta la profundidad (Jamieson et al., 2010; Blankenship & Levin, 2009; Gallo et al., 2015). En consecuencia, animales gelatinosos y otros invertebrados delicados representan la mayoría de los organismos en profundidades batipelágicas o abisopelágicas (Rogers, 2015).

1.6 Zooplancton gelatinoso

El zooplancton gelatinoso es un grupo integrado por organismos de los phyla Cnidaria, Ctenophora, Chordata (clases Thaliacea y Appendicularia), Chaetognatha y Mollusca (Raskoff et al., 2003; Gamero et al., 2015).

La mayor parte de estos organismos son carnívoros (medusas, sifonóforos y ctenóforos), alimentándose principalmente de huevos, larvas y crustáceos, e incluso ejerciendo el canibalismo (Boero et al., 2008). No obstante, el plancton gelatinoso no consiste solo en depredadores; también existen gelatinosos herbívoros tales como salpas, doliólidos, pirosoomas y apendicularias que por lo general presentan una elevada capacidad de filtración de pequeñas partículas (Boero et al., 2008). Ambos tipos de gelatinosos, tanto carnívoros como herbívoros, son organismos muy voraces (Gili, 2008).

Se sabe que los phyla Cnidaria, Ctenophora y Chordata están distribuidos ampliamente en todos los océanos del mundo, a lo largo de toda la columna de agua, llegando a alcanzar una biomasa total estimada de 38.3 Tg C (Sweetman et al., 2014). Aunque se han encontrado organismos gelatinosos aislados incluso a más de 6000 m de profundidad, la mayor parte se concentran en enjambres dado que esto facilita tanto su alimentación como su reproducción (Gili, 2008).

1.7 Estudio del zooplancton gelatinoso en aguas profundas y en Chile

En general, los organismos gelatinosos son considerados una fuente de alimento deficiente desde el punto de vista nutricional debido a su alto contenido de agua (Tinta et al., 2010). Aun así, este grupo planctónico juega un papel importante en el ciclo del carbono y la transferencia de energía en los ecosistemas (Gamero et al., 2015) al incorporar eficientemente C y N de productores primarios pelágicos y consumidores secundarios en biomasa gelatinosa (Sweetman et al., 2014).

La transferencia de materia orgánica hacia el fondo marino por el zooplancton gelatinoso está mediada por agregados fecales, mucosas y detritus (Billet et al., 2006). Además, se debe considerar que las carcasas del zooplancton gelatinoso tienen altas velocidades de hundimiento (1500 m d^{-1}), por lo que son capaces de transportar rápidamente nutrientes desde la zona pelágica hasta las profundidades marinas (Sweetman et al., 2014). Considerando estas características del

zooplancton gelatinoso, González y colaboradores (2004) propusieron una “trama trófica gelatinosa” para la zona norte de Chile como una vía alternativa de flujo de carbono a la “trama trófica clásica”, la cual podría ser más importante bajo condiciones oligotróficas.

A pesar de la importancia que representan estos organismos en la columna de agua y, en particular, en el océano profundo donde su cuerpo blando y elástico les confiere una serie de ventajas respecto a otros grupos planctónicos, apenas se tiene información acerca de su composición comunitaria y del papel trófico que desempeñan en las zonas profundas del océano. Esto se debe, entre otros factores, a la dificultad que supone recolectar muestras planctónicas por debajo de la zona batipelágica, así como de cuantificar enjambres de gelatinosos con sistemas de muestreo tradicionales. Por otro lado, la mayoría de los estudios del océano profundo realizados en Chile se han concentrado en el bentos (usualmente < 2000 m) y en los procesos biológicos que ocurren dentro de la Zona de Mínimo Oxígeno (Fujii et al., 2013), siendo escasos los muestreos batipelágicos y abisales. La biota de estas profundidades ha sido inaccesible durante mucho tiempo para la investigación debido a la dificultad que se tiene de muestrear aguas tan profundas (Vinogradova, 1979). Afortunadamente, a pesar del desafío tecnológico y el alto costo que supone acceder a estas regiones del océano (Blankenship & Levin, 2009), avances tecnológicos tales como el envío de dispositivos no tripulados, vehículos operados por control remoto o el uso de cámaras tolerantes a la presión están permitiendo estudiar un ecosistema prácticamente desconocido hasta la fecha. Hay que tener en cuenta, sin embargo, que son pocos los buques de investigación oceanográfica que están equipados con lo necesario para realizar este tipo de muestreos (Van Haren et al., 2017).

Considerando que las aguas epipelágicas frente a la costa de Chile se caracterizan por ser altamente productivas, cabría esperar el aporte de materia orgánica a las aguas profundas. Esta mayor disponibilidad de alimento en profundidad sustentaría al zooplancton gelatinoso en toda la columna de agua de este sistema de surgencia. Cabe preguntarse, sin embargo, si existen cambios en la composición de gelatinosos con la profundidad, y si ese fuera el caso, qué variables oceanográficas explicarían tales cambios. Por otra parte, para entender las dinámicas tróficas de la comunidad pelágica de las Zonas Batial y Abisal, es imprescindible determinar qué tipo de alimentación presenta el zooplancton gelatinoso dominante en esas aguas.

Este proyecto estudiará posibles cambios en la composición taxonómica del zooplancton gelatinoso y su posición trófica en un lugar tan único y de difícil acceso como es el océano profundo, concretamente, en aguas sobre la fosa de Atacama frente a la costa de Chile. Cabe destacar que se trata de una región donde apenas se conoce la estructura de la comunidad planctónica, su biomasa o la función ecológica que desempeñan estos organismos en las zonas profundas (Rogers, 2015). En este sentido, esta investigación pretende esclarecer la forma en que se distribuye la comunidad de gelatinosos a lo largo de la columna de agua, y determinar la fuente principal de materia orgánica que usan estos organismos en las zonas Batial y Abisal. En conjunto, este proyecto contribuirá a comprender mejor el funcionamiento ecológico de estos ecosistemas y la eficiencia de la bomba biológica en profundidad.



2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS ESPECÍFICOS

2.1 Hipótesis

En base a los antecedentes expuestos en la sección anterior se consideran las siguientes hipótesis:

1. La composición específica del zooplancton gelatinoso varía con la profundidad, asociada a las distintas masas de agua que ocupan la columna de agua y a los cambios de las variables ambientales que se producen, principalmente en la presión, temperatura y concentración de oxígeno disuelto.
2. La fuente principal de la materia orgánica que utiliza el zooplancton gelatinoso de las zonas Batial y Abisal procede de la fijación fotosintética de carbono en superficie, una vez el material particulado que no ha sido utilizado en las zonas más someras ha sedimentado por gravedad.



2.2 Objetivos específicos

1. Analizar si hay diferencias en la composición taxonómica del zooplancton gelatinoso en distintos estratos de la columna de agua, desde aguas epipelágicas hasta la Zona Abisal.
2. Determinar si los cambios en la composición del zooplancton gelatinoso en la columna de agua están asociados con diferencias en la presión, temperatura y concentración de oxígeno disuelto.
3. Caracterizar el origen y el tipo de alimento que consume el zooplancton gelatinoso dominante en las zonas Batial y Abisal, así como la posición que este grupo ocupa en la red trófica de zonas profundas.

3. METODOLOGÍA

3.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Océano Pacífico Sur Oriental, frente a las costas de la zona norte de Chile, específicamente en la región de Antofagasta (Fig. 2). En donde se tomaron muestras en toda la columna de agua, desde la superficie hasta la zona Abisal, en dos estaciones (23°23' S, 71°20' O y 21°43' S, 71°15' O) situadas sobre la Fosa de Atacama durante el crucero oceanográfico HADES-ERC, realizado a bordo del buque de investigación RV Sonne (02 – 25 mar. 2018). En ambas estaciones se obtuvo información hidrográfica y biológica hasta profundidades que alcanzaban la zona Abisal.

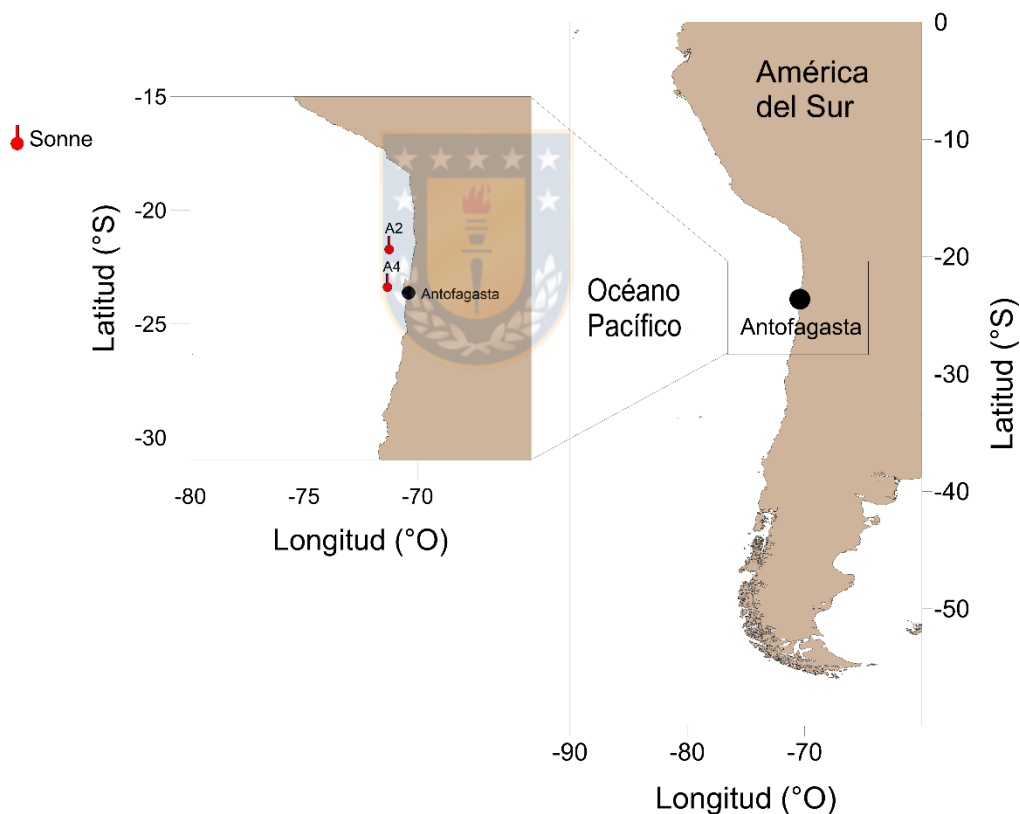


Figura 2. Localización de las estaciones muestreadas durante el crucero oceanográfico HADES-ERC (símbolos rojos) sobre la Fosa de Atacama.

3.2 Obtención de muestras zooplanctónicas y datos oceanográficos

Las muestras fueron obtenidas con la red de zooplancton MOCNESS (*Multiple Opening/Closing Net and Environmental Sensing System*), que permite recolectar muestras hasta 6000 metros de profundidad. Esta red, que posee una apertura de 10 m², está equipada con 6 redes de 333 μm de trama que pueden abrirse y cerrarse de manera independiente. Esto permitió muestrear hasta 5 estratos diferentes cada mil metros, además de la muestra integrada de la columna de agua. Además, la red posee sensores conectados al buque a través de un cable conductor que registraron los parámetros ambientales (temperatura, conductividad, presión y oxígeno disuelto) en tiempo real.

También se tomaron muestras de agua en distintas profundidades por medio de una roseta para analizar la cantidad y la composición del Carbono Orgánico Particulado (COP) en la columna de agua.

3.3 Recolección de muestras zooplanctónicas

Las muestras fueron recolectadas mediante un arrastre oblicuo entre 0.2-0.5 ms⁻¹, realizándose solo un lance en cada estación, obteniendo muestras integradas y estratificadas de la columna de agua, de las cuales se utilizaron las muestras estratificadas para cumplir con los objetivos del presente estudio. En el caso de las muestras estratificadas en el crucero HADES-ERC se analizaron 4 ó 5 estratos de la columna de agua según la estación (0-1000 m, 1000-2000 m, 2000-3000 m, 3000-4000 m y 4000-5000 m, este último solo en la estación 2).

Las muestras obtenidas en el crucero “HADES-ERC” fueron divididas en 2 mediante el método de jarras: una de las fracciones se subdividió a la mitad antes de fijar la muestra en formol (¼ de la muestra total) y en etanol (¼ de la muestra total); la otra fracción se congeló en nitrógeno líquido (-196 °C) para análisis enzimáticos e isotópicos.

3.4 Análisis de muestras zooplanctónicas

Las muestras obtenidas fueron analizadas en laboratorio mediante el uso del Zooscan para separar los distintos grupos taxonómicos presentes en las muestras, obteniendo así los diferentes grupos de gelatinosos. Posteriormente se realizaron estudios más específicos de estos grupos

mediante una lupa estereoscópica Zeiss Discovery V8, fotografiando y tratando de identificar cada espécimen hasta el nivel taxonómico más bajo posible. El análisis visual se apoyó con claves taxonómicas específicas para la identificación de cada grupo (tales como Totton, 1965; Mills & Haddock, 2007; Kramp, 1968; Pierrot-Bults & Chidgey, 1988; Boltovskoy, 1999), en base a caracteres morfométricos y la presencia/ausencia de ornamentaciones.

Una vez identificado el nivel más bajo de los distintos taxa, se analizó cuales grupos de gelatinosos se encontraban mayormente presentes en la columna de agua, para luego preparar estas muestras y realizar el análisis de isótopos estables.

3.5 Análisis isotópicos

Desafortunadamente, este paso no se llevó a cabo debido a factores externos a nivel nacional y global (estallido social y pandemia por COVID-19, respectivamente). Por otra parte, para realizar el procesamiento de las muestras se requiere la asistencia de personal autorizado en la manipulación de equipos. Sumando que, el laboratorio para realizar el análisis isotópico estuvo cerrado y sin funcionamiento durante un amplio periodo desde marzo 2020, dificultando aún más la realización de esta sección. Por lo tanto, este paso quedará pendiente para estudios futuros y cuando las condiciones requeridas sean adecuadas.

El procedimiento para preparar las muestras consiste en molerlas con un mortero y secarlas en una estufa a 60 °C obteniendo una muestra liofilizada, posteriormente serán enviadas al Laboratorio de Biogeoquímica e Isótopos Estables Aplicados (LABASI) de la Pontificia Universidad Católica de Chile, para realizar el análisis de isótopos estables. En estos análisis se utilizará el elemento carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), que proporciona la base para la mayoría de los requisitos energéticos para los organismos pelágicos; y el elemento nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), el cual entrega información sobre el número de pasos tróficos en una red alimenticia (Pitt et al., 2009).

3.6 Análisis de datos

Se utilizó el programa Ocean Data View 4 (ODV) para realizar perfiles verticales de las variables hidrográficas (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto), caracterizando así la columna de agua en cada estación. También, se construyeron diagramas T-S para identificar las

masas de agua presentes en el área de estudio (Schneider et al., 2004), tomando como referencia los valores registrados por Silva y colaboradores (2009).

Se realizaron análisis exploratorios de rutina para toda la matriz biológica (Bio), utilizando el Software Primer v6 (Clarke y Gorley 2006). Se comenzó aplicando un pretratamiento a los datos, primero una transformación de raíz a la cuarta a las abundancias (ind. m^{-3}) y luego se construyó una matriz utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis. Posteriormente, se realizaron los siguientes métodos multivariados para dilucidar la distribución vertical del zooplancton gelatinoso en una escala espacial: (1) se realizó el análisis de cluster aplicando la técnica simprof para ambas estaciones; (2) se utilizó un análisis de similitud (ANOSIM) para conocer si existen diferencias significativas en la variación de las abundancias de los taxa entre estratos y estaciones; (3) se realizó un análisis de similitud de porcentajes (SIMPER) para identificar los taxa gelatinosos que más contribuyeron al agrupamiento de simprof; (4) se realizó una ordenación de escala multidimensional no métrica (nMDS) para encontrar diferencias espaciales en la composición y abundancia de los taxa entre estratos de ambas estaciones; (5) se analizó un modelo lineal basado en la distancia (DISTLM) para evaluar las asociaciones entre la composición y abundancia de los taxa con sus variables físicas predictoras; (6) se realizó el análisis BEST para buscar las mejores variables que explican los patrones de los datos biológicos.

4. RESULTADOS

Objetivo específico 1: Analizar si hay diferencias en la composición taxonómica del zooplancton gelatinoso en distintos estratos de la columna de agua, desde aguas epipelágicas hasta la Zona Abisal.

Objetivo específico 2: Determinar si los cambios en la composición del zooplancton gelatinoso en la columna de agua están asociados con diferencias en la presión, temperatura y concentración de oxígeno disuelto.

Capítulo 1: Descubriendo el zooplancton gelatinoso profundo en la Fosa de Atacama en el Pacífico sureste.



Manuscrito enviado a la revista *Deep-Sea Research Part I*

Braulio Fernández-Zapata^{1,2}, Pamela Hidalgo², Rubén Escribano², Igor Fernández-Urruzola^{2*}

¹ Programa de Postgrados en Oceanografía, Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Chile.

² Departamento de Oceanografía, Instituto Milenio de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

Uncovering the deep gelatinous zooplankton at the Atacama Trench in the southeast Pacific

Braulio Fernández-Zapata^{1,2}, Pamela Hidalgo², Rubén Escribano², Igor Fernández-Urruzola^{2*}



¹ Graduate Program in Oceanography, Department of Oceanography, University of Concepción, Chile.

² Department of Oceanography and Millennium Institute of Oceanography, Faculty of Natural and Oceanographic Sciences, University of Concepción, Concepción, Chile.

*Corresponding author: igor.fernandez@imo-chile.cl

Highlights

- Here we assess the distribution of the gelatinous zooplankton in ultra-deep waters from the southeast Pacific.
- Evident differences between the upper and deep layers were found, with siphonophores and pteropods dominating in the upper 1000 m, and doliolids dominating below that depth.
- Two genera of siphonophores were reported for the first time in upwelling waters from the eastern South Pacific.
- New insights on the distribution patterns of gelatinous zooplankton in deep waters from the southeast Pacific is provided, which will serve as a base information for future studies in the region.



Abstract

The gelatinous zooplankton play an important role in the cycling of nutrients and the biological pump in the ocean. Despite their importance in the planktonic food web, they have been understudied, mainly due to sampling difficulties associated with their fragility, so that there is a lack of a global baseline of their biomass and distribution, especially in the deep ocean. Here we provide an assessment of the community structure and composition of gelatinous zooplankton from surface to ultra-deep waters at the Atacama Trench in the southeast Pacific, off the northern Chilean. Samples were collected by a 10 m² MOCNESS net during the austral summer 2018 and a taxonomic analysis of all gelatinous groups of zooplankton was performed. Multivariate analysis was used to assess the influence of environmental variables (temperature, oxygen, salinity and hydrostatic pressure) on the vertical distribution of gelatinous species and taxonomic groups. Results showed marked shift in the community structure across the water column, with siphonophores dominating in the upper layer (mostly represented by Abylidae and Diphyinae families), while doliolids becoming increasingly important with water depth (mostly due to presence of *Dolioletta* sp. and *Doliolina* sp.). Temperature and Particulate Organic Carbon (POC) concentration were found to be the most important factors explaining the vertical distribution of species and groups. The uncovering and description of the vertical pattern of gelatinous zooplankton in ultra-deep waters of the region constitutes a first step for understanding the ecological functioning and structure of this poorly known marine ecosystem.

Keywords: Southeast Pacific; Atacama Trench; Gelatinous Zooplankton; Deep Ocean Ecosystem.

1. Introduction

The gelatinous zooplankton are a highly diverse group integrated by various phyla (Cnidaria, Ctenophora, Chordata, Chaetognatha and Mollusca) sharing common characteristics, including transparent, elastic, and soft bodies (Raskoff et al., 2003; Gamero et al., 2015). These organisms are ubiquitous within the world's oceans, and their concentration has been suggested to increase upon a global change scenario (Guerrero et al., 2018), with direct ecological implications for the marine ecosystems. They are important consumers of plankton, either as grazers or predators, playing an important role in the cycling of marine nutrients by efficiently incorporating carbon and nitrogen from pelagic primary producers and secondary consumers into gelatinous biomass (Sweetman et al., 2014; Gamero et al., 2015). Moreover, their particular morphology confers them a series of advantages compared to other planktonic groups, especially at great depths (>1000 m), as it prevents them from requiring special adaptations to cope with high hydrostatic pressure (Hernández and Guerra, 2014). Increasing evidence points to their major contribution in the carbon transfer into the ocean's interior through their carcasses and the production of dense fecal pellets that sink down rapidly before being remineralized in the upper ocean, thus being an important component of the biological pump (Lebrato et al., 2019). In fact, Luo and colleagues (2020) recently estimated a global contribution of gelatinous zooplankton to the carbon flux of about 3.9-5.8 Pg C y⁻¹, with as much as ~0.4-2.1 Pg C y⁻¹ reaching the seafloor to fuel the benthic food webs. Unfortunately, despite the recognized importance of gelatinous zooplankton in the planktonic food webs and marine biogeochemistry, they have typically been overlooked, mostly because of sampling difficulties associated with their fragility, resulting in a lack of a global baseline of their biomass and distribution. This is

particularly critical in the deeper areas of the oceans, especially in the southeast Pacific, where the few studies on gelatinous zooplankton have only considered their distribution patterns in the upper epipelagic and at the most in mesopelagic waters (e.g., Pávez et al., 2010).

The southeast Pacific is influenced by the Humboldt Currents System (HCS), a complex and heterogeneous ecosystem which contains water masses with different physical and chemical properties (Llanillo et al. al., 2012). The coastal zone off northern Chile (18° - 30° S) is considered among the most productive eastern boundary systems on Earth due to regular and intense upwelling events (Escribano et al., 2003), which promote a high biological productivity of up to 9.3 g C m² d⁻¹ (Daneri et al., 2000). The high productivity in this ecosystem sustains, in turn, a high remineralization in the upper water column, resulting in an efficient transfer of energy and organic matter throughout the food web (Escribano & Morales, 2004). Altogether, these recycling processes generate a shallow and intense oxygen minimum zone (OMZ) in the coastal zone that influences the plankton community structure in the region (Donoso & Escribano, 2014). All these oceanographic features promote a large export of carbon to the deep ocean, in sufficient quantity to maintain relatively high plankton biomass and active metabolic rates in waters below 1000 m (Fernández-Urruzola et al., submitted), greater than those found in ultra-deep waters underlying less productive marine environments (Leduc et al., 2016; Schaubberger et al., submitted). Studies on gelatinous zooplankton in this region are scarce compared to those considering crustacean zooplankton, and all of such studies have been carried out within the surface waters off the north and central coast of Chile so far (e.g., Palma and Apablaza, 2004). These researchers evaluated (1) the effect of environmental drivers such as the OMZ on the gelatinous distribution (e.g., Pávez et al., 2010) and (2) their predatory role in the

epipelagic waters of the HCS (e.g., Pages et al., 2001; Pávez et al., 2006). However, the community structure of gelatinous zooplankton below the mesopelagic layer has systematically been unexplored in the southeast Pacific and, consequently, the ecological role of these organisms in the dark realm of the HCS is virtually unknown. Capturing gelatinous zooplankton at great depths is challenging however, and perhaps because of this, there are too few studies in the literature attempting to address their distribution and taxonomic composition in waters below 2000 m (Fujii et al., 2013). It would be reasonable to presume, however, that the role of gelatinous zooplankton will become increasingly important in the bathypelagic and abyssopelagic realms, because of the increase in the carbonate solubility with depth and thus favoring those organisms with soft bodies (Blankenship and Levin, 2009, Roger, 2015). On this basis, it is critical to set a baseline for the diversity, distribution and abundance of gelatinous zooplankton in the deep waters from the southeast Pacific in order to better understand the ecological functioning of this marine ecosystem, and to evaluate future changes in the plankton community linked to climate change.

Here we aim at providing new insights on the community structure and diversity patterns of gelatinous zooplankton in a unique and difficult-to-access place, such as the ultra-deep ocean at the Atacama Trench off the coast of northern Chile. We tested the hypothesis that the specific composition of gelatinous zooplankton varies with depth, associated with distinct water-masses that occupy the water column and the environmental variability in the pressure, temperature, salinity and concentration of dissolved oxygen. This research work constitutes the first of such studies in the southeast Pacific region and, therefore, it represents a step forward in our understanding of the distribution of gelatinous zooplankton from the surface ocean down to

ultra-deep waters over the trench, shedding light on the relative importance of each group at different settings of this water column.

2. Materials and Methods

2.1 Study area and sampling

The study was carried out in the Southeast Pacific Ocean, specifically off the northern Chilean coast in the Antofagasta region (23 °S). Samples were collected during the summer 2018, on board the RVs Sonne as part of the HADES-ERC (02–25 March) cruise. Two stations (Sites A2 and A4, respectively, see Fig. 3 and Table 2) located over the Atacama Trench were considered for the study of deep gelatinous zooplankton.

Hydrographic data were obtained in all site using a Seabird SBE-9 Plus, equipped with temperature, salinity and oxygen sensors, and mounted on a rosette with 24 Niskin bottles. Seawater samples (volumes ranging between 2-60 L depending on the depth) were collected at several depths down to the abyssal zone and immediately filtered through GF/F filters (47 mm \emptyset) for the determination of the particulate organic carbon (POC) concentration and the isotopic composition of Carbon following Gundersen et al., (2001).

Zooplankton samples were collected at each station (Sites A2 and A4) by deploying a MOCNESS net (*Multiple Opening/Closing Net and Environmental Sensing System*), with 10 m² opening and five 333 μ m mesh-nets. Along with the nets, environmental sensors connected to the vessel through a conductor cable, allowed to record temperature, conductivity, pressure and dissolved oxygen in real time. A flowmeter mounted on the net frame allowed us to know the seawater volume that was filtered in each net haul. Oblique hauls were always made at 0.4-1.0

m s⁻¹, ensuring a gently collection of organisms. Gelatinous zooplankton was gathered at different depth strata down to a maximum of 5100 m and 4000 m (at sites A2 and A4, respectively), collecting samples every 1000 m. Once on deck, the net was gently rinsed and organisms, collected and immediately stored in 4% buffered formaldehyde.

2.2 Particulate organic matter analyses

Seawater samples were obtained at several depths between 5 and 8000 m for the analysis of the particulate organic carbon (POC). Seawater volumes up to 60 L were sieved through a 20 µm mesh and subsequently filtered onto pre-combusted (450 °C, 24 h) Whatman GF/F filters (47 mm ø, nominal pore size 0.7 µm). Filters with the particulate material were immediately dried at 60 °C for 24 h, then wrapped in pre-combusted aluminum foil and stored in a sealed container with silica gel to maintain dryness until processed for elemental analysis of organic compounds. Total organic carbon in the samples was determined in the Laboratory of Biogeochemistry and Applied Stable Isotopes, Pontifical Catholic University of Chile. Before analysis, filters were placed overnight in a desiccator saturated with HCl fumes to remove any carbonate carbon, and then moved into a new desiccator with silica gel. Dried filters were packed into tin capsules which were fed into an elemental analyzer (Thermo Scientific Flash 2000 CHN EA) coupled to an isotope ratio-mass spectrometer (Thermo Delta Advantage). Analytical error in the organic carbon determination was lower than 3 µg.

2.3 Taxonomic analysis

Back in the laboratory, the samples were first analyzed by using a Hydroptic ZooScan in order to broadly separate the different taxonomic groups. Among all, gelatinous zooplankton

were then studied in more detail using a stereomicroscope Zeiss Discovery V8 with a magnification between 1.0X and 8.0X. Taxonomic determinations were performed to different levels, often down to genera, based on morphometric characters and the presence/absence of ornamentations according to the specific literature for each group (e.g., Totton, 1965; Kramp, 1968; Pierrot-Bults & Chidgey, 1988; Boltovskoy, 1999; Mills & Haddock, 2007). Each specimen was additionally photographed with an Axiocam ERc 5s camera (5 megapixel).

2.4 Data processing and statistics

The Ocean Data View 4 (ODV) software was used to plot vertical profiles of the hydrographic variables (temperature, salinity and dissolved oxygen) in order to characterize the water column in each station. In this sense, a T-S diagram was built to identify the water masses present in the study area (Schneider et al., 2004), taking as reference those values given by Silva et al. (2009).

Routine exploratory analysis was performed with the biological matrix (Bio) using the Software Primer v6 (Clarke and Gorley, 2006). A pre-treatment was applied to the data, first applying a transformation to fourth root of the abundances (ind. m^{-3}), and then building a matrix based on the Bray-Curtis similarity index. Later, the following multivariate methods were used to elucidate the vertical distribution of gelatinous zooplankton on a spatial scale: (1) a cluster analysis was done applying the Simprof technique for both stations; (2) an analysis of similarity (ANOSIM) was used to test for significant differences in the variation of the taxa abundances between strata and stations; (3) a similarity of percentages (SIMPER) analysis was done to identify the gelatinous taxa that contributed most to the Simprof grouping; (4) a non-metric multidimensional scaling ordination (nMDS) was performed to find spatial differences in the

composition and abundance of the taxa between strata of both stations; (5) a distance-based linear model (DISTLM) was analyzed to evaluate associations between the composition and abundance of the taxa with their predicting environmental variables. Only temperature, oxygen concentration and salinity were considered for these analyses given that, according to the draftsman plot, the POC concentration was highly correlated with temperature (see supplementary Table 1), thus precluding it as independent variable; (6) BEST analysis was made to search the best variables that explain patterns of the biological data; (7) a heatmap correlation was performed using the non-parametric Spearman's rank correlation coefficient to look relationships among the gelatinous zooplankton taxa, as well as positive (co-occurrence) and negative (absence/avoidance) relationships.

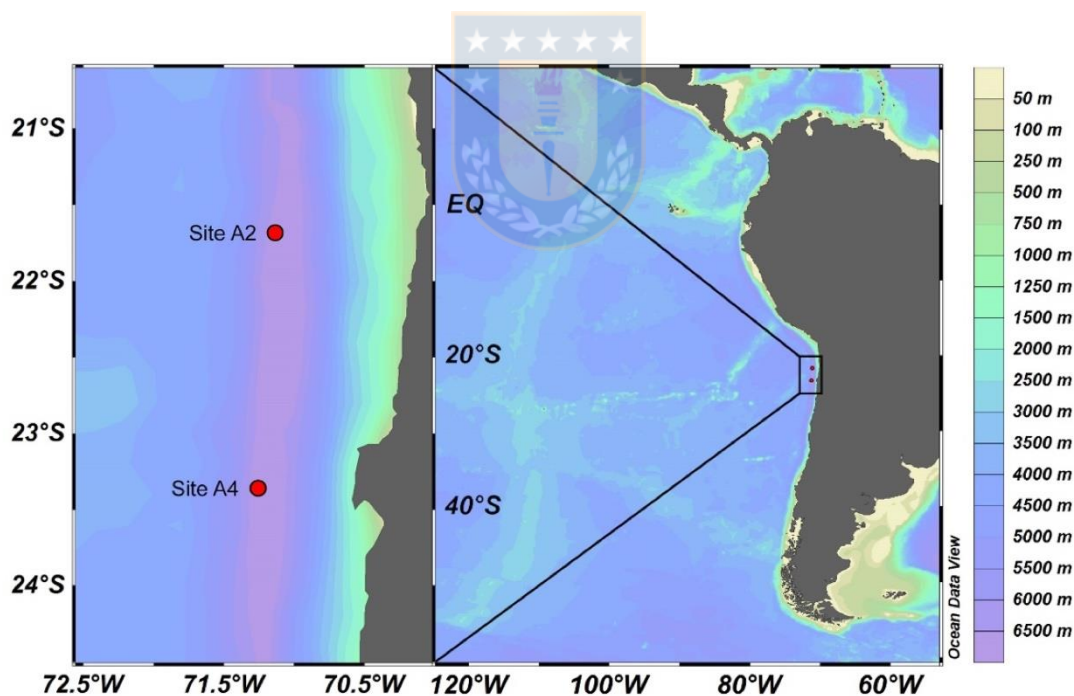


Figure 3. Location of the sites sampled during the oceanographic cruise HADES-ERC (red symbols) over the Atacama Trench.

3. Results

3.1 Hydrography

The hydrographic profiles in sites A2 and A4 were close one each other (Fig. 4A). The relatively high surface temperatures decreased drastically across the upper 60 m from 22.3 to 12.8 °C. Then, it decreased steadily down to ~5 °C at 1000 m. Temperature at depth was more stable than in the upper layer, reaching a minimum value of 1.8 °C at 2000 m, which remained fairly constant down to the bottom.

The salinity also showed a high variability throughout the water column, although the pattern was different to that of temperature. Salinity values between 34.8 and 34.5 varied in a zigzag shape within the upper 1000 m, with lower-salinity waters prevailing in the mixed-layer. Then it increased from ~34.4 to ~34.7 at 3000 m, a value that remained constant in deeper waters. Regarding the dissolved oxygen concentration, there was a well oxygenated layer (> 4 mL O₂ L⁻¹), situated between the surface and 40 m, right above the oxygen minimum zone that extended down to 500 m with very limited dissolved oxygen availability. Then, there was an increase of the dissolved oxygen concentration to reach about 3 mL O₂ L⁻¹ at 2500 m, remaining almost constant to the bottom.

On the other hand, it is worth noting the strong and permanent oxygen minimum zone (OMZ) that appears in the water column between 60 and 500 m, which may have profound biogeochemical implications for the plankton community. Extremely low oxygen availability (< 0.1 mL O₂ L⁻¹) were indeed found from 125 m to 450 m, in the so-called anoxic minimum zone (Ulloa et al., 2012). Overall, the variability in the temperature, salinity and oxygen profiles in the vertical domain was closely related to the different water masses present in the water

column, which coincided with those described by Silva et al. (2009) for the region (see Fig. 4B). The typical wind-driven upwelling conditions of this region promoted a relatively high primary productivity at both stations (ranging from 752 mg C m⁻² d⁻¹ at site A4 to 1591 mg C m⁻² d⁻¹ at site A2, see Table 2). This productivity resulted in high particulate carbon concentrations between 115.7-129.0 µg C L⁻¹ in the surface, which was rapidly attenuated with increasing depth to 6.7-10.6 µg C L⁻¹ at 5000 m (see Fig. 5).

3.2 Taxonomy of gelatinous zooplankton and abundances in the water column over the Atacama Trench

The gelatinous zooplankton in the two stations were represented by the 7 groups detailed below (Table 3). In general, the abundances tended to decrease with water depth, as well as the

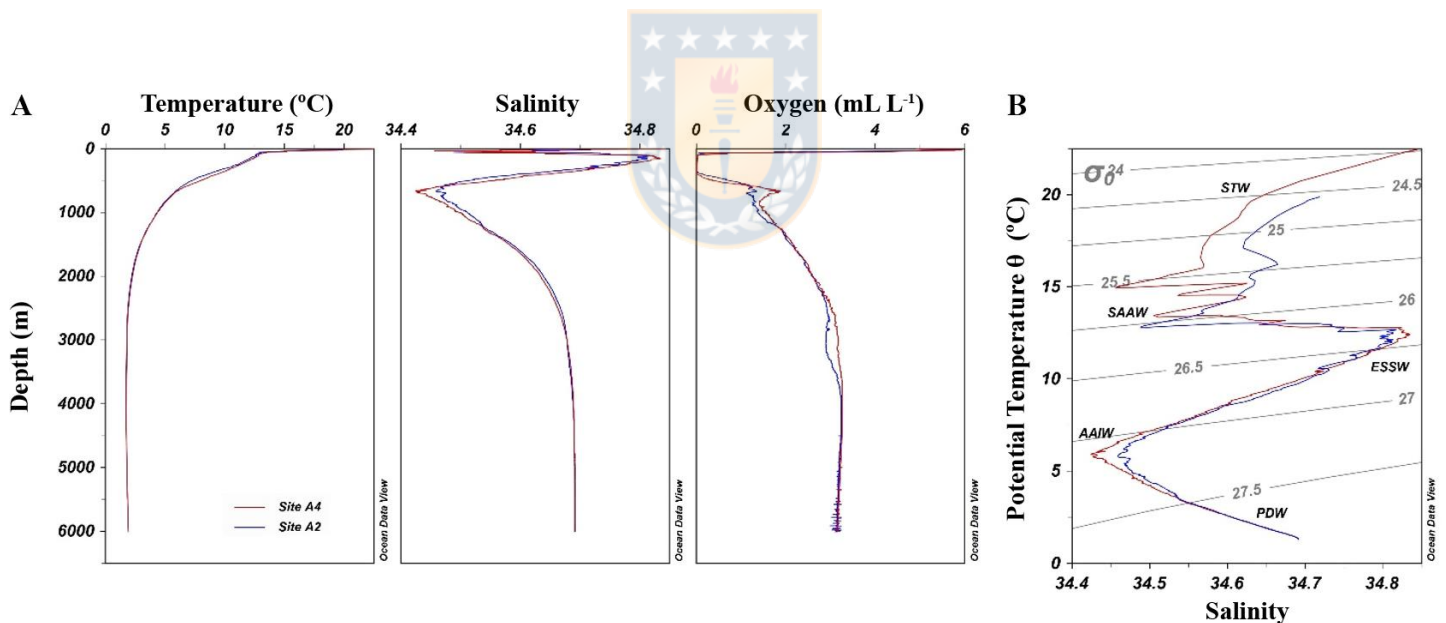


Figure 4. (A) Vertical profiles of environmental variables (temperature, salinity and oxygen) and (B) the predominant water masses during the HADES-ERC cruise off northern Chile (March, 14 and 25, 2018, sites A4 and A2 respectively). (STW: Subtropical Water; SAAW: Subantarctic Water; ESSW: Equatorial Subsurface Water; AAIW: Antarctic Intermediate Water; PDW: Pacific Deep Water).

Table 2. Hydrographic and biogeochemical characteristics of the site sampled located over the Atacama Trench off northern Chile. The upper boundary of the oxygen minimum zone (OMZ) is also presented (considering as such seawater with a dissolved oxygen concentration below $0.4 \text{ mL O}_2 \text{ L}^{-1}$ according to those limits given in Tutasi and Escribano, 2020, for the hypoxic core). NPP estimations are based on photosynthetic rates derived from remote sensing data available at the Ocean Productivity site (www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/index.php) for the specific sampling dates and following the vertical generalized production model developed by Behrenfeld and Falkowski (1997).

Site	Longitude (°W)	Latitude (°S)	Seafloor (m)	Sampling date (2018)	OMZ (m)	SST (°C)	NPP (mg C m ⁻² d ⁻¹)
A2	-71.25	-21.72	7995	25 Mar	79	19.9	1591
A4	-71.33	-23.38	8085	14 Mar	89	22.4	752

diversity gelatinous community. In addition, the site A2 showed a higher variety of gelatinous groups compared to the site A4, with most groups having the greatest abundances between 2000-3000 m. The most important group was the Chaetognatha, which were present across the whole water column in the two stations. Doliolidae were also important in the deep waters, an interesting finding given that this group is part from the herbivorous gelatinous. All abundances were standardized to individuals per m^{-3} for comparison, so they are all given in volumetric units (see Table 3): Chaetognaths were present in all strata of both stations, reaching the highest abundances between 1000-2000 m ($0.055 \text{ ind. m}^{-3}$ in site A2 and $0.124 \text{ ind. m}^{-3}$ in site A4) and 2000-3000 m ($0.079 \text{ ind. m}^{-3}$ in site A2 and $0.090 \text{ ind. m}^{-3}$ in site A4). Below 3000 m, their abundance decreased drastically to $0.003 \text{ ind. m}^{-3}$ and $0.007 \text{ ind. m}^{-3}$ in the sites A2 and A4, respectively (Table 3). In general, the abundances in all strata from site A4 were higher than the corresponding ones from site A2. Chaetognaths was the most diverse group in the samples, with four different genera in the water column: *Eukrohnia*, *Heterokrohnia*, *Krohnitta* and *Sagitta*.

Among all, the most relevant genus was *Eukrohnia*, which appeared in almost all strata in both stations.

Similar to chaetognaths, doliolids also appeared in most strata, except in the surface layer (0-1000 m) of site A4. They were therefore an important gelatinous group in the water column over the trench. Their abundance peaked between 1000-2000 m (0.138 ind. m⁻³ in site A2 and 0.605 ind. m⁻³ in site A4) and 2000-3000 m (0.258 ind. m⁻³ in site A2 and 0.735 ind. m⁻³ in site A4), with values consistently higher in this latter station. Then, the abundances decreased with depth more than an order of magnitude, to 0.012-0.007 ind. m⁻³ (Table 3). The three genera identified in this group belonged to the Doliolidae family: *Doliolum*, *Dolioletta* and *Doliolina*. The latter two represented the most frequent type of Doliolids, with the highest abundances corresponding to *Dolioletta* sp. The presence of *Doliolum* sp. was residual as their abundances were always low. It is noteworthy to mention that all the specimens were in the nurse stage.

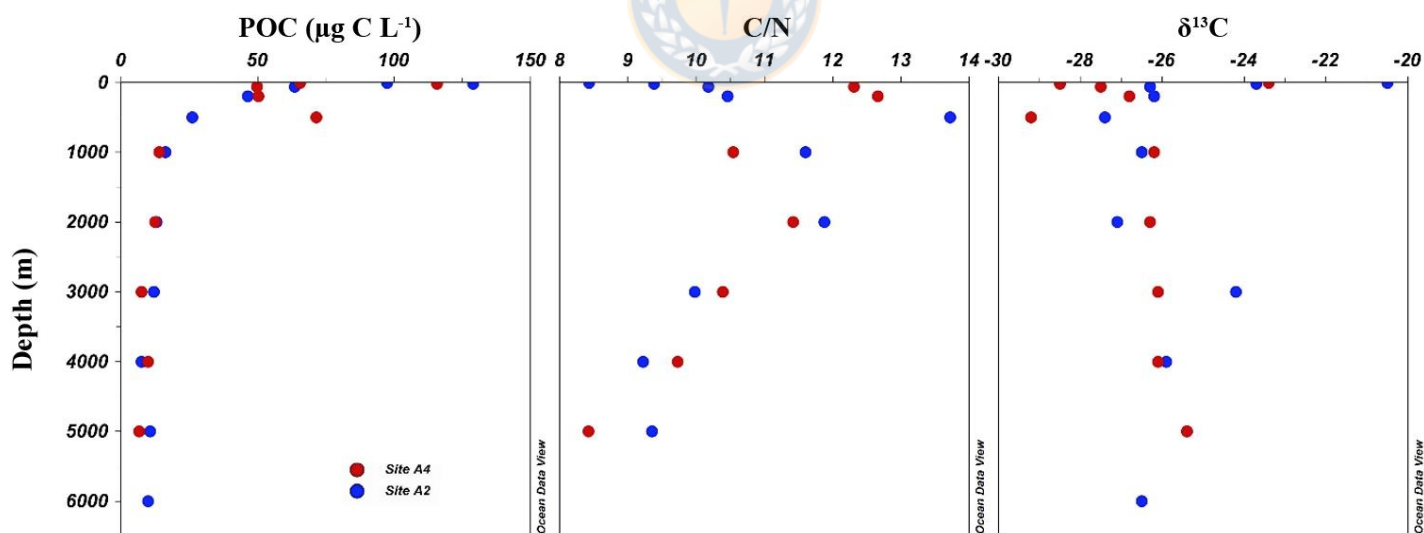


Figure 5. Vertical distribution of the Particulate Organic Carbon (POC), C/N ratio and $\delta^{13}\text{C}$ in the study stations.

Salps, however, presented a slightly different pattern compared to chaetognaths and doliolids. They only appeared at site A2, in all depth strata, but with lower abundances (Table 3). They peaked in the 2000-3000 m depth layer, with a total abundance of 0.047 ind. m⁻³. In this case, salps were only represented by the genus *Soestia*. Specimens were present in two different stages: blastozoid and oozoid. Blastozoids were significantly more abundant reaching a maximum value of 0.032 ind.m⁻³.

In the case of Siphonophores, the individuals were counted on the basis of the upper nectophore. Their abundance was significantly higher in the surface layer, where they reached maximum values of 0.547 ind. m⁻³ (site A4 between 0-1000 m). The abundance decreased with water depth up to 0.015 ind. m⁻³ (site A2 between 4000-5000 m) in the bottom. Like Chaetognaths, Siphonophores were also a diverse group. Three families were identified (Abylidae, Clausophyidae and Agalmatidae), one subfamily (Diphyinae) and two genera (*Chuniphyes*, *Clausophyes*). Abylidae and Diphyinae were the most common in the water column, even though Diphyinae presented the highest abundances (0.520 ind. m⁻³, see Table 3). Specimens belonging to the Claushophyidae family were not numerically relevant, yet their presence was of paramount importance as this constitutes the first record of the family in our study zone.

Ctenophores were only present in site A2 between 1000-2000 m (0.001 ind. m⁻³) and 2000-3000 m (0.003 ind. m⁻³) with low abundances compared to all other groups. They showed similar trends at site A4, where they appeared between 2000-3000 m with abundances of 0.005 ind. m⁻³, slightly higher than the value found at site A2. The ctenophores in the samples belonged

to the orders Cydippida and Beroida, the latter represented by the genus *Beroe* which appeared in both stations.

Table 3. Abundances of all groups of gelatinous zooplankton (ind. per 1000 m⁻³) recorded at each depth-strata from sites A2 and A4, over the Atacama Trench. Asterisk indicates the first record in the Humboldt Current System.

Site/strata	Site A2					Site A4			
	0-1000 m	1000-2000 m	2000-3000 m	3000-4000 m	4000-5000 m	0-1000 m	1000-2000 m	2000-3000 m	3000-4000 m
Chaetognaths									
<i>Eukrohnia</i> sp.	7	49	41	0	1	27	95	14	2
<i>Heterokrohnia</i> sp.	0	0	0	3	0	0	0	0	0
<i>Krohnitta</i> sp.	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Sagitta</i> sp.	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Others (1)	1	6	38	5	1	0	29	75	5
TOTAL	7.61	55.21	79.02	8.01	2.69	27.37	123.81	89.52	7.02
Doliolids									
<i>Doliolletta</i> sp.	0	133	208	16	0	0	338	490	7
<i>Doliolina</i> sp.	0	6	50	3	1	0	267	240	0
<i>Doliolum</i> sp.	1	0	0	0	11	0	0	5	0
TOTAL	1.38	138.43	257.54	18.69	12.11	0.00	604.76	734.98	7.02
Siphonophores									
Diphyinae	1	0	12	3	3	27	0	0	0
Abylidae	17	0	3	0	7	520	0	14	0
Clausophyidae (others)*	0	3	0	3	0	0	0	0	0
Agalmatidae	0	0	26	0	0	0	0	0	0
<i>Chuniphyes</i> sp. *	0	0	0	5	2	0	0	0	0
<i>Clausophyes</i> sp. *	0	0	0	5	1	0	0	0	0
Others (2)	0	0	0	3	0	0	0	5	0
TOTAL	18.68	3.30	40.97	18.69	12.78	547.36	0	18.85	0
Salps									
<i>Soestia</i> sp. (B)	5	0	32	11	3	0	0	0	0
<i>Soestia</i> sp. (O)	2	3	15	3	0	0	0	0	0
Others (3)	0	3	0	0	0	0	0	0	0
TOTAL	6.92	6.59	46.82	13.35	3.36	0	0	0	0
Hydromedusae									
Narcomedusae	0	0	0	3	0	0	0	0	0
Leptomedusae	0	1	0	0	0	0	5	0	2
Limnomedusae	1	0	0	0	0	0	0	0	0
TOTAL	0.69	0.82	0.00	2.67	0	0	4.76	0	1.76
Ctenophores									
Cydippida	0	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Beroe</i> sp.	0	1	0	0	0	0	0	5	0
TOTAL	0	0.82	2.93	0	0	0	0	4.71	0
Pteropods									
TOTAL	9	3	0	0	3	2107	0	0	0

Hydromeduses were found in most strata down to 4000 m in both stations. Their abundances increased with depth in site A4 (from 0.001 to 0.003 ind. m⁻³), while they decreased two-fold at depth (from 0.005 to 0.002 ind. m⁻³) in site A2. We identified three orders of hydromeduses: Narcomedusae, Leptomedusae and Limnomedusae. Among all, Leptomedusae was the most frequent with abundances up to 0.005 ind. m⁻³.

Pteropods were, in general, more important in the surface waters. Abundances in site A2 decreased from 0.009 ind. m⁻³ (0-1000 m) to 0.003 ind. m⁻³ (1000-2000 m and 4000-5000 m). In site A4 they only appeared between 0-1000 m. Surprisingly, pteropods showed much higher abundances in the surface waters from this latter station (2.107 ind. m⁻³), which were also higher than those of any other gelatinous group. Unfortunately, given that the shell of these organisms is degraded when preserved in formaldehyde, we could not achieve a more precise identification.

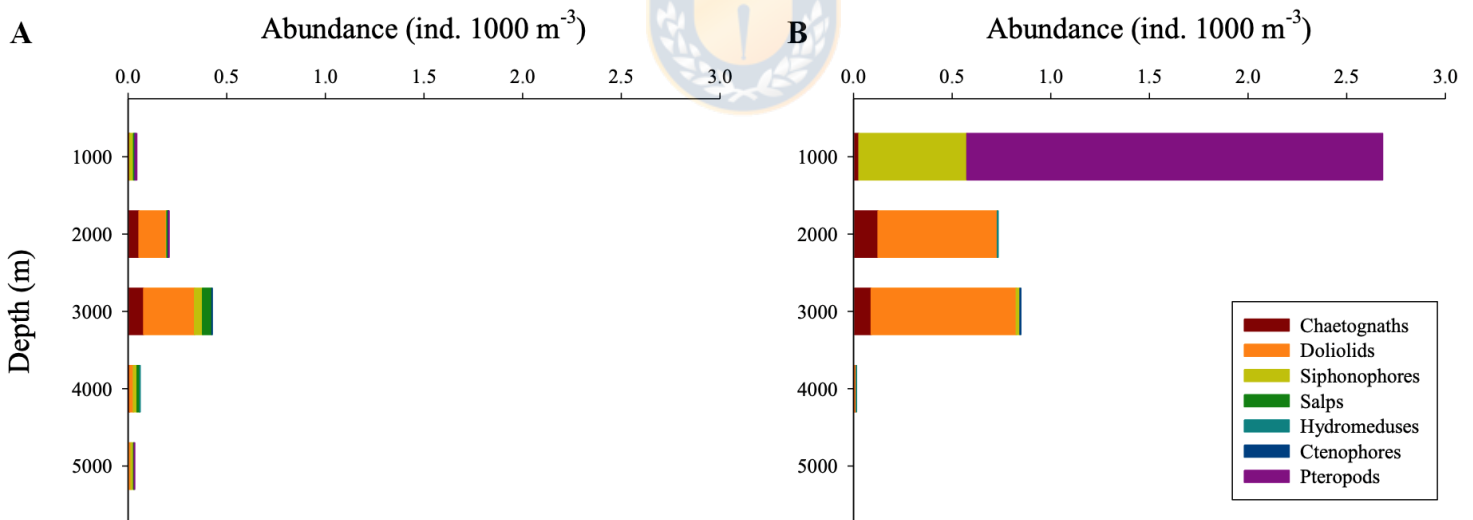


Figure 6. Gelatinous groups abundances (ind. per 1000 m⁻³) recorded at each depth-strata of (A) site A2 and (B) site A4, in the water column over the Atacama Trench.

The heatmap correlation based on the Spearman's coefficient (Fig. 7) showed a close resemblance in the distribution between the siphonophore families Abylidae and Diphyndae and pteropods, as they all appeared exclusively in surface waters. On the contrary, these groups were negatively correlated with most tunicates and chaetognaths. The distribution of these latter groups (tunicates and chaetognaths) was positively correlated overall, but this strongly depended on their specific taxa (Fig. 7). For instance, *Eukrohnia* sp. followed a similar pattern than that shown by *Sagitta* sp. and other chaetognaths, but opposite to that of *Heterokrohnia* sp. and *Krohnita* sp. Similarly, *Eukrohnia* sp. was highly correlated with doliolids belonging to *Dolioletta* sp. and *Doliolina* sp., but negatively correlated with *Doliolum* sp. This indeed demonstrates a consistent intragroup heterogeneity both in chaetognaths and doliolids. A good example was indeed *Doliolum* sp., which showed a significantly different distribution than their doliolids counterparts *Dolioletta* sp. and *Doliolina* sp., both closely related in the water column to salps represented by *Soestia* sp.

3.3 Vertical distribution and environmental effects

According to a cluster analysis based on the Bray-Curtis similarity index, the samples of both stations were all grouped with a high dissimilarity (near 20%, Supplementary Fig. 1). Therefore, based on the Simprof test, all samples were considered in the same biological matrix (Bio) for all other analyses, regardless of the depth or station. The similarity analysis (ANOSIM) showed that there were no significant differences in the gelatinous abundances, neither between depth-strata (ANOSIM: p-value > 0.05; global R = 0.438) nor between stations (ANOSIM: p-value > 0.05; global R = 0.194). The high significance between samples (at a level of 0.05) may be the result of the low number of stations and wide depth-strata that we used in this study.

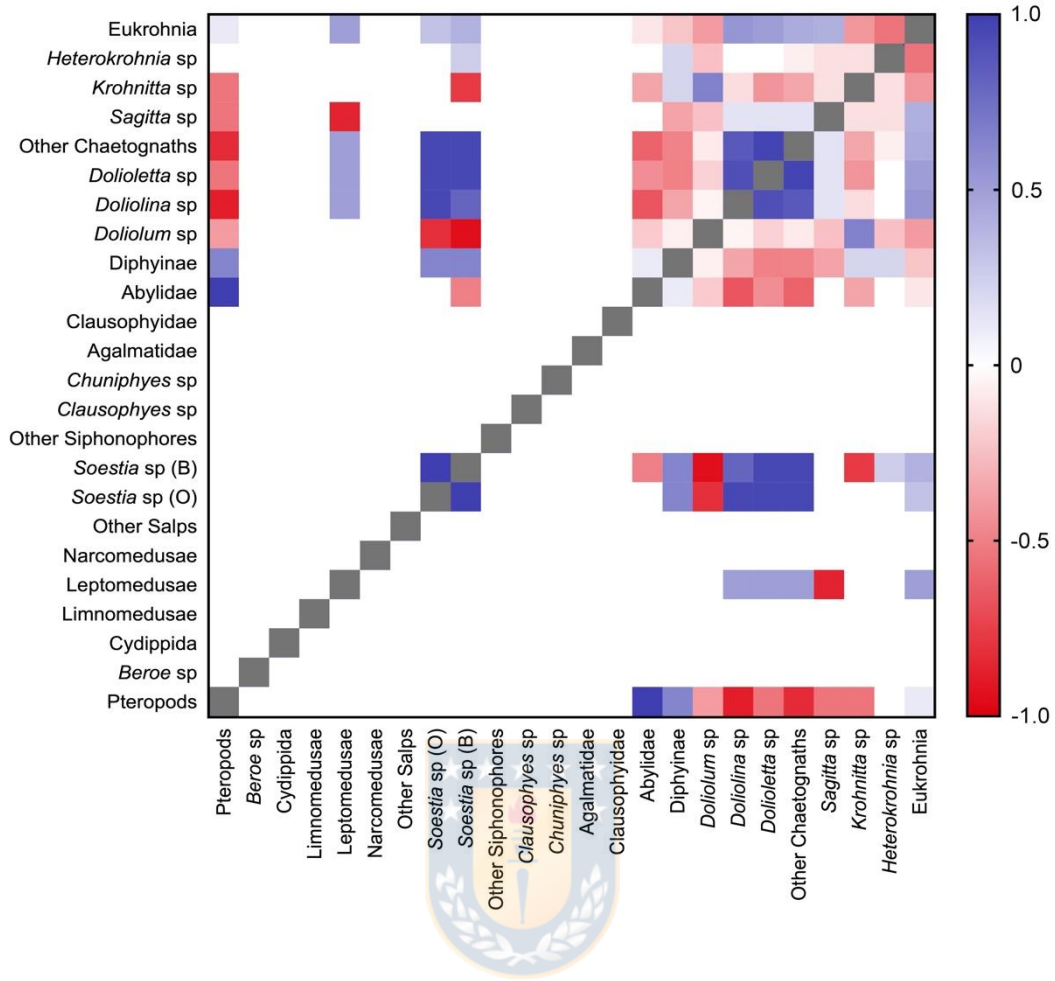


Figure 7. Correlation heatmap constructed using the non-parametric Spearman's rank correlation coefficient. Blue: positive correlation; red: negative correlation. Pale or white: correlation coefficient close to zero. Shading indicates strength of correlation.

We then used the SIMPER analysis to explore the relative dominance of each gelatinous group within the different depth layers (Supplementary Table 2). According to this statistical test, siphonophores (mainly represented by individuals of Abylidae and Diphyinae families) contributed about 48.2% to the total abundance of gelatinous zooplankton in the surface layer (0-1000 m), followed by the pteropods (26.7%). Then, the community structure changed, as it

was mainly dominated by doliolids in deep waters below 1000 m. *Dolioletta* and *Doliolina* genus made up 49.0% of the total gelatinous between 1000-2000 m, a value that increased in the 2000-3000 and 3000-4000 m depth-strata (53.0% and 51.8%, respectively). Chaetognaths did not dominate in any depth-strata, but still they were important in most of them (contributing between 25.0-48.2% to total abundances).

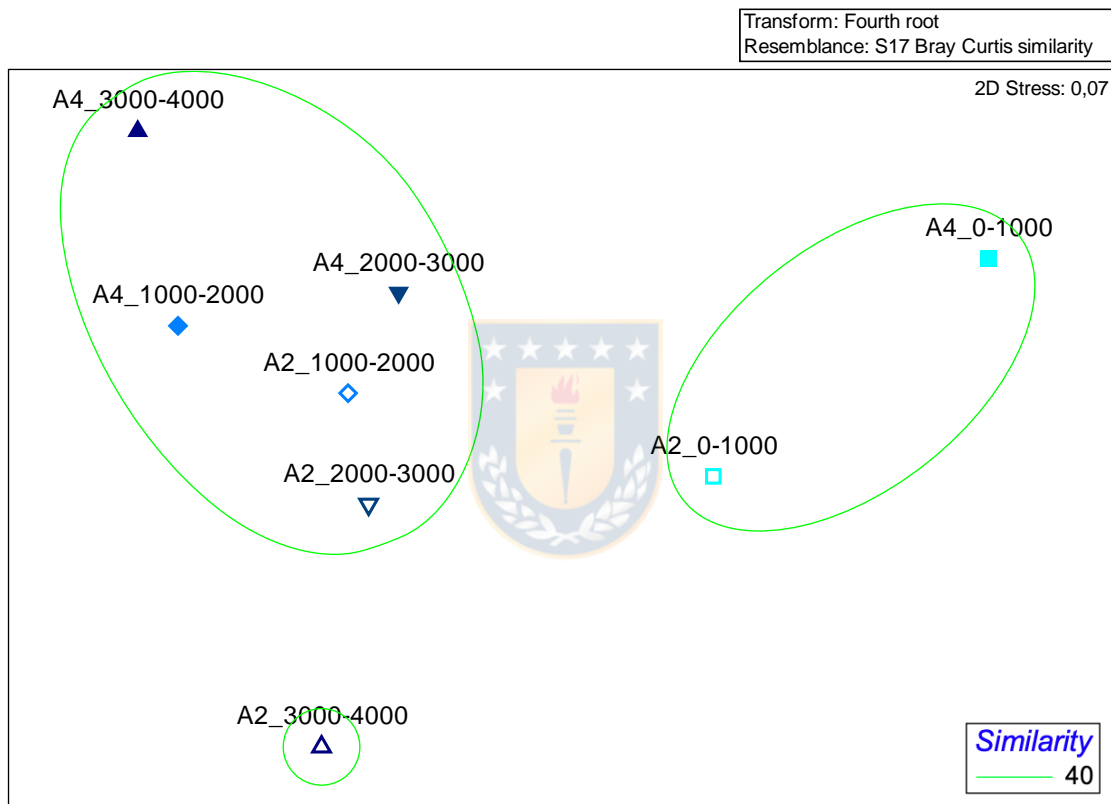


Figure 8. Spatial differences of composition and abundance of the taxa among strata according to the non-metric Multidimensional Scaling Ordination (NMDS) analysis. Data were pretreated using a transformation to fourth root, and a resemblance of Bray-Curtis similarity. Note that the deepest strata (4000-5000 m) at site A2 was not considered for the comparison.

Table 4. DISTLM analysis. Abundance variance explained by the environmental variables in the studied stations (Bio: whole biological matrix). The marginal tests showed the relative contribution of each variable tested individually: SS denotes the total sum of squares of the complete multivariate data, the Pseudo-F value indicates the probability of a relationship between the abundances and the physical variable as a predictor, P is the p-value, and the % explained is the proportion of the variation explained by each variable. Abbreviations of the physical variables are as follows: Temperature (T), Oxygen (Ox), Pressure (P) and Salinity (Sal).

	Variable	SS (trace)	Pseudo-F	P	% explained
Bio	T	4344.6	2.41	0.04	25.64%
	Ox	3075.7	1.55	0.16	18.15%
	P	2240.9	1.07	0.35	13.22%
	Sal	1562.5	0.71	0.67	9.22%

Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) showed similar patterns in the composition and abundance of the taxa between strata of both stations, with a minimum of stress of 0.07. The surface waters were grouped separately from most of the deep strata, indicating differences in the community composition (see Fig. 8). This also indicated that the spatial variability in the vertical domain was more important than the variability between stations.

Applying the DISTLM analysis we investigated the effect of the key physical drivers on the composition and abundance of all gelatinous throughout the water column (Table 4). Among all, the temperature was the only variable significantly correlated with the vertical distribution of these organisms, explaining 25.64% of the total variability in the water column. A more detailed information on the relationship between individual environmental variables and each specific gelatinous taxa were provided by the BEST analysis (Table 5). Again, the temperature was the most important environmental variable, as it was correlated with the distribution of most

gelatinous groups, excluding chaetognaths. Hydrostatic pressure was the most correlated variable with the chaetognaths distribution. Salinity and oxygen, however, did not show a correlation with any group, and so its effects was negligible in the community distribution.

Table 5. BEST analysis, present correlations and the variables that explain best the abundances for the whole biological matrix (Bio) and each gelatinous group. Abbreviations of variables are as follows: Oxygen (Ox), Temperature (T), Pressure (P) and Salinity (Sal).

Groups	Correlation (Spearman)	Best model (Variable)
Chaetognaths	0.676	P
Doliolids	0.605	T, P
Siphonophores	0.077	T
Salps	0.277	T
Hydromeduses	0.363	T
Ctenophores	0.135	T
Pteropods	0.044	T

4. Discussion

Gelatinous zooplankton are an important component of plankton communities. They are not only widely distributed in the world oceans, but they have unique energetic efficiencies that confers them a major role in the ocean carbon cycle (Luo et al., 2020). However, despite the ecological significance of these organisms in all marine ecosystems, their taxonomic composition and distribution patterns in the water column of the southeast Pacific have received little attention, especially when it comes into ultra-deep waters. Here we characterize the gelatinous zooplankton community at various depth-strata from the surface to 5000 m in two stations located over the Atacama Trench. Overall, we found a great diversity of gelatinous

organisms throughout the water column, with a stark contrast between the surface layer and waters below 1000 m. Siphonophores and pteropods dominated the gelatinous community in the surface waters, a scenario that changed drastically below the mesopelagic, where chaetognaths, salps and, in particular, doliolids became more important. We further present new records of siphonophores which, to our knowledge, have never been documented in the southeast Pacific.

4.1 Gelatinous zooplankton in the southeast Pacific

The Peru-Chile coastal current off northern Chile is characterized by a wind-driven upwelling of deep-cold waters, rich in nutrients, into the surface sunlit layer. Both nutrient enrichment and light availability together sustain a high primary production all year round (Escribano & Morales, 2004; Piñones *et al.*, 2007). These highly productive waters usually result in short food webs that favor the efficient transfer of energy and organic matter to upper trophic levels (Escribano & Morales, 2004) and an increased carbon export to the ocean interior (Stewart & Jamieson, 2018). According to the enhanced primary production it may be expected higher abundances of gelatinous zooplankton in this upwelling ecosystem than in other, more oligotrophic, environments. For example, previous studies in the oceanic area of the Humboldt Current off the coast of Mejillones (23 °S) already observed relatively high abundances of ctenophores, siphonophores and hydromedusae of about 0.15 ind m⁻³, 0.22 ind m⁻³ and 0.26 ind m⁻³ respectively, in the upper 250 m of the water column (Pávez *et al.*, 2006; Pávez *et al.*, 2010). These numbers are indeed an order of magnitude higher than those presented by Robison *et al.* (1998) and Silguero & Robinson (2000) for siphonophores collected in a comparable depth-strata from the similar eastern boundary upwelling ecosystem of Monterey Bay (0.01 ind m⁻³),

and are also higher than those found in the surface waters from other, less productive, marine ecosystems (e.g., Batistic et al., 2007; Luskow et al., 2019). Here we found highly variable numbers between the two stations, with siphonophores and pteropods dominating the upper layer in a range of values (0.02-0.55 ind m⁻³ and 0.01-2.11 ind m⁻³, respectively -see Table 3-) that encompasses those reported by Pávez et al. (2010) for these same organisms. The abundances of all other gelatinous groups, however, were significantly lower compared to previous reports in the region, most likely because of the wider (0-1000 m) depth-strata that we considered. Nevertheless, there was a great variability in the numbers between the two stations despite both presented similar oceanographic conditions. This was particularly evident in the case of pteropods, which presented unusually high abundances at site A2 of up to 2.11 ind. m⁻³. This patchiness distribution typically found in some gelatinous groups could be explained by favorable oceanographic conditions which may promote a rapid growth of pteropods, most likely at a more coastal region, that were later transported towards the open ocean through mesoscale processes. According to Escribano and Hidalgo (2000), about 30% of planktonic organisms may indeed be advected to open ocean waters in the region. This would also explain the discrepancy in the NPP between the two stations, which was 2-fold higher also at Site A2.

Multivariate regression analyses used to evaluate the influence of environmental variables on the gelatinous distribution throughout the water column showed that most of the groups were primarily associated with temperature, and most likely with the co-variable POC concentration. The hydrostatic pressure, in turn, did not show important effects on any gelatinous group, even though it increases linearly with water depth. In this sense, Childress and Thuesen (1993) indicated that many gelatinous species may be relatively insensitive to pressure due to their soft

bodies, which facilitate pressure compensation. These results concur with similar environmental analyses performed by Luo et al. (2014), although according to these authors siphonophores would be closely related to dissolved oxygen. Unfortunately, the correlation with oxygen in our study may be obscured due to the width of the surface layer that we considered. Nevertheless, the gelatinous zooplankton presents a reduced mobility and lower specific metabolic rates per unit biomass (Schneider, 1992) compared to crustacean zooplankton, which would allow these organisms to require less oxygen for maintenance. Therefore, it may be expected a minor effect of low oxygen availability on their performance. In any case, hypoxic environments may exert different selective pressures depending on the gelatinous group (Decker et al., 2004; Grove and Breitburg, 2005). Ctenophores, for instance, have been found to survive better in bottom cold waters with oxygen levels between 1.9-5.6 mL L⁻¹ than in surface layers where dissolved oxygen drops to below 1.9 mL L⁻¹ (Keister et al., 2000; Breiburg et al., 2003). This could partially explain the distribution patterns of ctenophores and doliolids that we observed (Table 3), as they only appeared in the more oxygenated deeper cold layers (Fig. 4A). On the contrary, other gelatinous zooplankton such as medusae can switch between aerobic and anaerobic metabolism depending on the dissolved oxygen concentrations (Grove and Breitburg, 2005), which implies an advantage over other groups to face low oxygen conditions. Their ability to cope with hypoxia also allows them to cross the OMZ limits and perform vertical migrations in order to prey in surface waters at night, while avoiding predation at greater depths during the day. In fact, the OMZ may be an important refugee for gelatinous species with hypoxia tolerance, as these waters of low oxygen are usually avoided by vertebrate predators with high respiratory demands (Decker et al., 2004).

4.2 Community structure of gelatinous zooplankton in ultra-deep waters

Most studies on gelatinous zooplankton have focused on quantifying their abundances in the surface ocean, but few efforts have hitherto been done to understand their distribution below the bathypelagic. This is particularly true when it comes into the small gelatinous despite their ubiquity and great abundances in upwelling regions (Pávez et al., 2010), where most researches in the deep ocean have only considered the crustacean zooplankton. The fragility of these, mostly transparent, gelatinous organisms hinders their collection through conventional methods; traditional net samplings are known to disrupt to some extent most gelatinous zooplankton, while the more sophisticated *in situ* approaches (e.g. towed camera systems, remotely operated vehicles –ROV–, etc.) are not always available and, in addition, they lack enough resolution to provide detailed information at the genus or species level. Here we used a net specifically designed for deep-water samplings that preserved the integrity of gelatinous organisms given that its recovery was done at exceptionally low speeds. For the first time, we collected gelatinous zooplankton from 5000 m in the southeast Pacific and studied the community in these ultra-deep waters. Our results showed a shift in the community structure at great depths (>1000 m) which were dominated by doliolids, chaetognaths and salps, in contrast to what was found in the overlaying surface ocean (Table 3 and Fig. 6). Although siphonophores lost in importance at depth relative to other gelatinous groups, it was worthy to note that we found, for the first time in the southeast Pacific, individuals belonging to the Clausophyidae family; these organisms were classified in two different genera (*Chuniphyes* and *Clausophyes*), both widely described in other marine environments (e.g., Alvarino, 1971; Mapstone, 2014). Here, they appeared, in all cases, below 1000 m depth, showing a distribution pattern comparable to that reported for

Clausophyes sp. by Grossmann and Lindsay (2017). Particularly interesting was also the case of doliolids, which were the most important group at depth with surprisingly high abundances despite being known to be strict herbivores and detritivores (Alldredge and Madin, 1982). This suggests an effective and rapid transport of fresh sinking particles, rich in energy, from the surface ocean to deep waters in our study region that may be enough to sustain a non-negligible number of gelatinous zooplankton. The presence of tunicates at depth may further enhance this carbon flux to the ocean interior, given that these organisms are acknowledged to produce carcasses and to efficiently package nanoplankton into rapidly sinking fecal pellets (Gorsky et al., 1991).

Even though doliolids mostly occur in neritic regions and shelf break waters (Adam & Ishak, 2018), they have also been reported in deeper layers from other upwelling environments (e.g., Robison et al., 2005; Robison et al., 2010). By using *in situ* approaches (i.e., ROVs), these latter studies observed abundances of doliolids of about 0.005 ind m⁻³ in deep waters between 1000-2000 m over the Monterey submarine canyon, which is far below compared to our findings in the same depth-strata (with doliolids ranging between 0.14-0.60 ind m⁻³). In both cases, the dominant genus was *Dolioletta* (Table 3). The difference in the abundances went even further below 2000 m, where no doliolids were found by Robison et al. (2010); instead, the concentration of these organisms peaked between 2000-3000 m in both stations of our study (reaching a maximum of 0.74 ind m⁻³ in site A2) to then decrease drastically below 3000 m depth. Nevertheless, doliolids were still present down to 5000 m depth (Fig. 6). Pelagic tunicates, in general, and doliolids, in particular, belong to a filter feeders group characterized by high filtering rates of up to 10 mL s⁻¹ (Sutherland and Madin, 2010) and they can feed on a

wide range of particle sizes, from prokaryotes smaller than 1 μm to big diatoms (Alldregde and Madin, 1982). Their efficiency in capturing particles confers them an ecological advantage over other gelatinous groups, thus allowing them to survive in hostile environments where food is scarce. Doliolids are indeed able to live in waters with particulate matter concentrations as low as $7 \mu\text{g C L}^{-1}$ (Gibson and Paffenhöfer, 2002), a value similar to what we found at 5000 m (from 6.7 to $10.6 \mu\text{g L}^{-1}$ in site A4 and A2, respectively –see Fig. 5–). To understand the water column distribution of doliolids, it also needs to be considered their reproduction patterns (they are known to reach deep waters in order to reproduce) and complex life cycle (Franco et al., 2017). This includes different morphological stages (Deibel and Lowen, 2012), as they switch from asexual (including young oozoids and the so-called nurses) to sexual (gonozooid stage) reproduction. In contrast to the chain-forming gonozooids, oozoids and nurses are solitary individuals that produce phorozoids. Here, the high abundances found at depth were mainly represented by nurses, especially in those samples collected from 2000-3000 m depth, which are known to have higher assimilation efficiencies at lower food abundances than oozoids (Gibson and Paffenhöfer, 2002). This suggests that the asexual reproduction may be an advantageous strategy at great depths, resulting in fewer but more successful progeny that do not completely deplete the few particles sinking down throughout the water column. In fact, increasing evidence indicates that the carbon exported from the overlying surface ocean in the Chile-Peru current system is enough to satisfy most of the zooplankton metabolic requirements below the bathypelagic (Fernández-Urruzola et al., submitted). In any case, other, less common, feeding strategies have also been described in doliolids living in midwaters (Robison et al., 2005). Analyzing the stomach contents of doliolids, these latter authors found that some of them

contained not only the typical fecal pellets, detritus and protist, but also eyes, legs, antennae and carapace pieces of crustacean zooplankton. Whether this uncommon strategy is also applied by those individuals found in ultra-deep waters of our study region is still unknown, so more research should be done either through direct visualization of their stomachs or stable isotope approaches to test if these organisms living in ultra-deep waters over the Atacama trench feed a similar diet compared to their surface counterparts by filtering the particles exported from the surface, or have alternative feeding mechanisms by actively preying on resident biota.

5. Conclusions

This work constitutes the first study on the taxonomic composition and distribution patterns of the gelatinous zooplankton down to ultra-deep waters from the southeast Pacific, serving as a base information for future studies in the region. Our results show a clear shift in the community structure below 1000 m depth, with doliolids dominating the gelatinous zooplankton in the deep waters. Among all, the temperature together with the food resources availability were the most important abiotic variables in explaining the community distribution throughout the water column. The relatively high abundances of doliolids reported in the deep waters indicated (1) a high efficiency of these organisms in trapping either the suspended or the few sinking particles available at depth, and (2) an effective transport of particulate material from the surface ocean. We encourage further research combining stomachal analyses and stable isotope approaches to better understand the feeding mechanisms applied by these organisms to survive in this hostile, ultra-deep environment.

Acknowledgements

Funding was provided by the Millennium Institute of Oceanography (IMO) Grant ICN12_019. BFZ was additionally supported by ANID Scholarship for National Master and a Fondecyt Project 119-1343. IFU research was supported by a Postdoctoral Fondecyt No. 3180352. SONNE Cruise was funded by HADES-ERC, grant agreement number 669947 awarded to R. N. Glud. The authors thank Dr. J Medellin for her valuable insights on statistical analyses, as well as C Larson and Drs. M Nogueira and A Pierrot for their collaboration in the identification of some gelatinous organisms. We are also grateful to the captain, the crew of the R/V SONNE and particularly to Daniel Toledo for carrying out the field samplings.

Author contributions

BFZ, IFU and PH contributed conception and design of the study; RE, IFU and BFZ collected samples during field samplings, analyzed the samples and processed oceanographic data. BFZ and IFU wrote the manuscript with contributions from PH and RE. All coauthors read and approved the submitted version.

Conflict of interest statement

The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

References

Alvarino, A. (1971). Siphonophores of the Pacific with a review of the world distribution. *Bulletin of Scripps Institution of Oceanography*, 6 (1971), pp. 1-432.
<https://escholarship.org/uc/item/6zm3c9zb>

- Allredge, A. & Madin, L. (1982). Pelagic tunicates: unique herbivores in the marine plankton. *Bioscience*, 32(8), 655-663. <https://doi.org/10.2307/1308815>
- Adam, N. & Ishak, N. (2018). Taxonomic revision of the family Doliolidae Bronn, 1862 (Chordata, Tunicata, Thaliacea, Doliolida) from east coast of Peninsular Malaysia), with an updated worldwide distribution. *Journal of Sustainability Science and Management*, 13 (5).
- Behrenfeld, M. J., & Falkowski, P. G. (1997). Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnology and oceanography*, 42(1), 1-20. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.1.0001>
- Boltovskoy, D. 1999. South Atlantic Zooplankton. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherland.
- Breitburg, D. Adamack, A. Rose, K. Kolesar, S. Decker, M. Purcell, J. Keister, J. Cowan, J. (2003). The pattern and influence of low dissolved oxygen in the Patuxent River, a seasonally hypoxic estuary. *Estuaries*, 26:280-297. <https://doi.org/10.1007/BF02695967>
- Batistić, M., Jasprica, N., Carić, M., & Lučić, D. (2007). Annual cycle of the gelatinous invertebrate zooplankton of the eastern South Adriatic coast (NE Mediterranean). *Journal of Plankton Research*, 29(8), 671–686. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbm048>
- Blankenship, L. & Levin, L. (2009). Living Deep: a synopsis of hadal trench ecology. *Marine Technology Society Journal*, 43 (5): 137-143. <https://doi.org/10.4031/MTSJ.43.5.23>
- Childress, J. J., & Thuesen, E. V. (1993). Effects of hydrostatic pressure on metabolic rates of six species of deep-sea gelatinous zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 38(3), 665–670. <https://doi.org/10.4319/lo.1993.38.3.0665>

- Childress, J. (1995). Are there physiological and biochemical adaptations of metabolism in deep-sea animals?. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(1), 30–36. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88957-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88957-0)
- Clarke, K. & Gorley, R. (2006). Primer. *PRIMER-e, Plymouth*.
- Daneri, G. Dellarossa, V. Quiñones, R. Jacob, B. Montero, P. & Ulloa, O. (2000). Primary production and community respiration in the Humboldt Current System off Chile and associated oceanic areas. *Marine Ecology Progress Series*, 197, 41-49. <https://doi.org/10.3354/meps197041>
- Decker, M. B., Breitburg, D. L., & Purcell, J. E. (2004). Effects of low dissolved oxygen on zooplankton predation by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Marine Ecology Progress Series*, 280(Diaz 2001), 163–172. <https://doi.org/10.3354/meps280163>
- Deibel, D. & Lowen, B. (2012). A review of the life cycles and life-history adaptations of pelagic tunicates to environmental conditions. *ICES Journal of Marine Science*, 69 (3), 358-369. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr159>
- Donoso, K., & Escribano, R. (2014). Mass-specific respiration of mesozooplankton and its role in the maintenance of an oxygen-deficient ecological barrier (BEDOX) in the upwelling zone off Chile upon presence of a shallow oxygen minimum zone. *Journal of Marine Systems*, 129, 166-177. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.05.011>
- Escribano, R. & Hidalgo, P. (2000). Spatial distribution of copepods in the north of the Humboldt Current region off Chile during coastal upwelling. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80(2): 283-290. <https://doi.org/10.1017/S002531549900185X>

- Escribano, R. & Morales, C. (2004). In Werlinger, C. (Ed.): Sistemas de surgencia costera. *Biología Marina y Oceanografía: Conceptos y Procesos*, Vol. II. Trama Impresores S.A., Chile. pp. 475-487.
- Escribano, R., Fernández, M., & Aranís, A. (2003). Physical-chemical processes and patterns of diversity of the Chilean eastern boundary pelagic and benthic marine ecosystems: an overview. *Gayana*, 67 (2), 190-205. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-65382003000200008>
- Fujii, T. Kilgallen, N. Rowden, A. & Jamieson, A. (2013). Deep-sea amphipod community structure across abyssal to hadal depths in the Peru-Chile and Kermadec trenches. *Marine Ecology Progress Series*, 492: 125-138. <https://doi.org/10.3354/meps10489>
- Franco, P. Dahms, H. Lo, W. & Hwang, J. (2017). Pelagic tunicates in the China Seas. *Journal of Natural History*, 51(15-16), 917-936. <https://doi.org/10.1080/00222933.2017.1293180>
- Fernández-Urruzola, I., Ulloa, O., Glud, R.N., Pinkerton, M.H., Schneider, W., Wenzhöfer, F. & Escribano, R. Plankton respiration in the Atacama Trench region: Implications for particulate organic carbon flux into the hadal realm. Submitted to *Limnology and Oceanography*.
- Gorsky, G., Da Silva, N. L., Dallot, S., Laval, P., Braconnot, J. C., & Prieur, L. (1991). Midwater tunicates: are they related to the permanent front of the Ligurian Sea (NW Mediterranean)?. *Marine Ecology Progress Series*, 195-204. <https://doi.org/10.3354/meps075195>
- Gundersen, K., Orcutt, K. M., Purdie, D. A., Michaels, A. F., & Knap, A. H. (2001). Particulate organic carbon mass distribution at the Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS)

- site. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 48(8-9), 1697-1718.
[https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(00\)00156-9](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(00)00156-9)
- Gibson, D. & Paffenhöfer, G. (2002). Asexual reproduction of the doliolid, *Dolioletta gegenbauri* Uljanin (Tunicata, Thaliacea). *Journal of Plankton Research*, 24 (7), 703–712.
<https://doi.org/10.1093/plankt/24.7.703>
- Grove, M., & Breitburg, D. L. (2005). Growth and reproduction of gelatinous zooplankton exposed to low dissolved oxygen. *Marine Ecology Progress Series*, 301(October 2005), 185–198. <https://doi.org/10.3354/meps301185>
- Gamero-Mora, E. Ceballos-Corona, G. Gasca, R. & Morales-Blake, A. 2015. Análisis de la comunidad del zooplancton gelatinoso (Hydrozoa, Ctenophora, Thaliacea) en el Pacífico central mexicano, abril-mayo 2011. *Revista de biología marina y oceanografía*, 50 (1): 111-124. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572015000100009>.
- Grossmann, M. M., & Lindsay, D. J. (2017). A new species of clausophyid calycophoran siphonophore (Cnidaria: Hydrozoa), *Kephyes hiulcus* sp. nov., widely distributed throughout the world's oceans. *Zootaxa*, 4250(1), 43-54. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4250.1.3>
- Guerrero, E., Gili, J. M., Grinyó, J., Raya, V., & Sabatés, A. (2018). Long-term changes in the planktonic cnidarian community in a mesoscale area of the NW Mediterranean. *PloS one*, 13(5), e0196431. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196431>
- Hernández, J. & Guerra, Á. 2014. La vida en las grandes profundidades. *Dendra médica. Revista de humanidades*, 13 (1): 34-48.
- Kramp, P. 1968. The hydromedusae of the Pacific and Indian Oceans. Sect. II and III. *Dana-Rep.*, 72: 1-200.

- Keister, J. Houde, E. Breitbart, D. (2000). Effects of bottom- layer hypoxia on abundances and depth distributions of organisms in Patuxent River, Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 205:43–59. <https://doi.org/10.3354/meps205043>
- Llanillo, P. Pelegrí, J. Duarte, C. Emelianov, M. Gasser, M. Gourrion, J. & Rodríguez-Santana, A. 2012. Meridional and zonal changes in water properties along the continental slope off central and northern Chile. *Ciencias Marinas*, 38 (1B): 307-332. <http://dx.doi.org/10.7773/cm.v38i1B.1814>
- Luo, J., Grassian, B., Tang, D., Irisson, J., Greer, A., Guigand, C., ... Cowen, R. (2014). Environmental drivers of the fine-scale distribution of a gelatinous zooplankton community across a mesoscale front. *Marine Ecology Progress Series*, 510, 129–149. <https://doi.org/10.3354/meps10908>
- Leduc, D., Rowden, A. A., Glud, R. N., Wenzhöfer, F., Kitazato, H., & Clark, M. R. (2016). Comparison between infaunal communities of the deep floor and edge of the Tonga Trench: possible effects of differences in organic matter supply. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 116, 264-275. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2015.11.003>
- Lebrato, M., Pahlow, M., Frost, J. R., Küter, M., de Jesus Mendes, P., Molinero, J. C., & Ochlies, A. (2019). Sinking of gelatinous zooplankton biomass increases deep carbon transfer efficiency globally. *Global Biogeochemical Cycles*, 33(12), 1764-1783. <https://doi.org/10.1029/2019GB006265>
- Lüskow, F., Neitzel, P., Miller, M. J., Marohn, L., Wysujack, K., Freese, M., ... Hanel, R. (2019). Distribution and abundance of net-captured calycophoran siphonophores and other

- gelatinous zooplankton in the Sargasso Sea European eel spawning area. *Marine Biodiversity*, 49 (5), 2333–2349. <https://doi.org/10.1007/s12526-019-00971-x>
- Luo, J. Condon, R. Stock, C. Duarte, C. Lucas, C. Pitt, K. & Cowen, R. (2020). Gelatinous Zooplankton-Mediated Carbon Flows in the Global Oceans: A Data-Driven Modeling Study. *Global Biogeochemical Cycles*, 34 (9), e2020GB006704. <https://doi.org/10.1029/2020GB006704>
- Mills, C. & Haddock, S. 2007. Ctenophores. In Carlton, J.T. (Ed.): *Light and Smith's Manual: Intertidal Invertebrates of the Central California Coast*. Fourth Edition. University of California Press, Berkeley, pp. 189-199. <https://doi.org/10.1525/9780520930438-015>
- Mapstone, G. M. (2014). Global diversity and review of Siphonophorae (Cnidaria: Hydrozoa). *PLoS One*, 9(2), e87737. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087737>
- Pagès, F. González, H. Ramón, M., Sobarzo, M., & Gili, J. (2001). Gelatinous zooplankton assemblages associated with water masses in the Humboldt Current System, and potential predatory impact by *Bassia bassensis* (Siphonophora: Calycophorae). *Marine Ecology Progress Series*, 210 (Sernapesca 1998), 13–24. <https://doi.org/10.3354/meps210013>
- Pierrot-Bults, A. & Chidgey, K. 1988. Chaetognatha. In: Kermack, D. & Barner, R. eds. Synopsis of the British Fauna (New Series). *Linn. Soc. London*, Leiden, n° 39, pp. 1-66. <https://doi.org/10.1002/iroh.19810660505>
- Palma, S., & Apablaza, P. (2004). Abundancia estacional y distribución vertical del zooplancton gelatinoso carnívoro en una área de surgencia en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt. *Investigaciones marinas*, 32 (1), 49-70. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-71782004000100005>

- Pavez, M. A., Castro, L. R., & González, H. E. (2006). Across-shelf predatory effect of *Pleurobrachia bachei* (Ctenophora) on the small-copepod community in the coastal upwelling zone off northern Chile (23° S). *Journal of Plankton Research*, 28(2), 115–129. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi105>
- Piñones, A. Castilla, J. Guíñez, R. & Largier, J. 2007. Temperaturas superficiales en sitios cercanos a la costa en la Bahía de Antofagasta (Chile) y centros de surgencia adyacentes. *Ciencias marinas*, 33 (1): 37-48. <http://dx.doi.org/10.7773/cm.v33i1.1226>
- Pavez, Marcelo A., Landaeta, M. F., Castro, L. R., & Schneider, W. (2010). Distribution of carnivorous gelatinous zooplankton in the upwelling zone off central Chile (austral spring 2001). *Journal of Plankton Research*, 32(7), 1051–1065. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq029>
- Robison, B. Reisenbichler, K. Sherlock, R. Silguero, J. & Chavez, F. (1998). Seasonal abundance of the siphonophore, *Nanomia bijuga*, in Monterey Bay. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 45 (8–9), 1741–1751. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(98\)80015-5](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(98)80015-5)
- Raskoff, K. Sommer, F. Hamner, W. & Cross, K. 2003. Collection and culture techniques for gelatinous zooplankton. *The Biological Bulletin*, 204 (1): 68-80. <https://doi.org/10.2307/1543497>
- Robison, B. Raskoff, K. & Sherlock, R. (2005). Adaptations for living deep: A new bathypelagic doliolid, from the eastern North Pacific. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85 (3), 595–602. <https://doi.org/10.1017/S0025315405011525>

- Robison, B. & Sherlock, R. & Reisenbichler, K. (2010). The bathypelagic community of Monterey Canyon. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 57 (16), 1551–1556. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.02.021>
- Rogers, A. (2015). Environmental change in the deep ocean. *Annual Review of Environment and Resources*, 40: 1-38. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-102014-021415>
- Schneider, G. (1992). A comparison of carbon-specific respiration rates in gelatinous and non-gelatinous zooplankton: A search for general rules in zooplankton metabolism. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 46(4), 377–388. <https://doi.org/10.1007/BF02367205>
- Silguero, J. & Robison, B. (2000). Seasonal abundance and vertical distribution of mesopelagic calyophoran siphonophores in Monterey Bay, CA. *Journal of Plankton Research*, 22 (6), 1139–1153. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.6.1139>
- Schneider, W., Fuenzalida, R. & Garcés, J. 2004. In Werlinger, C. (Ed.): Corrientes Marinas y Masas de aguas. *Biología Marina y Oceanografía: Conceptos y procesos*, Vol. I. Trama Impresores S.A., Chile, pp. 177-194.
- Silva, N., Rojas, N. & Fedele, A. 2009. Water masses in the Humboldt Current System: Properties, distribution, and the nitrate deficit as a chemical water mass tracer for Equatorial Subsurface Water off Chile. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56 (16): 1004-1020. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.12.013>
- Sutherland, K. R., & Madin, L. P. (2010). A comparison of filtration rates among pelagic tunicates using kinematic measurements. *Marine Biology*, 157 (4), 755–764. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1359-y>

- Sweetman, A. Smith, C. Dale, T. & Jones, D. 2014. Rapid scavenging of jellyfish carcasses reveals the importance of gelatinous material to deep-sea food webs. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281 (1796). <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2210>
- Stewart, H. & Jamieson, A. 2018. Habitat heterogeneity of hadal trenches: Considerations and implications for future studies. *Progress in Oceanography*, 161: 47-65. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.01.007>
- Schauberger, C. Middelboe, M. Larsen, M. Peoples, M. Bartlett, D. Kirpekar, F. Rowden, A. Wenzhöfer, F. Thamdrup, B. and Glud, R. Spatial variability of prokaryotic and viral abundances in the Kermadec and Atacama trench regions. Submitted to *Limnology and Oceanography*.
- Totton, A. 1965. A synopsis of the Siphonophora. British Museum (Natural History), London. 232 pp.
- Tutasi, P. & Escribano, R. (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(2), 455-473. <https://doi.org/10.5194/bg-17-455-2020,%202020>
- Ulloa, O. Canfield, D. E. DeLong, E. F. Letelier, R. M. & Stewart, F. J. (2012). Microbial oceanography of anoxic oxygen minimum zones. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(40), 15996-16003. <https://doi.org/10.1073/pnas.1205009109>

Supplementary material

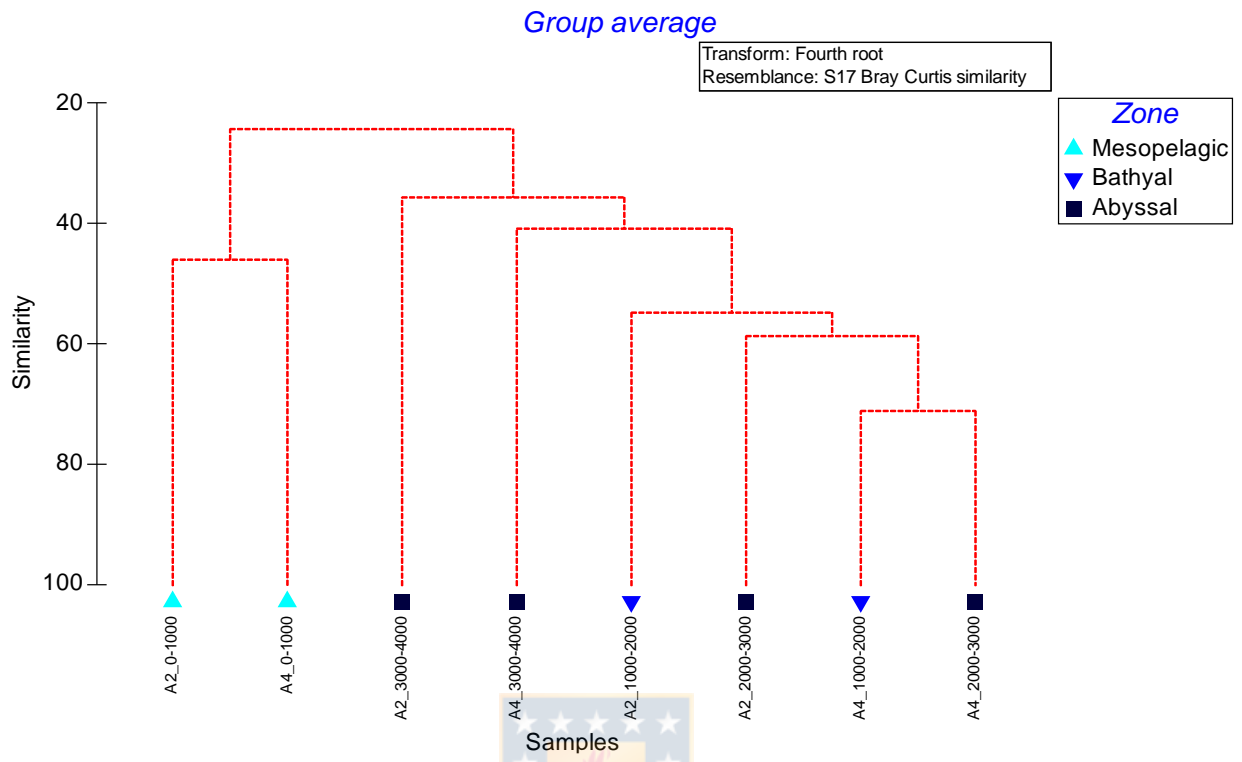
Supplementary Table 1. Draftsman plot (pairwise scatter plots) between environmental variables at the sampled sites. Variables correlation are show with values >0.97 .

	Ox	T	Sal	$\mu\text{g C L}^{-1}$
Ox				
T	-0.95272			
Sal	0.85989	-0.67302		
$\mu\text{g C L}^{-1}$	-0.9282	0.98448	-0.63258	



Supplementary Table 2. Gelatinous taxa and their contribution (%) to the similarity of assemblages for the simprof grouping through the SIMPER analysis.

0-1000 m		1000-2000 m		2000-3000 m		3000-4000 m	
Taxa	(%)	Taxa	(%)	Taxa	(%)	Taxa	(%)
Abylidae	31.48	<i>Dolioletta</i>	33.65	<i>Dolioletta</i>	31.16	<i>Dolioletta</i>	51.80
Pteropods	26.74	<i>Eukrohnia</i>	26.18	<i>Doliolina</i>	21.80	Others (1)	48.20
<i>Eukrohnia</i>	25.04	Others (1)	15.36	Others (1)	20.39		
Diphyinae	16.74	<i>Doliolina</i>	15.36	<i>Eukrohnia</i>	15.92		
				Abylidae	10.74		



Supplementary Figure 1. Cluster analysis applying the simprof test in both stations sampled. Note that the deepest strata (4000-5000 m) at site A2 was not considered.

5. DISCUSIÓN

5.1 Aproximaciones metodológicas

La mayoría de los estudios en zooplancton gelatinoso se han enfocado en la cuantificación de sus abundancias en aguas superficiales, sin embargo se han realizado pocos esfuerzos para comprender su distribución por debajo de las aguas batipelágicas. Esto se debe específicamente por las estructuras frágiles de estos organismos gelatinosos, en su mayoría transparentes, dificultando su recolección mediante métodos convencionales (redes de arrastre de media agua, de fondo y de plancton), sin embargo, a pesar de que estos tipos de muestreos alteran en cierta medida la mayor parte del zooplancton gelatinoso pueden ser eficaces para capturar especímenes delicados si las redes se tiran lentamente ($<1,0 \text{ km h}^{-1}$) (Raskoff et al., 2003). Por otra parte, enfoques *in situ* más sofisticados (por ejemplo, sistemas de cámaras remolcados, vehículos submarinos autónomos, vehículos operados a distancia, etc.) tienen ventajas significativas sobre los realizados con redes, particularmente al determinar la densidad de organismos gelatinosos. Sin embargo, tienen limitaciones con respecto a los costos operativos y con el muestreo, dado que carecen de resolución suficiente para proporcionar información detallada a nivel de género o especie, además de ser ruidosas, lo que sesga entre organismos sin la capacidad de apartarse rápidamente o que sean atraídos por las luces de alta intensidad (Reisenbichler et al., 2016). En este estudio utilizamos una red diseñada específicamente para muestreos de aguas profundas que preservó la integridad de los organismos gelatinosos dado que su recuperación se realizó a velocidades excepcionalmente bajas. Por primera vez, recolectamos zooplancton gelatinoso de aguas ultra-profundas (5000 m) en el Pacífico Sur oriental.

5.2 Comunidad gelatinosa sobre la Fosa de Atacama

El zooplancton gelatinoso está distribuido ampliamente en los océanos y a lo largo de la columna de agua, incluso alcanzando grandes profundidades (Gili, 2008). Estos organismos son un componente relevante en las comunidades planctónicas, dado que con el aumento global de sus ocurrencias masivas pueden afectar gravemente la estructura de las redes alimentarias (Luskow et al., 2019). De esta manera, a través de la sedimentación de grandes cantidades de carcasas y

gránulos fecales conectan al océano superficial y profundo (Harbelin et al., 2019). Por tanto, tienen un rol importante en el ciclo de los nutrientes marinos y en la transferencia de energía hacia niveles tróficos superiores (Sweetman et al. al., 2014; Gamero et al., 2015). Sin embargo, a pesar de la implicancia ecológica que tienen en los ecosistemas marinos, especialmente en aguas ultra-profundas, se sabe poco sobre su composición taxonómica y patrones de distribución en la columna de agua del Pacífico Sur oriental. En este estudio se caracterizó la comunidad gelatinosa en varios estratos de profundidad, desde la superficie hasta 5000 m, en dos estaciones ubicadas sobre la Fosa de Atacama.

El área de estudio pertenece a los Sistemas de Surgencia de Borde Oriental (EBUS), que se caracterizan por la producción de una gran cantidad de materia orgánica capaz de sostener una importante biomasa zooplanctónica (Medellín-Mora et al., 2020). En este sentido, cabría esperar una mayor abundancia de zooplancton gelatinoso en comparación con ambientes oligotróficos. Esto ha sido observado en estudios previos (Pávez et al., 2006; Pávez et al., 2010) en el área oceánica de la Corriente Humboldt frente a la costa de Mejillones (23 °S), registrando abundancias relativamente altas de ctenóforos, sifonóforos e hidromedusas (0.15 ind m⁻³, 0.22 ind m⁻³ y 0.26 ind m⁻³, respectivamente), en los 250 m superiores de la columna de agua. Estos valores presentan un orden de magnitud más alto que los registrados por Robison et al. (1998) y Silguero & Robinson (2000) para los sifonóforos (0.01 ind m⁻³), obtenidos en la Bahía de Monterey en un estrato de profundidad comparable y en un ecosistema similar; del mismo modo son más altos que las abundancias encontradas en aguas superficiales de otros ecosistemas marinos menos productivos (p. ej., Batistic et al., 2007; Luskow et al., 2019).

En este estudio encontramos similitudes oceanográficas entre ambas estaciones, no obstante, presentaron variabilidad en las abundancias. En cualquier caso, la estructura de la comunidad fue similar, donde los sifonóforos y pterópodos dominaron en la capa superficial en un rango de valores que oscilaba entre 0.02-0.55 ind m⁻³ y 0.01-2.11 ind m⁻³, respectivamente (ver Tabla 3). Estas abundancias engloban las reportadas por Pávez et al. (2010) para estos mismos organismos. En el caso de los sifonóforos, presentaron una gran diversidad, se identificaron tres familias (Abylidae, Clausophyidae y Agalmatidae), una subfamilia (Diphyinae) y dos géneros (*Chuniphyes*, *Clausophyes*). En particular, la presencia de las especies pertenecientes a la

familia Clathropoda es de suma importancia dado que constituyen el primer registro de la familia en nuestra zona de estudio. Por tanto, sería de gran interés aplicar análisis moleculares en estos nuevos registros para identificar a que especie corresponden o determinar si son nuevas especies. Esta variabilidad en los números fue mayor concretamente en el caso de los pterópodos, el cual presentó abundancias inusualmente altas en la estación A2 hasta 2.11 ind m^{-3} . Esta distribución en enjambre típicamente encontrada en algunos grupos gelatinosos podría ser explicada por las condiciones oceanográficas favorables que pueden promover un crecimiento rápido de los pterópodos, probablemente en una región más costera, que luego fueron transportados hacia el océano abierto a través de procesos de mesoescala. Esto explicaría también la distinta productividad primaria encontrada entre las estaciones situadas sobre la fosa. En cuanto a los demás grupos gelatinosos fueron significativamente inferior en comparación con los reportes previos en la región, probablemente debido a la amplitud del estrato superficial (0-1000 m) que consideramos.

Los análisis de regresión multivariados mostraron que la distribución a lo largo de la columna de agua de las hidromedusas, tunicados (salpas y doliólidos) y ctenóforos fueron influenciadas principalmente por la temperatura, probablemente porque varía mucho con la profundidad, mientras que los sifonóforos se correlacionaron más con la salinidad. Estos resultados coinciden con análisis ambientales similares realizados por Luo et al. (2014), aunque de acuerdo con estos autores los sifonóforos estarían estrechamente relacionados con el oxígeno disuelto. Sin embargo, se debe señalar que la correlación con el oxígeno en nuestro estudio puede estar distorsionada debido a la amplitud de la capa superficial considerada. No obstante, el zooplancton gelatinoso presenta una movilidad reducida y tasas metabólicas específicas por unidad de biomasa más bajas en comparación con el zooplancton crustáceo (Schneider, 1992), lo que permitiría que estos organismos requieran menos oxígeno para su mantenimiento. Por lo tanto, se puede esperar un efecto menor de la baja disponibilidad de oxígeno en su desempeño. Esto se ha observado en ctenóforos, que tienen la capacidad de sobrevivir mejor en aguas frías del fondo con niveles de oxígeno entre $1.9\text{-}5.6 \text{ mL L}^{-1}$ que en capas superficiales donde el oxígeno disuelto cae por debajo de 1.9 mL L^{-1} (Breiburg et al., 2003; Keister et al., 2000). Esto explicaría parcialmente los patrones de distribución que observamos en ctenóforos y doliólidos

(Tabla 3), ya que solo aparecieron en las capas frías más profundas y más oxigenadas (Fig. 4A). En cambio, otros gelatinosos como las medusas pueden alternar su metabolismo entre aeróbico y anaeróbico en función de las concentraciones de oxígeno disuelto (Grove y Breitbart, 2005), lo que implica una ventaja sobre otros grupos para afrontar condiciones de bajo oxígeno. Esta capacidad para enfrentar la hipoxia también les permite atravesar los límites de la ZMO y realizar migraciones verticales para cazar en aguas superficiales durante la noche, evitando la depredación a mayores profundidades durante el día. Evidentemente, la ZMO otorga un refugio importante para las especies gelatinosas con tolerancia a la hipoxia, dado que estas aguas de bajo oxígeno suelen ser evitadas por depredadores vertebrados con altas demandas respiratorias (Decker et al., 2004).

5.3 Zooplancton gelatinoso en aguas ultra-profundas

En aguas más profundas (>1000 m) se observó un cambio en la estructura comunitaria, el cual fue dominado por doliólidos, quetognatos y salpas, en comparación con lo encontrado en las capas superficiales (Tabla 3 y Fig. 6). En particular, fue interesante el caso de los doliólidos, que fueron el grupo más representativo en profundidad y con abundancias sorprendentemente altas a pesar de que son conocidos por ser organismos herbívoros y detritívoros (Alldredge and Madin, 1982). Esto indicaría un transporte efectivo de partículas ricas en energía que sedimentan rápidamente desde la superficie del océano hasta las aguas profundas en nuestra región de estudio, y que parecen ser suficiente para sostener a una cantidad significativa de zooplancton gelatinoso. Por otra parte, la presencia de estos tunicados en profundidad pueden contribuir aún más al flujo de carbono hacia el interior del océano, dado que estos organismos son reconocidos por producir carcasas y empaquetar eficientemente el nanoplancton en gránulos fecales de rápido hundimiento (Gorsky et al., 1991).

Si bien los doliólidos ocurren principalmente en regiones neríticas y aguas costeras (Adam & Ishak, 2018), también han sido reportados en aguas más profundas de otros ambientes de surgencia (por ejemplo, Robison et al., 2005; Robison et al., 2010). Estos últimos estudios observaron alrededor de $0,005 \text{ ind m}^{-3}$ de doliólidos entre 1000-2000 m sobre el cañón submarino de Monterey mediante análisis *in situ* (ROVs), unas abundancias muy inferiores en

comparación con nuestros hallazgos en el mismo estrato de profundidad (doliólidos fluctuando entre 0,14-0,60 ind m⁻³). En ambos casos, el género dominante fue *Dolioletta* (Tabla 3). La diferencia en los valores fue aún mayor por debajo de los 2000 m, donde ningún doliólido fue encontrado por Robison et al. (2010); en cambio, la concentración de estos organismos alcanzó su punto máximo entre 2000-3000 m en ambas estaciones de nuestro estudio (llegando a un máximo de 0,74 m⁻³ en el sitio A2) y luego disminuyó drásticamente por debajo de los 3000 m de profundidad. En cualquier caso, cabe señalar que los doliólidos estuvieron presentes hasta los 5000 m de profundidad (Fig. 6). Los tunicados en general, y en especial los doliólidos, pertenecen a un grupo de filtradores que se caracterizan por altas tasas de filtración que pueden alcanzar hasta 10 mL s⁻¹ (Sutherland and Madin, 2010) y pueden alimentarse sobre un amplio rango de tamaño de partículas, desde procariotas menores de 1 µm hasta grandes diatomeas (Allredge and Madin, 1982). Esta captura eficiente de partículas les proporciona una ventaja ecológica sobre otros grupos gelatinosos, que les permitiría sobrevivir en ambientes hostiles donde el alimento es escaso. Los doliólidos tienen la capacidad de vivir en aguas con concentraciones de material particulado tan bajas como 7 µg C L⁻¹ (Gibson and Paffenhöfer, 2002), un valor similar al que encontramos en 5000 m (desde 6,7 y 10,6 µg C L⁻¹ en los sitios A4 y A2, respectivamente –ver Fig. 5–). Para comprender la distribución de los doliólidos en la columna de agua, también es necesario conocer su complejo ciclo de vida. El cual incluye diferentes etapas morfológicas (Deibel and Lowen, 2012), debido que estos organismos cambian de la reproducción asexual (oozoides juveniles, luego llamados *nurses*) a la sexual (estadio gonozooide). En contraste con los gonozoooides que forman cadenas, los oozoides y las *nurses* son individuos solitarios que producen forozoooides. En este estudio, las altas abundancias encontradas en profundidad correspondieron principalmente a *nurses*, especialmente en las muestras recolectadas de 2000-3000 m de profundidad. Esto sugiere que la reproducción asexual puede ser una estrategia favorable en grandes profundidades, resultando una progenie menor pero más exitosa que no consume totalmente las limitadas partículas que sedimentan a lo largo de la columna de agua. De hecho, recientes evidencias indican que el carbono exportado desde las capas superficiales del océano en el sistema de corriente Chile-Perú sería suficiente para sustentar la mayor parte de los requisitos metabólicos del zooplancton por debajo de la zona

batipelágica (Fernández-Urruzola et al., sometido). Por otro lado, se ha descrito otras estrategias de alimentación menos común en doliólidos que viven en aguas intermedias que podría ayudarles a sobrevivir en aguas muy profundas (Robison et al., 2005). Mediante el análisis del contenido estomacal de los doliólidos, estos autores encontraron que algunos de ellos no solo contenían los gránulos fecales, detritos y protistas típicos de los filtradores, sino que también contenían ojos, patas, antenas y trozos de caparazón de zooplancton crustáceo, lo que indicaría una predación activa. Aún se desconoce si esta estrategia poco común también es utilizada por los organismos que se encuentran en aguas profundas de nuestra región de estudio, por lo que se necesita de más investigación a través de análisis estomacales o enfoques de isótopos estables para comprobar su dieta, si se alimentan de material particulado que sedimenta desde la superficie, o tienen mecanismos de alimentación alternativos, alimentándose activamente de la biota residente.

5.4 Perspectivas futuras

A pesar de las dificultades que entraña el muestreo de zooplancton gelatinoso en aguas profundas, su estudio no puede prescindir del uso de redes de plancton que permitan la recolecta de individuos para su visualización directa, algo necesario para realizar estudios exhaustivos de identificación taxonómica y caracterización de la estructura de esta comunidad. Sin embargo, estos muestreos con artes convencionales deberían complementarse con técnicas más sofisticadas tales como los vehículos autónomos (ROVs), que darían acceso a una mayor resolución en la columna de agua. La complejidad que supone la observación del comportamiento y la experimentación *in situ*, principalmente cuando se trata del océano profundo, hace que su estudio sea inabordable si no es mediante el acceso directo a través de ROVs (Reisenbichler et al., 2016).

Por otro lado, sería importante realizar muestreos más frecuentes y en distintas zonas oceanográficas de la corriente de Humboldt (incluyendo aguas eutróficas, mesotróficas y oligotróficas) para determinar las dinámicas poblacionales del zooplancton gelatinoso, tanto en el tiempo como en el espacio. De acuerdo con los resultados de este trabajo, cabría esperar una

gran influencia de los procesos de mesoescala en la distribución de los organismos gelatinosos incluso en aguas relativamente lejanas a la costa.

La presencia de dos géneros de sifonóforos (*Chuniphyes* sp. y *Clausophyes* sp.) no encontrados hasta la fecha en la zona de estudio evidencia la necesidad de seguir profundizando en su estudio. Este primer registro podría estar sugiriendo la presencia de nuevas especies de sifonóforos no descritas aún, lo que requiere no solo una exhaustiva identificación de sus caracteres taxonómicos mediante la visualización directa, sino también la aplicación de análisis genéticos complementarios en estos especímenes.

Por otra parte, uno de los desafíos planteados en esta tesis fue el análisis de isótopos (C y N) para la comunidad gelatinosa en aguas ultra-profundas que, lamentablemente, no pudo llevarse a cabo. La gran abundancia de doliólidos que encontramos en profundidad refuerza la necesidad de ejecutar este tipo de análisis con el fin de esclarecer las estrategias tróficas de estos filtradores y la fuente de carbono que sustenta sus relativamente altas abundancias. Por tanto, es un reto pendiente para estudios posteriores, que permitirá comprobar si los organismos gelatinosos que viven en grandes profundidades sobre la fosa de Atacama tienen una dieta similar a la de sus pares en de superficie (filtración de partículas exportadas desde la superficie), o si tienen mecanismos de alimentación alternativos al alimentarse activamente de la biota residente.

6. CONCLUSIONES

1. Este trabajo representa el primer estudio sobre composición taxonómica y distribución del zooplancton gelatinoso en aguas ultra-profundas del Pacífico Sur oriental. Valiendo como una información base para estudios futuros sobre gelatinosos en esta región. Además, aquí se proporciona el primer registro de la familia Clausophyidae (incluyendo los géneros *Chuniphyes* y *Clausophyes*) en el Pacífico Sur oriental.
2. Los resultados sugieren un cambio en la comunidad gelatinosa a lo largo de la columna de agua, dominando sifonóforos y pterópodos en la capa superficial (0-1000 m) y doliólidos por debajo de los 1000 m de profundidad. La temperatura fue la variable ambiental que explicó la mayor parte de la distribución gelatinosa en la vertical.
3. Las altas abundancias de doliólidos en profundidad apuntan a (1) su eficiencia atrapando partículas suspendidas o que sedimentan en la columna de agua profunda, y (2) un transporte efectivo de material particulado desde las aguas superficiales.
4. Por consiguiente, se acepta parcialmente la hipótesis planteada: “La composición específica del zooplancton gelatinoso varía con la profundidad, asociada a las distintas masas de agua que ocupan la columna de agua y a los cambios de las variables ambientales que se producen, principalmente en la presión, temperatura y concentración de oxígeno disuelto”.
5. Investigaciones futuras en aguas ultra-profundas sería relevante combinar análisis estomacales e isotópicos para comprender mejor la fuente de carbono que sostienen al zooplancton gelatinoso en grandes profundidades.

7. REFERENCIAS

- Allredge, A. & Madin, L. (1982). Pelagic tunicates: unique herbivores in the marine plankton. *Bioscience*, 32(8), 655-663.
- Adam, N. & Ishak, N. (2018). Taxonomic revision of the family Doliolidae Bronn, 1862 (Chordata, Tunicata, Thaliacea, Doliolida) from east coast of Peninsular Malaysia), with an updated worldwide distribution. *Journal of Sustainability Science and Management*, 13 (5).
- Boltovskoy, D. (1999). South Atlantic Zooplankton. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherland.
- Breitburg, D. Adamack, A. Rose, K. Kolesar, S. Decker, M. Purcell, J. Keister, J. Cowan, J. (2003). The pattern and influence of low dissolved oxygen in the Patuxent River, a seasonally hypoxic estuary. *Estuaries*, 26:280-297.
- Billett, D. Bett, B. Jacobs, C. Rouse, I. & Wigham, B. (2006). Mass deposition of jellyfish in the deep Arabian Sea. *Limnology and Oceanography*, 51 (5): 2077-2083.
- Batistić, M., Jasprica, N., Carić, M., & Lučić, D. (2007). Annual cycle of the gelatinous invertebrate zooplankton of the eastern South Adriatic coast (NE Mediterranean). *Journal of Plankton Research*, 29(8), 671–686.
- Boero, F. Bouillon, J. Gravili, C. Miglietta, M. Parsons, T. & Piraino, S. (2008). Gelatinous plankton: irregularities rule the world (sometimes). *Marine Ecology Progress Series*, 356: 299-310.
- Blankenship, L. & Levin, L. (2009). Living Deep: a synopsis of hadal trench ecology. *Marine Technology Society Journal*, 43 (5): 137-143.
- Bollens, S. Rollwagen-Bollens, G. Quenette, J. & Bochdansky, A. (2010). Cascading migrations and implications for vertical fluxes in pelagic ecosystems. *Journal of Plankton Research*, 33 (3): 349-355.
- Clarke, K. & Gorley, R. (2006). Primer. *PRIMER-e, Plymouth*.
- Danovaro, R. Gambi, C. & Della Croce, N. (2002). Meiofauna hotspot in the Atacama Trench, eastern south pacific ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 49 (5): 843-857.

- Decker, M. B., Breitburg, D. L., & Purcell, J. E. (2004). Effects of low dissolved oxygen on zooplankton predation by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Marine Ecology Progress Series*, 280(Diaz 2001), 163–172.
- Deibel, D. & Lowen, B. (2012). A review of the life cycles and life-history adaptations of pelagic tunicates to environmental conditions. *ICES Journal of Marine Science*, 69 (3), 358-369.
- Danovaro, R. Snelgrove, P. & Tyler, P. (2014). Challenging the paradigms of deep-sea ecology. *Trends in ecology & evolution*, 29 (8): 465-475.
- Eppley, R. & Peterson, B. (1979). Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature*, 282: 677–680.
- Escribano, R. & Morales, C. (2004). Sistemas de surgencia costera. En Werlinger, C. (Ed.) *Biología Marina y Oceanografía: Conceptos y Procesos*. Tomo II, pp. 475-487. Consejo Nacional del Libro y la Lectura - Universidad de Concepción. Trama Impresores S.A., Chile.
- Fujii, T. Kilgallen, N. Rowden, A. & Jamieson, A. (2013). Deep-sea amphipod community structure across abyssal to hadal depths in the Peru-Chile and Kermadec trenches. *Marine Ecology Progress Series*, 492: 125-138.
- Fernández-Urruzola, I., Ulloa, O., Glud, R.N., Pinkerton, M.H., Schneider, W., Wenzhöfer, F. & Escribano, R. Plankton respiration in the Atacama Trench region: Implications for particulate organic carbon flux into the hadal realm. Sometido a *Limnology and Oceanography*.
- Gorsky, G., Da Silva, N. L., Dallot, S., Laval, P., Braconnot, J. C., & Prieur, L. (1991). Midwater tunicates: are they related to the permanent front of the Ligurian Sea (NW Mediterranean)?. *Marine Ecology Progress Series*, 195-204
- Gibson, D. & Paffenhöfer, G. (2002). Asexual reproduction of the doliolid, *Dolioletta gegenbauri* Uljanin (Tunicata, Thaliacea). *Journal of Plankton Research*, 24 (7), 703–712.
- González, H. Hebbeln, D. Iriarte, J. & Marchant, M. (2004). Downward fluxes of faecal material and microplankton at 2300 m depth in the oceanic area off Coquimbo (30 S), Chile, during 1993–1995. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51 (20-21): 2457-2474.

- González, H. Giesecke, R. Vargas, C. Pavez, M. Iriarte, J. Santibáñez, P., Castro, L. Escribano, R. & Pages, F. (2004). Carbon cycling through the pelagic foodweb in the northern Humboldt Current off Chile (23 S). *ICES Journal of Marine Science*, 61 (4): 572-584.
- Grove, M., & Breitburg, D. L. (2005). Growth and reproduction of gelatinous zooplankton exposed to low dissolved oxygen. *Marine Ecology Progress Series*, 301(October 2005), 185–198.
- Gili, J. (2008). Las medusas y otros componentes del zooplancton gelatinoso. In libro: Los Mares de España (Martínez, R. Cornejo, J. eds.), Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, Madrid pp. 353-364.
- Gallo, N. Cameron, J. Hardy, K. Fryer, P. Bartlett, D. & Levin, L. (2015). Submersible-and lander-observed community patterns in the Mariana and New Britain trenches: influence of productivity and depth on epibenthic and scavenging communities. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 99: 119-133.
- Gamero-Mora, E. Ceballos-Corona, G. Gasca, R. & Morales-Blake, A. (2015). Análisis de la comunidad del zooplancton gelatinoso (Hydrozoa, Ctenophora, Thaliacea) en el Pacífico central mexicano, abril-mayo 2011. *Revista de biología marina y oceanografía*, 50 (1): 111-124.
- Hernández, J. & Guerra, Á. (2014). La vida en las grandes profundidades. *Dendra médica. Revista de humanidades*, 13 (1): 34-48.
- Haberlin, D., Raine, R., McAllen, R., & Doyle, T. K. (2019). Distinct gelatinous zooplankton communities across a dynamic shelf sea. *Limnology and oceanography*, 64(4), 1802-1818.
- Ichino, M. Clark, M. Drazen, J. Jamieson, A., Jones, D. Martin, A. Rowden, A. Shank, T. Yancey, P. & Ruhl, H. (2015). The distribution of benthic biomass in hadal trenches: a modelling approach to investigate the effect of vertical and lateral organic matter transport to the seafloor. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 100: 21-33.
- Jamieson, A. Fujii, T. Mayor, D. Solan, M. & Priede, I. (2010). Hadal trenches: the ecology of the deepest places on Earth. *Trends in Ecology & Evolution*, 25 (3): 190-197.

- Keister, J. Houde, E. Breitbart, D. (2000). Effects of bottom- layer hypoxia on abundances and depth distributions of organisms in Patuxent River, Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 205:43–59.
- Kramp, P. (1968). The hydromedusae of the Pacific and Indian Oceans. Sect. II and III. *Dana-Rep.*, 72: 1-200.
- Lavaniegos, B. (2007). *El papel del zooplancton en la transferencia del carbono en el océano*. En Hernández de la Torre, B. & Gaxiola-Castro, G. (eds.) El carbono en Ecosistemas Acuáticos de México. Instituto Nacional de Ecología/CICESE, México, D.F., pp. 129-140.
- Llanillo, P. Pelegrí, J. Duarte, C. Emelianov, M. Gasser, M. Gourrion, J. & Rodríguez-Santana, A. (2012). Meridional and zonal changes in water properties along the continental slope off central and northern Chile. *Ciencias Marinas*, 38 (1B): 307-332.
- Luo, J., Grassian, B., Tang, D., Irisson, J., Greer, A., Guigand, C., ... Cowen, R. (2014). Environmental drivers of the fine-scale distribution of a gelatinous zooplankton community across a mesoscale front. *Marine Ecology Progress Series*, 510, 129–149.
- Lüskow, F., Neitzel, P., Miller, M. J., Marohn, L., Wysujack, K., Freese, M., ... Hanel, R. (2019). Distribution and abundance of net-captured calycophoran siphonophores and other gelatinous zooplankton in the Sargasso Sea European eel spawning area. *Marine Biodiversity*, 49 (5), 2333–2349.
- Mianzan, H. Ramírez, F. Chiaverano, L. & Costello, J. (2005). ¿Un mar de gelatina?. *Ciencia Hoy*, 15 (86): 48-55.
- Mills, C. & Haddock, S. (2007). Key to the Ctenophora. In: Light and Smith's Manual: Intertidal Invertebrates of the Central California Coast (ed. J.T. Carlton), pp. 189-199. University of California Press.
- Medellín-Mora, J. Atkinson, A. & Escribano, R. (2020). Community structured production of zooplankton in the eastern boundary upwelling system off central/southern Chile (2003–2012). *ICES Journal of Marine Science*, 77(1), 419-435.
- Pierrot-Bults, A. & Chidgey, K. (1988). Chaetognatha. In: Kermack, D. & Barner, R. eds. Synopsis of the British Fauna (New Series). *Linn. Soc. London*, Leiden, n° 39, pp. 1-66.

- Pavez, M. A., Castro, L. R., & González, H. E. (2006). Across-shelf predatory effect of *Pleurobrachia bachei* (Ctenophora) on the small-copepod community in the coastal upwelling zone off northern Chile (23° S). *Journal of Plankton Research*, 28(2), 115–129.
- Piñones, A. Castilla, J. Guiñez, R. & Largier, J. (2007). Temperaturas superficiales en sitios cercanos a la costa en la Bahía de Antofagasta (Chile) y centros de surgencia adyacentes. *Ciencias marinas*, 33 (1): 37-48.
- Pitt, K. Connolly, R. & Meziane, T. (2009). Stable isotope and fatty acid tracers in energy and nutrient studies of jellyfish: a review. *Hydrobiologia*, 616: 119-132.
- Pavez, Marcelo A., Landaeta, M. F., Castro, L. R., & Schneider, W. (2010). Distribution of carnivorous gelatinous zooplankton in the upwelling zone off central Chile (austral spring 2001). *Journal of Plankton Research*, 32(7), 1051–1065.
- Robison, B. Reisenbichler, K. Sherlock, R. Silguero, J. & Chavez, F. (1998). Seasonal abundance of the siphonophore, *Nanomia bijuga*, in Monterey Bay. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 45 (8–9), 1741–1751.
- Raskoff, K. Sommer, F. Hamner, W. & Cross, K. (2003). Collection and culture techniques for gelatinous zooplankton. *The Biological Bulletin*, 204 (1): 68-80.
- Robison, B. Raskoff, K. & Sherlock, R. (2005). Adaptations for living deep: A new bathypelagic doliolid, from the eastern North Pacific. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85 (3), 595–602.
- Robison, B. Sherlock, R. & Reisenbichler, K. (2010). The bathypelagic community of Monterey Canyon. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 57 (16), 1551–1556.
- Rogers, A. 2015. Environmental change in the deep ocean. *Annual Review of Environment and Resources*, 40: 1-38.
- Reisenbichler, K. R., Chaffey, M. R., Cazenave, F., McEwen, R. S., Henthorn, R. G., Sherlock, R. E., & Robison, B. H. (2016). Automating MBARI's midwater time-series video surveys: The transition from ROV to AUV. In *OCEANS 2016 MTS/IEEE Monterey*, pp. 1-9.
- Schneider, G. (1992). A comparison of carbon-specific respiration rates in gelatinous and non-gelatinous zooplankton: A search for general rules in zooplankton metabolism. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 46(4), 377–388.

- Silguero, J. & Robison, B. (2000). Seasonal abundance and vertical distribution of mesopelagic calycofhoran siphonophores in Monterey Bay, CA. *Journal of Plankton Research*, 22 (6), 1139–1153.
- Schneider, W. Fuenzalida, R. & Garcés, J. (2004). Corrientes Marinas y Masas de aguas. *Biología Marina y Oceanografía: Conceptos y proceso*. Ed. C. Werlinger, vol. 1.
- Silva, N. Rojas, N. & Fedele, A. (2009). Water masses in the Humboldt Current System: Properties, distribution, and the nitrate deficit as a chemical water mass tracer for Equatorial Subsurface Water off Chile. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56 (16): 1004-1020.
- Sutherland, K. R., & Madin, L. P. (2010). A comparison of filtration rates among pelagic tunicates using kinematic measurements. *Marine Biology*, 157 (4), 755–764.
- Sweetman, A. Smith, C. Dale, T. & Jones, D. (2014). Rapid scavenging of jellyfish carcasses reveals the importance of gelatinous material to deep-sea food webs. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281 (1796): 20142210.
- Stewart, H. & Jamieson, A. (2018). Habitat heterogeneity of hadal trenches: Considerations and implications for future studies. *Progress in Oceanography*, 161: 47-65.
- Totton, A. (1965). A synopsis of the Siphonophora. British Museum (Natural History), London. 232 pp.
- Tinta, T. Malej, A. Kos, M. & Turk, V. (2010). Degradation of the Adriatic medusa Aurelia sp. by ambient bacteria. In *Jellyfish Blooms: New Problems and Solutions*. Springer, Dordrecht, pp. 179-191.
- Vinogradova, N. (1979). The geographical distribution of the abyssal and hadal (ultra-abyssal) fauna in relation to the vertical zonation of the ocean. *Sarsia*, 64 (1-2): 41-50.
- Van Haren, H. Berndt, C. & Klauke, I. (2017). Ocean mixing in deep-sea trenches: New insights from the Challenger Deep, Mariana Trench. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 129: 1-9.